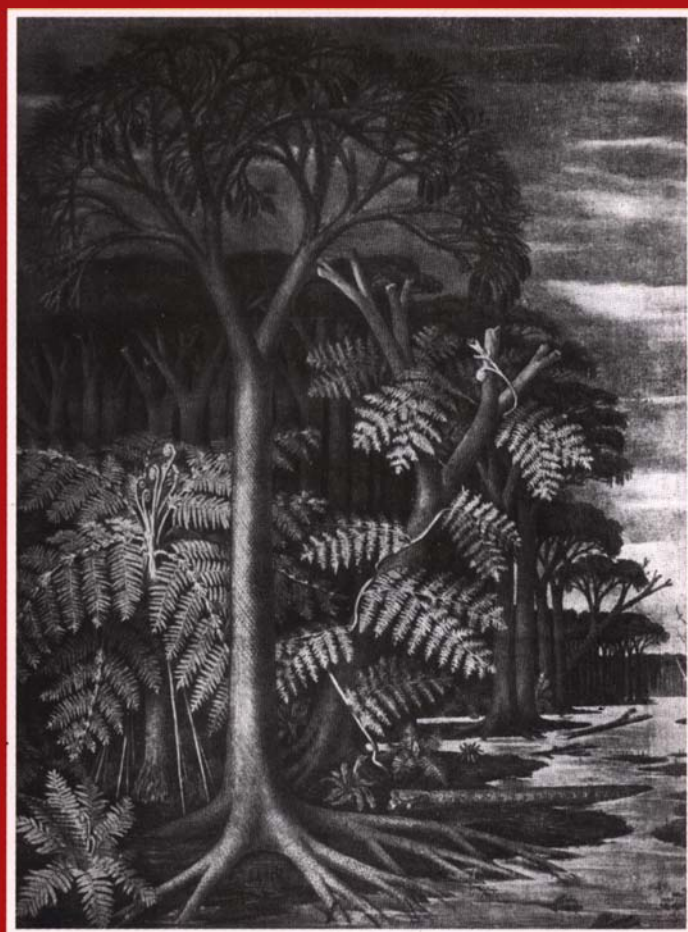


РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР В ПРОСТРАНСТВЕ И ВО ВРЕМЕНИ

Сборник научных работ, посвященный
100-летию со дня рождения
академика В.В. Меннера (1905-1989)



...Наука бывает знающей, а бывает мудрой. Мудрость науки – в ее методологии. Информационный взрыв нынешней науки – это взрыв знания, а не расцвет мудрости, методологии. Между тем только методология способна обуздать информационный взрыв, давая ориентиры в океане знаний, кристаллизуя рыхлые массы частных наблюдений в стройные теории. Науке нужен методологический перелом, а единственный путь к нему – диалектизация мышления. Речь не идет о том, чтобы, усвоив параграфы философского учебника, «натаскаться» давать обтекаемые ответы на любые вопросы или высокопарно рассуждать на отвлеченные темы. Речь идет о другом – умении ставить вопросы. В этом умении – соль диалектики, той диалектики, которую завещал нам Сократ.

Диалектика познания, предъявив человечеству множество вопросов, предложила и некоторые ответы, которые мы храним как основополагающие постулаты. Они обобщают многовековой опыт человеческого познания. Одним из них мы опять же обязаны Сократу: «Я знаю, что ничего не знаю, а другие не знают даже этого». В этом постулате нет и следа самоуничтожения разума, ибо нельзя понимать слова Сократа буквально. Нашего знания вполне достаточно для того, чтобы чувствовать себя «человеком разумным», способным к непрестанному постижению окружающего мира и самих себя. Но его никогда не будет достаточно, чтобы сказать, довольно потирая руки, – «наконец-то я это познал до самых корней, и никто не посмеет сказать, что я не прав!» Нашего знания достаточно, чтобы задавать природе и друг другу осмысленные вопросы. Но его никогда не будет хватать, чтобы побивать камнями других и иметь право не обращать внимание на то, что сам не успел продумать и осознать.

С.В. Мейен
Кто первым бросит камень?..
1987 г.



Plant World in Space and Time

Collection of Scientific Papers,
dedicated to the 100th anniversary of the birth
of academician V.V. Menner (1905–1989)

Responsible editors:
M.V. Durante, I.A. Ignatiev

Moscow
GEOS
2004

Растительный мир в пространстве и времени

Сборник научных работ, посвященный
100-летию со дня рождения
академика В.В. Меннера (1905–1989)

Ответственные редакторы:
М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев

Москва
ГЕОС
2005

УДК 561+551.7+551.8.07

ББК 26.323

Р 24

Растительный мир в пространстве и времени: Сборник научных работ, посвященный 100-летию со дня рождения академика В.В. Меннера (1905–1989). – М.: ГЕОС, 2004. –197 с.

ISBN 5-89118-382-X

В сборник вошли оригинальные исследования методического характера, посвященные актуальным проблемам палеоботаники, палеофлористики и фитостратиграфии фанерозоя. Предлагаются новые подходы к палеофлористическому районированию суши в палеозое и геоботанической интерпретации палинокомплексов. Описываются новые таксоны растений и животных раннего карбона. Анализируется характер и причины флористических смен при переходе от палеофита к мезофиту.

Публикуются материалы о жизни и деятельности выдающегося российского геолога, стратиграфа, палеонтолога и организатора науки академика В.В. Меннера.

Для палеоботаников, стратиграфов, геологов, ботаников и широкого круга лиц, интересующихся историей Земли и эволюцией растительного мира.

Ответственные редакторы:

М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев

Рецензент:

А.В. Гоманьков

Plant World in Space and Time: Collection of Scientific Papers, dedicated to the 100th anniversary of the birth of academician V.V. Menner (1905–1989). – Moscow: GEOS, 2004. – 197 p.

This Volume includes original methodical investigations, relevant to the actual problems of palaeobotany, palaeofloristics and stratigraphy of the Phanerozoic. New approaches to the palaeofloristic zonation in Palaeozoic and to phytosociological interpretation of the fossil palynocomplexes are proposed. New taxa of the plants and animals of the Early Carboniferous are described. The character and causes of palaeofloristic changes during the Palaeophyte/Mesophyte transition are analyzed.

The materials, dedicated to the life and scientific activities of an eminent Russian geologist, stratigrapher, palaeontologist and science organizer, academician V.V. Menner, are published.

For palaeobotanists, stratigraphers, geologists, botanists, and also for wide audience of readers who are interested in the Earth's history and evolution of the plant world.

Responsible editors:

M.V. Durante, I.A. Ignatiev

Reviewer:

A.V. Gomankov

На первой стороне обложки: Lepidodendron на фоне каменноугольного леса (реконструкция А. Потонье)

На четвертой стороне обложки: заросли Calamites (реконструкция А.Г. Натгорста)

ББК 26.323

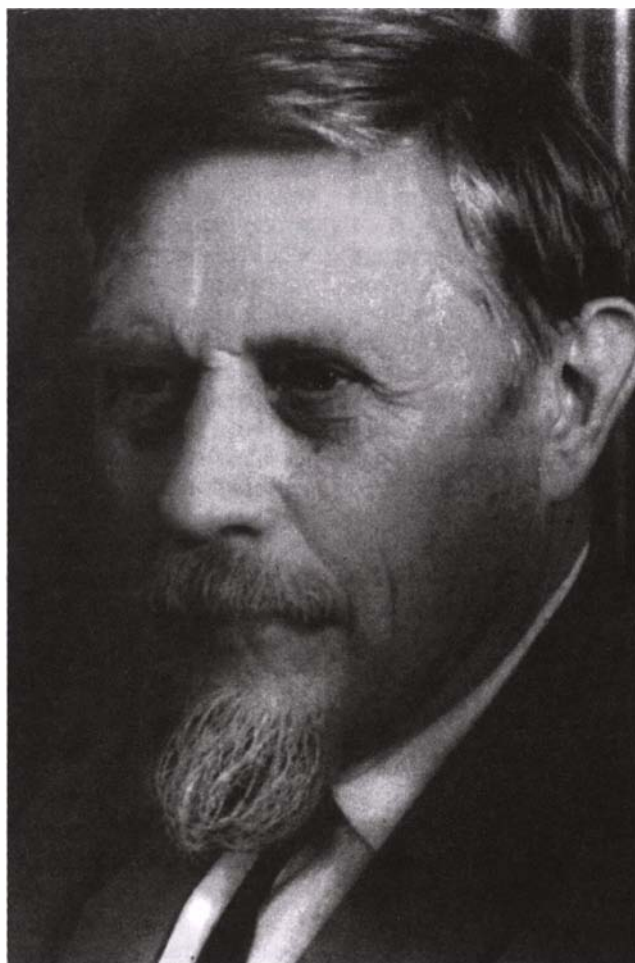
Р 24

ISBN 5-89118-382-X

© Коллектив авторов, 2004

© Е.С. Мейен, 2004

© ГЕОС, 2004



**Владимир Васильевич Меннер
(1905-1989)**

Предисловие

Настоящее издание выходит в свет в разгар кризиса российской науки, связанного с разрушением системы ее взаимоотношений с государством, которая сложилась в советский период.

Лишенный государственной поддержки и достойного места в обществе учёный, оставаясь в науке, вынужден искать опору в ней самой, прежде всего, — в ее идейных и моральных устоях. Одной из форм такого поиска социальной идентичности является обращение к классикам, их наследию, к завещанным ими принципам, определявшим высокую продуктивность и качество научных исследований.

К числу подобных классиков отечественной науки, безусловно, принадлежат два выдающихся исследователя ушедшего столетия — геолог и один из создателей создателей палеонтолого-стратиграфической службы страны академик В.В. Меннер (1905–1989) и палеоботаник С.В. Мейен (1935–1987). Тесно связанные при жизни, отданной науке в стенах Геологического института АН СССР (ныне — РАН), они во многом определяли свойственную ГИНу атмосферу творчества и высокой требовательности к результатам научной деятельности.

И хотя ушел в историю славный ГИН времён академика Н.С. Шатского и его соратников — пока сохраняется живая связь с его классиками — остаётся надежда на возрождение.

Поддержанию этой связи призвано служить настоящее издание, посвящённое Владимиру Васильевичу Меннеру, столетний юбилей которого отмечается в 2005 году.

* * *

В первой части книги помещены материалы о В.В. Меннере.

В статье одного из ближайших его учеников — Ю.Б. Гладенкова рассматривается “нравственный кодекс” ученого, воплощенный всей жизнью Владимира Васильевича.

Воспоминания Г.Н. Садовникова — студента, а затем сотрудника В.В. Меннера, возвращают нас в 50-е годы — пору расцвета его преподавательской, просветительской и научно-исследовательской деятельности.

Очерк И.А. Игнатьева “В.В. Меннер — палеонтология — С.В. Мейен” рассказывает о взглядах Владимира Васильевича на пути развития отечественной палеонтологии, их сторонниках и оппонентах, а также о его участии в научной судьбе С.В. Мейена.

* * *

В.В. Меннер много сделал для развития отечественной палеоботаники и палинологии. Поэтому настоящий сборник — знак глубокой признательности и уважения к его памяти со стороны палеобо-

таников, прежде всего, ГИНа и научной школы С.В. Мейена, сложившейся, в немалой степени, благодаря поддержке Владимира Васильевича.

* * *

Статьи второй части книги направлены на углубление подходов к палеофлористическому районированию и реконструкции древней растительности, развивавшихся С.В. Мейеном.

В разделе “С.В. Мейен о принципах палеофлористического районирования” помещены его основные теоретические работы, до этого опубликованные в малодоступных российскому читателю изданиях. По убеждению составителей, концептуальные подходы Мейена являются незаменимой основой дальнейшего развития палеофитогеографии. В отношении его трудов можно повторить слова известного русского философа Н.О. Лосского об Иммануиле Канте: “Плодотворное влияние великих философских систем заключается не в том, что философ становится для нас авторитетом, а в том, что, подняв нас на свои плечи, он открывает нам новые горизонты, и заставляет строить новое более широкое мирозерцание, чем то, какое было возможно в его времена”. Именно таково значение идей С.В. Мейена в палеоботанике и палеофитогеографии.

Статья И.А. Игнатьева “Очерк истории идей и методов палеофлористического районирования суши позднего палеозоя” добавляет к теоретическим подходам С.В. Мейена историко-методологическое измерение, помещая их в общий интеллектуальный контекст развития идей современной ботанической географии и палеофитогеографии.

В статье Ю.В. Мосейчик “Особенности палеофлористического районирования суши в раннем карбоне (на примере флор Ангарида)” предлагается новый, развивающий идеи С.В. Мейена подход, заключающийся в выделении фитохорий не только “сверху”, начиная с наиболее крупных фитогеографических общностей, но и “снизу” — от минимально различимых естественных единиц, устанавливаемых по распространению характерных комплексов растительных макроостатков и индикаторов связанных с ними ландшафтно-седиментационных обстановок. При этом фитохории всех уровней реконструируются по аналогии с современными. В статье впервые даются схемы палеофлористического районирования Ангарида для турнейского, визейского и серпуховского веков. Анализируются общие закономерности формирования древнейших фитохорий, в частности, связанные с эволюционной радиацией и экспансией отдельных групп растений.

Тот же подход к палеофлористическому районированию использован в статье И.А. Игнатьева “Эволюция фитохорий и флор перми Западной

Ангарида". В ней на основе реконструкции ландшафтно-географических условий, флорогенетических связей, ценотической структуры и оценки соотношений эндемизма обосновывается схема районирования, существенно отличающаяся от предлагавшихся ранее. В статье рассмотрены процессы генезиса и этапы развития основных пермских флор рассматриваемого региона, их влияние на формирование позднепермской "татаринской" флоры Русской платформы. На основе данных о распространении растений, насекомых-фитофагов и позвоночных животных сделана попытка выделения биохорей – Западно-Ангарского биотического царства с двумя входящими в него областями.

В статье *Е.В. Зырянова* "Теоретические и методические аспекты выделения позднекайнозойских палинокомплексов" на основе современных представлений фитоценологии и сравнительной флористики, а также актуопалинологических данных рассматривается вопрос о том, какие древние растительные общности отражают в своем составе спорово-пыльцевые спектры и комплексы. Эти исследования были также вдохновлены в свое время С.В. Мейеном.

* * *

Третья часть книги обращена к истории одного из наиболее интересных и драматичных периодов в истории биоты Земли – раннему карбону. Она построена по принципу case-study (исследования одного из примеров, имеющего общее значение), объектом которого выбрана раннекаменноугольная биота Подмосковского угольного бассейна.

В статье *Ю.В. Мосейчик* "*Ogneuporia seleznevae* gen. et sp. nov. – древесное плауновидное из верхнего визе Подмосковского бассейна" описываются новые эндемичные формы, произраставшие на восточном побережье древнего континента Лавруссии.

Статья *Ю.В. Мосейчик* и *И.А. Игнатъева* "Новые данные о *Boroviczia karpinskii* Zalesky – семенах лагеностомовых позднего визе Подмосковского бассейна" посвящена итогам переизучения типового материала указанного таксона. Полученные дополнительные наблюдения касаются таких важных, ранее не описывавшихся особенностей этих семян, как устройство пыльцевой камеры, васкуляризация и строение покровов. По оценке видного американского палеоботаника Г.У. Ротуэлла, такое исследование представляет значительный интерес для изучения эволюции семян ранних голосеменных.

Совместная статья американских и российских исследователей *В. Фета*, *М.Ю. Солеглада*, *Ю.В. Мосейчик* и *Д.Е. Щербакова* "Скорпион из торфяного болота: первая находка остатков членистоногого в верхнем визе Подмосковского угольного бассейна" является примером междисциплинарного палеонтологического исследования. Полученные авторами результаты позволяют предположить, что пищевые сети раннекаменноугольных экосистем Подмосковского бассейна имели, по крайней мере,

трехуровневую организацию (растения – мелкие насекомые-детритофаги – крупные хищные насекомые, питавшиеся последними; за рамками исследования остаются пока наземные позвоночные).

Завершает раздел статья *Ю.В. Мосейчик* "Сопоставление визейских отложений Подмосковского и других угольных бассейнов Русской платформы по макрофлоре", в которой анализируются возможные причины и корреляционный потенциал крупнейшей смены растительности экваториальной Евразийской палеофлористической области в середине визе.

* * *

В заключительной четвертой части книги рассматривается комплекс взаимосвязанных проблем стратиграфии, климатических изменений и смен биот при переходе от палеофита к мезофиту.

В статье *И.А. Добрускиной* и *М.В. Дуранте* "Перестройка флор на границе палеофита и мезофита в связи с глобальными изменениями климата" показывается, что указанный переход был связан не с резким вымиранием палеофитных групп растений, вызванным крупномасштабными кризисными событиями, а представлял собой длительную (с начала поздней перми до конца триаса), многоэтапную перестройку системы фитоценоз Земли, определяемую глобальными климатическими и палеогеографическими изменениями. Авторы реконструируют фитогеографическую составляющую изменений биоты на границе палеофита и мезофита и дают ее палеоклиматическую интерпретацию.

В статье *Г.Н. Садовникова* и *М.А. Турловой* "Вулканизм и биотические перестройки на границе перми и триаса (на примере формирования траппового плато Средней Сибири)" показывается, что, распространенное представление о существенном влиянии вулканизма на биотические перестройки близ рубежа перми и триаса нуждается в существенной коррекции.

Раздел включает проблемная статья *Г.Н. Садовникова* "О критериях выбора лимитотипов и "точек глобального стратотипа границ" систем в связи с вопросом о «точке глобального стратотипа» нижней границы триаса». В ней обосновывается представление о том, что, вопреки действующим международным рекомендациям, «точку глобального стратотипа границы» целесообразно устанавливать в разрезах переслаивания морских и континентальных отложений близ северной границы тропической зоны. Обосновывается необходимость вернуться к исторической Уральской шкале ярусов верхней перми и выбора глобального стратотипа нижней границы триаса в разрезах Сибирской платформы и ее обрамления, прежде всего, на Таймыре.

* * *

Ответственные редакторы выражают признательность всем лицам и организациям, содействовавшим появлению книги в свет. Ее публикация стала возможной благодаря финансовой поддержке РФФИ (проект № №03-05-64331).

Часть 1

Рыцарь геологии: штрихи к портрету академика В.В. Меннера

Ю.Б. Гладенков (Геологический институт РАН)

Нравственные уроки В.В. Меннера¹

Две вещи в мире особенно изумляют нас: звездное небо над нами и нравственное начало внутри нас.

И. Кант

Несколько раз пытался я записать свои воспоминания о Владимире Васильевиче Меннере. И каждый раз останавливался: очень трудно найти форму изложения, чтобы исчерпывающе рассказать о фигуре такого масштаба, как Владимир Васильевич. В памяти встает столь многое, что выделить самое главное и отсечь то, что может быть дорого лишь автору воспоминаний, кажется почти невозможным.

Вот и сейчас я берусь за эти заметки с большой осторожностью. С одной стороны, я действительно долгие годы встречался с Владимиром Васильевичем, достаточно близко знал его и потому о многом могу рассказать. С другой стороны, в коротких заметках это очень трудно осуществить – есть опасность многое упустить. Можно было бы попытаться рассказать о Владимире Васильевиче, вспоминая те или иные частные случаи из его жизни, отдельные эпизоды. Но я сделаю это как-нибудь позже. Не буду сейчас касаться и научных заслуг Владимира Васильевича – они широко известны, хотя специальный анализ его научного творчества еще только предстоит. В этих заметках хочется кратко рассказать, кем был Владимир Васильевич для моего поколения, и остановиться на тех жизненных уроках, которые он нам преподавал своей личностью.

Может быть, я преувеличиваю, но в последние годы жизни Владимира Васильевича наши отношения были весьма доверительными и добрыми. Мне так и хочется сказать – товарищескими (при всей разнице в возрасте). Но все-таки я и мои сверстники видели во Владимире Васильевиче, прежде всего, *учителя*. Это происходило в первую очередь потому, что Владимир Васильевич постоянно воспитывал нас своим примером – делами и стилем работы, отношением к жизни, добротой, справедливостью и требовательностью. Как никто другой, он мог выслушать коллегу, одобрить и помочь.

Высокий уровень нравственной обстановки в ГИНе в значительной мере поддерживался именно им. Было нормой, что каждый мог рассчитывать на его внимание и справедливость.

Как истинный педагог, он учил незаметно, естественно и ненавязчиво. На первый взгляд, спорить с ним было вроде приятно (ну как же, с самим академиком В.В. Меннером дискуссия!) и опасно (никто не хотел выглядеть некомпетентным). Но тот, кто часто общался с ним, привыкал к естественности этих споров. Они были стилем научной жизни, необходимостью нашего бытия.

Все знают о потрясающей эрудиции Владимира Васильевича и его громадном влиянии на поколения геологов нашей страны. Он был одним из лидеров стратиграфии не только благодаря знанию практически всех проблем стратиграфической колонки – от докембрия до четвертичной системы, но и потому, что, в отличие от многих геологов, имел целостное стратиграфическое мировоззрение, т.е. ту систему взглядов, которая сама по себе может считаться большим достижением науки.

Хочется отметить одну из самых главных особенностей его личности: он был *оптимистом* в науке. Даже среди выдающихся исследователей настоящего оптимисты не так уж часты. Многие ученые могут быть хорошими критиками, пронизательными аналитиками или искусными компиляторами, но порой им чего-то не хватает для движения вперед. Владимир Васильевич в этом отношении был другим. Он умел видеть в любом геологическом материале изюминку, в любом докладе – интересное, в любом методе – перспективное. Поэтому не случайно он всегда поддерживал новое и новаторов. Можно вспомнить, как он пропагандировал палеомагнитный метод на заре его использования или изучение конодонтов, когда они совсем не были популярны у стратиграфов. А его отношение к палинологии или выделению зон по

¹ Печатается с сокращениями по изданию: Владимир Васильевич Меннер: Ученый и человек. Москва: Геологический институт РАН, 1995. С. 5–11.

планктонным и бентосным группам? Он постоянно обращался к идее дальнейшей детализации стратиграфических схем и надеялся, что комплексное использование всех методов (в том числе и новых) обеспечит гораздо более дробное расчленение древних толщ, чем это было до сего времени. И в этом он опережал многих известных стратиграфов.

Сейчас много говорят об экосистемном подходе, на его основе созданы специальные программы. Но не все помнят, что Владимир Васильевич был одним из первых, кто поддерживал эти идеи еще 20–25 лет назад. Когда его спрашивали, почему те или иные перспективные идеи медленно воплощаются в жизнь, он отвечал, что для этого нужно время, не все могут понять их сразу, существует здоровая консервативность взглядов, которая рушится только под влиянием практики. Кстати, идею хроностратиграфического подхода, которая сейчас общепринята, он отстаивал еще в 50-е годы, встречая сопротивление со стороны многих практиков и теоретиков, причем не только в нашей стране, но и за рубежом.

Поддерживая новые методы, Владимир Васильевич, наверное, чем-то увлекался. Но это увлечение не переходило в недостаток, ибо он всегда умел отличить главное от второстепенного и опделить место каждого метода.

О его увлеченности *геологической наукой* хочется вспомнить особо. Наверное, это было основным в его жизни. Отсюда его темперамент при участии в дискуссиях и его поразительная щедрость в отдаче идей. Отсюда же и его регулярная поддержка тружеников науки. Владимир Васильевич любил работающих и не очень жаловал недорабатывающих специалистов – лентяйствующих или отвлекающихся. Особым уважением Владимира Васильевича пользовались энтузиасты – активные и талантливые люди, которые способны не только искать, но и находить, т.е. реально что-то создавать в науке. Можно вспомнить его трогательное отношение к Д.М. Раузер-Черноусовой, уважительное к Б.М. Келлеру, заботливое к С.В. Мейену, И.Н. Крылову и многим другим.

Однако его темперамент проявлялся и в критике. Руководствуясь интересами истины, Владимир Васильевич мог весьма резко раскритиковать доклад или диссертацию и в эти минуты выглядел совершенно не таким добродушным, каким обычно бывал. Вспоминается его отзыв об одной диссертации, наполненный болью за снижение требовательности к научным исследованиям и кончавшийся горькими словами: “Куда же идет наша наука?!” И как грустно было видеть, что диссертация, которую он когда-то не пропускал, через несколько лет после его ухода из жизни безо

всякой переработки была спокойно защищена. Что это – снижение общего уровня нынешних работ?

Хочется напомнить о большом *чувстве ответственности* Владимира Васильевича. Оно было одной из основ его человеческой сущности. Ответственность никогда не была для него в тягость, он весь выкладывался при выполнении того или иного дела. Вспоминается, как он мог долго заниматься организацией совещания, которое потом проходило блестяще, ибо все было им предусмотрено. Или как он днями и вечерами составлял стратиграфические схемы по какому-либо региону, которые затем оказывались наиболее обоснованными, так как он заранее в деталях прорабатывал все имевшиеся данные.

Владимир Васильевич очень ответственно относился к подготовке своих лекций и докладов (подбирал литературу, новые материалы, составлял план и готовил иллюстрации). Он, безусловно, мог блестяще импровизировать в своих выступлениях, но всегда использовал возможность покопаться перед докладом в свежих материалах, чтобы сделать анализ той или иной проблемы на самом высоком уровне.

Владимир Васильевич часто брал на себя действительно большую ответственность (вспомним хотя бы то, что он отвечал за научную программу XXIV Международного геологического конгресса). Но он не боялся ее, тем более тогда, когда речь шла о решении серьезных научных и организационных проблем, о налаживании международного сотрудничества, престиже отечественной науки, принятии справедливых решений в отношении людей (что часто было ох как не просто!) и др. Это, с одной стороны, ответственное отношение к делу, а, с другой, – умение брать на себя ответственность (со всеми вытекающими последствиями, в том числе и определенным риском для себя) как нельзя лучше характеризуют Владимира Васильевича.

Многие из нас помнят, что Владимир Васильевич всегда прилагал максимум усилий, чтобы решить какой-нибудь организационный вопрос, если это было необходимо для науки (независимо от того, касалось ли это жизни всего института, проведения научного совещания или поездки за границу какого-либо специалиста). Он ходил по инстанциям, убеждал, “пробивал”. И, как правило, многого добивался.

Его бескорыстие и заинтересованность в деле, его порядочность и доброжелательность, его умение доказать – все это не только помогало преодолевать разные заслоны, но и вызывало сочувствие даже у бюрократов. Когда в такой организационной деятельности встречались неудачи, он расстраивался, особенно, если упирался в стену равнодушия и формализма. Агитировать он мог, унижаться – нет. Сотрудничать мог, но поступать

ся человеческими принципами никогда себе не позволял. Может быть, это было одной из причин его ухода с некоторых административных постов.

Нельзя забыть и усилия Владимира Васильевича по созданию “наибольшего благоприятствования” для молодежи. Поддержка различных научных поисков была нормой. Такой же нормой была поддержка всех индивидуальностей, несмотря на все сложности характеров. Как никто другой, Владимир Васильевич принимал разные стили и разные направления научной работы. Он понимал, что люди работают с различной скоростью и глубиной проникновения в ту или иную проблему.

И тут надо обязательно вспомнить о *демократичности* Владимира Васильевича. Вот уж кто действительно был демократом! Свобода высказываний – в разговоре, в статье, в диссертации – именно это было нормой в общении с ним. Поэтому в ГИНе победы в науке одних добывались не ценой поражения других, а совместным приближением к истине. Нужно отметить, что степени, звания и должности Владимира Васильевича никогда не отделяли его от сотрудников.

Когда говорят о человечности, имеют в виду, прежде всего, доброту. Владимир Васильевич был истинно добрым человеком. Как часто наши личные беды и заботы вызывали его деликатную помощь! Можно вспомнить о многих его добрых поступках – это тоже было нормой. Мало кто знает, что он втайне поддерживал нуждающихся сотрудников деньгами. Но его человечность была шире.

Он был глубоко *порядочным* и *справедливым* человеком и всегда расстраивался, когда видел несправедливость и непорядочность. Узнав о каком-нибудь не очень благородном поступке, он говорил укоризненно: “Ну, это уж совсем неприлично”, – и это означало, что человек потерял в его мнении очень много.

Он сильно переживал, когда сталкивался со случаями непорядочности. После этого он озадаченно и с горечью говорил: “Ну, что с ними поделаешь?” Владимир Васильевич прощал людям многие недостатки, но выводы умел делать соответствующие. Это, конечно, исключало какую-либо мстительность. Владимир Васильевич был мудр и относился ко всему философски.

Благородство было вообще свойственно старшему поколению геологов ГИНа. Именно это своим примером, своей реакцией на те или иные события и поступки Владимир Васильевич передавал новым поколениям. И как иногда бывает грустно, когда люди, относящие себя к ученикам Владимира Васильевича, позволяют себе “неджентльменские” поступки.

Его человечность сказывалась и в трогательном отношении к учителям. Нужно было видеть его глаза, когда он вспоминал их – М.В. Павло-

ву, А.Д. Архангельского, Н.С. Шатского и других. Благодарность к учителям, уважение к соратникам и забота об учениках были в нем всегда рядом.

Владимир Васильевич был очень деликатным человеком, не любил осложнений и ненужных конфронтаций в научной жизни. Известно, что он был мастером компромисса, очень часто при нем работали, как говорится, в одной упряжке совершенно разные и даже не всегда симпатизирующие друг другу люди. Но когда было нужно, он мог публично и резко высказаться по любому вопросу и выступить с критикой, невзирая на лица.

Владимир Васильевич мог пойти наперекор общему мнению, заявить о своем совершенно отличном видении той или иной проблемы или внести предложение, которое не нравилось многим. Вспоминается, как он негодовал, узнав о случае научного плагиата (“Это же позор! В нашем институте таким не место”).

Можно вспомнить также о его достойной позиции во время одного научного конгресса, когда на него пытались “давить” от имени одного из сильных мира сего (речь шла о снятии из программы докладов неугодных кому-то авторов): “Это наука. Здесь вопросы решаются в открытой дискуссии. Все объявленные доклады будут произнесены. Их снятие было бы неуважением к людям”. Сказано было достойно и твердо.

При обсуждении кадровых вопросов Владимир Васильевич открыто, хотя и деликатно, давал принципиальную оценку тому или иному человеку, поддерживая, прежде всего, справедливых и ответственных людей. Многие из нас с восхищением следили за тем, как умно и мужественно отстаивал он свою точку зрения на собраниях. И не случайно он стал для нас символом не только эрудиции, глубоких знаний, доброты, но и мужества и принципиальности.

ГИН для Владимира Васильевича был главным домом и главной заботой. Около него каждый работающий всегда находил достойное место и при желании мог полностью реализовать себя в науке. Владимир Васильевич мог советовать, критиковать (ох, какие это были иногда разносы!), но никогда не становился на путь научного давления. Он пристально наблюдал за работой каждого и всегда помогал во всех отношениях.

Предметом его особого внимания и гордости были первопроходческие научные работы. Владимир Васильевич понимал, что идей в научный обиход выплескивается не так уж много, а после отбора остаются лишь некоторые из них. И часто творцом идеи становится не тот, кто “бросил” ее в практику геологии, а тот, кто обеспечил ее широкое внедрение. Вот почему Владимир Васильевич всегда помнил об авторах идей. Он отдавал им должное и очень не любил, когда их забывали – в научном

или иным отношении; среди пионеров идей он числил, например, М.Ф. Нейбург, Д.М. Раузер-Черноусову, С.Н. Наумову, В.Г. Морозову, С.С. Чердынцева, С.В. Мейена, И.Н. Крылова и др.

В последние годы жизни Владимир Васильевич часто говорил: “Все-таки людей надо оценивать по делам и поступкам”. И действительно, он любил реальные дела, созидание, т.е. получение новых результатов по тому или иному региону или по той или иной ископаемой группе, создание конкретных обобщений и монографий, подготовку докладов, новых стратиграфических схем, проведение проблемных совещаний и т.д. Если человек хорошо проявлял себя в этом отношении, он вырастал в глазах Владимира Васильевича.

Владимир Васильевич ценил не только дела, но и поступки. Если кто-то поднимался за правду в научных спорах, шел за справедливость против течения или трусливого молчания, рискуя подчас своим благополучием, Владимир Васильевич всегда старался поддержать его. Он понимал, что решиться на такие поступки всегда трудно (а в те годы было трудно вдвойне). Конечно, это должны были быть поступки ради дела, ради науки, ради истины и справедливости. Кстати, Владимиру Васильевичу не нравились подхалимы. Он любил людей, чье отношение к авторитетам выражалось в почтительном уважении и человеческом достоинстве. Вместе с тем, Владимир Васильевич, прямо скажем, не любил тех, кто мог поднять скандал из-за мелких амбиций и посвящал целые годы сведению счетов или мести. “Лучше бы они работали”, – говорил он.

Владимир Васильевич понимал, что любой научный организм – институт или лаборатория – не может нормально функционировать без высокого уровня нравственности. Вот почему около него нельзя было делать недостойных поступков – это сразу же вызывало его неприятие.

Владимир Васильевич был исключительно мудрым воспитателем в науке. Он умел привлечь в ГИН перспективного студента или специалиста, подметить в нем сильную сторону, дать возможность раскрыться. И какие прекрасные ученые (если говорить о стратиграфах) работали и совершенствовались рядом с Владимиром Васильевичем: В.А. Вахрамеев, С.Н. Наумова, Е.Д. Заклинская, М.Н. Чугаева и Х.С. Розман, Н.М. Михайлов и М.А. Пергамент, С.В. Мейен и И.Н. Крылов, Б.М. Келлер и Д.М. Раузер-Черноусова, Е.А. Рейтлингер и многие-многие другие.

В течение ряда лет именно они составляли научное лицо ГИНа в стратиграфии, и именно они вносили заметный вклад в нашу науку. А если вспомнить зего учеников, работающих во многих областях России и бывших республиках СССР, то

без всякой натяжки можно сказать, что его общее влияние на стратиграфические исследования было огромно и можно говорить не только о ГИНовской, но и о российской стратиграфической школе – школе В.В. Меннера. И в этой школе, кстати, сам Владимир Васильевич не только учил, но и заинтересованно учился (далеко не все учителя обладают такой мудростью).

И что интересно: Владимир Васильевич всегда стремился иметь в своей школе и генераторов идей, и критиков, и эрудитов, и активных работников. В этом разнообразии была и есть сила школы Меннера. Причем мы все отлично сознавали, что, в отличие от многих, Владимир Васильевич обладал стратегическим подходом в стратиграфии. Не случайно, что не только у нас, но и за границей он в этом отношении пользовался особым авторитетом.

Владимир Васильевич понимал, что будущее ГИНа – в молодых. Поэтому он готовил молодежь не только в научном, но и в организационном отношении. Сначала он давал молодым сотрудникам небольшие поручения, присматривался, а затем начинал выдвигать их, прежде всего, способных, на различные должности. Нынешние заведующие лабораториями и руководители проектов – фактически все его воспитанники. Кстати, при выборах в последний при его жизни Ученый совет института именно он активно предлагал в его члены проявившую себя молодежь и даже готов был пожертвовать своим местом в нем.

Одновременно, Владимир Васильевич был требователен к молодежи. Он мог быть добрым, но только не за счет снижения уровня научной работы молодого коллеги. Каждый ГИНовец знал, что в этом отношении Владимир Васильевич особенно принципиален, поэтому марка диссертаций и публикаций ГИНа всегда была чрезвычайно высокой.

Меньше всего хочется, чтобы в глазах тех, кто не знал Владимира Васильевича, он был представлен в лакированном виде. Как и всякий человек, Владимир Васильевич имел определенные недостатки. Он, например, мог быть упрямым – в оценке людей, интерпретации фактов, трактовке геологических данных и пр. Но все это тонуло в океане его добрых человеческих черт. Кстати, каким бы он ни был упрямым, ему всегда можно было доказать возможность другого подхода или другой оценки (если, конечно, были доказательства). Не всегда сразу, но можно.

Он ценил убежденность в людях и если и не менял своей позиции, то с пониманием старался отнестись к другой точке зрения. Так, Владимир Васильевич мог горячо доказывать, что проведение полевых работ в таком-то районе, с его точки зрения, нецелесообразно. Но после двух-трех обсуждений он делался вашим сторонником и гово-

рил: “Ну, хорошо, езжайте, а осенью посмотрим”. Свой авторитет и власть Владимир Васильевич не употреблял во вред ученому. И в этом тоже сказывалась его мудрость.

Владимир Васильевич представляется мне *Человеком* с большой буквы. В нем органически сочетались интеллигентность, профессионализм и лучшие человеческие качества. Наверное, я не

преувеличу, если скажу, что он оставил в нашей памяти после себя поле нежности и уважения, знак чистоты и порядочности. И, как сказал поэт: “Об ушедших не говори с тоской – их нет, но с благодарностью – были”. Наверное, такие ученые, как Владимир Васильевич, принадлежали к особому ордену великих личностей, которые сочетают талант, порядочность и трудолюбие.

Г.Н. Садовников (Московский государственный геолого-разведочный университет)

В.В. Меннер: воспоминания из 50-х

Кабинет Меннера

Если при входе по парадной лестнице ГИНа на второй этаж повернуть направо, то первая справа дверь хорошо знакома только мужской половине сотрудников института и уборщицам. В 1953 г., когда я впервые пришел в Геологический институт, это помещение площадью около 20 м² было разделено пополам, и заведение, которое находится там сейчас, занимало лишь правую половину.

В левой же был сделан дощатый настил на высоте около метра. На образовавшиеся антресоли вела лестница из нескольких ступеней. Это и был кабинет заведующего тогда отделом стратиграфии ГИНа, то есть первого стратиграфа страны Владимира Васильевича Меннера. Единственное окно тоже было общее на два помещения.

Ступени упомянутой лестницы вынимались, и тогда внизу получался вход, точнее – лаз, ведущий в цокольное помещение кабинета, где хранились ящики с образцами. Образцы, таким образом, всегда были под рукой, точнее – под ногой. Я что-то не помню, чтобы Владимир Васильевич сам работал в этом подпольном камнехранилище, но мне – коллектору по тогдашней номенклатуре – это делать приходилось нередко.

В кабинете на антресолях стоял стол, два стула – один для хозяина, другой – для посетителя. И всюду – на полу и на столе (был ли шкаф – не помню) – книги в самых разных позах и в абсолютном беспорядке, по крайней мере, для постороннего взгляда.

Стул для посетителя пустовал только рано утром и тогда, когда очередной посетитель не рисковал вскарабкаться по ненадежной лестнице и разговаривал с Владимиром Васильевичем прямо из коридора. Так, например, всегда делала Софья Николаевна Наумова.

В остальное время к кабинету шла знаменитая длинная “очередь к Меннеру”, в которую вставляли пораньше, стояли долго, иногда часами, чтобы

обсудить проблемы и результаты и получить совет или благословение.

Лекции Меннера

С самого основания Московского геолого-разведочного института (сейчас – университета) Владимир Васильевич работал в нем, был одним из создателей кафедры палеонтологии и читал курс этой науки.

Курс палеонтологии на геолого-разведочном факультете шел два семестра. Когда была организована специальность ПС (“Поиски и съемка”), Меннер – один из инициаторов ее создания – добился расширения на ней курса палеонтологии до пяти семестров. Первые два семестра – палеонология беспозвоночных, третий – позвоночные, четвертый – палеоботаника, пятый – общие вопросы. Палеоботанику читал Всеволод Андреевич Вахрамеев (через несколько лет его заменил я), остальные разделы – Владимир Васильевич.

В это время издавался справочник “Основы палеонтологии”¹. Одни тома только что вышли, другие находились в издании или их написание заканчивалось. Владимир Васильевич принял в лекциях для ПС систематику “Основ палеонтологии”. На каждом заседании кафедры обсуждались все новости, касающиеся тем ближайших лекций.

Звонок. Закрываются двери аудиторий. Институт постепенно замолкает. Начались занятия. Мы на балюстраде третьего этажа около кабинета Кафедры палеонтологии (речь идет о старом здании Московского геолого-разведочного института на Моховой, где сейчас Геологический музей им. В.И. Вернадского), ждем.

¹ Основы палеонтологии: Справочник для палеонтологов и геологов СССР: В 15 т. / Гл. ред. Ю.А. Орлов. М.: Госгеолтехиздат, 1958–1964.

Мощный звук энергично раскрываемых дверей внизу. Рокошущее “Здрасть!” Это Владимир Васильевич там, внизу, вполголоса поздоровался с вахтерами. Шорох развевающихся пол плаща или пальто по стенам – и Владимир Васильевич взлетает через ступеньку к нам, бросает одежду и портфель и – вниз, в двадцатую аудиторию. И здесь его рокошущий баритон заполняет ее всю, до последнего ряда. Полупустой, как нередко сейчас, аудитория никогда не бывала.

Кружок Меннера

Несколько лет при кафедре палеонтологии работал студенческий научный кружок. Инициатором его создания был я. Произошло это так.

Студенческое научное общество Московского геолого-разведочного института организовывало тогда “экскурсии выходного дня” по карьерам Подмосковья. Начали их минералоги, прежде всего, Виктор Иванович Степанов, но постепенно в сборах стал появляться, а потом и преобладать палеонтологический материал.

Я был одним из организаторов экскурсий и “самый знающий палеонтолог” из их участников: тогда я учился у Нины Александровны Шишовой в Палеонтологическом институте делать шлифы мшанок – моей первой палеонтологической любви.

Освоить весь собираемый материал мы с Валей Куликовой (Валентиной Николаевной Синельниковой) не могли, и я пошел на поклон к заведующей кафедрой палеонтологии Марии Александровне Болховитиновой и своему лектору по палеонтологии – Владимиру Васильевичу. Он и стал руководить кружком, в котором, кроме нас с Валей, были еще двое ребят – Ленечка (Леня Миронов) и Сенечка (Володя Синельников). Не помню, были ли они еще школьниками или поступали в институт, но не набрали необходимого количества баллов. Во всяком случае, они потом пошли служить в армию, и наш кружок, по выражению Роберта Красненко, “превратился в диаметр”. Но вскоре он пополнился молодежью. В нем стали работать Володя Забродин, Эля Орлова, Юра Федосеев, Слава Фонарев...

На первых порах все мы определяли брахиопод, которых было больше всего в сборах. Использовали недавно вышедший определитель Т.Г. Сарычевой и А.Н. Сокольской². Каждый сидел со своей формой, Владимир Васильевич помогал в трудных ситуациях и проверял результат. Образцы, определение которых не получалось, откладывали в

сторону и, когда их набиралось достаточно, Владимир Васильевич приглашал к нам Татьяну Георгиевну Сарычеву.

На следующий год определение брахиопод продолжалось, но каждый дополнительно получил задание по изучению какой-то своей группы: Валя Куликова – двустворок карбона, Эля Орлова – мелких фораминифер оксфорда (отмывала их из собственноручно отобранных проб), Юра Федосеев – шестилучевых кораллов юры, Слава Фонарев – фузулинид карбона (учился делать ориентированные шлифы). Я продолжал заниматься мшанками, а кроме того – хететидами карбона, о связи которых с мшанками в это время думал и говорил Владимир Васильевич.

Консультировать нас Владимир Васильевич приглашал сотрудников Геологического института. Орлову консультировала молодая, но уже обратившая на себя внимание Кира Кузнецова, меня – уже доктор, но далеко еще не академик Борис Сергеевич Соколов. Дальнейшая геологическая судьба кружковцев сложилась по-разному, но бесследно занятия с Меннером ни для кого не прошли.

В поле с Меннером

Естественно, на свою первую производственную практику после третьего курса я поехал с Владимиром Васильевичем. А он тогда возглавлял экспедицию Геологического института на Нижнюю Тунгуску. Отряд Владимира Васильевича занимался стратиграфией угленосных отложений верхнего палеозоя. В этом отряде я и стал работать в 1953 г.

...Первое собственно полевое впечатление – первый лагерь. Отряд (из геологов кроме меня в его составе были прораб-геолог Кира Васильевна Виноградова и коллектор Володя Семененко) выплыл из Туруханска вверх по Нижней Тунгуске на двух больших спаренных лодках. На одной из них были бочки с бензином для катера, на другой (крытой) – вещи и люди. Под бортом еще одна небольшая лодка – “пристяжная”. Это сооружение буксировал БМК (буксирный малый катер) с экипажем из Василия Ивановича Трубникова (из ГИНа) и Владимира Николаевича Дрюкова, красноярца. Спальных мест, понятно, не было.

Вечером пристали для ночлега, разгрузились... И только тогда у меня возник вопрос: “А где спать-то?” Крутом валуны и крупные гальки и ничего более. Ответом были действия Владимира Васильевича. Оказалось, что, если выбрать относительно плоское место, то одни камни можно откатить, другие выкопать, третьи, наоборот, засыпать – и получалось отличное место для палатки. Вбить колья в такой “грунт” было нереально, но они и не

² Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н. Определитель палеозойских брахиопод Подмосковной котловины. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 308 с.



В.В. Меннер во время полевых работ на р. Нижняя Тунгуска (1953 г.)

требовались. Растяжки крепились на крупных камнях.

...“О-го-го!!! Восемь часов!!! Подъем!!!” – этот возглас каждый день будил лагерь и окрестную тайгу по обоим берегам Нижней Тунгуски. Завтрак уже был готов, и через час – в маршрут.

Маршруты проходили по берегам Нижней Тунгуски и ее притоков. И это была не ходьба, а нечто среднее между ходьбой, бегом и прыжками. Можно было двигаться очень осторожно, но тогда это получалось крайне медленно. Володя Семененко действовал именно так и, может быть, поэтому больше в тайгу не ездил. А я усвоил манеру Владимира Васильевича: на быстром ходу легче было держать равновесие. Позднее, когда среди уже моих коллекторов появлялись ребята, которые на ровном месте меня обгоняли, они далеко отставали, когда маршрут шел по камням.

...“О-го-го!!! Подъем!!!”. Почему-то без стандартного “Восемь часов!!!”. И глаза категорически не хотят открываться. Смотрю на часы. Понятно. Пока еще пяти нет, но светло-то всю ночь. В Приполярье – пора белых ночей. Причина раннего подъема оказалась очень простой. Накануне катер ушел вниз по Тунгуске перебрасывать с одного берега на другой отряд Володи (Владимира Влади-

мировича Меннера). Освободили для этого большую лодку, выгрузив с нее бочки с горючим на берег и закатив их вверх метра на два. А ночью вода неожиданно поднялась, и бочки поплыли. Вот и случился аврал.

Владимир Васильевич с рабочим на “пристяжной” поплыли вниз по реке догонять “беглецов”, а остальные бежали по берегу и затаскивали на берег бочки, попавшие в тихую воду или застрявшие в камнях. Операция прошла успешно.

...Хлеб возили с собой, пополняя его запасы в рудничном поселке Ногинск или во временном поселке разведочной партии близ устья реки Северной. Но однажды хлеб кончился, когда и до того, и до другого было достаточно далеко. Ехать специально за хлебом было накладно. Завести тесто не стало проблемой. Не помню, делала ли это повариха Лиза или мастер на все руки Василий Иванович. Зато точно помню, что печку из камней складывал и топил Владимир Васильевич. Хлебный вопрос был решен.

...В конце сезона мы с Владимиром Васильевичем были в маршруте у устья реки Анакит. Владимир Васильевич делал записи в дневнике, я смотрел на бегущую мимо коричневатую-зеленую воду Тунгуски. Пауза что-то затянулась. Я взглянул на Владимира Васильевича и увидел, что он не пишет, а смотрит то на правый берег, то на левый, иногда беззвучно или почти беззвучно шевеля губами, иногда замолкая. Попытался и я проследить за его взглядами.

На левом берегу километрах в десяти выше по реке был виден Ногинск. У штольни горели лампы. Графит добывали зимой и складировали на берегу. Весной по большой воде его увозили на баржах. А штольню, расположенную у самой воды, в паводок каждый год река заливала, и лето уходило на то, чтобы привести ее в порядок. Над поселком на склоне белели покрытые ягелем осыпи так называемых ногинских песчаников.

На правом берегу на полпути до Ногинска виднелось обнажение песчаников, над которым в прошлом году Елена Степановна Рассказова (палеоботаник, научный сотрудник ГИНа, тогда занимавшаяся палеозойской флорой в группе Марии Федоровны Нейбург) нашла раннепермские кордаиты.

Напротив нас на правом берегу выходили анакитские песчаники, под которыми у самой воды Владимир Васильевич в прошлом году нашел карбоновые ангариидумы³, а когда Елена Степановна попыталась повторить сборы – ей это не удалось: вода прибыла и закрыла слой с растениями. И в этом году вода была высокой. Все. Больше ничего я не видел. А Владимир Васильевич все сидел и о чем-то беседовал сам с собой. Я снова

³ *Angaridium* – голосеменные растения с папоротниковидной листвой.

стал смотреть на Тунгуску. Бег воды чем-то завораживал.

И вдруг голос Владимира Васильевича: “Отшут бы их драл!!!” Это про кого? “Ге-ен!” Это уже ко мне. И Владимир Васильевич показал мне то, над чем он так долго размышлял. Песчаники – и анакитские, и ногинские, и те, что между ними на правом берегу – единое геологическое тело. Действительно, хорошо было видно, как они прослеживаются вдоль Тунгуски, то слегка воздымаясь и уходя в тайгу, то опускаясь и снова белея на крутой нижней части склона и на бечевнике. И наши маршруты последних дней с этим хорошо увязывались.

Но это ставило крест на стратиграфической схеме О.Л. Эйнора и Г.П. Радченко, тогда единственной опубликованной по Нижней Тунгуске. Владимир Васильевич составил новую стратиграфическую схему, которую доложил на Первом межведомственном совещании по стратиграфии

Средней Сибири в Ленинграде в 1956 г. Совещание приняло схему Меннера. Справедливость ее была подтверждена всеми последующими работами.

Правда, вскоре стало ясно, что создал Владимир Васильевич эту схему самостоятельно, но не первым. Она была составлена еще в 1936 г. удивительным томским геологом Лазарем Максимовичем Шороховым, который был репрессирован в 1937 г. и исчез в ГУЛАГе. Материалы ушли на закрытые полки. Меннер о них не знал, Эйнор и Радченко – знали и на свой лад использовали, не сделав членораздельных ссылок. Тогда это было естественно. Но и когда с “врагами народа” все стало ясно, и уже можно было об этом говорить, они не сочли нужным рассказать правду. Шорохов был реабилитирован за отсутствием состава преступления в 1954 г., а геологическая реабилитация началась чуть раньше – тогда, у устья Анакита.

И.А. Игнатьев (Геологический институт РАН)

В.В. Меннер – палеонтология – С.В. Мейен

Об академике Меннере я впервые услышал от моего учителя – С.В. Мейена (1935–1987). Это имя часто произносилось в 215-й комнате ГИНа, куда я еще школьником приходил заниматься палеоботаникой. Говорили о Меннере всегда с уважением.

Поступив в 1976 г. на кафедру палеонтологии МГУ, заведующим которой был в то время Владимир Васильевич, я до четвертого курса практически не сталкивался с ним. Повседневной работой кафедры руководил его заместитель – В.В. Друщиц (1916–1983) – неординарная личность, ветеран войны с тернистой боевой биографией¹.

На кафедре у академика не было отдельного кабинета. Задолго до того, как он взял ее под свою опеку, после переезда Университета в новое здание на Ленинских горах, в четырех из семи выделенных кафедре больших светлых комнат уютно разместились преподаватели и научные сотрудники. В двух они устроили себе лаборатории и лишь одна (520-я) – была оставлена для работы студентов всех курсов². Естественно, заниматься в ней было весьма неудобно.

Изменить эту ситуацию не представлялось возможным: обладатели комнат и лабораторных помещений держались за “свое кровное”. Любая попытка вернуть помещения и оборудование учебному процессу была бы представлена как посягательство на “интересы науки”.

В этих условиях В.В. Меннер считал безнравственным претендовать на личные апартаменты в ущерб студентам, а главное – учебному процессу. Он принадлежал к великому типу советских ученых, для которых общее, коллективное, государственное дело – работа института, кафедры и отрасли в целом – были важнее всего личного. Жизнь этих подвижников и создателей науки великой страны протекала в напряженной исследовательской и организационной деятельности, прерываемой краткими часами отдыха. Личное кредо составляли жертвенность, трудолюбие, добросовестность и аскетизм. В.В. Меннер настолько отдавался своей работе, что совершенно забывал о себе и своем здоровье.

Как немногие члены Академии, Владимир Васильевич был доступен. Обратиться к нему со своими проблемами мог каждый, включая стажеров и студентов. И каждому он старался помочь. Раз в неделю Меннер принимал на кафедре, и к нему выстраивалась очередь из ее сотрудников.

Но, оставаясь доступным и доброжелательным, Меннер умел хранить достоинство и авторитет

¹ О нем см.: Янин Б.Т. Основные этапы развития палеонтологии в Московском университете // Палеонтологический альманах. Сборник к 60-летию кафедры палеонтологии МГУ: 1939–1999. М.: Изд-во МГУ, 1999. С. 34–37.

² Половина комнаты была занята лаборантами кафедры.

учителя и главы кафедры. Его нельзя было представить манкирующим своими обязанностями или фамиллярно курящим со студентами. К сожалению, после его кончины эта традиция, идущая от старой русской школы, была нарушена.

* * *

В отличие от своих предшественников – ведущих кафедрой – академиков А.А. Борисяка (1872–1944)³ и Ю.А. Орлова (1893–1966)⁴, Меннер был последовательным сторонником “геологической” палеонтологии. По его убеждениям, палеонтология является самостоятельной, существенно биологической дисциплиной, которая, не будучи “служанкой” (*ancilla geologiae*), все же неотделима от геологии.

Только такой подход позволяет изучать ископаемые органические остатки в естественной связи с их геологическим “фоном” и при этом не допускать вытеснения фундаментальных палеонтологических изысканий “узко-хозяйственным развитием стратиграфических исследований и определительской работой”⁵. Лишь при таком подходе возможно эффективное внедрение достижений палеонтологии в геологическую практику. В.В. Меннер – один из создателей палеонтологической службы страны – хорошо это понимал.

В наиболее последовательном виде его концепция осуществлялась в стенах Геологического института АН СССР (ныне – РАН), входившего в состав Отделения геолого-географических наук (ОГГН) Академии.

Возглавляя стратиграфическое направление, В.В. Меннер всячески способствовал развитию новых палеонтологических ячеек и передовых методов палеозоологических и палеоботанических

исследований. В частности, благодаря его поддержке было поставлено углубленное изучение таких стратиграфически важных групп растительных микрофоссилий, как миоспоры и динофлагеллаты. Палинологические работы, осуществлявшиеся под руководством Е.Д. Заклинской и С.Н. Наумовой, пользовались его неизменным вниманием.

В середине 60-х годов В.В. Меннер поддержал начатое С.В. Мейеном систематическое применение кутикулярного и микроструктурного анализа макроостатков растений, а также работу по упорядочению систематики ископаемых растений.

* * *

Развивая “геологическую” палеонтологию, Меннер продолжал линию своих учителей – академиков А.Д. Архангельского (1880–1940) и Н.С. Шатского (1895–1960). Еще перед войной А.Д. Архангельский, являвшийся первым директором ГИНа после его перевода в Москву⁶, с помощью академика А.А. Борисяка разрабатывал план создания в институте, в рамках ОГГН, сильного палеонтологического сектора, тесно связанного с нуждами геологической практики. Война приостановила эти начинания, но после Победы они были возобновлены под руководством ставшего к тому времени директором ГИНа Н.С. Шатского.

Время показало глубокую правоту В.В. Меннера. Развитие “чистой”, “биологической” палеонтологии в отрыве от геологии породило ущербный тип палеонтолога, занятого мелким “описательством” и компиляцией спекулятивных филогений. Другим последствием “биологического сепаратизма” стали растущая раздробленность и мельчание палеонтологических исследований, а также гипертрофированное развитие маргинальной тематики в ущерб фундаментальным направлениям⁷.

В то же время, Меннер занимал взвешенную позицию в неоднократно поднимавшемся в 50-е годы вопросе о передаче Палеонтологического института АН СССР (ныне – РАН) в ОГГН. В письме Ю.А. Орлова к академику-секретарю биологического отделения А.И. Опарину и его заместителю члену-корреспонденту А.Л. Курсанову (январь 1953 г.) указывалось, что “наши научные друзья из ГИНа – В.И. Громов, В.В. Меннер, М.Ф. Нейбург (палеоботаник), Д.М. Раузер-Черноусова, когда-то приглашавшие нас перейти в ОГГН, в настоящее время советуют ни в коем случае этого не делать, а остаться, в интересах палеонтологии, в Отделении биологических наук”⁸.

⁶ В 1934–1935 гг.; тогда ГИН назывался Институтом геологических наук (ИГН).

⁷ В частности, связанным с изучением ископаемых позвоночных животных, палеозоологии и палеоэкологии.

⁸ Шишкин М.А. Нечто из истории Палеонтологического института. 1993. Неопубликованная рукопись, копия которой хранится в научном архиве С.В. Мейена.

³ Обосновывая курс на обособление “биологической” палеонтологии в стенах Палеонтологического института АН СССР (ныне – РАН) в составе биологического отделения Академии, Борисяк настаивал на том, что произошла “ошибка истории”, “в результате которой палеонтология в течение полувека (от Кювье до Дарвина) была подсобной геологической дисциплиной... Такое положение... изолировало ее от биологических наук и препятствовало выявлению возможностей ее материала в области биологических исследований” (Борисяк А.А. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 8–10).

⁴ Многолетняя борьба директора Палеонтологического института АН СССР Ю.А. Орлова за сохранение этого института в составе биологического отделения Академии подробно описана в неопубликованной рукописи М.А. Шишкина “Нечто из истории Палеонтологического института” (1993 г.), копия которой хранится в научном архиве С.В. Мейена.

⁵ Выражение из Резолюции Ученого совета Палеонтологического института РАН от 15 января 1952 г. против передачи института в ОГГН. Цит. по рукописи М.А. Шишкина “Нечто из истории Палеонтологического института”, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

В составленной В.В. Меннером и Ю.А. Орловым записке “О положении стратиграфических работ в ОГГН АН СССР” (1959 г.) подчеркивалось, что, с точки зрения наиболее эффективной организации работы палеонтологов в стенах Академии, было бы нецелесообразно сосредоточивать их в одном учреждении или отделении⁹.

Выступления В.В. Меннера сыграли важную роль в том, чтобы начатая в 1952 г. Л.Ш. Давиташвили дискуссия о состоянии советской палеонтологии и перспективах ее развития не стала повторением печально известной сессии ВАСХНИЛ 1948 года, приведшей к разгрому генетики в СССР.

* * *

По признанию нынешнего заведующего кафедрой палеонтологии МГУ И.С. Барскова, “процесс взаимной адаптации Владимира Васильевича и коллектива кафедры не был автоматическим. На кафедре, созданной и воспитанной Ю.А. Орловым, ... сохранилась традиция фундаментального биологического подхода к преподаванию палеонтологии и научным исследованиям в этой области. ... Один из вопросов, который волновал коллектив кафедры: произойдет ли с приходом В.В. Меннера – стратиграфа из ГИНа и МГРИ, организаций геологического профиля, переориентация, смена идеологии в научной и учебной работе кафедры. Эти опасения были развеяны почти сразу же”¹⁰.

Опытный руководитель и организатор, Меннер не стал затрагивать коллективный миф о “традициях фундаментального биологического подхода”, хранимых сотрудниками “Орловского призыва”¹¹. Он пытался воздействовать своим авторитетом и примером. Ему не возражали, наоборот, льстили, писали панегирики, старались использовать в своих целях, но продолжали воспринимать как чужака – “стратиграфа из ГИНа и МГРИ”.

После кончины В.В. Друщица, единственной единомышленницей Меннера на кафедре оставалась выпускница МГРИ Н.И. Маслакова (1919–1988) – талантливый микропалеонтолог и замечательный человек, много сделавшая для стратиграфии верхнего мела и палеогена юга СССР.

Следя за тем, чтобы учебные программы давали необходимую биологическую и геологическую подготовку, В.В. Меннер сосредоточил свои усилия

на стратегических вопросах повышения квалификации палеонтологов и укрепления кадрами палеонтологических ячеек в науке и на производстве.

По свидетельству Ю.Б. Гладенкова, в кругу ближайших учеников и сотрудников Меннер признавался, что за все годы руководства кафедрой ему так и не удалось изменить ее “идеологию”. При этом он с гордостью говорил, что был и остается “человеком ГИНа”.

* * *

В порядке учебной нагрузки В.В. Меннер читал на кафедре семестровый курс “Биостратиграфия” для четверокурсников-палеонтологов.

На лекцию он всегда приходил чуть загодя, с потертым, набитым бумагами портфелем и выдавшим виды рулоном настенной графики под мышкой.

Великий стратиграф Меннер не был ярким оратором. Лекции он читал сидя за столом в маленькой аудитории, негромким голосом, изредка поглядывая на слушателей и лежавшие перед ним записи. Однако отсутствие риторического лоска с лихвой компенсировались содержательными достоинствами лекций – широтой охвата материала и лаконичной ясностью.

В лекциях Меннера почти не было теории. Это был практический курс, который знакомил с актуальными проблемами биостратиграфии всех геологических систем от венда до квартала – “стратиграфия дела”, идеал которой нес студентам Меннер.

* * *

Сергей Викторович Мейен – один из крупнейших палеоботаников современности, всю жизнь проработавший в ГИНе, многим обязан В.В. Меннеру.

В сентябре 1962 г. трагически погибла наставник Мейена в палеоботанике – доктор геолого-минералогических наук М.Ф. Нейбург (р. 1894). Зловещую роль в этом сыграла вышедшая накануне книга В.И. Яворского по истории геологического изучения Кузнецкого угольного бассейна¹², в которой всячески принижались научные заслуги Марии Фридриховны. Находясь в депрессивном состоянии, она попала под поезд¹³.

В те нелегкие для молодого Мейена дни В.В. Меннер не только принял на себя миссию сообщить ему о гибели учителя, но и поддержал идею написать совместную статью-рецензию на книгу Яворского, чтобы восстановить историческую справедливость¹⁴. “Вряд ли можно оспаривать, – говорилось в рецензии, – право каждого исследователя подчеркивать в историческом очерке те работы, которые, по его мне-

⁹ Там же.

¹⁰ Барсков И.С. В.В. Меннер и кафедра палеонтологии МГУ // Владимир Васильевич Меннер: Ученый и человек. М.: Геологический институт РАН, 1995. С. 26.

¹¹ Имеются в виду сотрудники кафедры (из числа ее выпускников и аспирантов), набранные Ю.А. Орловым в связи с расширением штатов после переезда Университета в новое здание на Воробьевых горах в 1953 г. (О.Б. Бондаренко, Т.Н. Горбачик, И.А. Михайлова, Т.Н. Смирнова, Б.Т. Янин и др.).

¹² Яворский В.И. Очерк по истории геологического исследования Кузнецкого бассейна. М.: Госгеолтехиздат, 1962. 144 с.

¹³ Подробнее см.: Мейен С.В. М.Ф. Нейбург (замечки ученика) // Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Москва, 25–26 декабря 2000 г. М.: ГЕОС, 2001. С. 256–257.

¹⁴ Меннер В.В., Мейен С.В. К вопросу об истории установления возраста угленосных отложений Кузбасса // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1964. № 5. С. 98–103.

нию, представляют наибольший интерес, или обходить вниманием работы малосущественные. Но систематичность, с которой В.И. Яворский игнорирует столь важные работы, какими явились в свое время и остаются поныне работы М.Ф. Нейбург ..., не может быть ничем оправдана”¹⁵.

В последующие годы В.В. Меннер всячески опекал С.В. Мейена и его начинания. После кончины Нейбург встал вопрос о публикации ее научного наследия, прежде всего, – двух заключительных томов “Пермской флоры Печорского бассейна”. Меннер взял на себя ответственность за это издание¹⁶, указав в предисловии к нему, что “редакция и подготовка ... к печати осуществлены ближайшим учеником М.Ф. Нейбург, продолжающим ее работы по верхнепалеозойской флоре, – С.В. Мейеном”¹⁷.

В.В. Меннер стал официальным оппонентом кандидатской диссертации С.В. Мейена “Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии”¹⁸. “Не остается никаких сомнений, – писал он в отзыве, – что автор действительно подошел к решению задачи, поставленной перед ним М.Ф. Нейбург. Проведенные им исследования развивают начатое М.Ф. Нейбург использование кутикулярного анализа для изучения позднелпалеозойских растений СССР и открывает новые горизонты в изучении кордаитов...”¹⁹.

Еще существенней была помощь В.В. Меннера при защите докторской диссертации Мейена “Сравнительно-исторический анализ каменноугольных и пермских флор Евразии”²⁰, подготовку которой он сам и вдохновил.

“Незадолго перед отпуском, – писал С.В. Мейен в одном из писем тех лет, – я имел с Меннером двухчасовой разговор. Он сказал, что через 2–3 года ждет от меня готовую докторскую диссертацию.

Срок, конечно, смешной, но все же откладывать далеко мне нельзя”²¹.

Единогласно поддержанная в декабре 1969 г. на заседании Ученого совета ГИНа диссертация Мей-



М.Ф. Нейбург (Узкое, 1959 г.)

ена была отклонена Пленумом ВАКа из-за отрицательного отзыва рецензента ВАКа – Г.П. Радченко, известного специалиста по позднелпалеозойским флорам СССР. Помимо научных замечаний, отзыв содержал по сути политические обвинения в замалчивании заслуг и огульной критике работ советских палеоботаников²². На заседание Пленума ВАКа, где решался вопрос о присуждении ему степени доктора, С.В. Мейен вызван не был, что само по себе порождало мрачные предчувствия.

По признанию Мейена, такой поворот событий его деморализовал. “Сейчас я стараюсь заниматься другими делами, – писал он вскоре после решения ВАКа, – но мысль все время возвращается к этому гнусу, я все время мысленно отвечаю на его подлые и нелепые обвинения”²³. В.В. Меннер всячески ободрял и поддерживал его своими советами, готовя энергичный ответ инвективам Радченко.

В то время Владимир Васильевич исполнял обязанности директора ГИНа. 16 марта 1971 г. он издал приказ по институту, в котором говорилось, что “диссертация С.В. Мейена является первой диссертацией из числа защищенных в Институте, отклоненной ВАКом. Придавая исключительное значение качеству квалификационной деятельности Ученого совета, Дирекция института поручает комиссии, составленной из числа ведущих сотрудников института, рассмотреть вопрос о полноценности работы С.В. Мейена в свете критических замечаний, содержащихся в отзыве рецензента ВАК”²⁴.

¹⁵ Там же, с. 99.

¹⁶ Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 2: Членистостебельные (Sphenopsida). М.: Наука, 1964. 139 с.; Она же. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 3: Кордаитовые (Cordaitales), войновские (Vojnovskyales), семена голосеменных неясного систематического положения (Semina gymnospermarum incertae sedis). М.: Наука, 1965. 145 с.

¹⁷ Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 2: Членистостебельные (Sphenopsida). М.: Наука, 1964. С. 5.

¹⁸ Мейен С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение): Автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. М., 1964. 19 с.

¹⁹ Цит. по экземпляру отзыва В.В. Меннера, хранящемуся в научном архиве С.В. Мейена.

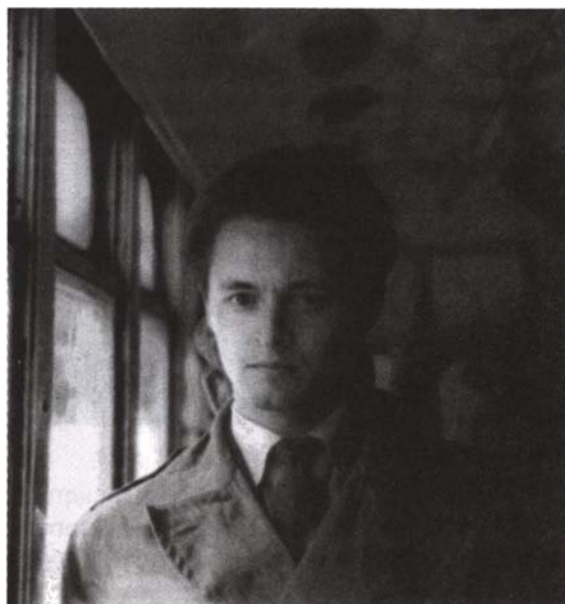
²⁰ Мейен С.В. Сравнительно-исторический анализ каменноугольных и пермских флор Евразии: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минер. наук. М., 1969. 50 с.

²¹ Письмо к А.А. Лазаренко от 23.08.66 г. Копия хранится в научном архиве С.В. Мейена.

²² Радченко Г.П. Отзыв о работе С.В. Мейена “Сравнительно-исторический анализ каменноугольных и пермских флор Евразии”, представленной на соискание ученой степени доктора геолого-минералогических наук. 21 с. Копия хранится в научном архиве С.В. Мейена.

²³ Письмо к С.В. Сухову от 29.06.70 г. Копия хранится в научном архиве С.В. Мейена.

²⁴ Приказ по Геологическому институту Академии наук СССР №11 от 16 марта 1971 г. Копия хранится в научном архиве С.В. Мейена.



С.В. Мейен (Москва, начало 60-х годов)

Получив положительное заключение комиссии²⁵, Меннер направил письмо Председателю ВАКа В.П. Елютину, в котором выразил мотивированное несогласие Института с решением Пленума ВАКа. “С.В. Мейен, – писал он, – является одним из наиболее талантливых палеоботаников-стратиграфов в нашей стране”. Выдвинутые против него обвинения в “отсутствии патриотизма при оценке роли советских ученых в разработке проблем, рассматриваемых в диссертации”, были названы “особенно надуманными и даже провокационными”. В письме выражалась просьба ознакомить с его содержанием, а равно с заключением комиссии членов Пленума ВАКа²⁶.

В результате этих усилий, 4 июня 1971 г. Пленум ВАКа утвердил С.В. Мейена в ученой степени доктора геолого-минералогических наук.

* * *

Работы В.В. Меннера оказали существенное влияние на формирование теоретико-стратиграфических взглядов С.В. Мейена.

По оценке последнего, в своей основополагающей монографии²⁷ В.В. Меннер “предостерегал в равной мере против “гипноза слоя” и “гипноза единства палеонтологической характеристики” и указывал на необходимость палеоэкосистемного (по новой терминологии) анализа”²⁸. В ней же было впервые подчеркнуто значение параллелизма фенотипической и модификационной изменчивости для стратиграфии²⁹. Именно благодаря работам В.В. Меннера в отечественной литературе получила распространение тенденция связывать стратоны с этапами эволюции организмов, а их границы – с границами этих этапов³⁰.

В.В. Меннер был доброжелательным, но, в то же время, принципиальным критиком теоретико-стратиграфических построений С.В. Мейена. В научном архиве последнего сохранились занимающие больше десятка страниц подробные рукописные замечания Владимира Васильевича к первому варианту “Введения в теорию стратиграфии”³¹. Вот лишь некоторые из них: “Гл. 1 – замечаний не вызывает. ... § 12 на стр. 15 неверен – ошибочен. Не учтена скользящая природа фациальных границ... с. 37 – едва ли можно говорить о связи биологической продуктивности экосистемы с флуктуациями геомагнитного поля... Гл. 8. ... Неясно, почему (с. 66) стратоны РСШ гораздо менее стабильны, нежели стратоны МСШ – сравни всю историю стратиграфии. ...Гл. 13. Стратиграфия и картирование. В главе совсем не оттенена значительно меньшая структурность карт, составляемых в легендах с диахронными границами подразделений...”.

В.В. Меннер и С.В. Мейен не раз выступали вместе по ключевым проблемам стратиграфии. Так, 26 декабря 1969 г. на совместном заседании Палеонтологической³² и Геологической секций МОИП они сделали программный доклад об основных типах биостратиграфических ошибок, показав, что “истинной причиной неоднозначности датировок в большинстве случаев является не ... асинхронность гомотаксальных фаун и флор, а логические ошибки, допущенные исследователем”³³.

Меннер и Мейен выделили четыре основных типа подобных ошибок (“неправомерная анало-

²⁵ Заключение Комиссии по рассмотрению диссертации С.В. Мейена “Сравнительно-исторический анализ каменноугольных и пермских флор Евразии”, защищенной в Ученом совете Геологического ин-та АН СССР на ученую степень доктора геолого-минералогических наук, в связи с отзывом рецензента ВАКа. 8 с. Март 1971 г. Копия хранится в научном архиве С.В. Мейена.

²⁶ Меннер В.В. Письмо Председателю Высшей аттестационной комиссии Министерства высшего и среднего специального образования СССР В.П. Елютину. Март 1971 г. 4 с. Копия хранится в научном архиве С.В. Мейена.

²⁷ Меннер В.В. Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 373 с.

²⁸ Мейен С.В. Понятия “естественность” и “одновременность” в стратиграфии // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1974. № 5. С. 88–89.

²⁹ Мейен С.В. Введение в теорию стратиграфии. М.: Наука, 1989. С. 95.

³⁰ Мейен С.В. Палеоэкосистемный подход / С.В. Мейен. Введение в теорию стратиграфии. М.: Наука, 1989. С. 164.

³¹ Мейен С.В. Введение в теорию стратиграфии. М.: ВИНТИ, деп. рук. № 1749-74 Деп. 186 с.

³² Председателем секции был в то время В.В. Меннер.

³³ Меннер В.В., Мейен С.В. Об основных типах биостратиграфических ошибок // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1971. Т. 46, № 2. С. 137.

гия”, “потеря интервала”, “игнорирование стратотипа” и “смещение понятий”).

* * *

Еще одним общим делом В.В. Меннера и С.В. Мейена стала борьба за сохранение геологических и палеонтологических коллекций. Еще в первые месяцы Великой Отечественной войны работала специальная комиссия по спасению коллекций Геологического института, которую возглавляли академик А.Е. Ферсман и В.В. Меннер³⁴. В послевоенные годы государственное рачительное отношение к сборам геологов и палеонтологов постепенно сменилось равнодушием и безответственностью.

В 1970 г., озабоченные ситуацией с хранением фондовых геологических и палеонтологических коллекций в стране, В.В. Меннер и С.В. Мейен выступили в печати с идеей создания национального естественно-исторического музея³⁵.

“Ежегодно, – говорилось в опубликованной ими статье, – на обработку (только в Москве) поступает материал, стоящий многие миллионы рублей. За кусок породы размером со спичечный коробок, добытый из скважины, пробуренной в труднодоступном районе, государство платит 30–40 рублей. Самая малая стоимость образца, привезенного из экспедиции, – 5 рублей. Коллекции после публикации отчетов о первой их обработке заколачиваются в ящики и отправляются на склады. В других городах дела обстоят не лучше...”

Мы предлагаем весь ансамбль сооружений университета и геологоразведочного института³⁶ превратить в национальный музей естественной истории... Важно, чтобы к этой проблеме было привлечено внимание. В сложившейся ситуации нельзя обойтись полумерами. Мы должны отдавать себе отчет в том, что нынешние темпы развития науки и уровень научных знаний требуют самого передового оборудования, самых новых средств, в том числе так необходимого места для научных исследований – самых современных музеев. Они – такое же средоточие науки, как лаборатории и библиотеки”.

³⁴ *Заклинская Е.Д.* Основные вехи палинологии кайнофита, развивавшиеся в Геологическом институте // Страницы истории Московской геологической школы. М.: Наука, 1985. С. 117. (Очерки по истории геологических знаний. Вып. 22).

³⁵ *Меннер В.В., Мейен С.В.* “Идея рождена! Что дальше?” // Лит. газ. 1974. № 38 (4272) от 16 сентября 1970 г. С. 2. Ранее и независимо аналогичная идея высказывалась еще в первой половине XIX столетия Президентом Московского общества испытателей природы Г.И. Фишером фон Вальдгеймом, но не была реализована из-за сопротивления со стороны руководства Московского университета.

³⁶ Имеется в виду комплекс зданий в центре Москвы на Моховой улице.

Лишь через два с лишним десятилетия, в начале “перестройки”, эта идея была отчасти воплощена путем создания Государственного геологического музея им. В.И. Вернадского, который, к сожалению, пока далек от идеала, видевшегося В.В. Меннеру и С.В. Мейену.

* * *

Владимир Васильевич не раз представлял в академические издания работы С.В. Мейена и помогал скорейшему их опубликованию. Поддерживал он и его научно-популяризаторскую деятельность, в том числе, публикацию книги “Из истории растительных династий”, к которой написал предисловие³⁷.

В 80-е годы В.В. Меннер, С.В. Мейен и В.П. Макридин возглавили подготовку не имеющего аналогов в мировой литературе труда “Современная палеонтология”³⁸, к созданию которого были привлечены лучшие палеонтологические силы страны.

“В определенные моменты истории науки, – говорилось в предисловии к этой работе, – в частности, палеонтологии, назревает острая необходимость в обобщениях значительно более крупного масштаба, отражающих состояние науки в целом, – ее структуру, теоретическую систему, актуальные проблемы, перспективы дальнейшего развития и практического приложения...”

В отличие от опубликованных ранее справочных палеонтологических изданий, носящих описательный характер, данная работа представляет собой обобщение теоретической мысли в палеонтологии, является попыткой объединения теоретических и методических разделов этой науки”³⁹.

* * *

Академик В.В. Меннер оставался последней надеждой и опорой в ГИНе для неизлечимо больного, умиравшего С.В. Мейена, последние дни которого были омрачены обстановкой в институте, отсутствием поддержки выдвинутой им программы изучения флорогенеза и нападками в связи с предстоявшими выборами в Академию.

Мудрым, смелым, великодушным, скорым в помощи людям – таким запечатлелся В.В. Меннер в нашей благодарной памяти.

³⁷ *Меннер В.В.* Предисловие / *С.В. Мейен.* Из истории растительных династий. М.: Наука, 1971. С. 5–6.

³⁸ *Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение: Справочное пособие: В 2 т.* // Под ред. В.В. Меннера, В.П. Макридина. М.: Недра, 1988. Т. 1. 540 с.; Т. 2. 383 с.

³⁹ Там же. Т. 1. С. 5.

Часть 2

Фитогеография фанерозоя: событийно-флорогенетический подход

С.В. Мейен о принципах палеофлористического районирования

Теоретические основы палеофлористического районирования суши в позднем палеозое с наибольшей полнотой разработаны С.В. Мейеном (1935–1987).

Современные отечественные исследования в этом направлении базируются на принятых им подходах. Начало этим исследованиям было положено в начале 60-х годов в стенах Геологического института АН СССР (ныне – РАН) при поддержке академика В.В. Меннера.

Ниже помещены некоторые работы С.В. Мейена, посвященные принципам и методам палеофлористического районирования. Все они ранее не публиковались на русском языке, либо были напечатаны в малораспространенных изданиях.

М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев

Принципы палеофлористического районирования. Палеоклиматические реконструкции по палеоботаническим данным¹

Еще в середине прошлого века Й. Турман провел отчетливую грань между понятиями “флора” и “растительность”, которые, к сожалению, нередко смешиваются. Согласно сложившейся традиции, мы называем флорой общий систематический состав растений (всех или определенной группы: “флора покрытосеменных”) данной территории. Флора – это список таксонов. Растительность – это пространственные группировки растений, их естественные сообщества, причем группировки разного ранга.

Применительно к геологическому прошлому, мы часто говорим и о флоре, и о растительности (“раннемеловая флора Сибири”, “болотная растительность карбона”). Однако из-за трудностей соединения разрозненных частей ископаемых растений и из-за не меньших трудностей в воссоздании первичных ассоциаций растений понятия “флора” и “растительность” в палеоботанике приобретают значительную специфику.

Под флорой можно понимать как список растительных остатков, отнесенных в большинстве

своем к форм-родам и орган-родам² (особенно, если мы имеем дело с палеозойским и мезозойским материалом), так и составленный тем или иным методом список естественных таксонов, который неизбежно будет более или менее гипотетичным.

Точно также и в случае ископаемой растительности. Мы можем описать найденную в данном слое ассоциацию растительных остатков, свидетельствующую о каких-то чертах прошлой растительности. Далее с учетом условий захоронения этих остатков, пользуясь актуалистическими сравнениями и т.д., мы можем предложить гипотезу о типе соответствующей растительности.

Методы таких тафономических, палеоэкологических и затем палеогеоботанических исследований были обстоятельно суммированы В.А. Красиловым [1972б]. Делались попытки, правда, не совсем удачные, реконструкции растительности и по палинологическим данным [Самойлович и др., 1971].

¹ Печатается с небольшими сокращениями по машинописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена. Опубликовано на немецком языке под названием “Die Prinzipien der palaeofloristischen Gebietseinteilung. Palaeoklimatische Rekonstruktionen nach palaeobotanischen Angaben” как отдельная глава в коллективной монографии: Vakhrameev V.A., Dobruskina I.A., Meyen S.V., Zaklinskaya E.D. Palaeozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1978. S. 11–15.

² Родам, устанавливаемым по разрозненным (дисперсным) частям ископаемых растений, безотносительно к тому, каковы были роды целых растений, которым принадлежали эти части. Форм- и орган-роды различаются степенью дефектности: форм-роды из-за неполноты сохранности не удается поместить ни в одно из семейств естественной системы растений; орган-роды могут быть отнесены к одному из таких семейств (Ред.).

Специфика приложения понятий “флора” и “растительность” к ископаемому материалу особенно сказывается на принципах палеофлористического районирования. Прежде всего, отметим, что сам этот термин “палеофлористическое районирование”, употребляемый по традиции, не совсем удачен. Дело в том, что строго разделить флористические и геоботанические³ признаки при районировании не всегда удается.

Например, при выделении Ангарской области карбона особое значение имеет отсутствие здесь рода *Stigmara*. Внешне отсутствие или присутствие рода – флористический признак. Но, в сущности, опираясь на отсутствие стигмарий, мы подчеркиваем то обстоятельство, что в Ангарской области не было зарослей мангрового типа, т.е. это чисто геоботанический признак⁴.

Такой же двойной смысл имеют многие другие палеоботанические документы. Поэтому пространственные единицы (области, провинции и т.д., т.е. *фитохории*), получаемые при географическом анализе растительного покрова, хотя и называются нами палеофлористическими, в сущности, приближаются по смыслу к “дивизионам растительности”⁵ [Шмитхюзен, 1966].

Каковы же, в этом случае, критерии выделения фитохорий геологического прошлого? Вообще теоретически мыслимы следующие подходы к выбору критериев.

Карты районирования могут быть:

(1) чисто флористическими, когда учитывается только таксономический состав конкретных флор;

(2) помимо таксономического состава учитываются палеофитоценотические и палеоэкологические признаки (количественное участие отдельных таксонов, характер ассоциаций и т.д.);

(3) палеоботанические данные оцениваются с учетом палеогеографических и палеоклиматических данных, получаемых другими методами, а также обращается внимание на палеозоологические документы.

В первом случае мы будем получать чисто флористические единицы, во втором – нечто вроде “дивизионов растительности”, в третьем – экосистемные единицы, скорее являющиеся ландшафт-

ными, чем собственно ботаническими, хотя и с упором на растительный компонент ландшафта.

Следующая группа критериев связана с отношением к классификационному весу признаков. Здесь также возможны три подхода.

Районирование можно вести чисто индуктивно на нумерической основе по суммарному сходству конкретных флор и их совокупностей. При этом все особенности комплексов растений имеют равный вес. В результате мы получаем нечто вроде дендрограмм нумерической систематики.

Противоположный подход – дедуктивный – и предполагает априорное “взвешивание” признаков (например, принимается, что области должны различаться родовым составом растений, провинции – видовым составом и т.д.). Районирование ведется не снизу (от конкретных флор), а сверху, от самых крупных единиц.

Третий подход сочетает индуктивный и дедуктивный анализы с помощью метода последовательных приближений и, следовательно, осуществляется на типологической основе. Районирование ведется одновременно “снизу” и “сверху”, и классификационный вес каждого признака определяется в ходе исследования. Это значит, что в первом приближении обзревается весь материал сразу по крупной территории, делаются пробные наброски выделения как крупных, так и мелких фитохорий, подбираются гомогенные или гомогенно-мозаичные совокупности (*конгрегации*) конкретных флор, выявляются общие тенденции в изменении флор в пространстве и времени. Строится некая пробная модель районирования, которая сверяется с все большим массивом фактов, соответственно, модифицируется или заменяется другой моделью.

Наконец, третья группа критериев связана с отношением к историко-генетическому анализу. Районирование можно вести на историко-генетической основе, т.е. с учетом происхождения и дальнейшей судьбы каждой фитохории, ставя тем самым классификационный вес каждого признака в зависимость от его историко-генетического значения. Но можно осуществлять районирование отдельно для каждого временного среза, не обращая внимания на исторические тенденции, отражающиеся в этом срезе.

Итого: выявляется три группы критериев, причем критерии, принадлежащие разным группам, могут свободно комбинироваться. Первая и вторая группы включают по три критерия, а третья группа – два критерия. Теоретически мыслимо, таким образом, вести районирование 18 различными способами, каждый из которых вполне законен, обобщает факты под разными углами зрения и, в свою очередь, дает материал для различных обобщений.

³ Относящиеся не к флоре, а к растительности, растительным сообществам (*Ред.*).

⁴ Предположение о том, что еврамерийские древесные плауновидные с ризофорами *Stigmara* входили в состав мангрового типа сообществ карбона, не получило подтверждения (см.: [Мосейчик и др., 2003] и др.). Поэтому находки указанных ризофоров приходится рассматривать, прежде всего, как флористический признак, характеризующий Евразийскую область или царство (*Ред.*).

⁵ Широко распространенным ландшафтным комплексам растительности, характеризующимся определенным набором господствующих растительных формаций (*Ред.*).

Например, сочетание (1) чисто флористического подхода, (2) нумерического анализа (3) на одном временном срезе без обращения к исторической перспективе может быть полезным для фитогеографических исследований, но мало что даст, скажем, для палеогеографических реконструкций. Свои преимущества и недостатки имеет каждое из 18 возможных сочетаний критериев.

Так, районирование (представленное в монографии "Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени" [Вахрамеев и др., 1970; Vakhrameev et al., 1978]) имело своей целью, прежде всего, историко-геологические (палеогеографические, палеоклиматические, палеотектонические) и, в меньшей степени, общебиологические обобщения. Соответственно этим целям, осознанно или неосознанно, подбирались и критерии районирования. В целом, в основу районирования были положены таксономический состав с привлечением некоторых палеоэкологических и палеофитоценологических данных, а в незначительном размере – и более общих палеоэкосистемных (например, палеогеографических и палеоклиматических) наблюдений. Классификационный вес каждого признака выявлялся в ходе исследования, т.е. подход был преимущественно индуктивным и типологическим (метод *конгрегаций*). Ранг каждой фитохории определялся с учетом ее происхождения и дальнейшей судьбы...

Кратко остановимся теперь на двух формальных вопросах, а именно на иерархии фитохорий разного ранга и на названиях фитохорий. Опыт районирования палеозойских и мезозойских флор Евразии показывает, что достаточно иметь четырехступенчатую иерархию фитохорий разного ранга. Этими ступенями являются *царство, область, провинция и округ*.

Все четыре ступени приходится использовать лишь для отдельных эпох. Во многих случаях выделялись только три или даже две ступени, причем, в зависимости от степени дифференциации растительного покрова, фитохорией высшего ранга для одних эпох является царство, а для других – область.

Основной классификационной единицей, выделяемой на всех картах, является область, причем в одни эпохи области отличаются преимущественно таксономическим составом флор (например, эпохи позднего палеозоя), а в другие эпохи – преимущественно соотношениями доминирования отдельных групп при существенном таксономическом единстве на уровне родов (например, эпохи середины мезозоя)...

В.А. Красилов [1972a], следуя номенклатуре третичных фитохорий, введенной Д. Аксельродом, предложил выделять Арктомезозойскую, Мадромезозойскую и Нотомезозойскую флоры (флоры с *Phoenicopsis*, *Cycadeoidea* и *Pentoxylon*, соответственно). Однако это указание возраста фитохории

в ее названии кажется нам излишним, поскольку при последовательном применении этого принципа придется одну и ту же фитохорию называть по-разному даже в тех случаях, когда она без существенных изменений переходила через временные рубежи.

Фитохории должны отражать некие пространственно-временные совокупности сами по себе, вне зависимости от их сечения временными границами Международной стратиграфической шкалы. Соответственно, независимой от этой шкалы должна быть и номенклатура фитохорий, подобно тому, как номенклатура таксонов организмов или геотектонических областей не должна автоматически меняться в зависимости от возраста.

* * *

Палеофлористическое районирование тесно связано с климатической оценкой фитохорий, ибо именно унаследованные климатические изменения, отраженные в облике флор, дают больше всего для установления тенденций в пространственной дифференциации растительного покрова. В свою очередь, без палеоботанических данных мы знали бы о климатической истории Земли неизмеримо меньше, чем знаем сейчас.

Можно без особого преувеличения сказать, что для палеоклиматологии палеоботанические (и палеозоологические) данные играют почти ту же роль, что и палеонтологические документы для стратиграфии. Подобно тому, как биостратиграфия не дает нам абсолютных датировок, а лишь последовательность событий, порой очень детальную, так и палеоботанические наблюдения, хотя и могут указывать даже очень небольшие флуктуации климата, но не предоставляют абсолютных единиц температуры, влажности и т.д.

Реконструируемые по палеоботаническим данным климаты различаются по трем основным показателям: 1) по сезонности; 2) по среднегодовой температуре (особенно важен абсолютный минимум температуры в течение года); 3) по влажности.

По первому показателю можно выделить сезонный и несезонный климаты. По второму показателю – климат безморозный (т.е. с абсолютным минимумом в течение года выше 0°C) и климат с минусовыми зимними температурами (морозный климат). По третьему показателю – аридный и гумидный климаты.

По первому и третьему показателям можно выделить промежуточные градации между основными (крайними) ситуациями (например, сезонность сильно или слабо выраженная; климат семиаридный или семигумидный).

Сочетая по-разному перечисленные показатели, мы можем выделить 8 основных типов палеоклиматов: 1) сезонный, безморозный, аридный; 2) сезонный, безморозный, гумидный; 3) сезонный, мороз-

ный, аридный; 4) сезонный, морозный, гумидный; 5) несезонный, безморозный, аридный; 6) несезонный, безморозный, гумидный; 7) несезонный, морозный, аридный; 8) несезонный, морозный, гумидный.

Все 8 типов известны на Земле в наше время. В геологическом прошлом, точнее в палеозое и мезозое, мы знаем лишь типы (1), (2), (4), (6) и, может быть, (5). Климаты (3), (7) и (8) известны только в современной Арктике и Антарктике, причем в климатах (7) и (8) высшие растения жить не могут.

Каковы же критерии для установления определенного типа палеоклимата по палеоботаническим документам? Ясно, что лишь в последние геологические эпохи мы можем опираться на данные по современной климатической приуроченности определенных таксонов. Чем дальше в глубь геологической летописи, тем труднее выявляются ассоциации растений, характерные сейчас для определенного климата, тем проблематичнее сама принадлежность ископаемых остатков к современным родам, видам и семействам, тем больше возможность иной климатической приуроченности данного таксона в древние эпохи по сравнению с нынешней. Поэтому для палеозоя и мезозоя приходится искать палеоклиматические свидетельства в самой структуре растений, в характере их ассоциаций.

О сезонности климата мы можем судить преимущественно по ритмике роста растений, фиксированной главным образом во вторичной древесине, коре и расположении листовых рубцов на осях. Обзор палеоботанических данных о ритмике роста древесины сделали У.Г. Чалонер и Дж.Т. Кребер [Chaloner, Creber, 1973]. Динамика роста многолетней вторичной коры остается плохо изученной [Lemoigne, 1971]. Периодические сгущения листовых рубцов известны на побегах ископаемых лепидофитов [Maegdefrau, 1968; Rigby, 1969], кордаитов [Мейен, 1962], хвойных и др. Сама по себе ритмичность роста может быть, а может и не быть связана с сезонностью климата. Поэтому для палеоклиматических реконструкций важно отсутствие слоев прироста и других признаков, указывающих на сезонность.

Безморозный климат определяется по присутствию многолетних маноксилических стволов [Meуen, 1973] и следов мангровых зарослей.

Сложнее всего обстоит дело с суждениями о влажности климата. Поскольку в захоронения попадают преимущественно растения, живущие вдоль берегов, то аридность климата может почти не сказываться на структуре растений, не являющихся плакорными. С другой стороны, ксероморфные структуры не обязательно означают принадлежность растений к ксерофитам и могут быть связаны

с физиологической сухостью, гелиоморфностью, отражать недостаток азотистого питания и т.д. Ксероморфными являются многие растения болот, мангровых зарослей, маршей, многие водные и рипарийные растения. Поэтому по одним лишь растениям, без сопутствующих литологических наблюдений, судить об аридности климата рискованно. Впрочем, и все другие палеоклиматические показатели, даваемые ископаемыми растениями, должны всегда сверяться с данными литологии и палеогеографии.

Климатические флуктуации, даже довольно слабые, могут быть установлены по большому количеству признаков [Красилов, 19726]: соотношению цельнокрайних и расчлененных листьев (правило Синнота и Бейли), переходу одних и тех же ассоциаций из аллохтонных захоронений в гипоавтохтонные и др.

Особенность этих и упомянутых выше реконструкций заключается в том, что часто мы можем высказывать только суждения с негативным оттенком (климат был безморозным, несезонным, неаридным и т.д.), конкретизировать которые очень трудно. Например, безморозный климат может иметь среднегодовую температуру и $+10^{\circ}\text{C}$ и $+25^{\circ}\text{C}$, но судить об этих различиях мы уже не можем.

Более подробно данные о палеоклиматических реконструкциях на палеоботаническом материале можно найти в опубликованных обзорах [Вахрамеев, 1964; Вахрамеев и др., 1970; Красилов, 19726; Maegdefrau, 1968; и др.].

Принципы палеобиогеографического районирования⁶

...Обсуждая принципы палеобиогеографического [в том числе, палеофлористического – *Ред.*] районирования (ПР), мы должны прежде всего учесть следующие четыре обстоятельства.

1. ПР обладает значительной спецификой по сравнению с районированием современного биоса. Эта специфика заключается, прежде всего, в неполноте палеонтологических данных. В ходе захоронения ископаемых нарушаются первичные пространственные отношения организмов, особенно из-за переноса и переотложения их остатков.

Из-за неполноты сохранности тела организмов таксономическая структура ископаемых может сильно отличаться от той, которую мы бы построили, если бы знали организмы целиком. Палеонтологу приходится реконструировать недостающие части, устанавливая прижизненное сочетание частей,

⁶ Печатается с сокращениями по изданию: Мейен С.В. Принципы палеобиогеографического районирования // Палеонтология. Морская геология. М.: Наука, 1976. С. 126–144. (25-я сесс. МГК. Докл. сов. геологов).

захороняющихся дисперсно, обходиться без важнейшего критерия систематики – репродуктивной совместимости особей в пределах вида. Не случайно в палеоботанической номенклатуре предусмотрено введение форм-родов и орган-родов. Те же категории неявно широко используются и в палеозоологии.

Таксономия, создаваемая для разрозненных остатков, может сильно отличаться от таксономии целых организмов. Во-первых, на отдельных частях полнее, чем на целых организмах, проявляется структурный изоморфизм (параллелизм, конвергенция). Во-вторых, полиморфизм в отдельных частях может быть непропорциональным по отношению к прочим частям того же организма. Из-за этого мы будем искусственно увеличивать таксономические расстояния (например, относить к разным родам изолированные остатки, в то время как целые организмы вполне могли принадлежать к одному роду). Эти ошибки нередко вскрываются в ходе исследований.

Сюда же относятся и случаи нерасшифрованного полового или иного внутривидового полиморфизма. Из-за формальности палеонтологических таксонов схемы ПР нередко приобретают характер схем распределения признаков, а не полноценных биологических таксонов.

2. По мере накопления материала, все большую роль в ПР будут играть формализация и математизация. Иногда процедуру районирования отождествляют с классификационной, хотя в действительности районирование соответствует логической операции расчленения, а не классификации.

3. Обычно при рассмотрении принципов ПР исследователи берут как за данную систематику ископаемых организмов. Не учитывается, что биогеография и систематика находятся в тесном взаимодействии с положительной обратной связью. Зависимость биогеографии от систематики очевидна. Но и биогеография, в свою очередь, оказывает влияние на систематику через географический критерий, особенно важный при установлении таксонов родовой и видовой групп.

Географическое единство – важный показатель исторического единства таксонов, широко используемый филогенетическим направлением в систематике [Hennig, 1950]. Недаром географическая определенность относится к числу видовых критериев и приобретает особый вес при установлении подвидов. Наоборот, дизъюнкция ареала побуждает искать систематические отличия особей, вызванные изоляцией. Поэтому при формализации и математизации ПР приходится помнить о том, что в ходе ПР таксономическая структура соответствующей группы организмов может изменяться. Тем самым, ПР приобретает характер мо-

делирования, проводится последовательными приближениями.

4. В литературе недостаточно освещен вопрос, можно ли говорить о некоей единой привилегированной схеме ПР для определенного интервала времени, к которой необходимо стремиться, или же схемы, построенные по различным основаниям (даже для одной группы организмов), принципиально равноправны. Этот вопрос представляется наиболее существенным и на нем надо остановиться подробнее.

Прежде чем обсуждать оптимальный способ ПР, надо установить, какие способы логически возможны. Эти способы будут различаться в зависимости от того, какие факты мы будем вовлекать в анализ и как мы будем интерпретировать фактический материал.

Можно (1а) принимать во внимание только распределение в пространстве таксонов одной систематической группы, это – просто построение и анализ ареалов;

(1б) учитывать данные по сообществам организмов; в модель вводятся экологические отношения, а таксономические рамки не накладываются;

(1в) учитывать не только биотические, но и абиотические факторы; анализ становится палео-экосистемным.

Далее подход может быть

(2а) историческим, т.е. при установлении биохорий и оценке их ранга учитывается их предшествующая и последующая истории;

(2б) внеисторическим – определенный временной интервал анализируется без какого-либо учета исторической перспективы.

Многосторонним может быть и оперирование всеми этими данными:

(3а) по аналогии с нумерической систематикой можно говорить о нумерическом ПР; все учитываемые признаки имеют априорно равный вес;

(3б) вес признаков задается заранее, исходя из каких-то постулатов; тем самым ранг биохорий раз и навсегда ставится в прямую зависимость (взаимно однозначное отношение) к рангу эндемизма таксонов; любое изменение в систематике будет автоматически вынуждать к перестройке схемы ПР;

(3в) установление веса признаков ведется методом последовательных приближений (как в *конгрегационной* систематике [Смирнов, 1969]); на основе прошлого опыта и (или) после черногового обзора всего материала вводится гипотеза о весе отдельных признаков, которая модифицируется в ходе исследования; постепенно все данные приводятся в согласие; учитывается обратная связь ПР и всех тех дисциплин (систематики, палеогеографии и др.), данные которых явно или неявно используются для ПР.

Итак, имеются три группы критериев, причем любой способ ПР обязательно должен включать

по одному критерию из каждой группы, а критерии разных групп могут свободно комбинироваться. Логически возможны 18 таких комбинаций, т.е. 18 независимых способов ПР. Можно приложить эти комбинации к различным, предлагавшимся в литературе схемам.

Предварительный просмотр литературы по палеобиогеографии показывает, что все 18 комбинаций действительно использовались.

С точки зрения собственно палеобиогеографии, все они равны и о преимуществах или недостатках определенных способов можно говорить лишь с учетом дальнейшего использования схем ПР. Здесь ситуация, по-видимому, совершенно та же, что и в систематике организмов, которые могут классифицироваться по различным основаниям.

Большинство специалистов сходится в том, что при всем разнообразии целевых установок мы все же нуждаемся в некоторой привилегированной системе организмов, строящейся с учетом предельно широкого комплекса признаков. Такая система отнюдь не исключает построения частных классификаций по ограниченным комплексам признаков (вплоть до утилитарных).

Единая привилегированная система организмов, которую обычно называют *естественной*, допускает наибольшее многообразие путей ее дальнейшего использования и именно этим, прежде всего, определяется ее привилегированное положение перед частными классификациями.

Точно так же можно относиться и к схемам ПР, построенным по разным основаниям. Схемы ПР имеют особенно важное значение для систематики, стратиграфии, тектоники, палеогеографии, палеоклиматологии, седиментологии. Для этих дисциплин наиболее ценны схемы, строящиеся при сочетании критериев 1в, 2а и 3в (экосистемный анализ материала, исторический подход, выявление веса признаков в ходе исследования методом моделирования).

Здесь, однако, можно возразить, что при таком сочетании критериев мы вынуждены вовлекать в ПР материалы как раз тех дисциплин, которые затем будут использовать схемы ПР для своих обобщений. Создается впечатление логического круга в рассуждениях.

В действительности логический круг не возникает, так как в ходе исследования мы не автоматически суммируем различные факты и обобщения, а добиваемся согласованности гипотез (вероятностных суждений), хотя и взаимосвязанных, но в известной степени независимых.

Мы следуем не логическим кругом, а опираемся на метод "взаимного освещения", получаем результаты последовательными приближениями. Логический круг возникает только в том случае,

если каждое суждение не будет подлежать корректровке после соотнесения с другими суждениями, а будет категорическим (не вероятностным).

"Взаимное освещение" методов может быть иллюстрировано на примере соотношения ПР и тектоники при обсуждении проблемы дрейфа континентов. В подтверждение и для опровержения мобилизма часто ссылаются на схемы ПР. Но последние будут иметь существенно разный смысл в зависимости от того, как относится к мобилизму палеонтолог. Допущение или отрицание перемещения литосферных плит меняет относительный вес отдельных признаков, заставляет по-разному интерпретировать биогеографические границы и т.д.

Итак, наиболее ценным с точки зрения большинства других дисциплин является ПР, основанное на широком комплексе признаков.

Для решения частных задач могут быть полезными и более частные схемы районирования, строящиеся, скажем, без учета исторической перспективы как простое суммирование ареалов. Однако и в этих случаях исследователь, видимо, не может полностью абстрагироваться от других критериев. Например, прослеживая и нанося на карту распространения таксона, палеонтолог должен иметь дело с определенным интервалом времени. Выделение этого интервала обеспечивается стратиграфическими методами, которые, в свою очередь, используют биогеографические данные.

Об общих принципах палеофлористического районирования⁷

Принципы палеофлористического районирования меняются в зависимости от того, какой отрезок геологического времени рассматривается.

Районирование кайнозойских и отчасти позднемеловых флор, в значительной мере представленных современными родами, а то и видами, в сущности, ведется по тем же принципам, что и районирование современных флор, но с введением поправок за счет неполноты геологической летописи (прежде всего, в связи с выпадением из нее ксерофильных флор).

Исторически сложилось, что современные области выделяются по эндемичным семействам и родам, более мелкие флористические единицы — по эндемичным родам и видам.

Обычно по аналогии с современными и кайнозойскими флорами исследователи предлагают и для более ранних эпох установить таксономический

⁷ Печатается по изданию: Мейен С.В. Об общих принципах палеофлористического районирования: Тез. докл. XIV сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва (22–26 января 1968 г.). Л., 1968. С. 28–30.

уровень эндемичных групп растений, соответствующий палеофлористической единице того или иного ранга (область, провинция и т.п.). Оправданный для позднейших эпох этот подход трудно применим уже к раннемеловым и юрским флорам, и становится мало пригодным при переходе к более древним мезозойским флорам. Для палеозойских флор он пока вовсе не применим, так как семейства и роды, устанавливаемые для растений этого возраста, большей частью носят характер формальных групп и не отвечают соответствующим таксонам естественной системы.

Применение таких заранее установленных критериев сводит палеофлористическое районирование к формальному сравнению списков растений, а не к выявлению общих тенденций в пространственном размещении флор.

Ставить палеофлористическое районирование в чрезмерную зависимость от непрерывно меняющихся и противоречивых взглядов на объем семейств, родов и видов (где один палеоботаник ограничивается выделением рода, другой устанавливает семейство, а третий – порядок) – значит, обречь выделяемые области, провинции, округа и районы на бесконечное перемещение в шкале соподчинения единиц. Сказанное не означает, конечно, что фитогеографические построения вовсе не связаны с прогрессом наших знаний в области систематики ископаемых растений.

При палеофлористическом районировании палеозойских, раннемезозойских и отчасти более поздних флор критерии выделения палеофлористических единиц должны выявляться в ходе исследования, а не задаваться изначально. Географический анализ флор ведется путем последовательного сравнения разновозрастных флор на все большей и большей территории. При этом в составе флор устанавливаются направленные изменения нескольких порядков, происходящие с большей

или меньшей постепенностью. Если учесть общую палеогеографию соответствующего отрезка времени, морфолого-анатомические особенности растений и тафономические наблюдения, этим изменениям могут быть найдены палеоклиматические объяснения. Параллельно выявляются “руководящие” (в географическом смысле) растения.

Получив достаточно полную картину и выделив направленные географические изменения флор различной амплитуды, можно наметить флористические регионы (их номенклатура изложена в резолюции IX сессии ВПО, 1963 г.) и их соподчинение. Наиболее крупные регионы рассматриваются как области, подчиненные им более мелкие регионы – как провинции, округа и районы.

Проводя тот же анализ во времени, можно выявить преемственность в развитии палеофлористических единиц, проследить их постепенное формирование и отмирание. Только после этого можно сказать, какого таксономического ранга те группы (семейства, роды или виды), которые отличают одну палеофлористическую единицу (область, провинцию и т.д.) от другой в данный интервал времени. Иногда в качестве критерия может служить тафономическая приуроченность характерных растений.

Иными словами, к выделению палеофлористических единиц надо подходить так же, как к выделению таксонов в систематике растений, при котором систематическое значение признака выявляется в ходе исследования, а не устанавливается априорно.

Составление ботанико-географических карт, на которых отражаются не флористические единицы, а типы растительности, нам кажется допустимым лишь для последних геологических эпох. Для мезозоя и палеозоя такие карты могут строиться лишь в исключительных случаях и для ограниченных территорий, а по палинологическим данным вовсе неправомерны.

Литература

Вахрамеев В.А. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени. М.: Наука, 1964. 263 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 102).

Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. 426 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 208).

Красилов В.А. Мезозойская флора реки Буреи (Ginkgoales, Czekanowskiales). М.: Наука, 1972а. 150 с.

Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений (основные принципы и методы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972б. 212 с.

Мейен С.В. Материалы к познанию морфологии вегетативного побега ангарских кордаитов // Палеонтол. журн. 1962. № 2. С. 133–144.

Мосейчик Ю.В., Игнатъев Д.А., Игнатъев И.А. О природе растительности “стигмариновых” известняков нижнего карбона Подмосковского бассейна // М.В. Дуранте, И.А. Игнатъев (ред.). Эволюция флор в палеозое: Сборник научных трудов. М.: ГЕОС, 2003. С. 72–84.

Самойлович С.Р., Мчедlishvili Н.Д., Грязева А.С., Евсеева Г.В., Любомирова К.А. Метод и принципы составления карт палеорастительности по палинологическим данным // Палеонтол. журн. 1971. № 2. С. 105–112.

Смирнов Е.С. Таксономический анализ. М.: Изд-во МГУ, 1969. 187 с.

Шмитхюзен Й. Общая география растительности. М.: Прогресс, 1966. 310 с.

Chaloner W.G., Creber G.T. Growth rings in fossil woods as evidence of past climates // Implications of continental

drift to the Earth sciences. Vol. 1. L.; N.Y.: Academic Press, 1973. P. 425–437.

Hennig W. Grundzuege einer Theorie der phylogenetischer Systematik. Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950. 370 S.

Lemoigne Y. Sur la zonation de bois et écorces d'arbres du Paléozoïque et notion de rythmes biologiques // Ann. Soc. geol. Nord. 1971. Vol. 91, N 1. P. 93–100.

Maegdefrau K. Palaeobiologie der Pflanzen. 4 Aufl. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1968. 549 S.

Meyen S.V. Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. 1973. Vol. 39, N 3. P. 205–260.

Rigby J.F. The Lower Gondwana scene // Bol. paran. geociênc. 1969. N 27. P. 3–13.

Vakhrameev V.A., Dobruskina I.A., Meyen S.V., Zaklinskaya E.D. Palaeozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1978. 300 S.

S.V. Meyen on the principles of paleofloristic zonation

The theoretical bases of paleofloristic zonation of non marine environments during the Late Palaeozoic was investigated in detail by S.V. Meyen (1935–1987).

Modern Russian research is heavily based on the achievements of S.V. Meyen. This research has been started in early 1960's in The Geological Institute Academy of Science of the USSR (today Russian Acad-

emy of Science), and has been supported by academician V.V. Menner.

Some papers of S.V. Meyen dedicated to the theoretical base of paleofloristic zonation are represented in this part. They were never published in Russian or if any publishing occurred it was only in limited editions.

И.А. Игнатьев¹ (Геологический институт РАН)

Очерк истории идей и методов палеофлористического районирования суши в палеозое

Рассматривается становление основных идей и методов палеофлористического районирования суши в палеозое с начала XVIII столетия до наших дней.

Предтечи научной палеофитогеографии

Первые шаги к познанию климатической и географической приуроченности палеозойских растений были сделаны еще в XVIII веке, в эпоху господства “диллювиальной теории”, связывавшей образование окаменелостей с библейским Потопом.

В 1716 г. *Антуан де Жюссье* (1686–1758) – профессор ботаники в Королевском саду в Париже, дядя знаменитого основателя “естественного метода” в систематике растений *Антуана Лорана де Жюссье* (1748–1836), – путешествуя с целью сбора растений по югу Франции, обнаружил в каменноугольных сланцах окрестностей Сен-Шомона остатки листьев папоротника.

Не найдя форм с похожими листьями среди современных ему растений Франции, де Жюссье обратил внимание на сходство этих остатков с листьями некоторых известных в то время тропических папоротников. Оно заставило де Жюссье [Jussieu, 1718] предположить, что попавшие к нему в руки “фоссилии” могли происходить из Индии или с островов Карибского моря, откуда были принесены водами Всемирного Потопа.

По свидетельству Ад. Броньяра [1829], это был первый случай, когда внимание ученых привлекла разница между растениями, встречающимися в каменноугольных шахтах Европы, и современными растениями, населяющими те же места с их климатом и, в то же время, сходство ископаемых форм с экваториальными растениями.

Почти одновременно с работой Жюссье вышел в свет каталог окаменелостей Силезии, составленный Г.А. *Фолькманом* [Volkman, 1720]. В нем были изображены остатки многих каменноугольных растений, в том числе, относимые ныне к *Calamites*, *Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Stigmara*, а также отпечатки папоротниковидной листы.

Фолькман также обратил внимание на то, что многие из этих форм не встречались в современной ему флоре Европы. При этом, судя по пышному облику и размерам, эти растения обитали в жарком и влажном климате. Как и Жюссье, Фолькман попытался отнести эти остатки к какому-либо из известных в то время видов экваториальных растений, но таковых, к его удивлению, не оказалось. Это отсутствие натолкнуло его на мысль о древнем катаклизме, который стер эти формы с лица Земли.

¹ Адрес автора: Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер., 7, Геологический институт РАН; e-mail: ignatievia@ginras.ru.



Эрнст Фридрих фон Шлотгейм (1764–1821)



Огюст Пирам Декандоль (1778–1841)



Адольф Теодор Броньяр (1801–1876)

[Schlotheim, 1804] уже определенно писал о том, что “все виды растений из пород, покрывающих многие залежи каменного угля, являются уроженцами южных областей”. При этом они лишь похожи на современные папоротники Ост-Индии и Америки, во многом от них отличаясь.

Сходные воззрения, но на более широкой ботанической основе, развивал другой создатель научной палеоботаники – уже упоминавшийся *Адольф Броньяр*.

Так, зная, что размеры современных папоротников, хвощей и плаунов увеличиваются по направлению к экватору, Броньяр предположил, что древовидные папоротники каменноугольной формации, соединяющие в себе “величественную высоту пальм” с “прекрасными листьями обыкновенных папоротников, ...произрастали только в самых жарких странах Земного шара” [Броньяр, 1838, с. 201].

По его представлениям, “еще более замечательное влияние могли иметь еще два обстоятельства: влажность и постоянство климата, которые в высшей степени оказывают действие на небольших островах, удаленных от материков” (там же), вроде некоторых тропических архипелагов Тихого океана или Антильских островов. Отсюда Броньяр делал вывод о том, что “изучение растений, сопровождающих пласты каменного угля, должно прямо привести нас к тому, что в эту отдаленную эпоху поверхность Земли, особенно в тех частях, где обширные отложения ископаемых углей наиболее известны, т. е. в Европе и Северной Америке, удовлетворяла тем же климатическим условиям, какие существуют ныне на ар-

В понятиях распространенной в те годы “библейской хронологии” такой катастрофой мог быть лишь упоминавшийся библейский Потоп.

На заре XIX столетия один из “отцов” научной палеоботаники – *Эрнст Фридрих фон Шлотгейм*



Йоаким Фредерик Скоу (1789–1852)

хипелагах, близких к экватору, и имела подобное географическое положение” (там же, с. 202).

Создание теоретических предпосылок для возникновения палеофитогеографии

Формирование палеофитогеографии как самостоятельного направления исследований определялось уровнем развития ботаники и, прежде всего, — географии растений, откуда были импортированы основные концепции и образцы исследований.

В 1820 г. швейцарский ботаник *Огюст Пирам Декандоль* (A.P. De Candolle) впервые выделил *флористические области* Земли (гйгионы), объединяющие территории со сходной по таксономическому составу растительностью.

Почти одновременно и независимо от него синтез ботанико-географических данных с установлением первой *иерархической системы фитохорий* на флористической основе осуществил в 1822 г. датский ботаник *Й.Ф. Скоу* (J.F. Schouw) в работе “Основы общей географии растений”.

Подобно великому К. Линнею, Скоу был прирожденным систематизатором, обращавшимся к широкому кругу объектов, — от растительных сообществ до совокупности биологических дисциплин (подробнее см.: [Базилевская и др., 1968; Трасс, 1976]). Он разделил растительный покров Земли на 25 царств, которые, в свою очередь, делились на провинции.

Царства Скоу должны были иметь, по меньшей мере, половину родов и четверть видов, встречающихся только в их пределах, а также свойственные только им семейства (или хотя бы центры видового разнообразия последних). Провинции выделялись по видовому своеобразие.



Альфонс Луи Пьер Пирам Декандоль (1806–1893)

Хотя последующее развитие фитогеографии показало, что предложенное Скоу деление было достаточно поверхностным [Трасс, 1976], по справедливому замечанию А.Л. Тахтаджяна [1978], современный подход к флористическому районированию во многом близок к сформулированным им принципам.

* * *

Пионером палеофитогеографии палеозоя следует считать, по-видимому, сына О.П. Декандоля — *Альфонса Декандоля* (Alph. De Candolle), который в 1835 г., опираясь на палеоботанические данные, суммированные Ад. Броньяром [Brongniart, 1828], впервые проанализировал соотношения между растениями различных стран в прошлые геологические эпохи (см. русск. пер.: [Декандоль, 1838]).

При этом младший Декандоль (также впервые) воспользовался импортированным из ботанической географии *флористическим методом* сравнения списков ископаемых растений разных стран и сформулировал два необходимых условия адекватности таких сравнений: надежность стратиграфических корреляций и равномерность палеоботанической изученности различных территорий.

“Необходимо, прежде всего, — писал он, — чтобы геологи были совершенно уверены, что сходные или подобные пласты, находящиеся в весьма отдаленных друг от друга странах, составляли поверхность Земного шара в одни и те же эпохи” [Декандоль, 1838, с. 427].

“Другое затруднение происходит от того, что ископаемые растения были исследованы только в небольшом числе стран и весьма еще несовершенным образом. Так, например, ничего нельзя заключить относительно географического распределения растений переходных пластов, поскольку из



Генрих Рудольф Август Гризебах (1814–1879)



Александр фон Гумбольдт (1769–1859)

этой эпохи известно всего 14 пород, 13 из которых были собраны в Европе и только одна – в Северной Америке. Очевидно, что в этом отношении следует сравнивать между собой только такие эпохи, из которых известно много пород, найденных в отдаленных друг от друга странах” [там же, с. 428].

Действуя таким образом, Декандоль впервые обратил внимание на сходство каменноугольных флор Европы и Северной Америки, высказав верную догадку о наличии сухопутных связей между ними. “Взглянув на таблицу г-на Ад. Броньяра, – писал он (там же, с. 428), – и на ископаемую флору

Англии, мы тотчас увидим, что каменноугольные копи в разных местах Европы, а именно: близ города Сент-Этьен, в северной части Англии, в Бельгии и в Богемии весьма часто доставляют одни и те же породы. Это нисколько не удивительно, потому что и нынешние флоры всех этих стран чрезвычайно сходны между собой. Но следует отметить, что из 23 пород, полученных из каменноугольных копей Северной Америки, 14 найдены также и в Европе. Такая пропорция, без сомнения, большая, чем между нынешними растениями этих двух стран, свидетельствует о довольно большом сходстве между ними. Обе эти части света, возможно, в ту эпоху не были отделены друг от друга или между ними находились острова”.

* * *

Несмотря на “флористическое” начало, первый этап развития палеофлористического районирования суши, пришедшийся на конец XIX – первую половину XX столетия, прошел под определяющим влиянием идей *эколого-физиономического подхода*, развитых А. Гризебахом, Э. Вармингом и их последователями.

Фундаментальная “Растительность Земного шара” Гризебаха (русс. пер.: [Гризебах, 1874–1877]) дала выделенным Скоу царствам климатическую и физиономическую характеристику.

Гризебах различал 24 крупнейших фитохории (области “естественных флор”), в основном соответствовавших царствам Скоу, исследовав определяющее их своеобразие влияние климата, морских бассейнов, пустынь, гор и других факторов, ограничивающих распространение растений.

В 1882 г. Гризебах ввел важное для дальнейшего развития геоботаники и ботанической географии понятие *фитогеографической формации* как “группы растений, которая имеет определенную физиономическую особенность”. По определению Гризебаха, “луг, лес и т.д. можно называть фитогеографической формацией. Последняя характеризуется то одним общим видом, то комплексом господствующих видов одного семейства, то совокупностей видов, которые хотя и различны по своей организации, но имеют общие характерные свойства, как, например, альпийские пастбища состоят почти целиком из многолетнего разнотравья” (цит. по: [Александрова, 1969, с. 39]).

В русле идей основателя ботанической географии А. фон Гумбольдта (рус. пер.: [Гумбольдт, 1936]) Гризебах разработал весьма детальную, чисто физиономическую (без учета экологических условий) классификацию жизненных форм растений, выделив до 60 основных типов, объединенных в 7 групп (деревья, суккуленты, лианы, эпифиты, разнотравье, злаки и слоевищные растения).

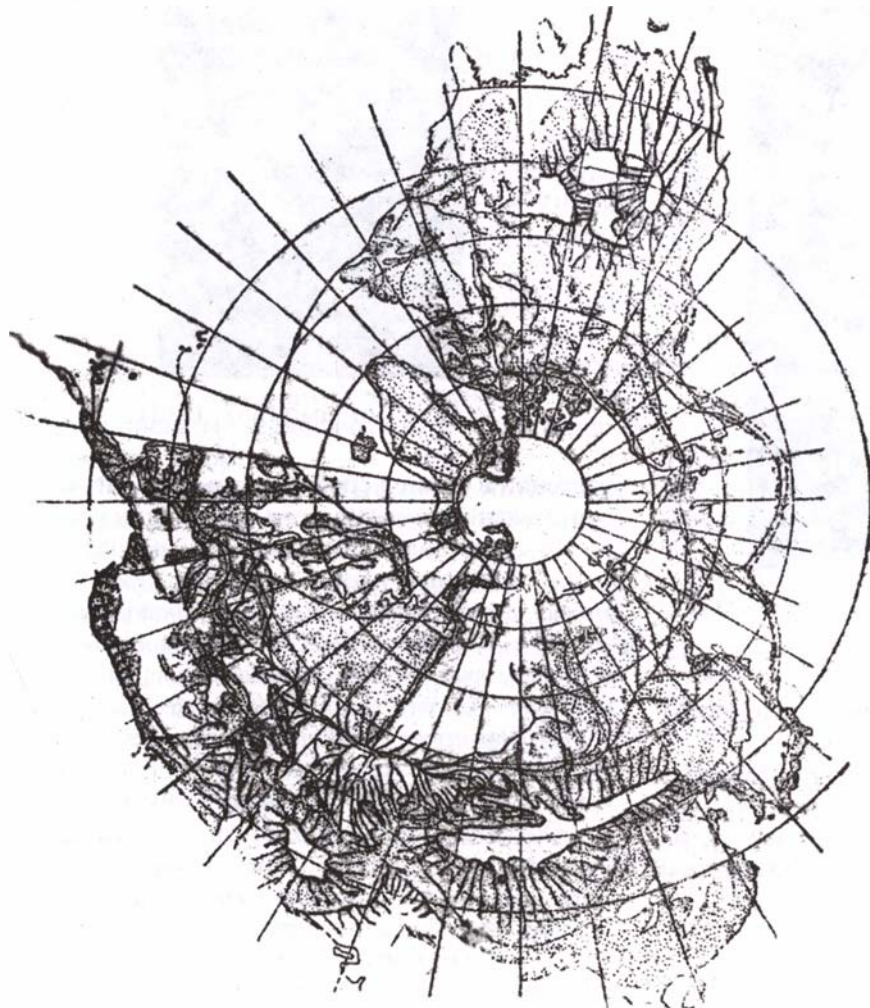


Рис. 1. Первая карта развития флористических областей Земли с третичного времени, составленная Ад. Энглером.

Темным крапом показана суша, без заливки – море; сплошные и пунктирные линии отмечают пути миграции растений (по: [Engler, 1879])

С помощью этой классификации Гризебах сумел охарактеризовать основные растительные формации земного шара – леса, кустарниковые формации, луга, тростниковые заросли, саванны, степи и пустыни, как и выделявшиеся им фитохории.

Развитое Гризебахом преимущественно физиономическое направление было преобразовано в экологическую сторону его учеником О. Друде и датским ботаником Е. Вармингом.

По представлениям Друде, “формации – это отвечающие определенным климатическим и почвенным условиям единицы, характеризующиеся определенными господствующими и направляющими физиономическими жизненными формами” (цит. по: [Трасс, 1976, с. 179]).

В своем подходе к районированию Друде объединил идеи Скоу, Гризебаха и основателя исторической географии растений Ад. Энглера [Engler, 1879, 1882]².

Друде различал 6 ботанико-географических зон (областей) Земли по климатическим показателям. Они делились по предложенному Скоу флорис-

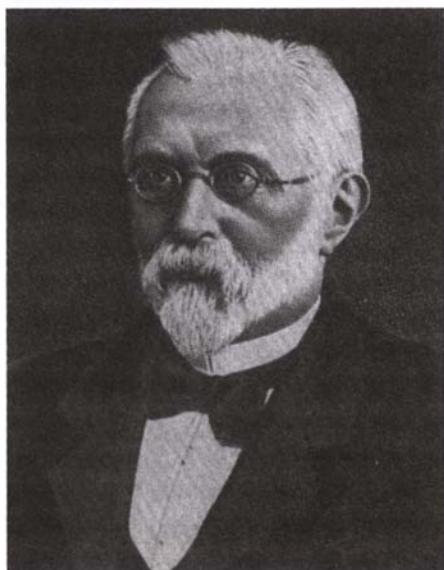
тическому принципу на 14 царств³. Вслед за Энглером, Друде объединял эти царства на историко-генетической основе в три группы: *тропическую*, *бореальную* и *нотальную*.

Применяя такой комбинированный подход, Друде в 1890 г. первым установил, что единицы

² Энглер устанавливал *флористические царства* на основании генетического родства флор. Эти царства делились, главным образом по физиономическим особенностям, на *области*, последние же, по климатическим показателям и характерным растениям и сообществам, – на более мелкие единицы: *провинции* и *подпровинции* (зоны). Схема районирования Энглера включала: 1) *Северное внетропическое царство* (9 областей, 47 провинций); 2) *Палеотропическое царство* (9 областей, 33 провинции); 3) *Центральноамериканское* и *Южноамериканское* царства (5 областей, 13 провинций); 4) *Южное царство* (6 областей, 9 провинций); 5) *Океаническое царство* (3 области; число провинций не установлено).

Заслугой Энглера является составление первой карты палеофлористического районирования для миоцена, на которой были показаны распределение суши и моря по геологическим данным, а также пути миграции растений (рис. 1).

³ Как и Скоу, Друде занимался статистикой видов растений и сравнением их ареалов.



Иоганн Евгений Бюлов Варминг (1841–1924)



Анри Потонье (1857–1913)

физиономического и флористического районирования не совпадают друг с другом.

Он же впервые нанес на карту земного шара фитогеографические границы, интерполируя их по сгущениям границ ареалов видов, родов и семейств. Границы фитохорий были названы Друде *разделяющими линиями* (Scheidelinien) и отнесены к нескольким категориям в соответствии с рангом соответствующих фитохорий (царств, областей и провинций).

* * *

Э. Варминг (рус. пер.: [Варминг, 1901]) описал растительность Земли на основе разработанной им классификации эколого-физиономических типов растительных сообществ. Он выделил четыре “группы классов” (Vereinklassen): *галофитная*, *гидрофитная*, *ксерофитная* и *мезофитная* растительность, подразделявшиеся на отдельные классы на экологической основе. Так, среди галофитов Варминг различал мангровы, растительность солончаков, прибрежно-морские луга и т.д. (всего девять “классов”). Опираясь на эти классы растительных сообществ, Варминг различал более крупные единицы растительного покрова, но уже на эколого-физиономической основе, например, вечнозеленые хвойные леса, растительность песков, скал, лишайниковые пустоши и т.д.

* * *

Синтез эколого-физиономического направления в ботанической географии осуществил А.Ф.В. Шимпер [Schimper, 1898], объемистый труд которого под названием “География растений на физиологическом основании” представляет масштабную попытку описать географическое разнообразие

растений в связи с особенностями их жизненных отправлениях в зависимости от внешних условий.

По представлениям Шимпера, “*подразделение (Gliederung) растительного покрова Земли определяется главным образом тремя факторами: теплом, гидрометеорологическими условиями (вместе с ветром) и почвой*”. Тепло определяет флору, влажность климата – растительность, почва же, как правило, только сортирует и нюансирует материал, определяемый обоими этими факторами, присоединяя к нему некоторые детали” [Schimper, 1898, с. 174–175].

“Объединения растений (Pflanzenvereine), обусловленные свойствами почвы, называются формациями. В каждой формации преобладает определенный вид или группа видов” (там же, с. 175).

Шимпер различал две главные группы растительных формаций (Hauptgruppen): *климатические* и *эдафические*.

Группа климатических формаций подразделялась на *древесный* (Gehoez), *травянистый* (Grassflur) и *пустынный* (Wueste) главные типы (Haupttypen).

Группа эдафических формаций также подразделялась на главные типы по условиям местобитания: *формации, связанные с почвенными водами, галерейные леса, болота, открытые эдафические формации, формации скал и формации песков*.

Для каждой области климатические и эдафические формации группировались по эколого-физиономическому принципу в высшие единицы, такие как дождевой тропический лес (Regenwald) и др.

Наряду с формациями, Шимпер выделял более мелкие экологические группировки растений (“товарищества”, Genossenschaften), например, лиан, эпифитов, паразитов и т.п.

Растительный покров Земли подразделялся Шимпером на пять основных типов растительности: тропический, умеренный, арктический, горный и водных бассейнов. Каждый из них характеризовался своим набором формаций и других группировок растений.

Развитие палеофлористического районирования суши в палеозое с конца XIX столетия

Пионером выделения ботанических провинций для конца палеозоя стал французский палеоботаник и стратиграф Ш.-Р. Зейлер [Zeiller, 1897]⁴, воспользовавшийся для этого простыми флористическими сравнениями в стиле Скоу и О.П. Декандоля.

Статья Зейлера не вызвала большого резонанса. Между тем, в соседней с Францией Германии вопросы “первобытной ботанической географии” стали возникать независимо от нее, в связи с изучением климата прошлых геологических эпох и условий образования угля.

Не без влияния идей Шимпера А. Потонье ([Potonié, 1911]; см. также: [Потонье, 1934]) предположил, что леса, давшие начало углям продуктивного карбона Европы, произрастали в плоских торфяных болотах тропической зоны, характеризовавшейся безморозным климатом. При этом он основывался на эколого-морфологических особенностях ископаемых растений, а также на геологических и ботанико-географических данных.

В качестве доводов в пользу влажного тропического климата каменноугольных лесов Потонье приводил, в частности, массовое появление древовидных папоротников, в том числе, из семейства *Marattiaceae*, распространенного в наши дни только в тропиках и субтропиках; обнаруженные у сигиллярий признаки вивипарии, характерной для современных мангровых растений вроде *Avicennia* и *Rhizophora*, а также отсутствие годичных колец во вторичной древесине каламитов и кордаитов.

Пионером немецкой палеофитогеографии палеозоя выступил ученик Потонье В. Готан.

Разделяя взгляды учителя и анализируя географическое распространение каменноугольных растений, Готан [1914, с. 211] пришел к выводу, что “влажно-теплый и, может быть, даже тропический климат, по-видимому, распространялся тогда на обширные области и давал растениям, образовавшим каменный уголь, возможность распространяться по очень крупным ареалам”⁵.

Независимо от Зейлера, Готан указал на географическую неоднородность каменноугольной флоры. “Однородность карбоновой флоры, – писал он (там же, с. 211), – вообще считается ее существеннейшим признаком. Однако в этом случае нередко перехватывают через край, между тем как

недавно обнаружилось, что в самой Европе, даже только в центральной ее части, равномерность распределения видов далеко не достигала таких размеров, как это вообще принято думать. Многие каменноугольные бассейны отличались весьма характерными типами, область распространения которых была, как нам кажется, весьма ограниченной. Другие виды предпочитали замкнутые бассейны, третьи – паралические, одни тянулись к востоку, другие – к западу. Тем не менее, огромное количество их, пожалуй, даже большинство, отличались широким распространением по Северному полушарию”.

Как и Зейлер, Готан констатировал отличия северной флоры “верхнего продуктивного карбона” от одновозрастной глоссоптериевой флоры Южного полушария, которую относил к “пермокарбону”. Эта флора, писал он, “носит совершенно иной характер, сильно отличающийся от нашего пермокарбона, и этот своеобразный характер сохраняется в продолжение всего триасового периода, когда эта противоположность между севером и югом отчасти сглаживается...” [Готан, 1914, с. 212].

При этом Готан вначале отрицал предполагавшееся некоторыми авторами климатическое своеобразие глоссоптериевой флоры и влияние на нее пермского оледенения в Южном полушарии. “Представляется, – писал он (там же, с. 213–214), – что климат, соответствовавший флоре *Glossopteris*, лишь немногим отличался от климата нашего карбона и перми. Очевидно, из одного только обстоятельства, что *Glossopteris* и сопутствующие ему растения росли на глетчерной морене еще не следует, что это происходило в самый период оледенения. Иначе следовало бы думать, что виноград и маслина, растущие в Северной Италии также на дилuviальных моренах, тоже представляют собой ледниковые растения... Огромные, до фута длиной, вайи *Glossopteris* и его современников и земляков ни в коем случае не производят впечатления ледниковой флоры; гораздо вероятнее, что эта флора, в общем, не испытала на себе влияния местного пермского ледника”.

Позднее Готан [Gothan, 1915] выделил два крупнейших эколого-физиономических типа позднелеозойских флор: произрастающую в безморозном климате *арктокарбоновую* флору Северного полушария, облик которой определяли крупные *Calamites*, *Lepidodendron*, *Sigillaria*, кордаиты, папоротники, птеридоспермы и некоторые другие растения, и умеренную *антарктокарбоновую* флору Южного полушария с доминированием *Glossopteris* и ряда других форм.

В той же работе Готан сформулировал важное методическое допущение, состоящее в том, что “если мы находим в определенной локальной фло-

⁴ Подробнее о взглядах Зейлера см. статью Ю.В. Мосейчик “Особенности палеофлористического районирования суши в раннем карбоне (на примере флор Ангарида)” в настоящем издании.

⁵ Здесь и далее цитируется перевод А.Г. Генкеля, сверенный и исправленный по немецкому оригиналу.

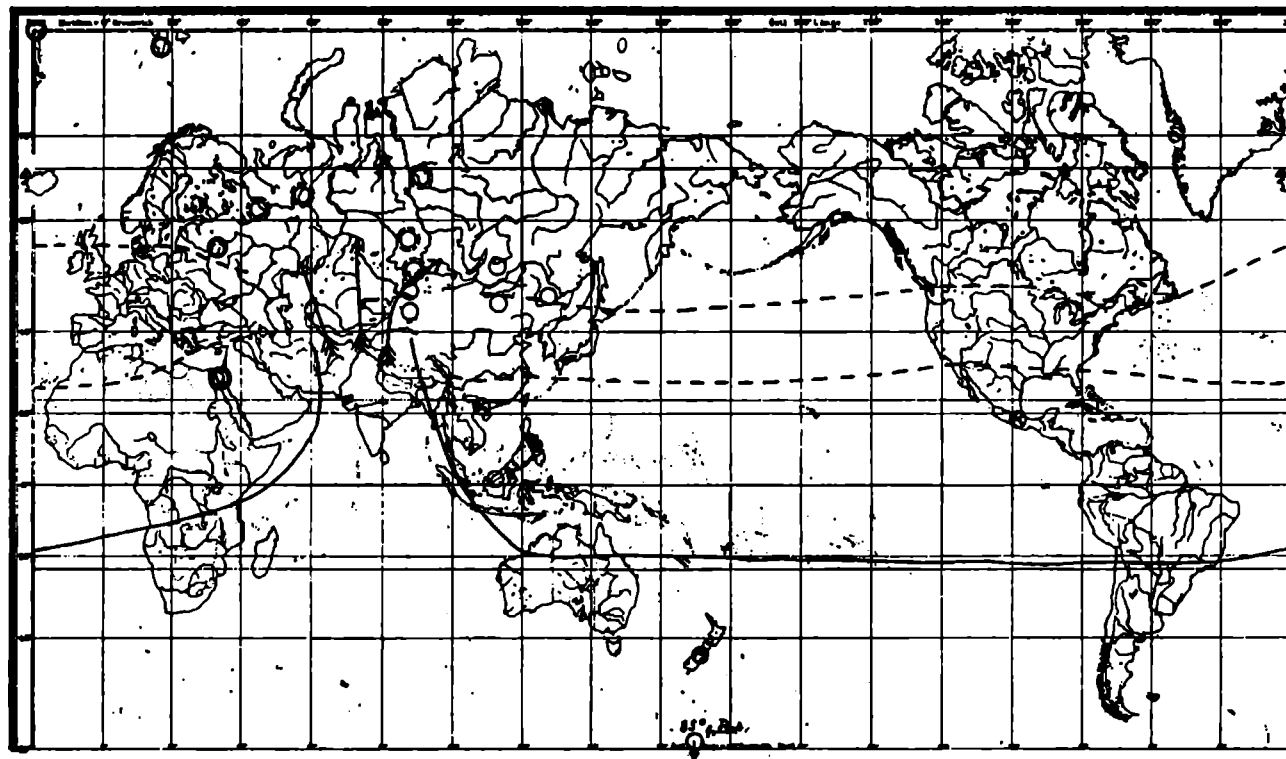


Рис. 2. Первая карта палеофлористического районирования для карбона и перми, составленная В. Готаном

Пунктирные линии – границы распространения арктокарбоновой флоры второй половины каменноугольного времени; сплошная линия – северная граница распространения гондванской флоры карбона и перми; стрелкой показаны возможные направления миграции некоторых гондванских растений; кружками обозначены некоторые важнейшие местонахождения ископаемых растений от нижнего карбона до перми (по: [Potonié, 1921])

ре множественные или неисчислимые остатки, принадлежащие известным видам или группам растений, то мы можем с уверенностью принять, что имеем дело с одним из господствующих видов соответствующей флоры” (там же, с. 225). Готан предложил называть такие виды *характерными* (Characterarten), а встречающиеся вместе с ними, но реже и в меньшем количестве – *акцессорными* (akzessorische Arten).

Выделенные Готаном типы позднепалеозойских флор обладали своим набором характерных видов, с которыми связывалось представление об их физиономическом облике.

В подготовленном им 2-м (посмертном) издании “Учебника палеоботаники” А. Потонье [Potonié, 1921] Готан опубликовал первую мелкомасштабную карту палеофлористического районирования Земли в пермокарбоне, на которую нанес границы распространения основных типов флор (арктокарбоновой и гондванской), а также основные местонахождения ископаемых растений и предполагаемые направления миграций некоторых гондванских форм (рис. 2).

В частности, Готан показал местонахождения космополитной, по его представлениям, нижнека-

менноугольной флоры и здесь же – отчетливые палеофлористические границы среднего–позднего карбона и перми. Таким образом, на этой карте “1-го поколения” оказались совмещены (“телескопированы”) элементы нескольких временных срезов, существенно различающихся по степени дифференциации растительного покрова.

Позднее Готан [Gothan, 1930] предложил различать обладавшие определенным набором характерных элементов *типы флор* (Florentypen) и занимаемые ими *флористические области* (Florengebiete). При этом он выдвинул еще один важный методический принцип палеофлористического районирования (*принцип экологической сопоставимости*), заключающийся в том, что “при ботанико-географических сравнениях мы должны сравнивать растительность сходного экологического характера” (там же, с. 352), например, углематеринскую болотную растительность карбона Европы и Северной Америки.

В более позднем варианте своей схемы районирования для карбона и перми Готан выделял три типа флор, соответствующие трем флористическим областям, – *арктокарбоновый*, флоры *Gigantopteris* [характерные элементы: *Gigantopteris*, *Tingia*, *Lepido-*

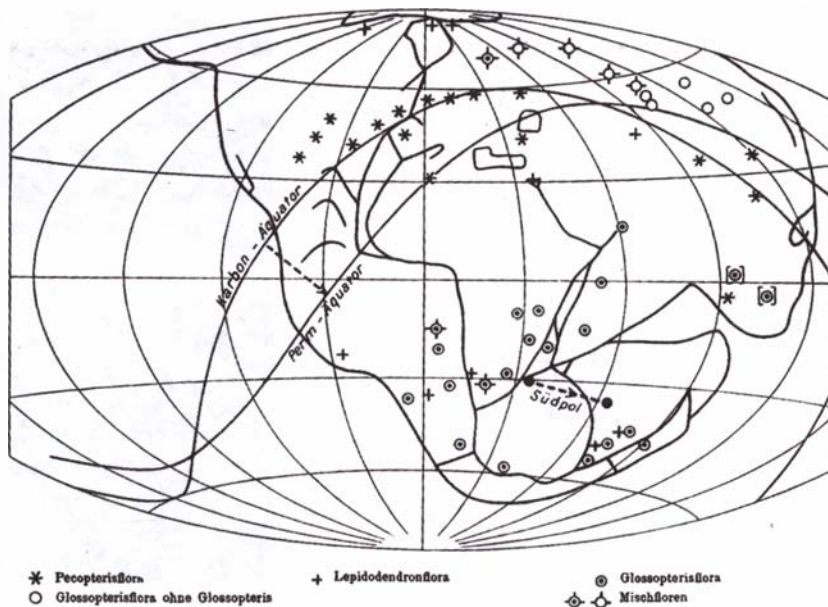


Рис. 3. Распространение основных флор карбона и перми при расположении материков и палеоэкватора в соответствии с теорией А. Вегенера (по: [Коерпен, Wegener, 1924])



Альберт Чарльз Сьюорд (1863–1941)

dendron oculus-felis, *Annularia* (*Lobatannularia*) и др.] и антарктокарбоновый (= Гондванский, или флоры с *Glossopteris*). Позднее он подразделил арктокарбовую область на три провинции: *Еврамерийскую*, *Ангарскую* и *Гигантоптерисовую* [Gothan, 1937].

“Ахиллесовой пятой” построений Готана была неясность соотношения выделявшихся им фитохор с климатическими зонами. Такое соответствие, установленное для современного растительного покрова трудами школ Ад. Энглера, А.Ф.В. Шимпера и О. Друде, как предполагалось, должно было существовать и в палеозое и потому рассматрива-

лось как своего рода критерий истинности выделяемых палеофитогеографических единиц.

По оценке А.Н. Криштофовича ([1937]; цит. по: [Криштофович, 1959, с. 158]), “оставаясь ярким противником подвижности материков и полюсов, Готан не мог поместить трех флор Северного полушария в какую-либо зависимость от климатических зон, рассматривая свои провинции, по-видимому, как явления аazonальные и, может быть, различные более флористически, чем геоботанически”.

Сам Готан [в: Potonié 1921; Gothan, 1924] считал оба выделяемых им в карбоне основных типа флор (аркто- и антарктокарбоновый) циркумполярными, что, однако, не могло быть удовлетворительно обосновано при допущении неизменности взаимного расположения континентов.

В то же время, еще в 1924 г., соотечественники Готана – климатолог В. Кеппен и геофизик А. Вегенер в книге “Климаты геологического прошлого” (см. также: [Вегенер, 1925]) показали, что при допущении подвижности континентов и реконструированном, исходя из этой гипотезы, положении палеоэкватора для карбона и перми местонахождения европейской и североамериканской флоры с *Pecopteris* и *Lepidodendron* оказываются в тропической зоне, местонахождения с глоссоптериевой флорой – в южных умеренных и холодных широтах, в том числе, вблизи древнего Южного полюса, а находки ангарской флоры (Вегенер называл ее “смешанной”) – в северных внетропических широтах (рис. 3).

Воспринявший концепцию Вегенера немецкий ботаник и эволюционист В. Циммерман [Zimmermann, 1930] дал, исходя из нее, подробную палео-

климатическую характеристику основных типов флор карбона и перми. При этом, в русле идей А.Ф.В. Шимпера, он основывался в значительной мере на морфофизиологических и экологических особенностях ископаемых растений (наличие лигулы у лепидофитов, ксероморфные признаки и т.п.).

Вслед за Потонье и Готаном, Циммерман полагал, что каменноугольная флора Северного полушария (“типичная”, или “северная” флора) принадлежала к типу *дождевых тропических лесов* (Regenwaldtyp).

Напротив, глоссоптериевая флора Гондваны, по его мнению, скорее отвечала лесным формациям умеренного и более холодного сезонного климата.

В 1937–1938 гг. мобилистские объяснения климато-географического распределения ископаемых растений поддержал авторитетный индийский палеоботаник *Б. Сани* (подробнее см. [Вахрамеев и др., 1970]).

* * *

Значительное влияние на развитие палеофлористики палеозоя оказала сводка *А.Ч. Сьюорда* [Seward, 1931] “Века и растения”, переведенная на русский язык с дополнениями А.Н. Криштофовича [Сьюорд, 1936]. В методическом плане оно заключалось, прежде всего, в широком использовании палеогеографических и историко-геологических данных, а также в выделении ботанических провинций на флористико-физиономической и климатической основе.

По мнению Сьюорда [1936, с. 8–9], “чтобы получить полную картину древних флор, мы должны восстановить географические условия, фон для великой драмы жизни растений”.

...Чтобы изобразить странствование растений в различные стадии земной истории, мы должны ярко представить себе последовательные ландшафты Земли, мы должны знать форму и протяженность континентов, положение океанов и морей, которые являлись барьерами для миграции наземных растений”.

На составленную Сьюордом карту районирования для конца палеозоя (рис. 4), в отличие от карты В. Готана (см. выше), были нанесены не только местонахождения растений от раннего карбона до перми, но и крупные элементы палеорельефа – докарбоновые каледонские горные хребты в Западной Европе и Северной Америке, а также некоторые палеозойские альпийские цепи, в частности, Кордильеры, Армориканская цепь, Варисские Альпы и Уральский хребет, которые могли служить препятствиями для распространения растений.

Анализируя их расположение, Сьюорд [1936, с. 253], в частности, справедливо полагал, что, возможно, “палеозойский Уральский хребет являлся



Тор Густав Галле (1884–1964)

частично барьером для проникновения на восток западной растительности”.

На той же карте, как и на карте Готана, были показаны стрелкой возможные пути миграции *Glossopteris* и некоторых других гондванских растений через Тетис на север Европы, в соответствии с представлениями М.Д. Залесского (см. ниже).

Границы древних материков и морей были приняты в соответствии с реконструкциями Т. Арльдта [Arldt, 1907] и других авторов.

Для суждений об общем облике вымершей растительности широко использовались ландшафтные реконструкции (рис. 5).

В карбоне (вестфал, стефан) и перми Сьюорд выделял три ботанические провинции – *Атлантическо-Китайскую* Северо-Атлантического континента, *Глоссоптериевую* Гондваны и *Северную* (*Кузнецкую*) Ангарида, полагая, однако, что число провинций могло быть большим.

* * *

В 1937 г. шведский палеоботаник *Т. Галле* [Halle, 1937] построил первую карту палеофлористического районирования межрегионального масштаба для территории восточной части Евразии, нанося на современную топографическую основу территории распространения глоссоптериевой, ангарской, европейской и катазиатской флор карбона и перми (рис. 6).

На карте Галле не были нанесены местонахождения ископаемых растений и границы фитохорий, но впервые показана штриховкой *область смешения* ангарской и катазиатской флор в Нань-Шане (северо-запад Китая).

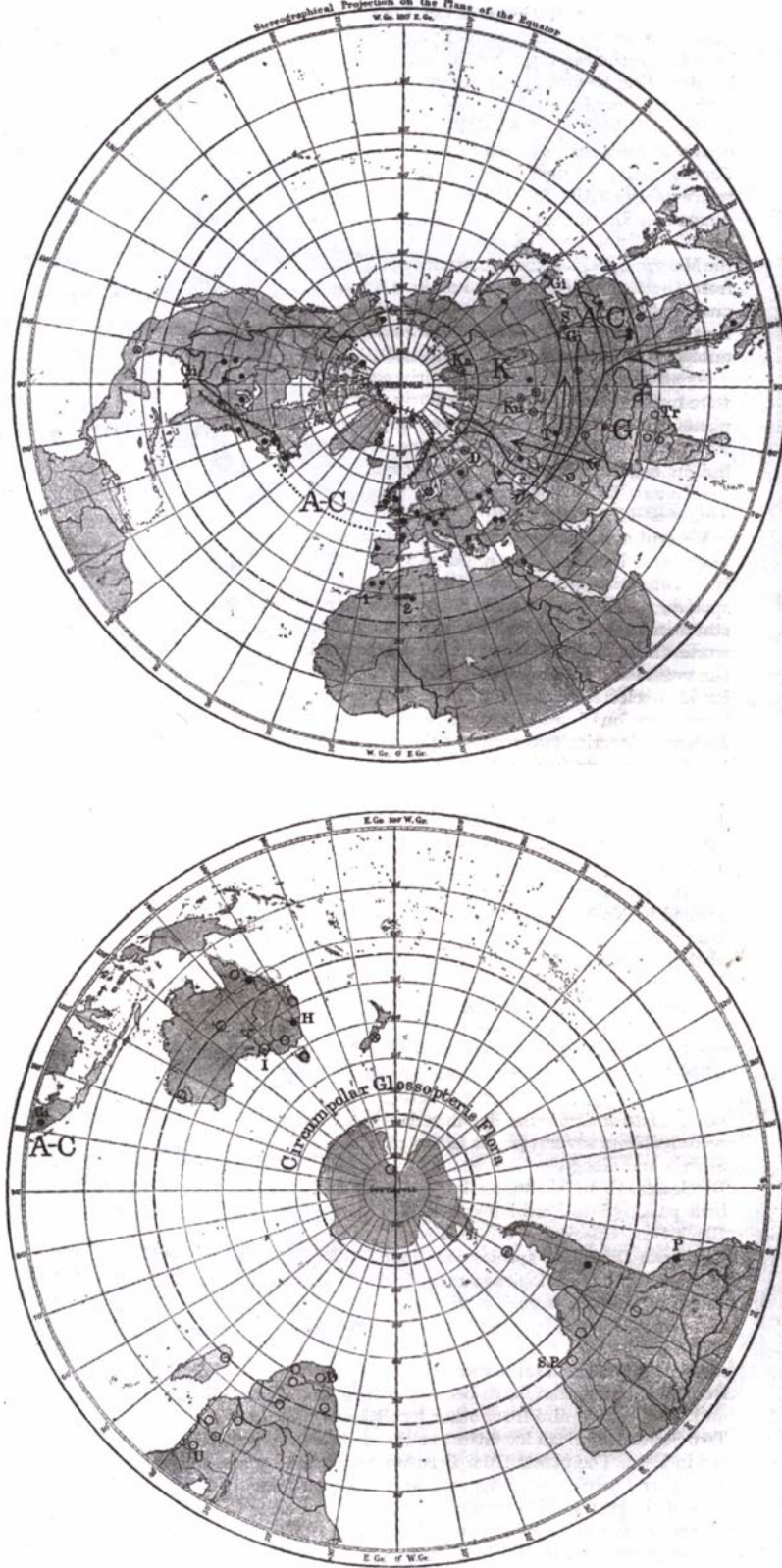


Рис. 4. Карта распространения некоторых каменноугольных и пермских флор, составленная А.Ч. Сьюордом
Точками показаны некоторые основные местонахождения ископаемых растений от нижнего карбона до перми; линиями – основные горные системы этого времени; стрелками – возможные пути миграции некоторых гондванских растений; ботанические провинции: АС – Атлантическо-Китайская; G – Глоссоптериевая; К – Кузнецкая (по: [Seward, 1931])



Рис. 5. Характерные ландшафты позднепалеозойских флор.

Сверху – каменноугольной флоры Европы и Америки; *снизу* – гондванской флоры времен позднепалеозойского оледенения; буквами обозначены отдельные ископаемые растения (здесь не приводятся) (по: [Seward, 1931])

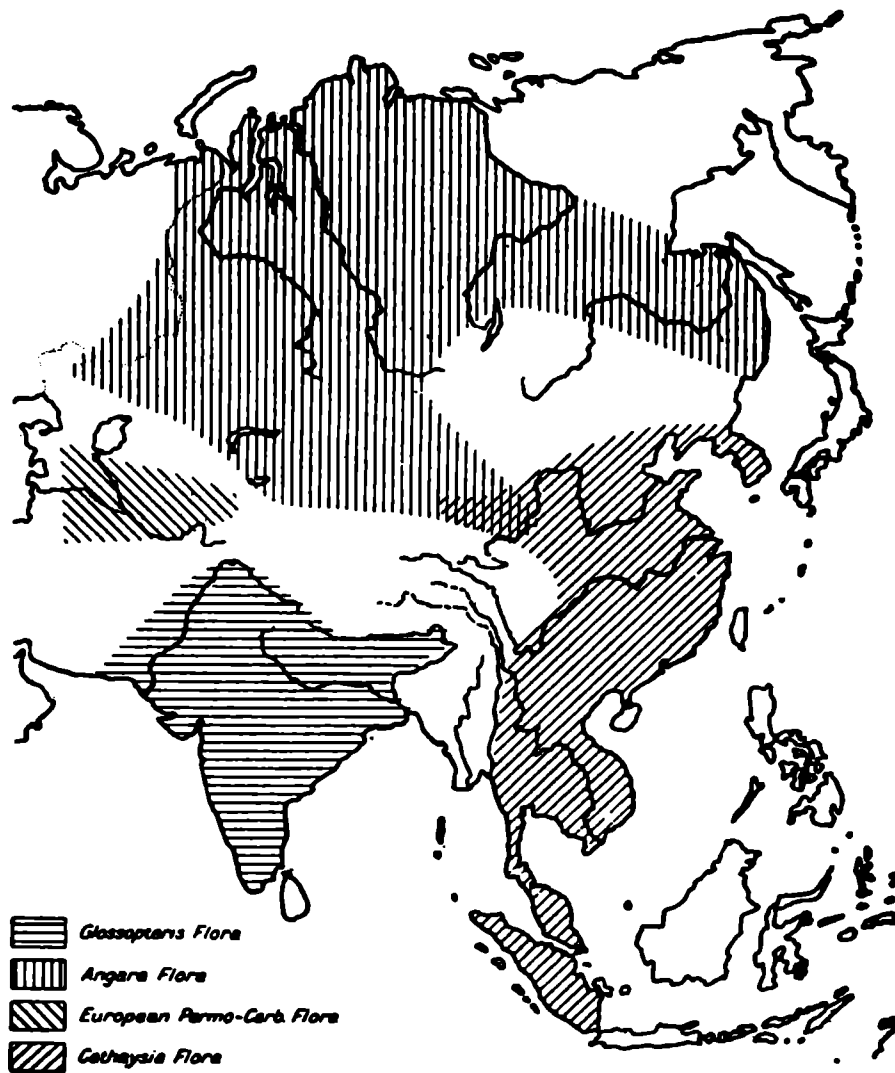


Рис. 6. Схема палеофлористического районирования для карбона и перми Центральной и Юго-Восточной Евразии, составленная Т. Галле (по: [Halle, 1937])

В той же работе Галле ввел понятие “катазиатская флора”, соответствующее Гигантоптерисовой флоре В. Готана [Gothan, 1937]. Новизна при этом состояла не только в термине, но, прежде всего, в палеогеографической интерпретации Гигантоптерисовой флоры, которая трактовалась Галле как флора отдельного палеозойского материка Катазия, реконструированного А. Грабау.

Тем самым был закреплен еще один важный принцип палеофлористического районирования, заключающийся в требовании *понятной палеогеографической приуроченности выделяемых фитохорий*.

Схема районирования Т. Галле с некоторыми изменениями и дополнениями была в ходу до начала 60-х годов XX столетия [Andrews, 1961; Gothan, Weyland, 1964; и др.].

Разработка принципов палеофлористического районирования в Новом Свете

Почти одновременно с А. Потонье и В. Готаном, но независимо от них, принципы палеофлористического районирования пытался наметить Ф.Х. Ноултон [Knowlton, 1910].

Занимаясь более молодыми (мезозойскими и третичными) флорами США, Ноултон подошел к проблеме с позиций современной ему флористики и ботанической географии. По его представлениям, “если мы находим две ископаемые флоры идентичными или сходными во всех существенных или важных деталях, то для всех практических геологических целей их можно рассматривать в качестве существовавших одновременно (contemporaneous)” (там же, с. 601).

Установив подобную одновременность флор, необходимо обратиться к выяснению того, каким

образом ими были заселены удаленные друг от друга, изолированные районы. Для этого следует тщательно изучить характер флоры и способы ее естественного распространения.

С точки зрения способности к распространению, семенные растения имеют преимущество перед споровыми. Поэтому ископаемая флора, сложенная папоротниками и близкими к ним растениями (за исключением птеридоспермов), найденная в двух или более отделенных друг от друга местах, вероятно, когда-то была соединена непрерывными сухопутными связями.

Споровые растения, по-видимому, не могли пересекать широкие, прежде всего, морские акватории. Реки и другие пресноводные водотоки могли до некоторой степени служить путями их распространения, но многие ископаемые и современные флоры занимают слишком обширную площадь, чтобы объяснить их формирование таким образом.

Если такие широко распространенные флоры являются смешанными (включают как семенные, так и споровые растения), то приходится прибегать к более сложным объяснениям.

О климатической приуроченности ископаемых флор приходится судить по современному распространению сходных или филогенетически родственных групп растений. Например, "пальмы не могут нормально расти при температуре ниже 10° С: поэтому ископаемая флора, богатая ярко выраженными пальмовыми типами, едва ли могла произрастать в существенно более холодных условиях... Цикадовые в настоящее время встречаются только между 30° тропиков: отсюда богатая цикадовыми флора указывает на тропический или, по крайней мере, субтропический климат" [Knowlton, 1910, с. 603].

* * *

Младший современник Ноултона – известный американский геолог и палеогеограф Ч. Шухерт [Schuchert, 1932], ссылаясь на палеоботаника Д. Уайта (D. White), обосновывал важную идею о том, что выделение палеофлористических провинций должно отвечать двум критериям: (1) преемственности с предыдущими и последующими фитохориями и (2) длительности существования.

По мнению Шухерта, с этой точки зрения, например, наличие гондванских элементов в пермской флоре Печорского бассейна не должно рассматриваться как свидетельство ее принадлежности к гондванской флористической провинции (ср. ниже).

* * *

Общие принципы палеофитогеографических исследований попытался сформулировать Ч. Рид [Read, 1947, с. 272], занимавшийся выделением флористических зон и провинций в верхнекаменноугольных (пенсильванских) отложениях США. По его представлениям:

1. Фундаментальной единицей экологических и географических исследований является биота или биологическая ассоциация (life-association).

2. Организмы редко бывают космополитными.

3. Ассоциации, живущие в течение определенного периода времени в одной и той же области, являются более сходными по своему строению и соотношениям обилия доминирующих видов, чем ассоциации удаленных друг от друга областей.

4. Смешение элементов одной флоры с элементами другой указывает на промежуточные условия среды обитания, если известно, что эти флоры относятся к различным экотопам.

5. Вариации в составе ассоциаций могут быть следствием географического распределения или геологического распространения.

6. Широкое распространение организмов или ассоциаций за пренебрежимо короткий промежуток времени возможны только тогда, когда занятые ими районы являются равномерно и широко непрерывными. Если эти районы являются прерывистыми (discontinuous), то следует ожидать, что геологическая длительность процесса распространения может быть различна, но не всегда пренебрежимо мала.

7. Одни и те же роды и виды могут быть прослежены в разных биологических ассоциациях, которые образуют географическую или геологическую последовательность, либо ту и другую одновременно.

8. Первостепенной важностью для географического и геологического исследования является установление того, что (а) практически одновременные изменения форм нередко происходят в обширных областях и (б) более длительные изменения имеют место в небольших областях в течение заметных промежутков геологического времени.

* * *

Связь географического распределения растений с событиями геологической истории исследовал Т. Джаст [Just, 1947, 1952]. Как отмечает Ч. Росс [Paleobiogeography, 1976], основной вывод его работ заключается в том, что географическое распространение растений является результатом серии эволюционных, климатических и геологических событий, причем ни один из этих аспектов не дает необходимой полноты картины без остальных.

По мнению Джаста, многие данные о географическом распространении современных и ископаемых растений, в том числе, населяющих обширные, отделенные друг от друга (дизъюнктивные; discontinuous) области, могут быть интерпретированы в рамках мобилизма. В то же время, есть данные, которые нельзя рассматривать как подтверждение этой теории.

Опираясь на современные для тех лет представления о *центрах происхождения* растений, Джаст

обратился к анализу палеоботанических данных о распространении древнейших (меловых) покрытосеменных. Он признал также вероятность *биполярной эволюции* ряда филогенетических ветвей, в том числе, некоторых хвойных.

Опережая «теорию прерывистого равновесия» Н. Элдреджа и С. Гулда, Т. Джаст [Just, 1947, с. 135] пришел к выводу, что «эволюция, по-видимому, характеризовалась «вспышками продуктивности» за которыми следовали «периоды относительной стабильности»».

* * *

В начале 70-х годов палеоэнтомолог К. Дерден [Durden, 1974] предложил «экологическую теорию провинциальной дифференциации». Процесс образования биохорий он назвал *биомеризацией* – от введенного им понятия *биомера* – существующей в течение определенного времени биотической провинции.

Каждая такая провинция представляет собой район, занятый совокупностью определенных сообществ и слагающих их видов, который, по крайней мере, по видовому составу, отличается от соседних районов.

Стабильность существования биомер определяется адаптированностью видов к условиям, существующим в конкретный период времени. Провинции различного происхождения могут частично перекрываться за счет раздела местообитаний между характерными для них сообществами.

Биомеры являются центрами эндемизма, окруженными более или менее обширными зонами распространения видов широкого экологического диапазона. Места сосредоточения эндемов образуют *центр*, или *хертланд* (heartland), провинции.

Границы биомер являются зонами активной *интрогрессивной гибридной* адаптации.

Новые биомеры возникают в результате сегрегации старых путей адаптации видов к изменившимся условиям⁶.

Отечественная палеофлористическая традиция

Российские палеофитогеографические исследования начались в кильватере идей, господствовавших в западноевропейской геологии и палеоботанике.

Вначале М.Д. Залесский [1912, 1914, 1918] под- держал сделанный в 1901 г. Эд. Зюссом вывод о

⁶ Новейшие работы американских авторов, затрагивающие принципы палеофлористического районирования [Raymond et al., 1985; Wnuk, 1996; и др.], анализируются в статье Ю.В. Мосейчик «Особенности палеофлористического районирования суши в раннем карбоне (на примере флор Ангарида)» в настоящем издании.

существовании в палеозое и мезозое Ангарского материка (Ангарида), занимавшего территорию современной Сибири. При этом, в отличие от Зюсса, полагавшего, что сходство флор Ангарида и Гондваны могло возникнуть в результате параллельного развития, Залесский [1918, с. 5] считал, что «в действительности существовало тесное родство флор обоих материков, требующее для своего объяснения предположения о некогда бывшем общении обоих материков, осуществлявшемся или прямым соединением их при помощи перешейки или через архипелаг тесно расположенных островов... В палеозойское время была одна громадная Ангаро-Гондванская суша с одним характерным для нее типом растительности». По его мнению, флора Ангарида стала развиваться независимо от флоры Гондваны только в мезозое.

Залесский выступил в поддержку опубликованных в 1924 г. выводов В. Кеппена и А. Вегенера о зональности распределения климата на поверхности Земли в карбоне и перми, но полагал, что «зональность эта рисуется ими более правильно, чем была на самом деле» [Залесский, 1938, с. 336]. Основываясь на палеоботанических и геологических данных, Залесский предложил свою реконструкцию расположения климатических поясов и соответствовавших им типов растительности. При этом значительную роль он отводил влиянию пермского (Гондванского – И.И.) оледенения в Южном полушарии.

Представления Залесского о близком родстве ангарской и гондванской флор вначале получили широкое признание, но после знакомства с коллекциями ангарских растений были подвергнуты сомнению в докладах некоторых европейских палеоботаников на XVII Международном геологическом конгрессе в Москве [Halle, 1937; и др.].

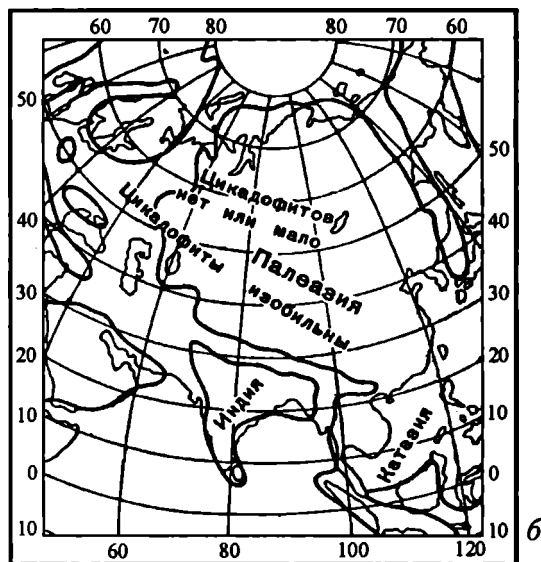
Позднее М.Ф. Нейбурз [1954] показала, что количество общих таксонов в ангарской и гондванской флорах невелико, а имеющиеся общие элементы не обязательно свидетельствуют о близком родстве этих флор.

Точку в полувековом споре поставили работы ее ученика С.В. Мейена [1967а, 1967б, 1973, 1981; Meyen, 1967, 1969а, 1969б, 1971а, 1971б, 1972, 1975, 1977, 1979; Chaloner, Meyen, 1973 и др.], выяснившего, что сходство некоторых ангарских и гондванских растений, как предполагал в свое время Эд. Зюсс, по всей видимости, является результатом параллельной эволюции в сходных ландшафтно-климатических условиях.

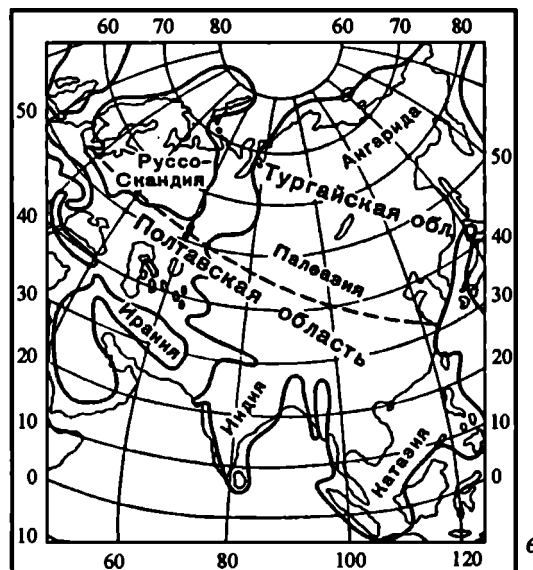
Эти исследования Мейена привели к двум важным методическим выводам. Во-первых, стало ясно, что при палеофлористических сравнениях, особенно географически удаленных друг от друга флор, необходимо, по возможности, опираться на



а



б



в

Рис. 7. Основные черты палеофитогеографии Евразии по А.Н. Криштофовичу [1941].

а – в позднем палеозое; б – в средней юре; в – в палеогене

1941, 1946а, 1946б, 1950 и др.]⁷. Им были, в частности, опубликованы обобщенные схемы районирования для позднего палеозоя, средней юры и палеогена (рис. 7).

* * *

Наиболее ярким выразителем идей Криштофовича после его кончины (1953 г.) выступил ленинградский исследователь Г.П. Радченко, проявивший при этом не только энергию и проницательность, но и задатки способного идеолога.

В духе идеологизированной науки тех лет, он объявил о том, что “задачу восстановления истории развития растительного покрова Земли и установления основных законов его эволюции берет на себя советская палеоботаника” [Радченко, 1957, с. 44].

Палеофлористика была провозглашена им новым, творческим направлением в советской палеоботанике, стремящимся “вскрыть и объяснить по возможности все главные связи в историческом процессе смен растительного покрова прошлого, наметить его конкретный ход (прежде всего, на огромной территории нашей страны), наконец, понять и использовать все эти факторы для геологической практики (стратиграфии, палеогеографии и т.д.)...” (там же).

Лишь значительно позднее – в середине 80-х годов – это флорогенетическое направление было принято в качестве основной темы исследований в

⁷ Подробнее о взглядах А.Н. Криштофовича см. статью Ю.В. Мосейчик “Особенности палеофлористического районирования суши в раннем карбоне (на примере флор Ангарида)” в настоящем издании.

более или менее полные реконструкции растений или хотя бы прижизненные сочетания их вегетативных органов и фруктификаций.

Во-вторых, выявилась значительная роль направленной конвергентной эволюции в близких ландшафтно-климатических условиях, приводящая к сходству в строении органов растений, в том числе, обеих внетропических зон – бореальной и нотальной. При этом было показано, что параллелизмы могут касаться органов растений из довольно далеко отстоящих друг от друга в системе групп (например, мешковой пыльцы у арбериевых и хвойных Гондваны и ангарских пельтаспермовых).

* * *

С 30-х годов идеи эколого-физиономического подхода к районированию ископаемых флор развивал А.Н. Криштофович [1936, 1937, 1940а, 1940б,

лаборатории палеофлористики Геологического института АН СССР, возглавлявшейся В.А. Вахрамеевым и С.В. Мейеном (см.: [Вахрамеев, Мейен, 2002; Игнатъев, 2002; Мейен, 2002а, б]).

Следуя А.Ч. Сьюорду [1936; Seward, 1931] и А.Н. Криштофовичу, Радченко сформулировал несколько теоретических положений, лежащих в основе выделения ботанико-географических зон и провинций геологического прошлого:

“Явление климатической зональности, в чем бы и как бы оно ни выражалось, неизбежно вытекает из самой сферической формы Земли и потому не может быть отвергнуто ни для одной из геологических эпох...”

Земной шар, как об этом свидетельствует... геологическая история, имел не только сферическую форму, но также очень сложную поверхность, с непрерывно изменявшимся соотношением морей и материков, а также высот и почв последних в результате постоянно действовавших в той или иной форме процессов: геотектонических движений, эрозии, абразии и выветривания. Это, естественно, должно было вызывать сложное расселение растений после того, как они стали обитателями суши, соответственно их потребностям в тепле, влаге, минеральном питании и т.д. Указанное является основным фактором в становлении естественных растительных сообществ и последующем образовании из них растительных формаций...

Смещение идеальных, т.е. ориентированных точно по широтам, ботанико-климатических зон или поясов являлось совершенно неизбежным в течение всего хода геологической истории, так как вызывалось такими постоянно действующими геологическими процессами, как поднятия и опускания материков⁸, перераспределение морей, размыв горных сооружений и пенеппенизация больших территорий. Эти процессы не только вызывали климатические изменения, но либо облегчали, либо затрудняли в отдельных районах расселение растений и этим усложняли границы между разными ботанико-географическими зонами, областями и провинциями...

Наиболее устойчивой и широко распространенной растительной формацией после того, как растения прочно завоевали сушу, являлась и является сейчас лесная, т. к. эта формация вырабатывается в условиях либо равномерно влажного, либо сезонного, но достаточно влажного, не сухого климата, которые были (по крайней мере, уже с середины палеозоя) наиболее распространенными на земной поверхности...

Лесные формации как сейчас, так и в геологическом прошлом, естественно, в силу постоянно существовавшей климатической дифференциации, располагались в схеме симметрично, образуя

пояса тропической, двух субтропических и двух умеренных лесных формаций...

Климатические изменения, влияющие на смену характера растительности (ландшафта), могут быть двух порядков:

а) *нерадикальные*, выражающиеся в простом потеплении или похолодании, в незначительном изменении влажности (без радикального изменения конфигурации суши и ее рельефа, без радикального изменения распределения влажности по временам года). Эти изменения могут порождать только сравнительно простые смещения: расширения или сужения растительных поясов, зон и областей, как бы флористические приливы и отливы. Подобные изменения, хотя и меняют лицо страны, мало связаны с изменением самого состава растительного покрова...

б) *радикальные* или *резкие* изменения самого типа климата, например, влажности и ее соотношения с температурой (резкая континентализация, резкое проявление сезонности, рассечение климатической зоны водным рубежом или молодой горной цепью и т.д.). В этих случаях растительный покров уже лишен возможности сжиматься или расширяться и начинает претерпевать радикальные изменения своего состава...

Особенно ощутительными для растений, в первую очередь, лесной зоны, являются результаты сильного уменьшения количества летних осадков, столь нужных растениям в вегетационный период, безразлично, произошло ли это в условиях похолодания или усиленного потепления. И в том, и в другом случае наступления аридных условий происходит искоренение существовавшей ранее лесной формации и создается новая ксерофитная (тепло- или холодолюбивая) формация.

Сам процесс создания этой формации может протекать различно:

а) путем захвата новой аридной области готовыми ксерофитами из соседней области;

б) путем приспособления к новым условиям отдельных элементов из смежных областей;

в) путем автохтонного выявления отдельных местных элементов, испытывающих изменения и быстро приспосабливающихся к новым условиям обитания” [Радченко, 1957, с. 44–45].

На основе этих принципов Г.П. Радченко впервые осуществил палеофлористическое районирование территории Евразии для раннего карбона⁹. Эта работа была по справедливости оценена С.В. Мейеном [1981] как открывающая новые перспективы.

⁹ Подробнее см. статью Ю.В. Мосейчик “Особенности палеофлористического районирования суши в раннем карбоне (на примере флор Ангарида)” в настоящем издании.

⁸ Радченко был убежденным фиксистом.

Предвосхищая палеоэкологические работы С.В. Мейена [1967в и др.] и В.А. Красилова [1972 и др.], Радченко [1957] сформулировал несколько важных методических принципов палеофлористического районирования.

По его представлениям, выделение ботанико-географических (климатических) зон, областей и провинций геологического прошлого надо начинать с *анализа фаций*, имея в виду, прежде всего, выделение и интерпретацию *основных фациальных типов* флороносных отложений (аллювиальные, угленосные и др.).

Выделив характерные для каждого фациального типа комплексы растительных остатков, необходимо провести *биоценотический анализ* последних, ведущий к реконструкции *типа* материнской растительности (лесного, болотного, рипарийного и др.).

Возрождая идеи В. Готана о различении “характерных” и “аксессуарных” видов (см. выше), Г.П. Радченко (там же, с. 47) полагал, что “при анализе ископаемых комплексов растительных остатков необходимо выделять резко преобладающие в них количественно и характерные во флористическом отношении растения, которые обладают некоторыми общими для них всех и типичными, т.е. определяющими для данного типа растительности, морфолого-анатомическими признаками”. Эти формы рассматривались им как доминанты древних растительных формаций и были названы “*типowymi*” или “*определяющими*”.

“При использовании “определяющих” растений для оценки условий обитания основной растительной формации района, тяготеющей к месту захоронения остатков, – подчеркивал Радченко (там же, с. 47–48), – необходимо все их морфолого-анатомические признаки сопоставлять с основным, определяющим фациальным типом осадков, их заключающих (когда мы имеем дело с разрезом), и лишь с очень большой осторожностью пользоваться методом актуализма”.

“Выделение ботанико-географических областей и провинций может считаться достаточно обоснованным только в том случае, когда на основе биостратиграфического анализа будет с несомненностью установлена в разрезах преемственность и историческая взаимосвязь нескольких следующих друг за другом растительных формаций или даже флор. Нельзя говорить о самостоятельности флористической области, не зная путей ее возникновения, ее взаимосвязей с предшествующими и последующими за ней флорами и растительными формациями” (там же, с. 48; ср. выше 1-й критерий Ч. Шухерта).

Еще одним принципом выделения фитохорий является, по Радченко, *критерий региональности*. Он заключается в необходимости прослеживания

“в многочисленных стратиграфических разрезах на значительной территории выдержанности растительных комплексов определенного флористического состава и установление по возможности районов выклинивания этих комплексов по промежуточным разрезам. Только таким путем и могут быть установлены примерные границы площадей распространения отдельных флор прошлого и выяснен их более точный возраст в отдельных частях этих площадей (очень часто он бывает несколько различным в силу одновременности смещений ареалов в те или иные районы)” (там же, с. 48).

При межрегиональных корреляциях Радченко предлагал опираться на сопоставления детально расчлененных разрезов близко расположенных регионов, делая упор на событийность и связанную с ней этапность развития флор. По его мнению, такое сопоставление “должно обеспечить:

а) установление в пределах каждого региона конкретной истории развития растительного покрова, смен в нем растительных формаций, постепенность или значительную быстроту в обновлении флористического состава этих формаций и выделении на основе этого флор прошлого¹⁰;

б) выделение основных этапов в изменении флористического состава для каждого региона, в увязке их, по возможности, с основными событиями геологической истории регионов, с одной стороны, и с филогенией основных растительных типов данной области или провинции, с другой” (там же, с. 49).

* * *

В конце 50-х – начале 60-х годов были возрождены для палеофлористики идеи Скоу. Это сделал другой ученик А.Н. Криштофовича – В.А. Вахрамеев [1964б].

По представлениям Вахрамеева, в основу выделения наиболее крупных фитохорий (областей) должны быть положены существенные отличия в составе родов и семейств, а при выделении подчиненных областям провинций – отличия в составе видов и, в меньшей степени, родов. Допускалось и выделение палеофитохорий более низкого ранга на основе отличий в составе видов и подвидов.

В работах Вахрамеева [1957а, 1957б, 1958, 1964а, 1964б и др.] были впервые сведены воедино основные методические принципы выделения палеофитохорий на флористической основе.

В русле идей Скоу и, особенно, Е.В. Вульфа [1934], Вахрамеев считал, что при палеофлористическом районировании должен осуществляться как можно более полный учет видового состава

¹⁰ Имеются в виду полихронные флоры в понимании А.Н. Криштофовича (см. статью Ю.В. Мосейчик “Особенности палеофлористического районирования суши в раннем карбоне (на примере флор Ангарида)” в настоящем издании).

родов, а также количественного распределения видов на изучаемой территории.

Для выделения палеофитохорий и очерчивания их границ наиболее пригоден позаимствованный из геологической съемки *картографический метод*, связанный с нанесением на современную топографическую основу местонахождений ископаемых растений для отдельных эпох с последующим сравнительно-флористическим анализом распространения таксонов различного ранга и проведением границ.

При этом палеофитохории должны иметь *понятную палеоклиматическую и палеогеографическую приуроченность*, для выяснения которых карты палеофлористического районирования должны сопоставляться с данными литологии, тектоники, палеогеографии, палеозоологии и других геологических дисциплин.

Реконструкция и картирование древних типов растительности ("биомов") являются особой, трудно разрешимой задачей, решение которой не может заменить создания объективной основы в виде карт палеофлористического районирования.

По представлениям В.А. Вахрамеева [19646], стратиграфические сопоставления по ископаемым растениям должны осуществляться с учетом результатов палеофлористического районирования, поскольку разновозрастные флоры могут значительно отличаться составом таксонов одна от другой; комплексы ископаемых растений, характеризующие стратоны ранга ярусов и частей отделов, могут выделяться и использоваться для корреляции только в пределах соответствующей палеофлористической области, а иногда и провинции¹¹.

* * *

Теоретические основы этого подхода были углублены С.В. Мейеном [Вахрамеев и др., 1970; Мейен, 1968, 1976, 1987; Vakhrameev et al., 1978]¹².

В 1965–1967 гг. под руководством В.А. Вахрамеева в Геологическом институте АН СССР (ныне – РАН) был осуществлен исследовательский проект "Основные этапы развития флор позднего палеозоя и мезозоя Евразии и палеофлористические провинции этого времени", ведущим теоретиком которого был Мейен (подробнее см.: [Игнатьев, 2002]). Одним из главных его достижений стало построение карт палеофлористического районирования нового ("второго") поколения для территории Евразии от девона до мела (сеноман-туронского и сенонского времени).

Характерными особенностями этих карт являлись (рис. 8):

- 1) ограниченность промежутка геологического времени, для которого построена карта (эпоха, век);
- 2) нанесение конкретных местонахождений комплексов растительных остатков и интерполированных по ним границ фитохорий;
- 3) показ ранга границ палеофитохорий;
- 4) нанесение границ суши и моря для соответствующего "временного среза".

В начале 80-х годов, опираясь на материал по позднему палеозою, С.В. Мейен обратился к проблеме соотношения палеофлористической и палеофаунистической дифференциации в истории Земли.

По его представлениям¹³, задачей *taxitum* палеонтологии является реконструкция *интегративной истории биоса*. До настоящего времени существуют два основных типа обобщения соответствующего материала: филогенетика как венец систематики и морфологии, и биогеография как завершение синэкологии. Их сопряжение дает, соответственно, флоро- и фауногенетику. Однако возможен и синтез последних – *биотогенетика*.

Анализ исторической динамики глобального биоразнообразия едва ли осмысленно производить в отрыве от конкретных биот и доминирования отдельных таксонов. Необходимо сравнивать не суммативные характеристики, а уже упорядоченные картины.

В качестве первого шага можно предложить совмещение схем районирования, филогенетических древес и палеогеографических схем. Важно понять, откуда пошли доминирующие группы, важные для районирования.

При этом выясняется, в частности, что в растительном мире широко проявляется феномен, названный *внеэкваториальным персистированием* – выживание древних типов во внеэкваториальных областях.

Все основные макроэволюционные новации происходят в экваториальном поясе и прилегающих к нему экотонах. Продуктивность в этом отношении внеэкваториальных биот "можно сравнить с вкладом изобретения самовара в мировую цивилизацию".

По представлениям Мейена, анализ развития биоты позднего палеозоя приводит к следующим основным выводам:

"1. Единство фито- и зоохорий на уровне крупных биот; выделенность экваториального пояса; общая трехчленность деления планеты.

¹³ С.В. Мейен. Соотношение палеофлористической и палеофаунистической дифференциации в позднем палеозое (доклад 18 октября 1982 г. на школе "Современное состояние и основные направления изучения брахиопод и древнейших скелетных организмов", пансионат "Звенигородский"). Неопубликованная рукопись, хранящаяся в научном архиве С.В. Мейена.

¹¹ Подробнее о теоретических воззрениях В.А. Вахрамеева см. работы Е.Л. Лебедева [2002] и автора [Игнатьев, 2002].

¹² Взгляды Мейена представлены в публикациях его материалов, а также в статье Ю.В. Мосейчик "Особенности палеофлористического районирования суши в раннем карбоне (на примере флор Ангарида)" в настоящем издании.

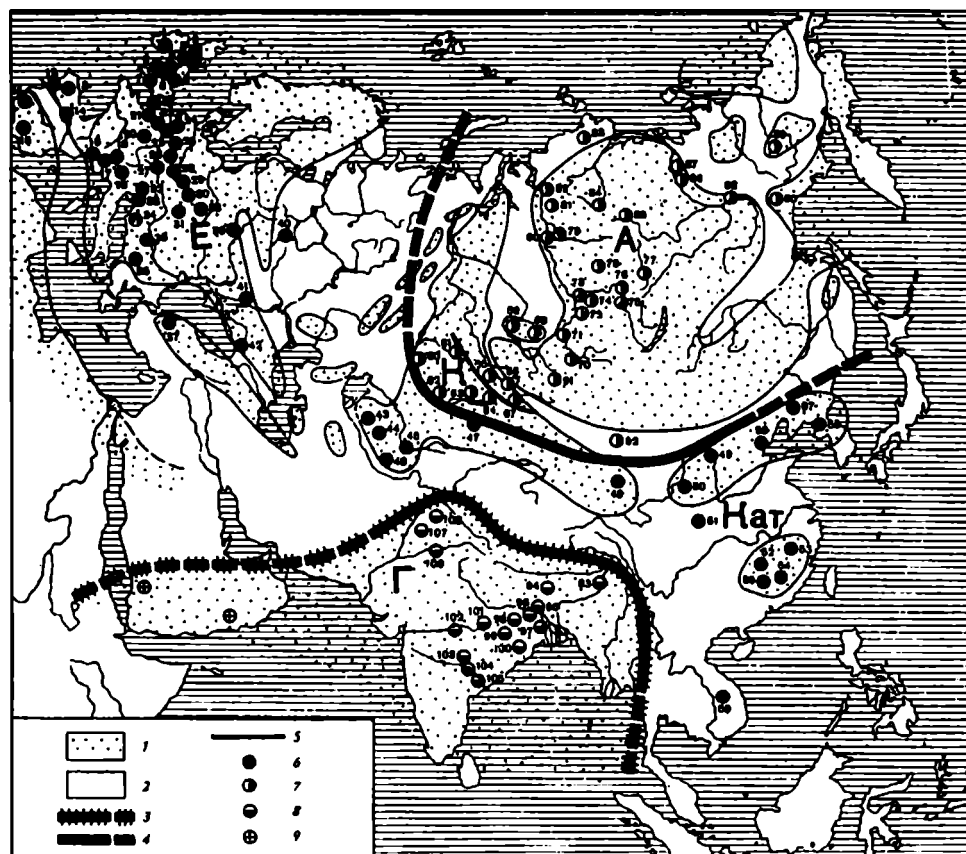


Рис. 8. Карта палеофлористического районирования для московского века карбона, составленная С.В. Мейеном

1 – суша; 2 – море; 3 – граница между палеофлористическими царствами; 4 – граница между областями; 5 – граница между провинциями; 6 – местонахождения московских флор Евразийской (Е) области Арктокарбонического царства и подчиненной ей Катазиатской (Кат) провинции; 7 – местонахождения московских флор Ангарской (А) области Арктокарбонического царства и подчиненной ей Казахстанской (К) провинции; 8 – местонахождения однорастительных флор Гондванского (Г) царства; 9 – местонахождения тиллитов Аравийского полуострова; цифрами на схеме обозначены конкретные местонахождения ископаемых растений (здесь не приводятся) (по: [Вахрамеев и др., 1970])

2. Синхронность дифференциации и дедифференциации в фауне и флоре по общему направлению.

3. Более высокие скорости дифференциации во флоре по сравнению с фауной в позднем палеозое...".

* * *

Позднейшее развитие отечественной палеофлористики протекало в русле рассмотренных идей и подходов.

В.А. Красилов и С.А. Шорохова [1975] предложили класть в основу палеофлористического районирования выделение *геофлор* – крупных, существовавших длительное время подразделений растительного покрова, отвечавших определенным климатическим зонам. В частности, для второй половины триаса они выделили северную внутропическую *Арктотриасовую*, тропическую *Медитерриасовую* и южную внутропическую *Нототриасовую* геофлоры. В этих фитогеографических единицах нетрудно увидеть модификацию “полихронных” флор А.Н. Криштофовича.

Другую попытку возродить идеи Криштофовича предприняла в конце 70-х годов И.А. Добрускина. По ее представлениям, триасовые флоры Земли являются “переходными” между палеофитной и мезофитной “полихронными” флорами.

При этом “полихронные флоры, в частности, палеофитная и мезофитная, представляют собой более четко очерченные сообщества, более однородные как по составу на протяжении всего времени их существования, так и по площади распространения, чем флоры переходные. Палеофитные флоры сохраняют эту однородность лишь в пределах отдельных (крупных) фитохорий, но план распределения фитохорий остается постоянным в течение всего палеофита; мезофитные флоры характеризуются сравнительной однородностью состава на таких крупных территориях, как Евразия в целом. План распределения мезофитных фитохорий также принципиально не меняется в течение всего мезофита... Само существование переходных флор обусловлено тем, что смена одной полихронной флоры другой происходит не в результате мгновенной катастрофы, а является медленным процессом постепенного замещения одного флористического комплекса другим. Изучение процесса смены палеофита мезофитом показало, что время постепенной перестройки растительного мира составляет примерно 60 млн лет, т.е. незначительно уступает времени существования палеофитной (90–110 млн лет) и мезофитной (90–95 млн лет) полихронных флор” [Добрускина, 1982, с. 3–4].

95 млн лет) полихронных флор" [Добрускина, 1982, с. 3–4].

Анализируя латинско-карнийские флоры Евразии, И.А. Добрускина [1978, 1982] впервые указала на вероятное проявление в их географическом своеобразии меридиональной климатической зональности (*секториальных различий*).

Ею же было подчеркнуто, что если при районировании "берется слишком большой отрезок времени, то результат может получиться тот же, что и при неправильной корреляции: мы рискуем провести границы между разновозрастными растительными комплексами" [Добрускина, 1982, с. 70]. При этом, если в основу районирования кладутся один-два рода, один из которых имеет широкое стратиграфическое распространение (вроде триасово-мелового рода *Phoenicopsis*), в результате может оказаться, что палеофлористические границы проводятся в разновозрастных отложениях (там же).

Сходные идеи применительно к позднепалеозойским флорам Ангарида развивала в те же годы ученица С.В. Мейена, М.В. Дуранте. Ею впервые была сделана попытка выяснения природы границ фитохорий позднего палеозоя Ангарида в связи с климатическими различиями территорий и физико-географическим барьерами. Наиболее полно этот подход реализован в ее обобщающей статье [Дуранте, 1995].

Благодарности

Автор признателен коллегам Ю.Б. Гладенкову, М.В. Дуранте, Ю.В. Мосейчик (все – Геологический институт РАН, Москва) и А.В. Гоманкову (Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург) за обсуждение статьи в процессе ее подготовки. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект №03-05-64331).

Литература

- Александрова В.Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Базилевская Н.А., Белоконов И.П., Щербакова А.А. Краткая история ботаники. М.: Наука, 1968. 310 с.
- Броньяр Ад. Краткая история исследования ископаемых растений и распределение их в различных слоях земной коры // Горн. журн. 1829. Ч. 3, кн. 9. С. 306–356.
- Броньяр Ад. Нынешнее состояние учения об ископаемых растениях // Горн. журн. 1838. Ч. 2, кн. 5. С. 191–211.
- Варминг Е. Ойкологическая география растений: Введение в изучение растительных сообществ. М.: Типография И.А. Баландина, 1901. 542 с.
- Вахрамеев В.А. Ботанико-географическая и климатическая зональность на территории Евразии в юрское и меловое время // Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии. М.: Госгеолтехиздат, 1957а. С. 64–76. (Тр. 1-й сес. Всес. палеонтол. о-ва).
- Вахрамеев В.А. Развитие ботанико-географических областей в течение палеозоя и мезозоя на территории Евразии // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1957б. № 11. С. 82–102.
- Вахрамеев В.А. Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилуйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 137 с. (Региональная стратиграфия СССР; Т. 3).
- Вахрамеев В.А. Роль древних растений для восстановления физико-географических, особенно климатических условий геологического прошлого // Методы палеогеографических исследований. Вып. 1. М.: Недра, 1964а. С. 184–191.
- Вахрамеев В.А. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени. М.: Наука, 1964б. 263 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 102).
- Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. 426 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 102).
- Вахрамеев В.А., Мейен С.В. Концепция палеофлористических исследований // М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 119.
- Вегенер А. Возникновение материков и океанов. М.; Л.: Госиздат, 1925. 145 с.
- Вульф Е.В. Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов (Предв. сообщ.). Л.: Изд-во АН СССР, 1934. 66 с.
- Готан В. Ископаемые растения: Очерк. М.: Изд-во Природа, 1914. 220 с.
- Гризбах А. Растительность земного шара согласно климатическому ее распределению: Очерк сравнительной географии растений / Пер. с нем. с примеч. А. Бекетова. СПб.: Издание Т-ва "Общественная польза". Т. 1. 1874. XII. 576 с. Т. 2. 1877. VIII. 594 с.
- Гумбольдт А. География растений. М.; Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1936. 228 с.
- Декандоль А. Введение в изучение ботаники или начальный курс этой науки, содержащий органографию, физиологию, методологию, географию растений, обозрение растений ископаемых, ботаники врачебной и истории ботаники. Т. 2. М.: Типография Московск. ун-та, 1838. 476 с.
- Добрускина И.А. Соотношения в развитии флоры и фауны при переходе от палеозоя к мезозою // Проблемы стратиграфии и исторической геологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 127–139.
- Добрускина И.А. Триасовые флоры Евразии. М.: Наука, 1982. 182 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 365).
- Дуранте М.В. Реконструкция климатических изменений в позднем палеозое Ангарида (на основании фитогеографических данных) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 2. С. 25–37.
- Залесский М.Д. О *Cordaites aequalis* Goeppert из Сибири и о тождестве его с *Noeggerathiopsis Hislopi* Bunbury sp. флоры Гондваны // Тр. Геол. ком. Н. С. 1912. Вып. 86. С. 1–21.

Залесский М.Д. Гондванская флора бассейна реки Печоры. 1: Река Адыжа // Зап. Уральск. о-ва любителей естествозн. 1914. Т. 33. С. 1–31.

Залесский М.Д. Палеозойская флора Ангарской серии. Атлас из 63 таблиц // Тр. Геол. ком. 1918. Н.С. Вып. 174. 76 с.

Залесский М.Д. О климатических поясах земного шара в карбоне и перми // Проблемы палеонтологии. 1938. Т. 4. С. 333–362.

Игнатьев И.А. В.А. Вахрамеев и палеофлористическая школа ГИНа // М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 85–96.

Игнатьев И.А. Общие фитогеографические модели и эволюция позднепалеозойских флор Ангарида // М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев (ред.). Эволюция флор в палеозое: Сборник научных трудов. М.: ГЕОС, 2003. С. 15–32.

Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений (основные принципы и методы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. 212 с.

Красилов В.А., Шорохова С.А. Триасовые геофлоры и некоторые общие принципы палеофитогеографии // Тр. ДВНЦ Биол.-почв. ин-т АН СССР. 1975. Т. 27(130). С. 7–16.

Криштофович А.Н. Основные пути развития флоры Азии // Уч. зап. ЛГУ. Сер. геол.-почв.-геогр. 1936. № 9, вып. 2. С. 95–113.

Криштофович А.Н. Ботанико-географическая зональность и этапы развития флоры верхнего палеозоя // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1937. № 3. С. 383–404.

Криштофович А.Н. Климаты верхнего палеозоя // Тр. 17-й сес. Междунар. геол. конгр. М., 1940а. Т. 4. С. 197–201.

Криштофович А.Н. Флористические зоны карбона и перми в Северном полушарии // Материалы по геологии пермской системы Европейской части СССР. Л.; М., 1940б. С. 109–112.

Криштофович А.Н. Палеоботаника. 3-е изд., доп. М.; Л.: Госгеолгиздат, 1941. 495 с.

Криштофович А.Н. Происхождение и развитие мезозойской флоры // Тр. Юбилейной сессии ЛГУ. Секц. геол.-почв. наук. Л.: Изд-во ЛГУ, 1946а. С. 95–115.

Криштофович А.Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1946б. С. 21–86.

Криштофович А.Н. Эволюция растений по данным палеоботаники // Проблемы ботаники. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 5–27.

Криштофович А.Н. Избранные труды. Т. 1: Теоретические работы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 510 с.

Лебедев Е.Л. Представления о палеофлористическом районировании и меловом Тихоокеанском рефугиуме в работах В.А. Вахрамеева // М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 48–52.

Мейен С.В. О соотношении индийских и ангарских флор позднего палеозоя (Автореф. докл., прочитанного 9.12–1966 г.) // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1967а. Т. 42, вып. 2. С. 153.

Мейен С.В. Общие элементы в ангарской и гондванской флорах позднего палеозоя: параллелизм или миграция? // Тез. докл. 13-й сес. Всес. палеонтол. о-ва. 1967б. С. 32–34.

Мейен С.В. О некоторых методах восстановления экологии древних растений // Вопросы палеогеографического

районирования в свете данных палеонтологии. М.: Недра, 1967в. С. 102–106. (Тр. 9-й сес. Всес. палеонтол. о-ва).

Мейен С.В. Об общих принципах палеофлористического районирования // Тез. докл. на 14-й сес. Всес. палеонтол. о-ва. Л., 1968. С. 7–11.

Мейен С.В. О соотношении мешковых миоспор верхнего палеозоя Ангарида и индийской части Гондваны // Палеонтол. журн. 1973. № 3. С. 108–118.

Мейен С.В. Принципы палеобиогеографического районирования // Палеонтология. Морская геология. М.: Наука, 1976. С. 126–144. (25-я сес. МГК. Докл. сов. геол.).

Мейен С.В. Следы трав индийских. М.: Мысль, 1981. 179 с.

Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справочное пособие. М.: Недра, 1987. 403 с.

Мейен С.В. Современная палеоботаника: проблемы и перспективы // М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002а. С. 106–110.

Мейен С.В. Основные проблемы палеофлористики // М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002б. С. 119–121.

Нейбуц М.Ф. Опыт фитоистратиграфического сопоставления верхнепалеозойских отложений Ангарида и Гондваны (Индия) // Вопросы геологии Азии. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 765–798.

Потонье Г. Происхождение каменного угля и других каустобиолитов. Л.; М.; Грозный; Новосибирск: ОНТИ НКТП СССР, 1934. 204 с.

Радченко Г.П. К вопросу о первом появлении ботанико-географической и климатической зональности в Северной Евразии // Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии. М.: Госгеолтехиздат, 1957. С. 42–63. (Тр. 1-й сес. Всес. палеонтол. о-ва).

Сьюорд А.Ч. Века и растения: Обзор растительности прошлых геологических периодов. Л.; М.: ОНТИ НКТП СССР, 1936. 551 с.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.

Трасс Х.Х. Геоботаника: История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с.

Andrews H.N. Studies in Paleobotany. N.Y.; London: John Wiley & Sons, Inc., 1961. 487 p.

Ardt T. Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt: Ein Beitrag zur vergleichenden Erdgeschichte. Leipzig: Verlag von W.Engelmann, 1907. 729 S.

Brongniart Ad. Prodrome d'une histoire des vegetaux fossiles // Dictionnaire des Sciences Naturelles. Vol. 57. Paris, 1828. P. 16–212.

Chaloner W.G., Meyen S.V. Carboniferous and Permian floras of the Northern continents // A. Hallam (ed.). Atlas Palaeobiogeography. Amsterdam: Elsevier Publ. Co., 1973. P. 169–186.

Durden Ch.J. Biomerization: an ecological theory of provincial differentiation // Ch.A. Ross (ed.). Paleogeographic provinces and provinciality. Tulsa (Oklahoma), 1974. P. 18–53. (Soc. of economic paleontologists and mineralogists; Spec. Publ. N 21).

Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt insbesondere der Florengebiete seit der Tertiaerperiode. Bd. 1. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, 1879. 202 S.; Bd. 2. Ibid. 1882. 303 S.

Gothan W. Pflanzengeographisches aus der palaeozoischen Flora mit Ausblicken auf die mesozoischen Folgefforen // Englers Bot. Jahrb. 1915. Bd. 52, Hft 3. S. 221–271.

Gothan W. Palaeobiologische Betrachtungen ueber die fossile Pflanzenwelt // Fortschr. Der Geol. und Palaeontol. 1924. Bd. 8. 178 S.

Gothan W. Die pflanzengeographischen Verhaeltnisse am Ende des Palaeozoikums // Englers Bot. Jahrb. 1930. Bd. 63, H. 4. S. 350–367.

Gothan W. Geobotanische Provinzen in Karbon und Perm // Compt. Rend. Deuxieme Congr. Stratigraph. Geol. Carbonifere, Heerlen, 1935. T. 1. Maestricht: Impremerie Gebrs. Van Aelst, 1937. P. 225–226.

Gothan W., Weyland H. Lehrbuch der Palaeobotanik. 2 Aufl. Berlin: Akademie-Verlag, 1964. 594 S.

Halle T.G. The relation between the Late Palaeozoic floras of Eastern and Northern Asia // Compt. Rend. Deuxieme Congr. Stratigraph. Geol. Carbonifere, Heerlen, 1935. T. 1. Maestricht: Impremerie Gebrs. Van Aelst, 1937. P. 237–245.

Jongmans W. Floral correlations and geobotanic provinces within the Carboniferous // Proc. 16th Internat. Geol. Congr., Washington, D.C., 1933. Vol. 1. 1936. P. 519–527.

Jussieu A. de. Examen des impressions des plantes marquees sur certaines pierres des environs de Saint Chaumont dans les Lonnais // Mem. Acad. Sci. Ann. 1718. Paris, 1718. 267 p.

Just Th. Geology and plant distribution // Ecol. Monogr. 1947. Vol. 17, N 2. P. 129–137.

Just Th. Fossil flora of the Southern hemisphere and their phytogeographical significance // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 1952. Vol. 99, N 3. P. 189–203.

Knowlton F.H. Biologic principles of paleogeography // Pop. Sci. Monthly. 1910. Vol. 76. P. 601–603.

Meyen S.V. New data on relationship between Angara and Gondwana Late Palaeozoic floras // I Simp. Intern. sobre Estratigr. V. Paleontol. del Gondwana. Res. De trabaj. Mar Del Plata, 1967. P. 13–14.

Meyen S.V. New data on relationship between Angara and Gondwana Late Palaeozoic floras // Gondwana stratigraphy IUGS Symposium. Buenos-Aires, 1–15 October 1967. Paris, 1969a. P. 141–157.

Meyen S.V. The Angara members of Gondwana genus *Barakaria* and its systematical position // Argumenta Palaeobotanica. 1969b. Hft 3. S. 1–14.

Meyen S.V. Parallelism and its significance for the systematics of fossil plants // Geophytology. 1971a. Vol. 1, N 1. P. 34–47.

Meyen S.V. *Phyllothea*-like plants from the Upper Palaeozoic flora of Angaraland // Palaeontographica. Abt. B. 1971b. Bd. 133, Lfgs. 1–3. S. 1–33.

Meyen S.V. On the origin and relationship of the main Carboniferous and Permian floras and their bearing on general palaeogeography of this period of time // 2nd Gondwana Symposium. South Africa. 1970. Proc. and Pap. Pretoria, 1972. P. 551–555.

Meyen S.V. Comparison of the Late Palaeozoic saccate miopore assemblages of Angaraland and Indian part of Gondwanaland // Geophytology. 1975. Vol. 5, N 2. P. 117–125.

Meyen S.V. Relation of Angara and Gondwana floras: a century of controversies // Fourth Int. Gondwana Symposium, Calcutta, India. January, 1977. Sec. 2. Gondwana flora. Key paper. 10 p.

Meyen S.V. Relation of Angara and Gondwana floras: a century of controversies // IV Int. Gondwana Symp. 1977. Calcutta, India. Hindustan Publ. Corporation, 1979. P. 45–50.

Paleobiogeography. Edited by Ch.B. Ross. Stroudsburg: Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., 1976. 428 p. (Benchmark Papers in Geology; Vol. 31).

Potonie H. Die Tropen-Sumpfflachmoor-Natur der Moore des Produktiven Carbons // Jahrb. Kgl. Preuss. Geol. Landesanstalt zu Berlin fuer das Jahr 1909. 1911. Bd. 30, Teil 1, Hft 3. S. 389–443.

Potonie H. Lehrbuch der Palaeobotanik. 2 Aufl., umgearb. Von W. Gothan. Berlin: Verlag von Gebrueder Borntraeger, 1921. 537 S.

Raymond A., Parker W.C., Parrish J.T. Phytogeography and Paleoclimate of the Early Carboniferous // B.H. Tiffney (ed.). Geological factors and the evolution of plants. Yale: Yale University Press, 1985. P. 169–222.

Read Ch.B. Pennsylvanian floral zones and floral provinces // Journ. Geol. 1947. Vol. 55, N 3. P. 271–279.

Schimper A.F.W. Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1898. 876 S.

Schlotheim E.F. Beschreibung merkwuendiger Kraeuter-Abdruecke und Pflanzen Versteinerungen, ein Beitrag zur flora der Vorwelt. Gotha, 1804. 68 S.

Schuchert Ch. Permian floral provinces and their interrelations // Amer. J. Sci. 1932. Vol. 24. P. 405–415.

Seward A.C. Plant life through the ages: A geological and Botanical Retrospect. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1931. 601 p.

Vakhrameev V.A., Dobruskina I.A., Meyen S.V., Zaklinskaya E.D. Palaeozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1978. 300 S.

Volkmann G.A. Silesia subterranea. Leipzig, 1720.

Willis J.C. Age and area. A Study in geographical distribution and origin of species. Cambridge: Cambridge University Press, 1922. 259 p.

Wuuk Ch. The development of floristic provinciality during the Middle and Late Paleozoic // Rev. Paleobot. Palynol. 1996. Vol. 90. P. 5–40.

Zeiller R. Les provinces botaniques de la fin des temps primaires // Rev. gen. sci. 1897. T. 8, N 1. P. 5–11.

Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen: Ein Ueberblick ueber Tatsachen und Probleme. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1930. 454 S.

I.A. Ignatiev

Outline of ideas and methods of the paleofloristic zonation of the land in Palaeozoic

Review of the basic ideas and methods of the paleofloristic zonation of the land in Palaeozoic beginning with the XVIII century and leading up to day.

Особенности палеофлористического районирования суши в раннем карбоне (на примере флор Ангарида)

Рассматриваются история и основные подходы к палеофлористическому районированию суши в раннем карбоне. Показывается, что последнее целесообразно осуществлять “снизу”, от минимально различимых естественных единиц, выделяемых по распространению характерных комплексов растительных макроостатков и индикаторов связанных с ними ландшафтно-седиментационных обстановок. Из-за низкого уровня морфологической организации растений и обусловленного с этим малого числа эндемиков надродового ранга, для характеристики фитоценозов приходится широко использовать наблюдаемый эндемизм на видовом и родовом уровне. Границы наиболее крупных единиц (царств, областей) целесообразно интерполировать по периферии крупнейших континентальных масс и отдельных регионов, находившихся в длительной географической изоляции друг от друга. Такой подход позволил разработать схемы палеофлористического районирования Ангарида для турнейского, визейского и серпуховского веков. Установлено, что формирование первой внутриангарской фитоценозы регионального масштаба в конце визе (Саяно-Алтайская провинция) было связано с экспансией примитивных ангарских голосеменных растений с листьями *Angaropteridium*, *Cardiopteridium* и др.

Введение

Целью настоящей работы является анализ особенностей растительного покрова Земли в раннем карбоне и связанных с ними общих принципов и подходов к палеофлористическому районированию суши этого времени.

Другая задача состоит в построении схем районирования для территории Ангарида в раннем карбоне.

Предлагаемый подход был намечен в ряде предыдущих работ [Мосейчик, Игнатьев, 2003; Мосейчик, 2003а, б; Игнатьев, 2003а].

История палеофлористического районирования суши раннего карбона

История палеофитогеографического районирования суши в раннем карбоне насчитывает едва ли половину столетия, что во многом связано с длительным господством представлений о космополитности раннекаменноугольной флоры.

Впервые эта мысль была высказана французским палеоботаником Ш.-Р. Зейлером [Zeiller, 1897], который, проанализировав распространение наиболее известных родов палеозойских рас-

тений, отметил однообразие состава “растительных типов” на всей территории Земного шара в течение девона и раннего карбона (кульма).

По мнению Зейлера, лишь примерно с середины карбона во флорах материков Южного полушария начинают появляться представители *Glossopteris*, *Gangamopteris* и некоторых других родов, неизвестных на северных материках. При этом характерные европейские плауновидные и членистостебельные здесь отсутствуют.

Зейлер считал это свидетельством флористической дифференциации, время возникновения которой осталось для него не вполне определенным, поскольку древнейшие единичные находки “глоссоптериевой” флоры происходили из отложений, сопоставлявшихся с верхами кульма, а массовые ее захоронения появлялись лишь с конца карбона.

Для конца палеозоя и начала мезозоя (времени существования флоры с *Glossopteris*) Зейлер выделил две ботанические провинции: австралийскую (Южная Америка, Южная Африка, Индия, Австралия и, предположительно, Антарктида) и бореальную (Северная Америка, Северная Африка, Европа, Китай, Ближний Восток)².

Зейлеру принадлежат и первые обобщения, касающиеся периодов дифференциации и дедифференциации растительности. Так, для конца триа-

¹ Адрес автора: Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер., 7, Геологический институт РАН; e-mail: mosseichik@ginras.ru.

² Флоры Ангарида, возраст которых оставался дискуссионным, Зейлер не рассматривал.



Шарль-Рене Зейлер (1847–1915)



Вальтер Готан (1879–1954)

са он отметил ослабление дифференциации, которая вновь усилилась к концу мезозоя. Причин, вызывавших подобные изменения растительного покрова, Зейлер не касался.

Космополитизм раннекаменноугольной флоры: становление научного мифа. Представления Зейлера о космополитизме раннекаменноугольной флоры получили широкое распространение и господствовали в умах палеоботаников до конца 60-х годов XX столетия, являясь примером силы и живучести, которые может обрести научный миф. Становлению последнего способствовали несколько обстоятельств, в том числе:

1) невысокое морфологическое и таксономическое разнообразие раннекаменноугольных флор по сравнению с более молодыми флорами карбона;

2) слабая изученность раннекаменноугольных и опережающее развитие исследования позднекаменноугольных флор;

3) успехи фитогеографического районирования для позднего карбона;

4) фитогеографический униформизм: попытки осуществить фитогеографическое районирование для раннего карбона на тех же принципах, что и для более поздних эпох, без учета своеобразия организации раннекаменноугольной растительности.

* * *

Вначале В. Готан [Gothan, 1915, 1930] выделил для конца палеозоя две крупнейшие фитогеографические единицы, соответствовавшие австралийской и бореальной провинциям Зейлера: Антарктокарбоновую и Арктокарбоновую. Последняя

была разделена им позднее на три более дробные фитохории³: Еврамерийскую, Гигантоптерисовую и Ангарскую [Gothan, 1937]. Это осуществленное по флористическим признакам деление было значительным шагом вперед после работы Зейлера.

Время формирования выделенных им фитохорий Готан относил примерно к рубежу раннего и позднего карбона, когда на гондванских материках впервые появляются элементы глоссоптериевой флоры. Он соглашался с мнением Зейлера об однообразии флор земного шара в девоне и раннем карбоне.

В то же время, в первой своей палеофитогеографической работе Готан [Gothan, 1915], основываясь на своеобразии видового состава растений, выделил в раннем карбоне на территории Шотландии и Шпицбергена Шотландско-Арктическую провинцию, но позднее не возвращался к этой идее.

* * *

В 20-х – 30-х годах XX в. идея однообразия раннекаменноугольных флор стала господствующей. Это общее мнение выразил А.Ч. Сьюорд в своем известном синтезе “Века и растения” [Seward, 1931]. “Поражает, – писал он (цит. по: [Сьюорд, 1936, с. 164]), – общее однообразие характера растительности, следы которой мы видим в отложениях Шпицбергена, Северной Америки, Европы и Австралии. Это однообразие, характерное для первых фаз карбона, наоборот сменяется в более поздней растительности каменноугольного периода различием между растительностью Северного континента и Гондваны, лежавшей к югу от моря Тетиса”.

При этом Сьюорд (там же, с. 476) подчеркивал, что “в течение геологической истории несомненно существовали различия в климате поясов Земного шара, т. к. прямые лучи солнца под экватором и косые лучи, проходящие наискось через атмосферу,

³ Готан не придавал своим фитохориям четко определенного ранга, именую их то округами, то областями, то провинциями.



Виллем Йозефус Йонгманс (1878–1957)

никогда не могли давать одинакового тепла. Совершенно невероятно, чтобы климат всего Земного шара мог быть когда-либо однообразным..., и, несомненно, в течение всей геологической истории существовали климатические зоны; нынешняя связь между климатическими и растительными зонами заставляет допустить их существование и в прошлом”.

* * *

Природа выделенных Готаном фитогеографических единиц требовала дальнейших интерпретаций. Одну из них предложил нидерландский палеоботаник В. Йонгманс [Jongmans, 1937, 1952, 1954]. Она была основана на нескольких общих предположениях.

Являясь, в отличие от Готана, сторонником гипотезы А. Вегенера о дрейфе материков, Йонгманс одним из первых начал совмещать палеоботанические данные с имевшимися в то время мобилистскими реконструкциями расположения древних континентов и океанов. При этом, как и Сьюорд, он считал, что крупнейшие палеофитогеографические единицы должны отражать широтную климатическую зональность.

В рамках этих представлений Йонгманс отнес Ангарскую и Гондванскую области Готана к зонам умеренного климата, что отвечало мобилистским гипотезам о расположении Ангарида и Гондваны в высоких внетропических широтах.

Флору тропического пояса Йонгманс не выделял, поскольку считал, что эта зона в конце палеозоя была покрыта океаном Тетис, южное и се-

верное побережья которого были заселены субтропическими флорами Евразийского и Катазиатского типа⁴, различавшимися, по его мнению, флористически, но не климатически.

Йонгманс не использовал Готановского деления на Арктокарбовую и Антарктокарбовую области, по-видимому, считая его искусственным и противоречащим существовавшей в то время широтной климатической зональности.

Для конца девона и начала карбона он выделял космополитную *лепидодендропсисовую* флору (по преобладанию видов рода *Lepidodendropsis*), широкое распространение которой, по его мнению, было вызвано слабой выраженностью климатической зональности. По мнению Йонгманса, дифференциация флор была слабой в девоне, нарастала в первой половине карбона и достигла максимума в поствестфальское время.

Усиление климатической зональности и соответствующей дифференциации растительного покрова Йонгманс связывал с развитием гондванского оледенения, которое началось во второй половине карбона.

При этом он подчеркивал, что представление об однообразии раннекаменноугольных флор может оказаться преувеличенным, с одной стороны, из-за незначительной дифференциации слагающих их растительных типов, а, с другой, – в силу недостаточной изученности этих флор.

* * *

В 30-х годах начали появляться указания на региональный эндемизм некоторых раннекаменноугольных растений. Так, А.Н. Криштофович [1933, с. 219] подчеркивал, что “состав отдельных кульмских флор не везде одинаков. Наиболее сходны между собой, например, флоры силезская и французская (например, Roannes); в шотландском кульме уже нет некоторых руководящих континентальных видов кульма, и вместо *Cardiopteris polymorpha* там встречается лишь *Cardiopteridium*. Другие отличия проявляются во флорах Свальбарда и северной Гренландии (85° с. ш.)”.

Американский исследователь У. Дарра [Darrah, 1939, с. 103] отметил наличие “очевидных эндеми-

⁴ Тропический или субтропический характер каменноугольных флор Европы отмечал еще в 1909 г. учитель Готана А. Потонье, основываясь на анатомических и морфологических признаках ископаемых растений. Йонгманс ошибочно полагал, что угленосные отложения карбона Европы не могли образовываться в тропических условиях и относил соответствующие флоры к субтропикам. Климат Гондваны считался по меньшей мере умеренным из-за присутствия ледниковых отложений, а морфологическое сходство ангарских растений с гондванскими трактовалось как свидетельство их развития в сходных климатических условиях. Отсюда делался вывод о том, что Ангарида также располагалась в зоне умеренного климата.



Палеоботаники Геологического комитета (слева направо): Африкан Николаевич Криштофович (1885–1953), Иван Владимирович Палибин (1872–1949), Мария Фридриховна Нейбург (1894–1962), Михаил Дмитриевич Залесский (1877–1946); Ленинград, 1925 г.

ков” в лепидодендропсисовой флоре Австралии, Южной Африки, Бразилии и Аргентины.

А.Н. Криштофович и родоначальники отечественной палеоботаники палеозоя. Со второй половины 30-х годов центр палеофлористических исследований постепенно перемещается в СССР, где это направление начал активно развивать А.Н. Криштофович [1937 и др.].

Криштофович не принял предложенную Готаном схему фитохорий для конца палеозоя, считая, что она отражает формально-флористические, а не реальные геоботанические различия территорий. По его представлениям, крупнейшие палеофлористические единицы должны соответствовать климатическим зонам, положение которых отличается от современного вследствие перемещения полюсов и крупных континентальных масс.

В то же время, разработанная Криштофовичем общая схема районирования для позднего карбона, как и схемы других авторов, во многом основывалась на флористических критериях. Он выделял

Вестфальскую область, которая, согласно мобилистским реконструкциям, должна была располагаться вдоль экватора и характеризоваться тропическим климатом, а также две умеренные области: арктическую *Тунгусскую*, или *Ангарскую*, и антарктическую *Гондванскую*.

В целом, предложенная им схема мало отличалась от построений Готана и Йонгманса. Следует отметить, что во всех этих схемах границы фитохорий не были очерчены и сама задача их проведения не ставилась.

Криштофович считал, что выделенные им фитохории (или ботанико-географические зоны) появляются только в позднем карбоне. До этого времени флористические единицы выделить не удастся, что, однако, обусловлено не отсутствием климатической зональности, которая следует из шарообразности Земли, а невозможностью подметить проявление этой зональности в растительном покрове.

Он обращал внимание на то, что девонские и раннекаменноугольные флоры были сложены



Георгий Павлович Радченко на сессии ВПО, 1963 г.

примитивными растениями, способным существовать только в эдафически и климатически выровненных условиях влажных низин, что, в свою очередь, создавало впечатление однообразных климатических условий на всей планете. Криштофович полагал, что девонские и ранекаменноугольные растения не могли заселять пустыни, скалы, умеренные и полярные зоны.

Однообразную флору кульма Криштофович считал родоначальницей всех трех основных флор позднего палеозоя. По его мнению [Криштофович, 1957, с. 494], “по мере того, как с развитием приспособлений эта наземная флора занимала все более недоступные ранее участки суши, умеренные и возможно даже холодные области, засушливые и горные территории, из этой первоначально единой полосы постепенно выработались три основных экологические области: средняя – экваториально-тропическая и в стороны от нее – умеренно холодные”.

В середине 40-х годов Криштофович [1946а, б] обобщил свои представления, предложив одну из первых глобальных моделей флорогенеза, известную под названием концепции “полихронных флор” [Мейен, 1987а; Игнатьев, 2003б].

Полихронные флоры в понимании Криштофовича представляют собой господствующие типы растительности, характеризующиеся следующими свойствами:

- 1) обширностью географического распространения;
- 2) однообразием состава на всей территории их развития;
- 3) геологической долговременностью существования;
- 4) резкой систематической обособленностью и морфологическим своеобразием типов растительности;

- 5) лесным характером;
- 6) проявлением в области их развития угленакпления.

По представлениям Криштофовича, полихронные флоры сменяли друг друга в короткие промежутки времени при резком изменении климатических и физико-географических условий. При этом господствующими формами становились растения, принадлежавшие в предшествующей флоре к интразональным и азональным группировкам.

В геоисторической последовательности полихронных флор Криштофович выделял, в том числе, “археоптерисовую флору” позднего девона и раннего карбона. По его представлениям, она имела космополитное распространение и в ней нельзя было уловить признаков зональности. Последнее трактовалось Криштофовичем как следствие морфологической и таксономической близости растений археоптерисовой флоры.

Крупнейшие отечественные специалисты по палеозойским растениям первой – начала второй половины XX столетия М.Д. Залесский (1877–1946) и М.Ф. Нейбург (1894–1962) также придерживались господствующих взглядов о преимущественно космополитном характере раннекаменноугольной флоры.

Революционный переворот Г.П. Радченко.

К середине 50-х годов становилось все более ясным, что привычные представления об однообразии раннекаменноугольных флор нуждаются в пересмотре. Но порвать с господствующим научным мифом тогда решились немногие.

Первый решительный шаг в этом направлении сделал советский исследователь Г.П. Радченко [1957], опубликовавший схему палеофлористического районирования территории Северной Евразии в раннем карбоне. В ней он выделил три палеофлористические области, соответствующие широтным климатическим зонам: субтропическую *Средиземноморскую*, умеренно теплую *Шотландско-Казахстанскую* и умеренную *Северо-Евразийскую*⁵.

Впоследствии Радченко выделил внутри этих областей по флористическому составу ряд провинций [Эйнон и др., 1964; рис. 1]. По его представлениям, в Северо-Евразийской области уже в турне обособились *Урало-Тиманская* и *Сибирская (Тунгусская)* провинции. С этого же времени в Средиземноморской области выделилась *Среднеазиатская* провинция, а с восточной – *Донецкая* провинция. В Шотландско-Казахстанской зоне с турне суще-

⁵ В.А. Вахрамеев [1957] отмечал, что выделенные Радченко Средиземноморскую и Северо-Евразийскую области можно сопоставить, соответственно, с Вестфальской и Тунгусской областями А.Н. Криштофовича, а Шотландско-Казахстанскую рассматривать как переходную зону между ними.

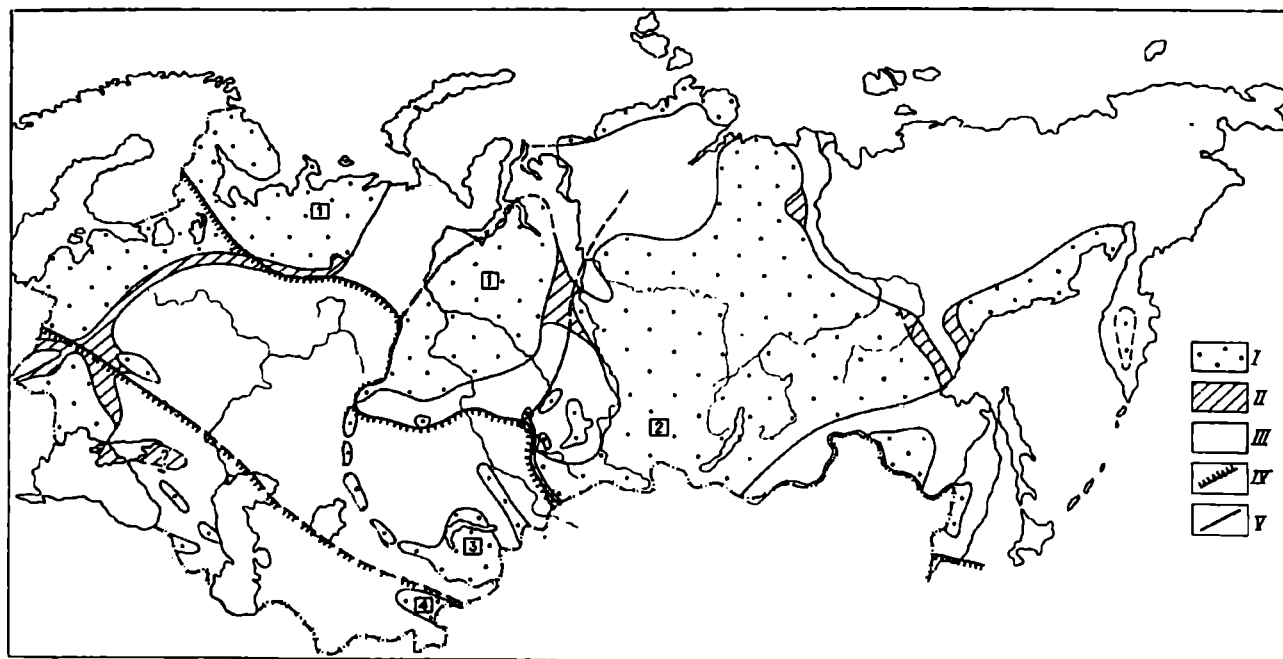


Рис. 1. Карта палеофлористического районирования территории СССР для турнейского века, составленная Г.П. Радченко (по: [Эйнон и др., 1964])

I – суша; II – чередование морских и континентальных условий; III – море; IV – границы климатических (фитогеографических) зон; V – границы фитогеографических провинций. *Северо-Евразийская зона флор умеренного климата*: 1 – Урало-Тиманская провинция; 2 – Сибирская (Тунгусская) провинция. *Шотландско-Казахстанская зона теплолюбивых флор*: 3 – Восточноевропейско-Казахстанская провинция. *Средиземноморская зона субтропических флор*: 4 – Среднеазиатская провинция

ствовала *Восточноевропейско-Казахстанская* провинция, которая в визе дифференцировалась на две самостоятельных провинции – *Восточно-Европейскую* и *Казахстанскую*.

Увеличение числа провинций с визейского века Радченко считал свидетельством усиления климатической дифференциации.

При создании этой схемы Радченко опирался на достаточно передовые для своего времени методические подходы⁶. Так, он пытался провести границы фитохорий, тогда как В. Готан, Т. Галле и А.Н. Криштофович ограничивались лишь приблизительным обозначением их территории.

Вслед за А. Потонье и В. Циммерманом он использовал для характеристики фитохорий экоморфологические особенности растений, которые рассматривал как индикаторы определенных палеоклиматов.

В то время как другие авторы оперировали при межрегиональных палеофлористических сравнениях таксонами не ниже рода, Радченко широко использовал для выделения фитохорий различия в видовом составе растений.

⁶Его теоретические взгляды подробно рассмотрены в статье И.А. Игнатьева "Очерк истории идей и методов палеофлористического районирования суши позднего палеозоя" в настоящем издании (Ред.).

Опирался он и на историко-флорогенетический критерий. "Нельзя, – подчеркивал Радченко [1957, с. 48], – говорить о самостоятельности флористической области, не зная путей ее возникновения, ее взаимосвязей с предшествующими, одновременными и последующими за ней флорами и растительными формациями".

Схема Радченко была совмещена с палеогеографической основой, однако принятый им способ проведения границ фитохорий был весьма условным и приблизительным. Так, рубеж между Восточно-Европейской и Казахстанской провинциями проводился по осевой части разделяющего их морского бассейна.

В другом случае в состав единой Урало-Тиманской провинции были включены территории восточного склона Урала, Южного Алтая и севера Русской платформы, разделенные длительно существовавшими морскими бассейнами. Их изоляция, несомненно, должна была вызвать значительные различия в составе соответствующих флор.

Стоя на фиксистских позициях, Радченко объяснял несовпадение полученной им схемы с современным положением широтных климатических зон миграцией полюсов.

Допущенные Радченко ошибки в интерпретации индикаторного значения экоморфологических особенностей растений, а также неточности в списках видов привели к несоответствиям в предложенной им схеме, которые вызвали серьезные критические замечания [Мейен, 1966; Вахрамеев и др., 1970; Новик, 1972]. Однако главное было сделано: путь проложен.

Синтез С.В. Мейена. В последние десятилетия XX века крупнейшим достижением палеофлористики раннего карбона стали схемы районирования, разработанные для монографии “Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени” [Вахрамеев и др., 1970] С.В. Мейеном.

По широте охвата и глубине анализа материала эта книга до сих пор не имеет равных. Принятые в ней методологические принципы районирования были сформулированы Мейеном.

Первым из этих принципов был императив представительности и достоверности палеоботанического материала, кладущегося в основу районирования. Палеофитогеографическое исследование неразрывно связано с ревизией и синтезом всех имеющихся палеоботанических данных по территориям.

Вторым важным принципом был отказ от априорного задания хориономического “веса” признаков при выделении фитохорий различного ранга: значение отдельных признаков должно было выясняться эмпирически, индуктивным путем.

Районирование предлагалось вести как “сверху”, интуитивно усматривая фитогеографические общности различного масштаба, так и “снизу”, путем эмпирического выявления тенденций географического распространения отдельных признаков (флористических и геоботанических).

Вслед за В. Циммерманом, В. Йонгмансом, А.Н. Криштофовичем, Г.П. Радченко и другими исследователями, для характеристики фитохорий предлагалось использовать не только флористические, но и геоботанические особенности древнего растительного покрова. При этом был выдвинут принцип неразделимости флористических и геоботанических характеристик на ископаемом материале.

Выделяемые фитохории должны обладать ясным палеогеографическим и палеоклиматическим своеобразием. По представлениям Мейена, лишенный палеоклиматической и палеогеографической оценки анализ одного лишь распределения таксонов в пространстве еще не дает настоящего районирования. “Двух одинаковых флор не бывает, – писал он [Вахрамеев и др., 1970, с. 17–18], – и простое перечисление установленных различий, без выявления тенденций, определяемых, прежде всего, изменениями климата, приведет к неоправданно большому количеству областей, провинций и районов”.



Сергей Викторович Мейен (1935–1987)

В рассматриваемой монографии впервые была установлена четкая иерархия фитохорий, используемая в современной географии растений: царство, область, провинция, округ. Для каждой эпохи (а в раннем и среднем карбоне – для каждого века) приведены списки таксонов по местонахождениям, нанесенным на карту. Границы палеофитохорий интерполировались по местонахождениям с флорой соответствующего состава.

Как и предыдущие исследователи, С.В. Мейен считал, что в карбоне и перми происходила дифференциация гомогенного растительного покрова, начало которой началось уже в турнейское время. Мейен предполагал ослабление климатической дифференциации в девоне, что могло обуславливать космополитность флоры. В то же время, по его мнению, “вполне вероятно и кажущаяся (выделено мной – Ю.М.) космополитность очень многих растений, которые не имеют бросающих специфических признаков и просто недостаточно изучены” [Вахрамеев и др., 1970, с. 42].

Составленная С.В. Мейеном схема районирования территории Евразии в раннем карбоне (рис. 2) существенно отличается от построений Г.П. Радченко. Прежде всего, он выделяет два царства: *Арктокарбовое* и *Гондванское*. Хотя это деление специально не поясняется, из схемы видно, что оно охватывает флоры, соответственно, Северного и

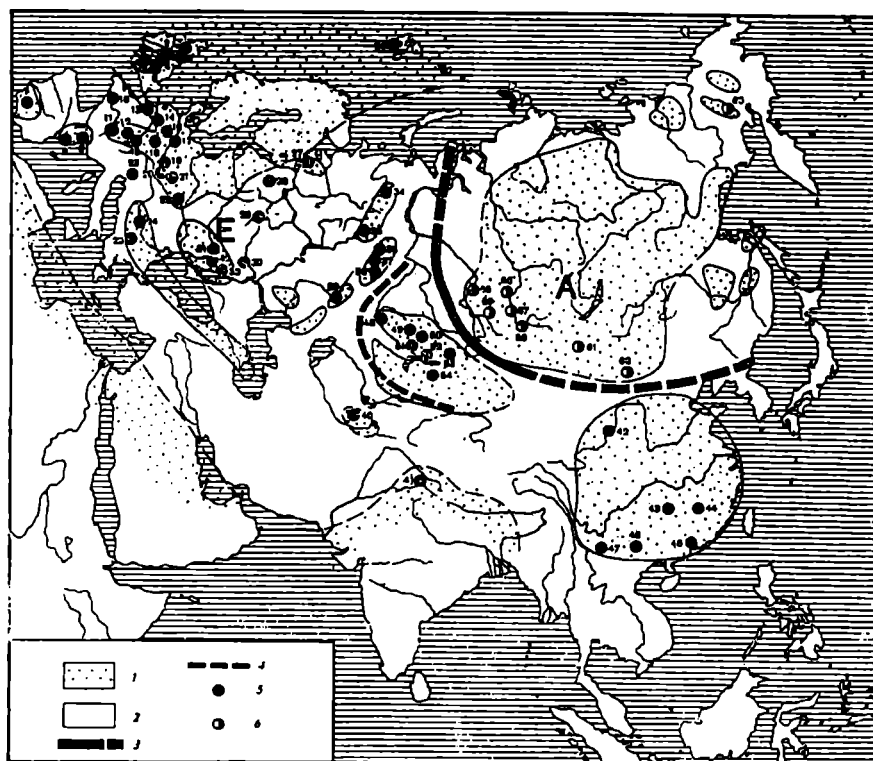


Рис. 2. Схема палеофлористического районирования Евразии в визейском веке, составленная С.В. Мейеном (по: [Вахрамеев и др., 1970])

1 – суша; 2 – море; 3 – граница между палеофлористическими областями; 4 – граница между провинциями; 5 – местонахождения визейских флор Евразийской (Е) области Арктокарбового царства и подчиненной ей Казахстанской (К) провинции; 6 – местонахождения визейских флор Ангарской (А) области Арктокарбового царства

Южного полушария, как это предлагалось В. Готаном [Gothan, 1930] для более поздних эпох карбона. Готану же принадлежит название северного царства.

Вероятно, такое деление, против которого протестовал еще А.Н. Криштофович [1937], стало следствием распространенного представления о том, что флоры Южного полушария развивались в холодно-умеренном климате под воздействием гондванского оледенения, тогда как флоры Северного полушария существовали в условиях теплого и даже тропического климата [Read, 1947; Lemoigne, 1975; и др.].

В то же время, получены данные о полярных оледенениях в позднем палеозое Северного полушария [Чумаков, 1994; и др.], ставящие под сомнение подобные палеоклиматические реконструкции.

Учитывая существование в позднем девоне и раннем карбоне крупных континентальных масс, изолированных морскими акваториями, что должно было обуславливать рост эндемизма флоры, принятые С.В. Мейеном царства должны рассматриваться как весьма огрубленное обобщение.

Из-за отсутствия достоверных данных Мейен не указал начала становления Гондванского царства. Четко оно выделяется только с середины карбона.

Арктокарбовое царство было подразделено на области, проявляющиеся уже с турне: *Евразийскую* и *Ангарскую*. В визейское время в Евразийской области обособляется *Казахстанская* провинция (см. рис. 2).

Стремясь избежать ошибок Г.П. Радченко, Мейен был иногда даже чрезмерно осторожен в своих построениях. Так, он не пытался провести более дробного деления, ссылаясь на недостаточную изученность раннекаменноугольных флор. По той же причине он весьма сдержанно высказывался о климатах выделенных фитохорий, полагая, например, что в это время климат Ангарида был скорее тропическим, чем умеренным, о чем свидетельствуют стволы плауновидных с маносилическим строением.

Хотя С.В. Мейен не раз выступал в поддержку мобилизма, эта гипотеза, из-за отсутствия в середине 60-х годов надежных палинспастических реконструкций материков в раннем карбоне, не нашла отражения в его схеме.

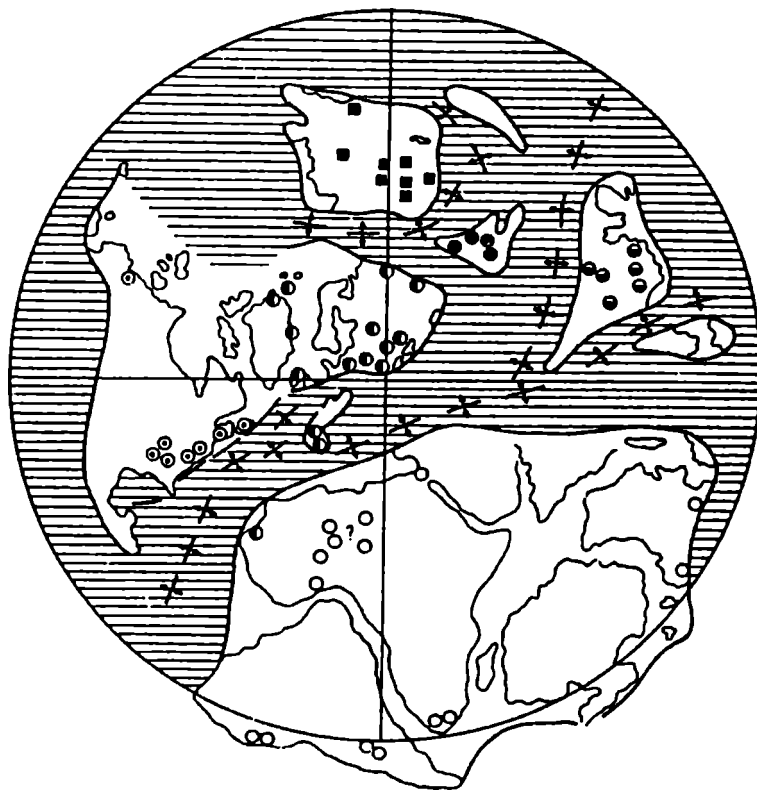
В то же время, согласно позднейшим мобилистским построениям, в девоне и раннем карбоне Евразия, Казахстан и Катазия представляли собой отдельные материковые массы, изолированные океаническими бассейнами. Если это так, то развитие флор в пределах каждой из них шло существенно автохтонно, что ставит под сомнение объединение этих территорий в единую Евразийскую область.

Выделенная Мейеном Ангарская область охватывала древний материк Ангарида. Своеобразие ангарской флоры согласуется с палеотектоническими реконструкциями, по которым в девоне и раннем карбоне Ангарида была изолирована от других континентов морскими бассейнами.

Та же схема была повторена С.В. Мейеном в позднейшей работе [Chaloner, Meyen, 1973], а также в немецком издании “Палеозойских и мезозойских флор Евразии” [Vakhrameev et al., 1978] и в “Основах палеоботаники” [1987б; Meyen, 1987]. При этом, по его мнению, «очевидное сходство нижнекаменноугольных флор Гондваны с флорами северных континентов может быть вызвано отчасти слишком широким пониманием рода у занимавшихся этими флорами палеоботаников... Естественное горячее стремление установить временные корреляции с северными разрезами могло подтолкнуть некоторых авторов к тому, чтобы слишком легко относить гондванские допермские растения к “северным” родам» [Chaloner, Meyen, 1973, с. 173].

Одна из основных проблем палеофлористического районирования суши в раннем карбоне является “чисто палеоботанической. Большинство рассматриваемых флор представлены отпечатками или фитолеймами листьев и, в меньшей степени, осевых и репродуктивных структур. Количество основных возможностей архитектуры листа сосудистых растений ограничено и, несомненно, имела место высокая степень параллельной эволюции (гомоплазии) в морфологии листа. Это создает множество проблем при использовании ископаемых растений, сохранившихся в форме фитолейм, которые неизменно демонстрируют довольно ограниченное число морфологических черт, чтобы заключать о сходстве или даже тождестве ископаемых флор сильно удаленных друг от друга районов” (там же, с. 170)⁷.

Последователи С.В. Мейена. В 1979 г. Е.О. Новик и О.П. Фисуненко опубликовали результаты палеофлористического районирования суши карбона земного шара на мобилистской основе. Ими



1 2 3 4 5 6 7 8 9

Рис. 3. Схема палеофлористического районирования земного шара конца раннего карбона, составленная Е.О. Новик и О.П. Фисуненко [1979].

1 – океанические впадины; 2 – континенты; 3 – оси спрединга; 4–9 – местонахождения растительных остатков: 4 – Гондванской провинции, 5 – Североамериканского округа, 6 – Вестфальского округа, 7 – Катазиатского округа, 8 – Казахстанской провинции, 9 – Ангарской области

были использованы мелкомасштабные палинспатические и палеогеографические реконструкции Л.П. Зоненшайна с соавторами [1976].

Взяв отправными моментами идеи С.В. Мейена [Вахрамеев и др., 1970] и А.И. Толмачева [1974], Новик и Фисуненко предложили свою схему районирования для раннего карбона (рис. 3).

В основных чертах она повторяет схему Мейена. Отличия касаются номенклатуры и соподчинения некоторых фитохорий. Так, вместо Арктокарбового и Гондванского царств Новик и Фисуненко выделили *Ангарскую* и *Еврамерийско-Гондванскую* области, а в пределах последней – *Казахстанскую* (Казахстанский материк), *Гондванскую* (Гондванский материк) и *Экваториальную* (Еврамерийский и Катазиатский материк) провинции.

Новик и Фисуненко сумели осуществить более детальное районирование территории Еврамерий-

⁷ На явления параллельной эволюции среди раннекаменноугольных голосеменных указывал еще А.Ч. Сьюорд. По его мнению [Seward, 1931; цит. по: Сьюорд, 1936, с. 172], “на протяжении веков одни и те же результаты были независимо достигнуты различными группами растений; век за веком бессознательно повторялись усилия в одном и том же направлении. Группы, достигшие состояния, которое можно рассматривать как относительно высокая стадия организации, вымерли. После долгих промежутков времени новые существа повторили с малыми изменениями или безо всяких изменений в плане структурные особенности, достигнутые когда-то давно забытыми и возможно слепыми линиями эволюции”.

ской области схемы Мейена. Соответствующая ей Экваториальная провинция предложенной ими схемы была разделена на *Вестфальский* (Европа и Северная Африка⁸), *Северо-Американский* (Северная Америка) и *Катазиатский* (Катазия) округа.

Важно отметить, что Новик и Фисуненко проанализировали всю еврамерийскую флору, а не только территории Евразии, добавив, в частности, данные по Северной Америке. Ранее последние анализировались в сокращенном виде лишь в работе У.Г. Чалонера и С.В. Мейена [Chaloner, Meyen, 1973].

Схема Новик и Фисуненко вызывает вопросы в нескольких пунктах.

Во-первых, представляется не вполне обоснованным объединение в одну область гондванских и еврамерийских раннекаменноугольных флор. Своеобразие флор Гондваны и Евразии в раннем карбоне отмечалось многими авторами (см. выше). Вероятно, не в последнюю очередь оно было связано с расположением большей части территории Гондваны в южных умеренных широтах, тогда как Евразия, Казахстан и Катазия располагались в более теплой тропической зоне.

Пользуясь слишком мелкомасштабными и обобщенными картами, Новик и Фисуненко не смогли объяснить наличие на Евразийском палеоконтиненте двух различающихся по составу флор: Северо-Американской и Вестфальской. Представляется, что дифференциация этих флор может быть отчасти объяснена существованием в раннем карбоне между Северной Америкой и Европой каледонской горно-складчатой системы, препятствовавшей распространению растений.

Наконец, на схемах Новик и Фисуненко отсутствуют границы фитохорий, а нанесены лишь точки основных раннекаменноугольных местонахождений.

* * *

В 1987 г. ученица С.В. Мейена, М.В. Дуранте [Pavlova, Durante, 1987], анализируя флору раннего карбона Монголии, впервые указала на вероятную флористическую неоднородность Ангарской области, по крайней мере, в визе и раннем намюре. В частности, в Южной Монголии ею были отмечены *Stigmara*-подобные ризофоры и стробилы, неизвестные у одновозрастных ангарских лепидофитов.

Дуранте [2001, с. 149] предположила также существование в раннем карбоне на окраинах Гондванского материка *Сахарской* и *Австралийской* провинций, характеризующихся «обедненными

флористическими комплексами амеросинийского (= еврамерийского – Ю.М.) типа”.

Попытки районирования по палинологическим данным. Известный советский палинолог С.Н. Наумова [1939] впервые попыталась осуществить районирование территорий СССР в карбоне по палинологическим данным. Для раннего карбона она выделила *Европейскую* и *Карагандинскую* провинции, различающиеся как общим обликом палинокомплексов, так и наличием эндемичных таксонов.

Позднее, основываясь на построениях Наумовой и собственных исследованиях, Г. Салливан [Sullivan, 1965, 1967] впервые осуществил планетарное районирование суши для раннего карбона (миссисипия) по палинологическим данным. Для турне и раннего визе он выделил две региональные последовательности палинокомплексов (*suites*), соответствующие климатическим зонам и обозначенные видами-индексами: экваториальную “*Vallatisporites-suite*” (восток США и Канады, Западная Европа, Северная Африка, Австралия) и северную умеренную “*Lophozonotriletes-suite*” (Шпицберген, Северо-Запад СССР).

Для поздневизейского – раннеамюрского времени Салливан выделил три такие “палинофитохории” (рис. 4): экваториальную “*Grandispora-suite*” (США, Западная Европа), тропическую и субтропическую “*Monilospora-suite*” (Канада, Восточная Европа, Центральная Россия, Шпицберген, Северная Австралия), а также умеренную *Казахстанскую* (Казахстан). Они различались общим обликом палинокомплексов, а их климатическая приуроченность определялась по положению местонахождений в сетке палеоширот. Данных по Южной Америке, Африке, Южной Австралии, Сибири, Южной и Юго-Восточной Азии у Салливана не было.

Схему Салливана детализировал Г. Клейтон [1985; Clayton, 1985], использовавший для обозначения единиц районирования термин *микрофлора*. Появление казахстанской микрофлоры он отнес к турнейскому времени, а также выделил на территории Австралии своеобразную нижнекаменноугольную микрофлору с доминированием *Granulatisporites frustulentus*, а в Северной Африке – микрофлору *Spelaeotriletes balteatus*.

Схемы Салливана и Клейтона весьма приблизительно сопоставимы с крупнейшими фитохориями, выделенными по макрофлористическим остаткам.

В то же время, было выявлено сходство палинофлор Катазии и Австралии, с одной стороны, и Китая и Евразии, – с другой. Это заставило К.Ван дер Цвана [Van der Zwan, 1981] предположить, что палеоконтиненты Евразия, Катазия и Гондвана располагались значительно ближе

⁸ В тексте своей работы Е.О. Новик и О.П. Фисуненко в качестве Вестфальского округа выделяют только территорию Европы. Однако на прилагаемой карте местонахождения с флорой вестфальского типа отмечены и в Северной Африке.

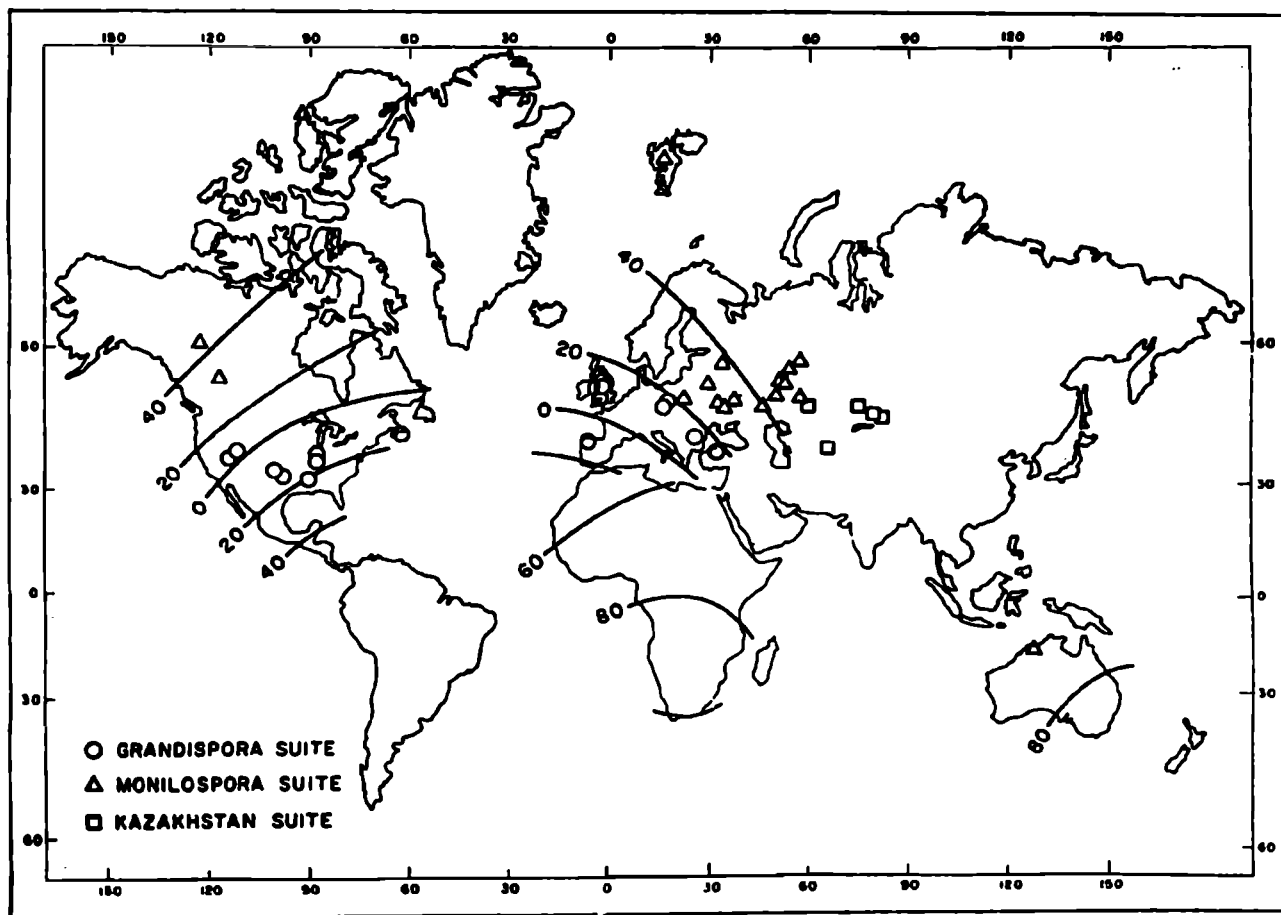


Рис. 4. Фитогеографическое районирование земного шара для поздневизейского – раннеамюрского времени, составленное по палинологическим данным Г. Салливаном [Sullivan, 1965]. На карте показано положение палеоширот

друг к другу, чем было принято изображать на палинспастических реконструкциях.

Представляется, что районирование по одним палинологическим данным, не опираясь на макроостатки растений, которые в гораздо большей степени отражают первичные пространственные отношения древних флор, является, во многом, дефектным занятием.

Актуопалинологические исследования показывают, что палиноспектры из современных континентальных осадков (озерных, аллювиальных) отражают растительный покров на уровне крупных единиц растительного покрова (класс формаций). Спорово-пыльцевой спектр, в основном, отражает состав господствующей растительной формации или соседних формаций⁹.

Отсюда детальность схем районирования по одним палинологическим данным оказывается на

порядок ниже, чем у аналогичных схем по макроостаткам растений.

Почти непреодолимые трудности связаны с проведением границ “палинофитохорий”. Споры и пыльца способны переноситься на значительные расстояния от места произрастания материнских растений, в связи с чем очертания “палинофитохорий”, по-видимому, во многом определяются господствующим направлением ветров на глобальном и региональном уровнях.

Вероятно, именно этим объясняются такие “парадоксы” (точнее – тафономические артефакты), как установленная Е.Д. Заклинской [Вахрамеев и др., 1970] меридиональная ориентировка границы позднемиловых палинофитохорий, выделенных по пыльце типа “*Norma*” и “*Aquila*”¹⁰, вдоль оси морского бассейна, занимавшего в то время Западно-Сибирскую низменность и Тургайский прогиб, вкост простирающихся широтно-климатических зон того времени.

⁹ Подробнее см. статью Е.В. Зырянова “Теоретические и методические аспекты выделения позднекайнозойских палинокомплексов” в настоящем издании (Ред.).

¹⁰ Единицы искусственной систематики пыльцы.

Новейшее развитие фитогеографии ранне-го карбона в Европе и Америке. По ряду причин внеучного характера, достижения отечественной палеофлористики не получили заслуженного признания в западноевропейской и американской палеоботанике. В Восточной Европе схема С.В. Мейена стала известна в ГДР [Vakhrameev et al., 1978] и в Чехословакии [Obřhel, 1973]. Показательно, что в широко цитируемой обзорной статье по фитогеографии палеозоя американского исследователя К. Внука [Wnuk, 1996] схема Мейена даже не упоминается (см. ниже).

* * *

Одновременно с С.В. Мейеном и независимо от него аргентинский палеоботаник русского происхождения С.М. Архангельский [Archangelsky, 1970] выделял в раннем карбоне три палеофлористические области (Region Paleofloristica): *Австралийную*, *Северо-Атлантическую*, или *Еврамерийскую*, и *Ангарскую*. Первая охватывала Гондвану, вторая Евразию, а третья – Ангарику. Для каждой из областей была указана характерная последовательность таофлор, в ряде случаев отраженная в зональных подразделениях фитостратиграфической шкалы.

В 1975 г. французский исследователь И. Лемуань [Lemoigne, 1975], вслед за У. Чалонером и С.В. Мейеном [Chaloner, Meyen, 1973], выделял в раннем карбоне три палеофлористические провинции: “с флорой *Lepidodendropsis*” (характерные роды *Lepidodendropsis*, *Sublepidodendron*, *Lepidodendron*, *Archaeosigillaria*, *Archaeocalamites*, *Sphenopteridium*, *Rodeopteridium*, *Fryopsis*, *Cardiopteridium*, *Rhacopteris*), Ангарскую (характерные роды *Lophiodendron*, *Archaeocalamites*, *Chacassopteris*, *Angaropteridium*, *Ursodendron*, *Tomiodendron*, *Eskdalia*) и Казахстанскую (характерные роды *Archaeocalamites*, *Lepidodendron*, *Caenodendron*).

При этом он полагал [Lemoigne, 1978], что раннекаменноугольные флоры Гондваны имеют примерно тот же состав, что и одновозрастные флоры Евразии. В доказательство Лемуань ссылаясь, в частности, на присутствие в этих флорах формального рода *Eskdalia* (морфотип коры плауновидных), а также на результаты ревизии раннекаменноугольных лепидофитов Гондваны, проведенной Х. Рао [Rao, 1940], показавшей якобы идентичность многих из них представителям флор “Северного полушария”.

В окончательной версии своей схемы палеофлористического районирования для раннего карбона Лемуань [Lemoigne, 1988] выделял три провинции: Ангарскую, Гондванскую и Лавразийскую. По его представлениям, палеофлористические провинции или царства [provinces (empires) floristiques] определялись, в первую очередь, климатической зональностью. В то же время они охватывали крупные

изолированные континентальные массы. При этом самостоятельность Казахстанской провинции нуждается в подтверждении.

* * *

В 80-х годах, вместе с бумом компьютерных технологий, в США появилась своего рода “палеофитогеография без карт”, в которой построение схем районирования было заменено анализом графиков машинной обработки данных.

В частности, Э. Реймонд с соавторами [Raymond et al., 1985] с помощью техники полярной ординации списков таксонов по регионам, выделили для турнейского–ранневизейского времени пять “фитогеографических единиц”: *Сибирскую* (Монголия), *Экваториальную* (Китай, Северная Африка), *Акадскую* (Ирландия, Восточная Канада), *Среднегондванскую* (Гана и Кашмир) и *северную низкоширотную* (Шотландия, Восточная Гренландия, Шпицберген, Урал).

Для поздневизейского–раннеамюрского времени компьютер показал им существование всего трех таких “единиц”: *Сибирской* (Сибирь и Монголия), *Экваториальной* (Европа, Казахстан и США) и *Гондванской* (Кашмир, Южная Америка и Австралия).

Для контроля результаты полярной ординации сопоставлялись с палинспастическими и палеоклиматическими реконструкциями.

При этом не были установлены границы, флористические связи и иерархия палеофитохорий. Неясной осталась и причина сокращения числа последних в середине визе. К тому же, авторы использовали для своих сравнений списки формальных родов, недостаточно тонко отображающие своеобразие ископаемых флор. В ряде случаев это привело к очевидным артефактам: например, выявилось сомнительное с флорогенетической точки зрения “машинное” сходство поздневизейских–раннеамюрских флор Шпицбергена и Бразилии.

В целом, рассмотренный подход пока не дал реального углубления палеофитогеографических знаний.

* * *

С конца 80-х годов важные результаты были получены в палеофлористическом районировании Гондваны. Так, Р. Кюнео [Cúneo, 1989] выделил в раннем карбоне северо-западной Аргентины и южной Боливии *Паганзо-Прекокордильерскую*, а в западной Аргентине – *Патагонскую* провинции, разделив последнюю на две подпровинции. Обе провинции Кюнео входят в состав Гондванской области и соответствуют изолированным седиментационным бассейнам, разделенным в раннем карбоне горными поднятиями. Длительная географическая изоляция обычно ведет к росту эндемизма флор, поэтому выделение двух провинций Кюнео представляется оправданным.

Г. Пфефферкорн, В. Аллеман и Р. Яннуци [Alleman, Pfefferkorn, 1988; Pfefferkorn, Alleman, 1989; Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002] описали своеобразную поздневизейскую флору полуострова Паракас (Перу).

Согласно последним обобщениям Пфефферкорна и Яннуци [Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002], в пределах Гондваны флоры подобного типа существовали не только в северной части Южной Америки, но и в Африке, на Аравийском полуострове и в Австралии. Это позволило им предположить существование *Паракского* палеофлористического царства, которое протягивалось по территории Гондваны широким поясом между 30-й и 60-й параллелями южной палеошироты и характеризовалось до начала гондванского оледенения тепло-умеренным, безморозным климатом. Границы этого царства были интерполированы по указанным палеоширотам, между которыми оказались заключены районы местонахождений флоры.

При этом Яннуци и Пфефферкорн не привели убедительных оснований для придания столь высокого ранга выделенной фитоцории и не указали ее соотношения с ранее установленным Гондванским царством. Ссылка на сходство физиономического облика флор Паракского пояса и сопоставление последнего с биомами в понимании Г. Вальтера¹¹, которые соответствуют современным флористическим царствам, валидны лишь в случае фундаментального сходства организации растительного покрова в настоящее время и в раннем карбоне Гондваны, которое едва ли имело место.

Биомы Вальтера являются во многом результатом распространения и диверсификации одной группы растений – покрытосеменных, являющихся доминантами многих растительных формаций. В раннем карбоне Гондваны группы с подобными эволюционными возможностями отсутствовали.

Сходство флор “Паракского пояса” относится к растениям узкого экологического диапазона местообитаний по берегам водоемов и водотоков, в осадках которых формировались захоронения растительных остатков. При этом нет убедительных данных о том, что эта растительность являлась зональной.

Границы крупнейших современных фитоцорий обычно не совпадают с широтами, поскольку, помимо климатических, существенное влияние на распространение растений оказывают другие факторы

(физико-географические, эдафические и др.). Нет оснований полагать, что распространение раннекаменноугольной растительности Гондваны в большей мере контролировалось ее широтным положением, по сравнению с растительностью современной.

Наконец, в схеме Яннуци и Пфефферкорна не учтена климатически обусловленная асимметрия флор западного и восточного побережий крупных материковых масс [Вальтер, 1968; Воронов и др., 1985]. В то же время, Дж. Пэрриш [Parrish, 1990] реконструирует для раннего карбона сухой климат на западном (Южная Америка) и гумидный – на восточном (Австралия) побережьях Гондваны. Это обстоятельство несомненно должно было сказываться на составе растительности того времени.

Последним глобальным обобщением по фитогеографии раннего карбона стали соответствующие разделы обзорной статьи К. Внука [Wnuk, 1996].

При этом Внук опирался на рассмотренные выше работы Г. Клейтона [Clayton, 1985], Э. Реймонд с соавторами [Raymond et al., 1985], Г. Пфефферкорна и В. Аллеман [Pfefferkorn, Alleman, 1989], Р. Кюнео [Cúneo, 1989] и других авторов.

Внук принял следующую иерархию фитоцорий, аналогичную современной: царство (Realm), область (Region), район (Area) и ассоциация (Association). По его представлениям (по существу, весьма традиционным), царство должно характеризоваться значительным числом эндемичных семейств, область – эндемичных родов и видов. Район обладает меньшими, по сравнению с областью, отличиями в составе родов и видов. Ассоциация определяется на основе постоянства сочетания конкретных видов.

Возможность временной неинвариантности этих ранговых критериев, на которую давно указывал С.В. Мейен [Вахрамеев и др., 1970], Внук не рассматривал.

“Машинным” фитоцориям Э. Реймонд с соавторами [Raymond et al., 1985] Внук присвоил без конкретного обоснования ранг царств, а фитогеографическим единицам Г. Пфефферкорна, В. Аллеман и Р. Кюнео (см. выше) – областей.

Границы фитоцорий на схемах Внука отсутствуют.

Особенности организации растительного покрова в раннем карбоне

Приступая к районированию флоры суши того или иного отрезка геологического времени, необходимо учесть особенности организации существовавших тогда растений и растительного покрова, в том числе, с точки зрения влияния на их

¹¹ Крупнейшими единицами современного растительного покрова Земли, объединяющим растительность одной природной зоны. Биомы характеризуются определенным физиономическим обликом (набором господствующих жизненных форм и растительных формаций), отражающими приспособленность видов к условиям среды.

распространение физико-географических, климатических, эдафических, биотических и других факторов. При этом следует с возрастающей осторожностью переносить актуалистические модели на все более отдаленные эпохи истории Земли.

Полученные к настоящему времени данные позволяют предположить, что растительный покров раннекаменноугольного времени во многом не походил на современный.

По сравнению с наиболее значимыми в фито-географическом отношении рецентными формами, растения раннего карбона обладали существенно менее эффективными механизмами для размножения и распространения. Во многих сообществах того времени преобладали споровые растения, жизненный цикл которых был неразрывно связан с водной средой. Даже в позднем карбоне эти растения, прежде всего, – древесные плауновидные, не выходили в своем распространении за пределы влажных низин [DiMichele, Phillips, 1985; Phillips, DiMichele, 1992; и др.].

Появившиеся в позднем девоне – раннем карбоне примитивные голосеменные (буеоксисоновые, каламопитиевые, лагеностомовые, ранние медуллезовые, первые кордаитантовые и др. – обзор см. [Galtier, 1988; Rothwell, Scheckler, 1988]), способные благодаря наличию семени к обитанию в более сухих условиях, вероятно, лишь начинали осваивать склоны речных долин, аккумулятивных впадин и прилегающие к ним участки плакоров. По всей видимости, этот процесс существенно сдерживался отсутствием почв и регулируемого стока вод.

Многие факторы, способствующие расселению и миграциям растений (в том числе, их дальним заносам), такие как зоохория, отсутствовали или не играли заметной роли. Распространение растений в пределах регионов (10^2 – 10^5 км²), не говоря уже о континентах (10^5 – 10^8 км²), по всей видимости, происходило очень медленно в геологических масштабах времени. Крупные водоразделы, обширные плакоры, горные хребты и морские бассейны, вероятно, становились непреодолимыми препятствиями на пути расселения растений. Растительный покров на многих положительных формах рельефа отсутствовал.

* * *

Таким образом, растительный покров раннего карбона представлял собой “вымерший мир” *локальных флор*¹², разделенных более или менее непроницаемыми географическими барьерами. Интересно отметить, что даже близко расположенные

¹² Под *локальными флорами* мы будем понимать исторически сложившиеся минимальные естественные выделы древнего растительного покрова, обладающие характерным набором видов и растительных группировок и приуроченные к определенным палеоландшафтно-седиментологическим обстановкам.

флоры, развивавшиеся в сходных условиях, нередко имели мало общих элементов. В качестве примера можно привести некоторые поздневизейские флоры Шотландии [DiMichele, Hook, 1992; Scott et al., 1986; Bateman, Rothwell, 1990]. То же можно сказать о флорах южного и северо-западного крыльев Подмосковского угольного бассейна [Мосейчик, в печати].

Раннекаменноугольные флоры, по-видимому, формировались в значительной мере автохтонно на реликтовой или близко-миграционной основе. В ряде случаев заметную роль играли процессы параллельной эволюции растений, производившие сходные (нередко, близко сходные) формы в одинаковых ландшафтно-климатических условиях.

Фитохории (*протофитохории*) раннего карбона, вероятно, были похожи на “лоскутное одеяло” из локальных флор [Игнатьев, 2002]. Лишь при благоприятном стечении палеогеографических и климатических обстоятельств изолированные территории с их флорами могли соединяться миграционными путями.

В раннем карбоне, по-видимому, еще не существовало распространенных на больших территориях господствующих типов лесных и травянистых формаций, а также соответствующих им зональных типов почв, характерных для современной растительности. В ассоциациях речных пойм доминировали кустарниковые птеридоспермы меньше 2 м высотой, а в болотных – невысокие древесные формы, в том числе относящиеся к плауновидным [Scheckler, 1986].

Первичная продуктивность раннекаменноугольных экосистем была невелика. По мнению Э. Рэймонд с соавторами [Raymond et al., 2001] из-за взаимосвязи между циклами питания и первичной продуктивностью сообществ наземные экосистемы палеозоя (в том числе, раннего карбона), вероятно, обладали более низкой продуктивностью, чем современные из сопоставимых климатических зон.

Другими факторами, снижавшими продуктивность раннекаменноугольных экосистем, являлись, по-видимому, недостаточное развитие почвы и падение значительной части солнечной радиации на голую землю из-за разреженности полога. Эти факторы являются лимитирующими первичную продукцию и на современной суше [Бигон и др., 1989].

* * *

По мнению С. Шеклера [Scheckler, 1986], растительный покров Земли, возможно, приобрел структурно современный облик уже в визе. К этому времени относится появление ярусности древостоя, жизненных форм лиан и, возможно, эпифитов. Локальная гетерогенность растительности

была велика. При этом растения занимали и продолжали осваивать все более широкий спектр местообитаний в пределах аккумулятивных низин.

Представляется, однако, что перечисленные признаки далеко не исчерпывают существенные черты организации современного растительного покрова. К последним относятся, например, формирование биомов и составляющих их сложных, многоуровневых экосистем; плакорной, пустынной, горной и арктической растительности, и т.д.

На наш взгляд, вопреки мнению С. Шеклера, растительный покров раннего карбона имел, по-видимому, существенно более простую двух-, реже – трехуровневую организацию.

Крупные материковые изоляты и изолированные регионы, находившиеся в определенных широтно-климатических условиях, обеспечивали автохтонность развития таксономического и ценотического разнообразия растений в своих пределах. Это позволяет рассматривать их как ботанико-географические царства раннего карбона. Каждое из таких царств, вероятно, включало обширные территории, незаселенные растениями.

На ландшафтном уровне дифференциацию растительности определяли такие факторы, как формы рельефа, океаничность или континентальность климата и т.д. При этом растительность занимала лишь относительно узкий спектр низинных ландшафтов.

На нижнем (ценотическом) уровне растительность была дифференцирована, прежде всего, набором местных экологических факторов (почвы, эрозия, световые условия, конкуренция и т.д.).

Например, сравнительный анализ некоторых поздневизейских местонахождений Шотландии показывает существование сложной ценотической мозаики в пределах вулканогенных ландшафтов с небольшими озерами и проточными болотами [DiMichele, Hook, 1992]. Побережье озер занимали травянистые плауновидные и голосеменные растения. На окружающих водоемы более возвышенных и сухих местообитаниях, подвергавшихся частым пожарам, преобладали различные птеридоспермы.

На слабо дренируемой, выветрелой поверхности застывшей лавы поселялись папоротники. В растительности небольших болот, образовывавшихся во впадинах на поверхности лавовых потоков, доминировали несколько видов древесных плауновидных, а также папоротники, членистостебельные и мелкие птеридоспермы типа *Heterangium*.

Лишь с конца визейского времени, в связи с радиацией голосеменных растений, начинают возникать флористические общности надландшафтного уровня, распространенные в пределах небольших регионов (см. ниже). Как отмечают

У. Димайкл и Р. Хук [DiMichele, Hook, 1992], в отличие от последующих эволюционных радиаций растений фанерозоя, раннекаменноугольная радиация голосеменных носила взрывной характер и происходила на высоком таксономическом уровне.

* * *

Идущее от Р. Зейлера неверное представление о географическом однообразии (“космополитизме”) раннекаменноугольной флоры, как уже указывалось, было обусловлено несколькими причинами.

К сказанному следует добавить исторически сложившийся “европоцентризм” систематики раннекаменноугольных растений. Их изучение началось и долго развивалось преимущественно в Европе. Европейские флоры раннего карбона изучены лучше всего. Поэтому не удивительно, что, попадая в Индию, Австралию, Китай или Южную Америку, обученный на европейском материале палеоботаник видит их раннекаменноугольную флору сквозь “европейские очки”: всюду определяет европейские таксоны, вроде *Adiantites* или *Cardiopteridium*, не обращая внимание на географическое своеобразие местных форм.

Возникновению представления об однообразии раннекаменноугольной флоры способствовало и рассмотрение составляющих ее форм в рамках единой для всех периодов истории Земли естественной системы растительного мира. Растения начала карбона просты и однообразны на фоне сложности и разнообразия высших растений позднейших эпох, т.е. в масштабе критериев оценки современного фиторазнообразия, которые лежат в основе выделения таксонов естественной системы.

Немецкий палеоботаник Р. Дабер [Daber, 1964] предложил радикальный способ, дающий возможность преодолеть нивелирующий эффект современной системы растений на изучение разнообразия растительного мира геологического прошлого. Он выдвинул принцип *возрастной множественности систем*, заключающийся в построении не одной, а нескольких сопряженных систем для последовательных этапов эволюции растительного мира.

Каждая из таких систем должна строиться на основании эмпирического анализа признаков растений определенной эпохи и отражать в иерархии таксонов архетипы их собственного разнообразия. Пока эта интересная мысль привлекла внимание лишь некоторых теоретиков палеоботаники [Мейен, 1988].

Как уже отмечалось, большинство известных раннекаменноугольных флор занимали климатически и эдафически выровненные биотопы аккумуля-

мулятивных низин, что также давало снижающий разнообразие эффект.

Наконец, морфологическая простота раннекаменноугольных растений обуславливала узость спектра возможных эволюционно-морфологических преобразований органов, что, в свою очередь, приводило к широкому развитию параллелизмов и конвергентной эволюции в сходных ландшафтно-климатических условиях [Chaloner, Meyen, 1973].

Принципы палеофлористического районирования суши в раннем карбоне

В свете сказанного, палеофлористическое районирование раннего карбона приходится осуществлять на принципах, отличающихся от тех, которые положены в основу современного ботанико-географического деления растительного покрова.

В современной фитогеографии установление флористического царства основывается на наличии эндемичных семейств, подсемейств и триб при высоком уровне родового и видового эндемизма. Выделение областей, помимо высокого видового и родового эндемизма, также требует определенного набора семейств, занимающих господствующее положение, с устойчивыми количественными соотношениями между ними [Толмачев, 1974; Тахтаджян, 1978; Тимонин, Озерова, 2002; и др.]. Предполагается, что ранг и количество эндемиков прямо отражают степень флористического своеобразия фитохорий.

В то же время, проведенный С.В. Мейеном [1987а] анализ географии современного эндемизма показывает, что количество эндемиков надродового ранга связано с интенсивностью макроэволюционных процессов в различных широтно-климатических зонах. Наиболее энергично эти процессы идут в условиях влажных тропиков. По направлению от экватора к полюсам количество и ранг эндемиков в целом падают.

Вероятно, отчасти именно поэтому при выделении крупных современных фитохорий бореальных и арктических областей, наряду со своеобразием флоры, учитывается размер занимаемой ими территории (ср.: [Тимонин, Озерова, 2002]).

Для раннего карбона, ввиду "дефицита" таксонов ранга семейства, подсемейства и даже трибы, вызванного, с одной стороны, невысокой (по сравнению с более поздними эпохами) степенью диверсификации и простотой организации самих растений, а, с другой – слабой изученностью и сборным характером многих надродовых таксонов, при районировании приходится опираться на распространение родов и видов.

Предлагается ввести *принцип таксономической регрессии*, состоящий в презумпции того, что в раннем карбоне общее количество и ранг эндемиков в экваториальной и внеэкваториальных фитохориях Земли были существенно ниже, чем в современных, а эволюция (в масштабах современной естественной системы растений) протекала, в основном, на родовом и более низком таксономических уровнях (особенно во внеэкваториальных широтах)¹³. Отсюда вытекает общее снижение (регрессия) уровня эндемизма как критерия выделения крупных фитохорий.

В качестве дополнительных критериев выделения фитохорий раннего карбона учитывался размер их территории, а также степень и длительность ее географической изоляции, реконструируемые по геологическим данным.

* * *

Вслед за С.В. Мейеном [Вахрамеев и др., 1970; Vakhrameev et al., 1978], в настоящей работе принимаются следующие основные ранги фитохорий (снизу вверх): *округ, провинция, область, царство*.

При этом районирование предлагается проводить не только "сверху", путем интуитивного усмотрения флористических общностей все более мелкого масштаба, но и "снизу" – от наименьших *естественных* фитогеографических единиц, которые постепенно, по мере все более широкого охвата территории, могут объединяться в фитохории все более высокого ранга на основании эмпирически выявляемого распределения признаков (*конгрегационным* путем).

В основу построения иерархии палеофитохорий целесообразно положить заимствованный из классификации растительности по методу Браун-Бланке "*принцип базового ранга*", заключающийся в том, что для выделения фитохории рангом от провинции и выше должна быть установлена по крайней мере одна входящая в нее наименьшая естественная единица древнего растительного покрова – *округ*.

Фитохории более высокого ранга могут представлять собой объединения более мелких единиц или устанавливаться *формально*, когда границы провинции, области и т.д. совпадают с границами округа (т.н. *монотипные* фитохории).

Округ выделяется для определенного временного среза и охватывает территорию распространения местонахождений растительных остатков, близко сходный состав которых определяет его флористическую характеристику. Среди этих местонахождений обязательно должны присутство-

¹³ Заметная диверсификация высших споровых и голосеменных растений на надродовом уровне началась лишь в конце раннего карбона, преимущественно в экваториальном поясе [Мейен, 1987а].

вать автохтонные и аллохтонные захоронения, отражающие первичные пространственные отношения таксонов и их ассоциаций.

В палеогеографическом плане округ соответствует минимальному естественному палеоландшафтному выделу субрегионального масштаба (10^2 – 10^3 км²) и связанному с ним комплексу обстановок образования флороносных отложений.

Границы округа интерполируются не только по местонахождениям флоры, но и по реконструируемым палеогеографическим рубежам, определявшим его территорию. В последнем случае территория округа рассматривается как *"потенциальная"* для распространения характерной для него растительности.

Округ характеризуется набором эндемиков, в основном, видового уровня.

Ввиду возможного отсутствия широко распространенных эндемиков, крупные фитохории (области, царства) могут характеризоваться *всеми* набором эндемиков входящих в них провинций и округов, а также *отсутствием* таксонов, встречающихся в других царствах.

Из-за отсутствия сплошного растительного покрова и господствовавших на обширных территориях растительных формаций, границы флористических царств и областей раннего карбона интерполируются не только по границам принадлежащих к ним округов и провинций, но и по физико-географическим барьерам, определявшим крупнейшие, длительно существовавшие изоляты материкового или регионального масштаба.

Для сравнения списков таксонов из конкретных местонахождений эффективна процедура, являющаяся модификацией базового метода обработки фитоценологических таблиц, разработанного школой классификации растительности Ж. Браун-Бланке (*школой Цюрих–Монпелье*; описание метода см.: [Александрова, 1969; Миркин, Розенберг, 1978; Миркин и др., 1989, 2001]). В основных чертах эта процедура состоит в следующем.

На начальном этапе составляется *валовая* таблица, в которой строки соответствуют видам, а столбцы – местонахождениям выбранного для районирования временного среза (рис. 5, а). В простейшем случае в таблице указывается на присутствие или отсутствие какого-либо вида. Однако, при наличии соответствующей информации, вместо обозначения присутствия целесообразно вводить закодированные специальными символами сведения о степени автохтонности и обилии остатков (соответствующие шкалы и обозначения см.: [Игнатьев, 1991]).

Валовая таблица составляется на миллиметровой бумаге. Удобный размер строк и столбцов

Местонахождения Таксоны	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
А	+				+		+		+	
Б	+				+		+			+
В		+	+	+		+				
Г		+				+				
Д				+		+				
Е	+						+			+
Ж	+									
З								+	+	
И					+		+	+		+
К		+		+		+				

а

Местонахождения Таксоны	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
И					+		+	+		+
А	+				+		+		+	
Б	+				+		+			+
Е	+						+			+
К		+		+		+				
Д				+		+				
В		+	+	+		+				
Г		+				+				
З								+	+	
Ж	+									

б

Местонахождения Таксоны	3	2	4	6	5	7	1	10	8	9
И					+	+		+	+	
А					+	+	+			+
Б					+	+	+	+		
Е						+	+	+		
К		+	+	+						
Д			+	+						
В	+	+	+	+						
Г		+		+						
З									+	+
Ж							+			

в

Рис. 5. Схематические таблицы, показывающие последовательные этапы обработки списков таксонов локальных флор по методу Браун-Бланке: а – валовая неупорядоченная таблица; б – таблица частоты встречаемости видов; в – парциальная синтетическая таблица

составляет 1 см. Для удобства обработки не следует включать в одну таблицу более 70 списков таксонов из отдельных местонахождений.

До составления валовой таблицы должна быть произведена описанная И.А. Игнатьевым [1991] процедура *разделения фитоориктоценологических смесей* – отделения встречающихся в одном захоронении остатков наземных растений от остатков растений водных и полуводных. Распространение последних необходимо анализировать отдельно, с учетом специфики условий их местообитания.

Ниже речь идет, прежде всего, о таблицах, включающих данные об остатках наземных растений.

На следующем этапе валовая таблица разрезается ножницами по строкам, которые затем подбираются таким образом, чтобы сверху вниз располагались виды с близким распространением по местонахождениям в порядке убывания частоты их встречаемости (рис. 5, б). Подобранные таким образом строки наклеиваются на бумажную основу.

После этого, получившаяся таблица с переупорядоченными строками разрезается по столбцам (местонахождениям), которые затем подбираются по сходству флористического состава и вновь наклеиваются на бумажную основу. Получившаяся *парциальная синтетическая таблица* (рис. 5, в) демонстрирует пространственные флористические общности различного масштаба и характеризующие их роды и виды (потенциальные эндемики).

На заключительном этапе процедуры получающаяся картина пространственного распространения таксонов преобразуется в иерархическую систему фитохорий различного ранга. Сопоставление этой картины с другими парциальными синтетическими таблицами, составленными по соседним территориям, позволяет скорректировать ранг и флористическую характеристику выделяемых единиц палеофлористического районирования (произвести *фитохориономическую коррекцию*).

Фитогеография раннего карбона Ангарида

Рассмотренные принципы позволили осуществить палеофлористическое районирование Ангарского материка для отдельных веков раннего карбона.

В качестве палеогеографической основы были взяты карты масштаба 1:7 500 000 для территории СССР, составленные коллективом авторов под редакцией А.П. Виноградова [Атлас..., 1966]. Они были дополнены данными литолого-палеогеографических карт мира, построенных А.Б. Роновым с соавторами [Ронов и др., 1984]. Использовались также палинспастические реконструкции А.Б. Роннова с соавторами [Ронов и др., 1984].

К настоящему времени известно относительно небольшое число местонахождений ангарской раннекаменноугольной флоры, большинство из которых приурочено к Саяно-Алтайской горной области и к районам Южной Монголии [Г. Радченко, 1955; Микунов, 1957; А. Ананьев, 1959; Вербицкая, Ковбасина, 1960; Г. Радченко, 1960а, б; Биостратиграфия палеозоя..., 1962; Сухов, 1966; Грайзер, 1967; Ефимова, 1967; М. Радченко, 1967; А. Ананьев и др., 1969; Вахрамеев и др., 1970; Ду-

ранте, 1976; Ильюхина, Вербицкая, 1976; Дуранте, Израилев, 1977; Gorelova, 1978; В. Ананьев, 1979; Нижний карбон..., 1980; Горелова, 1982; Thomas, Meyen, 1984; Дуранте, 1989; Мейен, 1990а, б; Зорин, 1998; Зябкина, 2001]. При этом большая часть Сибирской платформы остается не охарактеризованной растительными остатками.

Во многих из перечисленных публикаций приведены только списки растений, не сопровождаемые описаниями и изображениями. Многие материалы утрачены или место их хранения неизвестно. Все это практически исключает возможность проверки правильности соответствующих определений.

Некоторые авторы используют названия таксонов, не отвечающие требованиям действительного и эффективного обнародования, принятым в "Международном кодексе ботанической номенклатуры"¹⁴, а также таксоны, обозначенные в открытой номенклатуре, что, в свою очередь, затрудняет работу.

В то же время, в 70-е–80-е годы появилось несколько обобщающих исследований, которые содержат важные материалы к ревизии основных групп ангарских раннекаменноугольных растений [Мейен, 1990а, б; Вахрамеев и др., 1970; Meyen, 1976, 1982; Thomas, Meyen, 1984]. В своем анализе мы опирались на результаты этих ревизий.

Из рассмотрения были исключены остатки, о которых невозможно сказать что-либо определенное.

Списки растений по рассматриваемым временным срезам и районам приведены в текстовых таблицах 1–3.

Возраст флороносных отложений неоднократно пересматривался и продолжает уточняться. В настоящей работе принят вариант корреляций, опубликованный в монографии "Нижний карбон Средней Сибири" [1980].

* * *

Как показал С.В. Мейен [Вахрамеев и др., 1970], в раннем карбоне территория Ангарида принадлежала к единой крупной фитохории, характеризовавшейся теплым, безморозным климатом.

Согласно палеотектоническим реконструкциям [Городницкий и др., 1978; Scotese et al., 1979; Ронов и др., 1984; и др.], Ангарский материк располагался вплоть до конца раннего карбона в высоких северных широтах, будучи изолирован от других континентальных масс морскими акваториями.

Эта изоляция способствовала развитию в Ангариде эндемичной по составу флоры, которая в

¹⁴ См.: Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый XVI Международным ботаническим конгрессом, Сент-Луис, Миссури, июль–август 1999 г. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургской государственной химико-фармацевтической академии, 2001. 210 с.

Текстовая таблица 1. Распространение ископаемых растений в турнейском ярусе Ангарида

Таксоны	8	9	2	1	4	3	7	5	11	12	6
<i>Archaeocalamites</i> sp.	+			+	+						
<i>Pseudolepidodendropsis carneggiamum</i>	+		+	+							
<i>Cyclastigma kiltorkense</i>	+			+							
<i>Lepidodendropsis hirmeri</i>			+	+					+	+	
<i>Demetria subasiatica</i>				+	+	+					
<i>Angarophloios alternans</i>			+	+	+						
<i>Ursodendron distans</i>			+	+	+	+					
<i>Ursodendron chacassicum</i>		+		+	+						
<i>Eskdalia igrishense</i>		+		+		+	+				
<i>Eskdalia varia</i>				+	+				+		
<i>Eskdalia elliptica</i>				+							
<i>Eskdalia kidstonii</i>											+
<i>Lepidodendropsis theodori</i>								+	+		
<i>Lepidodendron stylicum</i>							+	+			
<i>Tomiodendron trifonoviense</i>				+							
<i>Tomiodendron chachlovii</i>				+							
<i>Tomiodendron kameroviense</i>			+								
<i>Pseudolepidodendron concinnum</i>		+		+							
<i>Pseudolepidodendron (?) minussinskiensis</i>				+							
<i>Caulopteris ogurensis</i>			+	+							
<i>Sphenophyllum</i> sp.				+					+		
<i>Protolpidodendron asiaticum</i>									+		
<i>Protolpidodendron orientale</i>									+		
<i>Protolpidodendron brevinternodium</i>									+		
<i>Porodendron asiaticum</i>									+		
<i>Porodendron (?) tenerrimum</i>									+		
<i>Caenodendron neuhurgianum</i>							+				
<i>Adiantites cardiopteroides</i>				+							
<i>Adiantites spectabilis</i>				+							
<i>Adiantites ungeri</i>				+							
<i>Aneimites acadica</i>				+							
<i>Sphenocyclopteridium</i> cf. <i>belgicum</i>				+							
<i>Triphyllopteris rarinervis</i>				+							
<i>Archaeopteris halliana</i>				+							
<i>Racophyton incertum</i>				+							
<i>Sphenopteris</i> sp.				+							
<i>Archaeopteris</i> sp.	+										

- 1 – Минусинский бассейн,
- 2 – Тувинский прогиб,
- 3 – Казачинская впадина,
- 4 – Рыбинская и Кемчутская впадины,
- 5 – Виллойская синеклиза,
- 6 – Кюпонгдинский грабен,
- 7 – Омогонский массив,
- 8 – Рудный Алтай,
- 9 – Северо-Западная Монголия,
- 10 – Южная Монголия,
- 11 – Центральная Монголия,
- 12 – Северная Монголия,
- 13 – Кузнецкий бассейн,
- 14 – Горловский бассейн,
- 15 – Средняя Ангара,
- 16 – Еринатская впадина,
- 17 – р. Большой Ангой,
- 18 – окрестности г. Томск,
- 19 – Западное Верхоянье,
- 20 – Восточный Казахстан.

данной работе рассматривается как принадлежащая самостоятельному Ангарскому царству.

Можно предполагать, что лепидофиты, доминировавшие в ангарских раннекаменноугольных сообществах, принадлежали к эндемичному семейству или немногим семействам, о чем косвенно свидетельствует отсутствие в захоронениях ризофоров типа *Stigmara* и стробилов типа *Lepidostrobus* и *Lepidocarpon*, характерных для одновременно существовавших еврамерийских семейств *Lepidocarpaceae* и *Sigillariaceae* [Мейен, 1987б, 1990а, б].

Граница Ангарского царства интерполируется по водной акватории вблизи побережья Ан-

гарида, включая острова, на которых произрастала ангарского облика флора. Речь идет, в частности, о вулканических островах, располагавшихся на территории современной Южной Монголии [Дуранте, 1976], острове, существовавшем в районе г. Томска [Сухов, 1966], а также об островных массах, реконструируемых на северо-востоке России [Ефимова, 1967; Мейен 1990а].

Ниже дается характеристика схем районирования для отдельных веков раннего карбона.

Турнейский век. В это время для флоры Ангарида (текстовая таблица 1) характерно доживание позднедевонских форм, определявшихся как

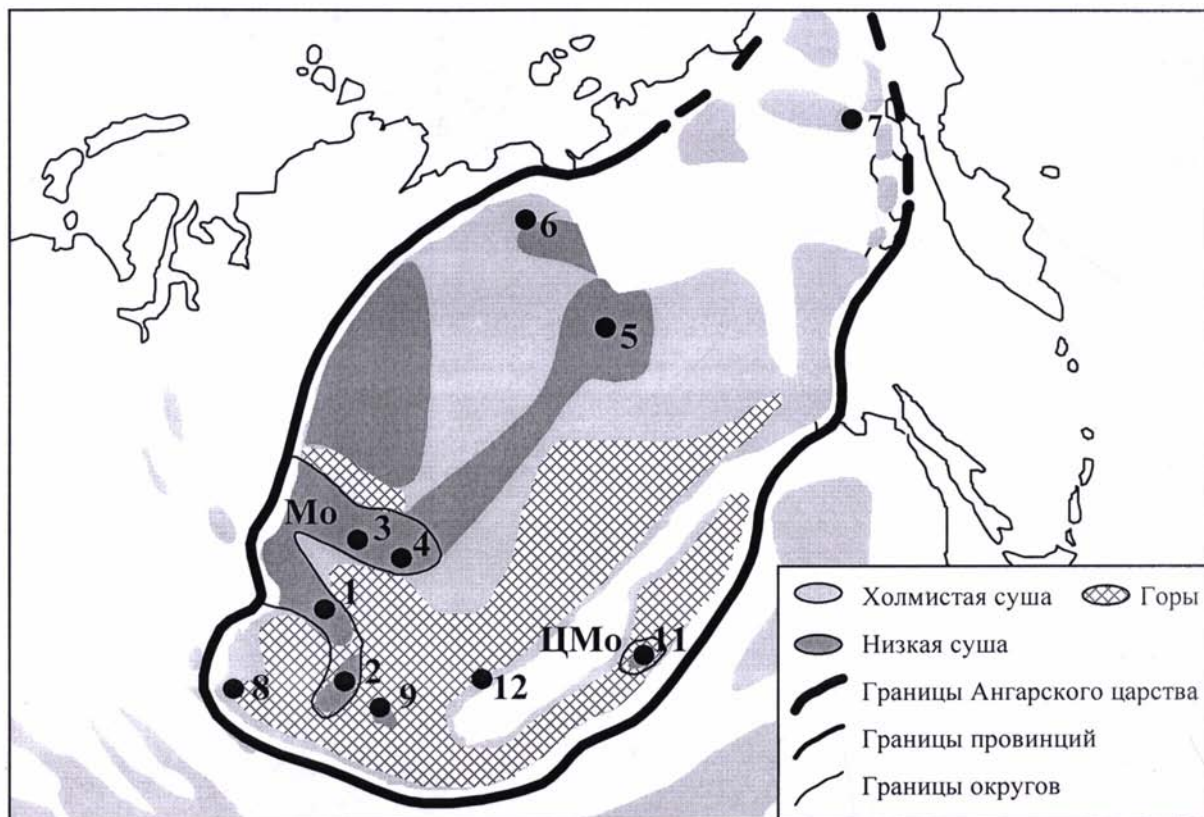


Рис. 6. Схема палеофлористического районирования Ангарида в турнейском веке (номера местонахождений и локальных флор как на текстовой таблице 1)

в локальных флорах появляются эндемичные роды плауновидных *Ursodendron*, *Angarophloios* и *Tomiodendron*.

В пределах Ангарского царства по эндемичным видам удастся выделить только два округа, занимающих незначительную часть его территории: Минусинский и Центрально-Монгольский.

Минусинский округ (рис. 6, Мо) охватывает территорию ряда впадин, располагающихся в пределах Саяно-Алтайской горной области: Минусинский бассейн, Тувинский прогиб и примыкающую с севера южную часть Сибирской платформы (Рыбинская, Кемчугская и Казачинская впадины).

По имеющимся палеогеографическим реконструкциям [Атлас..., 1966], в турнейское время в пределах Саяно-Алтайской горной области располагались многочисленные межгорные впадины, а на юге Сибири – обширная низменность. На этих территориях в течение всего раннего карбона существовали сходные озерно-аллювиальные обстановки, по которым могли устанавливаться миграционные связи.

В Минусинском округе, помимо перечисленных выше позднедевонских реликтов, появляются и дают радиацию плауновидные эндемичных родов *Ursodendron*, *Pseudolepidodendron*, *Tomioden-*

dron и космополитного рода *Eskdalia*¹⁵ (табл. 1), а также вымирающие к концу турне растения с папоротниковидной лиственной типа *Adiantites*, *Aneimites* и *Triphylopteris*. На этом фоне появляются папоротниковидные растения *Caulopteris ogurensis*. Наиболее характерной растительной ассоциацией Минусинского округа являются заросли с доминированием *Ursodendron chacassicum* и *Eskdalia varia*.

Богаче всего флора Минусинского округа представлена в самом Минусинском бассейне. Из соседних впадин известны лишь сходные по составу обедненные комплексы¹⁶.

Границы округа принимаются условно по периферии указанных низменных палеоландшафтов и интерполируются по окружавшим последние плакорам, горным сооружениям и побережью морского бассейна. В округ условно включены районы, пока не охарактеризованные растительными остатками, но, в то же время, расположенные ря-

¹⁵ Сибирские представители еврамерийского рода *Eskdalia* существенно отличаются от своих европейских аналогов, поэтому эти виды нередко относят к эндемичным ангарским родам *Tomiodendron* и *Pseudolepidodendron*. В настоящей работе используется широкое (очевидно, сборное) понимание рода *Eskdalia* в интерпретации С.В. Мейена и Б.А. Томаса [Thomas, Meyen, 1984].

¹⁶ Возможно, это связано с лучшей изученностью флоры Минусинского бассейна.

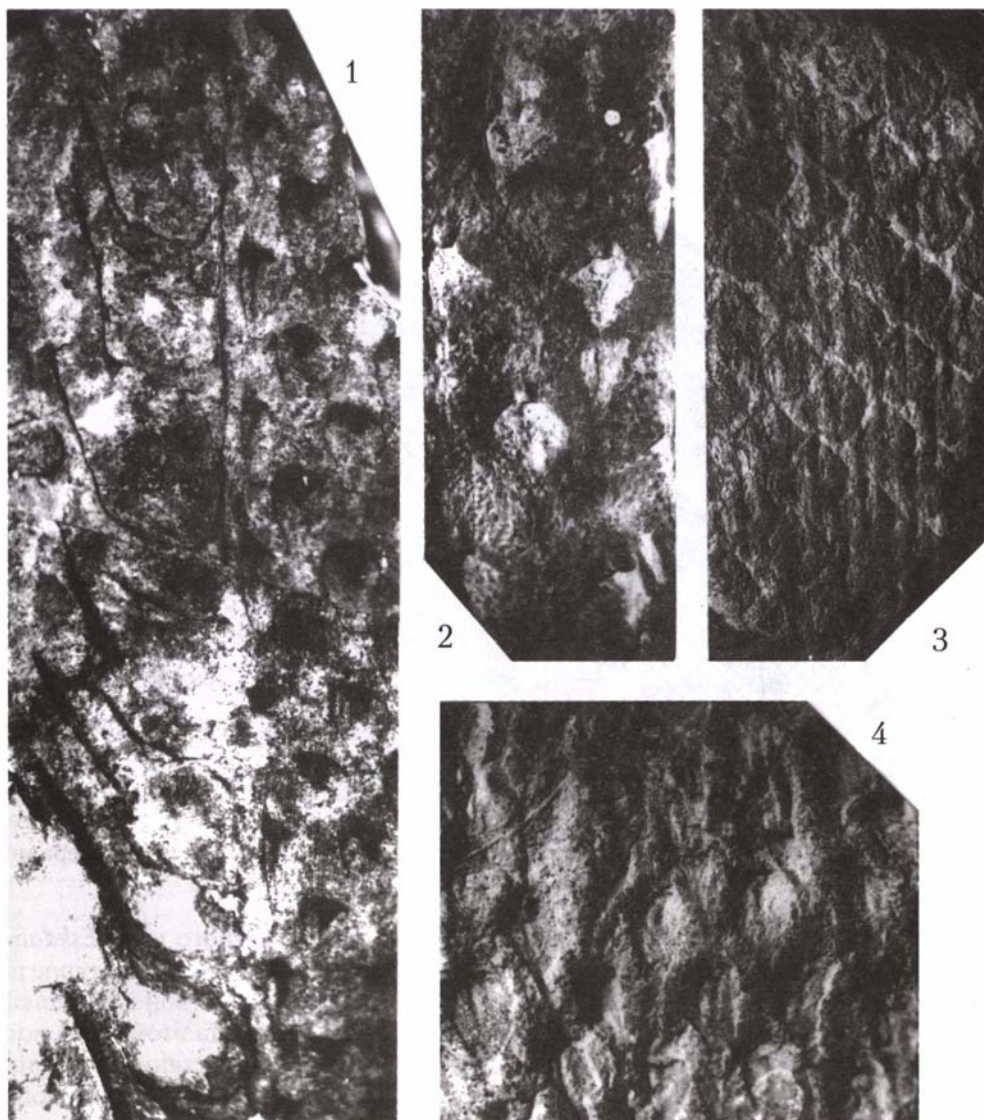


Таблица 1. Представители флор Минусинского округа в турнейское–визейское время

Фиг. 1. *Pseudolepidodendron concinnum*, экз. № 8(273)/9259, х5. **Фиг. 2.** *Ursodendron chacassicum*, экз. № 22(173)/9259, х5. **Фиг. 3.** *Angarophloios alternans*, экз. № 1489/50, х1. **Фиг. 4.** *Eskdalia varia*, экз. № 93(310)/9259, х5.

дом с известными местонахождениями и характеризующиеся сходным набором обстановок аллювиально-озерной седиментации.

В Северо-Западной Монголии (см. рис. 6) в районе оз. Ачит-Нур описано монодоминантное захоронение *Eskdalia igrishense*, а у хребта Батыр-Хайрхан найдены лепидофиты *Pseudolepidodendron concinnum* и *Ursodendron chacassicum* [Дуранте, 1976]. Эти находки тяготеют к Минусинскому округу, но недостаточность данных не позволяет с уверенностью отнести их к этой фитохории.

Отдельные находки турнейских растений известны из районов Рудного Алтая (рис. 6). Они представлены позднедевонского облика формами

[Микунов, 1957], позволяющими сближать эту флору с соседней флорой Минусинского бассейна.

Центрально-Монгольский округ (см. рис. 6, ЦМо), охватывающий небольшое число местонахождений в Центральной Монголии (район пос. Хара-Айрак), включает флору, произраставшую в небольшой межгорной впадине [Дуранте, 1976]. Здесь преобладают лепидофиты *Eskdalia varia* (М.В. Дуранте, личное сообщение автору) и дают эволюционную радиацию на видовом уровне архаичные формы типа *Protolepidodendron (Pasiaticum, Porientale, Pbreuinternodum)*. Все они вымирают к концу турне вместе с прекращением существования самой впадины вследствие горообразовательных про-

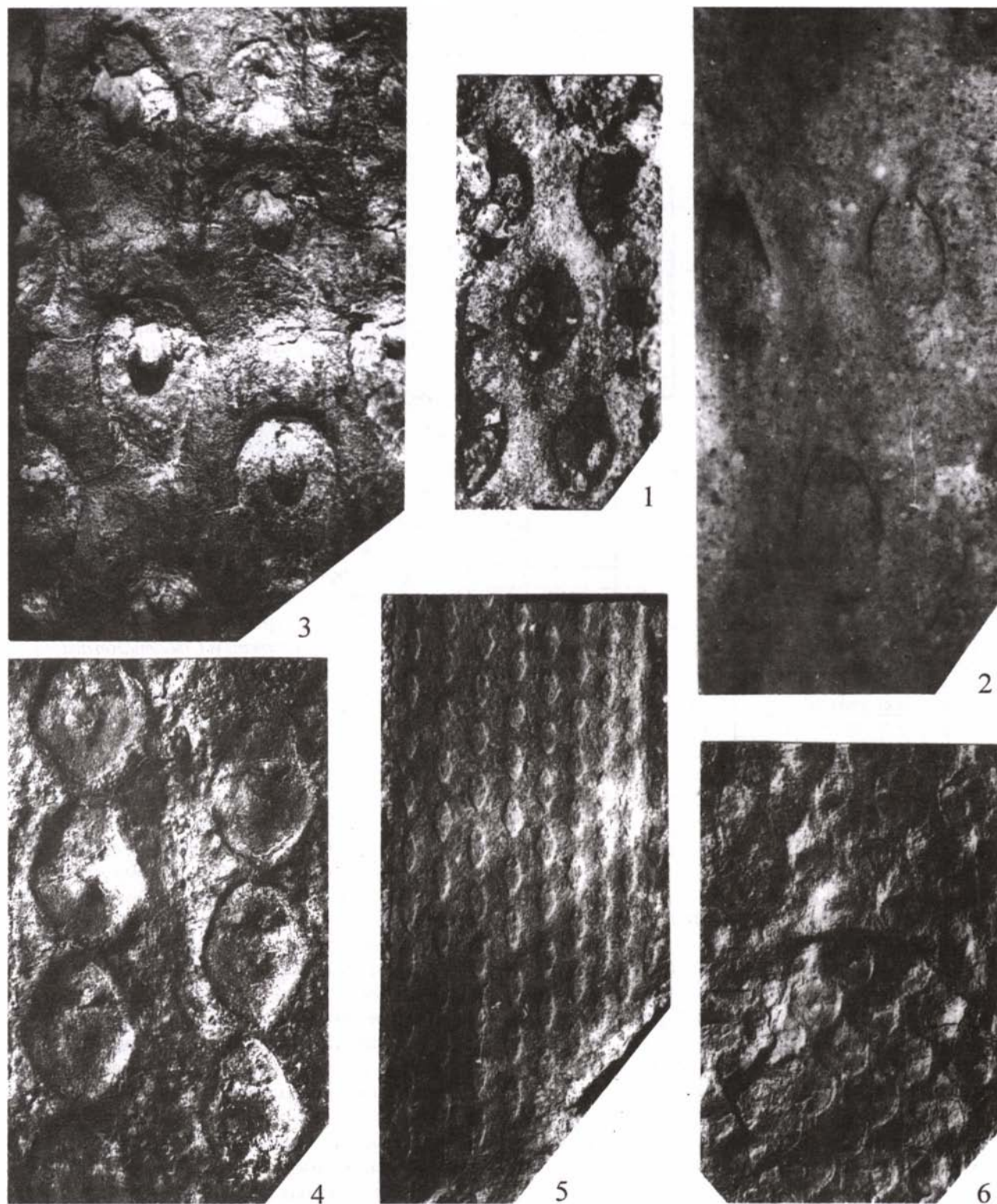


Таблица 2. Представители флор северо-восточных районов Ангариды в турнейское (1), визейское (2), серпуховское (3–6) время

Фиг. 1. *Eskdalia kidstonii*, экз. № 4034/1a-3, x10. Фиг. 2. *Eskdalia siberica*, экз. № 4034/4-1, x10. Фиг. 3. *Angarophloios leclercqianus*, экз. № 3791/ 166a, x5. Фиг. 4. *Angarophloios sigillarioides*, экз. № 3791/ 266-1, x3. Фиг. 5. *Tomiodendron regulare*, экз. № 3791/176, x1. Фиг. 6. *Lophiodendron variabile*, экз. № 3791/45, x3.

Текстовая таблица 2. Распространение ископаемых растений в визейском ярусе Ангарида (по-яснения цифр см. в текстовой табл. 1)

Таксоны	14	13	1	2	3	4	15	10	5
<i>Tomiodendron kemberovense</i>	+	+	+	+					
<i>Tomiodendron ostrogianum</i>		+		+					
<i>Ursodendron distans</i>		+	+	+	+	+			
<i>Ursodendron chacassicum</i>		+				+		+	
<i>Lophiodendron tyrganense</i>		+	+			+		+	
<i>Demetria subasiatica</i>			+	+	+	+			
<i>Angarophloios alternans</i>			+	+		+			
<i>Eskdalia varia</i>				+		+			
<i>Tomiodendron asiaticum</i>			+	+					
<i>Caulopteris ogurensis</i>			+	+					
<i>Sphenophyllum</i> sp.			+	+					
<i>Angarodendron superum</i>			+						
<i>Rhodesia</i> sp.			+						
<i>Angaropteridium</i> sp.			+					+	
<i>Angarocarpus ovooides</i>		+	+						
<i>Archaeocalamites radiatus</i>		+	+						
<i>Angaropteridium chacassicum</i>	+	+							
<i>Caenodendron</i> sp.		+							
<i>Pseudolepidodendron concinnum</i>		+							
<i>Abacodendron lutuginii</i>		+							
<i>Koretrophyllites vulgaris</i>		+							
<i>Siberiodendron elongatum</i>		+							
<i>Angarodendron tetragonum</i>		+							
<i>Cardiopteridium parvulum</i>		+							
<i>Angaropteridium abaeianum</i>		+							
<i>Eskdalia neuburgae</i>							+		
<i>Eskdalia siberica</i>									+
<i>Angarophloios</i> cf. <i>alternans</i>								+	
<i>Angarophloios</i> cf. <i>sigillarioides</i>								+	
<i>Gobiodendron tsochitunicum</i>								+	
<i>Lophiodendron variabile</i>								+	
<i>Mongolostrobus thomasi</i>								+	
<i>Stigmaria</i> (?) <i>mongolica</i>								+	
<i>Chacassopteris</i> sp.								+	

вавшиеся также из разновозрастных отложений Минусинского бассейна. Эти данные не позволяют наметить здесь какую-либо фито-хорию.

Полный список растений приведен в текстовой таблице 1.

Визейский век. В визейское время наблюдается расцвет ангарских эндемичных растений, относящихся к родам *Angarophloios*, *Tomiodendron*, *Ursodendron*, *Angarodendron*, *Lophiodendron*, *Angaro-pteridium* и др. (текстовая таблица 2).

Имеющиеся данные позволяют выделить три палеофлористических округа: Минусинский, Кузнецкий и Южно-Монгольский.

Минусинский округ (рис. 7, Мо) продолжал существовать примерно в тех же границах, что и в турне. Характерными для него формами являлись лепидофиты *Ursodendron distans*, *Demetria subasiatica*, *Angarophloios alternans*, *Eskdalia varia*, *Tomiodendron asiaticum*, *T. kemberovense*, *Lophiodendron tyrganense* (табл. 1), а также растения с папоротниковидной листвой типа *Caulopteris ogurensis*. Наиболее распространенной растительной ассоциацией были заросли с доминированием *Angarophloios alternans* и *Ursodendron distans*.

Кузнецкий округ (см. рис. 7, Ко) формируется на территории Кузнецкого и Горловского прогибов, обнажившейся в результате регрессии Кузнецкого морского бассейна и заселенной растениями из соседнего Минусинского округа. Общими формами этих округов являются *Ursodendron distans*, *U. chacassicum*, *Lophiodendron tyrganense*, *Tomiodendron ostrogianum*, *T. kemberovense* (табл. 3).

В то же время на территории приморской низменности Кузнецкого округа получили развитие птеридоспермы *Cardiopteridium parvulum*, *Angaropteridium abaeianum*, *A. chacassicum* и *Angarocarpus ovooides*.

Естественными границами округа с юго-востока являлись поднятия Саяно-Алтайской горной системы, а с северо-запада – морское побережье.

В районе среднего течения р. Ангара (юг Тунгусской синеклизы; см. рис. 7) известны остатки *Eskdalia neuburgae* [А. Ананьев и др., 1969]. Этот своеобразный эндемичный лепидофит близок к представителям рода *Eskdalia*, описанным с востока Сибирской платформы Б.А. Томасом и С.В. Мейеном [Thomas, Meyen, 1984]. Сходство этих форм может быть результатом как конвергентного развития, так и возможной миграции этих растений по выровненным биотопам низменности Енисейско-Вилуйского прогиба [Нижний карбон..., 1980] из северо-восточных районов платформы. Так или ина-

цессов. Границы округа условно интерполируются по границам впадины.

На северо-востоке Сибирской платформы (Кютюндинский грабен, см. рис. 6) были найдены единичные остатки плауновидных, определенные как *Eskdalia kidstonii* [Thomas, Meyen, 1984; табл. 2], что не позволяет судить о фитогеографической принадлежности соответствующих местонахождений.

Небогатая, однообразная флора известна в нижнем течении р. Вилуй и на Омолонском массиве (см. рис. 6). Ее характерными формами являлись тонкоствольные узкоподушечные лепидофиты, определявшиеся как *Lepidodendropsis theodorii* и *Lepidodendron stylicum* [Вахрамеев и др., 1970]. По всей видимости, эти формы являются позднедевонскими местными эндемиками. Кроме того, на Омолоне определялись лепидофиты *Caenodendron neuburgianum* и *Eskdalia igrishense* (М.В. Дуранте, личное сообщение автору), указы-

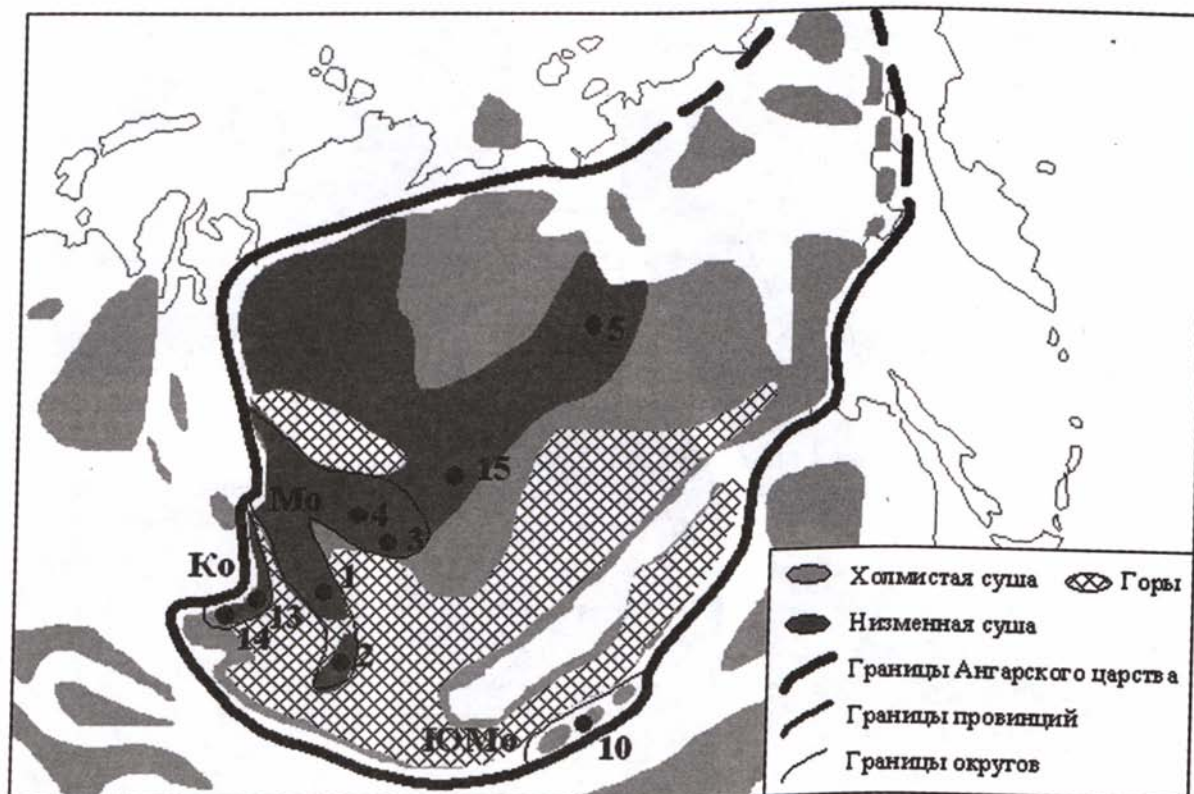


Рис. 7. Схема палеофлористического районирования Ангарида в визейском веке (номера местонахождений и локальных флор как на текстовой таблице 1)

че, определить фитогеографическую принадлежность этих местонахождений пока не удастся.

На северо-востоке Сибирской платформы в зоне влияния периодически отступавших эпиконтинентальных морских бассейнов существовала растительность, о которой пока известно очень мало. Из района Кемпедняйской впадины Вилюйской синеклизы описан единственный эндемичный вид *Eskdalia siberica* [Thomas, Meyen, 1984; рис. 7; табл. 2]. Это местонахождение также пока невозможно отнести к какой-либо фитохории.

Южно-Монгольский округ (см. рис. 7, ЮМо) сформировался на вулканических островах, располагавшихся на территории современной Южной Монголии [Дуранте, 1976, 1989]. Источник заселения этих островов на близлежащих континентальных массах пока не ясен, однако в составе островной флоры описывались плауновидные *Ursodendron chacassicum* и *Lophiodendron tyrganense* – характерные представители минусинской и кузнецкой флор.

Изолированность островов от других районов Ангарида позволила развиваться на них целому ряду эндемичных лепидофитов: *Gobiodendron tsochituunicum*, *Lophiodendron variable*, *Mongolostrobus thomasii*, *Stigmara* (?) *mongolica*. Характерна ради-

ация видов рода *Angarophloios* (*A. cf. sigillario-ides*, *A. cf. alternans*).

Полный список растительных остатков приведен в текстовой таблице 2.

Серпуховский век. В серпуховском веке для Ангарского царства характерны те же эндемичные роды, что и в визейское время (текстовая таблица 3). Исчезает только *Ursodendron*.

Для Ангарского царства в целом характерно бурное развитие птеридоспермов с листвой *Angaropteridium* и семенами *Samaropsis*, *Angarocarpus*, реже – *Trigonocarpus*. В его составе выделяются Минусинский, Кузнецкий, Тунгусский, Омолонский и Южно-Монгольский округа (рис. 8). Первые три из них объединяются в Саяно-Алтайскую провинцию.

Площадь *Кузнецкого округа* (рис. 8, Ко), по сравнению с визейским временем, расширяется. К нему присоединяются территория Рудного Алтая и районы Восточного Казахстана, расположенные севернее оз. Зайсан.

В серпуховское время произошло столкновение ("коллизия") Ангарского материка с Казахстанским микроконтинентом, что позволило кузнецким растениям проникнуть на территорию восточных районов современного Казахстана. Здесь появля-

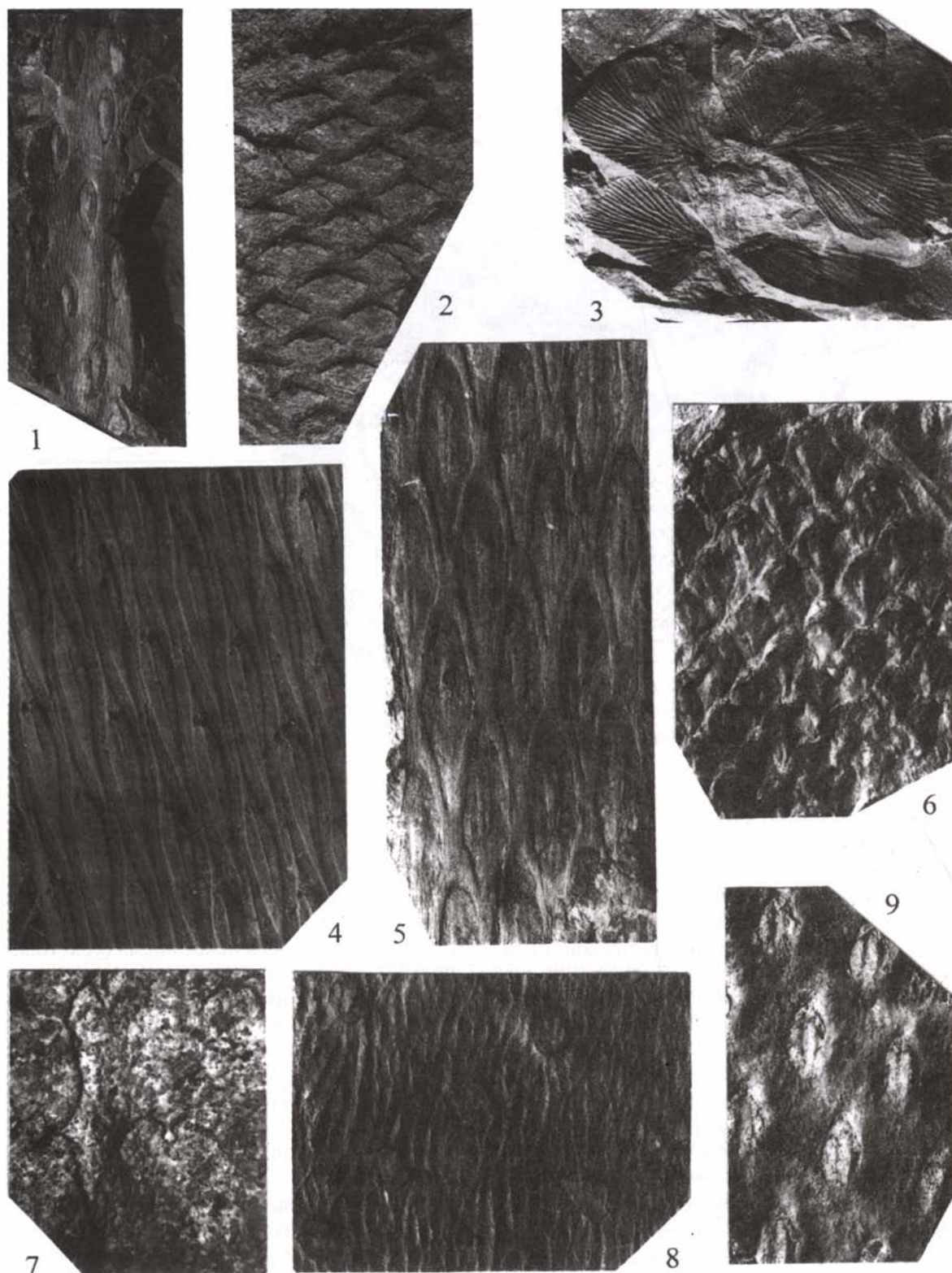


Таблица 3. Представители флор Кузнецкого округа в визейское–серпуховское время

Фиг. 1. *Tomiodendron kemeroviense*, экз. № 873/136, х1. Фиг. 2. *Angarodendron obrutschevii*, экз. № 988/566, х3. Фиг. 3. *Angarodendron abaeianum*, экз. № 988/526, х2. Фиг. 4. *Lepidodendron kirghizikum*, экз. № 897/13-ИГН, х2. Фиг. 5. *Tomiodendron ostrogianum*, экз. № 873/75, х3. Фиг. 6. *Lophiodendron tyrganense*, экз. № 988/3, х3. Фиг. 7. *Ursodendron distans*, экз. № 1489/69, х5. Фиг. 8. *Stigmara (?) ostrogiana*, экз. № 873/133, х3. Фиг. 9. *Tomiodendron asiaticum*, экз. № 2404/434, х2.

Текстовая таблица 3. Распространение ископаемых растений в серпуховском ярусе Ангарида (пояснение цифр см. в текстовой абл. 1)

Таксоны	15	2	1	18	13	14	8	20	16	12	10	19	7	17
<i>ngaropteridium cardiopteroides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+				+		
<i>hacassopteris concinna</i>			+	+	+	+	+			+			+	+
<i>omiodendron kemeroviense</i>	+		+		+	+							+	
<i>omiodendron ostrogianum</i>			+	+	+	+	+	+						
<i>ngarodendron obrutschevii</i>	+		+	+	+				+					
<i>aracalamites</i> sp.		+	+	+	+	+								
<i>ngaropteridium abaeianum</i>			+	+	+	+		+						
<i>ardiopteridium parvulum</i>			+	+	+	+								
<i>oretrophyllites vulgaris</i>			+	+	+			+						
<i>ngarocarpus ovoides</i>			+	+	+									
<i>omiodendron asiaticum</i>				+	+									
<i>amicella phyllotheoides</i>				+	+									
<i>ophiodendron tyrganense</i>			+		+									
<i>bacodendron lutuginii</i>			+		+									
<i>ngaropteridium tyrganicum</i>			+		+									
<i>ngaropteridium chacassicum</i>			+		+		+							
<i>ngarocarpus ananievii</i>				+		+								
<i>amaropsis</i> sp.			+						+					
<i>aenodendron neuburgianum</i>			+											
<i>hacassopteris vulgaris</i>				+										
<i>epidodendron kirghizicum</i>					+		+	+						
<i>tigmaria (?) ostrogiana</i>					+	+								
<i>ngarodendron tetragonum</i>					+									
<i>omiodendron tetragonum</i>					+									
<i>epidodendropsis</i> sp.					+									
<i>iberiodendron elongatum</i>					+									
<i>iberiodendron tyrganicum</i>					+									
<i>phlebia ostrogiana</i>					+									
<i>phlebia microphylla</i>					+									
<i>ngaropteridium ligulaeformis</i>								+						
<i>trigonocarpus minima</i>								+						
<i>ardiopteridium askyzensis</i>									+					
<i>phenopteris abakanensis</i>									+					
<i>hacassopteris</i> sp.									+					
<i>rsodendron distans</i>	+													
<i>ublepidodendron tyrganii</i>	+													
<i>aenodendron (?)</i> sp.					+							+		
<i>amaropsis chachlovii</i>				+								+		
<i>rchaecalamites</i> sp.				+						+	+			
<i>ngaropteridium</i> ex. gr. <i>abaeianum</i>										+				
<i>ngaropteridium</i> ex. gr. <i>verbiskajae</i>										+				
<i>ngaropteridium</i> sp. nov.										+				
<i>ardiopteridium</i> sp.										+				
<i>aulopteris</i> sp.										+				
<i>ngarophloios leclercgianus</i>													+	
<i>ngarophloios sigillarioides</i>													+	
<i>ophiodendron variabile</i>													+	
<i>omiodendron regulare</i>													+	
<i>omiodendron</i> spp.													+	
<i>ngarodendron</i> spp.													+	
<i>ngaropteridium</i> spp.													+	
<i>ngarophloios obscurus</i>											+			
<i>omiodendron (?) subregulare</i>											+			
<i>omiodendron (?) mongolicum</i>											+			
<i>omiodendron</i> ex. gr. <i>kemeroviense</i>											+			
<i>omiodendron</i> sp. 1											+			
<i>bacaniidium</i> sp.											+			

ются и дают радиацию птеридоспермы *Angaropteridium*, представленные эндемичным *A. ligulaeformis* и, вероятно, принадлежавшими тем же растениям семенами *Trigonocarpus minima*.

Отдельные представители *Angarodendron*, *Lophiodendron*, *Tomiodendron* и *Angaropteridium* проникли далее, в Экибастузский бассейн [Гоганова и др., 2002], который, однако, уже не относится к Ангарскому царству [Вахрамеев и др., 1970; Vakhrameev et al., 1978].

В самом Кузнецком бассейне, помимо бурной радиации птеридоспермов (более 6 видов; текстовая таблица 3), отмечается появление эндемичных лепидофитов рода *Si-beriodendron*¹⁷.

В серпуховское время в *Минусинский округ* (см. рис. 8, Мо) вошла территория, ныне располагающаяся в окрестностях г. Томск, а тогда, вероятно, представлявшая собой небольшой остров [Атлас..., 1966].

Данных по серпуховской флоре Казачинской, Рыбинской и Кемчугской впадин нет, но можно предполагать, что общность ее с флорой Минусинского бассейна сохранялась, о чем косвенно свидетельствуют палинологические данные [Нижний карбон..., 1980].

Сохраняется унаследованное сходство в составе лепидофитовых флор Минусинского и Кузнецкого округов. В Минусинском округе дают эволюционную радиацию птеридоспермы (*Angaropteridium*, *Cardiopteridium parvulum*, *Angarocarpus ovoides* и др.), причем из него определяются те же виды, что и в Кузбассе.

В отдельный *Тунгусский округ* (см. рис. 8, То) выделяется территория современной Средней Ангари. Хотя здесь присутствуют минусинские элементы (*Angarodendron obrutschevii*, *Angaropteridium cardiopteroides*) и, по-видимому, были распространены сходные

¹⁷ М.В. Дуранте (личное сообщение автору) считает, что эти формы близки к *Tomiodendron regulare* и их не следует выделять в отдельный род.

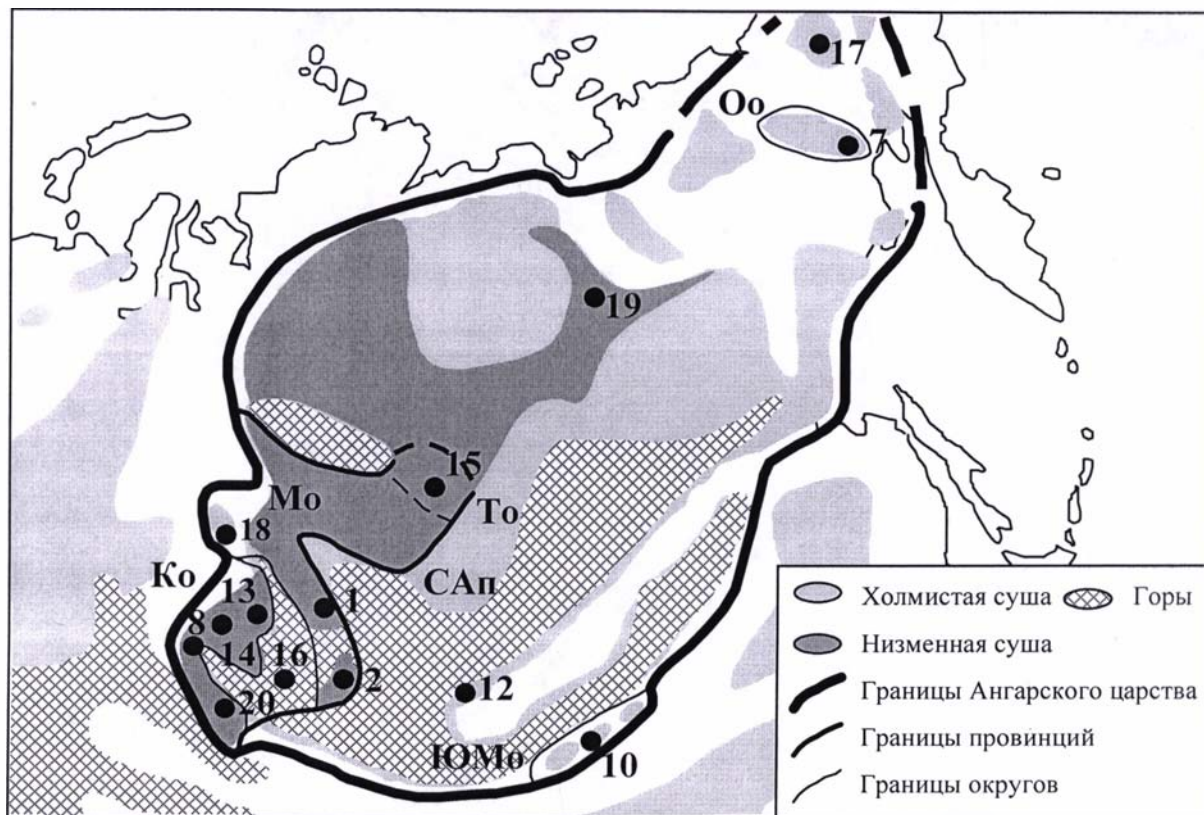


Рис. 8. Схема палеофлористического районирования Ангарида в серпуховском веке (номера местонахождений и локальных флор как на текстовой таблице 1)

аллювиально-озерные обстановки, но, в то же время, произрастали своеобразные лепидофиты, определявшиеся как *Sublepidodendron tyrgani*, а также вымерший в других местах *Ursodendron distans* [А. Ананьев и др., 1969; Ильюхина, Вербицкая, 1976; Gorelova, 1978].

Граница округа условно интерполируется по реконструируемому литологами и палеогеографами выделу низменного, озерно-аллювиального ландшафта (см. рис. 8). Точное положение северо-восточной и юго-западной границ неизвестно. В первом случае граница, по-видимому, была достаточно динамичной и с расселением растений постепенно сдвигалась на северо-восток. Во втором она, по всей вероятности, носила нерезкий ("экотонный") характер.

Серпуховская флора известна в Еринатской впадине (см. рис. 8). Она близка к соседним флорам Минусинского и Кузнецкого округов (наличием *Angarodendron obrutschevii* и др.), но, в то же время, видовой состав птеридоспермов здесь несколько иной. Отсюда, в частности, указывались *Cardiopteridium askyzensis* и *Sphenopteris abaknensis* с семенами *Samaropsis* sp. [Грайзер, 1967]. Эту флору не удастся отнести пока к какому-либо из округов.

Кузнецкий, Минусинский и Тунгусский округа, а также территория Еринатской впадины объединяются в *Саяно-Алтайскую провинцию* (см. рис. 8, САп). Причиной этого объединения послужила экспансия эволюционно продвинутой группы птеридоспермов. По указанным территориям распространились *Angaropteridium abaeum*, *A. cardiopteroides*, *Cardiopteridium parvulum*, *Angarocarpus ovoides* и др. Для всей провинции характерны также папоротники *Chacassopteris concinna*.

В Западном Верхоянье (реки Собопол, Сетачан, Былыкат; см. рис. 8) найдена флора, представленная формами, известными из самых разных точек Ангарида: *Caenodendron* (?) sp., *Tomiodendron* ex gr. *ostrogianum*, *Angarodendron* spp., *Angaropteridium cardiopteroides*, *A. aff. abaeum*, *A. ex gr. ligulaeformis* и др. [Дуранте, Израилев, 1977]. Такой состав не позволяет сближать эту флору с какой-либо из вышеописанных фитоценозов и нуждается в дальнейшем изучении. В то же время, можно предполагать, что на длительно существовавшей здесь приморской низменности должна была развиваться флора, своеобразие которой могло соответствовать, по крайней мере, рангу округа.

На крайнем северо-востоке России (бассейн р. Большой Анюй; см. рис. 8), где реконструирует-

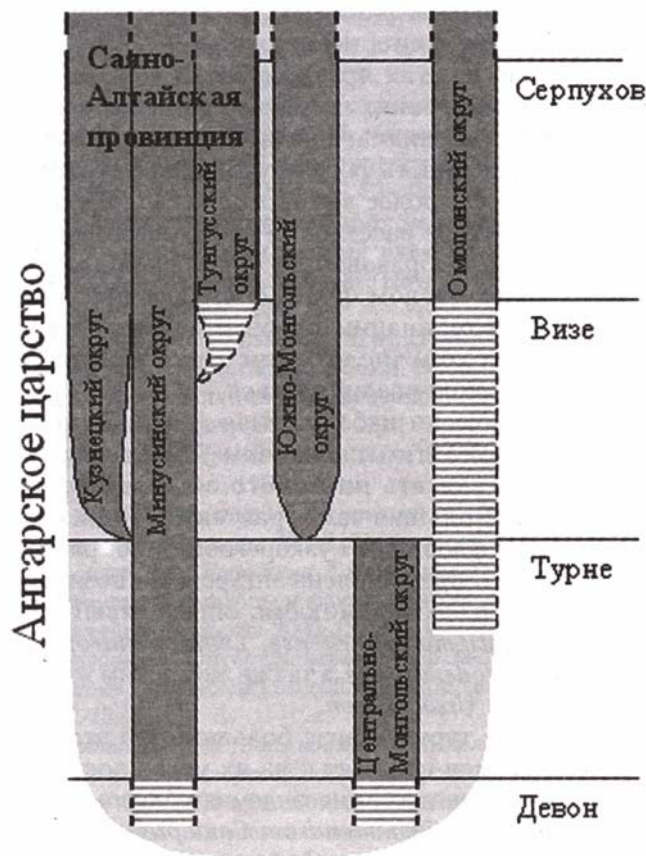


Рис. 9. Эволюционное дерево фитохорий Ангарского царства в раннем карбоне

ся Аниуйский остров, известны находки ангарского папоротника *Chacassopteris concinna*. Вероятно, эти остатки представляют собой широко распространенный морфотип папоротниковых вай, известный из Кузбасса, Минусинского бассейна, Северной Монголии. Омолонского массива и некоторых других районов.

В районе Омолонского массива можно выделить, по-видимому, также островную флору Омолонского округа (см. рис. 8, Оо) с характерными эндемичными формами плауновидных *Lophiodendron variabile*, *Tomiodendron regulare*, *Angarophloios leclercqianus* и *Angarophloios sigillarioides* [Мейен, 1990а; табл. 2]. Таксонами, сближающими эту флору с флорой Ангарского материка, являются широко распространенные и, возможно, филогенетически неоднородные *Tomiodendron kemberovense* и *Chacassopteris concinna*.

Несколько местонахождений приморской флоры серпуховского возраста известны с р. Орхон в Северной Монголии [Дуранте, 1976]. Здесь присутствуют эндемичные *Angaropteridium*, остатки *Cardiopteridium* sp., *Caulopteris* sp., а также *Chacassopteris concinna*. Флористически эти место-

нахождения тяготеют к Саяно-Алтайской провинции.

Серпуховская флора Южно-Монгольского округа (см. рис. 8, ЮМо), который, как и в визе, охватывал территорию вулканических островов Южной Монголии, значительно отличается от одновозрастных более северных флор. Она представлена преимущественно эндемиками, вроде *Angarophloios obscurus*, *Tomiodendron* (?) *mongolicum* и *T.* (?) *subregulare*. В ней известны также проблематичные остатки птеридоспермов (*Abacanidium* sp., cf. *Samaropsis chachlovii*) [Дуранте, 1976].

Полный список растительных остатков из серпуховских отложений Ангарида приведен в текстовой таблице 3.

На рис. 9 схематично показана эволюция фитохорий Ангарида на протяжении раннего карбона.

Основные закономерности развития раннекаменноугольных флор Ангарида

Формирование растительного покрова Ангарида в раннем карбоне шло путем преимущественно автохтонного формирования нескольких географически изолированных локальных флор, приуроченных, в основном, к приморским низменностям по окраинам материка. Многие из этих флор уходят корнями в существовавшие на тех же территориях флоры позднего девона (обзор этих флор см.: [Юрина, 1988]).

Подобный тип развития растительного покрова был связан с появлением эндемиков родового и видового уровня, характерных для отдельных изолятов. У современных флор это явление "изоляционного эндемизма" было подробно изучено А.И. Толмачевым [2003]. По его представлениям, главным фактором, определяющим своеобразие данного типа флорогенеза, является изоляция самих областей развития флор от других территорий, растения которых потенциально могли бы их заселить. Увеличение числа возникающих видов связано с экогенетической экспансией, осуществляющейся в условиях ослабленной или отсутствующей конкуренции. Фактором, который непосредственно регулирует формирование, становится разнообразие условий существования.

В турнейское и визейское время усиленное формообразование в условиях географической изоляции касалось таких относительно просто устроенных и эволюционно малопластичных групп, как плауновидные (*Tomiodendron*, *Eskdalia*, *Angarophloios* и др.) или растения с папоротниковидной листвой типа *Adiantites*, *Triphyllopteris*, *Aneimites* и *Rhacophyton*.

Во флоре едва ли не каждой сибирской впадины встречаются эндемичные для нее роды,

иногда представленные небольшим "кустом" видов. Например, в турне Минусинской впадины это плауновидные, относимые к родам *Eskdalia* (*E. igrischense*, *E. varia*, *E. elliptica*) и *Pseudolepidodendron* (*P. concinnum*, *P. minusinskiensis*).

С точки зрения особенностей раннекаменноугольного флорогенеза, значительный интерес представляет история образования Саяно-Алтайской провинции.

В визейское время на территории Кузнецкого, а затем Минусинского округов начинает формироваться особый экологический тип растительности, по-видимому, более сухих местообитаний, в котором доминировали примитивные голосеменные с листьями *Angaropteridium*, *Cardiopteridium* и др.

Предполагавшаяся С.В. Мейеном [Meyen, 1988] принадлежность этих растений еврамерийскому порядку каллистофитовых (*Callistophytales*) нуждается в подтверждении. Не исключено, что сходство ангарских и еврамерийских форм, на котором основывался Мейен, является конвергентным. Ангарские растения могли принадлежать одному или нескольким эндемичным семействам в составе одного эндемичного для Ангарида порядка.

В серпуховское время рассматриваемые голосеменные начинают широко распространяться, прежде всего, в аккумулятивные низины, образуя флористическую общность более высокого порядка – Саяно-Алтайскую провинцию. В то же время, экогенетическая экспансия этих растений в условиях географической изоляции вела и к формированию более мелких единиц, вроде Тунгусского округа.

* * *

Расселение растений нередко сопровождается возникновением новых видов (викариантное видообразование; подробнее см.: [Вульф, 1933; и др.]). По выражению Дж.К. Виллиса [Willis, 1922], таксон, расселяясь, "роняет" виды. В рамках предложенной им идеальной модели, между

возрастом и размерами ареала таксона существует прямая зависимость (там же).

Исходя из этих представлений, можно ожидать, что в условиях широкого развития изоляционного эндемизма, с начала карбона флористическая общность формирующихся фитохорий Ангарида все более высокого ранга, возникающая вследствие расселения растений и викариантного видообразования, будет представлена небольшим числом форм, связывающих в той или иной комбинации флоры отдельных территорий. При этом число и ранг этих таксонов будут постепенно увеличиваться.

Эмпирически наблюдаемая картина вполне соответствует этим ожиданиям. Для начала турне нельзя указать ни одного общеангарского эндемика. Большая часть растений, общих для отдельных флор, имеет узкорегionalное распространение и представлена ангарскими позднедевонскими палеоэндемиками, определявшимися как *Cyclostigma kiltorkense*, *Lepidodendropsis* и *Pseudolepidodendropsis*, а также ангарским же неоэндемиком *Ursodendron*.

В конце турне – визе большинство этих палеоэндемиков исчезает и на их место постепенно приходят ангарские неоэндемики *Angarodendron*, *Angarophloios*, *Tomiodendron*, *Caulopteris*, *Angaropteridium* и др. По-видимому, этот процесс сопровождался становлением небольшого числа эндемичных для Ангарида семейств и порядков, которые еще предстоит расшифровать.

Благодарности

Автор признателен М.В. Дуранте и И.А. Игнатьеву (оба – Геологический институт РАН, Москва), а также А.В. Гоманкову (Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург) за ценные советы и обсуждение вопросов, рассматриваемых в настоящей статье.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 03-05-64331).

Литература

- Александрова В.Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Ананьев А.Р. Важнейшие местонахождения девонских флор в Саяно-Алтайской горной области. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1959. 100 с.
- Ананьев А.Р., Грайзер М.И., Ульмасвай Ф.С. О возрасте тушамской свиты Сибирской платформы // Докл. АН СССР. 1969. Т. 189, № 5. С. 1065–1068.
- Ананьев В.А. Основные местонахождения флор начала раннего карбона в Северо-Минусинской впадине. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. 85 с.
- Атлас литолого-палеогеографических карт СССР. Масштаб: 1:7 500 000 / Под ред. А.П. Виноградова. Т. 2. Л., 1966.
- Бетехтина О.А., Горелова С.Г., Дрягина Л.Л., Данилов В.И., Батяева С.П., Токарева П.А. Верхний палеозой Ангарида: Фауна и флора. Новосибирск: Наука, 1988. 265 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики; Вып. 707).
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
- Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Т. 3: Верхний палеозой. Новосибирск, 1962. 570 с. (Тр. СНИИГГИМС; Вып. 21).

- Вальтер Г. Растительность земного шара: Эколого-физиологическая характеристика. Т. 1: Тропические и субтропические зоны. М.: Прогресс, 1968. 551 с.
- Вахрамеев В.А. Развитие ботанико-географических областей в течение палеозоя и мезозоя на территории Евразии и их значение для стратиграфии // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1957. № 11. С. 82–102.
- Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. 424 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 208).
- Вербицкая Н.Г., Ковбасина В.М. Новые виды палеозойских голосеменных растений Сибири // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч. 1. М.: Гостеолтехиздат, 1960. С. 122–125.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Мьяло Е.Г. Биогеография мира. М.: Высш. шк., 1985. 272 с.
- Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений. 2-е изд., испр. и доп. М.; Л.: Сельхозгиз, 1933. 415 с.
- Гоганова Л.А., Лопатина А.И., Мамутова С.Б. Атлас каменноугольной флоры и фауны Экибастузского угольного бассейна. Караганда, 2002. 151 с.
- Горелова С.Г. Фитостратиграфия верхнепалеозойских отложений Горловского бассейна // Сов. геология, 1982. № 7. С. 48–58.
- Городницкий А.М., Зоненшайн Л.П., Мирлин Е.Г. Реконструкция положения материков в фанерозое (по палеомагнитным и геологическим данным). М.: Наука, 1978. 122 с.
- Грайзер М.И. Нижнекаменноугольные отложения Саяно-Алтайской складчатой области. М.: Наука, 1967. 148 с.
- Дуранте М.В. Палеоботаническое обоснование стратиграфии карбона и перми Монголии. М.: Наука, 1976. 279 с. (Тр. Совм. совет.-монгольской геол. экспедиции; Вып. 19).
- Дуранте М.В. Нижнекаменноугольная флора Монголии // М.А. Ахметьев (ред.). Палеофлористика и стратиграфия фанерозоя. М., 1989. С. 17–31.
- Дуранте М.В. Фитогеография карбона // М.А. Ахметьев, А.В. Гоманьков, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Москва, 25–26 декабря 2000 г. М.: ГЕОС, 2001. С. 147–150.
- Дуранте М.В., Израилев Л.М. Флористические комплексы и стратиграфия каменноугольных и пермских отложений меридиональной части Западного Верхоянья // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1977. Т. 52, № 4. С. 112–124.
- Ефимова А.Ф. О первых находках раннекаменноугольной и раннепермской флоры на Чукотке и в Гижигинском районе // Колыма. 1967. № 9. С. 43–45.
- Зоненшайн Л.П., Кузьмин М.И., Моралев В.М. Глобальная тектоника, магматизм и металлогения. М.: Недра, 1976. 231 с.
- Зорин В.Т. Нижний карбон Минусинского прогиба (стратиграфия, флора). СПб, 1998. 144 с.
- Зябкина Я.А. Новые находки нижнекаменноугольной флоры на Новоалександровской площади Рудного Алтая // В.М. Подобина (ред.). Эволюция жизни на Земле: Материалы II Международного симпозиума "Эволюция жизни на Земле", 12–15 ноября 2001 г., Томск. Томск: Изд-во НТЛ, 2001. 339–340.
- Игнатьев И.А. Парасинтаксономия фитоориктоценозов из перми Печорского бассейна и Приуралья методом Браун-Бланке и ее значение для палеогеоботанических и стратиграфических построений. Ч. 1: Систематика фитоориктоценозов. М.: ВИНТИ, 1991. 119 с. (Деп. в ВИНТИ; № 564-В-91).
- Игнатьев И.А. Об общих закономерностях эволюции растительного покрова // Проблемы биохронологии в палеонтологии и геологии: Тез. докл. 48-й сес. Палеонтол. о-ва при РАН (8–12 апреля 2002 года). СПб., 2002. С. 57–59.
- Игнатьев И.А. Географическая изоляция как регулятор процессов флорогенеза и ботанико-географической дифференциации (на примере позднепалеозойской флоры Ангарида) // Палеонтология и природопользование: Тез. докл. 49-й сес. Палеонтол. о-ва при РАН (7–11 апреля 2003 года). СПб., 2003а. С. 102–104.
- Игнатьев И.А. Общие фитогеографические модели и эволюция позднепалеозойских флор Ангарида // М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев (ред.). Эволюция флор в палеозое: Сборник научных трудов. М.: ГЕОС, 2003б. С. 15–32.
- Ильюхина Н.П., Вербицкая Н.Г. Условия образования и стратиграфия угленосных отложений карбона Сибирской платформы // Сов. геология, 1976. № 5. С. 45–59.
- Клейтон Д. Миоспоры дианты и глобальная корреляция // К.В. Симаков (ред.). Экостратиграфия, палеобиогеография и стратиграфические границы. Магадан, 1985. С. 138–173.
- Криштофович А.Н. Курс палеоботаники. Л.; М.: Геолразведиздат, 1933. 326 с.
- Криштофович А.Н. Ботанико-географическая зональность и этапы развития флоры верхнего палеозоя // Изв. АН СССР. Отд. мат. и ест. наук. 1937. № 3. С. 383–401.
- Криштофович А.Н. Происхождение и развитие мезозойской флоры // Труды юбилейной научной сессии ЛГУ. Секция геол.-почв. наук. Л., 1946а. С. 95–115.
- Криштофович А.Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. Л.: Изд-во АН СССР, 1946б. С. 21–86.
- Криштофович А.Н. Палеоботаника. 4-е изд., испр. и доп. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 650 с.
- Мейен С.В. О палеофлористическом районировании территории СССР в карбоне // Палеонт. журн. 1966. № 4. С. 109–113.
- Мейен С.В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. 1987а. Т. 48, № 3. С. 291–309.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987б. 403 с.
- Мейен С.В. Принципы и методы палеонтологической систематики // В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение: Справочное пособие. Т. 1. М.: Недра, 1988. С. 447–466.
- Мейен С.В. Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангарида // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990а. С. 76–125.
- Мейен С.В. Каменноугольные и пермские флоры Ангарида (обзор) // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990б. С. 131–223.
- Михунов М.Ф. Новые данные о верхнепалеозойских отложениях Рудного Алтая // Материалы по геологии и металлогении Рудного Алтая. М.: Гостеолтехиздат, 1957. С. 61–69. (Тр. Всесоюз. аэрогеол. треста; Вып. 3).

- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Методические указания для практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке. Уфа: Башк. гос. ун-т, 1989. 37 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 264 с.
- Мосейчик Ю.В. К схеме палеофитогеографического районирования Ангарида в раннем карбоне // Вестн. ТГУ. Сер. "Науки о Земле" (геология, география, метеорология, геодезия). Приложение. 2003а. №3 (II). Проблемы геологии и географии Сибири. С. 143–144.
- Мосейчик Ю.В. Проблемы фитогеографии раннего карбона // Палеонтология и природопользование. Тез. докл. 49-й сес. Палеонтол. о-ва при РАН (7–11 апреля 2003 года). СПб., 2003б. С. 131–133.
- Мосейчик Ю.В. Визейская флора Подмосковного бассейна в картине фитогеографии этого века (В печати).
- Мосейчик Ю.В., Игнатьев И.А. О принципах палеофитогеографического районирования Ангарида в раннем карбоне // Вестн. ТГУ. Сер. "Науки о Земле" (геология, география, метеорология, геодезия). Приложение. 2003. № 3 (II). Проблемы геологии и географии Сибири. С. 145–147.
- Наумова С.Н. Споры и пыльца углей СССР // Тр. 17-й сес. МГК. Союз Советских Социалистических Республик, 1937. Т. 1. М.: ГОНТИ, 1939. С. 355–366.
- Нижний карбон Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 221 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики; Вып. 432).
- Новик Е.О. К вопросу о ботанико-географическом районировании Европейской части СССР в позднем палеозое // Геол. журн. 1972. Т. 32, вып. 5. С. 16–22.
- Новик Е.О., Фисуненко О.П. К вопросу о фитогеографии карбона. Киев, 1979. 54 с. (Препринт Ин-та геологических наук АН УССР; № 79-1).
- Радченко Г.П. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области // Л.Л. Халфин (ред.). Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Т. 2. М.: Госгеолтехиздат, 1955. С. 42–153.
- Радченко Г.П. К вопросу о первом проявлении ботанико-географической и климатической зональности в Северной Евразии // Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии. М.: Госгеолтехиздат, 1957. С. 42–63. (Тр. 1 сессии Всес. палеонтол. об-ва).
- Радченко Г.П. Новые раннекаменноугольные плауновидные Южной Сибири // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч. 1. М.: Госгеолтехиздат, 1960а. С. 15–28.
- Радченко Г.П. Новый раннекаменноугольный прайпоротник Сибири // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч. 1. М.: Госгеолтехиздат, 1960б. С. 45–49.
- Радченко М.И. Каменноугольная флора юго-востока Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1967. 72 с.
- Ронов А.Б., Хаин В.Е., Сеславинский К.Б. Атлас литолого-палеогеографических карт мира. Поздний докембрий и палеозой континентов. Л., 1984. 70 с.
- Сьюорд А.Ч. Века и растения: Обзор растительности прошлых геологических периодов. Л.; М.: ОНТИ НКТП СССР, 1936. 552 с.
- Сухов С.В. Семена из нижнекаменноугольных сланцев окрестностей Томска // Тр. Томск. Гос. Ун-та. Т. 184. 1966. С. 117–122.
- Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
- Тимонин А.К., Озерова Л.В. Основы географии растений. М.: МГОПУ, 2002. 136 с.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- Толмачев А.И. Географическая изоляция как фактор эволюции и как регулятор процессов (флоро-) (фауно-) генеза // М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев (ред.). Эволюция флор в палеозое: Сборник научных трудов. М.: ГЕОС, 2003. С. 12–14.
- Чумаков Н.М. Следы позднепермского оледенения на реке Колыме: отзыв гондванских оледенений на северо-востоке Азии? // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т. 2, № 5. С. 130–150.
- Эйноор О.Л., Васильев Н.П., Вдовенко М.В., Войновский-Кригер К.Г., Дунаева Н.Н., Радченко Г.П. Биогеография территории Советского Союза в каменно-угольном периоде // Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. М.: Недра, 1964. С. 195–210. (Тр. 7-й сес. Всес. палеонтол. об-ва).
- Юрина А.Л. Флора среднего и позднего девона Северной Евразии. М.: Наука, 1988. 176 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 227).
- Alleman V., Pfefferkorn H.W. Licópodos de Paracas: Significación geológica y paleo-climatologica // Boletín de la Sociedad Geológica del Perú. 1988. Vol. 78. P. 131–136.
- Archangelsky S. Fundamentos de paleobotánica. La Plata, 1970. 347 p.
- Bateman R.M., Rothwell G.W. A reappraisal of the Dinantian floras at Oxroad Bay, East Lothian, Scotland. 1. Floristics and development of whole-plant concepts // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1990. Vol. 81. P. 127–159.
- Chaloner W.G., Meyen S.V. Carboniferous and Permian Floras of the Northern Continents // A. Hallam (ed.). Atlas of Palaeobiogeography. Amsterdam; L.; N. Y.: Elsevier, 1973. P. 169–186.
- Clayton G. Dinantian miospores and inter-continental correlation // Compt. Rend. Sixieme Congr. Int. Stratigraph. et Geol. Carbonifere. Madrid, 12–17 sept., 1983. Vol. 4. Madrid, 1985. P. 9–23.
- Cúneo R.C. Phytogeography and paleoecology of Late Paleozoic floras from southern South America and their relationship with other floral realms // 28th Int. Geol. Congr. Abstr. 1989. P. 2.
- Daber R. Kritik am "natuerlichen System" der Pflanzen // Geologie. 1964. Jahr. 13, Hft. 8. S. 970–996.
- Darrah W.C. Principles of Paleobotany. Leiden: Chronica Botanica Company, 1939. 239 p.
- DiMichele W.A., Hook R.W. Paleozoic terrestrial ecosystems // A.K. Behrensmeier, J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Sues, S.L. Wing (eds.). Terrestrial Ecosystems through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals. Chicago; L.: The University of Chicago Press, 1992. P. 205–325.
- DiMichele W.A., Phillips T.L. Arborescent lycopod reproduction and paleoecology in a coal-swamp environment of

- late Middle Pennsylvanian age (Herrin Coal, Illinois, U.S.A.) // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1985. N 4. P. 1–26.
- Galtier J.* Morphology and Phylogenetic Relationships of Early Pteridosperms // Ch.B. Beck (ed.). *Origin and evolution of gymnosperms*. N.Y.: Columbia University Press, 1988. P. 135–176.
- Gorelova S.G.* The flora and stratigraphy of the coal-bearing Carboniferous of Middle Siberia // *Palaeontographica B.* 1978. Bd. 165. S. 7–77.
- Gothan W.* Pflanzengeographisches aus der palaeozoischen Flora mit Ausblicken auf die mesozoischen Folgeflora // *Englers Bot. Jahrb.* 1915. Bd. 52, H. 3. S. 221–271.
- Gothan W.* Die pflanzengeographischen Verhältnisse am Ende des Palaeozoikums // *Englers Bot. Jahrb.* 1930. Bd. 63, H. 4. S. 350–367.
- Gothan W.* Geobotanische Provinzen im Karbon und Perm // *Compt. Rend. Deuxième Congr. Stratigraph. Géol. Carbonifère, Heerlen, 1935. T. 1. Maestricht: Gebrs. Van Aelst, 1937. P. 225–226.*
- Iannuzzi R., Pfefferkorn H.W.* A Pre-Glacial, Warm-Temperate Floral Belt in Gondwana (Late Viséan, Early Carboniferous) // *Palaios.* 2002. Vol. 17. P. 571–590.
- Jongmans W.J.* Sinchronismus und Stratigraphie // *Compt. Rend. Deuxième Congr. Stratigraph. Géol. Carbonifère, Heerlen, 1935. T. 1. Maestricht: Gebrs. Van Aelst, 1937. P. 327–344.*
- Jongmans W.J.* Some problems on Carboniferous stratigraphy // *Compt. Rend. Troisième Congr. Stratigraph. Géol. Carbonifère, Heerlen, 1951. T. 1. Maestricht: Ernest Van Aelst, 1952. P. 295–306.*
- Jongmans W.J.* The Carboniferous Flora of Peru // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol.* 1954. Vol. 2, № 5. P. 189–224.
- Lemoigne Y.* Paleoflores et province paleofloristiques au cours des temps géologique // *Bull. Soc. géol. France.* 1975. Vol. 17, N 5. P. 867–876.
- Lemoigne Y.* Sur l'individualité de la province paleofloristique gondwanienne // *Ann. Soc. Géol. Nord.* 1978. Vol. 67. P. 383–404.
- Lemoigne Y.* La flore fossile aux cours des temps géologiques. 3-ème partie // *Geobios.* 1988. № 1 (num. spec. 10). P. 161–384.
- Meyen S.V.* Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // *Palaeontographica B.* 1976. Bd. 157. S. 112–157.
- Meyen S.V.* The Carboniferous and Permian floras of Angaraland: (a synthesis) // *Biol. Mem.* 1982. Vol. 7, N 1. P. 1–109.
- Meyen S.V.* Fundamentals of Palaeobotany. L.; N. Y.: Chapman and Hall, 1987. 432 p.
- Meyen S.V.* Gymnosperms of the Angara flora // Ch.B. Beck (ed.) / *Origin and evolution of gymnosperms*. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1988. P. 338–381.
- Obrhel J.* Paleobotanika. Praha: Statni pedagogicke nakladatelstvi, 1973. 241 p.
- Parrish J.T.* Gondwanan Paleogeography and Paleoclimatology // T.N. Taylor, E.L. Taylor (eds.) / *Antarctic Paleobiology: Its Role in the Reconstruction of Gondwana*. N. Y.; Berlin; Heidelberg; Paris; Tokyo; Hong Kong: Springer Verlag, 1990. P. 15–26.
- Pavlova E.E., Durante M.V.* Carboniferous biogeography of Mongolia // 11th Int. Congr. Carboniferous Stratigr. Geol. Abstr. Pap. Beijing, 1987. P. 147–148.
- Pfefferkorn H.W., Alleman V.* New climatic belt in Carboniferous of Southern Hemisphere // 28th Int. Geol. Congr. Abstr. 1989. P. 602.
- Phillips T.L., DiMichele W.A.* Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopods in Late Carboniferous swamp of Euramerica // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1992. N 79. P. 560–588.
- Rao H.S.* On the anatomy of *Lycopodiopsis derbyi* Renault with remarks on the Southern Palaeozoic lycopods // *Proc. Ind. Acad. Sci.* 1940. Vol. 8, N 11. P. 197–217.
- Raymond A., Cutlip P., Sweet M.* Rates and Processes of Terrestrial Nutrient Cycling in the Paleozoic: The World Before Beetles, Termites, and Flies // W.D. Allmon, D.J. Bottjer. (eds.) / *Evolutionary Paleocology: The Ecological Context of Macroevolutionary Change*. N.Y.: Columbia University Press, 2001. P. 235–283.
- Raymond A., Parker W.C., Parrish J.T.* Phytogeography and Paleoclimate of the Early Carboniferous // B.H. Tiffney (ed.) / *Geological factors and the evolution of plants*. Yale University Press, 1985. P. 169–222.
- Read C.B.* Pennsylvanian floral zones and floral provinces // *Journ. Geol.* 1947. Vol. 55, N 3. P. 271–279.
- Retallack G.J., Dilcher D.L.* Reconstructions of selected seed ferns // *Ann. Miss. Bot. Gard.* 1988. Vol. 75. P. 1010–1057.
- Rothwell G.W., Scheckler S.E.* Biology of Ancestral Gymnosperms // Ch.B. Beck (ed.) / *Origin and evolution of gymnosperms*. N.Y.: Columbia University Press, 1988. P. 85–134.
- Scheckler S.E.* Floras of the Devonian-Mississippian transition // University of Tennessee. Department of Geological Sciences. *Studies in Geology*. 1986. Vol. 15. P. 81–96.
- Scotese Ch.R., Bambach R.K., Barton C., Van der Voo R., Ziegler A.M.* Palaeozoic base maps // *J. Geol.* 1979. Vol. 87, N 3. P. 217–277.
- Scott A.C.* Volcanoes, fires, and the Lower Carboniferous vegetation of Scotland // Open University Geological Society Journal. 1988. Vol. 8, N 2. P. 27–31.
- Scott A.C., Meyer-Berthaud B., Galtier J., Rex G.M., Brindley S.A., Clayton G.* Studies on a new Lower Carboniferous flora from Kingswood near Petticur, Scotland. 1. Preliminary report // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1986. Vol. 48. P. 161–180.
- Seward A.C.* Plant life through the ages: A geological and botanical retrospect. Cambridge: Cambridge University Press, 1931. 601 p.
- Sullivan H.J.* Palynological evidence concerning the regional differentiation of Upper Mississippian floras // *Pollen et Spores.* 1965. Vol. 7, N 3. P. 539–563.
- Sullivan H.J.* Regional differences in Mississippian spores assemblages // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1967. Vol. 1. P. 185–192.
- Thomas B.A., Meyen S.V.* A reappraisal of the Lower Carboniferous lepidophyte *Eskdalia* Kidston // *Palaeontology.* 1984. Vol. 27, pt. 4. P. 707–718.
- Vakhrameev V.A., Dobruskina I.A., Zaklinskaja E.I., Meyen S.V.* Palaeozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1978. 300 S.
- Van der Zwan C.J.* Palynology, phytogeography and climate of the Lower Carboniferous // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Paleoecol.* 1981. Vol. 33, № 4. P. 279–310.

Willis J.C. Age and area: A Study in Geographical distribution and origin of species. Cambridge: Cambridge University Press, 1922. 259 p.

Wnuk Ch. The development of floristic provinciality dur-

ing the Middle and Late Paleozoic // Rev. Paleobot. Palynol. 1996. Vol. 90. P. 5–40.

Zeiller R. Les Provinces botanique de la fin des Temps primaires // Rev. gén. Sci. 1897. T. 8, N 1. P. 5–11.

Yu. V. Mosseichik

Peculiarities of the paleofloristic zonation of the land in Early Carboniferous (based on Angaran floras)

Reviewed history and basic methods for paleofloristic zonation of the land in Early Carboniferous. Such a zonation expedient begin «from the base», i.e. from minimum distinguished natural units. These units are recognized by typical complexes of plant remains by the indicators of landscape-sedimentation environments. Due to the primitive morphological organization of plants and related few endemics of suprageneric rank, for the characteristics of phytochoria the observed endemism at the species and generic level is used. The boundaries of large units (palaeofloristic kingdoms, regions) expedient to interpolate along the periphery of the biggest continental masses and along that of some regions that have been geographically isolated from each other for a long time. This method allows to create schemes of the paleofloristical distribution Angaride for Tournaisian, Visean and Serpukhovian. As it turned out, the formation in Late Visean of the first infra-Angaran phytochorion of regional level (the Saján-Altaí province) was connected with the expansion of primitive endemic gymnosperms with the leaves of *Angaropteridium*, *Cardiopteridium* etc. type.

Эволюция фитохорий и флор перми Западной Ангариды

Рассматриваются особенности эволюции флор перми западной окраины Ангарского материка, отделенной от остальной его части молодыми горными сооружениями Палеоурала (*Западной Ангариды*). Становление этих флор в условиях неполной географической изоляции и взаимного флористического обмена обусловило близость их флористической композиции, высокий уровень видового и родового эндемизма, а также формирование эндемичных семейств и подсемейств голосеменных (кардиолепидиевых, кунгуродендроновых хвойных и др.). Все это дает основание для выделения на территории Западной Ангариды единой фитохории высокого ранга, которая называется *Западно-Ангарской палеофлористической областью*. В ее пределах выделяются две провинции, заметно различавшиеся в ландшафтно-климатическом отношении: *Печорская* (впервые установленная Г.П. Радченко) и *Уральская* (впервые установленная под названием Восточно-Европейской С.В. Мейеном). Рассматриваются процессы генезиса и основные этапы развития флор обеих провинций, а также их влияние на формирование позднепермской «татаринской» флоры Русской платформы. Делается попытка наметить основные биохории перми Западной Ангариды – единицы, характеризующиеся сходным распространением растений, насекомых и позвоночных животных. В частности, для казанского времени выделяются *Западно-Ангарское биотическое царство* с *Затиманской* и *Приуральской биотическими областями*.

Историческое введение

Понятие Западной Ангариды ввел С.В. Мейен [1990; Meyen, 1976–1978, 1982]. Он относил к ней территории, расположенные ныне в Приуралье и на востоке Русской платформы (там же).

В то же время, палеогеографическое своеобразие западной окраины Ангарского материка впервые осознал М.Д. Залесский [1927], называвший районы современного Приуралья, а также бассейнов рек Камы, Печоры и Северной Двины «уральскими пределами Ангариды». «Я называю их Уральскими потому, – писал он (там же, с. 6–7), – что этот участок Ангарской суши, или Ангариды, возник за счет разросшегося к западу прежде существовавшего² Уральского архипелага. Несомненно, только размыванием этого уральского участка Ангариды могли образоваться пермские континентальные осадки прикамского и приволжского края, которые дают нам материал для суждения о флоре этой части материка Ангариды».

В настоящей работе к Западной Ангариде относятся территории Печорского бассейна и прилегающих к нему районов между Тиманом, Северным Уралом и Пай-Хоем (Печорская синеклиза), а также районы Приуралья и востока Русской платформы. Основанием для этого являются, прежде всего, данные палеогеографии.

С конца карбона (предположительно, с московского века) и в течение большей части перми

Западная Ангарида представляла собой полосу приморской суши, отделенную на значительном протяжении от остальной части Ангарского материка молодым горным сооружением (кордильерой) Палеоурала [Хаин, 1977; Чувашов, 1985; Чувашов и др., 1984; Hamilton, 1970; и др.]. В конце карбона высота горной цепи в районах современного Приуралья достигала не менее полукилометра [Чувашов, 1985]. В перми она, возможно, составляла уже порядка двух километров [Ziegler, 1990; Ziegler et al., 1997].

В позднем карбоне перед кордильерой Палеоурала с запада сформировался глубоководный желоб длиной свыше 2000 км и шириной не менее 70–80 км. В некоторых местах (южная часть Уфимского амфитеатра, междуречье Сакмары и Табанталомы и др.) хребет, по-видимому, непосредственно примыкал к морскому бассейну. На юге, в обход горного сооружения, простирался обширный морской залив, вероятно, связанный не только с морским бассейном Западного Урала и Русской платформы (далее – *Уральский морской бассейн*), отделявшим Ангариду от Лавруссии, но и с Тетисом [Чувашов, 1977, 1985; Чувашов и др., 1984].

В течение перми границы Уральского морского бассейна существенно менялись. Крупнейшие морские регрессии произошли в артинском и кунгурском, а также во второй половине казанского и в татарском веках, значительная трансгрессия – в соликамское время уфимского века [Основные черты..., 1984; Чувашов и др., 1984] (рис. 1).

Наличие двух параллельных географических барьеров первого порядка – Уральского морского бассейна и растущего горного сооружения Па-

¹Адрес автора: Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер., 7, Геологический институт РАН; e-mail: ignatievia@ginras.ru.

²По представлениям М.Д. Залесского [1927], – в нижнем карбоне.

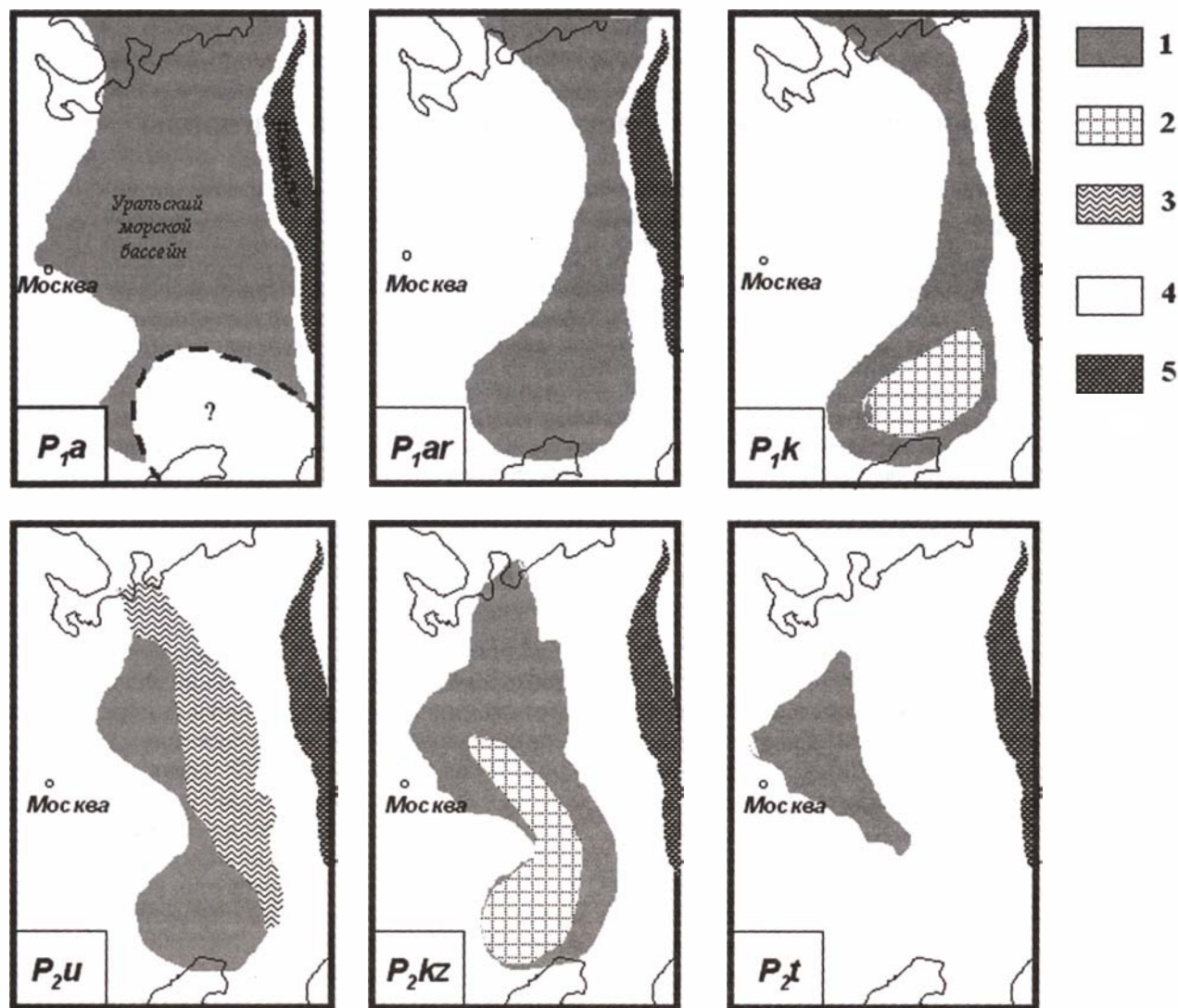


Рис. 1. Основные черты палеогеографии Западной Ангариды в перми

1 – море; 2 – морские воды аномальной солености; 3 – распресненные морские воды; 4 – низменная суша; 5 – горные сооружения (по: [Основные черты..., 1984], с изменениями)

леоурала превращало Западную Ангариду в *природный изолят*, где в течение почти 40 млн лет развивались своеобразные, генетически связанные между собой флоры. При этом барьерная роль Уральского морского бассейна определялась не только размерами акватории, но и наличием обширной зоны вод с аномальной соленостью, прежде всего, в его южной части [Основные черты..., 1984; Чувашов, 1977; Чувашов и др., 1984].

Климатическое своеобразие Западной Ангариды, помимо широтного положения, в значительной мере определялось теми же двумя факторами: морским бассейном и горным хребтом. По современным палеотектоническим реконструкциям, это были

30-е – 40-е северные палеошироты [Жарков, Чумаков, 2001; Ронов и др., 1984; Ziegler, 1990; и др.]. Вплоть до казанского времени северная полярная ледниковая шапка и, соответственно, система широтных климатических зон и биомов, сопоставимая с современной, по-видимому, отсутствовали [Чумаков, 1994, 2004; Чумаков, Жарков, 2002].

Н.М. Чумаков [2004; Чумаков, Жарков, 2002] относит большую часть Западной Ангариды (за исключением Печорской синеклизы) к северному теплому семиаридному поясу низких широт. Территория Печорской синеклизы рассматривается им как часть северного умеренного гумидного пояса умеренных широт.

Судя по палеофаунистическим данным, Уральский морской бассейн был теплым [Грунт, 1995]. В силу своей высоты и расположения кордильера Палеоурала, вероятно, определяла достаточно выраженную температурную границу, препятствуя проникновению более холодных воздушных масс с севера. Вместе это обуславливало тепло-умеренный и даже теплый климат, относительная влажность которого существенно менялась во времени и в пространстве (см. ниже).

Компьютерные реконструкции, выполненные Б. Отто-Блиеснером с соавторами [Otto-Bliesner et al., 1994] показывают, что обращенный к Уральскому морскому бассейну склон Палеоурала, вдоль которого располагались районы Западной Ангариды, был дождевым.

При этом для климата всей Западной Ангариды, по-видимому, была характерна выраженная смена более сухих и более влажных сезонов. Последнее подтверждается некоторыми палеоботаническими данными, в том числе, кольцами прироста в ископаемых древесинах и вероятной листопадностью многих древесных и кустарниковых растений (*Cordaitea*, *Ruffordia*, *Phylladoderma*).

* * *

Пермские флоры Западной Ангариды начали изучаться с первой половины XIX столетия трудами Ад. Броньяра, Г.И. Фишера фон Вальдгейма, С.С. Куторги, Э.И. Эйхвальда и других исследователей.

В дальнейшем пермской флоре Приуралья и восточных районов Русской платформы была посвящена обширная литература [Атлас характерных комплексов..., 1986; Владимирович, 1981, 1982, 1984; Глухова, 1984; Есаулова, 1986; Залесский, 1927 и др.; Коньков, 1967; Игнатьев, 1988; Мейен, 1971, 1986, 1987а, 1990; Наугольных, 1997а, б, 1998 и др.; Тэфанова, 1963, 1971; Шмальгаузен, 1887; Мейен, 1982, 1997, 2002 и др.; Zalesky, 1937 и др.; и др.].

Пермская флора Печорского бассейна и Печорской синеклизы также изучалась многими авторами [Домбровская, 1976 и др.; Залесский, 1934 и др.; Залесский, Чиркова, 1938; Игнатьев, 1983, 1987 и др.; Мейен, 1977; Нейбург, 1960, 1964, 1965 и др.; Фефилова, 1973, 1978 и др.; Палеонтологический атлас..., 1983; Пухонто, 1998 и др.; Шмальгаузен, 1881; и др.].

Фитогеографическая общность и своеобразие пермских флор Западной Ангариды начали отчетливо осознаваться в 60-х годах XX столетия, прежде всего, благодаря работам Г.П. Радченко и С.В. Мейена. Последний первым выделил восточные районы Русской платформы, Западное Приуралье, Центральный и Восточный Казахстан в поздней перми в отдельную *Восточно-Европейскую палеофлористическую провинцию* [Мейен, 1965].

Годом позже Г.П. Радченко [1966] опубликовал общую схему палеофлористического районирования перми территории СССР, в которой также включил указанные районы в отдельную *Камско-Уральскую палеофлористическую область*, признав, тем самым, их еще более высокое флористическое своеобразие. Печорский бассейн и Печорское Приуралье были выделены Радченко в отдельную *Печорскую провинцию Тунгусской палеофлористической области*, к которой он относил большую часть Ангарского материка.

Эта схема в общих чертах была повторена С.В. Мейеном в его первоначальной схеме районирования 1970 г. [Вахрамеев и др., 1970; рис. 2а]. По ней, территория Ангариды относилась в ранней перми к единому *Ангарскому палеофлористическому царству*.

С артинского века в нем выделяются две палеофлористические области: *Уральско-Казахстанская* (аналог Камско-Уральской области Г.П. Радченко; включает Среднее Приуралье и северную часть Казахстана)³ и *Ангарская*, которая соответствует Тунгусской области Радченко. В пределах Уральско-Казахстанской области Мейен условно выделял *Казахстанскую провинцию* с обедненной флорой ангарского типа⁴.

Примерно с кунгура в составе Ангарской области выделяются две палеофлористические провинции – *Печорская* и *Сибирская*.

В поздней перми фитогеографическая дифференциация нарастает (рис. 2б). На западе Ангарского царства выделяется *Восточно-Европейская область*⁵, занимающая большую западную часть прежней Уральско-Казахстанской области.

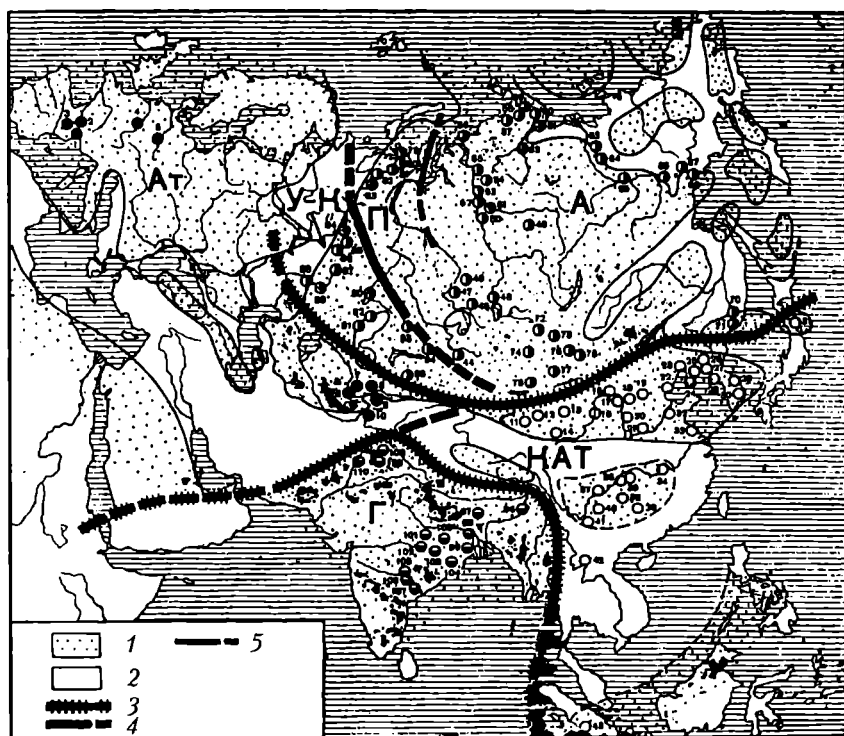
С конца уфимского или с казанского времени в пределах Сибирской провинции выделяются *Таймыро-Кузнецкий* и *Тунгусско-Верхоянский округа*, а на восточной (в сетке палеоширот) окраине Ангариды – *Дальневосточная палеофлористическая провинция*.

Таким образом, в схемах Г.П. Радченко и С.В. Мейена территория Западной Ангариды в

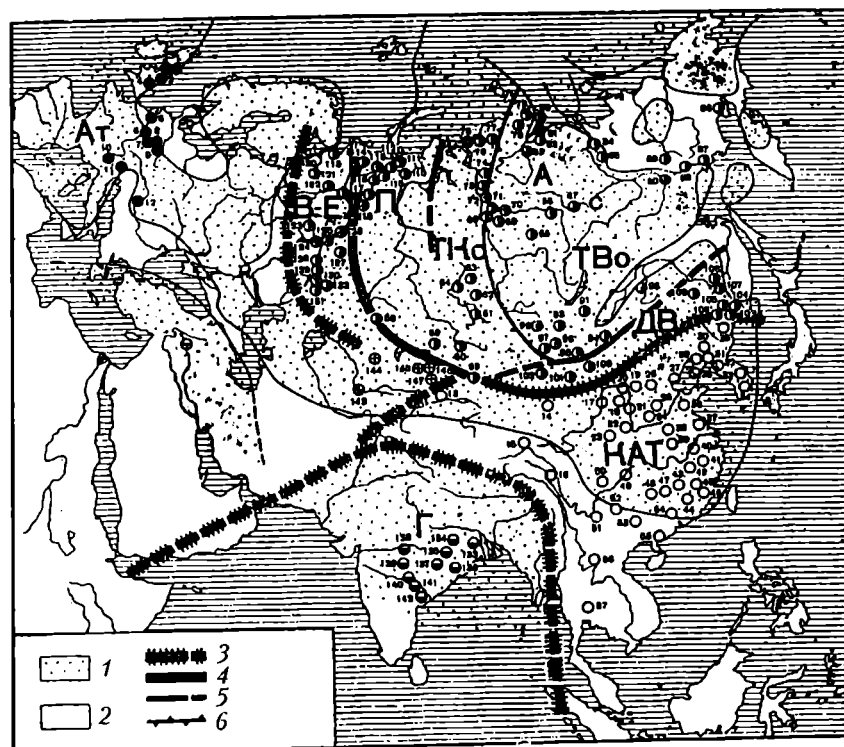
³ Первоначально Мейен относил эту область к Ангарскому царству условно [Вахрамеев и др., 1970, с. 136].

⁴ В.П. Владимирович [1982] приписывает С.В. Мейену выделение в составе Уральско-Казахстанской области, наряду с Казахстанской, также и *Уральской провинции*. Однако в его работе, на которую она ссылается [Вахрамеев и др., 1970], такая фитоценоза не упоминается. Поэтому ее автором следует признать саму Владимирович.

⁵ По оценке Мейена [Вахрамеев и др., 1970, с. 154], "Восточно-Европейскую позднепермскую провинцию можно в равной мере отнести и к Ангарской, и к Евразийской областям, поскольку в ней есть элементы той и другой флор. Однако преобладают здесь вполне эндемичные растения. До монографической обработки этой флоры решить вопрос о ее биогеографическом положении трудно".



а



б

Рис. 2. Палеофлористическое районирование Западной Ангариды в перми по С.В. Мейену [1970].

а – вторая половина ранней перми; б – первая половина поздней перми. 1 – море; 2 – суша; 3–6 – границы: 3 – палеофлористических царств, 4 – между палеофлористическими областями, 5 – палеофлористических провинций, 6 – палеофлористических округов; Ат – Атлантическая область Амеросинийского царства (в первой половине поздней перми – Атлантическое царство); А – Ангарское царство; У-К – Уральско-Казахстанская область Ангарского царства; П – Печорская провинция Ангарской области Ангарского царства; В-Е – Восточно-Европейская область Ангарского царства; ДВ – Дальневосточная провинция Ангарской области Ангарского царства; ТКо – Таймыро-Кузнецкий округ Сибирской провинции Ангарской области Ангарского царства; ТВо – Тунгусо-Верхоянский округ Сибирской провинции Ангарской области Ангарского царства; КАТ – Катазиатская область Амеросинийского царства (в первой половине поздней перми – Катазиатское царство); Г – Гондванское царство; кружками показаны местонахождения флоры (по: [Вахрамеев и др., 1970; с изменениями])

перми оказывалась разделенной между двумя самостоятельными фитохориями, имеющими высокий ранг области, что подразумевало их значительное флористическое своеобразие.

* * *

Рассмотренная схема районирования была вновь опубликована С.В. Мейеном в 1978 г. на немецком языке [Vakhrameev et al., 1978]. Однако уже к 1979 г. его точка зрения претерпела существенные изменения, чему способствовал ряд обстоятельств (подробнее см.: [Мейен, 1981, с. 122 и далее]).

Выяснилось, например, что некоторые растения западноангарского типа встречаются по всей южной периферии Ангариды. Например, род *Phylladoderma*, до этого известный лишь в Европейской части СССР, был обнаружен в Афганистане (описание этой флоры см.: [Мейен, 2002]), в Прибалхашье [Сальменова, 1979] и в Приморье [Бурого, 1976].

Большое количество листьев пельтаспермового *Tatarina* в ассоциации с фруктификациями типа *Peltaspermium buevichiae* были обнаружены М.В. Дуранте в позднетатарских отложениях Нань-Шаня (Северный Китай, зона С Бэксэлла; описание этой флоры см.: [Дуранте, 1980; Durante, 1983, 1992]). До этого ассоциация таких фруктификаций и листьев была достоверно известна только из верхнетатарских отложений Русской платформы.

Кордаитовые листья и чешуи, относящиеся к родам *Rufioria* и *Nephropsis*, были найдены в предположительно кунгурско-уфимских отложениях Чаткальского хребта в Узбекистане (подробнее см.: [Сикстель и др., 1981; Стратиграфия каменноугольных и пермских континентальных отложений Восточного Узбекистана..., 1984]).

Эти и другие факты привели Мейена к заключению, что по западной периферии Ангариды располагалась более обширная, чем предполагалось ранее, “экотонная” фитохория со смешанными комплексами флоры, которую можно выделить в самостоятельную *Субангарскую палеофлористическую область*, существовавшую, по крайней мере, с кунгурского века.

По представлениям С.В. Мейена, в зависимости от того, с какими фитохориями граничила эта область, она насыщалась выходцами с территории соседей. Так, на западе Ангариды, в Европейской части СССР, в ней встречаются растения, известные в западноевропейском цехштейне, например, хвойные – типа *Quadrocladus* и *Pseudovoltzia*. В цехштейне, возможно, есть пельтаспермовые с листьями *Rhaphidopteris*, известные из Притиманья. На юге Субангарской области во флоре Нань-Шаня наблюдается примесь таймыро-кузнецких или дальневосточных каллиперид.

По мнению Мейена, пояс с Субангарской флорой окружал Ангариду с трех сторон и, возможно,

протягивался на Камчатку, откуда И.А. Сиверцевой указывались спорово-пыльцевые комплексы, сходные с западноангарскими [Мейен, 1980] (рис. 3).

* * *

Позднее С.В. Мейен [1990; Meyen, 1982, 2002] детализировал свои представления о Субангарской области. В частности, он пришел к выводу о том, что она начала формироваться еще в карбоне в районе Урала, где сложилась раньше всего. При этом он опирался на данные Г.В. Дюпиной [Чувазов, Дюпина, 1973], показавшей, что характерное для перми Приуралья высокое содержание в палиноспектрах двухмешковой ребристой и неребристой пыльцы, а также пыльцы *Vittatina* уходит корнями в приуральский же верхний карбон. Те же миоспоры, но без виттатин и с многочисленными одномешковыми формами, встречаются в большом количестве и в среднем карбоне Приуралья. В то же время, их нет в одновозрастных комплексах других районов с хорошо изученными комплексами миоспор.

Субангарские флоры Западной Ангариды (без Печорского бассейна и Печорского Приуралья – см. выше) рассматривались Мейеном как один из вероятных источников формирования мезозойской флоры, что связывалось им с ландшафтно-климатическими особенностями этих территорий. “Типично ангарские пермские флоры, – писал он [Мейен, 1981, с. 121–122], – известные в Сибири и составленные преимущественно кордаитами и членистостебельными, едва ли сделали серьезный вклад в мезозойскую флору. Правда, здесь встречаются отдельные растения, которые сравнивают с мезозойскими родами, но в других местах Земли соответствующих растений гораздо больше. Иное дело – Западная Ангариды, о которой уже много говорилось. Эта территория лежала тогда в низких широтах, на краю тропической зоны, причем климат был примерно таким же, как в современном Средиземноморье, или более теплым. Судя по почти полному отсутствию углеобразования, в этих местах было довольно сухо. Неподалеку стояли Прауральские горы. Считается, что предгорные области с теплым и не слишком влажным климатом, большим разнообразием экологических условий особенно благоприятны для быстрой эволюции растений. Западная Ангариды хорошо отвечает перечисленным требованиям”.

По представлениям С.В. Мейена [1984], Субангарская область и, в частности, Западная Ангариды могли быть местом таких макроэволюционных событий, как переход от каллистифитовых (Callistophytales) к пельтаспермовым (Peltaspermales), а от последних – к гинкговым (Ginkgoales) и лептострбовым (Leptostrobales).

* * *

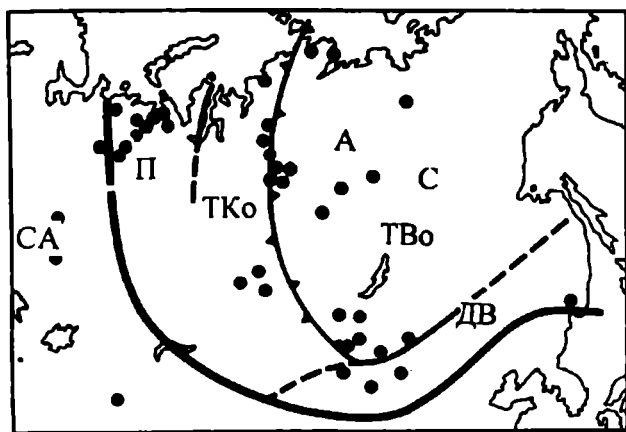


Рис. 3. Палеофлористическое районирование Ангарида в поздней перми по С.В. Мейену [Meуen, 1982]

1 – границы фитохорий; СА – Субангарская область; А – Ангарская область; П – Печорская провинция; С – Сибирская провинция; ТКo – Таймыро-Кузнецкий округ; ТВо – Тунгуссо-Верхоянский округ; ДВ – Дальневосточная провинция

Выделяя Субангарскую область, Мейен по-прежнему относил Печорскую провинцию к Сибирской области Ангарского царства, хотя признавал, что, несмотря на многолетнее изучение, оценить меру своеобразия печорских флор нелегко.

В поддержку своей точки зрения он указывал на то, что в Печорской провинции встречаются кордаитовые листья родов *Cordaite* и *Rufloia*, сходные с верхнебалахонскими формами Кузбасса. Известны даже некоторые общие виды (*Cordaite singularis* и др.). Во всяком случае, – подчеркивал он, – внешний облик этих листьев в Печорской провинции и в Сибири очень сходен, что можно сказать и о видах рода *Zamipteris*.

При этом Мейен отмечал, что в печорской флоре есть растения, отсутствующие в ранней перми Сибири, но известные в субангарской флоре, такие как предполагаемые пельгаспермовые с листьями типа *Psygtophyllum*. Характерными элементами печорской флоры, отсутствующими в Сибири, являются также некоторые формы, известные из позднего карбона Евразийской палеофлористической области. Таковы, например, папоротники типа *Oligocarpia* и *Orthotheca*, а также членистостебельные *Sphenophyllum thonii*. В целом, для печорской флоры характерно большее, чем в Сибири, количество папоротников и большее разнообразие аннулярий.

По представлениям С.В. Мейена, флора Печорской провинции отражает ее экотонную природу, выражающуюся в смешении элементов разных фитохорий. Отсутствие остатков евразийского облика растений этой флоры в одновозрастных отложениях Евразийской области, где они встречаются в более древних осадках, Мейен объяснял

их вымиранием, связанным с аридизацией климата. По его мнению, эти растения могли найти какие-то рефугиумы с достаточно влажными условиями и уже оттуда проникнуть в Печорское Приуралье. Там они просуществовали до конца ранней перми, а иногда и дольше, как, например, *Orthotheca* и *Oligocarpia* (о трудностях, встречаемых этой точкой зрения см.: [Игнатьев, 2003]).

Таким образом, и в окончательном варианте схемы районирования С.В. Мейена территория Западной Ангарида оказалась поделенной между Субангарской областью и Печорской провинцией Сибирской палеофлористической области Ангарского царства [Мейен, 19876]. Мейен также впервые установил, что граница между ними носила “экотонный” (читай: размытый) характер [Мейен, 1990; Meуen, 1982].

Схема районирования С.В. Мейена развивалась и детализировалась его ученицей М.В. Дуранте [1995; Дуранте и др., 1985; Дуранте, Лувсанцэдэн, 2002; Durante, 1992; и др.]. В части Западной Ангарида ее построения повторяют схему Мейена⁶.

Схема Мейена [Вахрамеев и др., 1970] развивалась также ученицей Г.П. Радченко – В.П. Владимирович [1982]. Ее достижением является выделение (ср. выше) для кунгурского и уфимского веков *Уральской палеофлористической провинции*. При этом она ссылалась на “значительный эндемизм типовых флор на Среднем Урале и востоке Русской платформы, устанавливаемый на уровне семейств, родов и видов” (там же, с. 14). Для уфимского времени северную границу Уральской провинции Владимирович условно проводила по Вишерскому поднятию, отделяющему эту фитохо-

⁶ Недавно опубликовано предложение выделять на территории Западной Ангарида “еврангарский”, а на месте Дальневосточной провинции – “катангарский” “экотон” [Красилов, Наугольных, 2001]. С точки зрения районирования, эти представления далеко не новы: соответствующие фитохории со “смешанными” флорами были установлены еще в 60-х годах Г.П. Радченко и С.В. Мейеном. Терминологически предложения Красилова и Наугольных порождают путаницу. В методическом плане выдвигаемая этими авторами от своего имени интерпретация палеофлористических царств как биомов, соответствующих определенным широтно-климатическим зонам, также не оригинальна. Первые попытки такого рода были сделаны еще в первой трети прошлого века А. Потонье, В. Готаном, А. Вегенером и В. Циммерманом. В новейшее время эта точка зрения развивалась А. Зиглером [Ziegler, 1990; и др.] и некоторыми другими авторами. С.В. Мейен, ссылаясь на Й. Шмитхюзена [1966], указывал, что крупнейшие флористические и геоботанические подразделения растительного покрова Земли (“дивизионы растительности” в понимании Шмитхюзена) фактически совпадают [Вахрамеев и др., 1970]. Содержательную критику взглядов Красилова и Наугольных с позиций современной палеофлористики перми дала М.В. Дуранте [Дуранте, Лувсанцэдэн, 2002].

торию от южных окраин Печорской провинции. По мнению Владимирович, эта граница была обусловлена не наличием географических преград, а климатом, “который на Среднем Урале был сухим и теплым с кратковременными периодическими похолоданиями, а в Печорской провинции – влажным и умеренным” (там же, с. 15).

До этого Владимирович [1981] предлагала относить типовые артинские флоры Урала в составе Камско-Уральской провинции (области, по Г.П. Радченко) к Евразийской области. При этом она ссылалась на присутствие в них таких евразийских видов, как *Pecopteris crenulata*, *P. leptophylla*, *Callipteris conferta*, *C. praelongata* и *Tylodendron speciosum*, составляющих до 30% видового состава, а также на полное отсутствие ангарских форм. Однако с кунгура флоры Западного Приуралья принадлежали, по мнению Владимирович (там же), уже к Уральско-Казахстанской провинции Ангарской области в понимании С.В. Мейена [Вахрамеев и др., 1967], что объяснялось усилением роли эндемиков и установлением флористических связей с районами Печорского Приуралья.

Как будет показано ниже, “евразийские” элементы в артинских флорах Приуралья, скорее всего, являются мигрантами не из Европы, а из Казахстана, принадлежность которого к Евразийской области нуждается в уточнении [Игнатьев, 2003]. При этом возможные миграции некоторых растений из районов Печорской синеклизы, по всей видимости, существенно не изменили характера кунгурских флор Среднего Приуралья.

* * *

Несмотря на очевидные достоинства схемы С.В. Мейена, основанной на обширном материале и последовательном применении флористико-физиономического подхода, оказывается, что при наложении на палеогеографическую основу границы выделенных им в Западной Ангариде фитохорий секут физико-географические барьеры первого ранга – хребет Палеоурала и Уральский морской бассейн (см. рис. 2). Последнего, очевидно, не могло быть в природе.

Наличие указанных барьеров противоречит и предложенной Мейеном интерпретации Субангарской области и Печорской провинции как “эко-тонных” между Евразийским (Атлантическим) и Ангарским царствами. По всей вероятности, граница между этими царствами в течение значительной части перми была резкой (см. ниже).

Проникновение сибирских видов древесных кордаитовых растений через растущие высокогорья Палеоурала, как и иммиграция евразийских травянистых папоротников и членистостебельных через Уральский морской бассейн, сохранявший, по крайней мере в ранней перми,

связь на севере с Арктическим бассейном Северной Америки, Шпицбергена и Гренландии, а на юге – с Тетисом, представляются маловероятными. Во всяком случае, пока они достоверно не подтверждены находками растительных остатков.

То же следует сказать о предполагаемых миграциях евразийских растений в поздней перми через аридные области развития сульфатно-галогенного и сульфатно-галогенно-карбонатного осадконакопления в южной части Уральского морского бассейна, образовавшиеся после утраты его связи с Тетисом и превращения в систему лагун и лиманов аномальной солености [Форш, Кириков, 1985].

Единственные узкие проходы (своего рода “флористические Фермопилы”), через которые растения как евразийского, так и ангарского облика могли проникать в Западную Ангариду, находились: один в районе современного Южного Приуралья, другой – в области хребта Пай-Хой, который в перми еще не был выражен в рельефе. Миграционные пути, вероятно, проходили по выровненным биотопам морского побережья и предгорий Палеоурала.

Не вполне убедительным с ботанико-географической точки зрения представляется и включение Печорской провинции в состав Сибирской области Ангарского царства. Указанная С.В. Мейеном общность немногих родов и отдельных видов кордаитовых растений, а также физиономическое сходство кордаитовой листвы в Печорской провинции и в Сибири свидетельствует лишь о наличии флористических связей и сходстве ландшафтно-климатических условий, но не о принадлежности к единой палеофлористической области. “Сибирского” облика кордаиты есть и в перми Приуралья (см. ниже). В то же время, в Западной Ангариде сформировались несколько эндемичных семейств и подсемейств голосеменных растений (кардиолепидиевые, кунгуродендроновые хвойные и др.), отсутствующие в Сибирской области.

Разделяющая точку зрения С.В. Мейена, М.В. Дуранте (личное сообщение автору) подчеркивает важность не самого присутствия сходных кордаитовых растений в Печорской провинции и в Сибири, а того обстоятельства, что по крайней мере с ранней перми они образуют в указанных регионах господствующие растительные формации. Представляется, однако, что это также свидетельствует не столько о флористическом единстве, сколько о конвергентном сходстве физиономического облика растительности, развивавшейся в сходных ландшафтно-климатических условиях.

* * *

Задачей настоящей статьи является реконструкция фитохорий перми Западной Ангариды с учетом их наблюдаемого флористического своеобразия,

характера эндемизма, а также палеогеографических (в частности, ландшафтно-климатических) особенностей и флорогенетических связей.

Геологическая последовательность флор перми Западной Ангариды

Общая последовательность и относительный возраст флор перми Западной Ангариды неоднократно рассматривались в литературе [Вахрамеев и др., 1970; Гоманьков, 2002а; Есаулова, 1986; Мейен, 1971, 1990; Пухонто, 1998; Meyen, 1982, 2002; Vakhrameev et al., 1978; и др.], что позволяет ограничиться краткой ее характеристикой по регионам.

В Печорском бассейне пермские отложения традиционно делятся снизу вверх на юньягинскую, воркутскую и печорскую серии.

Юньягинская серия, условно сопоставляемая с ассельским–артинским ярусами, делится (снизу вверх) на сезымскую, гусиную, бельковскую и талатинскую свиты. Редкие растительные остатки из этих стратонов рассмотрены ниже.

Воркутская серия делится на лекворкутскую и интинскую свиты.

Лекворкутская свита, условно сопоставляемая с кунгурским ярусом в полном объеме и низами уфимского яруса, делится, в свою очередь, на аячягинскую (пакеты Т, S, R, P) и рудницкую (пакеты О, N, M) подсвиты.

Комплекс растительных остатков из отложения аячягинской подсвиты представлен ангарскими кордаитовыми растениями *Cordaites lineatus*, *C. singularis*, *C. ex gr. latifolius*, *Crassinervia* spp., *Lepeophyllum* spp., *Xiphophyllum kulikii*, *Rufloria derzavini*, *R. recta*, *R. ensiformis*, *R. cf. theodori*, *Nephropsis rhomboidea*, *N. spp.*, *Bardocarpus aliger*, *Samaropsis triquetra*, *S. frigida*, *S. patula*, *S. pusilla*, *S. uncinata*, предполагаемыми дикранофилловыми *Zamiopteris glossopteroides*, *Z. lanceolata*, *Z. longifolia*, папоротниками *Asterotheca* (?) *kojimensis*, *Pecopteris borealis*, *P. comiana*, *P. helenaeana*, *P. hyperborea*, *Prynadaeopteris cf. vorcutana*, а также членистостебельными *Annulina neuburgiana*, *Paracalamites decoratus*, *P. frigidus*, *P. similis* и др.

Сходный по составу комплекс характеризует отложения рудницкой подсвиты. В середине этого интервала появляются невроптериды *Cardioneura vorcutensis* (табл. 4, фиг. 7). Среди других появляющихся в рудницкой подсвите форм следует отметить семена *Samaropsis vorcutana* и *Sylvella alata*, папоротники *Pecopteris anthriscifolia* (табл. 7, фиг. 3), *Prynadaeopteris venusta*, членистостебельные *Phyllothea striata*, а также единичные остатки хвойных *Walchia borea*, пельтаспермовых *Psygmodiphyllum expansum* и растений неопределенного систематического положения *Wattia* sp.

В отложениях самого молодого пакета М рудницкой подсвиты, связанных с соликамской морской трансгрессией (см. ниже), появляются многочисленные остатки плауновидных *Viatcheslavia vorcutensis*, *Viatscheslaviophyllum vorcutense*, *Knorriopsis uralica*, а также остатки членистостебельных *Sphenophyllum thonii*, листостебельных мхов *Vorcutannularia plicata*, *Intia variabilis* и др. При этом на границе пакетов М и N исчезают *Cardioneura vorcutensis* и некоторые другие формы.

Комплекс интинской свиты, условно сопоставляемой с уфимским ярусом без его низов, сохраняет преемственность с предыдущим. В нем преобладают *Rufloria recta* (табл. 1, фиг. 1), *Cordaites singularis*, *C. lineatus*, *Crassinervia* spp., *Lepeophyllum* spp., *Samaropsis intaensis*, *S. elegans*, *S. subelegans* (табл. 4, фиг. 3), *S. vorcutana*, *Sylvella brevialata*, *Zamiopteris glossopteroides* (табл. 1, фиг. 9), *Orthotheca petschorica* (табл. 7, фиг. 4), *Pecopteris compta*, *Prynadaeopteris vorcutana*, *P. venusta*, *Paracalamites decoratus* (табл. 5, фиг. 3), *P. similis* (табл. 5, фиг. 4), *P. frigidus* (табл. 5, фиг. 5), *Phyllothea striata* и др. Обильны листостебельные мхи (*Intia falciformis* и др.). Встречаются единичные *Psygmodiphyllum expansum*.

В основании свиты (пакеты L, K, I) многочисленны остатки плауновидных *Viatcheslavia vorcutensis* (табл. 6, фиг. 4), *Viatscheslaviophyllum vorcutense* (табл. 6, фиг. 5), а также *Sphenophyllum thonii*, исчезающие с постепенным установлением континентального режима (пакет Н и выше).

Нижняя граница печорской серии проводится по появлению каллиптерид (*Callipteris*, *Compsopteris* и др.; табл. 3, фиг. 3–7) и некоторых других растений “печорского облика” (*Phylladoderma*, *Rufloria obovata*, *Bardocarpus superus* и др.). Серия делится (снизу вверх) на сейдинскую и тальбейскую свиты.

Комплекс сейдинской свиты, условно сопоставляемой с самыми верхами уфимского яруса и нижнеказанским подъярусом, представлен ангарскими кордаитовыми *Rufloria obovata*, *R. synensis* (табл. 1, фиг. 4), *R. loriformis*, *R. sylvaensis*, *Cordaites clercii* (табл. 1, фиг. 5), *C. adleri*, *C. singularis*, *Crassinervia* spp., *Lepeophyllum* spp., *Nephropsis* spp. (табл. 1, фиг. 3), *Bardocarpus superus* (табл. 2, фиг. 2), *Samaropsis elegans*, *S. frigida*, *S. subelegans*, *Sylvella* spp., кардиолепидиевыми *Phylladoderma* spp. (табл. 3, фиг. 2), *Nucicarpus* spp., каллиптеридами *Callipteris adzvensis*, *C. elegans*, *C. septentrionalis*, *Compsopteris tschirkovae*, *Comia pereborensis* (табл. 4, фиг. 1), папоротниками *Asterotheca* (?) *pluriseriata*, *Orthotheca petschorica*, *Pecopteris anthriscifolia*, *P. borealis*, *P. compta*, *P. obtusa*, *Prynadaeopteris karpovii*, *P. venusta*, *P. vorcutana*, а также членистостебельными *Paracalamites frigidus* (по всему разрезу), *P.*

decoratus (реже), *P. communis*, *Sphenophyllum comiense* (табл. 6, фиг. 1), *Annulina neuburgiana*, *Phyllothea striata* (все редко). Из других форм следует отметить *Zamiopteris* cf. *glossopteroides*, *Z. elongata* (табл. 1, фиг. 8), *Ginkgophyllum* typ. *vsevolodii* (табл. 3, фиг. 8), *Wattia erjagensis*, *W. rara*, *W. sejdaensis* и *Psygmpophyllum expansum*.

Тальбейская свита, условно сопоставляемая с верхнеказанским подъярусом и татарским ярусом, характеризуется доминированием ангарских кордаитовых *Cordaites candalepensis* (табл. 1, фиг. 7), *C. clercii*, *C. brevis*, *Rufloria synensis*, *R. obovata*, *R. sylvaensis*, *Crassinervia* spp., *Lepeophyllum* spp. (табл. 1, фиг. 2), *Bardocarpus superus*, *B. synensis*, *Samaropsis irregularis*, *S. spp.* и кардиолепидиевых *Phylladoderma arberi*, *P. spp.*, *Aequistomia* spp., *Nucicarpus piniformis*, *Cardiolepis piniformis* (табл. 3, фиг. 1), *Tundrodendron petschorensis*, *Permothea* sp. Каллиптериды представлены *Callipteris adzvensis* (табл. 3, фиг. 3), *C. tatianaenana* (табл. 4, фиг. 2), *Compsopteris adzvensis* (табл. 3, фиг. 6), *C. tschirkovae*, *Comia latifolia* и др. Из предполагаемых дикранофилловых многочисленны мелколистны *Zamiopteris elongata*. Характерны папоротники *Orthoheca petschorica*, *Pecopteris compta*, *P. obtusa*, *Prynadaeopteris karpovii*, а также листостебельные мхи *Polysiaevia deflexa* и др. Из пельтаспермовых появляются *Pursongia* sp. (табл. 4, фиг. 6). Членистостебельные представлены *Paracalamites frigidus*, *Phyllothea striata*, *P. equisetoides*, *Equisetinostachys* sp. и др. Реже встречаются *Wattia talbeica*, *Pereborites rarinervis*, *Ginkgophyllum* sp., *Psygmpophyllum* sp.

Указания [Пухонто, 1998] на присутствие в верхах тальбейской свиты пельтаспермовых *Tatarina* sp. и хвойных типа *Quadrocladus* нуждаются в подтверждении.

Сходная последовательность растительных остатков характерна для разновозрастных отложений Печорской синеклизы. В то же время, как отмечал С.В. Мейен [1990; Meyen, 1982], наблюдается определенная дифференциация флоры по площади, хорошо заметная в печорское время. К юго-западу, за пределами Печорского бассейна, уменьшается количество кордаитовых. Одновременно увеличивается количество и разнообразие каллиптерид, появляются некоторые эндемичные формы [*Rhipidopsis ginkgoides* (табл. 4, фиг. 4), *R. laxa* (табл. 4, фиг. 5), *Sporophyllites petschorensis*, *Acophyllum woeltzii*, *Glottophyllum synense*, *Rossovites linguae-folius*, *R. petschorensis*, *Pereborites* spp.], а также растения, общие с другими районами Приуралья [*Rhaphidopteris* sp., *Entsovia* sp. (табл. 5, фиг. 2), *Slivkovia* sp. (табл. 5, фиг. 1) и др.]. На северо-западе, в пределах Печорского бассейна, флора, напротив, сохраняет больше "сибирских" черт.

* * *

Артинские и более древние пермские флоры Приуралья охарактеризованы ниже.

Сменяющая их типовая кунгурская флора Среднего Приуралья представлена достаточно богатым комплексом кордаитовых *Rufloria recta*, *R. spp.*, *Cordaites* spp., *Crassinervia* spp., *Lepeophyllum* spp., *Nephropsis* spp., *Bardocarpus aliger*, *Gaussia* sp., *Pholidophyllum ornatum*, *Sylvella alata*, *Samaropsis triquetra*, *S. spp.* и др., предполагаемых дикранофилловых *Entsovia kungurica*, хвойных *Kungurodendron sharovii*, *Taxodiella bardaeana*, *Bardospermum rigidum*, "*Walchia*" *apressa* и др., каллиптерид *Callipteris* spp., *Comia* sp., *Sylvia striata*, *Peltaspermum retensorium*, трихопитевых *Biarmopteris pulchra*, *Alternopsis stricta*, *Mauerites gracilis*, предполагаемых тригонокарповых *Cardioneura* sp., *Demetrocarpus limbatus*, предполагаемых пельтаспермовых *Psygmpophyllum expansum*, *P. cuneifolium*, *Bardia maueri*, *Asterodiscus disparis*, папоротников *Pecopteris* spp., *Orthoheca dicranophora*, *Ptychocarpus distichus*, членистостебельных *Paracalamites decoratus*, *P. kutorgae*, *P. frigidus*, *P. cf. striatus*, *Phyllothea biarmica*, *P. campanularis*, *P. spp.*, *Calamites suckowii*, *Annulina neuburgiana*, *Bowmanites biarmensis*, *Sphenophyllum biarmicum*, *S. spp.* и др. Присутствуют также растения, листья которых напоминают листья гинкговых и чекановские, а также некоторые другие формы [Мейен, 1990; Наугольных, 1997а, 1998; Meyen, 1982, 2002].

Уфимская флора известна главным образом, по обедненным местонахождениям в Прикамье [Есаулова, 1986; Мейен, 1990; Meyen, 1982]. В некоторых из них встречаются массовые скопления остатков стеблей, листьев и мегаспор плауновидных рода *Viatcheslavia* (*V. vorcutensis*, *V. kamiense*, *V. sp.*). В других найдены мхи, *Rufloria* spp., *Cordaites* spp., *Samaropsis frigida*, *S. vorcutana*, *S. triquetra*, *S. elegans*, *S. spp.*, *Sylvella* sp., *Zamiopteris* sp., *Entsovia lorata*, *E. rarisulcata*, *Pseudovoltzia* cf. *cornuta*, *Concholepis* cf. *harrisii*, *Walchia* cf. *apressa*, *Tylodendron* sp., *Phylladoderma* spp., *Nucicarpus* sp., *Callipteris*, *Compsopteris* sp., *Pecopteris* sp., *Calamites suckowii*, *Annularia* sp., *Paracalamites decoratus*, *P. frigidus*, *P. similis*, *P. sp.*, *Phyllothea* sp., *Brongniartites salicifolius*, "*Odontopteris*" *rossica*, *Psygmpophyllum expansum*, а также листья, сходные с листьями гинкговых, — *Ginkgoides angaridensis*.

В Среднем Приуралье из соликамских отложений известны *Viatcheslavia vorcutensis*, *Paracalamites frigidus*, *Rufloria ensiformis*, *Nephropsis semiorbicularis*, *Crassinervia* sp., *Samaropsis frigida*, *S. vorcutana*, *Sylvella alata*, *Cardiocarpus cordatus*, "*Odontopteris*" *artipinnata*, *Comia rarinervis*, а также мхи *Intia vermicularis* и некоторые другие формы. В шешминских отложениях найдены *Paracalamites*

striatus, “*Odontopteris*” *rossica*, *Syniopteris expansa*, *Callipteris erosa*, *C. lobata*, *Comia biarmica*, *Permotheca sardykensis*, *Entsovia* (?) *akluschensis*, *Sphenopteris bifida* [Атлас характерных комплексов..., 1986].

Казанская флора, лучше всего известная по местонахождениям в Прикамье и Притиманье, представлена более богатым спектром форм. В Прикамье в его состав входят мхи *Protosphagnum* sp., а также *Rufioria synensis*, *R. sp.*, *Cordaitea candalepensis*, *C. insignis*, *Samaropsis frigida*, *S. spp.*, *Sylvella alata*, *S. spp.*, *Zamiopteris* spp., *Pseudovoltzia* cf. *cornuta*, *P. sp.*, *Quadrocladus* sp., *Phylladoderma sentjakensis*, *P. volgensis*, *P. spp.*, *Nucicarpus* spp., *Cardiolepis sentjakensis*, *Permotheca sardykensis*, *P. vesicasporoides*, *Callipteris* spp., *Compsopteris* spp., *Comia macrophylla*, *Peltaspermum* sp., *Pursongia* sp., *Brongniartites salicifolia*, “*Odontopteris*” *rossica*, “*O.*” *tatarica*, *Psygmo-phyllum expansum*, *P. spp.*, *Rhipidopsis ginkgoides*, “*Sphenobajera*” spp., “*Taeniopteris*” spp., *Meristophyllum* cf. *sojanaeanum*, плауновидные *Signacularia noinskii*, папоротники *Oligocarpia* sp., *Todites* sp., *Orthotheca petschorica*, *O. sp.*, *Prynadaeopteris* sp., *Pecopteris* typ. *tshernovii*, *P. helenaeana*, *P. varsanofievae*, *P. anthriscifolia*, *Sphenopteris* sp., *Thamnopteris kazanensis* и др., а также *Calamites gigas*, *Paracalamites frigidus*, *P. similis*, *P. kutorgae*, *P. decoratus*, *P. cf. striatus*, *Phyllothea* spp., *Annularia* spp., *Annulina neuburgiana*, *Sphenophyllum stouken-bergii*, *S. biarmicum* и др. [Есаулова, 1986].

По данным Л.В. Конькова [1967], в Оренбургском и в южных районах Башкирского Приуралья нижнеказанские отложения содержат *Paracalamites* sp., *Sphenophyllum* sp., *Pecopteris anthriscifolia*, *P. sp.*, *Psygmo-phyllum* sp., *Asterodiscus* sp. и *Carpolithes* sp. Верхнеказанский комплекс более разнообразен и представлен *Equisetina* sp., *Paracalamites* sp., “*Odontopteris*” cf. *rossica*, “*O.*” sp., *Petscheria* sp., *Pursongia* (?) sp., *Glottophyllum* (?) sp., *Phylladoderma* cf. *arberi*, *Permotheca sardykense*, *Cordaitea* sp., *Rufioria* sp., *Crassinervia* sp., *Lepeophyllum* sp., *Cordaicarpus* sp., *Samaropsis irregularis*, *S. sp.*, *Carpolithes* sp.

Нижнетатарская флора остается слабо изученной. С.В. Мейен [1990; Meyen, 1982] предполагал, что она мало отличается от позднеказанской, что, в общем, соответствует имеющимся данным. В Южном Приуралье раннетатарская флора известна из разреза по р. Наказ у с. Бекечево, откуда Л.В. Коньков [1967] определил *Paracalamites* typ. *angustus*, *P. sp.*, *Cordaitea* sp., *Rufioria* sp., *Lepeophyllum* cf. *actanelloides*, *Walchia* sp. и *Cordaicarpus* sp.

Н.К. Есаулова [1986] указывает из предположительно нижнетатарских отложений Волго-Уральской области *Paracalamites similis*, *P. sp.*, *Phyllothea* sp., *Pursongia* sp., *Tatarina olferievii*, *Ginkgophyllum* sp., *Slivkovia* sp., *Carpolithes* sp.

Позднетатарская флора, носящая название “татаринской”, лучше всего известна из отложенного вятского горизонта Русской платформы. В ее состав входят печеночники *Pelliothallites tataricus*, листостебельные мхи *Protosphagnum nervatum*, *Rhizinigerites neuburgae*, *Muscites* spp. и др., плауновидные *Fasciostomia* sp., *Suchonodendron dimorphum*, папоротники *Pecopteris* sp., *Fefilopteris pillosa*, пельтаспермовые (порядок Peltaspermales) *Tatarina conspicua*, *T. olferievii*, *T. pinnata*, *T. mira*, *Peltaspermopsis buevichiae*, *P. spp.*, *Lopadiangium* sp., *Stiphorus biseriatus*, *Glossophyllum permense*, *Lepidopteris* sp., *Salpingocarpus bicornutus*, *S. variabilis*, *S. spp.*, *Phylladoderma (Aequistomia)* spp., *Doliostomia krassilovii*, *Rhaphidopteris* spp., *Amphorispermum* sp., *Permotheca* spp., *Pursongia* spp., кордаитовые *Cordaitea clercii*, *Samaropsis irregularis*, хвойные *Sashinia aristovensis*, *S. borealis*, *Dvinostrobilus sagittalis*, *Quadrocladus dvinensis*, *Q. spp.*, *Geinitzia subangaria*, *G. spp.*, *Pseudovoltzia* (?) sp. и некоторые другие растения [Гоманьков, 2002а; Гоманьков, Мейен, 1986; Игнатов, 1987].

Сходный комплекс (*Protosphagnum* sp., *Pursongia* spp., *Peltaspermum* sp., *Permotheca* sp., *Dicranophyllum* (?) *collarovenae* и др.), но с большим содержанием ангарских растений (прежде всего, кордаитовых) известен из позднетатарских отложений Южного Приуралья [Коньков, 1967]. Из этих ангарских форм, помимо *Cordaitea clercii*, следует отметить *Cordaitea* cf. *insignis*, *Crassinervia* spp., *Rufioria* spp., *Tungussocarpus tychtensis*, *Pecopteris* typ. *synica*. А.В. Гоманьков [2002б] указывает отсюда также *Neocalamites* sp., *Ginkgophyllum* sp., *Quadrocladus* sp., *Gaussia* sp. При этом в захоронениях преобладают остатки *Cordaitea* и *Rufioria*.

Особенности флорогенеза в условиях географической изоляции

Чтобы восстановить в общих чертах историю пермских флор и фитохорий Западной Ангариды, необходимо коснуться некоторых особенностей флорогенеза в условиях географической изоляции.

Последний вопрос был детально разработан А.И. Толмачевым [2003]. Речь идет, в частности, о явлении так называемого *изоляционного эндемизма*. Суть его заключается в том, что на обособленном участке суши (например, на острове или в изолированном водоеме) наблюдается массовое развитие видов определенных родов и надродовых таксонов, занимающих доминирующее положение в составе соответствующей флоры. Классическим примером является современная флора Австра-

лии⁷ (рис. 4). Подобные явления известны во флоре внутритропической Южной Африки, гор Новой Зеландии и других природных изолятов.

Как указывает Толмачев (там же), во всех подобных случаях усиленное формообразование определенных групп, приводящее к возникновению целых «кустов» близко родственных видов на топографически слабо расчлененном пространстве, не связано с географической изоляцией близко родственных популяций.

Главным фактором, определяющим этот тип флорогенеза, который Толмачев назвал *австралийским*, является изоляция самих областей развития соответствующих флор от флор других областей, которые в ином случае могли бы послужить источником заселения рассматриваемой изолированной области преадаптированными к ее условиям мигрантами. Усиленное формообразование определенных групп в составе таких изолированных флор неизменно сочетается с отсутствием других групп, которые могли бы успешно конкурировать с первыми за освоение территории.

Группы, у которых наблюдается тенденция к усиленному формообразованию в условиях изоляции, обычно обнаруживают высокую экологическую мобильность. Увеличение численности возникающих видов связано с *экогенетической экспансией*, осуществляющейся в условиях ослабленной или отсутствующей конкуренции.

Фактором, который непосредственно регулирует формообразование, является не столько отбор, сколько разнообразие условий существования, определяющее допустимые пределы и модусы полиморфизма пластичных форм.

Таким образом, действие географической изоляции в данном типе флорогенеза оказывается *косвенным*. Оно исключает проникновение в страну представителей групп, существующих вне ее и способных занимать определенные экологические ниши и конкурировать с уже живущими здесь растениями.

Типология палеофлористических границ

Важнейшим элементом реконструкции древних фитохорий является интерпретация природы их границ. Она основывается на типологии таких границ, проецируемой в геологическое прошлое.

⁷ Она содержит несколько эндемичных семейств и 570 эндемичных родов. Характерны полиморфные, богатые видами роды, такие как *Eucalyptus* (свыше 525 видов), *Acacia* (около 500 видов) и др. При этом отсутствуют хвои, бамбуки и некоторые другие группы растений, что, по-видимому, связано с возмужавшей с середины мела географической изоляцией вследствие движения Австралийского материка к северу.

Вопросы типологии палеофлористических границ подробно рассмотрены в другой работе автора (Игнатьев, *в печати*). В настоящей статье используется предложенный там вариант такой типологии, составленный на основании работ Е.В. Вульфа [1933] и С.В. Мейена.

Различаются следующие основные типы палеофитогеографических границ.

1. *Стативные* (от лат. *stativus* – неподвижный) – длительно существующие и малоизменяющиеся (в масштабе геологических эпох) границы.

Выделяются два подтипа:

а. *Империтивные*, или *барьерные*, границы (от лат. *impeditus* – непроходимый), обусловленные непреодолимыми для растений препятствиями, прежде всего – различными физико-географическими барьерами (горы, моря, широкие реки и т.п.).

б. *Стационарные* границы (от лат. *statio, stationis* – станция), определяемые отсутствием подходящих *стаций* – мест с благоприятными для жизни растений биотическими, климатическими и эдафическими условиями.

2. *Транзитивные* границы (от лат. *transitivus* – переходный, меняющийся): заметно меняющиеся (в течение веков и более коротких интервалов геологического времени) границы.

Различаются два подтипа:

а. *Прогрессирующие* (расширяющиеся) транзитивные границы, связанные с миграциями, расселением и, соответственно, расширением ареалов видов.

б. *Регрессирующие* (сужающиеся) транзитивные границы, связанные с сокращением областей распространения растений.

3. *Тектоногенные* границы, обусловленные перемещениями литосферных блоков различного масштаба.

Единство и своеобразие фитохорий и флор перми Западной Ангариды

Формирование пермских флор Западной Ангариды в условиях длительной, хотя и не абсолютной, географической изоляции от коэволюирующих флор соседних палеофлористических областей обусловило их принадлежность к единой фитохории высокого ранга, которую предлагается называть *Западно-Ангарской палеофлористической областью*. Она соответствует приуральской части Субангарской области С.В. Мейена [1981, 1990; Мейен, 1982, 2002 и др.] или «западной ветви» последней в терминологии М.В. Дуранте [Дуранте, Лувсанцэдэн, 2002].

В отличие от предыдущих исследований, в настоящей работе Западно-Ангарская область реконструируется по аналогии с современными

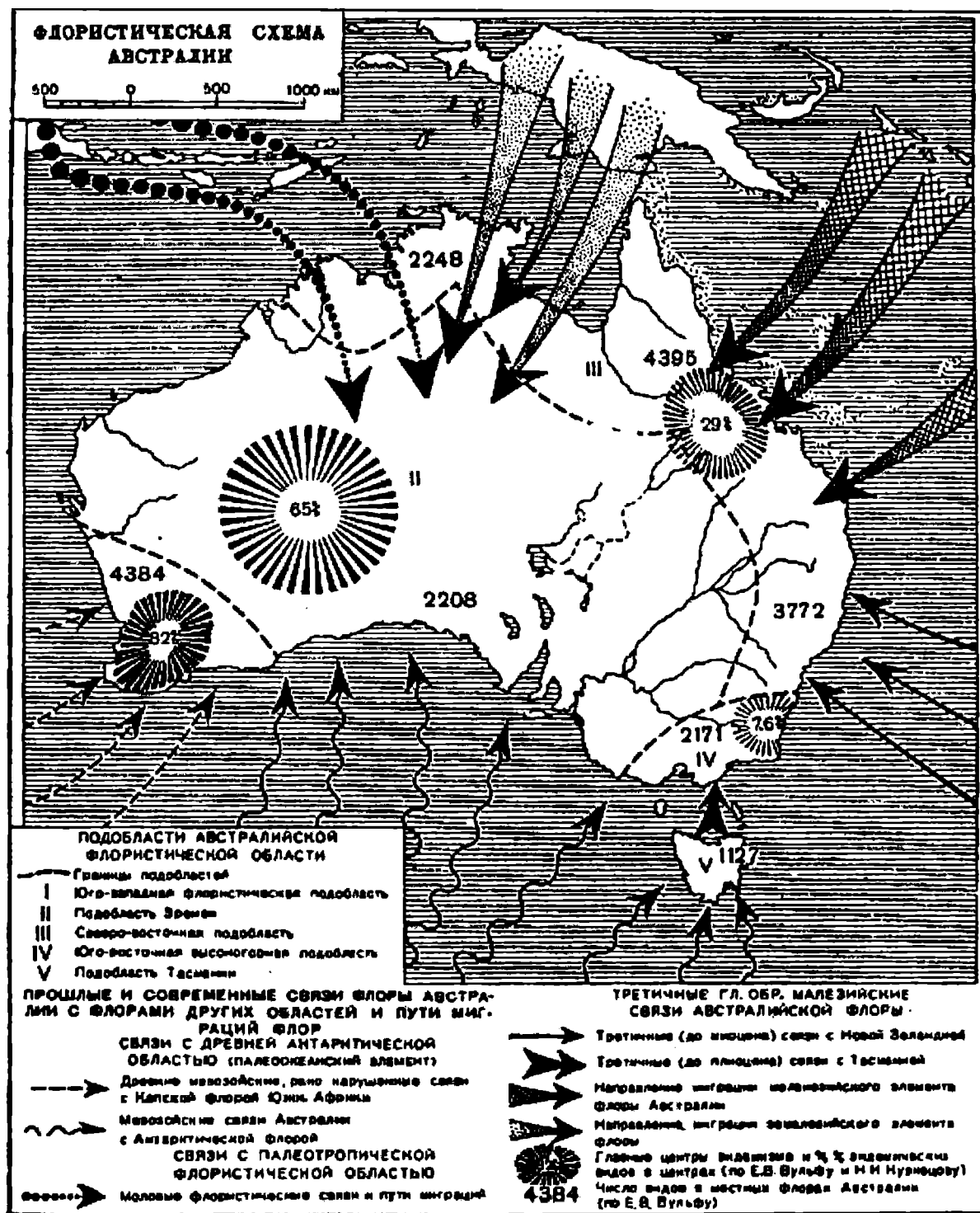


Рис. 4. Особенности формирования современной флоры Австралии (из: [Петров, 2001])

ботанико-географическими единицами, выделяемыми на флористической основе с учетом соотношений эндемизма. Ее западная и восточная (в сетке палеоширот) границы охарактеризованы выше и интерполируются по крупнейшим физико-географическим барьерам (Уральскому морскому бас-

сейну и горным сооружениям. Палеоурала), хотя растительность могла не доходить непосредственно до этих рубежей (рис. 5).

С точки зрения эндемизма, Западно-Ангарская область характеризуется эндемичным семейством кардиолепидиевых (*Cardiolidaceae* [Мейен,

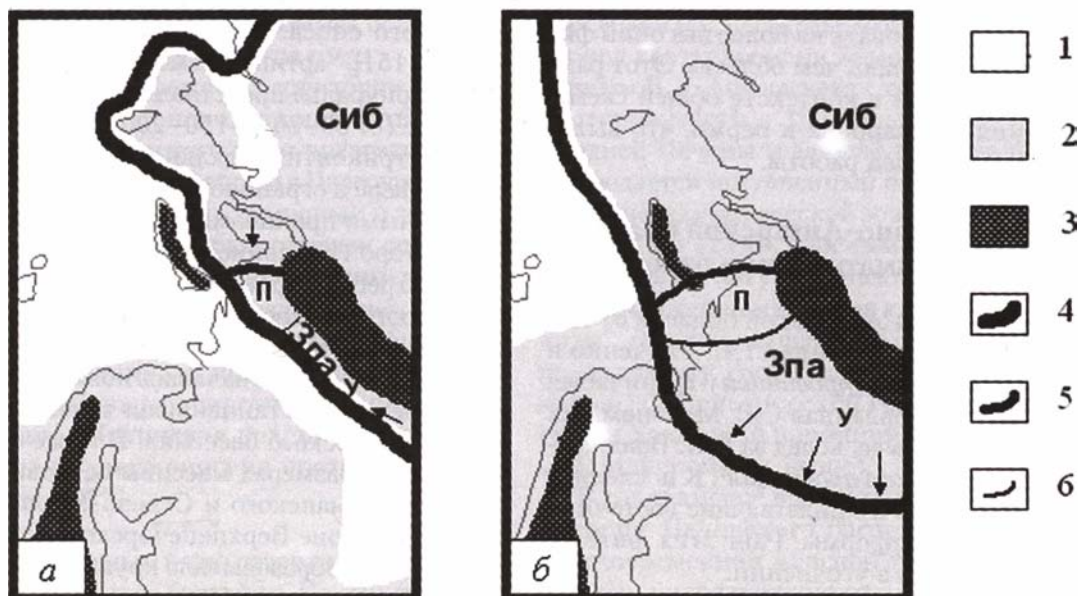


Рис. 5. Палеофлористическое районирование Западной Ангариды в перми

а – кунгурский век; б – вторая половина татарского века. 1 – море; 2 – равнинная суша; 3 – горные сооружения; 4 – граница Ангарского палеофлористического царства и совпадающие с ней границы его областей и провинций; 5 – границы областей; 6 – границы провинций. Зпа – Западно-Ангарская область Ангарского царства; П – Печорская провинция Западно-Ангарской области; У – Уральская провинция Западно-Ангарской области; Сиб – Сибирская область Ангарского царства; стрелками показаны направления миграций и флористического обмена

1977, 19876, 1990)]⁸, подсемейством кунгуродендроновых хвойных (*Kungurodendroideae* [Мейен, 1986, 19876; Meyen, 1997]), эндемичными родами плауновидных (*Viatcheslavia*, *Signacularia* и др.), предполагаемых дикранофилловых (*Entsovia*, *Slivkovia*), кордаитовых (*Pechorostrobus*, *Pholidophyllum*, *Suchoviella* и др.), трихопитиевых (*Maerites*, *Biarmopteris* и др.), хвойных (*Bardospermum*, *Kungurodendron*, *Taxodiella* и др.), а также эндемичными видами родов членистостебельных (*Annularia*, *Paracalamites*, *Sphenophyllum* и др.), папоротников (*Asterotheca*, *Oligocarpia*, *Orthotheca* и др.), каллиптерид (*Callipteris*, *Compsopteris*, *Comia*), других пельтаспермовых (*Psygmoiphyllum*, *Pursongia*, *Rhipidopteris*, *Rhipidopsis* и др.), кордаитантовых (*Cordaites*, *Rufioria*, *Vojnovskya* и др.), хвойных (*Pseudowolftzia*, *Walchia* и др.), листостебельных мхов (*Marchantites*, *Salairia*, *Uskatia* и др.) и растений неясного систематического положения (*Wattia* и др.).

⁸ Вероятное распространение кардиолепидиевых в районы современных Прибалхашья и Афганистана [Мейен, 2002] не отменяет того факта, что данное семейство возникло, по-видимому, в районах современного Среднего Приуралья и в своем распространении тяготеет к уральским пределам Западно-Ангарской области. Присутствие кардиолепидиевых в Приморье [Бурого, 1976] и в Северном Китае нуждается в подтверждении.

Общее количество эндемиков на родовом уровне составляет около 40%, на видовом – свыше 90%.

Подобный уровень эндемизма характерен для фитохорий ранга области и выше, как его определяют в ботанической географии [Тахтаджян, 1978; Тимонин, Озерова, 2002; Толмачев, 1974; и др.].

* * *

Анализ географии современного эндемизма, проведенный С.В. Мейеном [1987а], показывает, что в глобальном масштабе таксономический уровень последнего уменьшается по направлению от экватора к полюсам. В частности, крупнейшая современная Циркумбореальная область, расположенная, в основном, севернее 30-й параллели, уже не имеет эндемичных семейств, а в ее Арктической провинции известен единственный эндемичный род *Dupontia* с двумя видами.

Это снижение уровня эндемизма является, по-видимому, инвариантной в отношении времени закономерностью и обусловлено полярнопетальным ростом давления абиотического отбора, который отсекает потенциальные макроэволюционные новации. Отсюда вытекает, что уровень эндемизма как критерий определения ранга фитохорий должен использоваться с учетом их географического и, в частности, широтного положения.

С этой точки зрения, Западно-Ангарская область располагавшаяся в 30-х–40-х северных

палеоширотах, обладала уровнем эндемизма, который может претендовать на более высокий фитохориономический ранг, чем область. Этот ранг должен быть уточнен в контексте общей схемы районирования для карбона и перми, что выходит за рамки настоящей работы.

Провинции Западно-Ангарской области в ландшафтно-климатическом отношении

В составе Западно-Ангарской области отчетливо различаются выделенная Г.П. Радченко и С.В. Мейеном *Печорская провинция* и граничащая с ней, впервые установленная С.В. Мейеном, как я предлагаю называть ее, вслед за В.П. Владимирович [1982], *Уральская провинция*⁹. К последней относятся Приуралье и прилегающие восточные районы Русской платформы. Ранг этих фитохорий также нуждается в уточнении.

Указанные провинции, по-видимому, заметно различались в ландшафтно-климатическом отношении. Основными факторами, влиявшими на дифференциацию растительности, были, по-видимому, рельеф, влажность климата, почвы и световые условия, связанные с особенностями геологического развития отдельных территорий.

Печорская провинция. Провинция начала формироваться в ранней перми. По данным И.С. Муравьева [1968, 1972] и других авторов, в позднем карбоне территория Печорской синеклизы¹⁰ была покрыта неглубоким морем. Во второй половине позднего карбона произошла регрессия, в результате которой значительная часть территории синеклизы стала сушей. Однако в конце асельского века произошла новая трансгрессия, не коснувшаяся лишь небольших площадей, которые приобрели, вероятно, характер крупных островов с нестабильной береговой линией и низменным, слабо расчлененным рельефом.

Эта картина сохранялась и в сакмарский век, отмеченный незначительной трансгрессией и дальнейшим затоплением суши.

В артинское время, в связи с интенсификацией горообразовательных движений на Палеоура-

ле, произошли новая регрессия и усиление терригенного сноса. По данным И.С. Муравьева [1972, с. 151], "артинский морской бассейн Печорского Приуралья представлял собой относительно узкое (от 50–80 до 150–200 км) меридиональное внутриконтинентальное море, открытое на юге и севере и ограниченное массивами суши, разобщенными проливами на востоке и западе".

Во второй половине артинского века море продолжало регрессировать в понижения Предуральского прогиба, освобождая новые площади и "сучопутные мосты" низменной суши.

В начале кунгура началась новая трансгрессия, практически восстановившая границы раннеартинского морского бассейна. В то же время, увеличились в размерах массивы островной суши в пределах Тиманского и Северо-Уральского поднятий. В районе Верхнепечорской впадины кунгурское море образовывало крупную лагуну с аномальной соленостью. По данным И.С. Муравьева [1972], в отличие от более северных районов Печорского бассейна и Приуралья, где господствовал влажный и теплый приморский климат, в районе Верхнепечорской лагуны последний был более сухим, с чередованием жарких и относительно умеренных сезонов.

В начале уфимского времени произошли поднятия и рост участков суши Северо-Уральского массива и Тимана, сопровождавшиеся опусканием впадин Предуральского прогиба и примыкавших к нему с запада районов, что вызвало их затопление морскими водами. Последовавшее отступление моря и усиление стока пресных вод, прежде всего, с воздымавшегося Северо-Уральского поднятия, вызвали быстрое распреснение морского бассейна на всей территории Печорского Приуралья. Этому способствовало и общее увлажнение климата.

Во второй половине соликамского времени произошла новая регрессия, связанная с дальнейшим поднятием Северного Урала и Тимана. Морской бассейн распался на систему мелких, более или менее распресненных лагун-впадин, связанных неширокими рукавами и протоками.

В позднеуфимское (шешминское) и казанское время море полностью покинуло территорию Печорского Приуралья, отступив к районам низовья современной р. Печора. На его месте образовалась низменная приморская равнина, на которую с Палеоурала выносились текучими водами массы терригенного материала. В шешминское время климат менялся от аридного на юге до гумидного на севере, однако в казанский век произошли общая гумидизация и потепление климата.

В казанское время, в связи с обширным прогибанием центральных частей Русской платформы, на

⁹ Ранее предложенное для этой фитохории название «Восточно-Европейская», не привившееся в литературе и вытесненное темином "Субангарская область" (см. выше) представляется этимологически неудачным, поскольку прочно ассоциируется со странами Восточной Европы, пермская флора которых принадлежала к другому палеофлористическому царству. Более приемлемо предложенное Г.П. Радченко [1966] название "Камско-Уральская", не укоренившееся, однако, в литературе, что позволяет предпочесть более короткое обозначение – Уральская, используемое в настоящей работе.

¹⁰ Геологическая история Печорского угольного бассейна, традиционно отделяемого от Печорской синеклизы, рассматривается ниже отдельно.

территорию Печорского Приуралья узким языком ингрессировало море. Области размыта оставались Северный Урал, Тиман и Печорская гряда.

В раннетатарское время на территории Печорского Приуралья восстановился континентальный режим. Остатки казанского моря превратились в пресноводный бассейн, в который с Палеоурала стекали реки. Климат оставался гумидным и теплым.

Конец татарского века был отмечен сокращением озерной и усилением речной седиментации, связанной продолжавшимся воздыманием Палеоурала. В результате сформировалась обширная аллювиальная равнина, в пониженных областях которой (север Верхнепечорской впадины, Большесынинская и Интинская впадины) были распространены углематеринские проточные болота [Муравьев, 1972].

* * *

Во многом сходным было развитие территории Печорского угольного бассейна. По данным различных авторов [Богомазов, 1987; Богомазов и др., 1987; Геология месторождений..., 1965; Македонов, 1961 и др.; Основные черты..., 1984; Палеонтологический атлас..., 1983; Пухонто, 1998; Угленосная формация..., 1990; и др.], осадконакопление происходило здесь в условиях обширной приморской низменности.

Начиная с конца карбона и в ассельское время, территория бассейна была приподнята, что отмечено перерывом в осадконакоплении.

В начале сакмарского века она была захвачена обширной морской трансгрессией с юго-запада. Море имело нормальную соленость. Климат был теплым и, по-видимому, достаточно влажным.

В артинское время, в связи с воздыманием Палеоурала, началось формирование терригенно-песчанниковой сублиторальной толщи гусиной свиты, содержащей растительные остатки (см. ниже). Морской режим сохранялся на большей части территории бассейна до конца артинского века (в бельовское и талатинское время). При этом грубозернистые терригенные сублиторальные и литоральные осадки талатинской свиты содержат довольно многочисленные растительные остатки (см. ниже).

С начала кунгура (аячъягинское время) условия становятся все более континентальными. Море медленно, осциллируя, отступает на запад. По данным А.В. Богомазова [1987], в это время параллельно Палеоуралу по территории бассейна протягивались два основных пояса ландшафтно-седиментационных обстановок: прибрежно-континентальный и лагунно-озерная равнина.

В течение поздней перми размеры лагунно-озерной равнины постоянно увеличивались. Уже в уфимском веке (интинское – начало сейдинс-

кого времени) этот тип ландшафта широко распространился, несмотря на происходившие в этот период кратковременные морские ингрессии. По данным Б.Л. Афанасьева с соавторами [Геология месторождений..., 1965, с. 152–153], “в районе Средней Печоры и дальше к юго-западу и к югу наблюдается постепенный переход к другой ландшафтно-климатической зоне – семиаридной или аридной зоне с гипсоносными и затем соленосными фациями лагун с повышенной соленостью, ясно выраженными уже на юге Печорской синеклизы”. Эта ландшафтно-климатическая граница, по-видимому, соответствовала экотонной (размытой) флористической границе между Печорской и Уральской провинциями, установленной С.В. Мейеном (см. выше).

В соликамское время значительная часть территории Печорского бассейна была захвачена кратковременной морской трансгрессией. Затем восстановился континентальный режим. Профили палеопочв снизу вверх по разрезу становятся все более зрелыми [Чалышев, 1974].

С начала казанского века и до конца перми (сейдинское – тальбейское время) аллювиальные, аллювиально-дельтовые, озерные, озерно-болотные и болотные равнинные ландшафты становятся преобладающими.

Уральская провинция. Для Уральской провинции, напротив, было характерно сочетание сильно расчлененного рельефа предгорий и сглаженных форм приморской аллювиальной равнины.

В геоморфологическом отношении это был, по-видимому, так называемый берег поднимающейся суши, что обуславливало пульсационное расширение наклонной в сторону моря береговой равнины [Щукин, 1938]. В ранней перми он был, по-видимому, слабо изрезан, беден бухтами и полуостровами. Большие реки отсутствовали.

В ассельское–кунгурское время ширина полосы суши перед Палеоуралом постепенно увеличивалась. В артинском веке это было связано с началом обширной регрессии, продолжившейся в кунгуре [Основные черты..., 1984].

По данным В.И. Игнатьева [1987], в соликамское время на территории Среднего Приуралья существовала аллювиальная равнина, ограниченная поднятиями Палеоурала на востоке и морским бассейном на западе. В ее пределах были широко развиты пресноводные и солоноватоводные озера, которые питались реками, стекавшими с горного хребта.

В шешминское время на фоне общей регрессии между Уральским морским бассейном и Палеоуралом развивались четыре пояса ландшафтно-седиментационных обстановок: сульфатородного лагунного бассейна, горько-соленых озер (Верх-

некамская впадина), озерно-аллювиальной равнины (осевая зона Волго-Уральской антеклизы) и красноцветной молассы (Уфа–Пермь–Соликамск) [Игнатьев, 1976].

Казанское время было отмечено продолжением регрессии Уральского морского бассейна, сопровождавшейся многочисленными осцилляциями. Вслед за регрессирующим морем на запад смещались указанные выше обстановки приморской равнины.

По мнению М.Ф. Ивахненко [2001], сформировавшийся в этих условиях тип ландшафта не встречается в настоящее время. «При отсутствии выраженных коннекторов – пишет он (там же, с. 9–10), – водные потоки, прорезавшие русла на склонах возвышенных участков, спускаясь к обширной равнине, покрытой преимущественно глинистыми отложениями, могли, не встречая препятствий, широко разливаясь по плоским низменностям, образуя подчас очень обширные, но крайне мелководные мореподобные структуры (“виэссы”: *very shallow sea, v.s.s.*), иногда открывавшиеся в настоящие морские бассейны, иногда распределенные стоками. Обширные болотистые периодически заливавшиеся маршеподобные структуры по берегам, покрытые полужидкой грязью с зарослями не образовывавших корневых сплетений гелофитов, видимо, преимущественно членистостебельных, и мелководные обширные площади “виэс” легко прорезались узкими глубокими руслами временных потоков, возникавших при усилении стока с возвышенностей, например, с западного склона Палеоурала. Встречая очень слабое сопротивление и грунта, и растительности, такие потоки, постепенно ослабевая, могли проникать очень далеко. При слабом влиянии растений на регуляцию процесса транспирации, при обсыхании маршей могли возникать такыроподобные структуры. При относительно длительном обсыхании и сильной инсоляции по микротрещинам почвы и корням растений шло обезызствление, образуя породы типа современных калькретов. Безусловно, даже при гумидном климате процессы седиментации и литогенезиса в таких обстановках могли происходить по тому же типу, что и сейчас в семиаридных и даже аридных областях, а уж тем более, в относительно засушливых условиях конца перми [Очев, 2000]».

При этом берег Уральского морского бассейна был, по-видимому, сильно изрезан бухтами, заливами, а также дельтами и эстуариями рек, стекавших с Палеоурала [Форш, Кириков, 1985].

В татарское время происходит окончательная деградация Уральского морского бассейна. В раннетатарское (уржумское) время в восточной части Урало-Поволжья (Удмуртия, запад Пермской области, восточная часть Татарстана и Кировской

области) широко распространяются крупные изолированные или связанные протоками мелководные пресные озера, питавшиеся речными стоками с Палеоурала. Западнее линии Устинов–Сыктывкар располагалось меридионально вытянутое распресненное море-озеро [Игнатьев, 1987].

Во второй половине татарского века (северодвинское и вятское время) на всей территории Приуралья и Русской платформы господствовал озерно-аллювиальный режим. В то же время, нельзя исключить существования в это время небольших остаточных морских бассейнов различной солености, в которых обитала реликтовая фауна [Кухтинов, 2002; Миних, 1989; Миних, Миних, 1998; и др.]. Климат был, по всей видимости, семиаридным [Игнатьев, 1963; Твердохлебов, 1996; и др.].

Результаты изучения верхнетатарских карбонатно-глеевых красноцветных палеопочв из районов р. Сухона [Якименко и др., 2000; Yakimenko et al., 1998] также указывают на семиаридный климат с резкими сезонными и вековыми (многовековыми) колебаниями количества атмосферных осадков.

* * *

На территории Южного Приуралья, по данным Г.И. Твердохлебова [1987, 1989] и других авторов, континентальный режим установился лишь с уфимского времени.

В начале казанского века он был нарушен локальной трансгрессией и восстановился лишь во второй его половине. В конце казанского века в рассматриваемом районе находилась структурная денудационная равнина, дававшая относительно небольшое количество обломочного материала, который отлагался на прилегавшей узкой озерно-аллювиальной низменности. Характер седиментации определяли активная соляная тектоника и аридный (семиаридный) климат.

К началу татарского времени степень распределения озерных котловин и привнос терригенного материала увеличивались, обуславливая переход к озерно-дельтовому режиму осадконакопления. Ширина озерно-дельтовой равнины, протягивавшейся узкой полосой вдоль почти всего восточного борта Предуральяского прогиба, достигала местами 35 км (в районе междуречья Урала и Сакмары).

В позднетатарское время рассматриваемая территория, по-видимому, представляла собой бессточную озерную равнину [Твердохлебов и др., 1989]. Основная мобилизация терригенного материала происходила в период дождей, когда временные потоки заполняли бессточные впадины, образуя временные озерные бассейны. В более продолжительный засушливый сезон эти озера высыхали и ландшафт принимал сухостепные или даже полупустынные формы. Усиливались процессы гипер-

генеза и образования аридных почв. При этом, по-видимому, сохранялись отдельные оазисы с более влажными и даже болотными условиями, где произрастала флора и находили убежище различные позвоночные животные.

В конце перми – начале триаса произошел общий подъем рассматриваемой территории, связанный с усилением горообразовательных процессов на Палеоурале, отмеченный перерывом в седиментации на границе перми и триаса.

Флорогенетические корни и связи Печорской провинции

Древнейшие растительные остатки известны в Печорском бассейне из отложений нижней части гусиной свиты юнъягинской серии, сопоставляемых по фауне с иргинским горизонтом артинского яруса [Пухонто, 1998]. Здесь найдены мелкие узкие листья кордаитов, фрагменты побегов членистостебельных, а также дисперсные семена голосеменных (вероятно, кордаитовых, – И.И.) *Sylvella alata*, *Samaropsis triquetra*, *S. frigida*, *Bardocarpus aliger* и др. [Геология месторождений угля..., 1965; Пухонто, 1998].

В средней части указанной свиты (песчаниковая толща) найдены *Sylvella* ex gr. *alata* и *Nephropsis* sp. nov. [Геология месторождений угля..., 1965].

По данным С.К. Пухонто [1998], в верхней части талатинской свиты, сопоставляемых с верхами артинского яруса, перечисленные растения получают более широкое развитие. Появляются элементы, характерные для саргинского горизонта стратотипической местности, – *Paracalamites decoratus*, *P. frigidus*, *Cordaites* sp., мелкоперышковые *Pecopteris* и мелкие округлого очертания семена типа *Cordaicarpus*.

В предположительно нижнеартинских [Опорный разрез..., 1980] отложениях гусиной (косынской) свиты разреза по р. Кожим (Печорское Приуралье) обнаружены захоронения, в которых доминируют руфлории типа *R. aff. tajmyrica*. Среди других остатков определены *Paracalamites* ex gr. *laticostatus*, *P. sp.*, *Mesocalamites* vel *Calamites* sp., *Pecopteris* aff. *denticulata*–*cristata*, *P. aff. alata*, *P. aff. ripensis*, *Lepeophyllum* cf. *acutifolium*, *Artisia* (?) sp., *Cordaicarpus* sp., *Bardocarpus* (?) sp. и др. [Наугольных, 1996а, б].

В.П. Владимирович [1981] указывает из предположительно артинских отложений Печорской синеклизы (р. Щугор) комплекс, включающий *Cordaites* sp., *Rufloria duvanica* (nom. illeg.), *Cardiocarpus cordatus*, *Paracalamites frigidus*, *P. decoratus* и *Callipteris conferta*.

В Большесынинской впадине в отложениях во-чаельской свиты, условно сопоставляемой с вер-

хами артинского яруса, Владимирович (там же) указывает *Callipteris conferta*, *Cordaites lancifolius*, *Cardiocarpus cordatus*, а также *Paracalamites frigidus* f. *heteromera*. Из верхнеартинских отложений вышележащей орловской свиты ею определены (там же) семена *Cardiocarpus cordatus*.

В предположительно артинских местонахождениях бассейна рек Вишера и Язьва, помимо перечисленных форм, Владимирович (там же) определены *Syniopteris expansa*, *Tyloedendron speciosum*, *T. sp.* и *Callipteris sniatkovii* (nom. illeg.).

Артинские местонахождения бассейна р. Чусовая включают, по данным Владимирович (там же), наряду с *Callipteris sniatkovii*, *Tyloedendron speciosum* и *Paracalamites frigidus*, также *Rufloria recta*, *Samaropsis extensa* и *Cordaicarpus* cf. *uralica*.

В артинских местонахождениях бассейна р. Сылва ею определены (там же), кроме *Paracalamites decoratus*, *P. frigidus*, *Tyloedendron speciosum*, *Callipteris conferta*, *C. sniatkovii*, *Syniopteris expansa*, *Cardiocarpus cordatus*, также *Pecopteris leptophylla*, *P. crenulata*, *P. kruglovii* (nom. illeg.), *Callipteris prae-longata*, *C. mucronatus* (comb. illeg.), *Paracalamites exilicostatus* (nom. illeg.) и *Rufloria duvanica*. С.В. Наугольных [1997б] указывает также из отложений урминской свиты (саргинский горизонт артинского яруса) *Dadoxylon* sp., *Pecopteris uralica*, *Ptychocarpus* (?) sp., *Taxodiella* (al. *Walchia*) cf. *bardaeana*, *Cordaicarpus* spp. и *Coenoxylon* cf. *scottii*.

Сходный комплекс, за исключением папоротников и хвойных, известен южнее, в бассейнах рек Бисерть и Уфа [Владимирович, 1981].

Еще южнее, в бассейне р. Ай, в отложениях габдрашитовой свиты вновь встречается комплекс, сходный по составу с комплексом Среднего Приуралья. Хвойные представлены остатками, определенными как *Walchia apressa*, а кордаитантовые – семенами *Cardiocarpus cordatus* и листьями *Rufloria duvanica* [Владимирович, 1981]. С.В. Наугольных [1998] указывает из этого района также *Sphenopteris* sp., *Cordaites* sp., *Rufloria* cf. *derzavinii*, *R. loriformis*, *Cordaicladus* sp. и *Entsovia* sp.

Наконец, еще далее на юг вдоль Урала, в бассейне р. Юрезань, В.П. Владимирович [1981] определен комплекс с наибольшим разнообразием хвойных: *Walchia apressa*, *W. similis*, *Taxodiella recticaulis*, *Ulmannia bardaeana*, *Brachyphyllum primordiale*. Среди других остатков необходимо отметить *Mauerites* sp., *Anthicocladus convexum*, *Samaropsis salamatica* и *S. pusilla*.

По данным В.П. Владимирович [Атлас..., 1986], в Южном Приуралье (Актюбинская обл.) еще в асельское время (а, возможно, уже в конце карбона) существовала флора, в которой произрастали еврамерийского облика хвойные, определенные ею как *Walchia schneideri*, *W. cf. parvifolia*, а также

голосеменные с семенами *Samaropsis* cf. *naumichensis*. Сакмарская флора Южного Приуралья, известная по местонахождениям в Симской мульде и в бассейне р. Сакмара включала хвойных *Walchia piniformis*, *Ernestiodendron* spp. и пельтаспермовых *Odontopteris* sp.

Такое географическое и стратиграфическое распространение таксонов позволяет сделать вывод о том, что уже в артинском веке на территории Западной Ангариды наметилась флористическая дифференциация, приведшая к образованию Печорской и Уральской провинций.

Для Печорской провинции (в первую очередь, Печорского бассейна) было характерно преобладание ангарского облика кордаитовых растений (*Bardocarpus aliger*, *Nephropsis* sp., *Sylvella alata*, *Samaropsis triquetra*, *S. frigida*). Хвойные, еврамерийского облика папоротники, каллиптериды и пельтаспермовые с листьями типа *Syniopteris*, вероятно, проникали сюда с юга, но не занимали видного положения в растительном покрове.

Уральская провинция, напротив, характеризовалась разнообразием каллиптерид (*Callipteris conferta*, *C. praelongata*, *C. mucronatus* и др.) и хвойных (*Walchia apressa*, *W. similis*, *Taxodiella recticulata*, *Ulmannia bardaeana*, *Brachyphyllum primordiale* и др.), а также присутствием еврамерийского облика папоротников (*Pecopteris leptophylla*, *P. crenulata* и др.), предполагаемых трихопитевых (*Maurerites*) и некоторых других растений.

Обе провинции (во всяком случае, в позднеартинское время) обладали сходным составом флоры водных и полуводных макрофитов (*P. decoratus*, *Paracalamites frigidus*), что, по-видимому, было связано с артинской регрессией Уральского морского бассейна и формированием более или менее взаимосвязанной гидрологической сети. Подобные обширные ареалы характерны для многих современных водных и полуводных макрофитов, что объясняется выравниванием условий их обитания и связанными с этим возможностями для дальних миграций.

Исходя из географического расположения намечающихся центров разнообразия каллиптерид, хвойных, а также еврамерийского облика папоротников и кордаитовых растений (сем. Cordaitaceae в понимании С.В. Мейена [19876]), можно предположить, что представители этих групп заселяли территорию Западной Ангариды с юга в ассельское и сакмарское время, дав первую заметную радиацию эндемиков в кунгуре Среднего Приуралья. В артинское время еврамерийского облика каллиптериды (*Callipteris conferta*) и кордаитантовые (*Cardiocarpus cordatus*) проникали уже в Печорское Приуралье, а *Syniopteris* и хвойные (*Tylodendron speciosum*) достигли в своем рас-

пространении районов бассейнов рек Вишера и Язьва.

* * *

Одним из источников формирования пермской флоры Печорской провинции могла быть флора близлежащих районов Сибирской палеофлористической области, о составе которой можно судить по раннепермской флоре Таймыра. Здесь в верхах верхнетурузовского подгоризонта, условно сопоставляемого по морской фауне с холодноложским горизонтом ассельского яруса [Ганелин, Котляр, 1984], известна флора, представленная довольно многочисленными, но однообразными листьями ангарских кордаитовых *Rufloria derzavinii* и *R. tajmyrica*. Предположительно из того же интервала разреза указывались также остатки *Ginkgophyllum ussovi* и *Gondwanidium* aff. *odontopteroides*, но эти данные нуждаются в подтверждении [Основные черты..., 1994]. При этом *R. tajmyrica* близка к виду *R. duvanica*, определявшемуся из артинских отложений Приуралья В.П. Владимирович [1981].

Из отложений угленосной ефремовской свиты Западного Таймыра, принадлежащей к вышележащему быррангскому горизонту и соответствующей, вероятнее всего, шиханскому горизонту ассельского яруса [Ганелин, Котляр, 1984], известен флористический комплекс, представленный типично ангарскими формами *Bardocarpus depressus*, *Rufloria derzavinii*, *R. tajmyrica*, *R. theodorii*, *Zamiopteris glossopteroides*, *Z. schmalhauseni* и др. [Основные черты..., 1984; Шведов, 1950]. По облику семян и листьев кордаитантовых этот комплекс близок к комплексу из отложений гусиной и талатинской свит Печорского бассейна.

Наконец, в верхах соколинского горизонта, сопоставляемого некоторыми авторами с сакмарским и артинским ярусами [Ганелин, Котляр, 1984], обнаружен богатый комплекс флоры, включающий ангарские папоротники *Prinadaeopteris tunguskana*, *Pecopteris lutkevitschi*, *Zamiopteris longifolia*, а также разнообразные семена растений Сибирской палеофлористической области – *Samaropsis skokii* и др. [Основные черты..., 1994].

Сказанное позволяет предположить, что, по-видимому, уже к началу артинского времени на свободную от моря территорию Печорского бассейна через районы современного Пай-Хоя расселились элементы сибирской флоры, в частности, ангарские кордаитовые (представители семейств Rufloriaceae и Vojnovskyaceae в понимании С.В. Мейена [19876]), предполагаемые дикранофилловые с листьями *Zamiopteris* и сибирского облика папоротники.

Флористический обмен Печорской провинции с флорами Сибирской палеофлористической

области, вероятно, происходил и позднее. Так, по-видимому, уже в уфимское (интинское) время на территорию Печорской провинции проникли растения с листьями *Ginkgophyllum*.

Постепенная стабилизация равнинной ландшафтной обстановки в кунгурское – уфимское время обусловили формирование господствующих климатических лесных сообществ с доминированием ангарских кордаитовых. Некоторые из этих сообществ являлись углематеринскими [Игнатьев, 2002].

Характерное для Печорской провинции разнообразие папоротников и аннулярий, по-видимому, было связано с экогенетической экспансией в разнообразные биотопы. По имеющимся данным, папоротники произрастали в травяном покрове речных пойм, берегов озер и кордаитовых лесов [Дмитриев, 1956, 1958; Игнатьев, 1993, 2002; Игнатьев, Игнатьев, 2001].

Высокое разнообразие аннулярий, являвшихся водными или полуводными растениями, вероятнее всего, было связано с их развитием в изолированных друг от друга озерных водоемах и речных системах.

* * *

Другой источник формирования печорской флоры находился, по-видимому, в соседней Уральской провинции. В кунгурское и уфимское время отсюда на территорию Печорской провинции проникали хвойные (*Walchia* и др.), каллиптериды (*Comia*), еврамерийского облика папоротники (*Asterotheca*, *Oligocarpia*, *Orthotheca*) и первые кардиолепидиевые (*Phylladoderma*, *Nucicarpus neuburgae*).

Судьба этих мигрантов была различна. Хвойные и папоротники заняли подчиненное положение акцессорных элементов. Каллиптериды (*Calopteris*, *Comia*, *Compsopteris*), дав небольшую радиацию, образовали особый тип сообществ, представленный моно- или олиговидовыми зарослями этих растений на речных поймах [Игнатьев, 1991, 1993, 2002].

И только кардиолепидиевые осуществили в первой половине казанского (сейдинского) времени мощную экогенетическую экспансию, опережая растения пойменных кордаитовых лесов в занятии заболоченных местообитаний, вновь образовавшихся в ходе регрессии Уральского морского бассейна. По-видимому, это было связано с эволюционным преобразованием их женских фруктификаций из открытых пельтоидов в полузамкнутые плавающие капсулы типа *Cardiolepis* и переходом от барохории к гидрохории [Игнатьев, 2002].

Источники и особенности формирования Уральской провинции

По сравнению с районами Печорской провинции, территория Уральской провинции характе-

ризовалась, по-видимому, более высоким динамизмом и разнообразием биотопов, ландшафтной пестротой и контрастностью, а в предгорных районах – малой протяженностью сочетаний форм рельефа и литологических разностей. Все это приводило к значительно большей, по сравнению с Печорской провинцией, нестабильности растительных ассоциаций. Определенная ритмичность в составе сообществ предгорий, нашедшая отражение в составе захоронений растительных остатков, вероятно, была связана с ритмичкой ландшафтной инфраструктуры (чередование долин и водоразделов, межгорных впадин и т.д.).

В уфимское и казанское время, с расширением прибрежной равнины, росла площадь более стабильных, протяженных и экологически выровненных местообитаний, что позволило сформироваться лесным формациям (см. ниже).

Одним из главных регуляторов флорогенеза Уральской провинции была длительная, хотя и не абсолютная, географическая изоляция, которая обусловила усиленное формообразование и экогенетическую экспансию в артинское и кунгурское время таких групп, как каллиптериды (*Callipteris*, *Sylvopteris* и др.), трихопитевые (*Mauerites*, *Biaropteris* и др.), предполагаемые дикранофилловые (*Mostochkia*, *Uralobaiera*) и хвойные (*Bardospermum*, *Kungurodendron* и др.). Уже в кунгурское время уровень эндемизма среди уральских хвойных достиг подсемейства (*Kungurodendroideae*).

В артинское и кунгурское время на территорию Уральской провинции, по-видимому, с юга, а также из Печорской провинции, проникали ангарские кордаитовые растения (*Rufloia derzavini*, *R. recta*, *Sulcinophropsis*, *Cordaite*, *Nephropsis*, *Vojnovskya*, *Sylkvella*, *Samaropsis triquetra* и др.) и голосеменные с листьями *Zamiopteris*. Последние заняли подчиненное положение, а кордаиты дали небольшую радиацию, образовав несколько эндемичных видов (*Rufloia laevis*, *R. papillosa*, *R. unica*, *Suchoviella triquetraphora* и др.) и родов (*Pholidophyllum*).

Наиболее представительные местонахождения типовой кунгурской флоры Среднего Приуралья приурочены к отложениям предгорной морской молассовой формации. Так, известное местонахождение на р. Чекарда заключено в отложениях надводных и подводных конусов выноса дельты горной реки, бравшей начало на западном склоне Палеоурала [Пономарева и др., 1998]. Среди описанных отсюда растительных остатков можно выделить принадлежавшие водным и полуводным макрофитам (*Paracalamites*, *Phyllothea*, *Sphenophyllum*), а также наземным рипарийным формам. Попытки осуществить ординацию последних по комплексному градиенту высотности–влажности, реконструировать растительные ассоциации и

увязать смены их доминантов с локальными флуктуациями климата [Пономарева и др., 1998] пока не дали надежных результатов.

Смена в разрезе разнообразной кунгурской флоры Уральской провинции обедненными уфимскими захоронениями, в которых доминируют эндемичные плауновидные типа *Viatscheslavia*–*Signacularia* и некоторые кардиолепидиевые (*Phylladoderma*, *Quasistrobus*), по всей видимости, не была связана с реальным уменьшением флористического разнообразия вследствие каких-либо климатических или иных кризисных воздействий (ср.: [Владимирович, 1982 и др.]).

Основная причина этой смены видится в соликамской трансгрессии и последовавшей за ней регрессии, освободивших от прежней растительности выровненные биотопы на морском побережье. Регрессия, по-видимому, совпала с усилением стока пресных вод с растущего Палеоурала и общим увлажнением климата. Все это вызвало быстрое распреснение прибрежно-морских вод, сделав возможным распространение указанных плауновидных и кардиолепидиевых вдоль морского побережья, в том числе, в пределы Печорской провинции.

При этом, в отдаленных от моря предгорных районах флора, по-видимому, развивалась весьма постепенно. Во всяком случае, позднепермские флоры Уральской провинции сохраняют преемственность с флорами кунгура [Владимирович, 1982].

По данным В.П. Владимирович [1984], в казанское время на территории Прикамья, по берегам рек и, возможно, на побережье Уральского морского бассейна, произрастали лесные ассоциации с доминированием кардиолепидиевых (*Phylladoderma*, *Quasistrobus*)¹¹ и других пельтаспермовых (*Odontopteris*, *Syniopteris*, *Tatarina*). Эти ассоциации “не отличались видовым разнообразием и были, возможно, моновидовыми. Вся эта небогатая видами прибрежная лесная формация существовала в условиях сезонного теплого и умеренно влажного морского климата, о чем свидетельствуют крупные, хорошо развитые, цельнокрайние или сильно рассеченные листья птеридоспермов и плоские листья” кардиолепидиевых [Владимирович, 1984, с. 13]. “По сравнению с гумидным климатом Печорской провинции этого же времени в Прикамье климатические условия были более засушливыми. На относительное увеличение засушливости указывают в большей степени выраженный ксероморфизм *Phylladoderma meridionalis*... по сравнению с печорским видом этого рода – *P. arberi*. Также более ксероморфный облик имеют листья камышлинского *Prynadaeopteris* (?) *minuta*, по сравнению с его печорскими представителями.

¹¹ В.П. Владимирович [1984] ошибочно относил эти растения к хвойным.

Перышки *P. kazanica* в отпечатках густого черного цвета с толстыми погруженными жилками и повернутыми краями также, скорее всего свидетельствуют о существовании растения в условиях относительной засушливости, которые имели место в приморских районах” (там же, с. 13–14).

* * *

Значительный интерес для реконструкции флорогенеза Уральской провинции представляют позднекаменноугольные и раннепермские флоры Казахстана. К.З. Сальменова [1977, 1978, 1979, 1982, 1984] выделила в раннепермских, по ее представлениям, отложениях Северного Прибалхашья два последовательных флористических комплекса: колдарский и кызылкинский.

В составе колдарского комплекса присутствуют как ангарские, так и еврамерийского облика элементы. Он представлен членистостебельными *Calamites gigas*, *C. suckovii*, *Palaeostachya* sp., *Bakanasia* sp., *Paracalamites similis*, *P. aff. striatus*, *P. frigidus*, *Phyllothea* sp., тригонокарповыми *Neuropteris macrophylla*, *Tetragonocarpus* sp., папоротниками и голосеменными *incertae sedis* с папоротниковидной листвой *Angaropteridium cardiopteroides*, *Adenopteris kazachstanica*, *Pecopteris* cf. *anthriscifolia*, *Sphenopteris germanica*, *Sphenopteris* sp., каллиптеридами *Callipteris naumammii*, голосеменными *Zamiopteris glossopteroides*, кордаитовыми *Rufloia theodori*, *R. tajmyrica*, *Cordaites* ex gr. *principalis*, *Cordaites* sp., хвойными *Lebachia schlotheimii*, *L. schneideri*, *Ernestiodendron filiciforme*, *Walchiostrobus* sp., а также *Ginkgophyllum usevolodii*, *Dicranophyllum* aff. *similis*, *Lecrosia florinii*, *Taeniaphyllum buragoae* и *Samaropsis* aff. *pusilla*. При этом в более южных местонахождениях комплекса преобладают хвойные, а в более северных – кордаитовые растения (прежде всего, руфлориевые).

Кызылкинский комплекс включает ангарские формы *Paracalamites similis*, *P. decoratus*, *P. frigidus*, *Phyllothea striata*, *Rufloia derzavini*, *R. minuta*, *R. tajmyrica*, *Cordaites concinnus*, *C. candalepensis*, *Zamiopteris longifolia*, *Z. schmalhauseni*, *Ginkgophyllum simile*, *Taeniaphyllum buragoae*, *Samaropsis* sp., *Cordaicarpus* sp. и др.

По данным палеоботанического Коллоквиума по флорам верхнего палеозоя Северного Прибалхашья (Алма-Ата, 1990 г.), в колдарском комплексе “преобладают ангарские кордаиты (*Rufloia* ex gr. *theodori*, *R. subangusta*), кордаиты еврамерийского облика, птеридоспермы (*Angaropteridium* ex gr. *cardiopteroides*, *Angaridium finale*), гинкгофиты (*Ginkgophyllum* ex gr. *ussovii*), дикранофилловые, *Zamiopteris*, хвойные, семена”. Наиболее вероятный возраст комплекса “средний–поздний карбон (вторая половина C₂ – C₃)”¹².

¹² Цит. по неопубликованной резолюции Коллоквиума, с. 2. Копия хранится в научном архиве автора.

Кызылкинский флористический комплекс "чрезвычайно близок к таковому верхнебалахонской подсерии (P_1) Кузбасса. Примесь еврамерийских элементов не отмечалась. Отсутствие постепенных переходов с колдарским комплексом позволяет предположить полное или частичное выпадение аналогов комплексов промежуточной свиты Кузбасса. Кызылкинский комплекс примерно соответствует, таким образом, верхнебалахонской подсерии Кузбасса (P_1) без ее нижней четверти"¹³, т.е., в основном, артинскому и кунгурскому ярусам [Верхний палеозой..., 1988].

Определенную В.П. Владимирович [Атлас..., 1986] ассельскую (позднекаменноугольную?) флору Актюбинского Приуралья и сакмарскую флору Симской мульды и р. Сакмара (см. выше) по возрасту и составу можно рассматривать в качестве обедненного аналога колдарского комплекса Северного Прибалхашья.

Такое сопоставление позволяет предположить, что заселение территории Уральской провинции растениями началось в конце карбона, с юга, выходцами из позднекаменноугольных флор Казахстана и Центральной Ангариды. Среди этих мигрантов могли быть *Paracalamites similis*, *P. aff. striatus*, *P. frigidus*, тригонокарповые с невротероидными перышками и тригонокарпоидными семенами, птеридоспермы incertae sedis типа *Angaropteridium cardiopteroides*, папоротники типа *Pecopteris anthriscifolia*, *Sphenopteris* spp., каллиптериды, крупнолистные *Zamipteris*, кордаитовые ангарского (*Rufloria tajmyrica*) и еврамерийского (*Cordaites* ex gr. *principalis*) облика, хвойные, а также растения с листьями типа *Ginkgophyllum* и *Dicranophyllum*.

* * *

Северные миграции казахстанских элементов подтверждаются данными по восточному склону Урала. Г.И. Вялухин и Н.С. Студенко [1967] обнаружили предположительно в отложениях самых низов перми Магнитогорского синклинория (в 40 км к север-северо-востоку от г. Гай) растительные остатки, определенные С.В. Мейеном как *Paracalamites* sp., *Asterophyllithes* sp., *Sachyogyrus multifarius*, *Callipteris laevidensis* (?), *Walchia* sp., *Tylodendron* aff. *obscurum* и *Carpolithes* sp.

В Кременном Логу (1,5 км от г. Магнитогорск) ими были найдены остатки ископаемой древесины типа *Dadoxylon*, а также отпечатки членисто-стебельных и птеридоспермов, определенных М.В. Любимовой как *Calamites schuetziformis* и *Angaridium potaninii* (по мнению С.В. Мейена, последние остатки, скорее всего, принадлежат *Dicranopteris regia*).

По данным Г.В. Дюпиной, спорово-пыльцевой комплекс из Кременного Лога сходен с комплексами из верхов катской свиты Тунгусского бассейна и алыкаевской свиты Кузнецкого бассейна, "не являясь полными их аналогами" [Вялухин, Студенко, 1967, с. 126]. Возраст последних подразделений определяется как позднекарбонный (соответственно, московский – гжельский и касимовский – гжельский ярусы) [Верхний палеозой..., 1988].

Рассмотренный комплекс растительных остатков также обнаруживает сходство с колдарским, которое, возможно, отражает генетические связи материнских флор.

* * *

Ангарский состав кызылкинского комплекса, возможно, свидетельствует о том, что, начиная с артинского времени, Уральская провинция граничила с юга со сформировавшимися в Северном Казахстане флорами ангарского происхождения и, по всей вероятности, обменивались с ней отдельными элементами.

О таком обмене говорит, в частности, появление в составе самого молодого пермского комплекса Северного Прибалхашья (бакалинского), имеющего, предположительно, уфимский или казанский (но не татарский) возраст¹⁴, кардиолепидиевых *Phylladoderma*.

Флорогенетическая типизация и этапность развития пермских флор Западной Ангариды

С точки зрения типизации флор по соотношению процессов автохтонного развития и иммиграции растений [Теоретические и методические проблемы..., 1987], пермские флоры Западной Ангариды принадлежат к *миграционному* типу, поскольку формировались, преимущественно, на основе аллохтонных миграционных элементов.

При этом, если Печорская флора была *чисто миграционной* (т. е. формировалась заново на освободившихся от моря первично заселяемых пространствах), то на территории Уральской провинции могли сохраниться отдельные реликты древнеуральских флор карбона (*Cardioneura*, *Trigonocarpus*). В то же время, и здесь имело место образование новой флоры на основе преимущественно аллохтонных элементов.

После периода активной иммиграции развитие флор Уральской и Печорской провинций шло преимущественно автохтонно. По выражению А.И. Толмачева [1986], для этих флор было характерно "автохтонное формообразование на миграционной основе".

¹³ Там же, с. 3.

¹⁴ Там же, с. 4.

Пермские флоры обеих провинций Западно-Ангарской области прошли выделяемую флорогенетиками [Камелин, 1987] стадию *прогрессивно развивающейся флоры*, для которой характерны высокие темпы видообразования и миграционный потенциал растений.

У флоры Печорской провинции она продолжалась в течение кунгурского и большей части уфимского времени. Одними из последних, по-видимому, были заселены районы о-вов Новая Земля. Здесь в отложениях белушинской свиты, сопоставляемой по морской фауне с уфимским ярусом, найден печорского облика флористический комплекс, представленный *Phylladoderma arberi*, *Cardiolepis piniformis*, *Nucicarpus piniformis*, *Cordaitea singularis*, *Paracalamites frigidus*, *Entsovia* sp. и др. [Основные черты..., 1984; Пермские отложения..., 1981].

В казанское и первую половину татарского времени флора Печорской провинции перешла в стадию *стабилизировавшейся флоры*¹⁵, характеризующуюся относительно неизменным видовым богатством и стабильно невысокими темпами видообразования.

В позднеататарское время флора Печорской провинции постепенно переходит в стадию *угасающей флоры*. Ее таксономическое разнообразие обедняется. Из таксономического спектра выпадают целые группы (каллиптериды, руфлориевые), во многом определявшие облик этой флоры.

Флора Уральской провинции прошла фазу прогрессивного развития в артинское и кунгурское время, вступив, начиная с уфимского времени, в период относительно стабильного развития, продолжавшийся до конца татарского времени.

Переломным событием в истории пермских флор Западной Ангарида стала окончательная деградация в позднеататарское время Уральского морского бассейна. Она нарушила их длительную географическую изоляцию и обусловила, к тому же, общую континентализацию климата. Империтная (барьерная) западная граница фитохорий Западной Ангарида по береговой линии перестала существовать. Это вызвало неравномерное фронтальное расселение растений на территорию Русской платформы и образование новых флористических общностей. Новая западная граница приобрела, таким образом, прогрессивно-транзитивный характер (см. рис. 5).

В то же время, и в триасе на территории Тимано-Печорской нефтегазоносной провинции и других районов бывшей западной окраины Ангарида продолжали существовать флоры, сохранявшие преемственность с местными флорами поздней

перми [Владимирович, 1986; Храмова, 1977; Ярошенко и др., 1991; и др.]. Унаследованный эндемизм этих флор позволил С.Н. Храмовой [1977] выделить для позднего триаса Приуральскую провинцию в составе Индо-Европейской палеофлористической области.

Западноангарские корни “татаринской” флоры Русской платформы

Одной из флористических общностей, возникших в результате распада Уральского морского бассейна и миграций западноангарских растений, стала, по-видимому, позднеататарская “татаринская” флора Русской платформы [Гоманьков, Мейен, 1986].

В Южном Приуралье ее аналоги являются терминальной флорой перми Уральской провинции. От одновозрастных флор Русской платформы они отличаются присутствием *Cordaitea* и *Rusfloria*, что дало основание А.В. Гоманькову [2002а] выделить здесь Башкирский палеофлористический округ.

В Оренбургском и Башкирском Приуралье листья типа *Pursongia*, возможно, принадлежавшие предкам позднеататарских *Tatarina* Русской платформы, появляются, по крайней мере, в позднеказанских отложениях [Коньков, 1967]. В Печорском бассейне пурсонгии достоверно известны начиная с низов тальбейской свиты печорской серии (предположительно, низы верхнеказанского подъяруса).

Вероятно, в результате распада Уральского морского бассейна на относительно небольшие водоемы различной солености некоторые виды позднеататарской флоры Западной Ангарида, в частности, кардиолепидиевых [*Phylladoderma* (*Aequistomia*) и др.] и пельтаспермовых (*Pursongia*, *Tatarina*), по долинам палеорек и другим выровненным биотопам распространились далеко на запад, образуя там небогатые видами сообщества “татаринской” флоры Русской платформы.

Некоторые элементы этой флоры могли мигрировать из флор бывшего восточного побережья Уральского морского бассейна (*Quadrocladus* и др.), но этот вопрос требует дальнейших исследований.

Биохории поздней перми Западной Ангарида

В современной биогеографии не раз делались попытки выделить биохории – единицы комплексного обоснования, характеризующиеся распространением различных групп организмов. Как отмечает О.Л. Крыжановский [2002], общие закономерности распространения наземных животных, в частности, насекомых, а также высших растений, достаточно

¹⁵ Здесь и далее стадии флорогенеза даны по Р.В. Камелину [1987].

сходны. В частности, по данным П.П. Второва [Второв, Дроздов, 2001], вопреки распространенному мнению, способность позвоночных к расселению и преодолению препятствий значительно ниже, чем у большинства растений (исключение составляют некоторые птицы и рукокрылые).

Сказанное позволяет наметить основы единого районирования суши земного шара. При этом наилучшие результаты дает использование ко-эволюирующих групп, таких как, например, растения, сухопутные насекомые-фитофаги и позвоночные. Известно, что насекомые-фитофаги, как правило, достаточно узко специализированы по кормовым растениям и по питанию на их определенных тканях [Бигон и др., 1989; Чернышев, 1996].

* * *

Сопоставление данных по флоре, позвоночным и насекомым-фитофагам позволяет наметить на территории Западной Ангариды, по крайней мере для казанского времени, *Западно-Ангарское* биотическое царство с двумя областями – *Затиманской* и *Приуральской*.

По данным Д.Е. Щербакова [2001], равнокрылые насекомые (Нотоптерга) из семейства Archescutiniidae распространились в Западной Ангариде вместе с экспансией пельтаспермовых и хвойных. Как показано выше, эта экспансия происходила с юга вдоль Палеоурала в артинское–кунгурское время, начавшись, возможно, уже в ассельский век. При этом, архесцинтиниды приурочены, в основном, к флорам с доминированием хвойных и, вероятно, обитали преимущественно на них [Щербаков, 2001].

Незначительное присутствие хвойных в пермских флорах Печорского бассейна и Печорской синеклизы позволяет предположить, что указанная группа насекомых была распространена, преимущественно на территории Уральской палеофлористической провинции. Равнокрылые насекомые доминировали там в раннеказанское время, составляя до четверти всех известных видов. Затем их количество уменьшается, а в татарское время они становятся редки [Щербаков, 2001].

В казанское время на территории Западной Ангариды отчетливо выделяются два территориальных комплекса позвоночных – *Интинский* и *Очерский* [Ивахненко, 2001] (рис. 6).

Интинский комплекс является эндемичным для затиманского региона, соответствующего Печорской палеофлористической провинции. Он содержит одно эндемичное семейство Intasuchidae, что может указывать на длительность географической изоляции (“Затиманский рефугиум” М.Ф. Ивахненко). Конкретные пути формирования комплекса неизвестны.

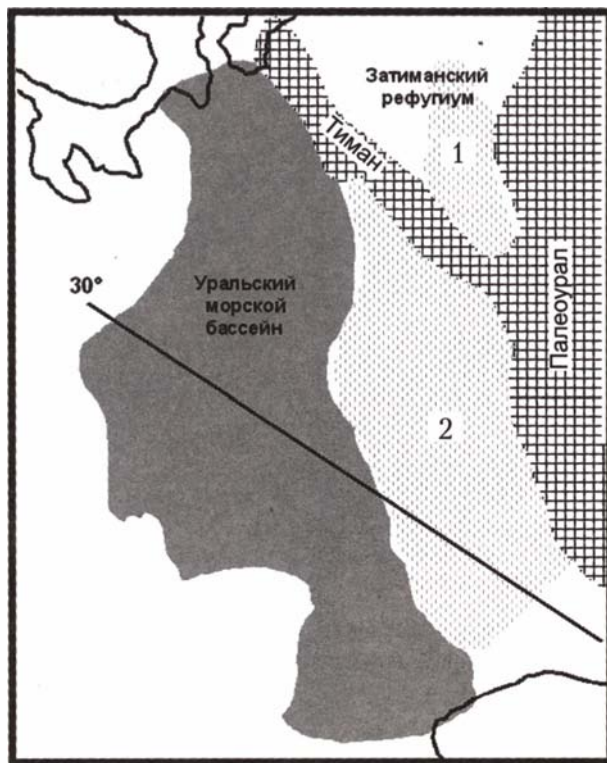


Рис. 6. Области расселения тетрапод на восточном побережье Уральского морского бассейна в казанском веке

1, 2 – территории распространения комплексов тетрапод: 1 – Интинского, 2 – Очерского; 30° – палеоширота (по: [Ивахненко, 2001], с изменениями)

Очерский комплекс, представленный несколькими фаунистическими ассоциациями, был приурочен к восточному берегу Уральского морского бассейна и территориально соответствовал Уральской палеофлористической провинции (во всяком случае, прибрежно-равнинной ее части).

Для комплекса характерен ряд эндемичных семейств (Belebeyidae, Rhipaeosauridae, Venyukoviidae и др.). Некоторые акцессорные группы тетрапод (Enosuchidae, Captorhinidae, Bolosauridae) представлены самыми наземными биоморфами Инты и, по-видимому, мигрировали оттуда [Ивахненко, 2001]. Это косвенно подтверждает представление С.В. Мейена о стационарном, не связанном с каким-либо физико-географическим барьером характере границы между Печорской и Уральской палеофлористическими провинциями.

По мнению М.Ф. Ивахненко [2001, с. 168], Очерский комплекс на начальном этапе формировался “путем совместных инвазий с севера, из Затиманья, и с юго-запада, из Центральной и Западной Европы (Западноевропейская раннепермская подобласть: [Каландадзе, Раутиан, 1983])

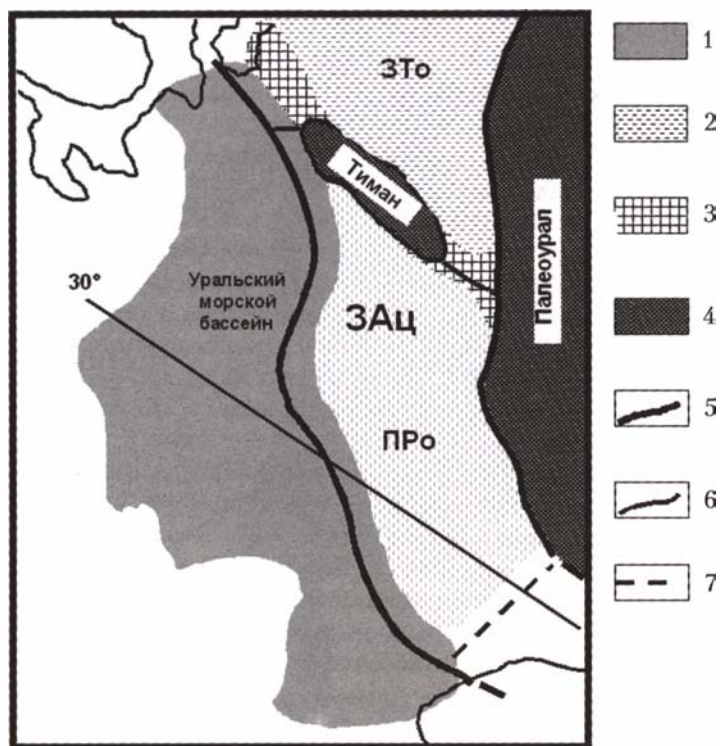


Рис. 7. Биogeографическое районирование Западной Ангариды в казанском веке (палеogeографическая основа по: [Форш, Кириков, 1985], с упрощениями)
ЗАц – Западно-Ангарское биотическое царство; 3То – Затиманская биотическая область; ПРО – Приуральская биотическая область. 1 – море; 2 – низменная суша; 3 – возвышенная суша; 4 – горные сооружения; 5 – граница царства и совпадающие с ней границы областей и провинций; 6 – границы областей; 7 – условная южная граница Приуральской биотической провинции

и территорий динозаврских фаун северного борта Тетиса, Кавказо-Тяньшаньского перешейка. Но, главное, не исключено, что ряд нативных форм является остатком первичного населения уже упоминавшейся узкой прибрежной полосы южной части восточного Приуралья уфимского времени”.

Вероятно, указанные инвазии с юга протекали еще в доуфимское время вместе с распространением растений евразийского и ангарского облика. Таким образом, Западно-Ангарское биотическое царство представляло собой существовавший в течение большей части перми географический изолят, основные границы которого носили импедитный (барьерный) характер и проходили по западному склону Палеоурала и по восточному побережью Уральского морского бассейна (рис. 7). Для него характерно наличие нескольких эндемичных или почти эндемичных семейств животных и растений (см. выше), а так-

же весьма значительное число эндемичных родов и видов.

Затиманская и Приуральская биотические области территориально соответствуют Печорской и Уральской палеофлористическим провинциям, характеризующимся, в основном, эндемичными родами и видами, а также эндемичными семействами и подсемействами животных и растений (см. выше).

Более детальная характеристика этих биоохрий и анализ их истории выходят за рамки настоящей работы.

Благодарности

Автор признателен Ю.Б. Гладенкову, М.В. Дуранте, Ю.В. Мосейчик (все – Геологический институт РАН, Москва), а также А.В. Гоманькову (Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург) за ценные советы и замечания при подготовке статьи.

Литература

- Атлас характерных комплексов пермской фауны Урала и Русской платформы / Под ред. В.П. Горского, М.А. Калмыковой. Л.: Недра, 1986. 328 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
- Богомазов В.М. Позднепалеозойские озера Урало-Монгольского подвижного пояса // Г.Г. Мартинсон, И.Ю. Неуструева (ред.). История озер позднего палеозоя и раннего мезозоя. Л.: Наука, 1987. С. 96–114.
- Богомазов В.М., Македонов А.В., Неуструева И.Ю. Распространение озерных бассейнов в позднем палеозое (карбон–пермь) // Г.Г. Мартинсон, И.Ю. Неуструева (ред.). История озер позднего палеозоя и раннего мезозоя. Л.: Наука, 1987. С. 78–96.
- Бураго В.И. О флористических связях между западной и восточной частями Ангариды в перми // Палеонтол. журн. 1976. № 1. С. 94–103.
- Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. 424 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 208).
- Верхний палеозой Ангариды: Фауна и флора. Новосибирск: Наука, 1988. 265 с.
- Владимирович В.П. Артинская флора Урала. М.: ВИНТИ, 1981. 51 с. (Деп. в ВИНТИ; № 2391-81).
- Владимирович В.П. Типовая уфимская флора Урала. М.: ВИНТИ, 1982. 100 с. (Деп. в ВИНТИ; № 3470-82).
- Владимирович В.П. Типовая казанская флора Прикамья. М.: ВИНТИ, 1984. 92 с. (Деп. в ВИНТИ; № 4571-84).
- Владимирович В.П. Атлас характерных комплексов флоры триаса Челябинского бассейна на Восточном Урале. М.: ВИНТИ, 1986. 57 с. (Деп. в ВИНТИ; № 4091-86).
- Второв П.П., Дроздов Н.Н. Биогеография. М.: ВЛАДОС Пресс, 2001. 304 с.
- Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений. 2-е изд., испр. и доп. М.; Л.: Сельхозгиз, 1933. 415 с.
- Вялухин Г.И., Студенко Н.С. О находке пермской флоры на территории Магнитогорского мегасинклинария (Урал) // Сов. геология. 1967. № 8. С. 125–127.
- Ганелин В.Г., Котляр Г.В. Корреляция пермских отложений Биармийской области // Г.В.Котляр, Д.Л.Степанов (ред.). Основные черты стратиграфии пермской системы. Л.: Недра, 1984. С. 142–141.
- Геология месторождений угля и горючих сланцев СССР. Т. 3: Печорский угольный бассейн и другие месторождения угля Коми АССР и Ненецкого национального округа / Под ред. Г.М. Ярославцева. М.: Недра, 1965. 489 с.
- Глухова Л.В. Микроструктура кордаитоподобных листьев нижней перми Приуралья // Палеонтол. журн. 1984. № 3. С. 120–127.
- Гоманьков А.В. Новые позднепермские (татарские) лепидофиты Ангариды // М.А.Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002а. С. 218–231.
- Гоманьков А.В. Флора и стратиграфия татарского яруса Восточно-Европейской платформы. Автореф. дис. ... д-ра. геол.-минерал. наук. М., 2002б. 48 с.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 401).
- Грунт Т.А. Биогеография пермских морских бассейнов // Палеонтол. журн. 1995. № 4. С. 10–25.
- Дмитриев Г.А. Интинское ископаемое озеро // Природа. 1956. № 11. С. 105–107.
- Дмитриев Г.А. Условия захоронения нижнепермских позвоночных в Интинском районе и их палеогеографическое значение // 25 лет геологического изучения Печорского бассейна. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1958. С. 137–149.
- Домбровская Х.Р. Семена пермских растений Печорского угольного бассейна и их стратиграфическое значение // Мат-лы по геол. и полезн. ископ. Северо-Востока Европ. части СССР. 1976. № 8. С. 28–56.
- Дуранте М.В. О соотношении верхнепермской флоры Наньшаня с одновозрастными ангарскими флорами // Палеонтол. журн. 1980. № 1. С. 125–135.
- Дуранте М.В. Реконструкция климатических изменений в позднем палеозое Ангариды (на основе фитогеографических данных) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 2. С. 25–37.
- Дуранте М.В., Дмитриев В.Ю., Павлова Е.Е. Палеогеография Монголии и сопредельных районов в позднем палеозое // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1985. Т. 60, вып. 4. С. 84–94.
- Дуранте М.В., Лувсанцэдэн У. Основные черты развития южной ветви Субангарской палеофлористической области // М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 247–261.
- Есаулова Н.К. Флора казанского яруса Прикамья. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. 175 с.
- Жарков М.А., Чумаков Н.М. Палеогеография и обстановки седиментации во время пермо-триасовых биосферных перестроек // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2001. Т. 9, № 4. С. 29–54.
- Залесский М.Д. Гондванская флора бассейна реки Печоры. 1: Река Адзъва // Зап. Уральск. о-ва любителей естествознания. 1914. Т. 33. С. 1–33.
- Залесский М.Д. Пермская флора уральских пределов Ангариды: Атлас // Тр. Геол. ком. Н.С. 1927. Вып. 176. 52 с. 46 табл.
- Залесский М.Д. О выделении бардинского яруса в пермских отложениях Урала и его ископаемая флора // Проблемы палеонтологии. Т. 2/3. М.: МГУ, Палеонтол. лаб., 1937. С. 100–101.
- Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф. Пермская флора Печорского Урала и хребта Пай-Хоя. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 56 с.
- Зимина В.Г. Флора ранней и начала поздней перми Южного Приморья. М.: Наука, 1977. 128 с.
- Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плаката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь, 2001. 200 с.
- Игнатов М.С. Листостебельные мхи верхнетатарских отложений севера Русской платформы. М.: ВИНТИ, 1987. 90 с. (Деп. в ВИНТИ; № 2840-В87).
- Игнатьев В.И. Татарский ярус центральных и восточных областей Русской платформы. Ч. 2: Фауны и палеогеография. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1963. 337 с.
- Игнатьев В.И. Формирование Волго-Уральской антеклизы в пермский период. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. 256 с.

- Игнатьев В.И. Позднепермские озера Волго-Уральской антеклизы // Г.Г. Мартинсон, И.Ю. Неуструева (ред.). История озер позднего палеозоя и раннего мезозоя. Л.: Наука, 1987. С. 140–148.
- Игнатьев Д.А., Игнатьев И.А. Эволюция растительности и условий осадконакопления в поздней перми Большесынской впадины Предуральяского краевого прогиба // М.А. Ахметьев, А.В. Гоманьков, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Москва, 25–26 декабря 2000 г. М.: ГЕОС, 2001. С. 178–186.
- Игнатьев И.А. Семена из перми Печорского Приуралья (материалы к ревизии основных таксонов). М.: ВИНТИ, 1983. 62 с. (Деп. в ВИНТИ; № 6126-83).
- Игнатьев И.А. Семена из перми Печорского Приуралья (материалы к ревизии основных таксонов). Ч. 2. М.: ВИНТИ, 1987. 87 с. (Деп. в ВИНТИ; №591-В87).
- Игнатьев И.А. Морфология и систематическое положение *Pholidophyllum ornatum* Zal. (кунгур Приуралья). М.: ВИНТИ, 1988. 26 с. (Деп. в ВИНТИ; № 5791-В88).
- Игнатьев И.А. Парасинтаксономия фитоориктоценозов из перми Печорского бассейна и Приуралья методом Браун-Бланке и ее значение для палеогеоботанических и стратиграфических построений. Ч. 1: Систематика фитоориктоценозов. М.: ВИНТИ, 1991. 119 с. (Деп. в ВИНТИ; № 564-В91).
- Игнатьев И.А. Палеогеоботанические основы зонального расчленения континентальных флороносных толщ (на примере верхней перми Печорского бассейна и Приуралья) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1, № 5. С. 63–71.
- Игнатьев И.А. Эволюция растительности и угленакопление в поздней перми Печорского бассейна и Приуралья // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2002. Т. 10, № 4. С. 20–34.
- Игнатьев И.А. Общие фитогеографические модели и эволюция позднепалеозойских флор Ангарида // М.В. Дуранте, И.А.Игнатьев (ред.). Эволюция флор в палеозое: Сборник научных трудов. М.: ГЕОС, 2003. С. 15–32.
- Игнатьев И.А. Принципы и задачи палеофлористического районирования суши в палеозое (*В печати*).
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя // Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983. С. 6–44.
- Камелин Р.В. Процесс эволюции растений в природе и некоторые проблемы флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II рабочего совещания по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л.: Наука, 1987. С. 36–42.
- Коньков Л.В. Флора верхнепермских отложений Оренбургского и южной части Башкирского Приуралья // Вопр. геол. Южн. Урала и Поволжья. Вып. 4. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1967. С. 21–26.
- Красилов В.А., Наугольных С.В. Пермские биомы, экотопы и климатические зоны // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. М.: ПИН РАН, 2001. С. 53–63.
- Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. 237 с.
- Кухтинов Д.А. Об экологической валентности неморских позднепермских и триасовых остракод *Darwinuloscopia* // Н.Я. Жидовинов, Д.А. Кухтинов (ред.). Памяти Галины Ивановны Кармишиной. Саратов: Научная книга, 2002. С. 104–108.
- Македонов А.В. Формации Печорского бассейна и некоторые закономерности образования и развития угленосных формаций // Угленосные формации некоторых регионов СССР: Сборник статей научных сотрудников Ленинградских геологических учреждений АН СССР. Вып. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 147–186.
- Мейен С.В. О некоторых проблемах палеофлористики палеозоя (Автореф. докл., прочитанного 25.12.1964 г.) // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1965. Т. 40, вып. 3. С. 141–142.
- Мейен С.В. Пермские флоры Русской платформы и Приуралья. М.: Наука, 1971. С. 294–308. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 130).
- Мейен С.В. *Cardiolepidaceae* – новое пермское семейство хвойных Северной Евразии // Палеонтол. журн. 1977. № 3. С. 128–138.
- Мейен С.В. Палеофлористика палеозоя // Стратиграфия в исследованиях Геологического института АН СССР. М.: Наука, 1980. С. 107–117.
- Мейен С.В. Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. 159 с.
- Мейен С.В. Филогения высших растений и флорогенез // Палеонтология. М.: Наука, 1984. С. 75–80. (27-й МГК. Секция С.02. Доклады; Т. 2).
- Мейен С.В. Пермские хвойные Западной Ангарида. М.: ВИНТИ, 1986. 141 с. (Деп. в ВИНТИ; № 3405-В86).
- Мейен С.В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. 1987а. Т. 48, № 3. С. 287–310.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справочное пособие. М.: Недра, 1987б. 403 с.
- Мейен С.В. Каменноугольные и пермские флоры Ангарида (Обзор) // С.В.Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990. С. 131–223.
- Миних М.Г. О генезисе татарских красноцветов русской платформы // М.А.Ахметьев (ред.). Палеофлористика и стратиграфия фанерозоя. М., 1989. С. 139–141.
- Миних М.Г., Миних А.В. К вопросу о корреляции позднепермских разнофациальных разрезов востока Европейской России по ихтиофауне // Международный симпозиум “Верхнепермские стратотипы Поволжья”, 28 июля – 3 августа 1998 г. Тезисы. Казань: Изд-во Мастер Лайн, 1998. С. 110–112.
- Муравьев И.С. Карбон Печорского Приуралья. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1968. 226 с.
- Муравьев И.С. Стратиграфия и условия формирования пермских отложений Печорского Приуралья. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1972. 202 с.
- Наугольных С.В. Таксономический состав нижнекаменноугольной флоры (сакмарский ярус Приполярного Урала) и ее значение для флостратиграфии // Геологические исследования литосферы. М.: Ин-т литосферы РАН, 1996а. С. 38–42.
- Наугольных С.В. Пермские флористические комплексы Кожимского разреза (Печорское Приуралье), их возраст и таксономический состав // М.А. Ахметьев, М.П. Долуденко (ред.). Чтения памяти Всеволода Андреевича Вахрамеева: Сборник тезисов и докладов. 13–14 ноября 1996 г. М.: ГЕОС, 1996б. С. 49–54.
- Наугольных С.В. Новые тригонокарпоидные семена бардинской флоры // Палеонтол. журн. 1997а. № 3. С. 80–87.
- Наугольных С.В. Остатки растений анатомической сохранности из урминской свиты (артинский ярус) Среднего Урала // М.А. Ахметьев, А.В. Гоманьков (ред.). Чтения памяти Сергея Викторовича Мейена. Сборник тезисов. 26 марта 1997 г. М., 1997б. С. 14–17.
- Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. М.: ГЕОС, 1998. 200 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 509).
- Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 1: Плауновые и гинкговые (*Lycopodiales et Ginkgoales*). М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 3–64. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 43).

- Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 2: Членистостебельные (Sphenopsida). М.: Наука, 1964. 139 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 111).
- Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 3: Кордаитовые (Cordaitales), войновские (Vojnovskyales), семена голосеменных неясного систематического положения (Semina gymnospermarum incertae sedis). М.: Наука, 1965. 145 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 116).
- Опорный разрез нижней перми по р. Кожим: Доклад на заседании Президиума Коми филиала АН СССР 26 июня 1980 г. Сыктывкар, 1980. 53 с. (Серия препринтов "Научные доклады" Коми филиала АН СССР; Вып. 58).
- Основные черты стратиграфии пермской системы / Под ред. Г.В. Котляра, Д.Л. Степанова. Л.: Недра, 1984. 280 с.
- Очев В.Г. Климатобиогеография и тетраподы пермотриасовой Пангеи // Бюл. МОИП. Отд. геол. 2000. Т. 75, вып. 5. С. 42–46.
- Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна / Под ред. С.В. Мейена. Л.: Наука, 1983. 325 с.
- Пермские отложения Новой Земли. Л.: Наука, 1981. 152 с.
- Петров К.М. Биогеография с основами охраны биосферы. СПб.: Изд-во СПб ун-та, 2001. 375 с.
- Пономарева Г.Ю., Новохионов В.Г., Наугольных С.В. Чекарда – местонахождение пермских ископаемых растений и насекомых. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1998. 92 с.
- Пухонто С.К. Стратиграфия и флористическая характеристика пермских отложений угольных месторождений Печорского бассейна. М.: Научный мир, 1998. 132 с.
- Радченко Г.П. Наземная флора (распространение ассоциаций, история развития и фитогеографическое районирование) // Стратиграфия СССР. Пермская система. М.: Недра, 1966. С. 447–460.
- Ронов А.Б., Хаин В.Е., Сеславинский К.Б. Атлас литолого-палеогеографических карт мира. Поздний докембрий и палеозой континентов. Л., 1984. 70 с.
- Сальменова К.З. О возрасте колдарской свиты в Северном Прибалхашье // Изв. АН Каз ССР. Сер. геол. 1977. № 6. С. 49–51.
- Сальменова К.З. Пермская флора северного Прибалхашья // Палеонтол. журн. 1978. № 4. С. 122–127.
- Сальменова К.З. Особенности пермской флоры Южного Казахстана и ее связи с соседними флорами // Палеонтол. журн. 1979. № 4. С. 119–127.
- Сальменова К.З. О флористических связях южных и восточных частей Ангариды в ранней перми // Палеонтол. журн. 1982. № 1. С. 3–9.
- Сальменова К.З. Пермская флора и вопросы фитогеографического районирования Казахстана // Изв. АН КазССР. Сер. геол. 1984. № 1. С. 14–20.
- Сальменова К.З., Кошкин В.Я., Марфенова М.М. Палеонтологический коллоквиум по верхнепалеозойской флоре и фауне Казахстана // Изв. АН КазССР. Сер. геол. 1986. № 6. С. 87–90.
- Сикстель Т.А., Искандерходжаев Т.А., Савицкая Л.И. К познанию палеозойской растительности Средней Азии // Палеоботаника Узбекистана. Т. 3. Ташкент: ФАН, 1981. С. 90–241.
- Стратиграфия каменноугольных и пермских континентальных отложений Восточного Узбекистана и прилегающих территорий / Под ред. В.А. Арапова. Ташкент: ФАН, 1984. 89 с.
- Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
- Твердохлебов В.П. Позднепермские озерно-аллювиальные ландшафты Южного Предуралья // Г.Г. Мартинсон, И.Ю. Неуструева (ред.). История озер позднего палеозоя и раннего мезозоя. Л.: Наука, 1987. С. 149–157.
- Твердохлебов В.П. Анализ условий захоронения остатков позвоночных в аридных областях. 2.2. Методологический аспект. Генетические типы континентальных отложений аридных и семиаридных зон и тафономические особенности связанных с ними местонахождений остатков тетрапод // Теория и опыт тафономии. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1989. С. 66–73.
- Твердохлебов В.П. Континентальные аридные формации востока Европейской России на рубеже палеозоя и мезозоя. Автореф. дис. ... д-ра геол.-мин. наук. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1996. 57 с.
- Твердохлебов В.П., Твердохлебова Г.И., Гоманьков А.В. Ландшафтные особенности Южного Приуралья в поздне-татарское время // М.А. Ахметьев (ред.). Палеофлористика и стратиграфия фанерозоя. М., 1989. С. 175–177.
- Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Материалы II рабочего совещания по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л.: Наука, 1987. 283 с.
- Тэфанова Т.А. Казанская флора низовьев Камы // Геол. Поволжья и Прикамья. Т. 123, кн. 5. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1963. С. 76–82.
- Тэфанова Т.А. Казанская флора района Тарловки на Каме // Геол. Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1971. С. 74–122.
- Тимохин А.К., Озерова Л.В. Основы географии растений. М.: МГОПУ, 2002. 136 с.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 186 с.
- Толмачев А.И. Географическая изоляция как фактор эволюции и как регулятор процессов (флоро-) и (фауно-)генеза // М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев (ред.). Эволюция флор в палеозое: Сборник научных трудов. М.: ГЕОС, 2003. С. 12–14.
- Угленосная формация Печорского бассейна / Под ред. В.А. Дедеева. Л.: Наука, 1990. 176 с.
- Фефилова Л.А. Папоротниковидные перми севера Предуральяского прогиба. Л.: Наука, 1973. 192 с.
- Фефилова Л.А. Листостебельные мхи перми Европейского Севера СССР. Л.: Наука, 1978. 120 с.
- Форш Н.Н., Кириков В.П. Средне-позднепалеозойский этап. Регрессивная стадия // Геологическое строение СССР и закономерности размещения полезных ископаемых. Т. 1: Русская платформа. Л.: Недра, 1985. С. 124–134.
- Хаин В.Е. Региональная геотектоника: Внеальпийская Европа и Западная Азия. М.: Недра, 1977. 359 с.
- Храмова С.Н. Триасовая флора бассейна Печоры и ее значение для стратиграфии. Л.: Недра, 1977. 72 с.
- Чалышев В.И. Ископаемые почвы пермских угленосных отложений северо-востока Европейской части СССР: Доклад на заседании Президиума Коми Филиала АН СССР 7 августа 1974 года. Сыктывкар, 1974. 36 с. (Серия препринтов "Научные доклады" Коми Филиала АН СССР; Вып. 11).
- Чернышев В.Б. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1996. 304 с.
- Чувашов Б.И. О биогеографических связях раннепермского бассейна Урала и Приуралья // Палеобиогеографическое районирование и биостратиграфия. Новосибирск: Наука, 1977. С. 116–131.
- Чувашов Б.И. Верхний карбон Урала (стратиграфия и фауна). Свердловск, 1985. 75 с. (Препринт Ин-та геол. и геохим. УНЦ АН СССР).

- Чувашов Б.И., Дюпина Г.В. Верхнепалеозойские терригенные отложения западного склона Среднего Урала. М.: Наука, 1973. 208 с. (Тр. Ин-та геол. и геох. УНЦ АН СССР; Вып. 105).
- Чувашов Б.И., Иванова Р.М., Колчина А.Н. Верхний палеозой восточного склона Урала: Стратиграфия и геологическая история. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 230 с.
- Чумаков Н.М. Следы позднепермского оледенения на реке Колыме: отзвук гондванских оледенений на северо-востоке Азии? // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т. 2, № 5. С. 130–150.
- Чумаков Н.М. Климат и климатическая зональность перми и раннего триаса // Климат в эпохи биосферных перестроек. М.: Наука, 2004. С. 230–256.
- Чумаков Н.М., Жарков М.А. Климат во время пермотриасовых биосферных перестроек. Ст. 1: Климат ранней перми // Стратиграф. Геол. корреляция. 2002. Т. 10, № 6. С. 62–81.
- Шведов Н.А. Пермская флора Западного Таймыра. Л.: М.: Изд-во Главсевморпути, 1950. 110 с.
- Шмальгаузен И. Ф. Юрская флора Кузнецкого бассейна и Печорского края // Зап. Императ. С.Пб. Минерал. о-ва. 1881. Сер. 2, Ч. 16. С. 97–178.
- Шмальгаузен И. Ф. Описание остатков растений артинских и пермских отложений // Тр. Геол. ком. 1887. Т. 2, № 4. С. 1–30.
- Шмитхюзен Й. Общая география растительности. М.: Прогресс, 1966. 310 с.
- Щербakov Д.Е. Равнокрылые насекомые и растения перми // М.А. Ахметьев, А.В. Гоманьков, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Москва, 25–26 декабря 2000 г. М.: ГЕОС, 2001. С. 174–178.
- Шукин И.С. Общая морфология суши. Т. 2. М.; Л.: ОНТИ НКТП СССР, 1938. 476 с.
- Якименко Е.Ю., Таргульян В.О., Чумаков Н.М., Арефьев М.П., Иноземцев С.А. Палеопочвы в верхнепермских отложениях, река Сухона (бассейн Северной Двины) // Литология и полезные ископаемые. 2000. № 4. С. 376–390.
- Ярошенко О.П., Голубева Л.П., Калантар И.З. Миоспоры и стратиграфия нижнего триаса Печорской синеклизы. М.: Наука, 1991. 135 с.
- Durante M.V. Existence of an Upper Permian mixed Cathasia–Angara flora in Nanshan (North China) // Geobios. 1983. N 16, fasc. 2. P. 241–242.
- Durante M.V. Angaran Upper Permian flora of the Nan-Shan section (Northern China). Stockholm: Sven Hedin Foundation. Nat. Museum of Ethnography, 1992. 68 p.
- Hamilton W. The Uralides and the motion of of the Russian and Siberian platforms // Bull. Geol. Soc. of America. 1970. Vol. 81. P. 2553–2576.
- Meyen S.V. Permian conifers of the West Angaraland and new puzzles in the coniferalean phylogeny // Palaeobotanist. 1976–1978. Vol. 25. P. 298–313.
- Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biol. Mem. 1982. Vol. 7, N 1. P. 1–109.
- Meyen S.V. Permian conifers of Western Angaraland // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 96. P. 351–447.
- Meyen S.V. On the Subangara palaeofloristic area of the Permian // М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахrameева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 232–246.
- Otto-Bliesner B.L., Becker E., Becker N. Atlas of Phanerozoic paleoclimate simulated by Global climate model // CESH Techn. Rept. 1994. N 1. 140 p.
- Vakhrameev V.A., Dobruskina I.A., Meyen S.V., Zaklinskaya E.D. Palaeozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1978. 300 S.
- Yakimenko E., Targulian V., Chumakov N., Arefiev M., Inozemtcev S. Late Permian gley-glossic red calcisols as indicators of paleopedogenesis and sedimentation (Moscow Synecolise case study) // Abstr. Int. Symp. On paleosols and climate change. China, Lanzhou: Lanzhou Univ., 1998. P. 65–66.
- Zalessky M.D. Observations sur les végétaux permien du bassin de la Petchora. 1 // Изв. АН СССР. Отд. матем. и естеств. наук. 1934. № 2/3. С. 241–290.
- Zalessky M.D. Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // Проблемы палеонтологии. Т. 2/3. М.: МГУ, Палеонтол. лаб., 1937. С. 37–101.
- Zigler A.M. Phytogeographic patterns and continental configurations during the Permian Period // W.S. McKerrrow, C.R. Scotese (eds.). Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography. Geol. Soc. London Mem. 1990. N 12. P. 363–379.

I.A. Ignatiev

Evolution of phytochoria and floras of the Permian of Western Angaraland

The peculiarities of evolution of the Permian floras of western periphery of Angaran palaeocontinent, separated from its major part by the newly risen Palaeoural mountains (*Western Angaraland*), are analyzed. The becoming of these floras in conditions of the incomplete geographical isolation and floristic interchange between them caused the similarity of their composition, the high level of species and generic endemism, as well as the formation of endemic families and subfamilies of the gymnosperm plants (cardioidalepidians, *Kungurodendron*-like conifers, etc.). All this allow to recognize the existence on the territory of Western Angaraland of a single whole phytochorion of high rank, which is called *West-Angaran palaeofloristic region*. It consists of the two palaeofloristic provinces, differing by their landscape and climatic conditions: the *Petchora province* (first established by G.P. Radchenko) and the *Uralian* one (established for the first time by S.V. Meyen under the name of East-European province). The florogenesis and plant migration processes in both provinces are discussed, as well as their influence on the formation of Late Tatarian *Tatarina*-flora of the Russian platform. An attempt to recognize the main biochoria of Permian of the Angaraland (units, characterizing by similar distribution patterns of terrestrial plants, insects and vertebrates) is made. The *West-Angaran biotic kingdom* with *Transtimanian* and *Uralian biotic regions* are established for Kazanian time.

Таблица 1. Кордаитантовые (1–7) и предполагаемые дикранофилловые (8–9) перми Западной Ангарида

Фиг. 1. *Rufloria recta* (Neub.) S.Meyen. Печорский бассейн, интинская свита воркутской серии, х1.

Фиг. 2. *Lepeophyllum* sp. Печорское Приуралье, аналоги тальбейской свиты печорской серии, х3.

Фиг. 3. *Nephropsis rhomboidea* Neub. Юго-западный Пай-Хой, аналоги печорской серии, х1.

Фиг. 4. *Rufloria synensis* (Zal.) S.Meyen. Печорское Приуралье, аналоги тальбейской свиты печорской серии, х2.

Фиг. 5. *Cordaites clercii* Zal. Те же регион и возраст, х1.

Фиг. 6. *Vojnovskya* sp. Те же регион и возраст, х4.

Фиг. 7. *Cordaites candalepensis* (Zal.) S.Meyen. Те же регион и возраст, х1.

Фиг. 8. *Zamiopteris elongata* (Zal.) Neub. Печорский бассейн, печорская серия, х1.

Фиг. 9. *Zamiopteris* sp. Тот же регион, интинская свита печорской серии, х1.

Предположительно уфимский (1, 9) и казанский (2–8) ярусы.

Таблица 1



Таблица 2



Таблица 3. Кардиолепидиевые (1–2), каллиптериды (3–7) и формы с гинкгоподобными листьями (8) из перми Западной Ангариды

- Фиг. 1.** *Cardiolepis piniformis* Neub. Печорский бассейн, тальбейская свита печорской серии, х2.
Фиг. 2. *Phylladoderma arberi* Zal. Печорское Приуралье, аналоги тальбейской свиты, х1.
Фиг. 3. *Callipteris adzvensis* Zal. Те же регион и возраст, х1.
Фиг. 4. «*Dicroidium*» *adzveanum* Zal. Печорский бассейн, сейдинская свита печорской серии, х1.
Фиг. 5. «*Odontopteris*» sp. Юго-западный Пай-Хой, печорская серия, х1.
Фиг. 6. *Compsopteris adzvensis* Zal. Печорский бассейн, тальбейская свита печорской серии, х2.
Фиг. 7. *Peltaspermum* sp. Те же регион и возраст, х2.
Фиг. 8. *Ginkgophyllum* typ. *vsevolodii* Zal. Тот же регион, интинская свита воркутской серии, х2.
Предположительно уфимский (4, 8) и казанский (1–3, 5–7) ярусы.

Таблица 3

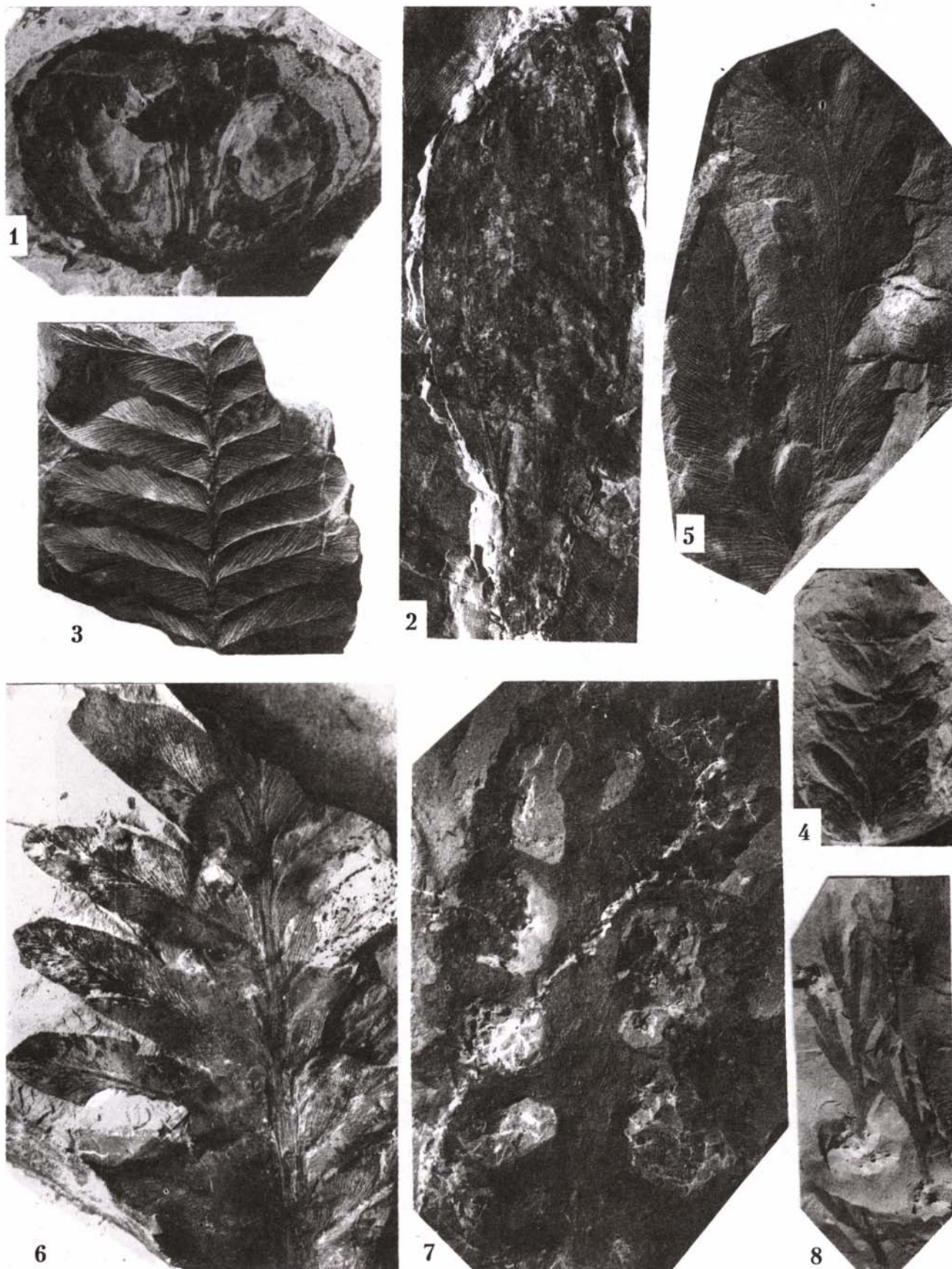


Таблица 4. Пельгаспермовые (1–6) и предполагаемые тригонокарповые (7) перми Западной Ангариды

- Фиг. 1.** *Comia pereborensis* Zal. Печорский бассейн, тальбейская свита, х2.
Фиг. 2. *Callipteris tatianaeana* Zal. Тот же регион, печорская серия, х1.
Фиг. 3. *Samaropsis subelegans* Neub. Тот же регион, интинская свита воркутской серии, х3.
Фиг. 4. *Rhipidopsis ginkgoides* Schmalh. Печорское Приуралье, аналоги тальбейской свиты, х1.
Фиг. 5. *Rhipidopsis laxa* Zal. Те же регион и возраст, х2.
Фиг. 6. *Pursongia* sp. Те же регион и возраст, х2.
Фиг. 7. *Cardioneura vorcutensis* Zal. Печорский бассейн, лекворкутская свита воркутской серии, х3.
Предположительно кунгурский (7), уфимский (3) и казанский (1–2, 4–6) ярусы.

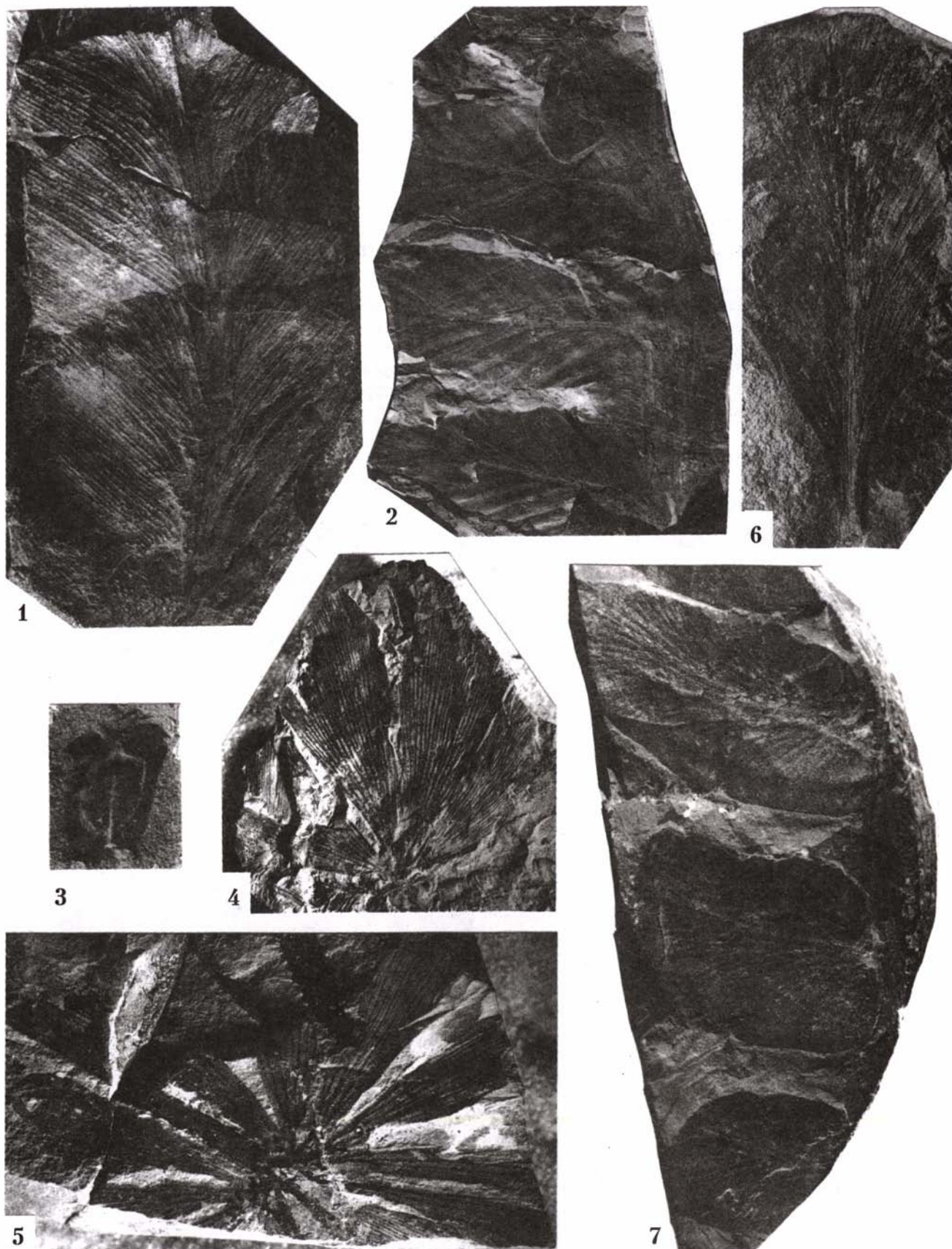


Таблица 5. Членистостебельные (3–5) и предполагаемые дикранофилловые (1–2) перми Западной Ангариды

Фиг. 1. *Slivkovia* sp. Печорское Приуралье, печорская серия, х5.

Фиг. 2. *Entsovia rarisulcata* S.Meyen. Те же регион и возраст, х1.

Фиг. 3. *Paracalamites decoratus* (Eichw.) Zal. Печорский бассейн, лекворкутская свита воркутской серии, х1.

Фиг. 4. *Paracalamites similis* Zal. Печорское Приуралье, печорская серия, х2.

Фиг. 5. *Paracalamites frigidus* Neub. Печорский бассейн, лекворкутская свита воркутской серии, х1.

Предположительно кунгурский (3, 5) и казанский (1–2, 4) ярусы.

Таблица 5

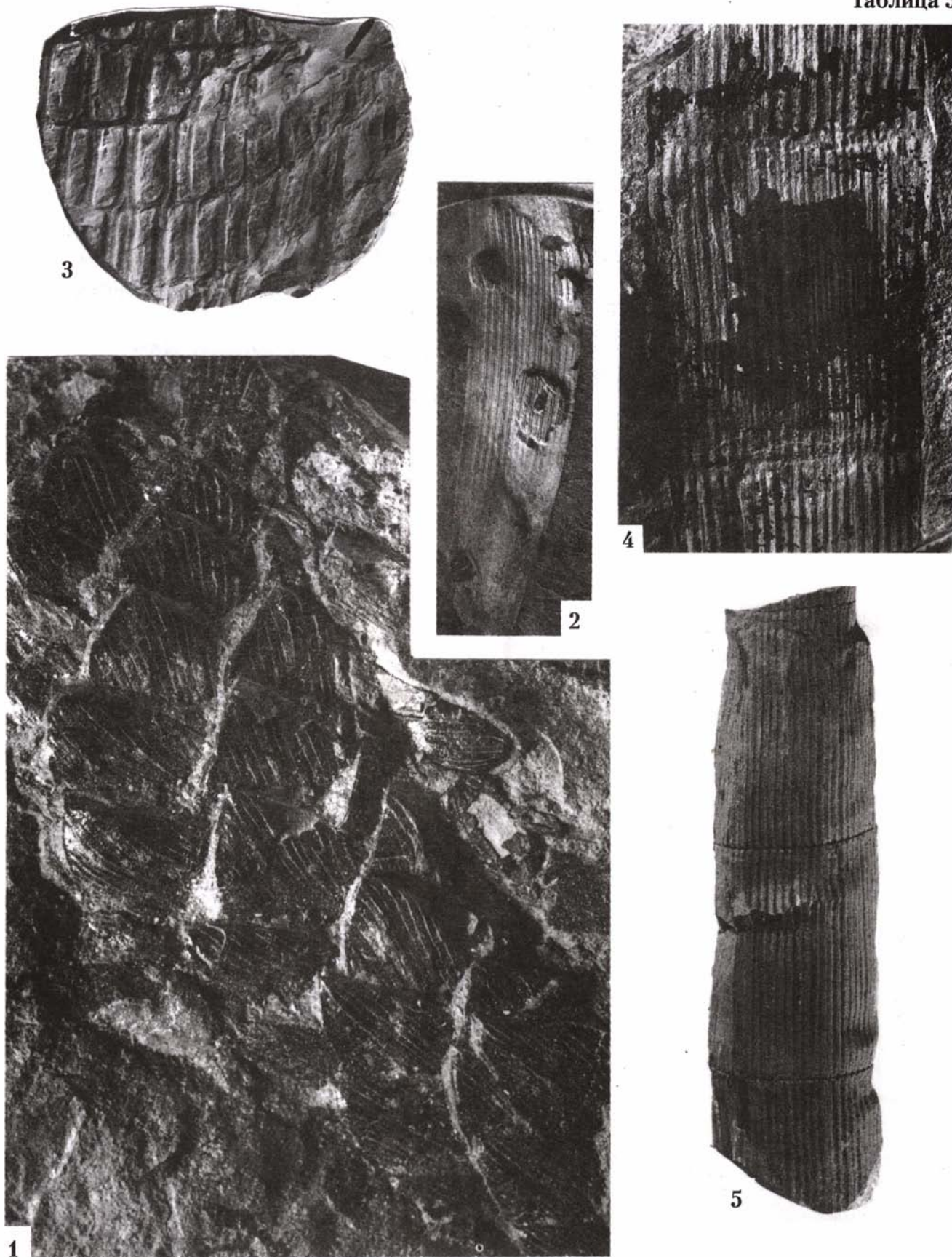


Таблица 6. Членистостебельные (1–3) и плауновидные (4–5) перми Западной Ангариды

Фиг. 1. *Sphenophyllum comiense* Tschirk. Печорский бассейн, лекворкутская свита воркутской серии, х3.

Фиг. 2. *Annularia stellatoides* Neub. Те же регион и возраст, х1.

Фиг. 3. *Annularia oligophylla* Neub. Те же регион и возраст, х2.

Фиг. 4. *Viatcheslavia vorcutensis* Zal. Тот же регион, интинская свита воркутской серии, х3.

Фиг. 5. *Viatcheslaviophyllum vorcutense* Zal. Те же регион и возраст, х2.

Предположительно кунгурский (1–3) и уфимский (4–5) ярусы.

Таблица 6

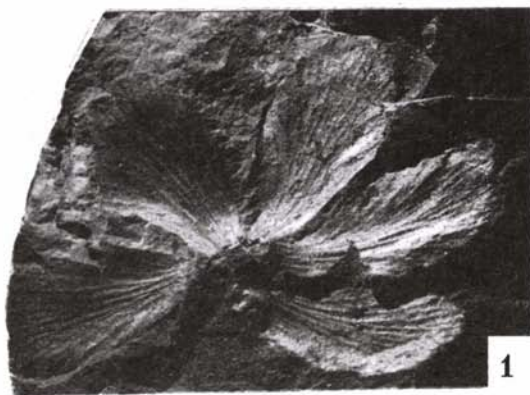


Таблица 7. Папоротники перми Западной Ангариды

Фиг. 1. *Pecopteris borealis* Zal. Печорское Приуралье, аналоги интинской свиты, х3.

Фиг. 2. *Pecopteris vorcutana* Zal. Печорский бассейн, лекворкутская свита воркутской серии, х3.

Фиг. 3. *Pecopteris anthriscifolia* (Goepp.) Zal. Тот же регион, рудницкая подсвита лекворкутской свиты, х3.

Фиг. 4. *Orthotheca petschorica* Fef. Тот же регион, воркутская серия, х2.

Фиг. 5. *Pecopteris helenaeana* Zal. Юго-западный Пай-Хой, аналоги интинской свиты, х3.

Предположительно кунгурский (2–4) и уфимский (1, 5) ярусы.

Таблица 7



Теоретические и методические аспекты выделения позднекайнозойских палинокомплексов

Дана фитоценологическая интерпретация основных понятий палинологии – спорово-пыльцевого спектра и спорово-пыльцевого комплекса. На основании результатов актуопалинологических исследований показано, что спорово-пыльцевой спектр может отражать состав древней элементарной флоры или соседних элементарных флор. Рассмотрены подходы к выделению палинокомплексов и основные стадии анализа палиноспектров.

Введение

Значение анализа палинокомплексов для решения задач стратиграфической корреляции, реконструкции палеоклиматов и палеоландшафтов осознано давно.

В то же время, методическая сторона проблемы выделения палинокомплексов (даже в одном разрезе и толще) разработана недостаточно. Этому непростому вопросу практически не уделялось специального внимания. Выделение палинокомплексов обычно представляется достаточно рутинной операцией, не требующей концептуального обоснования. Например, Л.А. Козяр [1985, с. 46] в книге, специально посвященной методике палинологических исследований кайнозойских отложений, пишет, что выделение спорово-пыльцевых комплексов “производится на основании тождества качественного состава, определяемого путем сравнения флористических списков определенных таксонов, а также на основании сходства большинства относительных количественных характеристик выделенных компонентов спорово-пыльцевых спектров”.

Настоящая статья посвящена концептуальным и методическим аспектам выделения палинокомплексов.

Представляется, что рассмотрение этого круга проблем целесообразно начать с анализа основных понятий палинологии: спорово-пыльцевой комплекс и спорово-пыльцевой спектр. Очевидно, что, осуществляя такой анализ, мы подходим к более общему вопросу – о соотношении между составом палиноспектра и материнской растительности. А это требует обращения к базовым понятиям и концепциям современной фитоценологии.

Ограничения

Приступая к фитоценологической интерпретации ключевых понятий спорово-пыльцевого анализа, необходимо ввести определенные ограничения: установить границы применимости геоботаниче-

ских понятий и концепций к объектам изучения палинологии и палеоботаники.

В частности, рассматриваемые в настоящей статье положения содержательны только для такой древней растительности, которая сравнима с современной по флористическому составу, структуре (облику), динамике (сукцессионным изменениям) и экологической приуроченности, т.е. для растительного покрова позднего кайнозоя. Для более древних флор они нуждаются в более или менее существенной коррекции.

Важную роль в дальнейшем изложении играет понятие *конкретной* или *элементарной* флоры, введенное в 1931 г. А.И. Толмачевым.

Согласно классическому определению конкретной флоры, данному Толмачевым [1986, с. 9], “совокупность видов, ее слагающих, распространена на всем протяжении занимаемого флорой района, образуя лишь различные группировки и занимая отдельные части его в зависимости от чисто местных особенностей каждого его участка; участкам, одинаковым по условиям, должны в пределах района соответствовать одни и те же комбинации видов, иными словами, каждая данная ассоциация будет характеризоваться в нем постоянством своего флористического состава, причем правило это будет повторяться во всех встречающихся в районе ассоциациях”.

Таким образом, в пределах ареала конкретной флоры “все флористические различия обусловлены топографическими факторами, а не географическими (т.е. не макроклиматом)”, а составляющие ее виды входят «в состав ассоциаций, т.е. стадий сукцессионных рядов» [Разумовский, 1981, с. 153–154]. Иными словами, на территории, занимаемой конкретной флорой, “одинаков ассортимент ассоциаций, их сукцессионные отношения и их флористический состав” (там же, с. 154).

Соотношения понятий

В настоящее время практически нет разночтений в определениях понятий “спорово-пыльцевой

¹ Адрес автора: 5632 S. Lansing Ct., Englewood, CO 80111, USA; e-mail: zranov@netzero.net.

спектр" и "спорово-пыльцевой комплекс". Палинокомплекс понимается как совокупность однотипных по своей количественной и качественной характеристике палиноспектров.

Гораздо сложнее определить соотношение этих понятий в рамках их фитоценологической интерпретации.

Следует отметить, что попытки установления аналогий между палинологическими и фитоценологическими категориями предпринимались неоднократно, хотя носили, в основном, факультативный характер. В нашу задачу не входит подробный анализ этих работ, поэтому ограничимся цитированием относительно недавних публикаций, посвященных методике палинологических исследований.

Так, в цитировавшейся выше монографии Л.А. Козяр [1985] спорово-пыльцевой спектр ставится в соответствие с фитоценозом, а спорово-пыльцевой комплекс – с растительной формацией. Устанавливая эти соотношения, Козяр опиралась на научные публикации, которые давно вышли из сферы активного цитирования (работы 20-х годов XX столетия) и это повлияло на результаты проведенного ею анализа.

Несомненной удачей Козяр можно считать проведенную ею аналогию между спорово-пыльцевым комплексом и конкретной флорой в понимании А.И. Толмачева [1986], хотя сделано это исключительно в "физиономическом" (связанном с общим обликом комплексов и материнских флор) смысле.

Очевидную несопоставимость палиноспектра фитоценозу легко продемонстрировать, обратившись к любому справочному изданию или монографии по фитоценологии, вышедшим не позднее конца 70-х годов. Так, Б.М. Миркин и Г.С. Розенберг [1978, с. 5] понимают под фитоценозом "относительно однородный контур растительности, т.е. группу популяций видов, связанную условиями экотопа и взаимными отношениями в пределах участка территории". "Фитоценоз, – пишут Б.М. Миркин с соавторами [1989, с. 199], – условно ограниченный и однородный (на глаз) контур растительности, часть континуума фитоценологического. Фитоценоз слагают популяции растений (ценопопуляции), связанные отношениями дифференциации ниш и интерференцией. Состав фитоценоза (флористический) и структура фитоценоза в значительной мере предопределены условиями местообитания...".

Если мы вернемся теперь к методике выделения палинокомплексов, как ее описывает Козяр (см. выше), то из этого описания вытекает, что палинокомплекс выделяется как совокупность однородных по составу и количественным характеристикам спектров. Если так, то трудно понять, почему палиноспектр сопоставляется с фитоценозом, т.е.

с растительностью одного экотопа, а палинокомплекс возведен до ранга растительной формации?

* * *

Какой же реальный фитоценологический смысл имеют палиноспектры?

Наиболее представительные исследования по актуопалинологии [Хомутова, 1987; и др.] позволили прийти к следующим выводам:

- перенос микрофоссилий практически полностью осуществляется воздушным путем;

- спектры из осадков континентальных отложений (озерных и аллювиальных) отражают растительный покров на уровне крупных ценологических единиц (класс формаций);

- местные растительные ассоциации находят лишь некоторое отражение в спектрах;

- узколокальные факторы (произрастание макрофитов) практически не играют роли в формировании спорово-пыльцевых спектров.

Учитывая эти выводы и опираясь на практику анализа позднекайнозойских палиноспектров, можно заключить, что:

- флористический состав спорово-пыльцевого спектра отражает, как правило, общий фон растительной формации; при этом в нем в той или иной степени отражены составляющие ее ассоциации и конкретные ценозы;

- состав палиноспектра определяется на основании изучения одного образца (одной пробы), что дает возможность допустить постоянство макроклимата во время его формирования.

Это позволяет рассматривать по крайней мере некоторые палиноспектры как отражение существовавших во время их образования древних конкретных флор.

Объединение спектров в палинокомплекс не означает принципиально большую информативность или масштабность последнего. Палинокомплекс – сборное образование, характеристики которого зависят главным образом от количества объединенных в нем спектров. Функция палинокомплекса состоит в разграничении наборов однородных спектров, т.е. в определении того, сколько спектров отражают одну и ту же древнюю элементарную флору или совокупность таких соседних флор.

С помощью палинокомплексов мы анализируем ход палеосукцессии², в том числе связанной с изменениями макроклимата.

О сукцессионной динамике древней растительности можно говорить только на языке отдельных спорово-пыльцевых спектров и применительно

² Последовательности смен тафоценозов в геологическом разрезе, связанных как с изменениями условий захоронения (*тафогенная* палеосукцессия), так и с действительным изменением растительных сообществ (*ценогенная* палеосукцессия) [Красилов, 1972].

лишь к отдельным объектам палинологического опробования. Таковы, в частности, детальные исследования палеопочв и торфяников, когда флористические разности сукцессионных стадий бывают отражены в составе палиноспектров.

Палинокомплексы и динамика растительности

Все положения, рассмотренные в предыдущих разделах, составляют теоретическую основу, отталкиваясь от которой необходимо проанализировать действительную разрешающую способность палиноспектров отражать состав материнских сообществ.

Исходя из представлений об отражении палиноспектром элементарной флоры или совокупности соседних элементарных флор, необходимо признать значительную условность этого отражения. Вопрос в том, в каком объеме мы получаем представление о материнской конкретной флоре или флорах посредством изучения палиноспектров?

Учитывая заведомую флористическую “неполноценность” спектров, мы не можем в полной мере исследовать древнюю элементарную флору на уровне составлявших ее ассоциаций или реконструировать сукцессионные стадии.

Однако мы можем почти наверняка получить представление о *превалирующих климаксах*³, рассматривая последние как результаты условной “дискретизации” континуальной мозаики древних растительных сообществ.

В каждом палиноспектре (палиноориктоценозе) находят отражение один или несколько превалирующих климаксов, входящих в состав определенной элементарной флоры или флор. Поэтому выделение палинокомплексов приводит, прежде всего к выявлению материнских превалирующих климаксов. Это позволяет изучать изменение климатических сообществ, отраженную в последовательности спектров снизу вверх по разрезу.

Изменения превалирующих климаксов (появление в разрезе новых типов палиноспектров) будет соответствовать изменениям древней элементарной флоры или флор. В большинстве случаев это связано с переменами макроклимата, вызывающими новые биоморфологические адаптации растений, направленные на поддержание их популяций в сообществе, и, в более длительной перспективе, – процессы видообразования.

“Синтетические” палинокомплексы и методы их интерпретации

Специфика палеоботанических и, в частности, палеопалинологических исследований состоит в том, что, кроме “флористической неполноценности” сохранения древних растительных сообществ в геологической летописи, мы имеем дело еще и с фитогеографической неопределенностью (случайностью) опробования.

В этом аспекте палинология имеет, с одной стороны, преимущество перед другими палеоботаническими методами, прежде всего, перед изучением листовых и семенных флор, которые нередко представлены остатками интразональных форм и фитоценозов.

С другой стороны, если палинологическое опробование производится в экотонных (переходных) зонах между крупными единицами древней растительности, – это находит свое отражение в спектрах. В подобных случаях в результате заноса (переноса пыльцы воздушным путем) может возникать “синтетический” тип палиноспектра, в котором будут присутствовать в определенных количественных соотношениях представители различных растительных формаций и региональных флор.

В частности, при фиксации в спектрах нескольких типов зональной растительности (наиболее вероятно, двух) возникают существенные затруднения при попытках выделения в этих случаях древних элементарных флор (см. выше).

В то же время, используя понятие о превалирующих климаксах (см. выше), можно наметить пути решения этой проблемы.

Как уже отмечалось, основным источником пыльцы в отложениях разного генезиса является воздушный занос. Влияние заносной пыльцы свойственно спектрам всех типов: тундровым, таежным, степным и т.д. При этом показано [Малясова, 1983], что высокоствольная лесная растительность обеспечивает преобладание пыльцы своих региональных компонентов в спектрах и присутствие заносной пыльцы не изменяет соответствующего типа палиноспектров, тогда как в спектрах проб из других зон, прежде всего, лишенных высокоствольной растительности (тундры, степи), присутствие заносной пыльцы может быть значительным.

Исследования рецентных отложений Высокой Арктики показали, что дальнезаносная пыльца присутствует в спектрах вплоть до полярных пустынь [Малясова, 1983]. Несмотря на это, представляется возможным выделять автохтонные элементы для основных биогеографических подразделений Арктики.

Ниже приведены без детализации (внутризональной или же ландшафтно-топографической)

³ Преобладавших в соответствующем районе при неизменном макроклимате стабильных сообществах [Уиттекер, 1980].

палиноспектры, демонстрирующие принципиальную возможность распознавания безлесных пограничных флористических зон Восточно-Азиатского сектора Арктики по палинологическим данным [Маясова, 1983]:

Арктические тундры (Арктический пояс (зона), по Б.А. Юрцеву [1974]): *Salix* spp., *Dryas* spp., Gramineae, Cyperaceae, Caryophyllaceae, Asteraceae, Cruciferae (*Draba*), *Saxifraga* spp., *Polygonum* spp., Bryales (обычно в спектрах их содержание занижено), *Lycopodium appressum*, *L. alpinum*, *L. pungens*, *Selaginella sibirica*.

Заносная пыльца: *Betula* sect. Nanae (обычно составляет основной процент заносной пыльцы), *B.* sect. Fruticosae, *B.* sect. Albae, *Alnaster*, *Pinus* sect. Cembrae, *Picea*, Polypodiaceae, *Lycopodium clavatum*, *L. annotinum*.

Тундровая зона (Гипоарктический пояс (зона), по Б.А. Юрцеву [1974]): *Betula* sect. Nanae, *B.* sect. Fruticosae, *Alnaster*, *Salix* spp., *Ericales*, обильное разнотравье, *Pinus* sect. Cembrae, *Picea*, *Larix* – незначительное участие. Споровые представлены: *Lycopodium clavatum*, *L. annotinum*.

Заносная пыльца принадлежит, в основном, *Pinus sylvestris*.

Основные этапы анализа палиноспектров

Практика палеопалинологических исследований показывает, что в большинстве случаев исследователь имеет дело с “синтетическими” спектрами. В последних бывают отражены не только соседние региональные флоры, но и высотные пояса растительности, разные типы зональной растительности в пределах одной или нескольких ландшафтных зон и т.д.

Как показано выше, это значительно затрудняет интерпретацию данных спорово-пыльцевого анализа (даже для рецентных отложений) и требует обращения к фитоценологическим и флорогенетическим представлениям.

Такой анализ ископаемых палиноспектров предполагает определенную этапность.

После выявления максимально полного флористического состава спектра определяется отражаемый им зональный тип (или типы) растительности.

Эта начальная фаза анализа представляется достаточно нетривиальной и ответственной. Так, для палинологических исследований позднекайнозойских отложений типичны заключения о существовании полидоминантных хвойно-широколиственных лесов в качестве “зональной формации” страны. Представления об этом распространены среди отечественных палеоботаников со времен выделения А.Н. Криштофовичем бореальной тургайской флоры. При характеристике ее разновидностей используются

лишь неопределенные выражения, вроде “обедненная флора тургайского типа” и т. д.

В то же время, как показали геоботанические исследования [Разумовский, 1981], эта полидоминантность обусловлена структурой сложно устроенных растительных сообществ, сложенных чередованиями небольших парцелл (участков) различных сукцессионных стадий. Примером являются среднерусские “елово-широколиственные леса”, полидоминантность которых обусловлена чередованием мелких участков дубравы (коренная ассоциация климакса) и вторичных по отношению к ней ельника и березняка. В более влажных местах картина осложняется присутствием участков коренного ельника и временного осинника, а также ольшанника и кленарника. Те же закономерности были отмечены для растительности неморального и тропического типа.

После определения типа зональной растительности производится условное выделение древних элементарных флор по отраженным в спектрах преобладающим климаксам. По смене последних фиксируется историческое изменение соответствующих элементарных флор, связанное с переменами в слагающих их растительных ассоциациях.

В практике геоботаники преобладающий климакс выделяется как наиболее характерный тип сообществ района, отражающий особенности его макроклимата. Сам тип сообщества (сообществ) определяется по характерным растениям его верхнего яруса [Разумовский, 1981].

Очевидно, что последний критерий неприменим для анализа безлесных ландшафтов, что, однако, не мешает использовать для характеристики сообществ аналогичный принцип детерминантов – “видов-индикаторов условий среды, как правило с малым обилием вида” [Верховская, 1986]. Следует отметить, что подобная методика уже применялась в палинотриграфии плейстоцена Чукотки (там же).

В заключение необходимо отметить, что в практике современных сравнительно-фаунистических и сравнительно-флористических исследований термин “элементарная флора” (или “фауна”) применяется в качестве универсальной операционной единицы. Под ней подразумевается композиция видов, фиксируемых на минимальной территории, включающей набор ландшафтов и их зональных и интразональных элементов, наиболее характерных для данной зоны с учетом ее региональных особенностей [Чернов, 1989].

Это определение можно использовать и для древних элементарных флор, отраженных в составе палиноспектров. Такая флора представляет собой синтетическую флористическую композицию видов, фиксируемую в одном палиноспектре, отражающем набор ландшафтов и их зональных и интразональных элементов, наиболее

характерных для данной зоны. При этом можно предположить, что распознавание древней элементарной флоры путем анализа спектров и выделения отраженного в них преобладающего климатического соответствия объему одного палинокомплекса.

Предложенный метод анализа палиноспектров, безусловно, во многом дискуссионен и ни в

какой мере не отвергает традиционных направлений изучения и выделения палинокомплексов. Задача автора сводилась лишь к критическому пересмотру некоторых основных понятий палинологии и к попытке поиска новых концептуальных подходов в практике палеопалинологических исследований.

Литература

Верховская Н.Б. Плейстоцен Чукотки: Палинотратиграфия и основные палеогеографические события. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 112 с.

Козар Л.А. Методические основы спорово-пыльцевого анализа кайнозойских отложений. М.: Наука, 1985. 144 с.

Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений (основные принципы и методы). Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1972. 212 с.

Малясова Е.С. Формирование спорово-пыльцевых спектров в современных осадках // Основные проблемы палеогеографии позднего кайнозоя Арктики. Л.: Недра, 1983. С. 143–155.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 232 с.

Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 195 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.

Хомутова В.И. Спорово-пыльцевые комплексы // Г.Г. Мартинсон, И.Ю. Неуструева (ред.). История озер позднего палеозоя и раннего мезозоя. Л.: Наука, 1987. С. 68–72.

Чернов Ю.И. Тепловые условия и биота Арктики // Экология. 1989. № 2. С. 49–57.

Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Востока Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с.

E. V. Zyryanov

Theoretical and methodical aspects of Late Cenozoic palynocomplexes determination

Phytosociological status of the main conceptions of palynology – spore-pollen spectras and palynocomplexes was revised. Taphonomic feautory of spore-pollen spectra according to the modern actuopalynology research reflects conventional elementary paleoflora. New criterias for determination of palynocomplexes and stages of decoding of spore-pollen spectras were contemplated by author.

Часть 3

К истории биоты раннего карбона. Case-study: Подмосковный угольный бассейн

Ю.В. Мосейчик¹ (Геологический институт РАН)

Ogneuporia seleznevae gen. et sp. nov. – древесное плауновидное из верхнего визе Подмосковного бассейна

Из отложений верхнего визе северо-западного крыла Подмосковного угольного бассейна описываются остатки облиственных осей древесных плауновидных *Ogneuporia seleznevae* gen. et sp. nov., а также, возможно, принадлежавших тем же растениям дисперсных ризофоров *Stigmaria stellata* Eichwald, мегаспор *Lagenicula brevispinosa* Karczewska и стробилов *Lepidostrobus* sp. с микроспорами *Lycospora pusilla* (Ibrahim) Schopf, Wilson et Bental. В тульское время *O. seleznevae* доминировали на ранних стадиях болотной сукцессии на берегах пресноводных озер. В алексинское время, в условиях пульсирующей морской трансгрессии, эти плауновидные стали поселяться на карбонатных илах временно обнажавшихся прибрежных участков морского дна, дав начало горизонтам инситных ризофоров *Stigmaria stellata* в известняках.

Введение

До последнего времени из нижнекаменноугольных отложений северо-западного крыла Подмосковного бассейна был известен только один род плауновидных – *Wittbergia* Mosseichik с единственным видом (типовым) *W. zaleskii* [Мосейчик, 2003]. Его остатки происходят из местонахождения у порога “Витца” на левом берегу р. Мста, в 6 км выше г. Боровичи Новгородской области (рис. 1; описание разреза см.: [Геология СССР, 1971; Поршняков, Поршняков, 1982]). Вмещающие отложения относятся к средней части мстинской свиты алексинского горизонта верхнего визе [Решение..., 1990].

Полевые исследования автора и его коллег в районе г. Боровичи позволили установить новые местонахождения ископаемых растений визейского возраста. В них были обнаружены, в том числе, остатки ранее неизвестного плауновидного, описываемые в настоящей статье.

Материал и методика изучения

Изученный материал происходит из местонахождений, которым для сокращения последующих ссылок присвоены условные названия (см. рис. 1).

1. “Путлино”. Находится в 8 км южнее г. Боровичи на правом берегу р. Мста под д. Путлино. Представлено высыпками и оползневыми телами серых ожелезненных известковистых песчаников (отдельные глыбы достигают 2 м в поперечнике) и серых глин с растительными остатками. Из-за задернованности склона и развития оползневых процессов точную стратиграфическую привязку

флороносных слоев установить трудно. По всей вероятности, они принадлежат к путлинской свите (описание разреза свиты поблизости от местонахождения см.: [Поршняков, Поршняков, 1982]). Последняя относится к верхней части михайловского горизонта верхнего визе [Решение..., 1990].

Растительные остатки, по-видимому, испытали более или менее значительный перенос водой, они отчетливо однонаправленно ориентированы, в различной степени дезинтегрированы. Представлены углефицированными фитолеймами, отпечатками и следами внутренних полостей. Развита пиритизация. Среди остатков найдены многочисленные оси членистостебельных *Archaeocalamites radiatus* (Ad.Brongniart) Stur, иногда до нескольких десятков сантиметров в длину, остатки стволов и крупные безлистные ветки птеридоспермов (?), мелкие пиритизированные фрагменты терминальных осей (тех же?) птеридоспермов с листьями типа *Sphenopteris*, фрагменты облиственных побегов плауновидных *Ogneuporia seleznevae* gen. et sp. nov. (до 20 см и более в длину), с которыми ассоциируют стробилов *Lepidostrobus* sp., а также редкие листья *Cordaites* sp. (?). Вероятно, захоронение представляет собой речные выносы.

2. “Малиновец”. Находится в 6 км к западу от пос. Окладнево Боровичского района, в карьере “Малиновец” ОАО “Боровичский комбинат огнеупоров”. По данным проводившейся здесь детальной геологической разведки [Селезнева, 1993; и др.], в карьере вскрываются отложения тульского горизонта верхнего визе (тихвинская свита), представленные толщей глин и песков с линзами угля. Они перекрыты известняком a_1 , который

¹ Адрес автора: Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер., 7, Геологический институт РАН; e-mail: mosseichik@ginras.ru

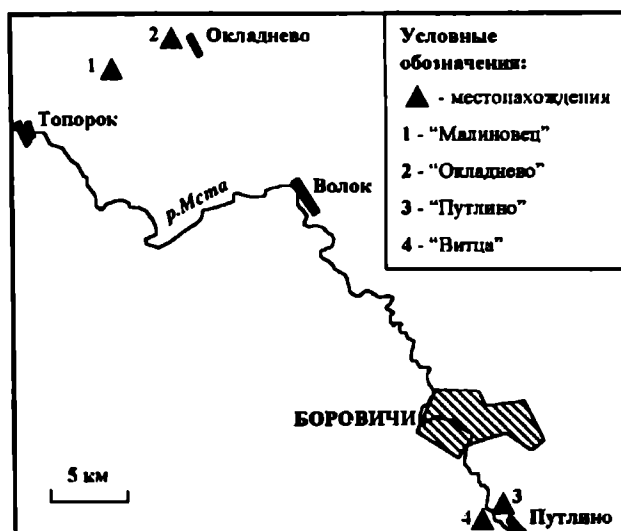


Рис. 1. Местонахождения *Ogneuporia seleznevae* Mosseichik, sp. nov.

относится к мстинской свите алексинского горизонта [Решение..., 1990].

В песчано-глинистой толще встречены многочисленные остатки и отдельные горизонты инситных ризофоров *Stigmara* spp. Одна из линз угля содержала автохтонное захоронение хорошо сохранившихся растительных остатков, среди которых в верхней части преобладали листья *Cordaite* sp. (образовывали листовую кровлю или тонкую слоенку), а в нижней – облиственные оси плауновидных *Ogneuporia seleznevae* и, вероятно, принадлежавшие им ризофоры *Stigmara stellata* Eichwald. Описываемое захоронение, по-видимому, сформировалось на заболоченном участке берега озерного бассейна из дисперсных частей, захоронявшихся на месте произрастания материнских растений².

3. "Окладнево". Находится в Окладневском карьере ОАО "Боровичский комбинат огнеупоров", расположенном к западу от пос. Окладнево. В карьере вскрыты отложения от тульского до веневского горизонтов [Селезнева, 1993; и др.]. В известняке a_3 , который относится к путлинской свите михайловского горизонта [Решение..., 1990], найдены многочисленные инситные остатки ризофоров *Stigmara ficoides* (Sternberg) Ad.Brongniart, *S. stellata* и *S. rugulosa* Gothan.

Захоронение образовалось на месте зарослей древесных плауновидных, заселивших обнажившийся во время отступления моря прибрежный участок илистого дна. Надземные части плауновидных не сохранились. Вероятно, обнаруженные здесь дисперсные ризофоры *Stigmara stellata* принадлежали плауновидным с побегами *Ogneuporia*

seleznevae, с которыми они ассоциируют в стратиграфически и географически близких захоронениях, в том числе, исключающих прижизненную связь с другими типами осей лепидофитов.

Остатки изучались под сканирующим электронным микроскопом CamScan MV 2300, а также под световыми микроскопами МБС-10 и Ergoval. Угlistые фитолеймы мацерировались по стандартной методике в смеси Шульце.

Оригиналы хранятся в Геологическом институте РАН (Москва), коллекции №№ 4860, 4865.

Терминология

При описании осей лепидофитов использовалась терминология, принятая в работе С.В. Мейена [1990; Meyen, 1976]. Стробилы описываются в терминах, применяемых в обобщающей работе Ш. Брэк-Хейнс и Б. Томаса [Brack-Hanes, Thomas, 1983]. Для описания мегаспор использована терминология С.А. Дыбовой-Яхович с соавторами [Dybová-Jachovicz et al., 1982], а для микроспор – Г.О.У. Кремпа [1967].

Описание

В статье принята надродовая систематика высших растений, предложенная С.В. Мейеном [1987].

Класс Lycopodiopsida. Плауновидные Порядок Isoetales. Изоетовые Семейство Lepidocarpaceae. Лепидокарповые

Род *Ogneuporia* Mosseichik, gen. nov.

Название рода – в честь ОАО "Боровичский комбинат огнеупоров".

Типовой вид – *Ogneuporia seleznevae* sp. nov., нижний карбон, верхний визе Подмосковского бассейна.

Диагноз. Оси плауновидных с неоппадающими листьями. Филлотаксис лепидодендронидный, с неясно выраженными ортостихиями. Листовые подушки от овальных до субромбических, с крыльями и пяткой. Листовая пластинка отходит от верхнего края листовой подушки. Лигульная ямка в пазухе листа. Парихн нет.

Diagnosis. Lycopsid axes with persistent leaves. Phyllotaxis lepidodendroid, with unclear orthostichies. Leaf cushions oval to subrhombic, with lateral wings and a heel. Leaf lamina departing from the upper edge of leaf cushion. Ligular pit in leaf axil. Parichnos absent.

² Дополнительная информация об этом захоронении приведена в статье В. Фета с соавторами в настоящем издании (Ред.).

Сравнение. Характерной особенностью *Ogneuporia* является наличие крыльев и пятки у листовых подушек. Она сближает описываемый род с лигульными лепидофитами *Tomiodendron* Radczenko, emend. S. Meyen, *Angarophloios* S. Meyen и некоторыми видами *Eskdalia* Kidston, emend. Mosseichik.

Род *Tomiodendron* в понимании Мейена [1990; Meyen, 1976] включает ангарские лепидофиты с крыльями, а у некоторых видов (*T. regulare* S. Meyen из серпуховских отложений Омолонского массива) – и пяткой. В то же время, для *Tomiodendron* характерно наличие подлистных пузырей (разрастаний аэренхимы под листовой пластинкой, гомологичных парихнам *Lepidodendron* и других лепидокарповых), отсутствующих у *Ogneuporia*.

Листовые подушки ангарского рода *Angarophloios* [Мейен, 1990; Meyen, 1976] также характеризуются наличием крыльев, пятки и отсутствующего у *Ogneuporia* подлистного пузыря. Кроме того, в отличие от *Ogneuporia*, лигульная ямка *Angarophloios* располагается выше пазухи листа.

Род *Eskdalia* включает плауновидных как с хорошо выраженными крыльями и пяткой, так и без них [Мосейчик, 20026]. Вероятно, виды, включаемые в настоящее время в этот род, в действительности относятся к разным родам. Для решения этого вопроса необходимо, в частности, переизучить типовой вид *E. minuta* Kidston из нижнего карбона Северной Англии и Южной Шотландии, для которого наличие крыльев и пятки у листовых подушек (как и самих подушек!) не показано [Thomas, Meyen, 1984].

Среди видов, относимых к *Eskdalia*, крылья имеют: *E. fimbriophylla* Rowe (возможный синоним *Lepidodendron perforatum* Lacey из верхневизейских отложений Северного Уэльса [Lacey, 1962]) и *E. variabilis* (Lele et Walton) Rowe из верхнего визе Глостершира [Rowe, 1988]; *E. kidstonii* Thomas et Meyen из турне и *E. siberica* Thomas et Meyen из визе Восточной Сибири, а также *E. varia* (Radczenko) Thomas et Meyen из турнейско-визейских отложений Саяно-Алтайской горной области [Thomas, Meyen, 1984].

Первые четыре вида очень близки к *Ogneuporia*. Для них характерно наличие крыльев, пятки и пазушной лигульной ямки. От *Ogneuporia* они отличаются расположением с отчетливо выраженными ортостихами.

С.В. Мейен [Thomas, Meyen, 1984] указывал на наличие пятки у *E. varia*, однако в его работах [Мейен, 1990; Meyen, 1976] оно не показано. Другие авторы считают, что этот вид следует относить к *Tomiodendron* [Дуранте, 1989; Зорин, 1998; и др.].

У.С. Лейси [Lacey, 1962] описал из верхневизейских отложений Северного Уэльса два вида рода

Lepidodendropsis Lutz: *L. jonesii* Lacey и *L. recurvifolia* Lacey, листовые подушки которых, судя по приведенным в его работе изображениям кутикулы осей (там же, фиг. 9, А–С; 10, В), обладали крыльями. На изображенных Лейси листовых подушках *L. jonesii* отчетливо видна и пятка. Однако, в отличие от *Ogneuporia*, у указанных форм отсутствует лигульная ямка, а также неоппадающая листовая пластинка прикреплялась к подушке несколько ниже ее верхнего края. По всей видимости, формы, описанные Лейси, следует выделять в отдельный род.

Замечания. Отнесение *Ogneuporia* к семейству *Lepidosagraceae* в объеме, принимаемом С.В. Мейеном [1987], основано на предположении о прижизненной связи осей этого рода с описываемыми ниже стробилами *Lepidostrobus* sp. и ризофорами *Stigmara stellata*.

Ogneuporia seleznevae Mosseichik, sp. nov.

Оаае. 1, оеа 1–7; оаае. 2, оеа 1–3; оаае. 3, оеа 1, 2; оаае. 4, оеа 1–4; оаае. 5, оеа 1–3; оеа. 2

Название вида – в честь геолога ОАО “Боровичский комбинат огнеупоров” И.Н. Селезневой.

Голотип – Геологический институт РАН, экз. № 4865/490-1 (табл. 1, фиг. 1; рис. 2, а); “Малиновец”, нижний карбон, визейский ярус, тульский горизонт, тихвинская свита.

Диагноз. Оси дихотомически ветвящиеся, шириной до 90 мм и более. Листовые подушки несколько асимметричные, размером от 1х2 до 3х4 мм. Листовая пластинка саблевидная, длиной до 10 мм, с максимальной шириной у основания 2,5 мм и единственной средней жилкой. Длина пятки 0,25–0,75 мм. Ширина крыльев 0,25–0,75 мм. Поверхность подушки и межподушечное пространство гладкие. Лигульная ямка трубкообразная, глубиной до 1,5 мм. Устья аномоцитные, погруженные, располагающиеся беспорядочно по всей поверхности листовой подушки, на внутренней стороне крыльев, а также на обеих сторонах листовой пластинки.

Diagnosis. Axes dichotomously branched, up to 90 mm in width or more. Leaf cushions slightly asymmetrical, 1x2 to 3x4 mm in size. Leaf lamina acinaciform, up to 10 mm in length, with maximum width 25 mm near the base, with a single midvein. Heel 0,25–0,75 mm in length, lateral wings 0,25–0,75 mm in width. Leaf cushion surface and intercushion space smooth. Ligular pit tube-like, 1,5 mm in depth. Stomata anomocytic, sinked, disposed in disorder on the whole leaf cushion surface, on the inner side of lateral wings, as well as on the both sides of leaf lamina.

Описание. Типовая выборка *Ogneuporia seleznevae* из местонахождения “Малиновец” представлена многочисленными фрагментами облиственных

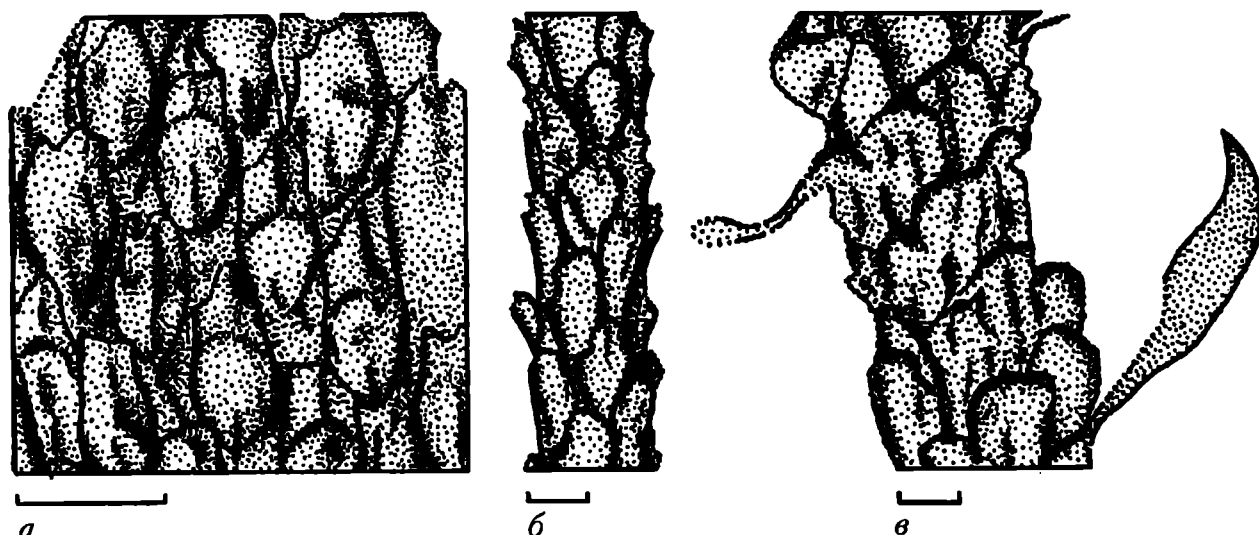


Рис. 2. *Ogneuporia seleznevae* Mosseichik, sp. nov.

а – голотип № 4865/490-1, фитолейма облиственной оси; видны листовые подушки с отходящими от них основаниями листовых пластинок; *б* – экз. № 4865/526-2, фитолейма молодой облиственной оси (терминальные части листовых пластинок разрушены); *в* – экз. № 4860/412, отпечаток молодой облиственной оси; видна саблевидная форма листовой пластинки; местонахождения: *а, б* – “Малиновец”; *в* – “Путлино”; длина линейки: *а* – 5 мм; *б, в* – 1 мм

осей разных порядков (табл. 1, фиг. 1, 6, 7; рис. 2, *а, б*). Ширина осей варьирует от 2 до 90 мм. Имеются фрагменты тонких ветвей с изотомическим ветвлением (табл. 1, фиг. 7).

Терминальная часть листовых пластинок обычно разрушена или остается в угле при расколе или извлечении из него остатков осей (табл. 1, фиг. 1, 6; рис. 2, *а, б*). Следы подлистных парихн отсутствуют.

Форма и размер листовых подушек зависят от толщины ветви. У голотипа (табл. 1, фиг. 1; рис. 2, *а*), представляющего собой фрагмент ветви, толщина которой достигала, по-видимому, более 80 мм, листовые подушки овального очертания, высотой около 4 мм и шириной около 3 мм. Они расположены плотно, по высокой спирали, в лепидодендроидном филотаксисе без ясно выраженных ортостих. Листовая пластинка, шириной у основания около 2,5 мм, отходила от верхнего края листовой

подушки. Поверхность подушки гладкая, без дополнительных скульптурных элементов. Боковые края рельефно очерчены, что свидетельствует о наличии крыльев. Пятки выражены нечетко. Межподушечное пространство гладкое.

У экземпляра молодой (по-видимому, терминальной) ветви (табл. 1, фиг. 6; рис. 2, *б*) шириной около 2 мм листовые подушки имеют очертание, близкое к ромбическому, с сильно оттянутым нижним углом. Длина подушки около 2 мм, ширина около 1 мм. Они расположены плотнее, чем подушки у голотипа. От листовых пластинок сохранились только основания.

На одном из экземпляров, исследованных под СЭМ, хорошо видно строение листовых подушек в профиль (табл. 4, фиг. 1). Отчетливо выраженные крылья переходят в края листовой пластинки, отходившей от верхней части подушки,

Таблица 1

Ogneuporia seleznevae Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 1. Фитолейма оси с листовыми подушками; видны отходящие от подушек основания листовых пластинок; голотип № 4865/490-1; “Малиновец”.

Фиг. 2. Фрагмент кутикулы оси; тонкая кутикула поверхности листовых подушек (сохранилась частично) окружена полосками более толстой кутикулы крыльев, пятки и межподушечного пространства; видны трубкообразные кутикулярные выстилки расположенных в пазухах листьев лигульных ямок; экз. № 4865/480-5А; “Малиновец”.

Фиг. 3. То же; экз. № 4865/480-5В; “Малиновец”.

Фиг. 4. Отпечаток облиственной оси; экз. № 4860/415-1; “Путлино”.

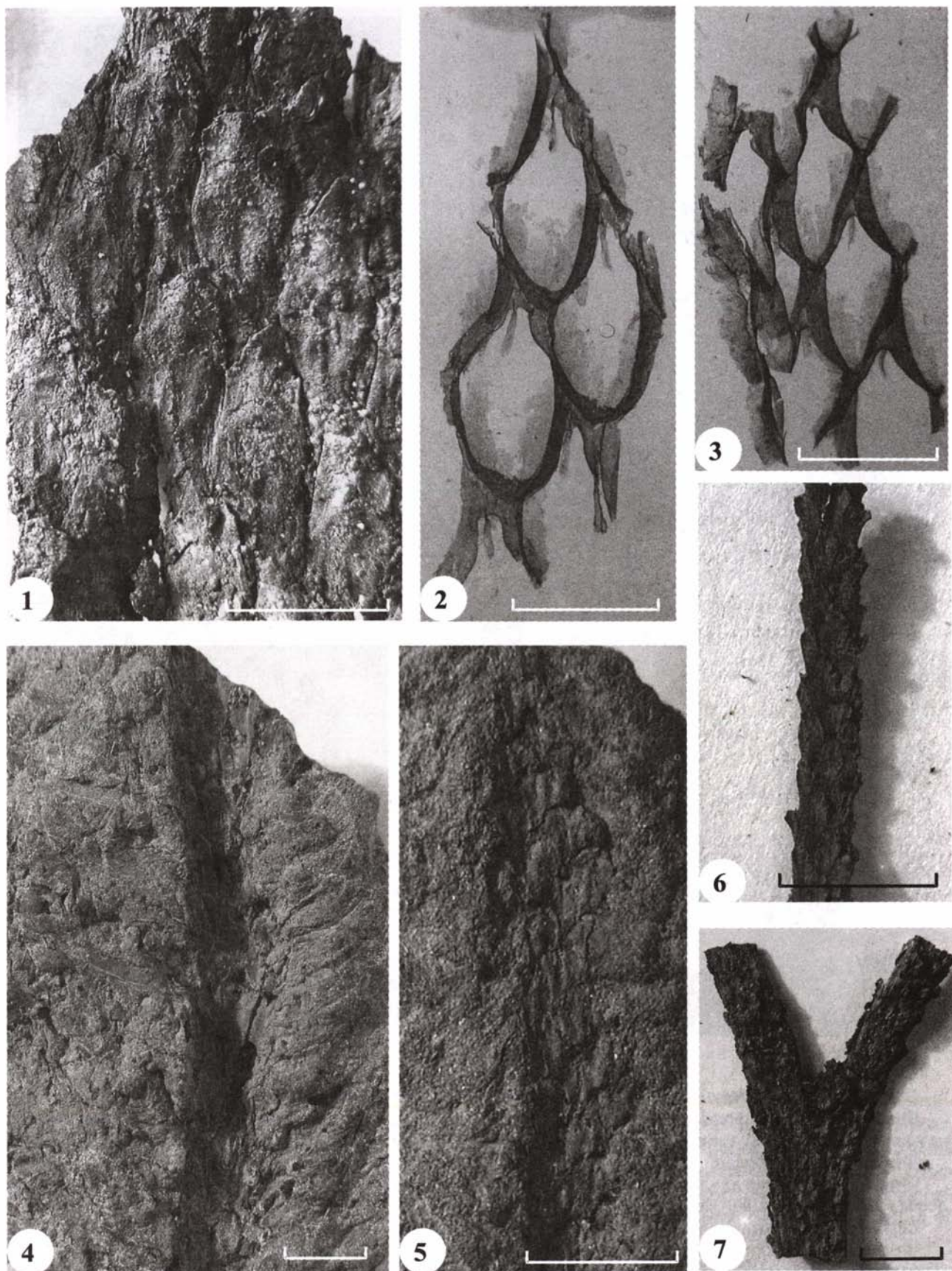
Фиг. 5. Отпечаток молодой оси; экз. № 4860/412; “Путлино”.

Фиг. 6. Фрагмент фитолеймы молодой облиственной оси; от листовых пластинок сохранились только базальные части; экз. № 4865/526-2; “Малиновец”.

Фиг. 7. То же, участок с равной дихотомией; экз. № 4865/500; “Малиновец”.

Длина линейки – 5 мм.

Таблица 1



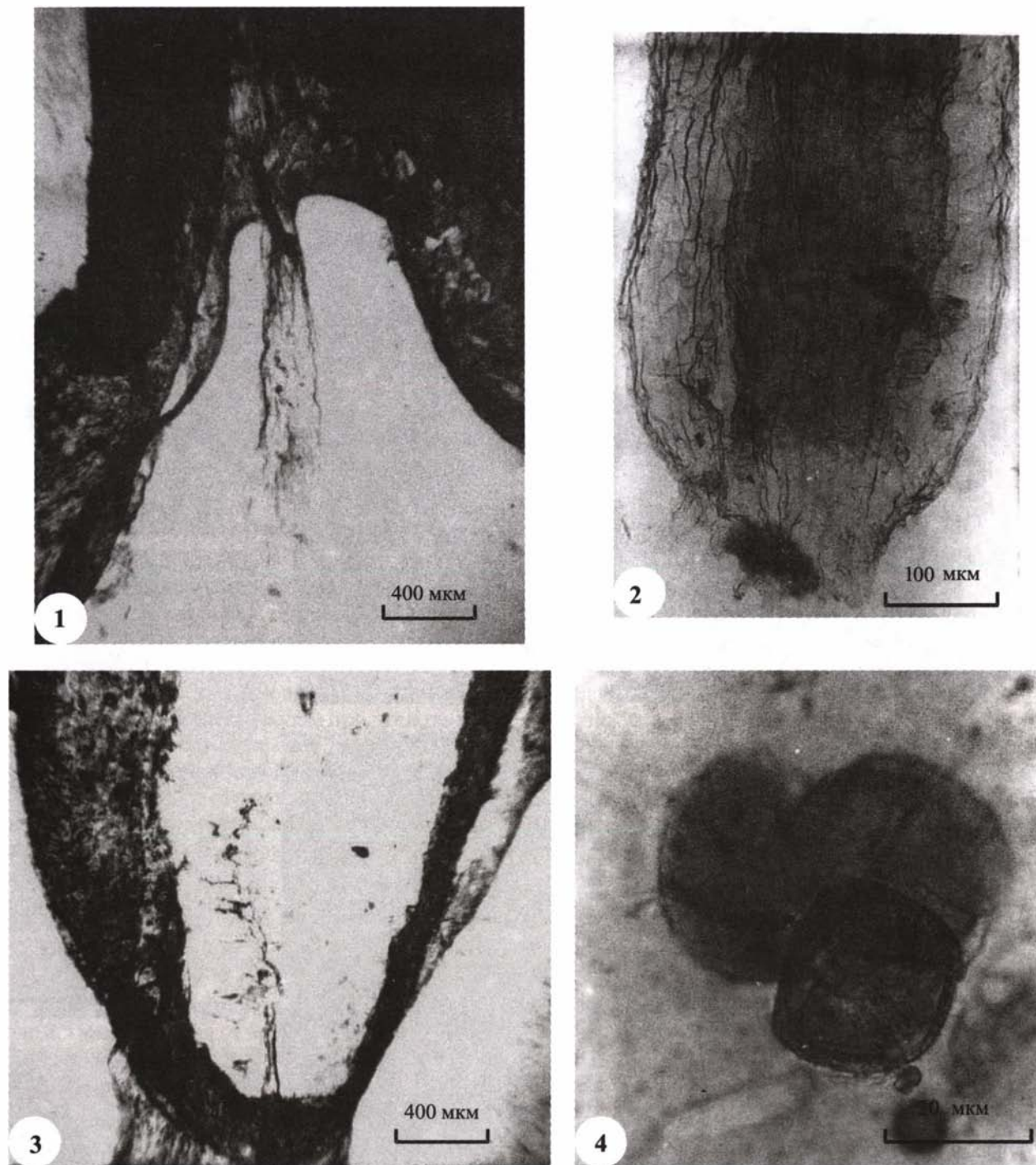


Таблица 2

Ogneuporia seleznevae Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 1. Участок кутикулы оси над листовой подушкой; видна расположенная на пазушной линии "трубка" из кутикулы лигульной ямки; кутикула поверхности подушки не сохранилась; экз. 4865/480-5А; "Малиновец".

Фиг. 2. Кутинизированное дно лигульной ямки и кутикула базальной части лигулы; тот же экземпляр.

Фиг. 3. Участок кутикулы оси и нижней части листовой подушки; видны складки от пятки и крыльев; левое крыло шире правого; экз. № 4865/480-4С; "Малиновец".

Lepidostrobos sp.

Фиг. 4. Микроспоры типа *Lycospora pusilla*, извлеченные из верхней части стробила; экз. № 4860/374-1А; "Путлино".

Таблица 3

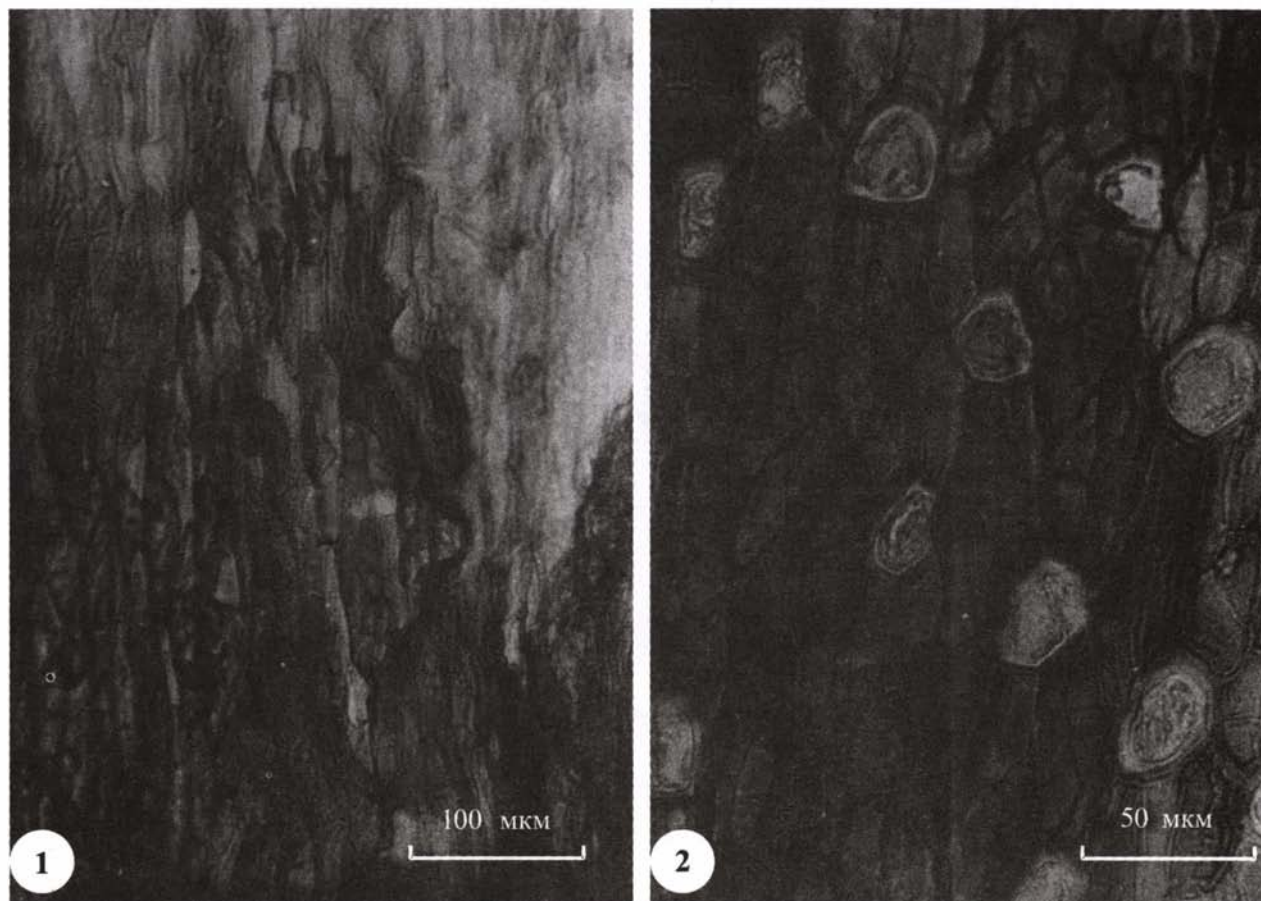


Таблица 3

Ogneuporia seleznevae Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 1. Участок кутикулы оси межподушечного пространства, сложенный слабо удлинёнными полигональными клетками; экз. № 4865/480-4В.

Фиг. 2. Участок кутикулы поверхности листовой подушки с устьицами; экз. № 4860/480-2А. Местонахождение “Малиновец”.

которая, таким образом, не имела верхнего поля. При этом была выражена пазушная линия.

Путем мацерации были выделены многочисленные фрагменты кутикулы осей с хорошо сохранившимся кутикулярным покрытием листовых подушек (табл. 1, фиг. 2, 3; табл. 2, фиг. 1–3). По отчетливо выраженным складкам кутикулы на месте крыльев и пяток можно судить о размерах этих структур. У подушек шириной 3–4 мм крылья имеют ширину 0,25–0,75 мм; при этом левое крыло, как правило, больше правого в 1,5 раза (табл. 2, фиг. 3), т.е. подушки были несколько асимметричными. Пятки имеют длину 0,25–0,75 мм.

Листовая пластинка имела в основании субтреугольное сечение, с выположенной нижней стороной (табл. 1, фиг. 1–3; рис. 2, а).

На сгибе пазушной линии листа от кутикулы оси отходит кутикулярная трубка, выстилавшая

лигульную ямку глубиной 1–1,5 мм (табл. 2, фиг. 1, 2). У экземпляра, изображенного на табл. 2, фиг. 1–2, видно, что лигульная ямка имела чашевидное дно, от которого отходила лигула. Последняя, по крайней мере в базальной части, также была кутинизирована, о чем свидетельствует еще одна кутикулярная трубка длиной около 0,6 мм, сужающаяся к устью лигульной ямки и заключенная внутри ее кутикулярного покрова (табл. 2, фиг. 2).

Судя по соответствующим кутикулам, поверхность подушки и крыльев несла многочисленные, густо и беспорядочно располагающиеся устьица (табл. 3, фиг. 2). На тонких молодых осях устьица от округлого до овального очертания, со средним диаметром – 20 мкм (табл. 4, фиг. 2–4; табл. 5, фиг. 1). На более старых осях устьица округлые, диаметром около 30 мкм (табл. 5, фиг. 2, 3).

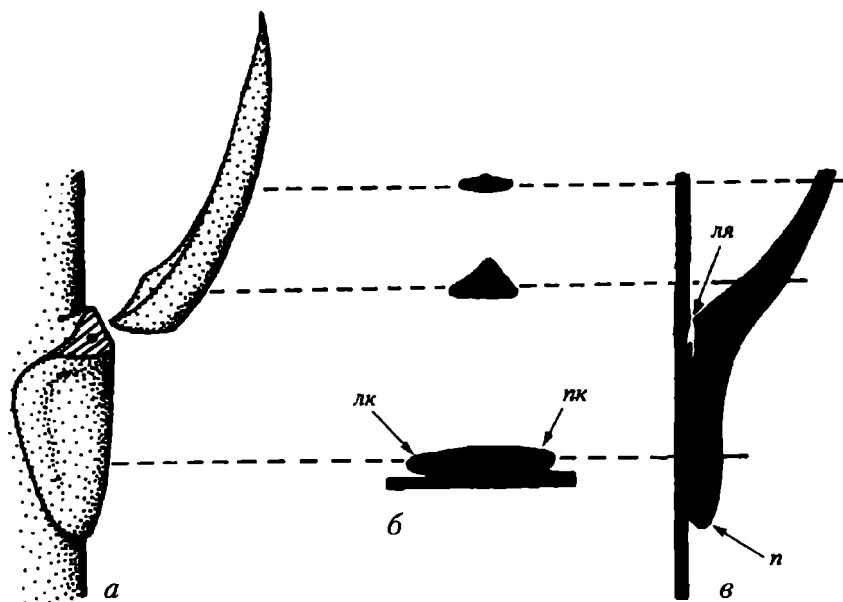


Рис. 3. Реконструкция листа *Ogneuporia seleznevae* Mosseichik, sp. nov.

а – общий вид (листовая пластинка показана отделенной от листовой подушки, чтобы было видно строение пазухи листа); *б* – поперечный срез листа на разных уровнях; *в* – продольный срез листа; *лк* – левое крыло; *пк* – правое крыло; *п* – пятка; *ля* – лигульная ямка с лигулой

Кутинизация замыкающих клеток была слабой и во многих случаях не сохранилась. Строение замыкающих клеток удалось изучить под СЭМ. Замыкающие клетки имеют бобовидную форму. Их ширина от 4 до 12 мкм, в зависимости от размера устьиц.

Замыкающие клетки окружены неспециализированными клетками, т.е. устьица являются аномоцитными. При этом замыкающие клетки погружены относительно окружающих их клеток (табл. 4, фиг. 3; табл. 5, фиг. 1, 3).

Под СЭМ видно, что аналогичные устьица располагались на нижней и верхней сторонах листовой пластинки (табл. 4, фиг. 1).

Пространство между устьицами и поверхность стебля между листовыми подушками, как и выстилка лигульной ямки, сложены полигональными, слабо удлинненными или более или менее изометричными клетками диаметром 15–50 мкм (табл. 2, фиг. 2; табл. 3, фиг. 1, 2).

Остальные изученные экземпляры *Ogneuporia seleznevae*, происходящие из местонахождения “Путлино”, представлены главным образом отпечатками облиственных осей (табл. 1, фиг. 4, 5; рис. 2, в).

У экземпляра, изображенного на табл. 1, фиг. 4, хорошо сохранились пластинки филлоидов. Они саблевидные, длиной около 10 мм при ширине оси 5 мм. Ширина пластинки в основании около 2 мм. По ней проходила единственная средняя жилка. Длина листовых подушек около 5 мм, ширина – около 2 мм. Вдоль верхнего края отпечатков листовых подушек на месте уходящих в породу листовых пластинок наблюдается щелевидное углубление. Боковые края отпечатков листовых подушек отмечены узким валиком, представляющим собой

слепок пространства между крыльями подушки и поверхностью оси. Из-за наложения пластинок расположенных ниже филлоидов пятки листовых подушек на отпечатке не выражены.

У отпечатка, изображенного на табл. 1, фиг. 5, рис. 2, в, на перегибе пазушной линии виден слепок приустьевой части лигульной ямки в форме небольшого сосочка.

На рис. 3 изображена реконструкция листа *Ogneuporia seleznevae*.

Замечания. В ассоциации с фитолеймами *Ogneuporia seleznevae* из местонахождения “Малиновец” обнаружены многочисленные скопления мегаспор типа *Lagenicula brevispinosa* Karczewska [Dybová-Jachovicz et al., 1982]. Поскольку остатков других плауновидных в этом автохтонном захоронении не найдено, а упомянутые мегаспоры и оси *Ogneuporia seleznevae* преобладают среди других остатков, можно предположить, что они принадлежали одному растению.

Мегаспоры (табл. 5, фиг. 4) шаровидной формы, с гологулой, диаметром около 1000 мкм. Высота губ около 400 мкм, ширина – порядка 350 мкм. Контактная арёя покрыта мелкими заостренными бугорками диаметром около 5 мкм. Тело мегаспоры покрыто многочисленными шипами конической формы, длиной в среднем около 100 мкм. Между шипами располагаются бугорки, аналогичные тем, которые имеются на контактной арее.

Под *Lepidostrobus* Ad.Brongniart, 1828

Lepidostrobus sp.

Табл. 2, фиг. 4; табл. 6, фиг. 1–3; рис. 4

Описание. Материал представлен отпечатками стробилов с частично сохранившейся фитолеймой (табл. 6, фиг. 1–3; рис. 4, а, б) из местонахождения “Путлино”. Размеры стробилов несколько варьируют, что, возможно, связано с различной степенью зрелости фруктификаций.

Таблица 4

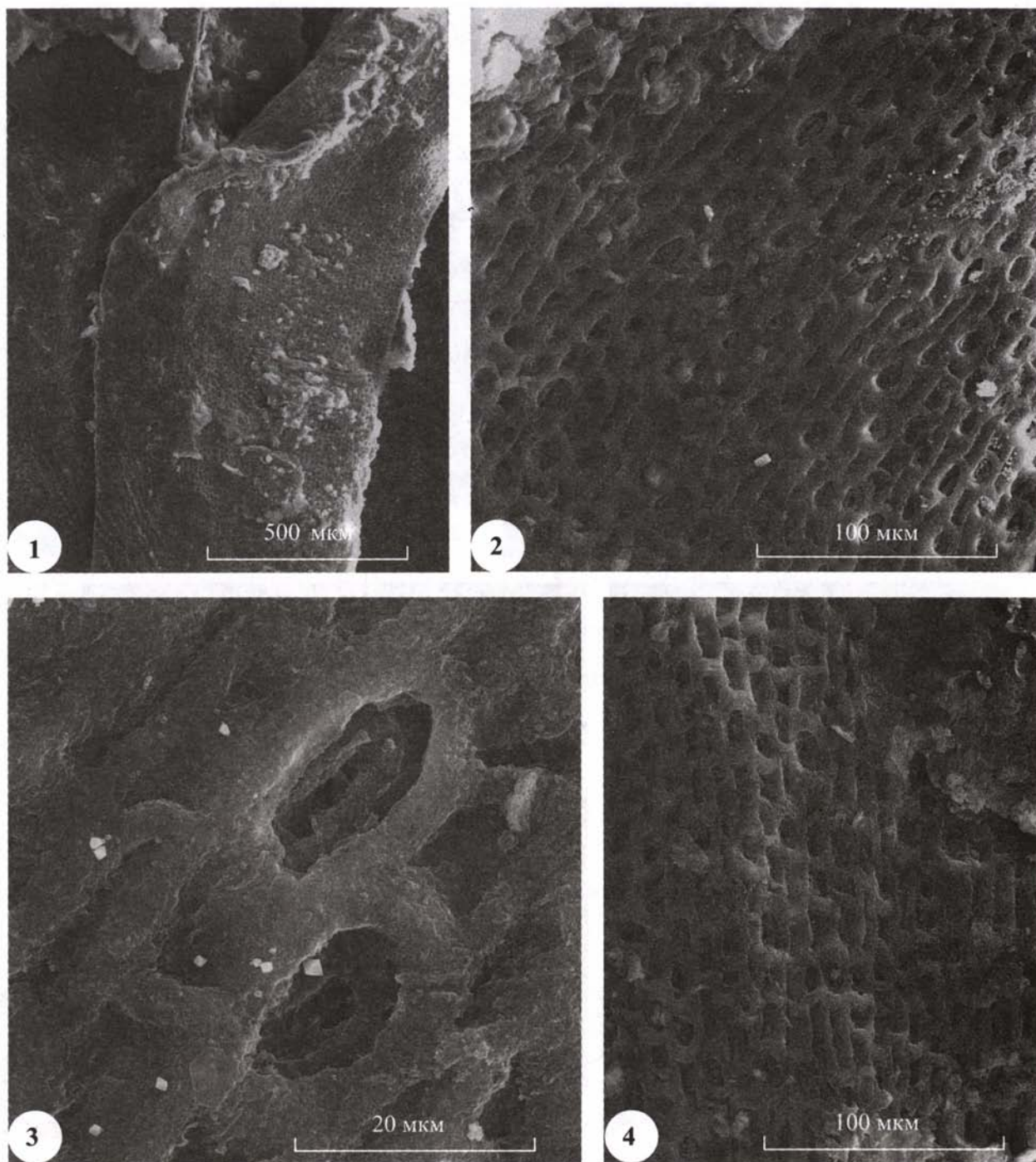


Таблица 4

Ogneuporia seleznevae Mosseichik, sp.nov.

Фиг. 1. Поверхность молодой облиственной оси под СЭМ; видна листовая подушка с отходящей от нее листовой пластинкой (вид сбоку); крыло подушки переходит в край листовой пластинки.

Фиг. 2. То же; участок эпидермиса в основании листовой пластинки; видны многочисленные, плотно расположенные устьица.

Фиг. 3. То же, устьица при большем увеличении.

Фиг. 4. То же, эпидермис центральной части листовой подушки; видны многочисленные устьица.

Экз. № 4865/480-3; местонахождение "Малиновец".

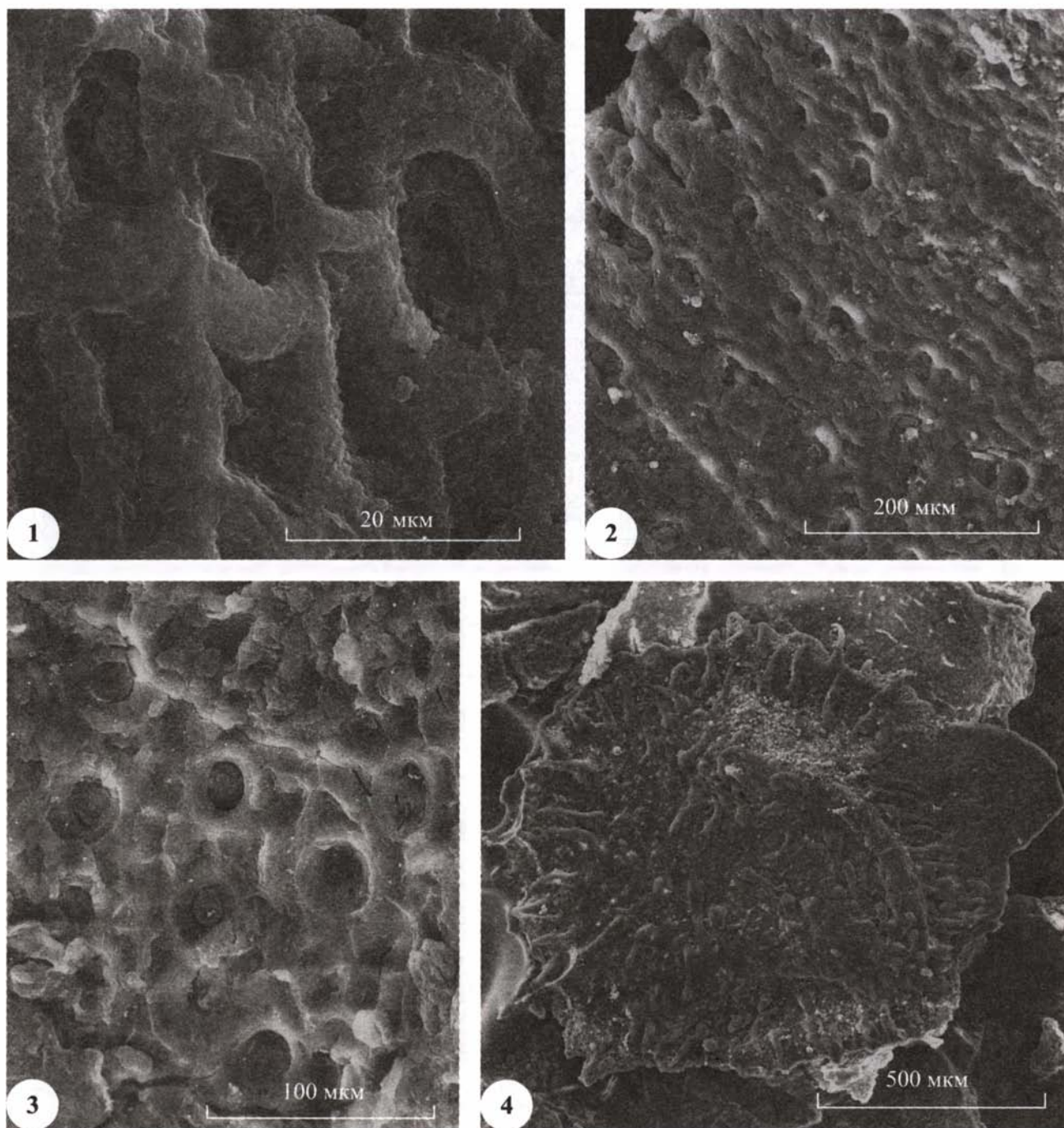


Таблица 5

Ogneuporia seleznevae Mosseichik, sp. nov.

Фиг. 1. Устьица в центральной части листовой подушки под СЭМ; экз. № 4865/480-3.

Фиг. 2. Участок эпидермиса листовой подушки более старой оси под СЭМ; видны многочисленные устьица; экз. № 4865/503-1А.

Фиг. 3. То же, устьица при большем увеличении.

Lagenicula brevispinosa Karczewska

Фиг. 4. Вид мегаспоры в боковом положении под СЭМ; видна гула; экз. № 4865/502-4А.

Все остатки из местонахождения "Малиновец".

Наиболее хорошо сохранившийся экземпляр (табл. 6, фиг. 1, 2; рис. 4, а, б) представлен фрагментом нижней части стробила, имеющим длину 35 мм и ширину 12 мм. Ширина оси стробила около 2 мм. Судя по наблюдаемым на отпечатке оси фруктификации основаниям уходящих в породу спорофиллов, последние располагались по низкой спирали, без ясно выраженных ортостих. Диаметр оснований спорофиллов около 0,4 мм. Расстояние между расположенными друг над другом спорофиллами около 1 мм.

Ножка спорофилла (табл. 6, фиг. 2; рис. 4, б) дистально постепенно расширяющаяся, длиной около 5 мм и шириной около 1,2 мм ближе к дистальной части, с единственной средней жилкой. Терминальные щитки сохранились плохо. Вероятно, их длина превышала 4 мм, верхушка была оттянутой и приостренной. Небольшая пятка имела длину около 0,8 мм. Боковые разрастания ножки, по-видимому, не имели облекавших спорангий загибов. Спорангии не сохранились, что, возможно, связано с захоронением фруктификации после созревания и рассеяния спор.

Экземпляр, изображенный на табл. 6, фиг. 3, имеет аналогичное строение и, вероятно, принадлежал тем же растениям, но захоронился до рассеивания спор. Его длина 28 мм при ширине в нижней части 11 мм. Апикально фруктификация несколько суживается. Верхушка стробила имеет заостренные очертания за счет схождения щитков спорофиллов. Детали строения оси и спорофиллов видны плохо.

При мацерации фрагментов фитолеймы из верхней части этого экземпляра были выделены кути-

кулярные оболочки с массами прилипших к ним микроспор типа *Lycospora pusilla* (Ibrahim) Schopf, Wilson et Bental, emend. Somers [Somers, 1972]. Эти оболочки интерпретируются нами как фрагменты кутикулы спорангиев.

Микроспоры трилетные, с цингулюмом, диаметром 26–31 мкм (табл. 2, фиг. 4). В полярном положении они имеют округло-треугольное очертание. Тетрадный рубец выражен неотчетливо. Дистальная поверхность споры пунктатная.

Поскольку в других частях стробила споры не сохранились, невозможно судить о том, был ли стробил обоеполым, или нет.

Замечания. В данной работе используется широкое понимание рода *Lepidostrobus* Ad.Brongniart, предложенное С.В. Мейеном [1987]. В соответствии с ним, в указанный род включаются стробилы плауновидных с терминальными щитками и без прикрывающих спорангий боковых разрастаний ножки спорофилла; при этом либо фруктификации несут только микроспорангии со спорами типа *Lycospora*, либо строение спор неизвестно.

В рассматриваемом случае наличие в верхней части стробила спорангиев с микроспорами *Lycospora pusilla* (споры в нижней его части не сохранились) заставляет формально отнести описываемые остатки к роду *Lepidostrobus*.

В то же время, совместное нахождение описываемых фруктификаций с осями *Ogneuporia seleznevae* при отсутствии в том же захоронении вегетативных остатков других плауновидных, в том числе, *Lepidodendron*, позволяет предположить возможную принадлежность указанных осей и строби-

лов одному растению. Как отмечалось выше, растения с осями *Ogneuporia seleznevae*, по-видимому, продуцировали мегаспоры типа *Lagenicula brevispinosa*. Таким образом, они, вероятно, являлись гетероспоровыми.

Под *Stigmaria* Ad.Brongniart, 1822

Stigmaria stellata Eichwald, 1840

Табл. 6, фиг. 4, 5; рис. 5

Stigmaria stellata: Eichwald, 1840, с. 90; Эйхвальд, 1841, с. 52; Bronn, 1848, с. 1201; Эйхвальд, 1854, с. 162–163, табл. 15, фиг. 2; Eichwald, 1860, с. 206–207, табл. 15, фиг. 1; Новик, 1952, с. 249, 256, 257, табл. 42, фиг. 1; Chaloner, 1967, с. 678.

Stigmaria var. *stellata*: Goepfert, 1841, с. 13, табл. 10, фиг. 12; Auerbach, Trautschold, 1860, с. 39.

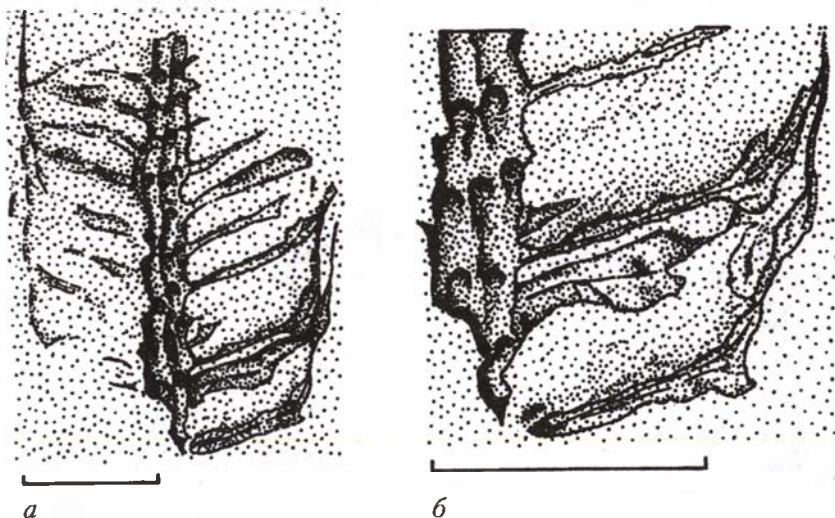
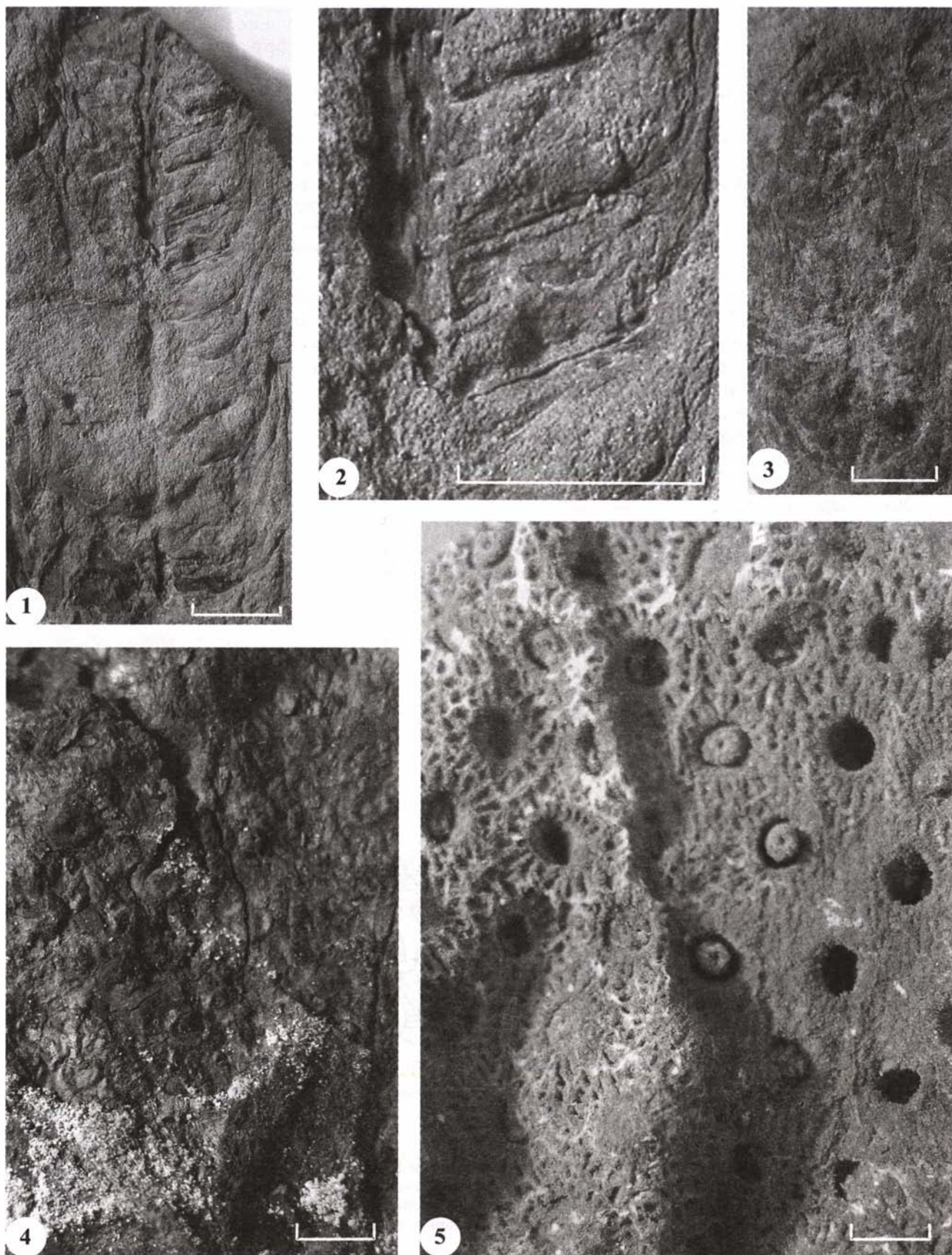


Рис. 4. *Lepidostrobus* sp., экз. № 4860/373-2; "Путлино"

а – фрагмент средней части стробила (фитолейма оси и спорофиллов выкрошилась; на отпечатке оси видны уходящие в породу основания спирально расположенных спорофиллов); б – спорофиллы при большем увеличении; видны плотно прилегающие друг к другу терминальные щитки с оттянутой верхушкой; длина линейки – 5 мм



Неотип – Геологический институт РАН, экз. № 4865/649 (табл. 6, фиг. 5; рис. 5, а); “Окладнево”; нижний карбон, визейский ярус, михайловский горизонт, путлинская свита.

Описание. Изученные остатки из местонахождения “Малиновец” представлены фрагментами фитолеймы боковых ответвлений ризофора с рубцами от аппендиксов (табл. 6, фиг. 4; рис. 5, б). Ответвления имели ширину более 60 мм. Рубцы аппендиксов округлые, диаметром 2–2,5 мм. Края рубцов приподняты над поверхностью ризофора. В центре рубца виден рубчик проводящей ткани диаметром 1–1,2 мм. Поверхность ризофора между рубцами покрыта складками, представляющими собой изгибающиеся валики шириной 0,4–0,5 мм и длиной 1–3 мм. Вокруг рубцов эти складки расположены, как правило, радиально, наподобие лучей звезды, откуда родилось и название вида. Между этими “звездами” складки располагаются более или менее беспорядочно, иногда соединяясь между собой. Аппендиксы не сохранились.

В местонахождении “Окладнево” изученный материал представлен многочисленными отпечатками боковых ответвлений ризофоров (табл. 6, фиг. 5; рис. 5, а). При такой сохранности на месте складок-“валиков” находятся лунки и все пространство между рубцами напоминает сетку или кружево.

Из окладневских экземпляров нами выбран неотип *Stigmaria stellata*, который представляет собой фрагмент отпечатка коры бокового ответвления ризофора с рубцами от аппендиксов (табл. 6, фиг. 5; рис. 5, а). Диаметр рубцов составляет 3,5–4 мм. Размер рубчиков проводящей ткани 0,4–0,6 мм. На месте некоторых рубцов наблюдаются цилиндрические углубления от уходящих в породу аппендиксов.

Замечания. Вид *Stigmaria stellata* был впервые описан Э.И. Эйхвальдом [Eichwald, 1840] в небольшой статье, посвященной описанию окаменелостей из нижнего карбона бывшей Новгородской губернии, переданных ему для определения Г.П. Гельмерсеном и А.И. Оливьери. Остатки *Stigmaria stellata* происходили из глин, обнажавшихся на р. Прикша – притоке р. Мста. Изображение отсутствовало. Позднее эта статья была переведена

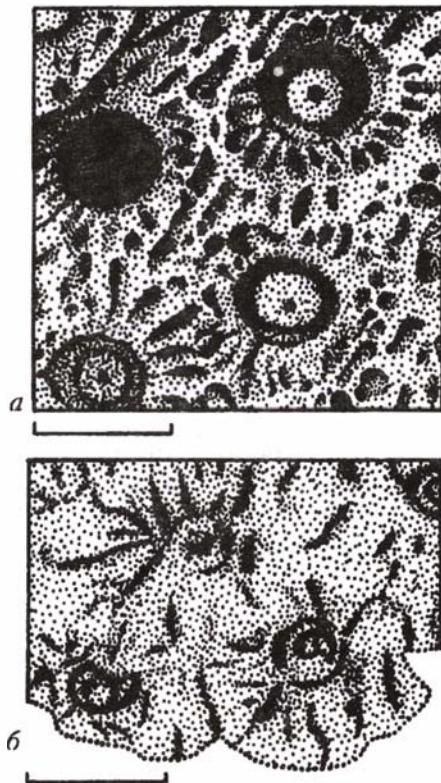


Рис. 5. *Stigmaria stellata* Eichwald

а – неотип № 4865/649, отпечаток поверхности бокового ответвления ризофора в известняке; б – экз. № 4865/477-1, поверхность фитолеймы бокового ответвления ризофора в угле; в местах отхождения аппендиксов видны округлые рубцы с радиально расходящимися от них складками; местонахождения: а – “Окладнево”, б – “Малиновец”; длина линейки – 5 мм

Д. Планером на русский язык [Эйхвальд, 1841].

В то же время, в европейской литературе авторство этого вида приписывается Г. Гепперту. Действительно, в 1841 г. Гепперт, независимо от Эйхвальда, описал из каменноугольных отложений Европы разновидность ризофоров *Stigmaria ficoides* var. *stellata* [Goeppert, 1841], которые имели те же признаки, что и вид, ранее установленный российским ученым. Гепперт привел изображение своего материала. Позднее, в сводке Г. Бронна [Bronn, 1848]

← Таблица 6

Lepidostrobus sp.

Фиг. 1. Отпечаток нижней части стробила; экз. № 4860/373-2; “Путлино”.

Фиг. 2. То же, спорофиллы при большем увеличении; видны плотно прилегающие друг к другу терминальные щитки; “Путлино”.

Фиг. 3. Отпечаток стробила; экз. № 4860/374-1; “Путлино”.

Stigmaria stellata Eichwald

Фиг. 4. Поверхность фитолеймы бокового ответвления ризофора в угле; видны округлые рубцы в местах отхождения ризофоров, окруженные радиально расходящимися от них складками; экз. № 4865/477-1; “Малиновец”.

Фиг. 5. Отпечаток бокового ответвления ризофора в известняке; неотип № 4865/649; “Окладнево”.

Длина линейки – 5 мм.

описанные Геппертом остатки были выделены в самостоятельный вид *Stigmara stellata* Goepfert.

Таким образом, морфологически сходные ризофоры были описаны двумя различными авторами независимо друг от друга под одним и тем же названием, однако комбинация *Stigmara stellata* была предложена Э.И. Эйхвальдом раньше и, следовательно, его авторство обладает приоритетом.

У.Г. Чалонер [Chaloner, 1967] в своей сводке по ископаемым лепидофитам указал, что введенное Э.И. Эйхвальдом название является "nomen nudum", по всей вероятности, имея в виду, что оно не отвечает требованиям Международного кодекса ботанической номенклатуры в части действительного обнародования видовых названий. Соответственно, автором вида *S. stellata* он посчитал Г. Гепперта.

С этим нельзя согласиться. Описание, данное Э.И. Эйхвальдом, полностью отвечает условиям действительного обнародования, действующим для работ 40-х годов XIX столетия [Международный кодекс ботанической номенклатуры, 2001; ст. 32].

В русском переводе Д. Планера это описание передано несколько неточно, поэтому привожу дословный перевод соответствующего отрывка статьи Эйхвальда с немецкого: "Вторым видом с Прикшы является *Stigmara stellata* m., погребенный в серых глинах под горным известняком, между пластами каменного угля. Округлые рубцы коры имеют красивые звездообразные венцы (Hof) и между отдельными рубцами кора тонкоячеистая (feinzellig), как бы дырявая (durch-loechert). Он (этот вид, – Ю.М.) мог бы, возможно, принадлежать новому роду".

Изображений и ссылок на конкретные экземпляры в статье Эйхвальда нет. Где находится описанный им материал и сохранился ли он вообще – неизвестно. Поэтому, в связи с необходимостью осуществить типификацию вида *Stigmara stellata* Eichwald, нами выбран неотип, происходящий из нижнего карбона бассейна р. Мста и отвечающий первоначальному описанию Э.И. Эйхвальда (см. выше).

Обсуждение

Судя по фрагментам достаточно крупных осей и боковых ответвлений ризофоров, описываемые формы, вероятно, представляли собой невысокие деревья.

Поскольку автохтонный уголь в местонахождении "Малиновец" содержит большое число остатков осей *Ogneuporia seleznevae*, ризофоров *Stigmara stellata* и мегаспор *Lagenicula brevispinosa*, можно предполагать, что эти растения являлись одними из доминантов антракофильных сообществ, произраставших на берегах и мелководных участках реликтовых озер, которые в середине визе (тихвин-

ская свита) были широко распространены на северо-западном крыле Подмосковского бассейна.

Приуроченность остатков огнеупорий к базальным горизонтам древней торфяной залежи местонахождения "Малиновец", по-видимому, указывает на то, что они преобладали на ранних стадиях болотной сукцессии. Позднее их сменяли сообщества с доминированием голосеменных растений, в частности, *Cordaitea* sp.

По своему составу визейские антракофильные ассоциации северо-западного крыла Подмосковского бассейна (местонахождения "Малиновец" и др.) сильно отличаются от аналогичных сообществ южного его крыла, в которых доминировали лепидофиты *Eskdalia olivieri* (Eichwald) Mosseichik, *Gryzlovia meyenii* Mosseichik и *Lepidodendron spetsbergense* Nathorst [Мосейчик, 2002а, б, 2003].

В алексинское время (путлинская свита) биотопы *Ogneuporia seleznevae* на берегах озерных впадин были затронуты дошедшей до этих мест морской трансгрессией. В связи с пульсирующим характером последней, прибрежные участки морского дна периодически обнажались, что позволяло селиться на их известковом илу древесным плауновидным. Как правило, от этих пионерных популяций сохраняются только ризофоры типа *Stigmara* – сукцессия прекращалась либо из-за нового наступления моря, или вследствие затвердевания известкового субстрата; подобные известняки с инситуальными ризофорами известны в Подмосковском бассейне под названием "стигмариновых" [Мосейчик и др., 2003].

Судя по широкому распространению в известняках северо-западного крыла Подмосковского бассейна остатков *Stigmara stellata*, можно предположить, что одним из заметных компонентов "стигмариновой растительности" стали лепидофиты *Ogneuporia seleznevae*.

На южном крыле Подмосковского бассейна (Тульская область) в известняках алексинского горизонта также встречаются ризофоры *Stigmara stellata*. В то же время, вероятное отсутствие миграционных путей между северо-западным и южным крылом бассейна (Мосейчик, в печати) указывает на то, что на юге подобного типа ризофоры принадлежали не *Ogneuporia*, а каким-то другим плауновидным.

Благодарности

Автор благодарна М.В. Дуранте и И.А. Игнатьеву (Геологический институт РАН, Москва), Д.А. Игнатьеву (ООО "Ройлсофт", Москва), а также руководству ОАО "Боровичский комбинат огнеупоров" и его ведущему геологу И.Н. Селезневой (Боровичи) за помощь в работе. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект №03-05-64331).

Литература

- Геология СССР. Т. 1. Ленинградская, Псковская и Новгородская области. М.: Недра, 1971. 504 с.
- Дуранте М.В. Нижнекаменноугольная флора Монголии // М.А.Ахметьев (ред.). Палеофлористика и стратиграфия фанерозоя. М., 1989. С. 17–31.
- Зорин В.Т. Нижний карбон Минусинского прогиба (стратиграфия, флора). СПб, 1998. 144 с.
- Кремь Г.О.У. Палинологическая энциклопедия. М.: Мир, 1967. 411 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый Шестнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Сент-Луис, Миссури, июль–август 1999 г. СПб.: Изд-во СПХФА, 2001. 210 с.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справочное пособие. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Мейен С.В. Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангарида // С.В.Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990. С. 76–124.
- Мосейчик Ю.В. Условия углеобразования и антракофильные растения первой половины визе Подмосковного бассейна // М.А.Ахметьев, А.Б.Герман, М.П.Долуденко, И.А.Игнатьев (ред.). Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002а. С. 133–136.
- Мосейчик Ю.В. *Eskdalia olivieri* (Eichw.) Mosseichik – плауновидное из нижнего карбона Подмосковного бассейна (морфология, экология, географическое и стратиграфическое распространение) // М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002б. С. 193–217.
- Мосейчик Ю.В. Плауновидные раннего карбона Подмосковного бассейна // М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев (ред.). Эволюция флор в палеозое. М.: ГЕОС, 2003. С. 35–71.
- Мосейчик Ю.В. Визейская флора Подмосковного бассейна в картине фитогеографии этого века (В печати).
- Мосейчик Ю.В., Игнатьев Д.А., Игнатьев И.А. О природе растительности "стигмариновых" известняков нижнего карбона Подмосковного бассейна // М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев (ред.). Эволюция флор в палеозое. М.: ГЕОС, 2003. С. 72–84.
- Новик Е.О. Каменноугольная флора Европейской части СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 468 с. (Палеонтология СССР; Н. С., Т. 1).
- Поршняков С.Н., Поршняков Г.С. Геологические экскурсии в районе г. Боровичи (Руководство для экскурсоводов). Л., 1982. 99 с. (Рукопись).
- Решение Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы: Каменноугольная система (Ленинград, 1988). Л., 1990. 95 с.
- Селезнева И.Н. Геологический отчет о доразведке Окладневского месторождения каолинов в Боровичском районе Новгородской области. Боровичи, 1993. 105 с. (Рукопись).
- Эйхвальд Э.И. Об ископаемых остатках животных и растений, заключенных в древнем красном песчанике и горном известняке, весьма развитых в Новгородской губернии // Горн. журн. 1841. Ч. 1, кн. 1. С. 27–53.
- Эйхвальд Э.И. Палеонтология России. Ч. 1: Древний период. СПб.: Типография Я. Ионсона, 1854. 245 с.
- Auerbach J.B., Trautschold H.A. Ueber die Kohle von Central-Russland // Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou. 1860. T. 13 (19), N 1. S. 3–58.
- Brack-Hanes S.D., Thomas B.A. A re-examination of *Lepidostrobus* Brongniart // Bot. J. Linn. Soc. 1983. Vol. 86, N 1/2. P. 125–133.
- Bronn H.G. Index palaeontologicus oder Uebersicht der bis jetzt bekannten Fossilien Organismen. Stuttgart, 1848. 1384 p.
- Chaloner W.G. Lycophyta // Ed. Boureau (ed.). Traite de paleobotanique. T. 2. Paris: Masson et C^e, 1967. P. 436–845.
- Dybová-Jachowicz S., Jachowicz A., Karczewska J., Lachkar G., Loboziak S., Piérart P., Turnau E., Žotdani Z. Revision des megasporés a gula du Carbonifère. Première partie. Warszawa: Wydawnictwa Geologiczne, 1982. 50 p. (Prace Inst. Geol.; 107).
- Eichwald E.I. Die Thier- und Pflanzenreste des alten rothen Sandsteins und Bergkalks im Nowgorodischen Gouvernement // Bull. Scien. Acad. Imp. Scien. St.-Petersb. 1840. T. 7. S. 78–91.
- Eichwald E.I. Lethaea rossica ou Paleontologie de la Russie. Period ancienne. V. 1. Stuttgart: Librairie et imprimerie de E.Schweizerbart, 1860. 1657 p.
- Goeppert H.R. Les genres des plants fossiles. Bonn, 1841. 70 S.
- Lacey W.S. Welsh Lower Carboniferous plants. I. The Flora of the Lower Brown Limestone in the vale of Clwyd, North Wales // Palaeontographica B. 1962. Bd. 111. S. 126–160.
- Meyen S.V. Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // Palaeontographica B. 1976. Bd. 157. S. 112–157.
- Rowe N.P. Two species of the lycophyte genus *Eskdalia* Kidston from the Drybrook sandstone (Viséan) of Great Britain // Palaeontographica B. 1988. Bd. 208. S. 81–103.
- Somers Y. Revision du genre *Lycospora* Schopf, Wilson et Bental. Paris: Editions du CNRS, 1972. 110 p. (Microfossiles organiques du Paleozoique; Fasc. 5: Spores).
- Thomas B.A., Meyen S.V. A reappraisal of the Lower Carboniferous lepidophyte *Eskdalia* Kidston // Palaeontology. 1984. Vol. 27, Pt. 4. P. 707–718.

Yu. V. Mosseichik

Ogneuporia seleznevae gen. et sp. nov. – an arborescent lycopsid from Upper Viséan of the Moscow Coal Basin

The remains of the tree lycopsids leafy shoots *Ogneuporia seleznevae* gen. et sp. nov., as well as that probably belonged to the same plants dispersed rhizophores *Stigmaria stellata* Eichwald, the megasporés *Lagenicula brevispinosa* Karczewska and *Lepidostrobus* sp. strobili with the *Lycospora pusilla* (Ibrahim) Schopf, Wilson et Bental microspores are described from the Upper Viséan deposits of the north-west flank of the Moscow Coal Basin. In Tulskey time *O. seleznevae* apparently predominated at the initial stages of fresh-water lake mire succession. In Aleksinsky time, in the conditions of pulsational sea transgression, these lycopsids began to inhabit the lime mud, barred during regressive phases of sea eustatic oscillations, to give rise to *in situ* rhizophores of *Stigmaria stellata* type in the limestones.

Новые данные о *Boroviczia karpinskii* Zalesky – семена лагеностомовых позднего визе Подмосковного бассейна

Переизучение типового материала дисперсных семян *Boroviczia karpinskii* Zalesky из поздневизейских отложений Подмосковного угольного бассейна позволило уточнить их внутреннее строение и таксономическую принадлежность. У *B. karpinskii* имелся двуслойный интегумент, рассеченный на верхушке на восемь треугольных лопастей и сросшийся с нуцеллюсом вблизи халазы. Верхушка нуцеллюса была дифференцирована в развитую куполообразную пыльцевую камеру с коротким терминальным лагеностомом или сальпинксом. Имелось ли дно у пыльцевой камеры – неизвестно. Единственная функциональная мегаспора занимала большую часть нуцеллюса. Основание семени было сильно васкуляризовано. Купула неизвестна. Структура интегумента, характер его соединения с нуцеллюсом и васкуляризации семени, строение пыльцевой камеры, симметрия и ассоциация в одном захоронении с предположительно лигиноптеридными листовыми остатками позволяют сближать *B. karpinskii* с порядком лагеностомовых птеридоспермов (*Lagenostomales* – *Lyginopteridales*). Уточнена родовая диагностика семян в форме отпечатков и фитолейм, сходных по внешней морфологии с *Boroviczia*.

Введение

Изученные остатки семян были найдены в 1904 г. в нижнекаменноугольных отложениях бывшей Новгородской губернии коллекционером-любителем Ф.А. Витбергом. Они были переданы М.Д. Залескому, который описал их на русском [Залесский, 1905] и немецком языках [Zalesky, 1905].

Залесский установил для этих форм новый род *Boroviczia* с единственным видом *B. karpinskii*. Он описал их внешнюю морфологию и по единичным срезам на прозрачных шлифах – элементы внутреннего строения. В частности, было выяснено, что у *Boroviczia* имелись три оболочки, из которых наружная была рассечена на восемь апикальных лопастей (сегментов).

Залесский интерпретировал *B. karpinskii* как остатки плодов. Он предположил, что наружная оболочка является оболочкой завязи (“die Huelle des Fruchtknotens”), средняя – оболочкой семени (“die Huelle des Samens”), а внутренняя – наружным покровом ядра или его белка (“die aeussere Umhuelung des Kerns oder Keimes”) [Залесский, 1905, с. 337; Zalesky, 1905, с. 117]. Во внешнем покрове “плода” Залесский (по-видимому, ошибочно) усмотрел наличие проводящих пучков.

Залесский сравнивал описанные им формы с родом *Rhynchogonium* Heer [Heer, 1876], который также считал “плодами”. По его представлениям, различия между *Boroviczia* и *Rhynchogonium* заключались в скульптуре “оболочки завязи”: у последнего рода она более ребристая.

Типификация выделенных таксонов М.Д. Залесским произведена не была.

Девять лет спустя А.Г. Натгорст [Nathorst, 1914] предположил, что *Boroviczia* является, в действительности, остатками семян голосеменных. По его мнению, описанное Залесским внутреннее строение *B. karpinskii* вполне отвечало анатомии последних. “Например, – писал он (там же, с. 23), – внутренняя мембрана может соответствовать мегаспоровой мембране, средняя – нуцеллюсу, а наружная – оболочке семени (Testa)... Мыслимы также и другие соответствия, которые хорошо гармонируют с рассмотрением этих остатков как семян, и нет никаких оснований трактовать эти остатки иным образом”.

В той же работе Натгорст описал из нижнекаменноугольных отложений Шпицбергена три новых вида *Boroviczia* – *B. mimerensis* Nathorst, *B. subsulcata* Nathorst и *B. (?) compressa* Nathorst.

Рассматривая род *Boroviczia*, Натгорст также отметил его близкое сходство с *Rhynchogonium*, но считал возможным различать эти роды по форме верхушки семени. В предложенной им интерпретации у семян *Boroviczia* верхушка оттянута в виде носика, а у *Rhynchogonium* – более плавно переходит в среднюю часть семени (там же, с. 26).

А.Ч. Сьюорд [Seward, 1917], проанализировав работы Залеского и Натгорста, пришел к выводу, что *Boroviczia* не следует отделять от *Rhynchogonium*, поскольку указанное Натгорстом различие этих родов трудно применить на практике. В предложенной Сьюордом классификации дисперсных палео-

¹ Адрес авторов: Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер., 7, Геологический институт РАН; e-mail: mosseichik@ginras.ru, ignatievia@ginras.ru. Англиязычная версия настоящей статьи публикуется в журнале “Review of Palaeobotany and Palynology”.

зойских семян голосеменных *Boroviczia* отнесена к подгруппе “ребристых семян” искусственной группы “смешанных семян”, в которую он поместил “роды, основанные на признаках относительно малой морфологической значимости” (там же, с. 356). По словам Сьюорда, “их рассмотрение под одним заголовком вызвано тем, что нам известно очень мало или ничего об их анатомических признаках или о материнских растениях” (там же).

Д. Уайт [White, 1937a, с. 25] также заключил, что “из непосредственного изучения образцов следует, что, по-видимому, не имеется достаточных оснований для различения родов *Boroviczia* и ... *Rhynchogonium*”.

Опираясь на предложенное Сьюордом формальное понимание *Boroviczia*, Дж. Хсю [Hsue, 1952] условно отнес к этому роду несколько экземпляров семян из предположительно нижнепермских отложений Северо-Восточного Китая. Как справедливо отметили Т.Н. Тейлор и Д.А. Эггерт [Taylor, Eggert, 1967, с. 991], это определение является сомнительным. Они подчеркнули также, что “материал Залесского по *B. karpinskii* представляет большой интерес в том отношении, что семена, очевидно, сохранились достаточно хорошо, так что возможно было изготовить шлифы и сделать с них рисунки линиями... Хотя были изображены один поперечный и два продольных среза, трудно определить, имел ли дело автор с материалом в форме ядер или фитолейм, или же семена были в действительности минерализованными” (там же, с. 989). Эта точка зрения была поддержана Т.Н. Данном, Г.У. Ротуэллом и Дж. Мэйпс [Dunn, Rothwell, Mapes, 2002].

Интерпретацию *B. karpinskii* как углефицированных фитолейм семян голосеменных, о внутреннем строении которых известно мало, принял В. Готан и отразил в известных учебных руководствах [Potonie's Lehrbuch..., 1921; Gothan, Weyland, 1964].

Е.О. Новик [1954] в своей капитальной монографии по каменноугольным флорам Европейской части СССР рассматривала род *Boroviczia* с единственным видом *B. karpinskii* как семена голосеменных incertae sedis. Это заключение она основывала, по-видимому, только на воспроизведенных в ее книге рисунках из работ Залесского [1905; Zalesky, 1905], а также на составленном им описании, приняв интерпретацию Натгорста и Сьюорда.

Новик впервые подняла вопрос о типификации рода *Boroviczia* и вида *B. karpinskii*. Правильно рассматривая единственный описанный Залесским вид *B. karpinskii* как типовой, она ошибочно указала сразу несколько изображенных им экземпляров в качестве голотипа *B. karpinskii*.

Позднее ту же типификацию рода *Boroviczia* повторно осуществил Г.Н. Эндрюс [Andrews, 1970].

С.В. Мейен [1987, с. 181; Meyen, 1987, с. 169], основываясь на внешнем сходстве *B. karpinskii* с *Rhynchogonium*, сближал *Boroviczia* с тригонокарповыми (=медуллезовыми) птеридоспермами (порядок Trigonocarpaceae = Medullosales). *Rhynchogonium* он рассматривал как древнейшие известные семена тригонокарповых (там же).

* * *

Неоднократные попытки собрать дополнительный материал *B. karpinskii* из его типового местонахождения не дали результатов. В то же время, все оригиналы Залесского сохранились в Геологическом институте РАН (Москва), коллекция № 343.

Настоящая статья посвящена результатам переизучения этого материала. Полученные новые данные позволяют утверждать, что у *Boroviczia* имелся двуслойный интегумент и пыльцевая камера с лагеностомом; васкуляризация нуцеллюса и интегумента, вероятно, отсутствовала; единственный проводящий пучок входил в халазу и заканчивался вблизи основания функциональной мегаспоры. Были также получены новые данные о строении эпидермиса лопастей и внутренних слоев интегумента.

Материал и методика изучения

Типовой материал *B. karpinskii* происходит из дельтовых песчаников мстинской свиты (местонахождение у порога “Витца”, левый берег р. Мста в 6 км выше г. Боровичи Новгородской области). В геологическом отношении этот район относится к северо-западному крылу Подмосковного угольного бассейна (рис. 1). Слои принадлежат к алексинскому горизонту верхнего визе и соответствуют верхам конодонтовой зоны “*Gnatodus bilineatus*” [Gb; Нижний карбон..., 1993].

* * *

Коллекция Залесского представлена остатками девяти дисперсных семян, демонстрирующих комбинированную форму сохранности, сочетающую локальную минерализацию, местами углефицированную фитолейму и слепки внутренних полостей.

Большая часть экземпляров представлена слепками полости между нуцеллюсом и интегументом, содержащими остатки тканей нуцеллюса и мегаспоровую мембрану; местами на поверхности слепков сохранились остатки интегумента (табл. 1, фиг. 1–6; рис. 2, а–к). Пространство между интегументом и нуцеллюсом, а также внутренняя полость мегаспоровой мембраны заполнены мелко-, среднезернистым кварцевым песчаником с вторичным карбонатным цементом. Вмещающая остатки семян порода идентична той, которой заполнена их внутренность. Ткани нуцеллюса и интегумента местами минерализованы или углефицированы.

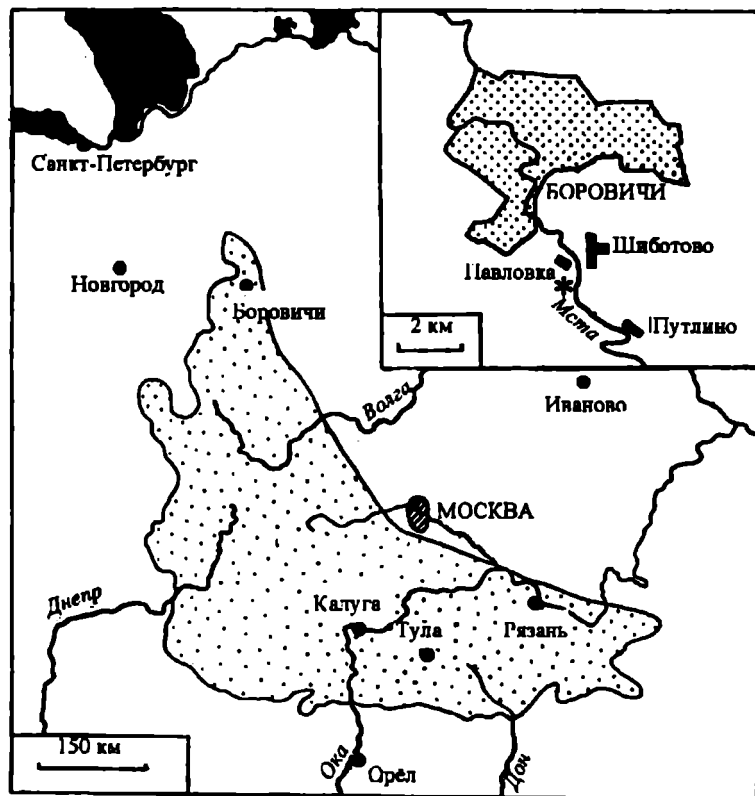


Рис. 1. Местонахождение *Boroviczia karpinskii* Zalesky (отмечено звездочкой); крапом показана территория Подмосковного угольного бассейна

Имеются также фрагменты отделившегося от семени интегумента (табл. 1, фиг. 7; рис. 2, и) и отпечатки наружной поверхности последнего (рис. 2, л).

Три экземпляра из коллекции Залесского представлены каждый одним срезом на прозрачном шлифе (два среза продольных и один поперечный; табл. 2, фиг. 1, 5, 8; рис. 3, а–в).

Погребение в дельтовых осадках, а также многочисленные складки и разрывы нуцеллуса и мегаспоровой мембраны говорят о том, что семена *B. karpinskii* подверглись активному переносу текущими водами. При этом внутренние полости семян были заполнены песчано-глинистым осадком. В ходе диагенеза глинистый цемент песчаника был замещен карбонатами.

Благодаря захоронению в относительно грубом осадке, семена сохранили близкие к первоначальной форму и размеры.

Применение технических средств исследования было ограничено условиями музейного хранения, не позволявшими изменять облик оригиналов Залесского. Экземпляры и прозрачные шлифы изучались под световым микроскопом МБС-9. В не-

которых случаях для исследования поверхности фитолеммы был применен сканирующий электронный микроскоп "Stereoscan 600". Для изготовления рисунков использовался окуляр с сеткой.

Терминология

В статье используется традиционная терминология для семян древнейших голосеменных [Мейен, 1987; Scott, 1923; Long, 1960a, b, c; Meyen, 1987; и др.], модифицированная с учетом новейших достижений в установлении гомологий частей пыльцевой камеры [Dunn et al., 2002; Rothwell, 1986; Rothwell, Scheckler, 1988; Rothwell, Serbet, 1992; Serbet, Rothwell, 1995].

Полость между неслившимися интегументом и нуцеллусом называется *перинуцеллярной* [Игнатъев, 1983; Ignatiev, Meyen, 1989].

Ввиду невозможности достоверно различать семена и семезачатки, сохранившиеся в форме отпечатков и фитолемм, описываемые остатки условно называются "семенами".

Описание

При описании семян используется система над-родовых таксонов голосеменных растений, предложенная С.В. Мейеном [1987; Meyen, 1987].

Отдел Pinophyta (Gymnospermae).

Голосеменные

Класс Cycadopsida. Цикадопсиды

Порядок Lagenostomales. Лагеностомовые

Род *Boroviczia* Zalesky, 1905, emend. nov.

Boroviczia: Залесский, 1905, с. 331–341; Zalesky, 1905, с. 113–120; Новик, 1954, с. 413, 416.

Типовой вид – *Boroviczia karpinskii* Zalesky.

Измененный диагноз. Семена удлинённые, радиально-симметричные. Двуслойный интегумент срастался с нуцеллусом вблизи халазы. Апикальная часть интегумента рассечена на 8 треугольных лопастей. Верхушка нуцеллуса преобразована в пыльцевую камеру с коротким лагеностомом или сальпинксом. Проводящая система состоит из одного пучка, входящего в халазу и заканчивающегося у основания единственной функциональной мегаспоры.

Emended diagnosis. Seeds elongated, radially symmetrical. Two-layered integument fused with nu-

cellus close to the chalaza. Apical part of integument dissected into 8 free triangle lobes. Nucellus apex differentiated into pollen chamber with short lagenostome or salpinx. Vascular system consists of a single trace entering chalaza and terminating near the base of single functional megaspore.

Сравнение. По общему строению *Boroviczia* наиболее близка к таким раннекаменноугольным родам семян лагеностомовых анатомической сохранности, как *Coumiasperma* Galtier et Rowe из среднего турне Франции [Galtier, Rowe, 1991] и *Genomosperma* Long из позднего турне Шотландии [Long, 1960a]. Все три рода характеризуются такими примитивными чертами, как невакуляризованный, свободный нуцеллюс (мегаспорангий), рассечение интегумента на 8 апикальных сегментов (лопастей) и наличие единственной крупной функциональной мегаспоры. Куполообразная пыльцевая камера с лагеностомом имела у *Boroviczia* и *Genomosperma*.

Отличие *Boroviczia* от *Coumiasperma* и *Genomosperma* состоит в вероятном отсутствии васкуляризации интегумента. Ж. Галтье и Н. Роу [Galtier, Rowe, 1991] указывают в качестве диагностического признака *Coumiasperma* отсутствие пыльцевой камеры, имевшейся у *Boroviczia*. Вместо нее нуцеллюс *Coumiasperma* имеет массивный апикальный вырост (так называемый “нуцеллярный клювик” — “nucellar beak”) и не демонстрирует каких-либо признаков раскрытия. В то же время, невыраженность пыльцевой камеры у *Coumiasperma* может быть связана со степенью зрелости единственного изученного экземпляра *C. retuyi* Galtier et Rowe.

По внешней форме *Boroviczia* сходна с еще одним анатомическим родом семян лагеностомовых — *Rhynchosperma* Taylor et Eggert из верхнего миссисипия США [Taylor, Eggert, 1967]. Как у *Boroviczia*, апикальная часть нуцеллюса *Rhynchosperma* дифференцирована в куполовидную пыльцевую камеру [Dunn et al., 2002]. В других отношениях эти семена отличаются друг от друга. В частности, нуцеллюс *Rhynchosperma* васкуляризован “футляром” (sheath) из трахеид; интегумент васкуляризован дискретными пучками, заканчивающимися вблизи верхушки семени; слитный, трехчастный (tripartite) интегумент сростается с нуцеллюсом на различном расстоянии от основания семени; ребристая апикальная часть интегумента содержит звездчатый в поперечном сечении микропиларный канал [Dunn et al., 2002].

Видовой состав. *B. karpinskii* — единственный вид описываемого рода, у которого известны не только внешняя морфология, но и детали внутреннего строения. В настоящее время он может рассматриваться как эндемичный для позднелизвезейской флоры северо-западного крыла Подмосковного бассейна.

кой флоры северо-западного крыла Подмосковного бассейна.

Виды *Boroviczia*, описанные А.Г. Натгорстом [Nathorst, 1914] из нижнего карбона Шпицбергена (см. выше), различаются главным образом размерами. По внешней морфологии они близко сходны с *B. karpinskii*. Однако без знания внутреннего строения относить их к *Boroviczia*, очевидно, преждевременно. Ниже они помещены в род *Rhynchogonium* Heer, emend. nov.

Описанные Дж. Хсю [Hsue, 1952] семена из нижней перми Китая лишь поверхностно сходны с *Boroviczia*.

***Boroviczia karpinskii* Zalessky, 1905, emend. nov.** Табл. 1, 2; рис. 2–4

Boroviczia karpinskii: Zalessky, 1905, с. 331–341, фиг. 19–27; Zalessky, 1905, с. 113–120, фиг. 1–9; Новик, 1954, с. 413, 416, табл. 71, фиг. 10–17.

Лектотип — Геологический институт РАН, экз. № 343/119 (табл. 1, фиг. 3, 4, 8–10; рис. 2, а–в [Залесский, 1905, фиг. 21; Zalessky, 1905, фиг. 3; Новик, 1954, табл. 71, фиг. 11, 11а]); Новгородская область, р. Мста, левый берег в 6 км выше г. Боровичи, порог “Витца”; нижний карбон, верхневизейский подъярус, алексинский горизонт, мстинская свита.

Измененный диагноз. Семена эллиптического, заостренно-эллиптического, яйцевидного очертания, диаметром 6–8 мм и длиной 10–15 мм. Основание и верхушка слегка оттянутые. Интегумент двуслойный; наружный слой образован толстостенными, продольно ориентированными, удлиненными клетками, внутренний — более мелкими клетками с более темным содержимым; оба слоя покрыты эпидермисом. Апикальная часть интегумента рассечена до половины длины семени на смыкающиеся лопасти. Нуцеллюс яйцевидного очертания, около 10 мм длиной и 5 мм шириной, с крупной куполовидной пыльцевой камерой, имеющей около 2 мм длины и заканчивающейся коротким, трубкообразным лагеностомом длиной около 0,5 мм. Имелось ли у пыльцевой камеры дно, неизвестно. Мегаспоровая мембрана крупная, яйцевидного очертания, занимающая большую часть нуцеллюса. Нуцеллюс и интегумент, по-видимому, невакуляризованные. Халаза сильно васкуляризована (число и расположение отдельных пучков неясно). Купула неизвестна.

Emended diagnosis. Elliptical to ovate seeds 6–8 mm in diameter and 10–15 mm long. Base and apex slightly attenuated. Integument delimited into two layers: the outer one consists of thick-walled, longitudinally directed, elongated cells, the inner is com-

posed by smaller cells with darker content; both layers bounded by peripheral epidermis. Apical portion of integument dissected up to one half of a seed into closed lobes. Nucellus ovate in outlines, about 10 mm in length and 5 mm in width, with a large, dome-shaped pollen chamber about 2 mm in length, terminating by a short, tube-like lagenostome about 0,5 mm long. The pollen chamber floor unknown. Megaspore membrane large, ovate in form, occupying the most part of nucellus. Nucellus and integument apparently non-vascularized. Chalaza heavily vascularized (number and disposition of bundles are not known). Cupule unknown.

Описание. Изменчивость внешней морфологии описываемых семян показана на рис. 2 и табл. 1, фиг. 1–7.

На некоторых экземплярах видно, что лопасти интегумента могли плотно смыкаться на верхушке, но не образовывали микропилярного канала. Вместо этого, на месте смыкания лопастей видна щель, очертания и размеры которой варьируют у разных экземпляров и могут быть обусловлены условиями захоронения (рис. 2, б, д).

Изучение под электронным микроскопом внутренней поверхности тканей интегумента (вероятно, эпидермиса) показало, что последний сложен уплощенными, продольно ориентированными удлиненными гладкими полигонального очертания клетками. К верхушкам лопастей размеры клеток

уменьшаются, но никаких клеточных структур (волосков, папилл и т.д.), которые могли быть связаны с функцией улавливания пыльцы, на них не наблюдается (табл. 1, фиг. 8, 9, 12). По краям и на верхушке лопастей не обнаружено никаких разрывов этой ткани. Вместе с естественностью краев лопастей, которую можно наблюдать у некоторых экземпляров (рис. 2, и, л), все это указывает на прижизненную биологическую рассеченность интегумента на верхушке семени.

На одном из продольных срезов хорошо видно внутреннее строение семени (табл. 2, фиг. 1; рис. 3, а). Единственная крупная функциональная мегаспора, от которой сохранилась только заполненная породой внешняя мембрана, занимала большую часть нуцеллуса. Нуцеллус тонкостенный. Его верхушка дифференцирована в крупную куполовидную пыльцевую камеру с коротким цилиндрическим лагеностомом или сальпинксом, доходящим почти до верхушки семени (табл. 2, фиг. 2; рис. 3, а). Остатков пыльцы в пыльцевой камере не обнаружено. Диаметр пыльцевой камеры около 2 мм, высота – около 0,9 мм. Длина сальпинкса составляет около 0,5 мм. Никаких следов наличия пола у пыльцевой камеры (pollen chamber floor) не найдено, за исключением, возможно, мелкого обрывка у стенки пыльцевой камеры над мегаспоровой мембраной (рис. 4, n).



Таблица 1

Boroviczia karpinskii Zalesky

Фиг. 1. Семя, вид сбоку; интегумент разрушен (х3; экз. № 343/114, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 23; Zalesky, 1905, фиг. 5]).

Фиг. 2. Основание того же экземпляра, вид снизу; на месте разрушенных тканей интегумента (концентрический участок) видна поверхность нуцеллуса (х3).

Фиг. 3. Семя, вид сбоку; интегумент частично разрушен (х3, лектотип № 343/119, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 21; Zalesky, 1905, фиг. 3]).

Фиг. 4. Основание того же семени, вид снизу; на месте разрушенного вещества интегумента (концентрический участок) видна поверхность нуцеллуса (х3).

Фиг. 5. Семя, вид сбоку; интегумент частично разрушен (х3, экз. № 343/120, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 20; Zalesky, 1905, фиг. 2]).

Фиг. 6. То же (х3, экз. № 343/117, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 19; Zalesky, 1905, фиг. 1]).

Фиг. 7. Дисперсный интегумент, вид со стороны нуцеллуса (х3, экз. № 343/118, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 22; Zalesky, 1905, фиг. 4]).

Фиг. 8. Внутренняя поверхность конца лопасти интегумента под СЭМ; видны клетки, предположительно, эпидермиса (х70, лектотип № 343/119).

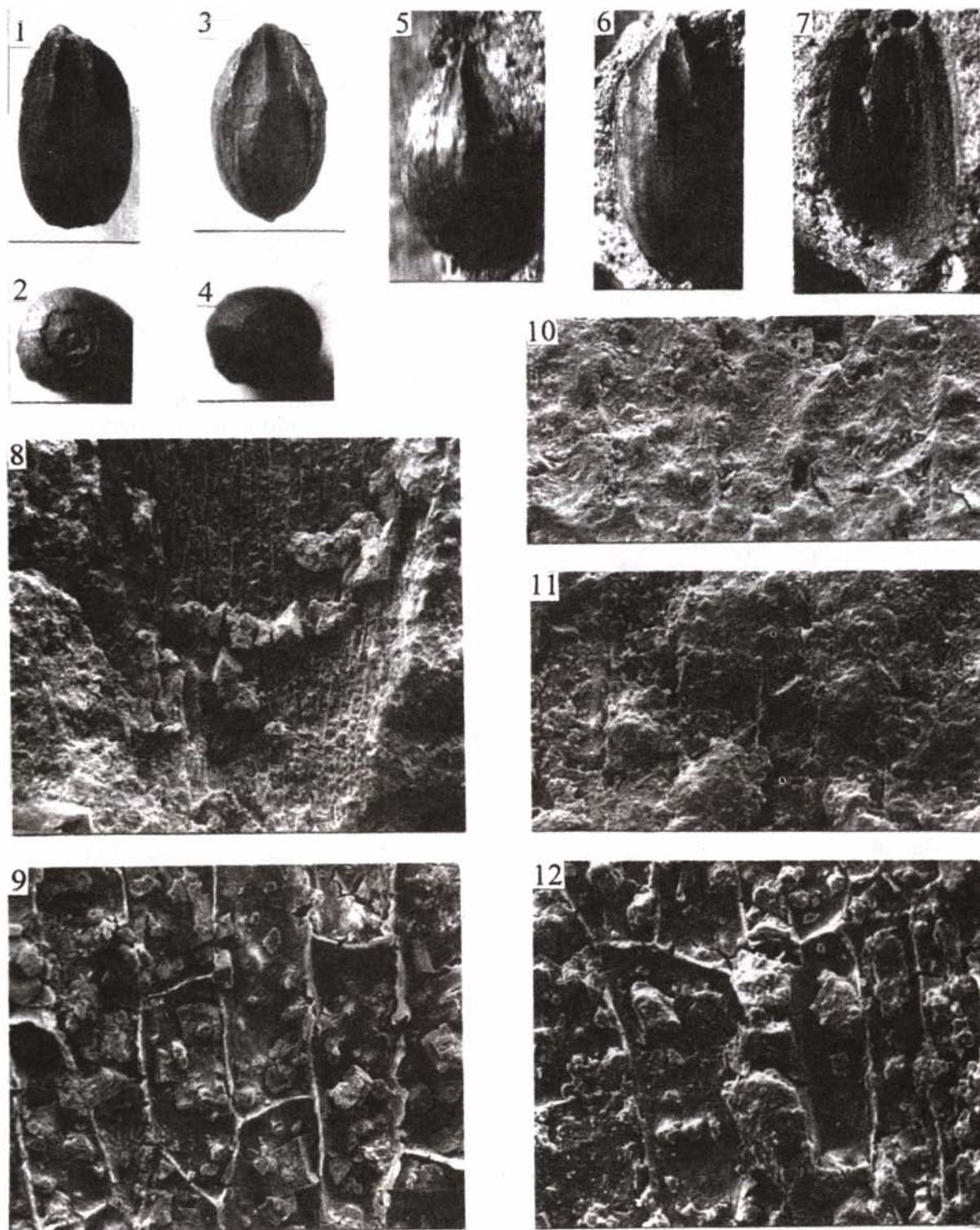
Фиг. 9. Тот же экземпляр под СЭМ; видно, что в центре лопасти предполагаемый эпидермис сложен удлиненными полигональными клетками (х350).

Фиг. 10. Основание того же семени под СЭМ; неровная поверхность, по-видимому, соответствует внутреннему слою интегумента, сложенному клетками с более темным (под световым микроскопом) содержанием; ср. табл. 2, фиг. 3, а настоящей статьи (х350).

Фиг. 11. Основание семени под СЭМ; остатки клеток внутреннего слоя интегумента, покрывающие удлиненные клетки эпидермиса его внутренней поверхности (х350, экз. № 343/114).

Фиг. 12. Край лопасти интегумента под СЭМ; видны более узкие, по сравнению с центральной частью лопасти, клетки эпидермиса ее внутренней поверхности (х350).

Таблица 1



У того же экземпляра можно наблюдать строение интегумента. Последний, по всей видимости, состоял из двух слоев, покрытых тонким эпидермисом. Наружный слой на срезе состоит из нескольких рядов продольно ориентированных прозенхимных толстостенных клеток (табл. 2, фиг. 3, б). Внутренний слой образован плохо сохранившимися более мелкими клетками с темным содержимым (табл. 1, фиг. 10, 11; табл. 2, фиг. 3, а). По границе этих слоев интегумент местами расслаивается (табл. 2, фиг. 1; рис. 3, а).

Самая нижняя часть семени на обоих продольных срезах не сохранилась. В то же время, очевидно, что интегумент срастался с нуцеллюсом только вблизи халазы и между ними образовывалась обширная перинуцеллярная полость (табл. 2, фиг. 1, 5; рис. 3, а, б).

У одного экземпляра вблизи линии срастания нуцеллюса с интегументом найдено скопление плохо сохранившихся мелких телец, которые могут являться остатками пыльцевых зерен (табл. 2, фиг. 4). Видно более 20 таких "зерен", имеющих сходные размеры (40–50 мкм) и форму. Ни на одном из них не наблюдается гаптотипных признаков (haptotypic characters).

На всех изученных срезах не наблюдается каких-либо указаний на васкуляризацию нуцеллюса (табл. 2, фиг. 1, 5, 8; рис. 3, а–в). Васкуляризация интегумента также сомнительна (табл. 2, фиг. 1, 3, 5, 8; рис. 3, а–в). Изучение внутренней поверхности частично разрушенной фитолеймы интегумента под электронным микроскопом показало отсутствие в ней проводящих элементов (табл. 1; фиг. 8–12).

На одном из продольных срезов ясно видно сильную васкуляризацию халазы (табл. 2, фиг. 7; рис. 3, б). Единственный проводящий пучок входит в основание семени и шляпковидно расширяется вблизи базальной части мегаспоры. Трахеиды длиной до 50 мкм и шириной до 15 мкм, с кольчатыми утолщениями стенки (табл. 2, фиг. 7). Число и расположение пучков неясно.

Нет каких-либо указаний на то, что изученные семена находились при жизни в купуловидных вместилищах.

На рис. 3, д, е изображена предполагаемая реконструкция *Boroviczia karpinskii*.

Обсуждение

Систематическое положение *Boroviczia karpinskii*. Радиальная симметрия, свободный не-васкуляризованный тонкий интегумент, рассеченный на верхушке на 8 лопастей, не-васкуляризованный нуцеллюс с куполообразной пыльцевой камерой и лагеностомом, а также единственная функциональная мегаспора позволяют сближать *Boroviczia karpinskii* с лагеностомовыми птеридоспермами (лигиноптеридами). В пользу этого свидетельствует также вероятная ассоциация со сфеноптероидными и более примитивными вайями, известными из тех же слоев. Последние определялись как *Adiantites antiquus* (Ettingshausen) Stur, *A. machaneckii* Stur, *Eusphenopteris foliolata* (Stur) Van Amerom, *Rhedeopteridium tenue* (Gothan) Kotasowa, *Sphenopteridium bifidum* (Lindley et Hutton) Benson, *S. jurinae* Orlova et Snigirevsky, S.

Таблица 2

Boroviczia karpinskii Zalesky

Фиг. 1. Продольный срез семени; видны интегумент, нуцеллюс и мегаспоровая мембрана (см. рис. 3, а); верхушка нуцеллюса дифференцирована в крупную куполообразную пыльцевую камеру с коротким трубчатым лагеностомом (х5; экз. № 343/124, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 25; Zalesky, 1905, фиг. 7; см. также рис. 3, а и 4 в настоящей статье]).

Фиг. 2. Тот же срез; левая часть пыльцевой камеры при большем увеличении (х370; см. также рис. 4 настоящей статьи).

Фиг. 3. Тот же срез, строение интегумента: а – внутренний слой, сложенный плохо сохранившимися клетками с темным содержимым; б – наружный слой, состоящий из продольно ориентированных прозенхимных клеток (х180).

Фиг. 4. Тот же срез; скопление предполагаемых пыльцевых зерен в перинуцеллярной полости вблизи линии срастания нуцеллюса и интегумента (х370).

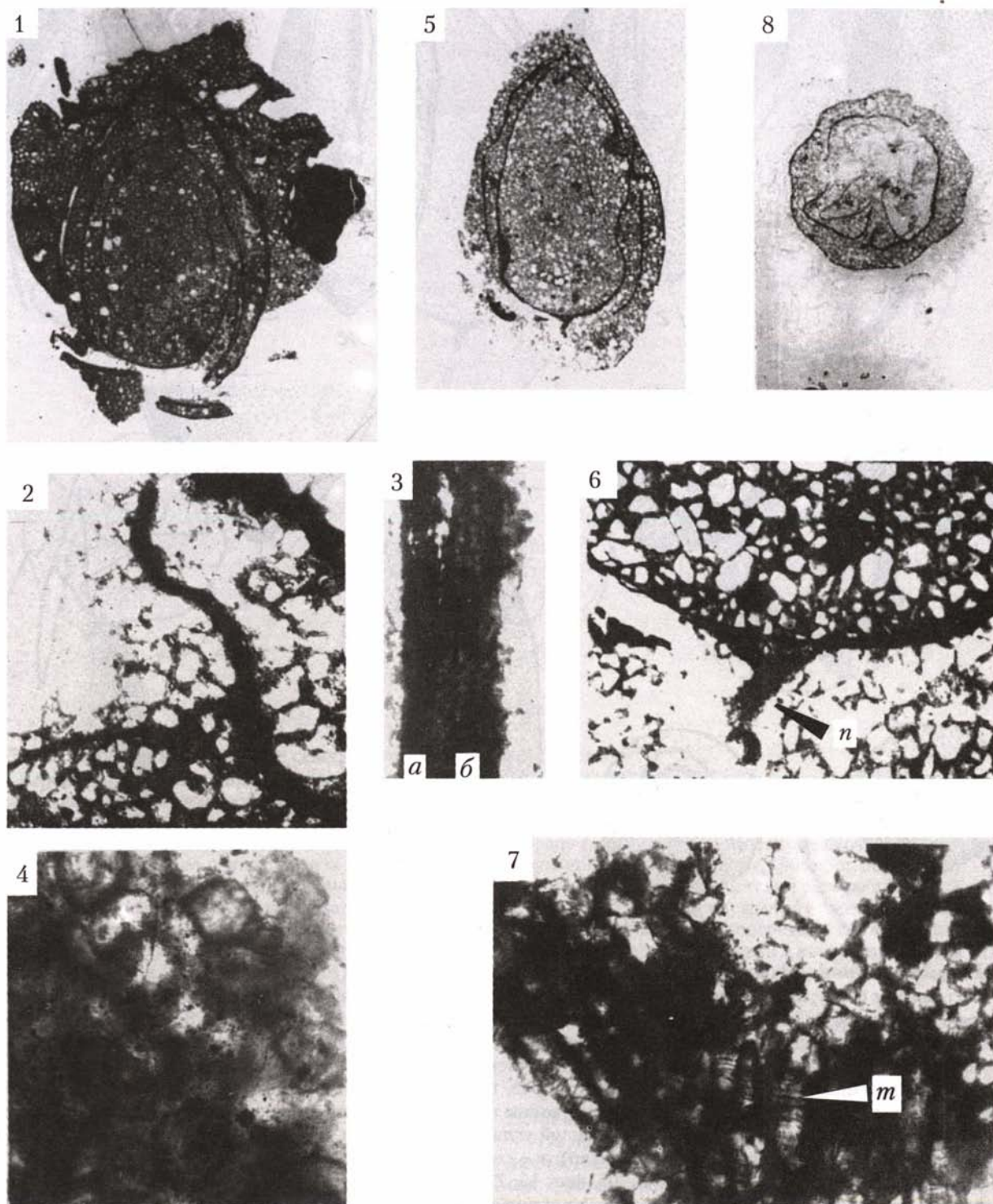
Фиг. 5. Продольный срез семени; видны интегумент, нуцеллюс и мегаспоровая мембрана (х5, экз. № 343/123, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 26; Zalesky, 1905, фиг. 8; см. также рис. 3, б настоящей статьи]).

Фиг. 6. Тот же экземпляр; сосудистый пучок (п) у основания нуцеллюса (х30).

Фиг. 7. То же, при большем увеличении; видны трахеиды с кольчатыми утолщениями стенки (т) (х370).

Фиг. 8. Поперечный срез семени; видны: мегаспоровая мембрана, тонкий нуцеллюс и углефицированные остатки тканей интегумента (х5, экз. № 343/121, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 27; Zalesky, 1905, фиг. 9; см. также рис. 3, в настоящей статьи]).

Таблица 2



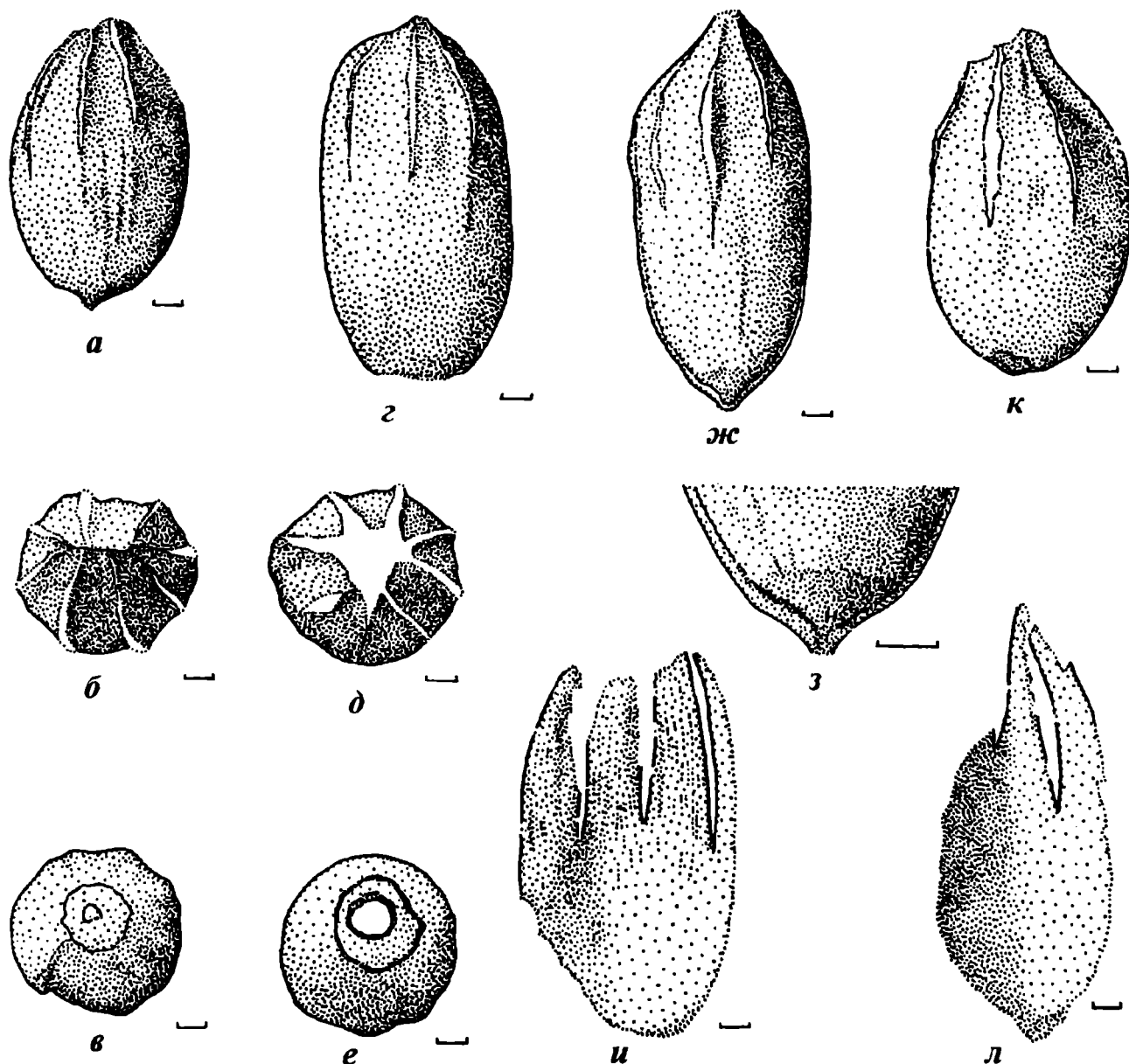


Рис. 2. Внешняя морфология семян *Boroviczia karpinskii* Zalesky

а – семя, вид сбоку; хорошо видны апикальные лопасти интегумента; основание семени оттянуто в виде короткого носика (лектотип № 343/119, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 21; Zalesky, 1905, фиг. 3]); б – верхушка семени, вид сверху; видны сомкнутые вместе лопасти интегумента (тот же экземпляр); в – основание семени, вид снизу; на месте разрушенных углефицированных тканей интегумента (концентрический участок) видна поверхность нуцеллюса (тот же экземпляр); з – семя, вид сбоку (экз. № 343/114, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 23; Zalesky, 1905, фиг. 5]); д – верхушка семени, вид сверху; видны концы апикальных лопастей интегумента (тот же экземпляр); е – основание семени, вид снизу; на месте разрушенной углистой фитолеймы интегумента (концентрический участок) видна поверхность нуцеллюса (тот же экземпляр); ж – семя с оттянутыми верхушкой и основанием, вид сбоку (экз. № 343/117, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 19; Zalesky, 1905, фиг. 1]); з – основание семени, вид сбоку; поперечный желобок, по-видимому, соответствует линии срастания нуцеллюса и интегумента (тот же экземпляр); и – семя, вид сбоку (экз. № 343/120, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 20; Zalesky, 1905, фиг. 2]); к – дисперсный интегумент, вид с внутренней стороны; видны разошедшиеся в стороны апикальные лопасти (экз. № 343/118, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 22; Zalesky, 1905, фиг. 4]); л – дисперсный интегумент, отпечаток наружной поверхности (экз. № 343/116); длина линейки – 1 мм

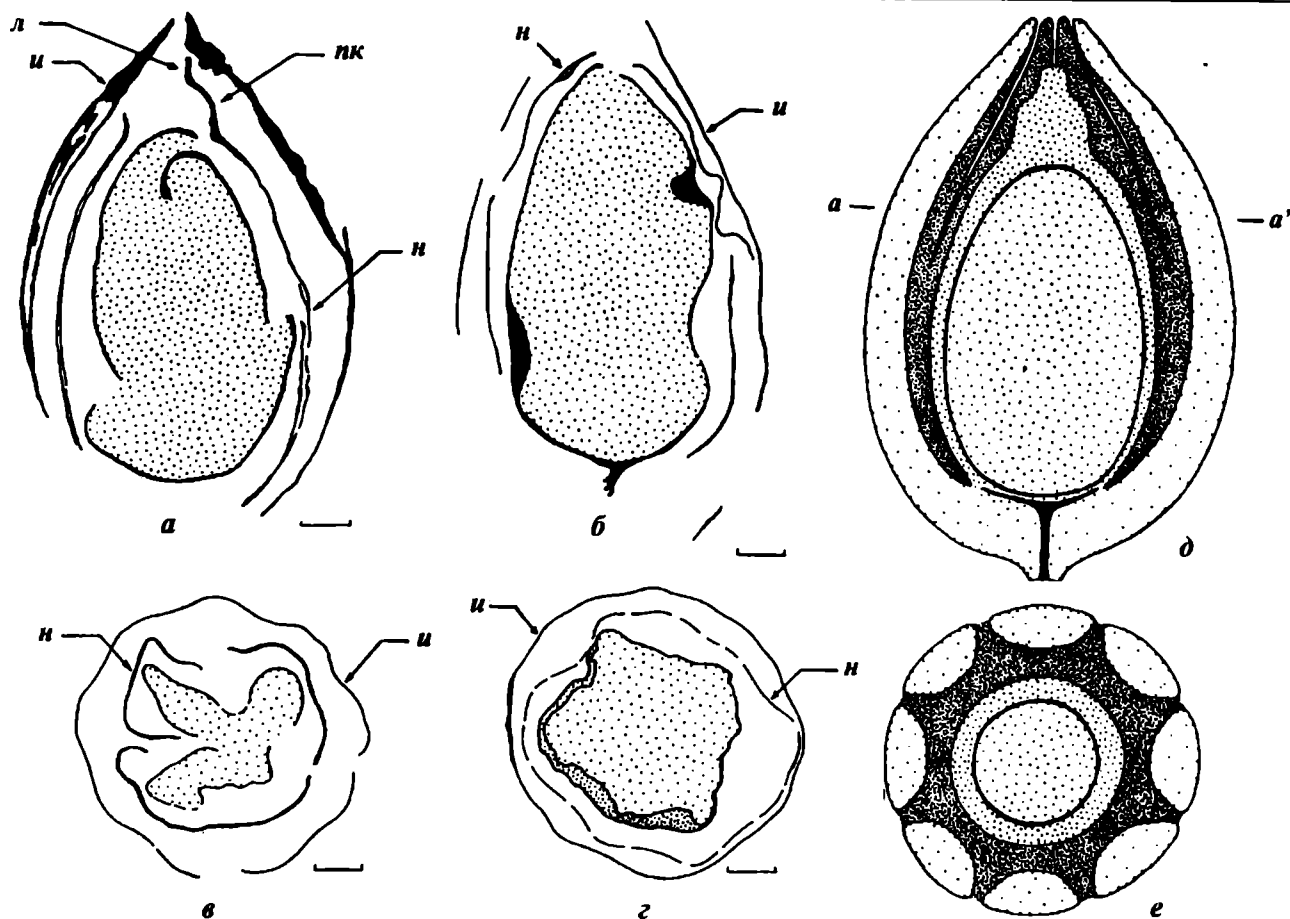


Рис. 3. Внутреннее строение семян *Boroviczia karpinskii* Zalessky

a – продольный срез; видны интегумент (u), нуцеллюс (n) и мегаспоровая мембрана (внутренняя часть покрыта точками); верхушка нуцеллюса дифференцирована в обширную пыльцевую камеру (пк) с коротким лагеностомом или сальпинксом (л) (экз. № 343/124, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 25; Zalessky, 1905, фиг. 7]); б – продольный срез, показывающий сильно измятую мегаспоровую мембрану (внутренняя часть покрыта точками), нуцеллюс (n) и самые внутренние слои интегумента (u) (экз. № 343/123, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 26; Zalessky, 1905, фиг. 8]); в – поперечный срез; видны: округло-восьмиугольная в очертании, сильно измятая и разорванная мегаспоровая мембрана (внутренняя часть покрыта точками), нуцеллюс (n) и остатки самых внутренних слоев интегумента (u) (экз. № 343/121, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 27; Zalessky, 1905, фиг. 9]); г – поперечный скол слепка семени; видны края мегаспоровой мембраны (внутренняя часть покрыта более редкими точками), контур нуцеллюса (n) и остатки интегумента (u) (экз. № 343/115); д, е – предполагаемая реконструкция семян *B. karpinskii*: д – продольный срез; е – поперечный срез на уровне а-а'; длина линейки – 1 мм

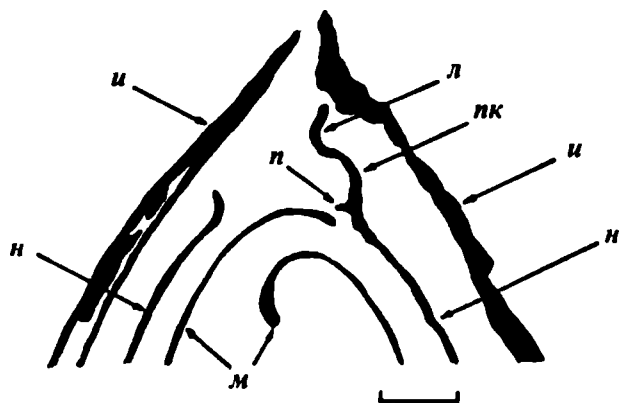


Рис. 4. Строение пыльцевой камеры семян *Boroviczia karpinskii* Zalessky

На продольном срезе видны интегумент (u), нуцеллюс (n), мегаспоровая мембрана (m); верхушка нуцеллюса дифференцирована в обширную пыльцевую камеру (пк) с коротким терминальным лагеностомом или сальпинксом (л); видны предполагаемые остатки дна пыльцевой камеры (п) (экз. № 343/124, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 25; Zalessky, 1905, фиг. 7]); длина линейки – 1 мм

pachyrrhachis (Goepfert) Н. Potonié и др. [Орлова, Снигиревский, 2001, 2003]. Эти листья, по-видимому, могли бы принадлежать, в том числе, лагеностомовым птеридоспермам.

Недавно О.А. Орлова [Orlova, 2002] сообщила о находке в тех же отложениях плохо сохранившихся мужских фруктификаций лагеностомового типа, определенных ею как *Telangiopsis* sp., но эти данные нуждаются в подтверждении.

Предположению С.В. Мейена [1987; Meyen, 1987] о возможной принадлежности *Boroviczia* древним представителям тригонокарповых противоречат не только простота строения их предположительно невакуляризованных нуцеллюса и интегумента, но и отсутствие в тех же отложениях невроптероидных вайи, характерных для тригонокарповых.

Некоторые авторы [Rothwell, 1986; Rothwell, Scheckler, 1988; Rothwell, Serbet, 1992; Serbet, Rothwell, 1995; и др.] полагают существенным указанием на принадлежность семезачатка лигиноптеридам наличие центральной колонки в пыльцевой камере, неизвестной у *Boroviczia karpinskii*. По их представлениям, семезачатки лагеностомовых имели так называемую “гидроспермовую” (hydrosperman) пыльцевую камеру – в типичном случае однослойную и апикально дифференцированную в специализированную структуру, носящую название лагеностом или сальпинкс [Rothwell, 1986]. Такие пыльцевые камеры имели пленчатое “дно” (floor) с находящимся в центре многоклеточным выростом или центральной колонкой (central column), которая после опыления вдавливалась в сальпинкс растущим гаметофитом, закрывая внутренность пыльцевой камеры от внешней среды [Rothwell, 1971a; Rothwell, Scheckler, 1988; Serbet, Rothwell, 1995].

По мнению тех же авторов, семезачатки тригонокарповых имели, в отличие от лагеностомовых, так называемую “медуллезовую” (medullosan) пыльцевую камеру. Функциональная центральная колонка в последней отсутствовала, хотя у многих видов камера имела пленчатое дно. Размер отверстия в нуцеллярном клювике (nucellar beak; оттянутой в виде короткого носика верхушке нуцеллюса), служившего для проникновения пыльцы, был значительно уже, чем у пыльцевых камер гидроспермового типа, в частности, за счет отложения клейких и смолистых веществ [Serbet, Rothwell, 1995].

Предполагается, что “гидроспермовое воспроизведение” (hydrosperman reproduction), свойственное лигиноптеридам, являлось предковым по отношению к “медуллезовому”, характерному для тригонокарповых птеридоспермов [Serbet, Rothwell, 1995].

Попытки установить жесткую связь между каким-либо способом воспроизведения и определенной группой ископаемых растений подкупают своей простотой, но, по-видимому, едва ли адекватно отражают биологическую реальность. В частности, предположение о том, что тригонокарповым был свойствен исключительно медуллезовый тип воспроизведения, имеет слабое фактическое подтверждение. По крайней мере, у одного вида семезачатков, относимого к тригонокарповым (*Stephanospermum tridentatum* Serbet et Rothwell), есть вероятные следы центральной колонки; у других видов анатомической сохранности дно пыльцевой камеры неизвестно [Serbet, Rothwell, 1995], что не позволяет судить о наличии или отсутствии колонки. Ситуация среди видов, установленных по остаткам в форме отпечатков и фитолейм, совершенно неясна. Поэтому нельзя исключить, что некоторые (особенно, более древние) тригонокарповые имели гидроспермовый или какой-либо переходный к медуллезовому тип воспроизведения.

В то же время, не все семезачатки, сближаемые с лагеностомовыми, имели гидроспермовый тип пыльцевой камеры. Например, у *Coumiasperma remyi* (см. выше) пыльцевая камера отсутствовала, а вместо нее имелся массивный, сложенный паренхимой нуцеллярный клювик [Galtier, Rowe, 1991]. Последние авторы предполагают (там же), что после опыления клетки нуцеллярного клювика лизировались, образуя примитивную пыльцевую камеру, обеспечивавшую оплодотворение. Они указывают, что это растворение клеток “могло быть результатом роста пыльцевых трубок (сифоногамии), как у верхнекаменноугольных Callistophytales [Rothwell, 1971b] и у существующих голосеменных”.

Представляется более вероятным, что лигиноптериды характеризовались разнообразием способов воспроизведения, среди которых гидроспермовый мог быть распространен достаточно широко. В ходе эволюции тригонокарповые унаследовали это разнообразие, но относительное значение конкретных модусов последнего могло измениться, в том числе, в сторону преобладания медуллезового типа воспроизведения, как это предполагают Г.У. Ротуэлл и его последователи. Этот эволюционный феномен был назван С.В. Мейеном [1987; Meyen, 1987] *транзитивным полиморфизмом*. Последний, по-видимому, охватывал все основные структуры семезачатков лагеностомовых, отражаясь в разнообразии семезачатков произошедших от них групп.

Родовая систематика семян с неизвестным внутренним строением, внешне сходных с *Boroviczia*. Как указывалось выше, по внешней морфологии семена *Boroviczia* сходны с предста-

вителями рода *Rhynchogonium*, внутреннее строение которого неизвестно. Последний был установлен из нижнего карбона Шпицбергена О. Геером [Heer, 1876], причем для целых растений, сближавшихся им с неггератиевыми (*Noeggerathieae*), которых Геер считал одной из групп хвойных (*Coniferae*).

Помимо *Rhynchogonium*, Геер относил к неггератиевым роды *Noeggerathia* и *Cordaïtes*, которые также трактовал как приближенные к естественным. Одной из отличительных черт неггератиевых Геер считал длинные, лентовидные листья с многочисленными продольными жилками, во множестве находимые в каменноугольных отложениях. По его мнению, представители *Rhynchogonium* обладали “спирально расположенными (?) листьями с параллельными краями, слабо или совсем не сужающимися в основании, с многочисленными одинаковыми параллельными продольными жилками и имевшими ребристый носик плодами (*Schnabel gerippten Fruechten*)” (там же, с. 17). Последние сидели в пазухах брактеев.

Геер описал также под названием *Staphilopteris* sp. (?) пучки спорангиев, интерпретированные им как “возможно, индузий папоротника или, скорее, крестообразный пыльник хвойного и тогда, возможно, принадлежавшие *Cordaïtes* или *Rhynchogonium*” (там же, с. 135; табл. V, фиг. 26, а, б).

В диагноз *Rhynchogonium* Геер включил как признаки строения листьев, так и особенности фруктификаций и плодов: “*Folia linearia, lateribus parallela, nervis numerosis, parallelis, aequalibus, simplicibus. Flores spicati. Fructus globosi, ovati vel oblongi, bracteis elongatis suffulti, drupacei, putamine apice rostrato*” (там же, с. 19).

Из описанных Геером четырех видов *Rhynchogonium* два различаются строением плодов и формой листьев (*R. crassirostre* и *R. costatum*), а остальные (*R. macilentum* и *R. globosum*) – только формой плодов.

Предложенная Геером трактовка *Rhynchogonium* была принята в палеоботанической части “Основ палеонтологии” К. фон Циттеля [Schimper, Schenk, 1891]. По мнению ее составителей (там же, с. 251), выделенный Геером род должен в будущем включить часть остатков, относившихся в то время к *Cordaïtes*.

Позднее А.Г. Натгорст [Nathorst, 1894] предложил ограничить объем *Rhynchogonium* одними “плодами”, в которых он правильно распознал семена голосеменных растений. Натгорст установил, что вегетативные остатки, относившиеся Геером к *Rhynchogonium*, являются фрагментами папоротниковидных вай и вывел их из состава этого рода. По его мнению, описанные Геером виды *Rhynchogonium*, скорее всего, принадлежали одному растению. Натгорст оставил для них биномиал *R. cos-*

tatum (за исключением *R. globosum*, который он рассматривал как разновидность, возможно, связанную со степенью зрелости семян).

После проведенной Натгорстом [Nathorst, 1914] более полной ревизии рода *Rhynchogonium* из четырех описанных Геером видов им были оставлены в качестве самостоятельных только два – *R. costatum* и *R. globosum*.

Позднее А.Ч. Сьюорд [Seward, 1917] пришел к выводу о том, что все эти семена следует относить к одному виду – *R. costatum*. В качестве диагностических признаков последнего он указывал овальную форму семян длиной до 21 мм, с широким округлым основанием и оттянутой заостренной апикальной частью, составляющей верхнюю треть семени и несущей восемь продольных ребер, сходящихся к его вершине.

В. Готан, следуя Натгорсту [Nathorst, 1914], относил к *Rhynchogonium* “яйцевидные семена с многими оболочками (*Hueten*)” (в: [Potonie's Lehrbuch..., 1921, с. 23; Gothan, Weyland, 1964, с. 288]) и интегументом с апикальными лопастями. Он сопоставлял такие остатки, сохранившиеся в форме отпечатков и фитолейм, с анатомическими родами *Conostoma* Neely и *Physostoma* Williamson.

Г.Н. Эндрюс [Andrews, 1970, с. 186] выбрал в качестве типового вида *Rhynchogonium* вид *R. crassirostre*. В то же время, он неверно указал, что эти остатки принадлежат “фрагменту листа *incertae sedis*”. В действительности, Геер [Heer, 1876, с. 20, 134] описал и изобразил под этим названием не только вегетативные остатки (там же, табл. V, фиг. 3, б, с; фиг. 4, б, с), но и “плоды” (там же, табл. V, фиг. 3, а, фиг. 4, а), которые считал принадлежавшими одному растению. Вегетативные остатки он интерпретировал как брактеев и нормальные листья (там же). Таким образом, необходимо уточнить типификацию *Rhynchogonium*.

Некоторые авторы относят семена, сходные с *Rhynchogonium*, еще к одному роду – *Holcospermum* Nathorst. По представлениям А.Г. Натгорста [Nathorst, 1914], этот таксон включает радиоспермические или платиспермические семена, сходные по внешней морфологии с *Boroviczia* и *Rhynchogonium*, но отличающиеся от них многочисленными, правильно расположенными (*regular*) продольными ребрами, покрывающими всю поверхность семени. Эта трактовка была принята В. Готаном, который относил к *Holcospermum* плати- или радиоспермические семена с покрытым продольными ребрами интегументом (Gothan in: [Potonie's Lehrbuch..., 1921, с. 23; Gothan, Weyland, 1964, с. 288]).

Дж. Уолтон [Walton, 1931] высказывал предположение, что роды *Boroviczia*, *Holcospermum* и *Rhynchogonium* представляют разные формы сохранности одних и тех же семян. На близость этих

родов указывали и другие авторы [Lacey, Eggert, 1964; White, 1937a и др.].

В последние десятилетия из разных регионов и стратиграфических горизонтов в составе рода *Rhynchogonium* было описано несколько видов, сохранившихся в форме отпечатков и фитолейм. Некоторые из этих остатков могли принадлежать дисперсным купулам [Lacey, Eggert, 1964].

Т. Тейлор и Д. Эггерт [Taylor, Eggert, 1967] предложили оставить *Rhynchogonium* для остатков семян с неизвестным внутренним строением, отвечающих первоначальному пониманию этого рода Геером, а формы анатомической сохранности относить к установленному ими роду *Rhynchosperma*.

В то же время, сравнение *Boroviczia*, *Genosperma* и *Rhynchosperma* показывает, что семена с внешней морфологией типа *Rhynchogonium* могли иметь различное внутреннее строение. Первоначальная трактовка Геером *Rhynchogonium* также далека от желаемой ясности. Поэтому представляется целесообразным оставить род *Rhynchogonium* для семян с неизвестным внутренним строением, сходных по внешней морфологии с *Boroviczia*.

Мы предлагаем также сохранить род *Holcospermum* для форм со слитным интегументом и многочисленными продольными ребрами по всей поверхности семени.

Такая трактовка *Holcospermum* и *Rhynchogonium* потребует минимальных номенклатурных изменений. Ниже приводятся уточненные диагнозы этих родов и вводятся соответствующие новые комбинации.

Род *Rhynchogonium* Heer, 1876, emend. nov.

Rhynchogonium: Heer, 1876, с. 20–21; Nathorst, 1914, с. 23–26; Seward, 1917, с. 358–360.

Типовой вид – *Rhynchogonium crassirostre* Heer, 1876, с. 20, табл. 5, фиг. 3, а, 4, а, е, f (фиг. 4, f – лектотип; см. также: [Nathorst, 1914, табл. 15, фиг. 44 – правый экземпляр]).

Измененный диагноз. Радиально-симметричные семена от эллиптической до яйцевидной формы, длиной до 21 мм. Верхушка более или менее оттянутая, иногда приостренная. Основание закругленное или слегка оттянутое. Наружный покров более или менее глубоко рассечен на лопасти. Число лопастей обычно равно 8–10. Внутреннее строение неизвестно.

Emended diagnosis. Seeds radially symmetrical, elliptical to ovate in outlines, up to 21 mm in length. Apex more or less attenuated, sometimes tapered. Base rounded or slightly attenuated. The outer coat more or less strongly dissected into lobes. Number of lobes usually 8–10. Internal structure unknown.

Видовой состав. Типовой вид и следующие виды:

Rhynchogonium choctavense White, 1937b, с. 65, табл. 12, фиг. 2, 3, 8 (фиг. 3 – лектотип).

Rhynchogonium compressum (Nathorst), comb. nov. Базиним: *Boroviczia* (?) *compressa* Nathorst, 1914, с. 27–28, табл. 15, фиг. 57 (голотип).

Rhynchogonium costatum Heer, 1876, с. 20, табл. 5, фиг. 6, 7, 8, а (фиг. 6 – лектотип).

Rhynchogonium fayettevillense White, 1937a, с. 25–26, табл. 8, фиг. 1–4, 6–8, 12–14, 22 (фиг. 1 – лектотип).

Rhynchogonium globosum Heer, 1876, с. 20, табл. 5, фиг. 1, 2 (фиг. 1 – лектотип).

Rhynchogonium macilentum Heer, 1876, с. 21, табл. 5, фиг. 5, а (голотип).

Rhynchogonium mimerensis (Nathorst), comb. nov. Базиним: *Boroviczia mimerensis* Nathorst, 1914, с. 27, табл. 5, фиг. 19–22 (фиг. 20 – лектотип).

Rhynchogonium subsulcatum (Nathorst), comb. nov. Базиним: *Boroviczia subsulcata* Nathorst, 1914, с. 27, табл. 15, фиг. 52 (голотип).

Rhynchogonium sulcatum (Lindley et Hutton) Kidston, 1905 в: Залесский, 1905, с. 338–341, рис. 28, 29; Zalesky, 1905, с. 118–120, рис. 10, 11. Лектотип: Lindley, Hutton, 1837, табл. 220, фиг. 1.

Род *Holcospermum* Nathorst, 1914, emend. nov.

Holcospermum: Nathorst, 1914, с. 28–29; Сухов, 1969, с. 177–178.

Типовой вид – *Holcospermum dubium* Nathorst, 1914, с. 28–29, табл. 15, фиг. 53, 54 (голотип).

Измененный диагноз. Семена удлинённые, радиально-симметричные или уплощенные, от эллиптического до яйцевидного очертания, с оттянутыми верхушкой и основанием (или только верхушкой). Наружный покров слитный, покрытый по всей поверхности регулярными продольными ребрами или складками (до 18). Анатомическое строение неизвестно.

Emended diagnosis. Seeds elongated, radially symmetrical or flattened, elliptical to ovate in outlines, with attenuated apex and base (or only apex). The outer coat undissected and covered by regular, longitudinally directed ribs or folds (up to 18 in the number). Anatomical structure unknown.

Видовой состав. Типовой вид и следующие виды:

Holcospermum baldurnense Stockmans et Williere, 1952–1953, с. 323, табл. 14, фиг. 8 (голотип).

Holcospermum doliiforme Stockmans et Williere, 1952–1953, с. 323, табл. 14, фиг. 5 (голотип).

Holcospermum maizeretense Stockmans et Williere, 1952–1953, с. 323, табл. 6, фиг. 2 (голотип).

Holcospermum pyramidale Nathorst, 1914, с. 29, табл. 15, фиг. 55, 56 (голотип).

Вид *Holcospermum* (?) *tchelchetensis*, описанный С.В. Суховым [1969] из карбона Сибири, по всей вероятности, принадлежит эндемичному ангарскому роду. К отдельному эндемичному роду, по-видимому, относится также вид *Holcospermum* (?) *sarytaipanensis*, выделенный Т.А. Сикстель [Сикстель и др., 1981] из предположительно артинских отложений Узбекистана.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность коллегам – геологам и палеоботаникам М.В. Дуранте, Д.А. Игнатьеву, Г.Н. Садовникову (Москва), А.В. Гоманькову (Санкт-Петербург), а также Ж. Галтье (Монпелье, Франция) и Г.У. Ротуэллу (Афины, США) за ценные замечания и советы при подготовке статьи. Отдельную благодарность хотелось бы выразить Н.В. Горьковой (Геологический институт РАН, Москва), осуществлявшей съемку на СЭМ. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект №03-05-64331).

Литература

Залесский М.Д. Растительные остатки из нижнекаменноугольных отложений бассейна Мсты // Зап. Импер. СПб. минер. о-ва. Сер. 2. 1905. Ч. 42, вып. 1/2. С. 315–342.

Игнатьев И.А. Семена из перми Печорского Приуралья (материалы к ревизии основных таксонов). М.: ВИНТИ, 1983. 62 с. (Деп. в ВИНТИ; № 6126-83).

Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справочное пособие. М.: Недра, 1987. 403 с.

Нижний карбон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы / М.Х. Махлина, М.В. Вдовенко, А.С. Алексеев, Т.В. Бывшева, Л.М. Донакова, В.Е. Жулитова, Л.И. Кононова, Н.И. Умнова, Е.М. Шик. М.: Наука, 1993. 221 с.

Новик Е.О. Каменноугольная флора Европейской части СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 468 с.

Орлова О.А., Снугиревский С.М. О первых находках папоротниковидной листвы в верхневизейских отложениях северо-западного крыла Московской синеклизы // М.А. Ахметьев, М.П. Долуденко, А.В. Гоманьков, И.А. Игнатьев (ред.). Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). М.: ГЕОС, 2001. С. 157–159.

Орлова О.А., Снугиревский С.М. Поздневизейские лигиноптеридофиты (Lyginopteridophyta) из окрестностей г. Боровичи (Новгородская область). 1. Каламопитиевые // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 105–111.

Сикстель Т.А., Искандерходжаев Т.А., Савицкая Л.И., Станкевич Ю.В. К познанию палеозойской растительности Средней Азии // Палеоботаника Узбекистана. Т. 3. Ташкент: Фан, 1981. С. 90–174.

Сухов С.В. Семена позднепалеозойских растений Средней Сибири. Л.: Недра, 1969. 264 с.

Andrews H.N. Index of Generic Names of Fossil Plants, 1820–1965. Washington: U.S. Government Printing Office, 1970. 354 p. (Bull. Geol. Surv.; Vol. 1300).

Dunn T.N., Rothwell G.W., Mapes G. Additional observations on *Rhynchosperra quinii* (Medullosaceae): a permineralized ovule from the Chesterian (Upper Mississippian) Fayetteville Formation of Arkansas // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89, N 11. P. 1799–1808.

Galtier J., Rowe N. A new permineralized seed-like structure from the basalmost Carboniferous of France // N. Jb. Geol. Palaeont. 1991. Abh. 183. S. 103–120.

Gothan W., Weyland H. Lehrbuch der Palaeobotanik. 2 Aufl. Berlin: Akademie-Verlag, 1964. 594 S.

Heer O. Beitrage zur Fossilen Flora Spitzbergens // Kongl. Svenska Vet. Acad. Handl. 1876. Vol. 14. S. 1–141.

Hsue J. Fossil plants from the K'uangshanch'ang Coal Series of northeastern Yunnan, China // Palaeobotanist. 1952. Vol. 1. P. 245–262.

Ignatiev I.A., Meyen S.V. *Suchoviella* – gen. nov. from the Permian of Angaraland and a review of the systematics of Cordaitanthales // Rev. Paleobot. Palynol. 1989. Vol. 57. P. 313–339.

Lacey W.S., Eggert D.A. A flora from Chester Series (Upper Mississippian) of Southern Illinois // Amer. Jour. Bot. 1964. Vol. 51. P. 976–985.

Lindley J., Hutton W. Fossil flora of Great Britain. Vol. 3. L.: J. Ridgway and sons, 1837. P. 123–205.

Long A.G. On the structure of *Calymmatotheca kidstonii* Calder (emended) and *Genomosperma latens* gen. et sp. nov. from the Calcareous Sandstone Series of Berwickshire // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1960a. Vol. 64. P. 29–44.

Long A.G. *Stamnostoma huttonense* gen. et sp. nov. – a pteridosperm seed and cupule from the Calcareous Sandstone Series of Berwickshire // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1960b. Vol. 64. P. 201–215.

Long A.G. On the structure of *Samaropsis scotica* Calder (emended) and *Euristoma angulare* gen. et sp. nov., petrified seeds from the Calcareous Sandstone Series of Berwickshire // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1960c. Vol. 64. P. 261–280.

Meyen S.V. Fundamentals of Palaeobotany. L.; N. Y.: Chapman and Hall, 1987. 432 p.

Nathorst A.G. Zur fossilen Flora der Polarlaender. Teil 1: Zur palaeozoischen Flora der arktischen Zone. Stockholm: Norstedt & Soener, 1894. 80 S.

Nathorst A.G. Zur fossilen Flora der Polarlaender. Teil 4: Nachtraege zur palaeozoischen Flora Spitzbergens. Stockholm: Norstedt & Soener, 1914. 116 S.

Orlova O.A. Preliminary report on synangiate fructifications of *Telangiaopsis* from the Upper Visean of the Moscow Syncline (Novgorod Region, Russia) // 6th European Palaeobotany–Palynology Conference. August 29 – September 2, 2002. Athens, Greece. Program. Book of Abstracts. Athens: GRAMMA, 2002. P. 140–141.

Potonié's Lehrbuch der Palaeobotanik. 2 Aufl., umgearb. Berlin: Verlag von Gebrueder Borntraeger, 1921. 537 S.

Rothwell G.W. Additional observations on *Conostoma anglogermanicum* and *C. oblongum* from the Lower Pennsylvanian

nian of North America // *Palaeontographica B*. 1971a. Bd. 131. S. 167–178.

Rothwell G.W. Ontogeny of the paleozoic ovule, *Callospermation pusillum* // *Amer. J. Bot.* 1971b. Vol. 58. P. 706–715.

Rothwell G.W. Classifying the earliest gymnosperms // R.A. Spicer, B.A. Thomas (eds.). *Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany*. Oxford: Claredon Press, 1986. P. 137–162. (The Systematic Association Special Volume; N 31).

Rothwell G.W., Scheckler S.E. Biology of Ancestral Gymnosperms // Ch.B. Beck (ed.). *Origin and evolution of gymnosperms*. N. Y.: Columbia University Press, 1988. P. 85–134.

Rothwell G.W., Serbet R. Pollination Biology of *Elkinsia polymorpha*, implications for the origin of gymnosperms // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*. 1992. Bd. 147. S. 225–231.

Schimper W.Ph., Schenk A. *Palaeophytologie* // K. Zittel (ed.). *Handbuch der Palaeontologie*. Abt. 2. Muenchen, Leipzig: Verlag von R. Oldenbourg, 1890. 958 S.

Scott D.H. *Studies in Fossil Botany*. Vol. 2: *Spermophyta*. L.: A. & C. Black, Ltd., 1923. 446 p.

Serbet R., Rothwell G.W. Functional morphology and homologies of gymnospermous ovules: evidence from a new species of *Stephanospermum* (Medullosales) // *Can. J. Bot.* 1995. Vol. 73. P. 650–661.

Seward A.C. *Fossil plants: A text-book for students of botany and geology*. Vol. 3: *Pteridospermeae, Cycadofilices, Cordaitales, Cycadophyta*. Cambridge: Cambridge University Press, 1917. 656 p.

Stockmans F., Willière Y. *Vegetaux Namuriens de la Belgique*. Bruxelles, 1952–1953. XI+382 p. (Assoc. Etude Paleont. Stratigraph. Houillères.; № 13).

Taylor T.N., Eggert D.A. Petrified plants from the Upper Mississippian of North America. I: The seed *Rhynchosperma* gen. n. // *Amer. J. Bot.* 1967. Vol. 54. P. 984–992.

Walton J. Contributions to the knowledge of Lower Carboniferous plants. Part III // *Phil. Trans. Roy. Soc. London*. 1931. Vol. B 219. P. 347–379.

White D. Fossil flora of the Wedington Sandstone member of the Fayetteville Shale. Washington: US Government Printing Office, 1937a. 40 p. (U.S. Geol. Surv. Prof. Paper; № 186-B).

White D. Fossil flora from the Stanley Shale and Jackfork Sandstone in Southeastern Oklahoma and Western Arkansas. Washington: US Government Printing Office, 1937b. 66 p. (U.S. Geol. Surv. Prof. Paper; N 186-C).

Zalessky M.D. Ueber Fruechte aus den Untercarbon-Ablagerungen des Mstabeckens in Nord-Russland // *Bull. Acad. Imper. Sci. St.-Petersbourg*. Ser. 5. 1905. Vol. 3. P. 113–120.

Yu. V. Mosseichik, I. A. Ignatiev

New data on the *Boroviczia karpinskii* Zalessky – Late Viséan lagenostomalean seeds from the Moscow Coal Basin

A reinvestigation of the type material of dispersed seeds *Boroviczia karpinskii* Zalessky from the Late Viséan deposits of Moscow Coal Basin allowed to obtain more exact information about their internal structure and systematic position. *B. karpinskii* had two-layered integument, apically dissected into eight triangular lobes and fused with the nucellus close to chalaza. The apex of nucellus was differentiated into a prominent dome-shaped pollen chamber with a short terminal lagenostome or salpinx. The pollen-chamber floor is unknown. A single functional megaspore occupied the most part of nucellus. The seed base was heavily vascularized. A cupule is unknown. The integument structure, the nucellus-integument attachment, the seed vascularization, the pollen chamber structure, symmetry and the probable association with lyginopterid leaf remains suggest lagenostomalean (lyginopterid) affinity for these seeds. The generic diagnostics of compression-impression seeds, similar in their gross-morphology with *Boroviczia*, is emended.

Скорпион из торфяного болота: первая находка остатков членистоногого в верхнем визе Подмосковского угольного бассейна

Данная заметка посвящена уникальной находке остатков членистоногого из нижнекаменноугольных отложений Подмосковского бассейна (рис. 1). Найденный фрагмент определен как отдельный сегмент ноги скорпиона (Arachnida: Scorpiones).

Местонахождение и возраст. Описываемый материал происходит с северо-западного крыла Подмосковского бассейна (Малиновецкий карьер ОАО “Боровичский комбинат огнеупоров”, в 25 км к северо-западу от г. Боровичи Новгородской области России; см. рис. 1). Отложения относятся к тульскому горизонту верхнего визе, региональной палинозоне *Cingulizonates bialatus* – *Simozonotrilites brevispinosus*, являющейся эквивалентом западноевропейской палинозоны *Perotrilites tessellatus* – *Schulzospora campyloptera* [Byvsheva, 1997].

Местонахождение представляет собой тонкую (около 15 см мощности) линзу бурого угля в толще песчано-глинистых озерных отложений. Уголь состоит из массы хорошо сохранившихся, захороненных *in situ* остатков эндемичных древесных плауновидных *Ogneuporia seleznevae* Mosseichik, голосеменных неясного систематического положения, предполагаемых кордаитовых (*Cordaites* sp.) и некоторых других растений.

Этот ископаемый торф накапливался в условиях пресноводного озерного болота. Само озеро, вероятно, являлось распресненным реликтом регрессировавшего позднедевонского морского бассейна.

Кутикула сегмента ноги скорпиона была извлечена вместе с растительными остатками (кутикулами осей и листьев, мегаспорами и т.д.) при мацерации угля. Кусок последнего помещался на несколько часов в смесь Шульце (концентрированная азотная кислота с добавлением нескольких кристаллов бертолетовой соли), а затем, после промывки, обрабатывался водным раствором аммиака.

Материал хранится в Палеонтологическом институте РАН, экземпляр ПИН № 5072/1.

Замечания о сохранности материала. Исключительно хорошая сохранность кутикулы скорпионов каменноугольного периода по сравнению с таковой других членистоногих – уникаль-

ный феномен, подробно описанный для ряда местонахождений в Европе и Северной Америке [Bartram et al., 1987; Jeram, 2001]. В некоторых местонахождениях остатки членистоногих представлены только экзuviaльными (линочными) кутикулами скорпионов. Такая сохранность может быть связана с необычной устойчивостью против биодеградациии так называемой гиалиновой кутикулы – самого верхнего слоя кутикулы скорпионов [Jeram, 2001], которая отличается и другими уникальными свойствами, в том числе флюоресценцией в ультрафиолетовом свете у всех современных форм (ископаемые кутикулы не флюоресцируют).

Морфология. Данный ископаемый объект (рис. 2) представляет собой кутикулу целого сегмента левой ноги скорпиона, скорее всего, бедра (femur), судя по следам сложных сочленений на обоих концах. На рис. 2, б показано базальное сочленение бедра с вертлугом (вентральный аспект). Проведенное нами сравнение этого сегмента с сегментами ног нескольких видов современных скорпионов позволяет считать его, скорее всего, бедром, по следующим основаниям: (1) у современных скорпионов на внешнем краю сочленения бедра с коленом имеется отросток кутикулы, вероятно, защищающий межсегментную мембрану; этот отросток отчасти виден на ископаемом сегменте (см. рис. 2, а, нижняя часть, внешний край); (2) на внутренне-дорзальном краю сочленения бедра с коленом у современных скорпионов имеется хорошо выделяющийся, пигментированный артикуляционный механизм; сходная пигментированная структура наблюдается на ископаемом сегменте (см. рис. 2, а, нижняя часть, внутренний край); (3) на внутренне-вентральном аспекте бедра современных скорпионов обычно имеется сильно гранулированный или зубчатый киль, в котором зубчики наклонены по направлению к сочленению бедра с коленом. Ископаемый сегмент обладает рядом заостренных зубчиков (спинул), наклоненных по направлению к предполагаемому сочленению бедра с коленом. На основании этих наблюдений мы также заключаем, что сегмент принадлежит левой ноге, а на рис. 2, а, в представлен его дорзальный аспект.

¹ Адрес автора: Department of Biological Sciences, Marshall University, Huntington, West Virginia 25755-2510, USA.

² Адрес автора: P.O. Box 250, Borrego Springs, California 92004, USA.

³ Адрес автора: Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер., 7, Геологический институт РАН; e-mail: mosseichik@ginras.ru.

⁴ Адрес автора: Россия, 117997, Москва, Профсоюзная, 123, Палеонтологический институт РАН.

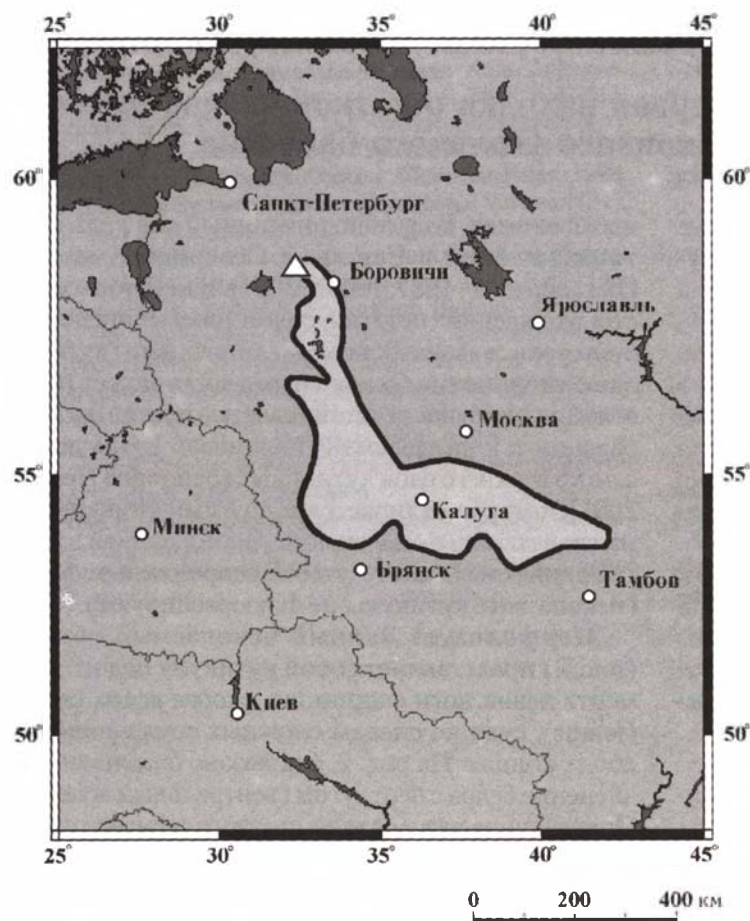


Рис. 1. Местонахождение остатков скорпиона (показано треугольником)
Оконтуры Подмосковский угольный бассейн

Гладкая кутикула без какого-либо рисунка соответствует другим кутикулам скорпионов, известным из каменноугольных отложений [Jeram, 2001]. Выдающийся пилообразный ряд из 14 зубчиков на внутреннем аспекте бедра (см. рис. 2, а, в) позволяет предположить, что это – непосредственные производные кутикулы (то есть модифицированные “спинулы”), в отличие от модифицированных щетинок, снабженных сочленением у основания; эти две формы вооружения ног у современных скорпионов недавно были подробно исследованы [Soleglad, Fet, 2003].

Зубчики в поперечном сечении имеют крышевидную форму, с дорзальным килем и слегка перекрываются (каждый зубчик включает основание следующего за ним дистального зубчика).

Многочисленные “поры”, расположенные в основном ближе к внешней части сегмента, скорее всего, представляют собой ареолы щетинок, снабженных сочленением у основания. Такие щетинки обычны у всех современных скорпионов и несут как

механо-, так и хеморецепторную функцию. Сегмент имеет около 30 довольно больших округлых “пор” (13 на передней поверхности, 13 на задней поверхности, и, возможно, также 4 вдоль средней внешней линии). Большая часть мелких “пор” сконцентрирована ближе к внешней поверхности на уровне 0,2–0,45 длины сегмента в пределах кругообразного участка; некоторые из этих “пор” эллипсообразные, перпендикулярные к продольной оси сегмента.

Длина ископаемого сегмента (около 10 мм) соответствует скорпиону крупной величины. Если этот сегмент является бедром, то, исходя из пропорций современных скорпионов, данный ископаемый экземпляр имел общую длину тела не менее 80–100 мм (на основании бедра третьей пары ног; оценка по первой или второй паре ног будет гораздо выше). Многие палеозойские скорпионы были намного крупнее: по данным Э. Джерама [Jeram, 2001], несомненно наземные формы в раннем карбоне достигали 700–800 мм в длину, а в позднем карбоне – 300 мм. Крупнейшие современные скорпионы имеют длину более 200 мм (*Hadogenes*, *Liocheliidae* и *Pandinus*, *Scorpionidae*).

Систематика. Систематическое положение данного ископаемого фрагмента неясно даже на уровне подотряда, поскольку он не несет никаких диагностических признаков. В своем кладистическом анализе палеозойских скорпионов Э. Джерам [Jeram, 1998, с. 20] использовал признак “вентральный ряд шипов на базитарзусе и тарзусе” как апоморфный, определяющий (наряду с другими признаками) важную филогенетическую ветвь, которая включает две группы ранга подотрядов. Эти группы – *Mesoscorpiones* (ныне вымершие) и *Neoscorpiones* – сосуществовали в карбоне [Kjellesvig-Waering, 1986; Jeram, 1994a, 1998]. Все современные скорпионы принадлежат к подотряду *Neoscorpiones* и инфраотряду *Orthosterni*, который существовал уже в каменноугольное время.

Среди *Mesoscorpiones* по крайней мере несколько неродственных таксонов имели одиночный или двойной ряд зубчиков на различных сегментах ног, например, род *Mazonia* с двойным вентральным рядом зубчиков на тарзусе или *Waterstonia* с внутренним рядом зубчиков на бедре [Kjellesvig-Waering, 1986] и *Pulmonoscorpion* с одиночным рядом спинул на тарзусе [Jeram, 1994b]. Хотя среди каменноугольных *Orthosterni* такие ряды зубчиков не отмечены, многие современные скорпионы

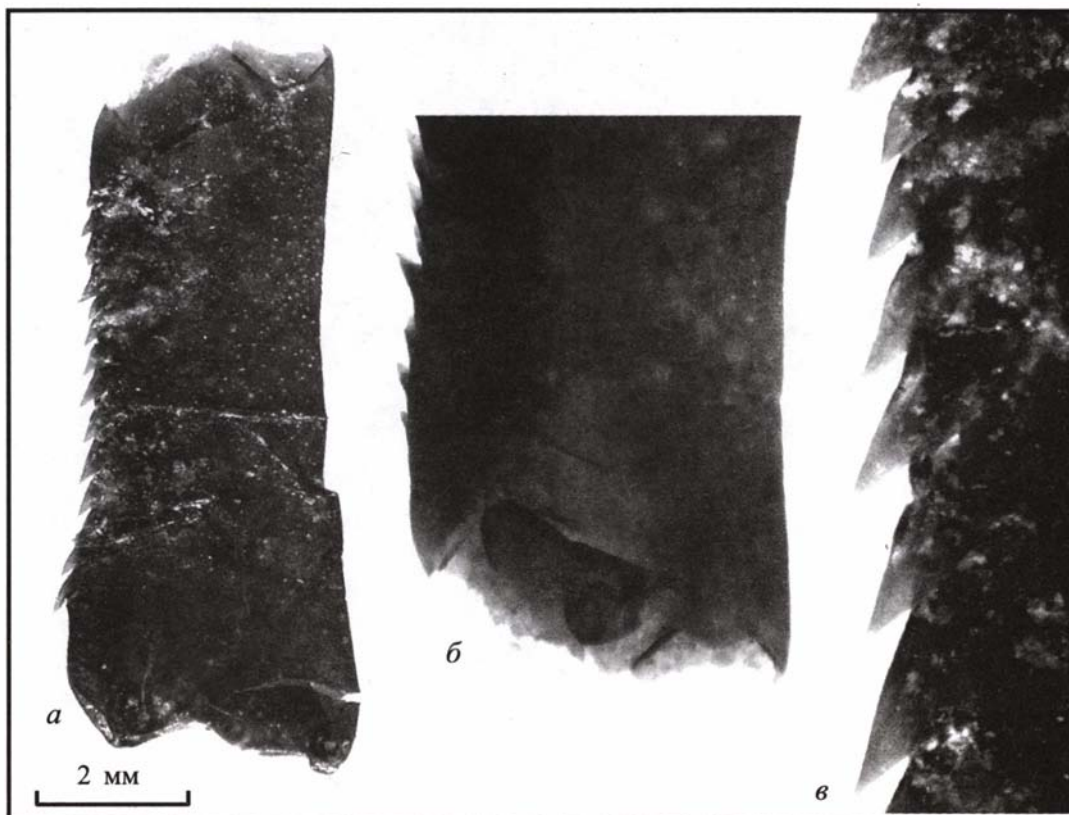


Рис. 2. Сегмент ноги скорпиона (экз. ПИН №5072/1); ориентация сегмента соответствует вертикальному положению скорпиона с просомой, направленной вверх, и метасомой, направленной вниз
а – сегмент ноги, дорзальный аспект; *б* – базальное сочленение крупным планом, вентральный аспект; *в* – внутренний ряд зубчиков при большем увеличении, дорзальный аспект

имеют зубчики разнообразного типа (обычно одиночные ряды) на различных сегментах ног, часто являющиеся диагностическими признаками на низких таксономических уровнях, от семейства до трибы [Soleglad, Fet, 2003].

Замечания об экологии. Вентральные и внутренние ряды зубчиков на сегментах ног у скорпионов, вероятно, имеют адаптивную функцию для взаимодействия с субстратом у многих активных на поверхности и роющих видов (например, в семействах Caraboctonidae и Vaejovidae) [Soleglad, Fet, 2003] или же у форм, активно лазающих по растительности (в особенности, многие современные Buthidae). Многие каменноугольные скорпионы, несомненно, были уже наземными формами [Jeram, 1994a, b, 2001; Selden, Jeram, 1989].

Структурность растительных остатков в угле (бесструктурная основная масса практически отсутствует) свидетельствует о низкой интенсивности и продолжительности процессов гелификации. Пиритизация угля также говорит об аноксидных условиях торфообразования. Можно предположить, что поверхность торфяника была

сильно обводнена и частично покрыта водой. Самый верхний слой торфа, в котором скорпион был найден (и, возможно, обитал, поскольку растительные остатки захоронены *in situ* и не несут следов переноса водой), представлял собой подстилку из отмерших частей растений (рис. 3).

Находка крупного скорпиона предполагает существование рядом с ним его добычи, каких-то групп детритофагов, питавшихся разлагающейся подстилкой, например, двупарноногих многоножек (в том числе, артроплеврид), гексапод и т.д., которые, вероятно, оставались главным связующим звеном между растениями и пищевыми цепями животных в раннекаменноугольных наземных экосистемах, так же как это было в девоне [Terrestrial ecosystems..., 1992].

Благодарности

Авторы признательны П. Селдену (Манчестерский Университет, Манчестер, Англия), Дж. Данлопу (Музей естественной истории, Берлинский университет им. Гумбольдта, Берлин, Германия),



Рис. 3. Подстилка торфяника – возможное местообитание скорпионов

И.Н. Селезневой (ОАО “Боровичский комбинат огнеупоров”, Боровичи, Россия) и И.А. Игнатьеву (Геологический институт РАН, Москва, Россия) за цен-

ные комментарии и помощь. Полевые работы проводились при поддержке РФФИ (проект № 03-05-64331).

Литература

Bartram K.M., Jeram A.J., Selden P.A. Arthropod cuticles in coal // J. Geol. Soc. London. 1987. Vol. 144. P. 513–517.

Byvsheva T.V. Spores from the Early Carboniferous of the Russian Platform // Proceedings of the XIII International Congress on the Carboniferous and Permian, 28th August – 2nd September, 1995, Krakow, Poland. Part 3. 1997. P. 53–64. (Prace Państwowego Instytutu Geologicznego; T. 157).

Jeram A.J. Carboniferous Orthosterni and their relationship to living scorpions // Palaeontology. 1994a. Vol. 37. P. 513–550.

Jeram A.J. Scorpions from the Visean of East Kirkton, West Lothian, Scotland, with a revision of the infraorder Mesoscorpionina // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Earth Sci. 1994b. Vol. 84, N 3/4. P. 283–299.

Jeram A.J. Phylogeny, classification and evolution of Silurian and Devonian scorpions // P.A.Selden (ed.). Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology, Edinburgh 1997. Burnham Beeches, Bucks: British Arachnological Society, 1998. P. 17–31.

Jeram A.J. Paleontology // P.H. Brownell, G.A. Polis (eds.). Scorpion Biology and Research. Oxford: Oxford University Press, 2001. P. 370–392.

Kjellesvig-Waering E.N. A Restudy of the Fossil Scorpionida of the World. Ithaca; N. Y.: Paleontological Research Institution, 1986. 287 p. (Palaeontographica Americana; Vol. 55).

Selden P.A., Jeram A.J. Palaeophysiology of terrestrialisation in the Chelicerata // Trans. R. Soc. Edinburgh. Earth Sci. 1989. Vol. 80, N 3/4. P. 303–310.

Soleglad M.E., Fet V. High-level phylogeny and systematics of the extant scorpions (Scorpiones: Orthosterni) // Euscorpius. 2003. Vol. 11. P. 1–175.

Terrestrial Ecosystems through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals / Ed. by A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Sues, S.L. Wing. Chicago; N. Y.: The University of Chicago Press, 1992. 568 p.

V. Fet, M.E. Soleglad, Yu.V. Mosseichik, D.E. Shcherbakov

A scorpion from a peatbog: the first arthropod fossil from the Upper Viséan of Moscow Coal Basin

A unique fossil from the Lower Carboniferous deposits of the Moscow coal Basin, identified as a cuticle of a single leg segment of a scorpion (Arachnida: Scorpiones), is described and discussed.

Сопоставление визейских отложений Подмосковного и других угольных бассейнов Русской платформы по макрофлоре

В развитии раннекаменноугольных флор Евразийской палеофлористической области можно выделить два этапа, рубеж между которыми приходится примерно на середину визейского века. Многие исследователи отмечали, что в это время в экваториальном поясе произошла смена бедной по составу флоры девона – раннего визе на разнообразную флору намюрско-стефанского облика [Новик, 1958, 1974; Lemoigne, 1988; и др.].

Анализ имеющихся данных по Европе [Новик, 1974; Радзивилл, 1989; Чиркова, 1943–1944; Corsin et al., 1973; Daber, 1959; Jongmans, 1956; Kahlert, 1975; Lacey, 1962; Lele, Walton, 1962; Nathorst, 1914; Purkynova, 1981; Pedersen, 1976; Rowe, 1988; Van Amerom et al., 1983; Walton et al., 1938; и др.] позволяет конкретизировать характер этой смены. Он показывает, что поздний турне – ранний визе отмечены доминированием *Archaeosigillaria*, *Lepidodendropsis*, *Sublepidodendron*, *Lepidodendron spetsbergense*, *L. losseni* и других мелкоподушечных лепидофитов, примитивных членистостебельных *Archaeocalamites radiatus* и растений с папоротниковидной листвой типа *Adiantites*, *Triphyllopteris*, *Fryopsis* и др.

В позднем визе – начале серпуховского века (намюра А) соотношения доминирования меняются. Начинают преобладать лепидофиты с крупными листовыми подушками типа *Lepidodendron obovatum*, *L. volkmannianum*, *Sublepidophloios*, *Sigillaria* и др. Среди членистостебельных появляются *Mesocalamites*. Бурное развитие получают голосеменные, прежде всего, лагеностомовые и тригонокарповые птеридоспермы. Вайи праголосеменных, папоротников и птеридоспермов приобретают значительное морфологическое разнообразие: появляются *Lyginopteris*, *Neuropteris*, *Pecopteris* и некоторые другие формы.

С теми или иными вариациями указанную тенденцию в развитии различных групп растений и связанную с ней смену доминантов растительного покрова (далее – паневразийскую смену) можно наблюдать практически во всех европейских флорах раннего карбона. Вероятно, это связано, в частности, с их произрастанием в близких ландшафтно-географических условиях прибрежных равнин и низменностей экваториального пояса, что могло вызывать сходные эволюционные измене-

ния даже в изолированных друг от друга флорах (ср.: [Берг, 1947, 1977а, б]).

Указанная смена приурочена также к важным изменениям палеогеографических условий. В середине визе произошло сокращение эпиконтинентальных бассейнов на Русской платформе. Одновременно началось закрытие пролива, отделявшего островную сушу Западной и Средней Европы от Восточно-Европейской платформы (Восточной Лавруссии или Балтии). Появление новых пространств суши, сухопутных “мостов”, перешейков и миграционных путей позволило растениям, прежде всего голосеменным, распространяться и занимать вновь открывшиеся местообитания. Начали формироваться фитохории регионального масштаба (палеофлористические провинции). Повышение разнообразия биотопов стимулировало макро- и микроэволюционные процессы [Мосейчик, в печати; DiMichele, Hook, 1992].

Во второй половине визе происходит потепление климата в высоких широтах, что, возможно, было связано с “коллизией” Лавруссии и Гондваны [Kelley et al., 1990; Raymond, 1985; Raymond et al., 1985, 1989; Rowley et al., 1985]. Не исключено, что это потепление также оказало влияние на смену доминантов растительности и интенсивности эволюционных процессов в середине визе.

Указанные этапы развития флоры нашли отражение в выделяемых Р.Х. Вагнером [Wagner, 1984] в континентальных флороносных отложениях Европы и Северной Америки флористических зонах *Triphyllopteris* (позднее турне – раннее визе) и *Lyginopteris bermudensisformis*–*Neuropteris antedens* (поздний визе – ранний серпухов). Рубеж между ними соответствует границе между гониатитовыми зонами III_а и III_б.

С начала намюра (или даже с конца визе) в Евразийской области начинается так называемый “позднепалеозойский холодный интервал”, продолжавшийся до вестфала D [Pfefferkorn et al., 2000]. Переход к нему сопоставляется с началом оледенения в Гондване [Gastaldo et al., 1996]. По данным Г. Пфефферкорна с соавторами (там же), этот холодный интервал, продлившийся в целом 26 млн лет, характеризовался относительной стабильностью тропических экосистем, восстанавливавшихся после кризисных воздействий. Изменения,

¹ Адрес автора: Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер., 7, Геологический институт РАН; e-mail: mosseichik@ginras.ru.

Визейский				Ярус
ниж.		верхний		Подъярусы
Бобриковский		Тульский	Алексинский	Михайловский
Веневский				
Горизонты				
Макрофлористические зоны				
Gryzlovia meyenii		Lepidodendron shvetzovii		
		Южное крыло		
		Северо-западное крыло		
		Stigmara fcioides		
		Eskalia olivieri		
		Bodeostrobus bennholdii		
		Tulastrobus pusillus		
		Gryzlovia meyenii		
		Lepidodendron speisbergense		
		Adiantites sp.		
		Sphenopteris sp.		
		Rhodea sp.		
		Archaeocalamites radiatus		
		Lepidodendron veltheimii		
		Lepidodendron shvetzovii		
		Flemingites russiensis		
		Sublepidophloios sulphureus		
		Lepidostrobus ignatievii		
		Cardiopteridium dobrovii		
		Stigmara stellata		
		Lepidodendron ex gr. robertii		
		Ogneuporia seletznevae		
		Cordaites sp.		
		Stigmara stellata		
		Wittbergia zaleskai		
		Boroviczia karpinskii		
		Archaeocalamites radiatus		
		Sphenopteridium sp.		
		Sphenopteris sp.		
		Adiantites sp.		
		Lepidostrobus sp.		
		Stigmara rugulosa		
		Stigmara fcioides		

Ярус	Еврамерийская область [Wagner, 1984]		Припятская впадина [Радзивилл, 1989]			Львовско-Волынский бассейн [Новик, 1974]	Донбасс [Новик, 1974; Фисуненко, 1989]		Подмосковный бассейн (южное крыло)	
	Гониати- товые зоны	Флористиче- ские зоны	Толщи	Флористические комплексы		Свиты	Свита	Флористические зоны	Свиты	Флористические зоны
Серпухов- ский	E ₁	<i>Lyginopteris bermudensisformis</i> – <i>Neuropteris antedecens</i>	Флоры нет			Иваничская	C ₁ ² (B)	<i>Fryopsis polymorpha</i> – <i>Diplothmema patentissimum</i> (зона 1Б)	Флоры нет	
Визейский	III _γ III _β		Угленос- ная парали- ческая	Комплекс 3	слои с <i>Neuropteris antedecens</i>	Порицкая		<i>Presigillaria jongmansii</i> – <i>Lyginopteris fragilis</i> (зона 1А)	Веневская	<i>Lepidodendron shvetzovii</i>
					слои с <i>Lyginopteris bermudensisformis</i>	Устилужская Владимирская	Флоры нет			
		Каолини- товая	Комплекс 2	слои с <i>Rhodea moravica</i> слои с <i>Meyenia pryptatii</i>	Флоры нет					
				Железис- тая					слои с <i>Lepidodendropsis</i>	Флоры нет
III _β -γ III _α III _δ	<i>Triphylopteris</i>	Железис- тая	Комплекс 2		слои с <i>Lepidodendropsis</i>	Флоры нет				

Рис. 2. Сопоставление визейских флороносных отложений угольных бассейнов Русской платформы с зональной шкалой Р. Вагнера [Wagner, 1984]

середины визе соответствует смена выделенных А.А. Радзивиллом [1989] флористических комплексов 2 и 3 на границе каолиновой и угленосной паралической толщ. На это указывают появление и доминирование в угленосной толще разнообразных *Lyginopteris* и *Neuropteris*, в том числе, – видов *L. bermudensisformis* и *N. antecedens*, характерных для европейских разрезов, а также *Mesocalamites*, крупноподушечных лепидофитов *Lepidodendron obovatum* и некоторых других форм. Эти растения приходят на смену характерным для нижележащей каолиновой толщи *Lepidodendron spetsbergense*, *Adiantites antiquus*, *A. machanekii*, *Rhodesia moravica*, *Meyenia prypati* и др.

Нижняя часть интервала распространения комплекса 2, отвечающая железистой толще, не может быть отнесена к визейскому ярусу, поскольку в ней преобладают остатки *Lepidodendropsis*, характерные для турнейской части зоны *Triphyllopteris* (в Подмосковном бассейне ее аналоги отсутствуют [Мосейчик, 2003а]). Таким образом, верхняя часть интервала распространения комплекса 2, охватывающая каолиновую толщу, может быть сопоставлена с визейской частью зоны *Triphyllopteris* Вагнера и зоной *Gryzlovia meyenii* Подмосковного бассейна.

Отсутствие в составе комплекса 3 характерных намюрских элементов, появляющихся в верхней части зоны *Lyginopteris bermudensisformis* – *Neuropteris antecedens* Вагнера, свидетельствует в пользу его визейского возраста. Сказанное позволяет сопоставить комплекс угленосной паралической толщи с нижней частью зоны *Lyginopteris bermudensisformis* – *Neuropteris antecedens* и, соответственно, зоной *Lepidodendron shvetzovii* Подмосковного бассейна (см. рис. 2).

Львовско-Волынский бассейн. В Львовско-Волынском бассейне зональное расчленение по флоре не было установлено, но, в то же время, получены более или менее полные палеоботанические характеристики владимирской, устилужской, порицкой, иванической и других свит [Новик, 1974].

Во владимирской и устилужской свитах распространены крупноподушечные лепидофиты *Lepidodendron obovatum*. Кроме того, во владимирской свите отмечается появление *Mesocalamites roemerii*. Выше в порицкой свите обильны различные *Lyginopteris* (в том числе, паневрамерийский вид-индекс *L. bermudensisformis*), *Mesocalamites*, *Diplothema*, а также появляется паневрамерийский зональный вид *Neuropteris antecedens*. Все это отражает постепенное заселение территории впадины западно-европейскими мигрантами и все три свиты могут быть отнесены к зоне *Lyginopteris bermudensisformis* – *Neuropteris antecedens* Вагнера (см. рис. 2).

Палеоботаническая характеристика вышележащей иванической свиты близка к таковой порицкой свиты. Однако в первой появляются остатки *Cordaites principales*, известного в Южной Европе с намюра А, что свидетельствует в пользу ее более молодого (серпуховского) возраста.

Донбасс. В карбоне Донбасса растительные остатки известны со свиты C_1^2 (В). Е.О. Новик [1974] выделила в ней два флористических комплекса – IА и IБ, позднее преобразованные О.П. Фисуненко [1991] в зоны совместного распространения, соответственно, *Presigillaria jong-mansii* – *Lyginopteris fragilis* и *Fryopsis polymorpha* – *Diplothema patentissimum*.

В первой зоне отмечается обилие *Lepidodendron obovatum*, *L. veltheimii*, *L. volkmannianum* и других крупноподушечных лепидофитов, а также различных *Mesocalamites*. Многочисленны виды *Lyginopteris* (в том числе присутствует паневрамерийский вид-индекс *L. bermudensisformis*), *Neuropteris* и др., что свидетельствует о сформировавшейся богатой и разнообразной флоре, которая, видимо, была образована мигрантами из Западной Европы (Мосейчик, в печати). Эта зона по составу зонального комплекса может быть сопоставлена с порицкой свитой Львовско-Волынского бассейна (см. рис. 2).

Комплекс зоны *Fryopsis polymorpha* – *Diplothema patentissimum* обладает составом, сходным с комплексом предыдущей зоны, однако в нем появляются виды *Alloiopteris quercifolia*, *Lyginopteris stangeri*, *L. larischii* и др., являющиеся характерными для раннего намюра. Это позволяет сопоставить рассматриваемую зону с верхами зоны *Lyginopteris bermudensisformis* – *Neuropteris antecedens* Вагнера или даже с низами следующей выделенной им зоны *Lyginopteris bermudensisformis* – *Lyginopteris stangeri*, которые вместе соответствуют нижней части серпуховского яруса и, возможно, одновозрастны иванической свите Львовско-Волынского бассейна, не имея аналогов в Подмосковном и Припятском прогибах (см. рис. 2).

Благодарности

Автор признателен Д.А. Игнатьеву (ООО “Ройлсофт”, Москва), И.А. Игнатьеву (Геологический институт РАН, Москва) и А.В. Гоманькову (Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург) за обсуждение предложенной схемы сопоставления флороносных отложений. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 03-05-64331).

Литература

- Берг Л.С. Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха // Л.С. Берг. Климат и жизнь. 2-е изд., перераб. и доп. М.: ОГИЗ - Географгиз, 1947. С. 128–155.
- Берг Л.С. Закономерности в образовании органических форм // Л.С. Берг. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977а. С. 312–338.
- Берг Л.С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей // Л.С. Берг. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977б. С. 95–311.
- Бражникова Н.Е., Ищенко А.М., Ищенко Т.А., Новик Е.О., Шульга П.Л. Фауна и флора каменноугольных отложений Галицийско-Волынской впадины. Киев: Изд-во АН УССР, 1956. 410 с.
- Махлина М.Х., Жулитова В.Е. О детальном расчленении тульского горизонта в страторегионе // Изв. вузов. Геология и разведка. 1984. № 12. С. 3–11.
- Мосейчик Ю.В. *Eskdalia olivieri* (Eichw.) Mosseichik – плауновидное из нижнего карбона Подмосковского бассейна (морфология, экология, географическое и стратиграфическое распространение) // М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Сборник памяти члена корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 193–217.
- Мосейчик Ю.В. Корреляция нижнекаменноугольных отложений Подмосковского бассейна с зональной шкалой карбона Евразийской области по макроостаткам растений // М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев (ред.). Эволюция флор в палеозое. М.: ГЕОС, 2003а. С. 85–92.
- Мосейчик Ю.В. Плауновидные раннего карбона Подмосковского бассейна // М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев (ред.). Эволюция флор в палеозое. М.: ГЕОС, 2003б. С. 35–71.
- Мосейчик Ю.В. Визейская флора Подмосковского бассейна в картине фитогеографии этого века (в печати).
- Новик К.О. Фітостратиграфічне обґрунтування розчленування кам'яновугільних відкладів Європейської частини СРСР // Геол. журн. 1958. Т. 18, Вып. 3. С. 3–18.
- Новик Е.О. Раннекаменноугольная флора Донецкого бассейна и его западного продолжения. Киев: Наук. думка, 1968. 234 с.
- Новик Е.О. Закономерности развития каменноугольной флоры юга европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1974. 140 с.
- Новик К.И., Ищенко Т.А. Кам'яновугільна флора Львівської муляди. Київ, 1948. 34 с.
- Путеводитель экскурсии по разрезам карбона Подмосковского бассейна / Т.Н. Бельская, Е.А. Иванова, Р.А. Ильховский, В.П. Масленников, М.Х. Махлина, Е.В. Михайлова, А.И. Осипова, Е.А. Рейтлингер, Е.М. Шик, С.М. Шик, В.С. Яблоков. М.: Наука, 1975. 176 с.
- Радзивиш А.А. Раннекаменноугольная флора Припятской впадины и ее стратиграфическое значение. Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Киев, 1989. 17 с.
- Стратиграфический кодекс. 2-е изд., доп. СПб.: МСК, 1992. 120 с.
- Фисуненко О.П. Зональная фитостратиграфическая шкала нижнего и среднего карбона Донецкого бассейна // Геол. журн. 1991. № 3. С. 55–64.
- Чиркова Е.Ф. Материалы по ископаемой флоре из двух угленосных толщ динантского яруса карбона на Урале (Отчет работе фитостратиграфического Восточноуральского отряда). Артемовский: Свердловскгилеразведка, 1943–1944. 54 с.
- Corsin P., Coulon M., Fourquin C., Paicheler J.-C., Point R. Etude de la flore de la serie de Giromagny (Viséen superieur des Vosges Meridionales): Comparaison avec les autres flores du Culm des Vosges // Sci. Geol. Bull. 1973. Vol. 26, N 1. P. 43–68.
- Daber R. Die Mittel-Visé-Flora der Tiefbohrungen von Döberlug-Kirchhain // Geologie. 1959. Jhr. 8, Bh. 26. S. 1–83.
- DiMichele W.A., Hook R.W. Paleozoic terrestrial ecosystems // A.K. Behrensmeier, J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Sues, S.L. Wing (eds.). Terrestrial Ecosystems through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals. Chicago; L.: The University of Chicago Press, 1992. P. 205–325.
- Gastaldo R.A., DiMichele W.A., Pfefferkorn H.W. Out of the Icehouse into the Greenhouse: A Late Paleozoic Analog for modern Global Vegetational Change // GSA Today. 1996. Vol. 6, N 10. P. 1–7.
- Jongmans W.J. Contribucion al conocimiento de la flora carbonifera del SO. de Espana // Estudios Geologicos. 1956. T. 12. P. 19–58.
- Kahlert E. Die Unterkarbon Flora von Delitzsch // Z. geol. Wiss. Berlin. 3. 1975. N 7. S. 907–925.
- Kelley P.H., Raymond A., Lutken C.B. Carboniferous brachiopod migration and latitudinal diversity: a new palaeoclimatic method // W.S. McKerrow, C.R. Scotese (eds.). Paleozoic Palaeogeography and Biogeography. L., 1990. P. 325–332 (Geological Society Memoir; № 12).
- Lacey W.S. Welsh Lower Carboniferous plants. I. The flora of the Lower Brown Limestone in the vale of Clwyd, North Wales // Palaeontographica B. 1962. Bd. 111. P. 126–160.
- Lele K.M., Walton J. Fossil flora of the Drybrook Sandstone in the Forest of Dean, Gloucestershire // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Geol. 1962. Vol. 7, N 4. P. 137–152.
- Lemoigne Y. La flore fossile aux cours des temps geologiques. Pt. 3 // Geobios. 1988. N 1 (num. spec. 10). P. 161–384.
- Nathorst A. G. Zur fossilen Flora der Polarländer. Teil 4: Nachträge zur palaeozoischen Flora Spitzbergens. Stockholm: Norstedt & Soener, 1914. 116 S.
- Pedersen K.R. Fossil floras of Greenland // Geology of Greenland. Copenhagen: Gronlands geol. undersogelse, 1976. P. 519–535.
- Purkynova E. Makroflora hradeckeho souvrstvi kulmu Nizkeho Jeseniku (dinant, svrchni visé) // Cas. Slez. Muz. Opava (A). 1981. N 30. P. 269–274.
- Pfefferkorn H.W., Gastaldo R.A., DiMichele W.A. Ecological stability during the Late Paleozoic cold interval // R.A. Gastaldo, W.A. DiMichele (eds.). Phanerozoic Terrestrial Ecosystems. Paleontological Society Special Papers. 2000. N 6. P. 63–78.
- Raymond A. Floral diversity, phytogeography, and climatic amelioration during Early Carboniferous (Dinantian) // Paleobiology. 1985. Vol. 11, N 3. P. 293–309.
- Raymond A., Kelly P.H., Lutken C.B. Polar glaciers and life at the equator: The history of Dinantian and Namurian (Carboniferous) climate // Geology. 1989. Vol. 17. P. 408–411.
- Raymond A., Parker W.C., Parrish J.T. Phytogeography and Paleoclimate of the Early Carboniferous // B.H. Tiffney (eds.). Geological factors and the evolution of plants. Yale: Yale University Press, 1985. P. 169–222.
- Rowe N.P. Two species of the lycophyte genus *Eskdalia* Kidston from the Drybrook sandstone (Viséan) of Great Britain // Palaeontographica B. 1988. Bd. 208. S. 81–103.

Rowley D.B., Raymond A., Parrish J.T., Lottes A.L., Scotese Ch.R., Ziegler A.M. Carboniferous paleogeographic, phytogeographic, and paleoclimatic reconstructions // *Int. J. Coal Geol.* 1985. Vol. 5. P. 7–42.

Van Amerom H.W.J., Flajs G., Hunger G. Die Flora der Marinelli-Huette (Mittleres Visé) aus dem Hochwipfelflysch der Karnischen Alpen (Italien) // *Meded. Rijks. Geol. Dienst.* 1983. Vol. 37-3. S. 21–61.

Wagner R.H. Megafloral Zones of the Carboniferous // *Neuvième Congr. Int. Stratigraph. Geol. Carbonifère.*

Washington and Champaign-Urbana. May 17–26, 1979. *Compte Rendu.* Vol. 2: Biostratigraphy. Carbondale and Edwardsville: Southern Illinois University Press, 1984. P. 109–134.

Walton J., Weir J., Leitch D. A summary of Scottish Carboniferous stratigraphy and palaeontology // *Compt. Rend. Deuxième Congr. Int. Stratigraph. Carbonifère.* Heerlen, 1935. Vol. 3. Maestricht: Imp. Gebrs. Van Aelst, 1938. P. 1343–1356.

Yu. V. Mosseichik

Correlation of Viséan deposits of Moscow Coal Basin and the other coal basins of Russian platforme based on the macroflora

The correlation scheme of Visean continental plant-bearing deposits of the Moscow coal Basin, Pripiat' depression, Lvov-Volyn' and Donets coal Basins is grounded. A system of provincial megafloral zones for the Viséan of Moscow coal Basin is proposed.

Часть 4

Стратиграфия, климаты и смена биоты при переходе от палеофита к мезофиту

*И.А. Добрускина (Иерусалимский университет),
М.В. Дуранте¹ (Геологический институт РАН)*

Перестройка флор на границе палеофита и мезофита в связи с глобальными изменениями климата

Переход от палеофита к мезофиту был длительным и сложным процессом, первые проявления которого отмечаются в поздней перми, а заключительные – в конце триаса. Он состоял не только в смене палеофитных групп растений и растительных ассоциаций мезофитными, но и в полной перестройке системы фитохорий земного шара и взаимоотношений между ними. Если для позднего палеозоя характерны существенные различия состава и автохтонность развития экваториальных и внеэкваториальных флор (даже крупнейшие флористические смены в этих флорах не совпадают по времени), то мезофиту свойственна проницаемость фитогеографических границ и широкий обмен растениями. Автохтонность развития экваториальных и внеэкваториальных флор позднего палеозоя определялась наличием крупнейших биотических и абиотических преград: Субангарской палеофлористической области в Северном полушарии и Палеотетиса в Южном. Переход от палеофита к мезофиту включал следующие этапы: 1) смена палеофитных ассоциаций постпалеофитными в некоторых фитохориях (Еврамерийское палеофлористическое царство, Субангарская область), усиление фитогеографической дифференциации – вторая половина поздней перми; 2) исчезновение палеофитных ассоциаций, ослабление резкости фитогеографических барьеров, миграция растений из Субангарской области в пределы северного внутритропического (Ангарского) палеофлористического царства – граница перми и триаса; 3) максимум дедифференциации флор, формирование центров происхождения чисто мезофитных групп растений – середина триаса (сцитифилловая флора; ладинский, карнийский века); 4) установление флористической зональности мезозойского типа – конец триаса (лепидоптериевая флора; норийский, рэтский века). Глобальные климатические изменения, сопровождавшие переход от палеофита к мезофиту, заключались в смене контрастного климата и широтной зональности позднего палеозоя, связанных с существованием приполярных “холодильников” на более сглаженный и теплый климат мезозоя.

Введение

Вблизи границы палеозоя и мезозоя произошла одна из кардинальных перестроек в истории развития наземных флор земного шара. Палеофитные флоры, представленные лепидокарповыми, бовманитовыми; зигоптериевыми, ботриоптериевыми и мараттиевыми папоротниками; праголосоменными, тригонокарповыми, каллистофитовыми, арбериевыми и другими группами палеозойских птеридоспермов, а также кордаитовыми и ранними хвойными, сменились флорами с широким развитием хвощовых, полиподиевых и осмундовых папоротников, плевромейевых и полушниковых плауновидных, а также гингковых, цикадовых, кейтониевых, лептострбовых, беннеттитовых и продвинутых хвойных (вольциевых, хейролепидиевых и др.).

Смене палеофитных флор на мезофитные посвящено много работ [Добрускина, 1982; Мейен, 1987а; Dobruskina, 1994; Meyen, 1973; Retallack, 1980; Vakhrameev et al., 1978; и др.]. В большинстве из них переход от палеофита к мезофиту рассматривается как сложный и длительный процесс. Так, в пределах Еврамерийской области и по периферии Ангарида флора приобретает постпалеофитный облик с середины или с конца поздней перми. В то же время, становление мезофитных флор на всей территории Евразии завершилось лишь в норийском веке [Добрускина, 1982].

Кроме существенного обновления состава флор, переход от палеофита к мезофиту ознаменовался резким уменьшением степени их дифференциации. Как было показано С.В. Мейеном [1984, 1987а, б], в течение позднего палеозоя флористическая дифференциация нарастала, достигнув максимума к концу перми. Важно отметить также полное отсут-

¹ Адрес для контактов: Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер., 7, Геологический институт РАН; e-mail: durantemv@ginras.ru.

ствие обмена растениями между экваториальными [Амеросинийская палеофлористическая область (царство)] и внеэкваториальными [Ангарская и Гондванская области (или царства)] флорами в течение всего позднего палеозоя.

В отличие от палеофита, мезофит характеризовался проницаемостью границ между экваториальными и внеэкваториальными флорами, а также широким обменом растениями между ними. Вызванная этим дедифференциация флор – лишь одна из сторон глобального процесса перестройки фитоценозов на границе палеофита и мезофита. Все эти аспекты рассмотрены ниже.

Флоры и фитогеография позднего палеозоя

Начало обособления внеэкваториальных флор (ангарской и гондванской) от экваториальной (амеросинийской), по-видимому, произошло вблизи границы девона и карбона. Как в Ангарице, так и в Гондване эндемичные флористические и палинологические комплексы с преобладанием лепидофитов появляются непосредственно выше субглобальной палинозоны *Retispora lepidophyta*. Кровля последней очень близка к границе девона и карбона в современном ее понимании [Граница..., 1988].

Степень эндемизма раннекаменноугольной флоры Гондваны, вероятно, несколько меньше, чем ангарской, поскольку среди гондванских лепидофитов указываются почти исключительно еврамерийские роды, тогда как в Ангарице преобладают эндемики.

Достаточно богатые и разнообразные флоры раннего карбона экваториальной Амеросинийской области характеризуются широким распространением как споровых (преимущественно лепидофитов *Lepidodendron*, *Lepidophloios* с ризофорами типа *Stigmaria*, членистостебельных *Asterocalamites* и *Sphenophyllum*, реже – папоротников), так и семенных растений. Последним, скорее всего, принадлежит папоротниковидная листва, относимая к формальным родам *Adiantites*, *Anisopteris*, *Cardiopteridium*, *Diplotmema*, *Rhodopteridium*, *Sphenopteridium*, *Sphenopteris*, *Triphyllopteris* и др. Большинство лепидофитов произрастали в антракофильных, а растения с папоротниковидной листвой – в антракофобных ассоциациях.

Несмотря на упомянутые проявления эндемизма внеэкваториальных флор в раннем карбоне, типично позднепалеозойская фитогеографическая ситуация начала складываться лишь в конце визе [Ganelin, Durante, 2002]. В это время во внеэкваториальных областях на смену лепидофитовым флорам пришли сначала сильно обедненные флоры, представленные, в основном, нижнекаменноуголь-

ными реликтами (“абаканидиумовая” флора в Ангарице и “ноторакоптеривая” – в Гондване). Их сменили флоры с доминированием древесных голосеменных: ангарская кордаитовая и гондванская глоссоптериевая. Кордаитовая и глоссоптериевая флоры не имели ничего общего ни между собой, ни с предшествующими флорами, откуда в них перешли единичные растения, ни с флорами экваториальных районов.

Вымирание внеэкваториальных, но относительно теплолюбивых лепидофитовых флор в середине карбона, по мнению многих авторов [Дуранте, 1976, 1995; Мейен, 1968; Durante, 2000; Ganelin, Durante, 2002; Retallack, 1980; The Carboniferous..., 1985], было вызвано резким похолоданием, связанным с началом гондванского оледенения. Следует подчеркнуть, что это похолодание считалось планетарным и проявившимся во всех климатических зонах, в том числе, в экваториальной Евразийской области [Мейен, 1968; Bouroz et al., 1978].

Однако исследования конца 70-х – 80-х годов [Havlena, 1977, 1982; Wagner, 1982, 1984] показали, что развитие экваториальных флор в течение карбона шло непрерывно, без отмечавшихся ранее [Gothan, 1952] “обеднений” и “скачков”. Таким образом, похолодание было свойственно лишь внеэкваториальным областям и знаменовало наступление эпохи контрастного климата Земли. О подобном климате свидетельствуют упоминавшиеся выше резкие различия в составе экваториальных и внеэкваториальных флор позднего палеозоя, а также развитие ледниковых отложений. Последние широко распространены в Южном полушарии [The Carboniferous..., 1985], но известны и в разных частях разреза позднего палеозоя приполярных регионов Северного полушария [Устрицкий, Явшиц, 1971; Чумаков, 1994, 2004; Эпштейн, 1972].

* * *

Для понимания принципов функционирования всей системы позднепалеозойских фитоценозов Земли важно остановиться на характере «пограничных территорий» между экваториальными и внеэкваториальными флорами.

В Северном полушарии эти территории были заняты своеобразной фитоценозой, названной С.В. Мейеном [1980; Мейен, 2002] *Субангарским экотонным поясом*. Последний состоял из участков суши (микроконтинентов, материковых окраин), которые в течение значительной части карбона, а иногда и перми, были отделены от Ангарского континента океаническими или шельфовыми морскими бассейнами, но впоследствии в разное время присоединились к нему, образовав к концу перми единую дугу по периферии Ангарицы (рис. 1–3).

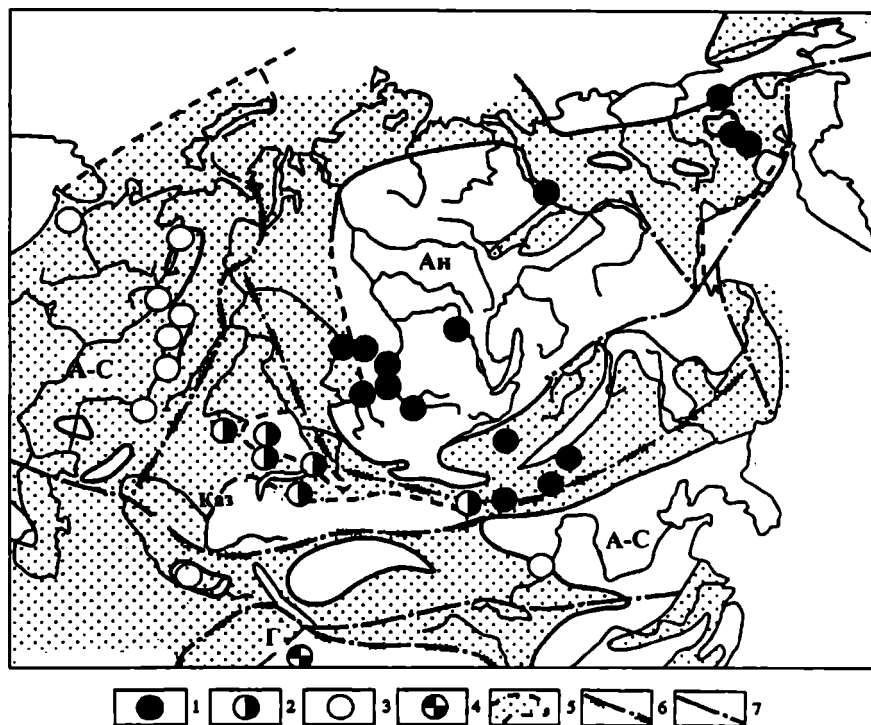


Рис. 1. Схема палеофлористического районирования Северной и Центральной Евразии в раннем карбоне
1–4 – местонахождения растительных остатков: 1 – Ангарской палеофлористической области (Ан); 2 – Казах-
станской провинции (Каз) Амеросинийской палеофлористической области; 3 – других районов Амеросинийской па-
леофлористической области (А-С); 4 – Гондванской палеофлористической области (Г); 5 – морские бассейны; 6 –
границы фитохорий первого порядка – палеофлористических областей и царств; 7 – крупнейшие тектонические швы

Наиболее древней составляющей Субангарско-го пояса, по-видимому, являлся Казахстанский микроконтинент (см. рис. 1), заселенный в раннем карбоне сильно обедненной флорой амеросинийского типа (древовидные лепидофиты, археокаламиды, тригонокарповые птеридоспермы) со значительной примесью эндемиков.

Вблизи границы раннего и среднего карбона в некоторых районах Казахстана появляются новые группы растений: кордаиты, дикранофиллы, птеридоспермы амеросинийского (*Mariopteris*, *Margaritopteris*?) и ангарского (*Paragondwanidium*) типов.

Особенно важным во флорогенетическом отношении был, по-видимому, Балхашско-Илийский вулканический пояс, откуда из отложений верхов нижнего карбона указывались кордаиты ангарского типа (Л.А. Гоганова, устное сообщение). Поскольку в центральных районах Ангарида подобные кордаиты в массовых количествах появились лишь в середине башкирского века (мазуровская свита Кузбасса и ее аналоги), можно предположить, что хотя бы часть из них является мигрантами из Центрального Казахстана.

Активные флорогенетические процессы шли, по-видимому, позднее и в других частях Субангар-

ского пояса, например, в Приуралье. Оттуда уже в перми в центральные районы Ангарида проникли каллиптериды, псигмофиллумы, пурсонгии и некоторые другие растения (см. рис. 3).

Субангарский пояс в целом демонстрирует последовательность своеобразных флор, отличных как от типично экваториальных, так и от внеэкваториальных (см. рис. 2). Кроме многочисленных эндемиков, эти флоры содержат некоторую примесь, с одной стороны, ангарских, а, с другой – еврамерийских (изредка катазиатских) растений.

Можно предположить, что Субангарский пояс не был экотонном, а играл роль *флористической преграды* между Ангарида и соседними экваториальными областями. Действительно, обмена между этими флорами в течение всего позднего палеозоя практически не было. Ни одно ангарское растение в экваториальных флорах неизвестно. Что касается еврамерийских растений, то они в первоначальном или почти неизменном виде проникали в пределы Ангарида очень редко.

Одним из немногих примеров такого проникновения являются уже упоминавшиеся каллиптериды, широко распространившиеся в Еврамерийской области на границе карбона и перми, но

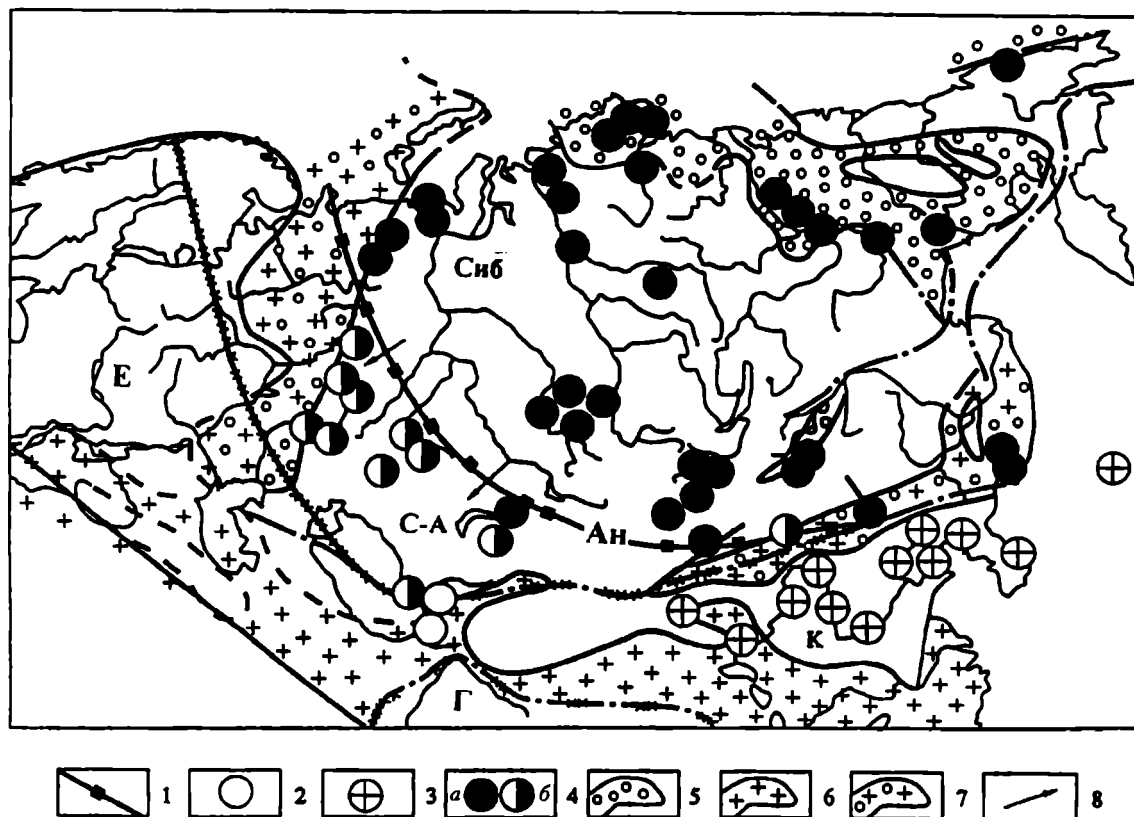


Рис. 2. Схема палеофлористического районирования Северной и Центральной Евразии в ранней перми
1 – граница между Субангарской (С-А) и Сибирской (Сиб) палеофлористическими областями Ангарского палеофлористического царства (Ан); 2–4 – местонахождения растительных остатков: 2 – Евразийской палеофлористической области (Е), 3 – Катазиатской палеофлористической области (К), 4 – Ангарского палеофлористического царства: *а* – Сибирской палеофлористической области, *б* – Субангарской палеофлористической области; 5–7 – морские бассейны с фаунами разной палеобиогеографической принадлежности: 5 – бореальные, 6 – тетические, 7 – со смешанными фаунами; 8 – основное направление миграции растений; остальные условные обозначения см. на рис. 1

мигрировавшие в центральные районы Ангари-ды лишь в поздней перми.

Позднепермские “смешанные” флоры, состоя-щие из ангарских и некоторых катазиатских расте-ний, известны лишь в *Дальневосточной провинции* (см. рис. 3). Их формирование, по-видимому, было обусловлено тектоническим сближением в поздней перми Ангарского и Катазиатского материков.

Таким образом, ангарская и приэкваториаль-ные евразийская и катазиатская флоры в тече-ние позднего палеозоя развивались практически независимо, будучи разделены своеобразным “же-лезным занавесом”.

О высокой степени автохтонности развития этих флор свидетельствует и тот факт, что основ-ные флористические перестройки в экваториаль-ных и внеэкваториальных флорах Северного по-лушария не совпадают по времени и масштабу.

Так, во внеэкваториальных областях крупней-шим событием стала упомянутая выше смена ле-пидофитовых флор раннего карбона Ангари-ды и Гондваны флорами с доминированием голосемен-

ных. Это событие, связанное с похолоданием, ни-как не отразилось на экваториальных флорах.

В то же время, крупнейшая флористическая пе-рестройка в экваториальном Евразийском цар-стве – смена лепидофито-птеридоспермо-папорот-никовых ассоциаций позднего карбона на обедненную флору ранней перми, представленную преимущественно хвойными с подчиненным зна-чением птеридоспермов, не нашла какого-либо отражения в развитии кордаитовой флоры Ангари-ды. При этом, если флористическая смена в Евразийской области была обязана иссушению и потеплению климата, то в Ангари-де на рубеже карбона и перми, скорее всего, имело место небольшо-е похолодание [Дуранте, 1995].

Еще более резкое похолодание отмечается вбли-зи границы карбона и перми в Гондване, где на этом уровне широко распространены тиллиты макси-мальной фазы гондванского оледенения.

Фитогеографическая ситуация в Южном полуша-рии отчасти напоминала таковую Северного.

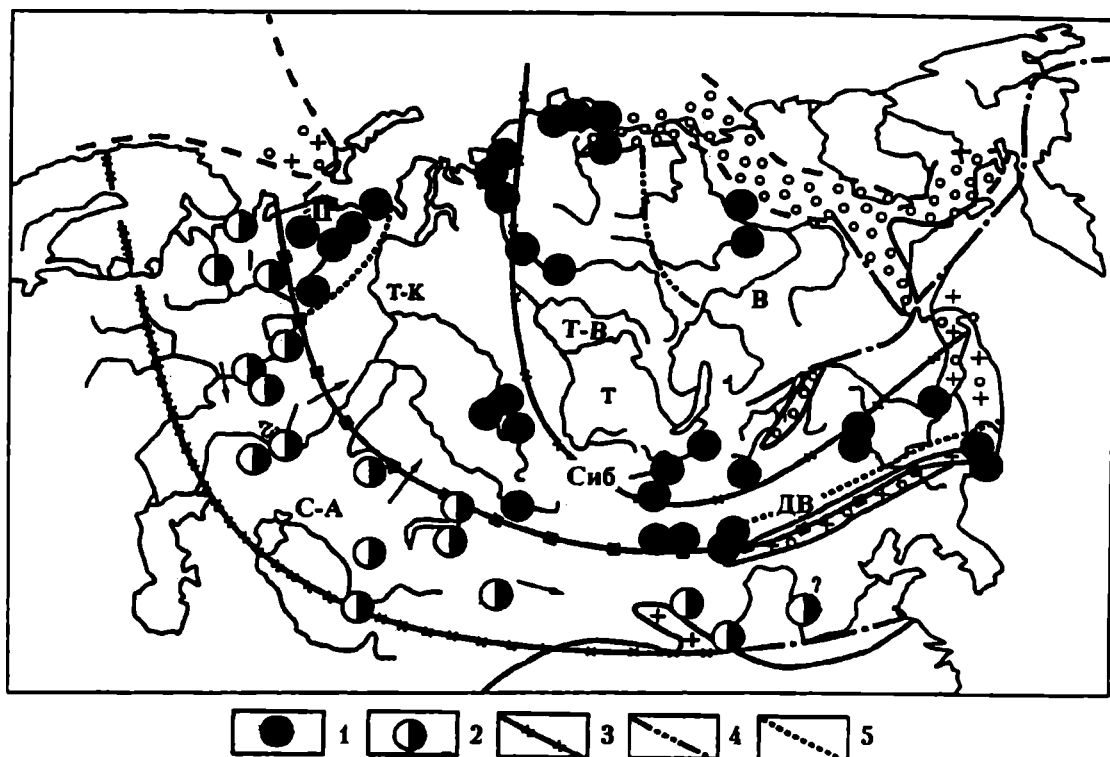


Рис. 3. Схема палеофлористического районирования Северной и Центральной Евразии в конце поздней перми

1, 2 – местонахождение растительных остатков: 1 – Сибирской палеофлористической области, 2 – Субангарской палеофлористической области; 3–5 – границы фитохорий: 3 – граница между Таймыро-Кузнецкой (Т-К) и Тунгуссо-Верхоянской (Т-В) подобластями Сибирской палеофлористической области, 4 – граница между Тунгусским (Т) и Верхоянским (В) палеофлористическими округами, 5 – границы палеофлористических провинций: П – Печорской; ДВ – Дальневосточной

Здесь экваториальные и гондванские флоры почти повсеместно разделял физико-географический барьер первого порядка – субширотный океан Палеотетис.

Там, где евразийская и гондванская флоры, возможно, соприкасались на суше (районы современной Северной Африки), никаких сведений о зоне их взаимоперехода не сохранилось. Местом происхождения глоссоптериевой флоры Г. Реталлак [Retallack, 1980] считал южное побережье Палеотетиса.

Из приведенного обзора вырисовываются следующие основные особенности фитогеографии позднего палеозоя: 1) резкие различия экваториальных и внеэкваториальных флор не только по таксономическому составу и слагающим растительным ассоциациям, но и по основным источникам формирования; 2) существование между указанными флорами фитогеографических (Субангарский пояс) и палеогеографических (океан Палеотетис) преград, препятствовавших обмену растениями и, по существу, обеспечивавших автохтонность флорогенетических процессов.

Вблизи границы перми и триаса эта устойчивая система фитохорий, существовавшая в течение всего позднего палеозоя, разрушается и переходит в новое качество.

Флоры и фитогеография триаса

Свойственная позднему палеозою резкая контрастность состава крупнейших флор Земли в раннем триасе резко уменьшается. Правда, экваториальная (*вольцевая*) флора и две внеэкваториальные – бореальная *хвойно-папоротниковая* и нотальная *дикроридиевая* – заметно различаются. Однако основы этих различий в большей степени, по-видимому, кроются в предшествующей истории автохтонного развития флор, нежели в климатических контрастах, как это имело место в позднем палеозое.

О резком уменьшении палеофлористической дифференциации в раннем триасе, по сравнению с поздним палеозоем, свидетельствует прежде всего распространение растительных ассоциаций,

известных во всех палеофлористических областях. Таковы раннетриасовые ассоциации плауновидных, представленные родом *Pleuromeia* или родственными растениями. Будучи приурочены к фациям морских побережий, они встречаются в сочетании с представителями как экваториальной, так и внеэкваториальных флор [Добрускина, 1982; Dobruskina, 1994].

Разрушение позднепалеозойской системы фитоценозов и становление триасовой наиболее явно выражено и изучено в пределах Евразии [Добрускина, 1982; Dobruskina, 1994].

Начало этого процесса было положено флористическими сменами в Евразийском и центральных районах Ангарского палеофлористических царств. Однако, если в Евразийском царстве смена цехштейновой флоры на близкую по составу вольциевую была результатом автохтонного развития, то в пределах Ангарида она является показателем иных процессов.

Несмотря на резкие различия в составе позднепалеозойской кордаитовой и сменяющей ее вверх по разрезу хвойно-папоротниковой флор (из кордаитовой в хвойно-папоротниковую флору переходят лишь единичные цикадофиты и рипидопсисы), хвойно-папоротниковая флора также представлена палеофитными родами, мигрировав-

шими из более южных районов. В ней широко распространены мигранты из Субангарской палеофлористической области (пельгаспермовые птеридоспермы и хвойные рода *Quadrocladus*), Печорской и Дальневосточной провинций (часть папоротников), а также, возможно, из Евразийского (хвойные) и Катазиатского (папоротники) палеофлористических царств.

Таким образом, состав хвойно-папоротниковой флоры свидетельствует о широчайшей миграции растений в центральные районы Ангарида как из периферических частей Ангарского царства, так и, по-видимому, из экваториального пояса. Подобная миграция, очевидно, свидетельствует о резком ослаблении флористической дифференциации, разрушении или увеличившейся проницаемости большинства палеофлористических барьеров.

Результатом такой миграции явилось общее изменение фитогеографической ситуации, заключающееся не только в ослаблении флористической дифференциации, но и в исчезновении такой важной верхнепалеозойской фитоценозы, как Субангарская область. Последний в раннем триасе, по-видимому, вошел в состав экваториальной Евразийской области, вследствие чего внешняя граница северной внеэкваториальной области существенно сместилась к северу (рис. 4).

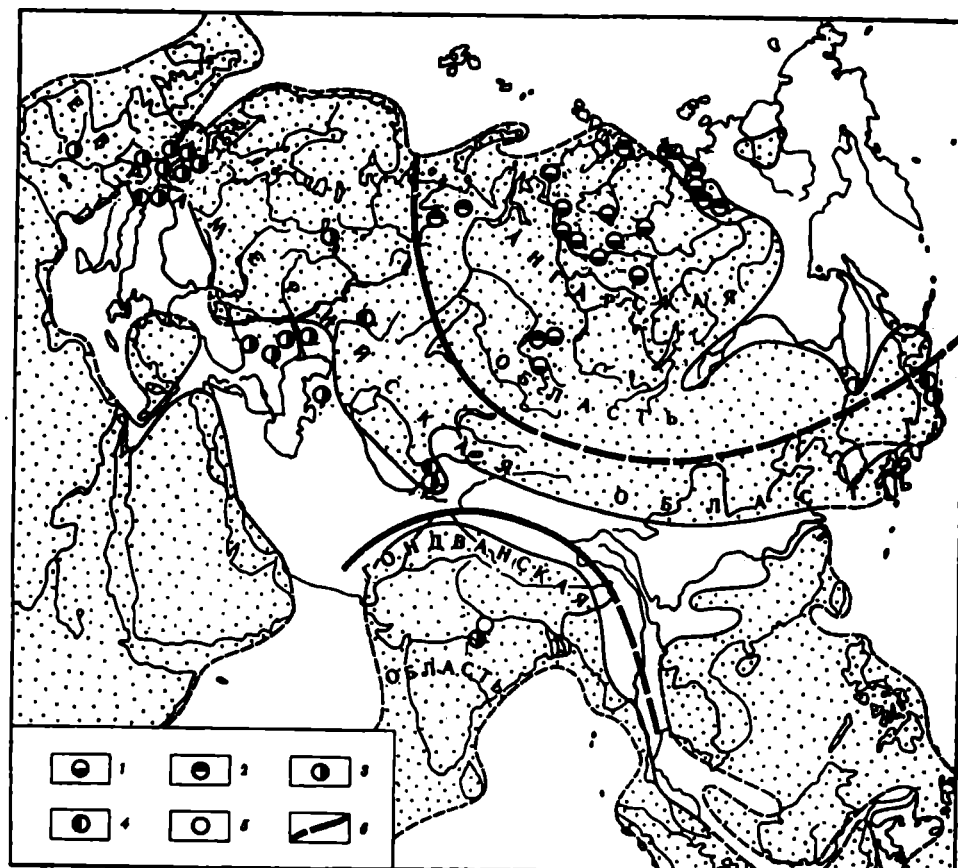


Рис. 4. Схема палеофлористического районирования Севернй и Центральной Евразии в раннем триасе и анизийском веке

1-5 - местонахождения растительных остатков различных региональных флор: 1 - корвунчанской, 2 - с *Pseudoaraucarites*, 3 - с *Pleuromeia*, 4 - пестрого песчаника без *Pleuromeia*, 5 - гондванской; 6 - границы палеофлористических областей

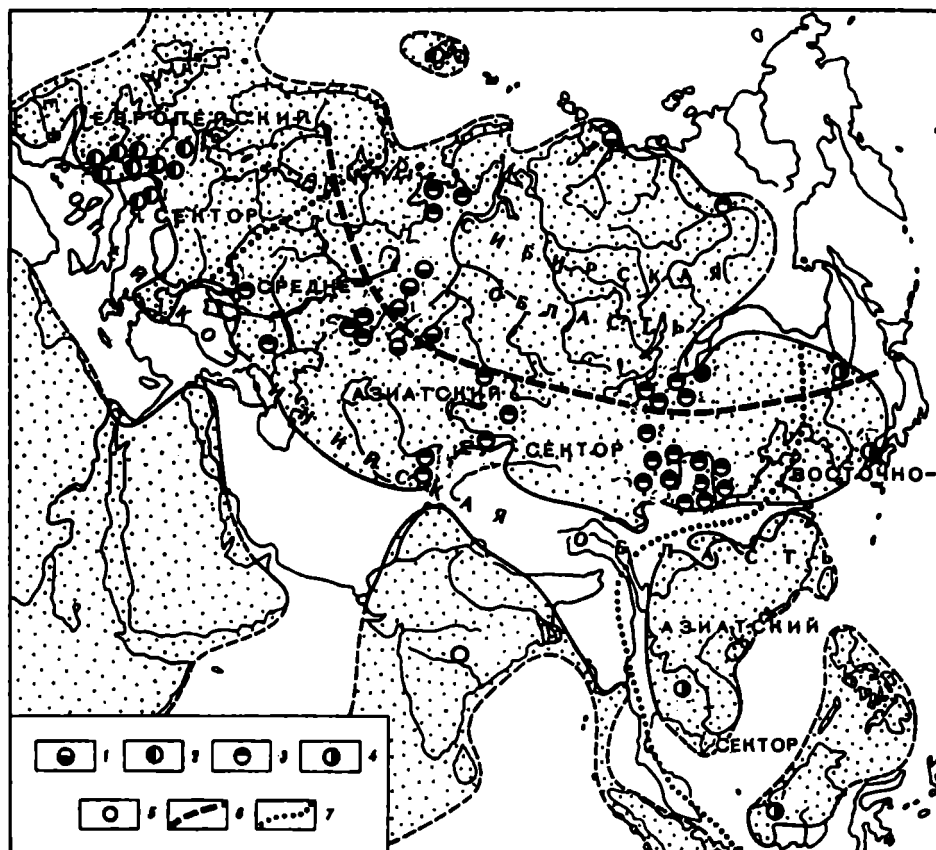


Рис. 5. Схема палеофлористического районирования Северной и Центральной Евразии лавинского и карнийского веков

1-5 - местонахождения растительных остатков различных региональных флор: 1 - уральского типа, 2 - европейского типа, 3 - среднеазиатского типа, 4 - восточноазиатского типа, 5 - флоры Малери в Индии; 6 - границы палеофлористических областей; 7 - границы палеофлористических секторов

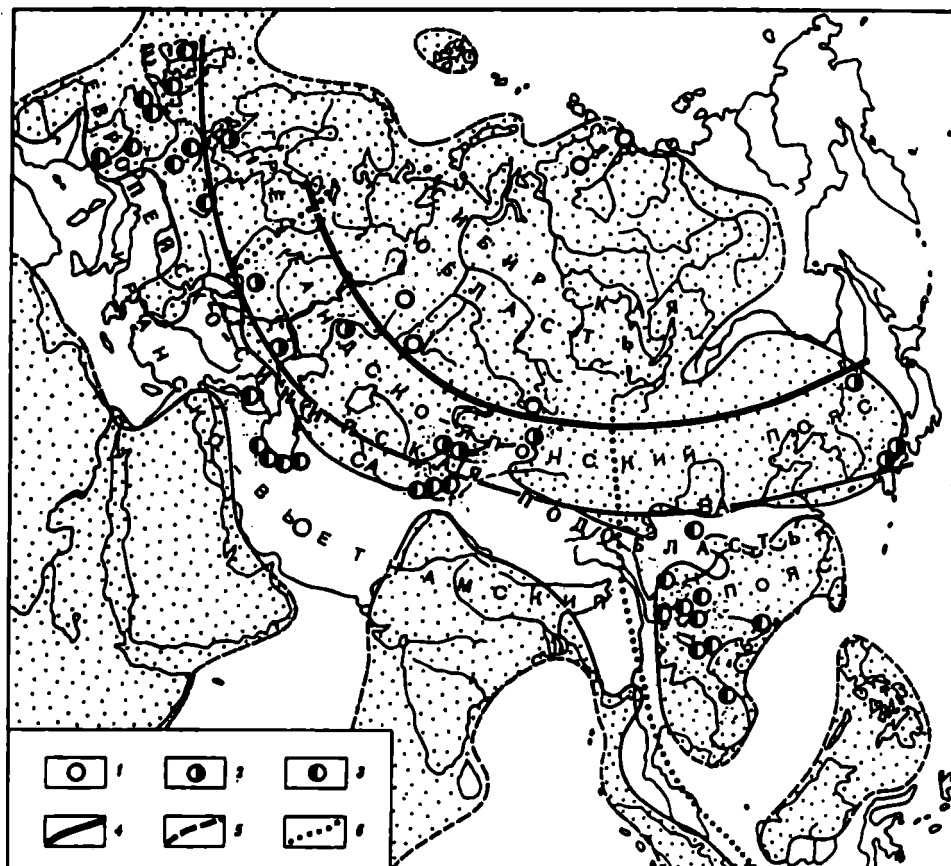


Рис. 6. Схема палеофлористического районирования Северной и Центральной Евразии в пермском и триасовом веках

1-3 - местонахождения флор различного типа: 1 - уральского, 2 - гондванского, 3 - иранского; 4-6 - границы: 4 - палеофлористических областей, 5 - палеофлористических поясов, 6 - палеофлористических секторов; Е - Европейский сектор; СА - Среднеазиатский сектор; ВА - Восточно-Азиатский сектор

Первую половину триаса с флорами, в значительной степени состоящими из палеозойских родов, И.А. Добрускина [1982; Dobruskina, 1994] назвала *постпалеофитом*.

Появление целого ряда мезофитных групп растений (диптериевых папоротников, беннеттитов, чекановскиевых, цикадокарпидиевых) произошло в середине триаса, что привело к формированию так называемой *сцитифилловой* флоры, характеризовавшейся также обилием пельтаспермовых и глоссофилловых.

В период существования сцитифилловой флоры субширотная зональная флористическая дифференциация достигла минимума, поскольку в Северном полушарии почти полностью исчезла разница между экваториальными и внеэкваториальными флорами. В середине триаса от сцитифилловой флоры отличается по составу лишь дикроидиевая флора Южного полушария, отделенная от основных районов развития сцитифилловой флоры океаном Палеотетис.

На фоне почти полного отсутствия зональной климатической дифференциации флор Северного полушария проявилась субмеридиональная дифференциация особого типа, названная И.А. Добрускиной [1982; Dobruskina, 1994] *секторностью*. Выделяются три сектора (*Европейский*, *Средне-Азиатский* и *Восточно-Азиатский*), к которым приурочены центры происхождения тех или иных групп мезофитных растений. Так, диптериевые папоротники и цикадокарпидиевые возникли, по-видимому, в Восточно-Азиатском секторе. Центром происхождения чекановскиевых была, скорее всего, восточная часть Средне-Азиатского сектора. Мезофитные хвои и мараттиевые папоротники расселились из Европейского сектора. В пределах секторов удается выявить зональную дифференциацию локальных флор, входящих в состав сцитифилловой (рис. 5).

В конце триаса (норийско-рэтское время) сцитифилловая флора сменяется типично мезофитной *лепидоптериевой*, характеризующейся распространением цикадовых, беннеттитовых, настоящих гинкговых, мезофитных семейств папоротников и хвойных.

В период существования лепидоптериевой флоры мезофитный облик приобретает и вся система фитохорий Северного полушария (рис. 6). Субширотная палеофлористическая зональность становится более заметной, чем в предшествующий период, тогда как секторность, напротив, ослабевает. Очевидно, это следует связывать с затуханием миграций растений из центров их возникновения.

В позднем триасе отчетливо обособливаются внеэкваториальная *Сибирская* область и экваториальная *Европейско-Синийская* подобласть. В составе последней выделяется два пояса [Harris, 1937]: северный *Гренландско-Японский* и южный *Иранско-Вьетнамский*. Эта система зональных фитохорий существовала в течение всего мезофита. Что касается секторов, то их реликты можно видеть на картах палеофлористического районирования вплоть до юрского периода, где они изображены в качестве провинций [Vakhrameev et al., 1978].

Проницаемость палеофлористических границ в позднем триасе и в течение всего мезофита в целом была очень велика, благодаря чему осуществлялся почти постоянный обмен растениями между внеэкваториальными и экваториальными флорами.

Климатические интерпретации

Как известно, основным фактором, определяющим географическую дифференциацию наземных флор в глобальном масштабе, является климат. При этом полной идентичности климатической и фитогеографической зональности обычно не наблюдается из-за влияния различных биотических и абиотических факторов.

В свете этого, длительное существование столь разных картин фитогеографической дифференциации, как позднепалеозойская и триасовая, очевидно, указывает на существенно различающиеся типы климатической зональности Земли.

Позднепалеозойская модель флористической дифференциации установилась, как было сказано выше, в конце раннего карбона, когда сильное похолодание, охватившее лишь внеэкваториальные области, привело к вымиранию лепидофитовой флоры и стало началом гондванского оледенения.

Тот факт, что похолодание затронуло внеэкваториальные области Земли, а не всю планету в целом, свидетельствует о существовании в позднем палеозое контрастной широтно-климатической зональности с резко выраженными экваториально-полярными градиентами температур. Подобные градиенты обычно связаны с развитием одного или обоих приполярных "холодильников", примером которых является позднепалеозойское оледенение в Гондване.

Однотипность картины фитогеографической дифференциации в течение всего позднего палеозоя свидетельствует о сохранении контрастной широтной зональности климатов.

Триасовая эпоха с ее значительно менее резко выраженной палеофлористической зональностью, в отдельные периоды почти неощутимой, с ее богатством и разнообразием экваториальных флор, достаточно тесно связанных в своем развитии с вне-

экваториальными, является отражением иного, значительно более однородного климата с менее резким экваториально-полярным градиентом температур.

Этот тип климата сохраняется в течение всего мезофита, поэтому смена верхнепалеозойского климата на триасовый – одна из климатических перестроек первого порядка в истории Земли. Для того чтобы понять, какой момент в этой смене является решающим, рассмотрим все стадии кризиса палеофитных флор с палеоклиматической точки зрения.

Существует немало палеонтологических свидетельств значительного потепления в первой половине поздней перми Гондваны [Dickins, 1978, 1983].

В пределах Ангарида соответствующее потепление регистрируется, во-первых, сменой *кордаитовой* флоры (геофлоры) ранней – начала поздней перми более богатой и разнообразной *напоротнико-птеридоспермо-кордаитовой* геофлорой, а, во-вторых, – сменой устойчивого направления миграций растений из центральных районов Ангарида (Сибирская палеофлористическая область) в пределы Субангарского пояса на обратное.

В ранней перми (артинский и кунгурский века) отмечается массовое проникновение центральноангарских кордаитов в пределы Субангарской области [Глухова, 1984], тогда как в поздней перми можно видеть целый ряд разновозрастных миграционных волн (каллиптериды, псигмофиллумы, *Taeniopteris*, *Pursongia*), идущих из Субангарской в Сибирскую область и, безусловно, свидетельствующих о волнах неоднократных потеплений.

Фитогеографическая ситуация в Ангариде свидетельствует, однако, о сохранившейся и даже возросшей контрастности климата (см. рис. 2, 3), как и о продолжении существования приполярных “холодильников”. Действительно, теплолюбивые субангарские растения концентрируются лишь в периферической – *Таймыро-Кузнецкой* подобласти *Сибирской* области. Лишь единичные из них, возможно, проникают в южный – *Тунгусский* – округ более северной *Тунгусо-Верхоянской* подобласти. В ближайшем к полюсу, располагавшемся к северу от палеошироты 60° *Верхоянском* округе той же подобласти позднепермские комплексы остаются чрезвычайно бедными и имеют почти полностью кордаитовый состав (см. рис. 3).

Доказательством существования приполярных “холодильников” является также широкое распространение в пределах Верхоянского округа ледово-морских и даже ледовых отложений поздней перми [Эпштейн, 1972; Кашик и др., 1990; Чумаков, 1994].

Следует при этом отметить, что ледовые и ледово-морские отложения на Северо-Востоке России слагают единый (*гижигинский*) горизонт, ко-

торый подстилается и перекрывается карбонатными толщами с довольно богатой и разнообразной морской фауной поздней перми. Поскольку накопление карбонатных осадков несовместимо с оледенением и идет лишь в достаточно теплых водах, можно говорить о значительных колебаниях температур в течение поздней перми в высоких широтах Северного полушария. Судя по картине палеофлористической (а, следовательно, и климатической) дифференциации, достигшей своего максимума в поздней перми (см. рис. 3), эти колебания в целом не изменили самого типа широтной зональности позднепалеозойского климата.

Показателем исчезновения приполярных “холодильников”, вероятно, является значительно более масштабная, чем в поздней перми, миграция субангарских, еврамерийских и катазиатских растений в центральные районы Ангарида, произошедшая вблизи границы перми и триаса.

Существует представление о том, что потепление на границе перми и триаса было скачкообразным. Исследования, проведенные в Антарктиде, исключают эту точку зрения. В частности, установлено [Taylor, Taylor, 1990], что характер годичных колец древесины позднепермских и триасовых голосеменных, произраставших в южных приполярных областях, в целом сходен, что указывает на отсутствие резких изменений температурных показателей климата.

Очевидно, триасовое потепление следует рассматривать как прямое продолжение позднепермского. В первую фазу этого потепления еще действовали какие-то (по-видимому, палеогеографические) факторы, которые хотя бы временно восстанавливали “холодильники” в приполярных областях. Вблизи границы перми и триаса влияние таких факторов, в силу тех или иных причин, прекратилось. Уже одно это, без существенного нарастания температур, могло вызвать сглаживание климатической зональности Земли.

Тем не менее, потепление в течение триаса явно нарастало. Об этом свидетельствует, в частности, постепенное смещение в пределах Евразии границы экваториальных и внеэкваториальных флор триаса в северном направлении (см. рис. 4–6).

Благодарности

Авторы благодарны В.Г. Ганелину, Ю.Б. Гладенкову, А.В. Гоманькову и многим другим коллегам – геологам и палеоботаникам – за обсуждение и ценные замечания при подготовке статьи. Работа выполнялась в несколько этапов при поддержке РФФИ (проекты №96-05-65559 и №03-05-64331; последний, в части, касающейся флор раннего карбона), а также проекта 1.5.2. ГНТПР «Глобальные изменения природной среды и климата».

Литература

- Глухова Л.В. Микроструктура кордаитоподобных листьев нижней перми Приуралья // Палеонтол. журн. 1984. № 3. С. 120–124.
- Городницкий А.М., Зоненшайн Л.П., Мирлин Е.Г. Реконструкция положения материков в фанерозое. М.: Наука, 1978. 122 с.
- Граница девона и карбона на территории СССР / Под ред. В.К. Голубцова, В.А. Чижова, А.Х. Кагарманова, М.А. Ржонсницкой, В.И. Авхимович. Минск: Наука и техника, 1988. 344 с.
- Добруска И.А. Триасовые флоры Евразии. М.: Наука, 1982. 196 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 365).
- Дуранте М.В. Палеоботаническое обоснование стратиграфии карбона и перми Монголии. М.: Наука, 1976. 279 с. (Тр. Совместной советско-монгольской геологической экспедиции; Вып. 19).
- Дуранте М.В. Реконструкция климатических изменений в позднем палеозое Ангарида (на основании фитогеографических данных) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 2. С. 25–37.
- Кашин Д.С., Ганелин В.Г., Караваева Н.И., Бяков А.С. и др. Опорный разрез перми Омолонского массива. Л.: Наука, 1990. 200 с.
- Мейен С.В. О возрасте острогской свиты Кузбасса и об аналогах намюра в континентальных отложениях Северной Азии // Докл. АН СССР. 1968. Т. 180, № 4. С. 94–947.
- Мейен С.В. Палеофлористика палеозоя // Стратиграфия в исследованиях Геологического института АН СССР. М.: Наука. 1980. С. 107–117.
- Мейен С.В. Филогения высших растений и флорогенез // Палеонтология. М.: Наука, 1984. С. 75–80 (27-й МГК. Секция С.02. Доклады; Т. 2).
- Мейен С.В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. 1987а. Т. 48, № 3. С. 291–309.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справочное пособие. М.: Недра, 1987б. 403 с.
- Устрицкий В.И., Явщик Г.П. Среднекаменноугольные ледово-морские осадки Северо-Востока СССР // Докл. АН СССР. 1971. Т. 199, № 2. С. 437–440.
- Чумаков Н.М. Следы позднепермского оледенения на реке Колыме: отзвук гондванских оледенений на северо-востоке Азии? // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т. 2, № 5. С. 130–150.
- Чумаков Н.М. Климат и климатическая зональность перми и раннего триаса // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука, 2004. С. 230–256.
- Эпштейн О.Г. Верхнепермские ледово-морские отложения бассейна истоков р. Колымы // Литология и полезные ископаемые. 1972. № 3. С. 112–127.
- Bourot A., Einor O.L., Gordon M., Meyen S.V., Wagner R.H. Proposals for an international chronostratigraphic classification of the Carboniferous // Общие проблемы стратиграфии каменноугольных отложений. Восьмой Международный конгресс по стратиграфии и геологии карбона. Москва, 8–13 сентября 1975 г. Труды. Т. 1. М.: Наука, 1978. С. 52–69.
- Dickins J.M. Permian Gondwana climate // Chayanica Geologica. 1978. Vol. 3, N 1. P. 11–22.
- Dickins J.M. Permian to Triassic changes in life // Mem. Assoc. Australian Palaeontologist. 1983. Vol. 1. P. 297–303.
- Dobruskina I.A. Triassic floras of Eurasia. Wien; N.Y.: Springer Verlag, 1994. 422 p. (Oesterreichisches Akademie der Wissenschaften. Schriftenreihe der Erdwissenschaftlichen Kommissionen; Bd. 10).
- Durante M.V. Global cooling in the Middle Carboniferous // Newsletter on Carboniferous Stratigraphy. 2000. Vol. 18. P. 31–32.
- Ganelin V.G., Durante M.V. Biostratigraphy of the Carboniferous of Angaraland // Newsletter on Carboniferous Stratigraphy. 2002. Vol. 20. P. 23–26.
- Gothan W. Der «Florensprung» und die «Erzgebirgische Phase» Kossmats // Geologie. Berlin. 1952. H. 2. S. 41–49.
- Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland // Medd. om Gronland. 1937. Pt. 5, Bd. 112, N 2. P. 1–114.
- Havlena V. The Namurian in Czechoslovakia and stratigraphic comparisons // V.M. Holub, R.H. Wagner (eds.). Symposium on Carboniferous Stratigraphy. Prague: Geol. Surv. of Prague, 1977. P. 265–279.
- Havlena V. The Namurian of Upper Silesia: floral breaks, lithological variations and the Mid-Carboniferous boundary problem // W.H.C. Ramsbottom, W.S. Saunders, B. Owens (eds.). Biostratigraphic data and Mid-Carboniferous boundary. Leeds, 1982. P. 112–119.
- Meyen S.V. The Permian-Triassic boundary and its relation to the Paleophyte-Mesophyte floral boundary // A. Logan, L.V. Hills (eds.). The Permian and Triassic systems and their mutual boundary. Canad. Soc. Petrol. Geologist. Mem. 2. Calgary, 1973. P. 662–667.
- Meyen S.V. On the Subangara palaeofloristic area of the Permian // М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев (ред.). Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 232–246.
- Retallack G.J. Late Carboniferous to Middle Triassic megafossils floras from the Sydney basin // Bull. Geol. Surv. N.S.W. 1980. Vol. 26. P. 384–430.
- Taylor E.L., Taylor T.N. Structurally Preserved Permian and Triassic Floras from Antarctica // T.N. Taylor, E.L. Taylor (eds.). Antarctic Paleobiology: Its Role in the Reconstruction of Gondwana. N.Y.; Berlin; Heidelberg; L.; Paris; Tokyo; Hong Kong: Springer Verlag, 1990. P. 149–163.
- The Carboniferous of the World. Vol. 2: Australia, Indian subcontinent, South Africa, South America, & North America. Madrid: Empresa Nacional Adaro de Investigaciones Mineras (ENADIMSA) e Instituto Geológico y Minero de Espana (IGME), 1985. 450 p.
- Vakhrameev V.A., Dobruskina I.A., Meyen S.V., Zaklinskaya E.D. Palaeozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1978. 300 S.
- Wagner R.H. Floral changes near the Mississippian-Pennsylvanian boundary an appraisal // W.H.C. Ramsbottom, W.B. Saunders, B. Owens (eds.). Biostratigraphic data a Mid-Carboniferous boundary. Leeds, 1982. P. 120–127.
- Wagner R.H. Megafloreal Zones of the Carboniferous // P.K. Sutherland, W.L. Manger (eds.). Neuvième Congr. Int. de Stratigraph. Geol. Carbonifère. Washington and Champaign-Urbana. May 17–26, 1979. Compte Rendu. Vol. 2. Biostratigraphy. Carbondale and Edwardsville: Southern Illinois University Press, 1984. P. 109–134.

I.A. Dobruskina, M.V. Durante

The flora restructuring at the Palaeophyte/Mesophyte boundary in connection with global climatic changes

The transition from Palaeophyte to the Mesophyte was a prolonged and complex process, which first stages were pointed out from the Late Permian and the terminal ones occurred at the end of Triassic. It consisted in the change of Palaeophyte plant groups and associations by Mesophyte ones, as well as in the full restructuring of World phytochorion system. If the Late Palaeozoic has been characterized by the great differences in taxonomical composition and by the autochthonous development of equatorial and extra-equatorial floras (even the major changes of these floras did not coincide in time), the Mesophyte showed, in contrast, the penetrability of phytogeographical boundaries and a wide floristic interchange. The autochthonous development of equatorial and extra-equatorial floras of the Late Palaeozoic was conditioned by existence of the two great biotic and abiotic obstacles: Subangaran paleofloristic area in the North Hemisphere and Palaeo-Thetis ocean in the South one. The transition from Palaeophyte to the Mesophyte includes the following stages: 1) change of Palaeophyte plant associations by the Postpalaeophyte ones in some phytochoria (Euramerian palaeofloristic realm, Subangaran area), strenghtening of phytogeographical differentiation – the second part of Late Permian; 2) disappearing of Palaeophyte associations, the weakening of sharpness of phytogeographical barriers, the plant migrations from Subangaran belt into the central parts of extra-equatorial Angaran palaeofloristic kingdom – at the Permian/Triassic boundary; 3) the maximum flora dedifferentiation, the formation of origin centers of the pure Mesophyte plant groups – the middle of Triassic (*Scytophyllum* flora; Ladinian and Carnian ages); 4) the formation of floristic zonality of Mesozoic type – the end of Triassic (*Lepidopteris* flora; Norian and Rhaetic ages). The Global climatic changes, accompanied Palaeophyte/Mesophyte transition, consisted in the change of contrast climate and the latitudinal zonality of Late Palaeozoic, connected with the existence of polar «frigidies», by the more smooth and warm climate of Mesozoic.

Вулканизм и биотические перестройки на границе перми и триаса (на примере формирования траппового плато Средней Сибири)

Современный вулканизм воздействует на биоту. Два наиболее крупных биотических события в истории Земли – на пермо-триасовом и мел-палеогеновом рубежах – коррелируют с активизацией вулканизма. В силу этого существенное влияние вулканизма на биотические перестройки принимается практически безоговорочно. Между тем, обстоятельного фактического обоснования этого нет.

Рассмотрим эту общую проблему на примере этапа траппового вулканизма вблизи пермо-триасового рубежа в Сибири (рис. 1). Начало активного траппового вулканизма здесь приходится на конец татарского века. Существуют представления [Атлас..., 1966], что область осадконакопления в это время была аккумулятивной равниной. Если это было так на протяжении всего этапа вулканизма, то следовало бы предполагать, что имело место прогибание земной коры, в точности компенсирующееся наполнением “базальтовой ванны” вулканитами. В действительности, мощные (обычно 200–600 м) толщи приканальных образований – базальтов или туфов – здесь чередуются со значительно менее мощными (но, очевидно, формировавшимися в течение более длительного времени) толщами туфогенно-осадочных и вулканомиктовых пород.

В.М. Лебедев [1974] предполагал, что при формировании очередной толщи базальтов возникала положительная форма рельефа высотой несколько сот метров, а затем следовало компенсационное прогибание до нулевого уровня. Но межлаговые образования и в первом, и во втором варианте должны были бы быть сложены продуктами размыва осадочных пород в областях сноса. На самом же деле они представлены вулканогенными, вулканогенно-осадочными и вулканомиктовыми породами с очень небольшой примесью нормально-осадочного материала. Следовательно, сноса с территорий за пределами вулканического плато не было. Это легче всего объяснить тем, что окружающих областей поднятий просто не существовало, а формирование туфогенно-осадочных толщ происходило за счет денудации на поверхности вулканического плато, а не сноса с соседних возвы-

шенностей [Садовников, Турлова, 2004; Турлова, 2004]. При этом высота плато неуклонно возрастала, несмотря на денудацию и компенсационное прогибание (рис. 2). Сейчас высота плато около 1700 м, а мощность вулканитов – до 3100 м. Следовательно, понижение плато за счет денудации и компенсационного прогибания составило около 40%.

Подтвердить или опровергнуть предложенную модель формирования плато может сравнительный анализ биоты на плато и за его пределами. Формирование вулканического (тогда преимущественно базальтового) плато началось в конце гагарьеостровского времени на крайнем северо-западе Сибирской платформы и западе Таймыра [Садовников, 1988]. Высота плато тогда была небольшой (200–300 м). Данных для того, чтобы судить о ландшафтах на плато и за его пределами в гагарьеостровское время, нет.

В тутончанско-лебедевское (тутончанско-раннедвурогинское) время резко возрастает активность и расширяются ареалы вулканизма. Извержения происходят на территории почти всей Тунгусской синеклизы и Таймыра, но лавы продолжают формироваться лишь на относительно небольшой площади на северо-западе. На большей части территории накапливаются туфы. Высота плато возрастает до 300–600 м (см. рис. 2). На плато встречаемость бассейновых ассоциаций составляет около 70% от количества ассоциаций днищ долин и котловин. Следовательно, водные бассейны покрывали большую часть площади днищ.

Бассейны непроточные (с конхостраками), реже слабо проточные (с остракодами). Вне плато площадь водных бассейнов значительно ниже – лишь около 40%, причем более 40% их – проточные, с двустворками и рыбами (рис. 3). На прибрежной суше встречаемость низинных ассоциаций на плато около 70%, вне плато – около 50%. Травянистые ассоциации на прибрежной суше на плато и вне его распространены примерно одинаково. Встречаемость ассоциаций древесного яруса (следовательно, – залесенность) около 30% на плато и гораздо ниже (около 15%) – вне плато (рис. 4).

¹ Адрес авторов: Россия, 117873, Москва, ул. Миклухо-Маклая, 23, Московский государственный геолого-разведочный университет.

Системы	Отделы	Ярусы	Горизонты по схемам		Подгоризонты	Свиты
			Решения..., 1981	Садовников, Орлова, 1995		
Триасовая	нижний	индский		устькельтерский		тагындинская неджелинская
Пермская	верхний	таймырский	путоранский	путоранский		
			двурогинский	хунгтукунский	верхнедвурогинский	
				лебедевский	нижнедвурогинский	
		татарский	тутончанский	тутончанский		тутончанская
			гагарьеостровский	гагарьеостровский		гагарьеостровская

Рис. 1. Стратиграфические подразделения вулканогенных отложений Сибирской платформы

В хунгтукунское (позднедвурогинское) время общий ареал вулканизма в Тунгусской синеклизе несколько сокращается, но площади формирования лав, напротив, возрастают. Плато продолжает постепенно расти в высоту, достигнув 800 м на хунгтукунско-путоранском рубеже. Площадь водных бассейнов остается той же – около 70% площади днищ на плато и около 40% – вне его пределов. Но режим бассейнов меняется. Бассейны на плато становятся преимущественно проточными (обычно, слабо), непроточных бассейнов менее 20%. Вне плато непроточных бассейнов почти 50%, проточных и слабо проточных примерно поровну. Встречаемость низинных ассоциаций прибрежной суши несколько снижается и на плато (с 70 до 50%), и вне плато (с 40 до 30%), что, видимо, свидетельствует о несколько большей расчлененности рельефа. Травянистые ассоциации широко распространены только в ориктоценозах плато. Вне плато встречаемость их снижается до 50%. Встречаемость ассоциаций древесного яруса на плато около 50%, вне плато – 20%. Следовательно, залесенность возрастает, оставаясь более высокой на плато.

В путоранское время продолжается рост площади формирования лав, но общий ареал вулканизма еще более сокращается. Высота плато возрастает к концу путоранского времени до 1100–1700 м. Площадь водных бассейнов всюду сокращается, составляя на плато около 50%, вне его пределов – около 30%, а в приморской части – всего около 10%. Возрастает количество непроточных бассейнов до 70% на плато и вблизи него и 85% в приморской части. Проточных и слабо проточных бассейнов на плато и вне плато примерно поровну, в приморской части слабо проточных бассейнов нет. Встречаемость низинных ассоциаций прибрежной суши на плато сохраняется такой же, а вне его несколько возрастает (до 50%). В приморской части она составляет почти 90%. Встречаемость травянистых ассоциаций на плато резко сокращается (до 20%).

Вне плато она около 70%, в приморской части – около 60%. Встречаемость ассоциаций древесного яруса на плато несколько сокращается (до 40%), вне плато – возрастает до 30%. В приморской части она менее 10%.

В начале устькельтерского времени вулканические проявления на всей площади Сибирской платформы и западе Таймыра прекращаются, зато трапповый вулканизм проявляется на площадях, где раньше его не было – на востоке Таймыра и в Западном Верхоянье.

Сказанного уже достаточно, чтобы говорить о существенных различиях ландшафтов на вулканическом плато и вне его в течение всего времени его формирования. Еще более ярко это следует из анализа состава ассоциаций.

В гагарьеостровское время в пределах лавового плато известны лишь редкие находки палеофитных папоротников *Prynadaeopteris*. В центре Тунгусской синеклизы за пределами плато в ориктоценозах преобладают также палеофитные папоротники, но часты и кордаиты, представленные мелколистными густонервными сульцивными формами. Конхостраки многочисленны, но крайне однообразны. Это исключительно байрдэстерииды *Bipemphigus gennisi*. Среди двустворок, наряду с существовавшими ранее *Abiella*, появляются реофилы *Palaeonodonta*.

В тутончанско-лебедевских ориктоценозах фауна проточных бассейнов плато представлена исключительно остракодами. Наиболее широко распространены сообщества с доминированием *Darwinula innae*, *D. spizharskyi*. Вне плато среди остракод преобладают сообщества с доминированием *Suchonella stelmachovi*. Значительна роль сообществ бивальвий, а среди них – сообществ с доминированием *Abiella subovata* или *Palaeonodonta subcastor*. В непроточных бассейнах на плато чаще доминируют конхостраки *Megasitum volgaense* или *Limnadia glabra*, по периферии плато – почти исключительно байрдэстерииды

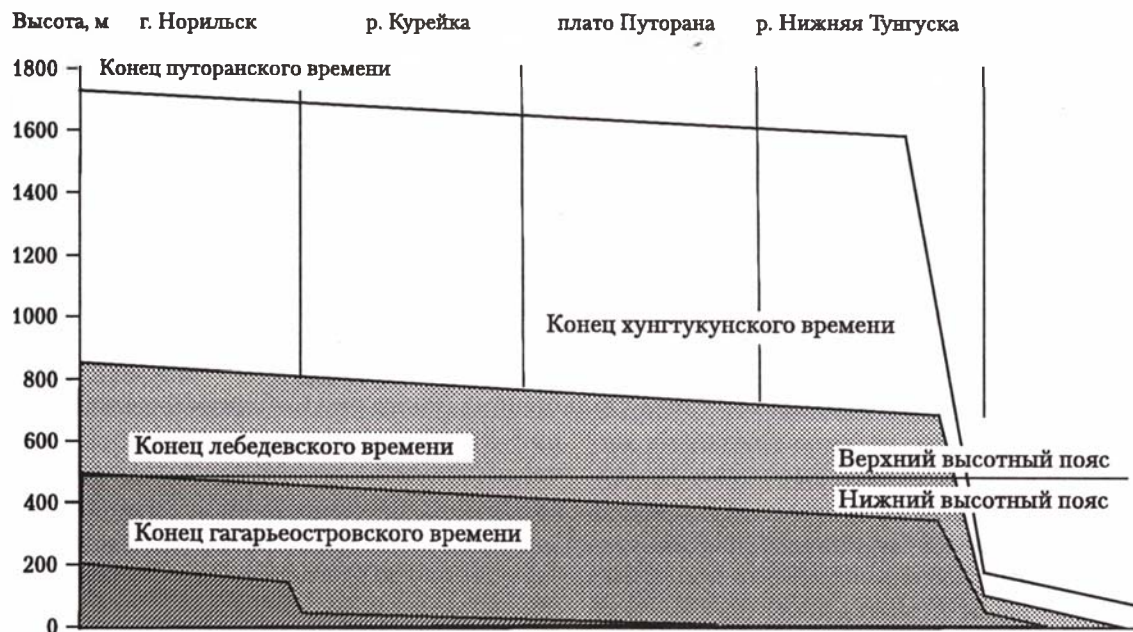


Рис. 2. Схематический разрез вулканического плато

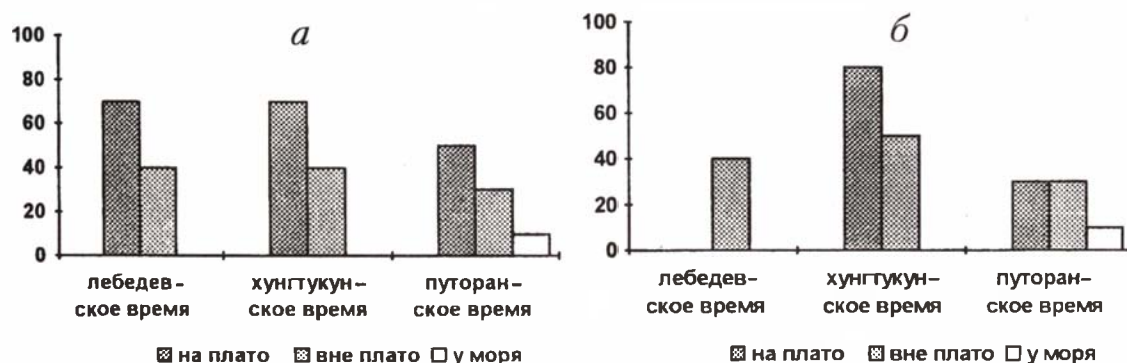


Рис. 3. Обводненность днищ (а) и проточность бассейнов (б) на плато, вне плато и у моря

Bipemphigus gennisi, реже — *Limnadia glabra*. Вне плато изредка могут доминировать водные (полуводные?) растения *Pursongia beloussovae*. Вероятно, водными (полуводными?) являются и встречающиеся здесь *Rhipidopsis*.

Полностью отсутствуют листовые остатки кордаитантовых, практически полностью обновляются листовые остатки папоротников, которые теперь имеют мезофитный облик. Но палиноассоциации здесь двух разных типов. Они чередуются в разрезе, следовательно, одновременны, и, по-видимому, различия их связаны с принадлежностью к разным высотным уровням растительности. Один из типов палиноассоциаций также представлен новыми видами и имеет мезофитный облик, но другой неотличим от предтунганского. Это можно объяснить, предположив, что ассоциации мезофитного облика колонизиро-

вали вновь появившиеся возвышенности, образованные продуктами извержений, тогда как в понижениях и вне плато, по крайней мере, местами сохранилась прежняя палеофитная растительность.

В низинных ассоциациях прибрежной суши на плато доминируют главным образом *Equisetum triassicum*, вне плато, — *Neokoretrophyllites*. В травяном покрове склонов доминируют *Madyenia borealis*, вне плато, — наряду с ними, также *Cladophlebis kirjamkensis* или *Lazaropteris tunguskanus*. В древесном ярусе на плато доминируют *Elatocladus linearis*, вне плато, — несколько видов хвойных с листовой типа *Voltzia*. В одном местонахождении на плато установлены хвойные *Quadrocladus*. Это, видимо, можно объяснить появлением нового высотного пояса растительности, граница которого проходит на высоте около 500 м.

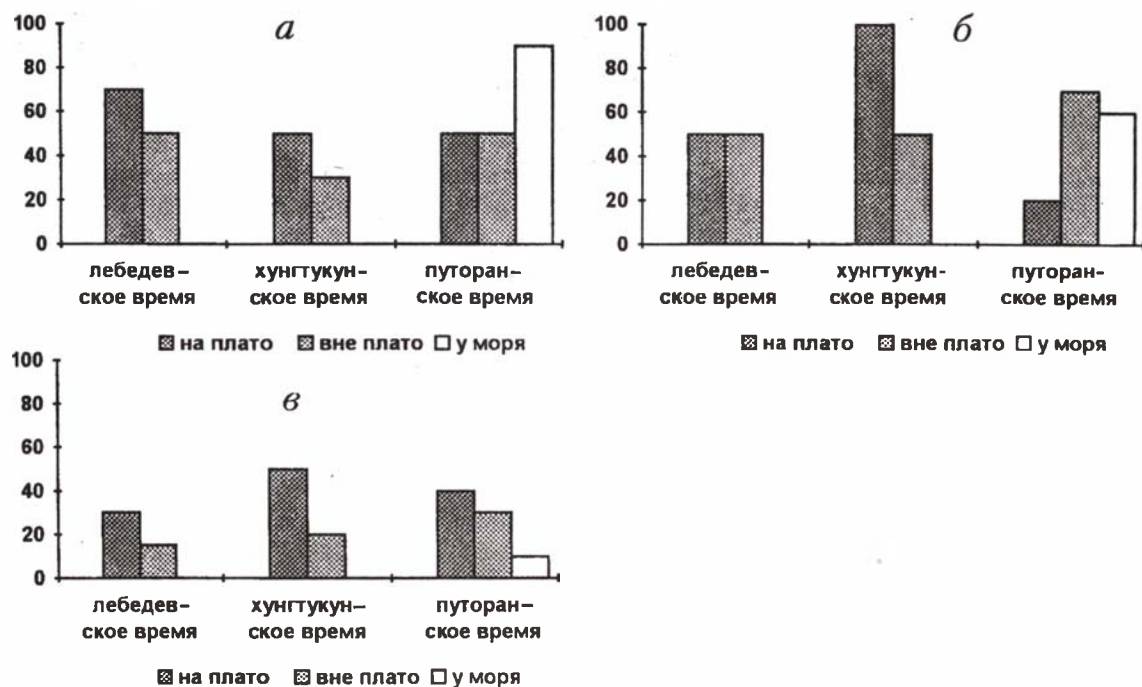


Рис. 4. Встречаемость ассоциаций прибрежной суши на плато, вне плато и у моря: низинных (а), травянистых склоновых (б) и древесных склоновых (в)

В хунгтукунское время фауна проточных бассейнов представлена двустворками и остракодами. На плато среди двустворок наиболее широко распространены *Palaeonodonta subcastor* и *Abiella elliptica*, среди остракод – *Darwinula parallela* и *D. radczenkoi*, вне плато – *Palaeonodonta subcastor*, *P. biltchanica*, *Suchonella stelmachovi* и *Darwinula mera*. Ассоциации непроточных бассейнов сходны с лебедевскими, но *Limnadia glabra* здесь могут доминировать только вне плато. Кроме того, вне плато иногда доминируют *Echinolimnadia mattoxi*, *Falsisca turaica*, содоминируют *Mimoleaia mitchelli*. Вне плато также изредка могут доминировать водные (полуводные?) растения *Pursongia beloussovae* и *Rhipidopsis lobata*.

В низинных ассоциациях прибрежной суши на плато выраженных доминантов нет, вне плато доминируют *Equisetum triassicum*. В травяном покрове склонов как на плато, так и вне его доминируют чаще всего *Cladophlebis kaoiana* или *C. lobifera*. Резко возрастает роль хвойных *Quadrocladus*. На плато доминируют *Quadrocladus sibiricum* или *Voltzia (?) avamica*, вне плато – обычно *Quadrocladus pachyphyllum*, реже *Q. sibiricum*. Если появление *Quadrocladus* в лебедевское время было действительно связано с его приуроченностью к более высокому поясу растительности (надо полагать, более холодолюбивой), то повсеместное распрос-

транение его в хунгтукунское время может говорить о похолодании климата.

В путоранское время на плато в непроточных бассейнах доминируют *Bipemphigus gennisi*, *Limnadia glabra*, *Falsisca turaica*, *Tripemphigus sibirica*, вне плато – чаще всего *Limnadia glabra*, реже *Limnadia hovorkilica*, *Falsisca kanandaensis*, *Bipemphigus gennisi*, иногда *Lioestheria evenkiensis*. В приморской части имеется две ассоциации конхострак. Одна из них неотличима от путоранской. В ней доминируют *Falsisca*. Вторая (более редкая) представлена *Cornia*. В проточных бассейнах плато остракоды (чаще других – *Darwinula mera*) доминируют в 25% захоронений, рыбы и двустворки – в 10% каждые. Вне плато преобладают остракоды (главным образом, *Gerdalia clara*, *Darwinula triassiana*, *Suchonella wologodskiella*) или рыбы (главным образом, *Evenkia eunotoptera*). Двустворки более редки. Доминируют *Myoconcha (?) nidymentis*, *Anoplophora*, *Palaeomutela rectodonta*. В приморской части преобладают рыбы.

В низинных ассоциациях прибрежной суши на плато доминируют *Equisetum triassicum*, вне плато обычно они же, но изредка – плаунообразные *Takhtajanodoxa mirabilis* или *Tomioistrobus belozeroi*. В приморской части доминируют членисто-стебельные *Dzergalanella merianii* или плаунообразные *Tomioistrobus bulbosus*, редко *Neocalamites*,

Tomiostrabus belozervii, *T. gorskyi*. Травянистые ассоциации на плато только папоротниковые. Чаще других доминируют *Cladophlebis kaoiana*, иногда *C. kirjamkensis*, *C. lobifera*, *Lobatopteris multinervis*, *Pecopteris crenata*. Вне плато это тоже почти одни только папоротники, чаще других – *Acrostichides srebrodolskiae*, *Cladophlebis haiburnensis*, *Mertensides concinnus*, *M. lingulatus*, *Todites korvunchanica*, *Taeniopteris prynadae*. Крайне редко кроме них встречаются голосеменные *Lepidopteris*. В приморской части травы представлены только *Lepidopteris arctica*. В древесном ярусе на плато доминируют *Elatocladus linearis*, реже *Quadrocladus pachyphyllum*, еще реже *Q. sibiricum*, вне плато – *Quadrocladus pachyphyllum* и *Q. sibiricum*. В приморской части хвойные не выступают в качестве доминантов. Содоминантами иногда являются *Quadrocladus pachyphyllum*.

В более позднее устькельтерское время формирование плато прекратилось. На приморской равнине в неджелинской свите низов устькельтерского горизонта ассоциации растений в одних случаях (вероятно, в нижней части) аналогичные, в других (вероятно, в верхней части) – близкие приморским пutorанским. Ассоциации конхострак также близки к приморским пutorанским. В более высокой тагындинской свите бедные ассоциации растений аналогичны позднenedжелинским. Но резко меняется состав конхострак. *Falsisca* и *Cornia* исчезают, возрастает роль глиптасмуссид. Видимо, неджелинско-тагындинский рубеж соответствует принятому в последнее время положению границы перми и триаса.

* * *

Приведенные данные должны учитываться не только при решении вопросов палеогеографии. Не менее важен учет их как при фитогеографических построениях, так и при разработке зональной стратиграфии. В тех случаях, когда для какой-либо территории, обособляющейся по фитогеог-

рафическим критериям, характерны преимущественно или исключительно вулканогенные отложения, речь может идти не об особой фитохории, а о специфической ценозоне, отвечающей более высокому поясу растительности. Вполне вероятно, что с этих позиций должны быть переоценены меловые флоры Приохотья. Точно так же при разработке зональных стратиграфических схем зоны, являющиеся по содержанию экотонами, должны включать отдельные характеристики сообществ разных звеньев катены различных уровней седиментации (высотных поясов), иначе за различные зоны могут быть приняты разновозрастные ценозоны, отвечающие разным звеньям катены. Такую ошибку, в частности, сделал Г.Н. Садовников при выделении биозон в таймырском ярусе [Садовников и др., 1994, 1999; Sadovnikov, 1997; Sadovnikov et al., 1993, 1994, 1998]. Вследствие этого он первоначально считал марининский горизонт Средней Сибири более молодым, чем пutorанский. Впоследствии была установлена их разновозрастность.

* * *

Таким образом, трапповый вулканизм близ рубежа перми и триаса в Сибири приводит не к быстрым катастрофическим, а к плавным изменениям биоты, которые определенно связаны с изменением рельефа, – ростом траппового плато. Другие причины изменений, разумеется, нельзя исключить, но пока они ничем не доказаны. Не исключено, что и в других регионах за влияние вулканизма на биоту принимаются именно и только изменения биоты, связанные с региональным изменением рельефа области осадконакопления – ростом вулканических построек. Тогда глобальное воздействие вулканизма на биоту, по меньшей мере, не бесспорно. Этот аспект должен учитываться при палеогеографических, фитогеографических и стратиграфических исследованиях в областях распространения вулканогенных отложений.

Литература

Атлас литолого-палеогеографических карт СССР. Масштаб: 1:7 500 000 / Под ред. А.П. Виноградова. Т. 2. Л., 1966.

Лебедев В.М. К вопросу о формировании трапповых впадин // Вопросы тектоники древних платформ. Новосибирск: Наука, 1974. С. 150–160.

Решения 3-го Межведомственного регионального стратиграфического совещания по мезозою и кайнозою Средней Сибири. Новосибирск, 1981. 91 с.

Садовников Г.Н. История пермо-триасового вулканизма Средней Сибири в свете новых палеонтологических данных // Тезисы докладов Второй региональной конференции по палеовулканизму Средней Сибири. Красноярск, 1988. С. 105.

Садовников Г.Н., Орлова Э.Ф. Таймырский ярус – терминальный ярус континентальной перми // Докл. РАН. 1994. Т. 338, № 5. С. 658–661.

Садовников Г.Н., Орлова Э.Ф. Новое в стратиграфии вулканогенной толщи центральной части Тунгусской синеклизы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 1. С. 34–42.

Садовников Г.Н., Орлова Э.Ф. Стратиграфия и верхняя граница терминальной перми в Сибири // Доклады Международного симпозиума “Верхнепермские стратотипы Поволжья”. М.: ГЕОС, 1999 (2000). С. 192–197.

Садовников Г.Н., Турлова М.А. Верхняя экозона татарского яруса Сибири // VI Международная конференция “Новые идеи в науках о Земле”. Т. 1. М., 2003. С. 177.

Садовников Г.Н., Турлова М.А. Воздействие траппового вулканизма на биоту – реальность или миф? // Палеострат-2004. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП. Программа и тезисы докладов. М., 2004. С. 29–30.

Садовников Г.Н., Ушаков М.А. Терминальная зона неморской перми Ангарида // Строение и история развития платформ Евразии. Научные чтения памяти профессора М.В. Муратова. Материалы совещания. М.: Московский государственный геолого-разведочный университет, 2002. С. 65.

Турлова М.А. Палеоэкологическая характеристика хунтукунского горизонта (верхнедвурогинского подгоризонта) верхней перми Средней Сибири // Тез. докл. 49-й сес. Всерос. Палеонтол. о-ва при РАН (7–11 апреля 2003 года). СПб., 2003. С. 188–189.

Турлова М.А. К истории формирования пермо-триасового лавового плато Средней Сибири // Научные чтения памяти профессора М.В. Муратова. Материалы совеща-

ния. М.: Московский государственный геолого-разведочный университет, 2004. С. 57–58.

Sadovnikov G.N. Taimyrian stage of the terminal non-marine Permian // Proc. 13 Int. Congr. Carbon. Perm. Warszawa, 1997. P. 133–136 (Prace Panstwowego Instytutu geologicznego; Vol. 157, Pt. 3).

Sadovnikov G.N., Orlova E.F. Non-marine latest Permian stratigraphy and the Permian/Triassic boundary in Siberia // Contribution to Eurasian geology. Papers, presented at the International Congress on the Permian system of the World. Perm, Russia, 1991. Part II. Occasional publications. Earth Sciences & Resources Institute, University of South Carolina, 1993. P. 119–124.

Sadovnikov G.N., Orlova E.F. The Taimyr stage – the terminal stage of the continental Permian // Transcriptions (Doklady) of the Russian Academy of Sciences. Earth science section. 1994. Vol. 341A, N 3. P. 149–153.

Sadovnikov G.N., Orlova E.F. Lower boundary of non-marine Triassic of Siberia // Hallesches Jahrbuch fur Geowissenschaften. 1998. Bd. 5. S. 156–157.

G.N. Sadovnikov, M.A. Turlova

Volcanism and biotic restructurings at the Permian/Triassic boundary (on the example of formation of the trappean plateau of Middle Siberia)

The environmental influence of the trappean volcanism at the Permian/Triassic boundary in Siberia is analyzed. This volcanism had caused gradual (not rapid, catastrophic) biota changes that were connected with the growth of the trappean plateau.

О критериях выбора лимитотипов и “точек глобального стратотипа границ” систем в связи с вопросом о “точке глобального стратотипа” нижней границы триаса

Меньшинство может быть право.
Большинство всегда ошибается.
Г. Ибсен

В настоящее время в “Стратиграфическом кодексе” России [1992] закреплена позиция “двойного стандарта”, предусматривающая равноправное существование двух типифицируемых категорий – стратотипа и лимитотипа. Эта позиция алогична по сути и самим своим существованием предопределяет неизбежность бесконечных бесплодных дискуссий и решение кардинальных вопросов только большинством (зачастую случайным), а чаще – силой голосов.

Между тем, развитие, как в природе, так и в науке, как раз и возможно только благодаря тому, что появляются идеи и концепции, противоречащие убеждениям большинства. Ведь именно одно из мнений, возникающее и долго существующее как мнение меньшинства, – истина. Мнение же большинства отражает не истину, а лишь состояние знаний и умов.

Типифицировать, т. е. устанавливать навеки в качестве стандарта можно либо явления и объекты (в этом случае нужно признать главенство стратотипа), либо их границы (тогда – главенство лимитотипа). Что же следует предпочесть? Этот вопрос требует отнюдь не голосования, а простого логического анализа.

Вряд ли кто-то возьмется сейчас всерьез оспаривать объективность существования на Земле геобиологических систем, сменявших друг друга в пространстве и времени. Определить любую такую систему через стратотип вполне возможно. Что же касается их границ, то, очевидно, что они, как планетарные поверхности, допускающие *прямое прослеживание*, не существуют. Поэтому для глобальных, а во многих случаях и региональных стратонов на самом деле речь может идти не о планетарном *прослеживании* границ, а об установлении одновозрастности рубежей, изначально реально фиксированных в разных системах (бассейнах, областях).

Но такая процедура “сверки часов” возможна и однозначна только при условии распространения

сигнала с бесконечно большой скоростью, т. е., в действительности, нереальна. В этом смысле концепция Х.Д. Хедберга и его последователей [Международный стратиграфический справочник, 1978] противоречит относительности времени и потому, если и приемлема, то далеко не всегда и с существенными оговорками. Поэтому для глобальных и многих региональных стратонов примат стратотипа над лимитотипом представляется нам совершенно бесспорным.

Типификация рубежей, действительно, совершенно необходима для стратиграфической практики и геологического картирования. Однако это касается рубежей *картируемых* подразделений, т. е. не общих, а местных и, частью, региональных стратонов. Именно для этих категорий стратонов нет никаких принципиальных противопоказаний для использования лимитотипов, поскольку речь идет об установлении одновременности событий внутри одной системы и чаще всего имеется возможность прямой корреляции границ, хотя нередко ее реализация осложняется различными обстоятельствами.

Именно в применении к местным и региональным стратонам нет принципиальной разницы, будем ли мы отдавать предпочтение системе стратотипов или лимитотипов. Но поскольку, во-первых, использование системы стратотипов имеет приоритет и, во-вторых, она (и только она) универсальна, ибо приемлема и для общих стратонов, представляется логичным сохранить как основную именно ее и в этой части полностью остаться на позиции действующего Кодекса, тем более, что она согласуется с принципами, положенными в основу международных кодексов зоологической и ботанической номенклатуры.

Что же касается “точек глобальных стратотипов границ” общих стратонов, то из сказанного следует, что эти точки не могут и не должны рассматриваться как стандарты границ, выбранные навечно.

¹ Адрес автора: Россия, 117873, Москва, ул. Миклухо-Маклая, 23, Московский государственный геолого-разведочный университет.

Впрочем, действующими положениями предусмотрено изменение "точек глобальных стратотипов границы". Функция этих стандартов должна быть принципиально иной. Их следует выбирать в разрезах (последовательностях слоев), которые *на данное время* представляются наиболее полными, благодаря чему именно в них граница устанавливается с максимальными трудностями. Она может быть определена в значительной мере условно, действительно, основываясь на мнении большинства.

Но следует отдавать себе отчет в том, что со временем, во-первых, могут появиться новые группы ископаемых и методы исследования, которые позволят решать вопрос по-иному, и тогда потребуются новое голосование, а, во-вторых, – и это главное – могут появиться новые более полные разрезы (последовательности слоев), новые члены последовательности.

По действующим сейчас нормам, если во вновь выявленной более полной последовательности слоев установлена неизвестная ранее часть последовательности, ее следует автоматически отнести к нижележащему стратону, поскольку нижняя граница вышележащего стратона типифицирована. Это чисто формальное правило, алогичность которого очевидна. В действительности, вставляющаяся новую часть последовательности слоев следовало бы относить либо к верхнему, либо к нижнему стратону, в зависимости от того, к чему она реально ближе и, в случае необходимости, перенести положение нижней границы стратона. Если близость новой части последовательности к одному из смежных стратонов не очевидна, требуется снова решить вопрос большинством голосов, но уже новым актом голосования и в новой точке с более полной последовательностью.

Таким образом, то, что названо сейчас "точками глобальных стратотипов границы", – совершенно необходимая категория стандартов, но это могут и должны быть не типы, устанавливаемые навечно, а очень важные, но *временные* стандарты, отражающие определенный уровень знаний, устанавливаемые условно (большинством голосов) до следующей сессии Конгресса в наиболее полном из известных в данное время разрезов и требующие регулярного подтверждения или, при необходимости, изменения.

В то же время, важность этих временных эталонов и необходимость их активного, глубокого и всестороннего изучения несомненны. Именно такое изучение, с одной стороны, важно для решения практических задач, с другой, – может привести к установлению новых стратонов, новым переносам границы. И, если это произойдет, это будет отнюдь не трагедией, а, напротив, успехом исследований.

Где должна выбираться "точка глобального стратотипа границы"?

В настоящее время рекомендуется выбирать "точку глобального стратотипа границы" в морских отложениях. Это отражает мнение большинства, которое, кстати, можно вполне достоверно определить и без голосования. Действительно, во-первых, объем морских отложений в осадочной оболочке Земли превышает объем континентальных. Во-вторых, палеонтологи специализируются по группам организмов, тогда как среди палеоботаников и палинологов такой специализации нет или почти нет. Следовательно, нет сомнения, что "морских" палеонтологов и биостратиграфов просто больше, и при любом голосовании за ними будет большинство. Именно это положение вещей и только, а отнюдь не интересы и логику стратиграфических исследований, отражает "мнение большинства", принятое сейчас в качестве рекомендации.

Мы предлагаем подойти к проблеме с других позиций. Как известно, в стратиграфии две основные процедуры: расчленение и корреляция. Типовая последовательность должна быть выбрана таким образом, чтобы максимально обеспечивать проведение этих двух процедур. Корреляционная ценность типа, важная для первой процедуры, максимальна, если он выбран не в морских и не в неморских отложениях, а в области, где в единой или близких последовательностях встречаются как морские, так и неморские отложения, по возможности переслаивающиеся [Меннер, 1962]. Поэтому, во-первых, следует выбирать "точку глобального стратотипа границы" именно в разрезах переслаивания морских и неморских отложений.

Затем известно, что большей части фанерозоя свойственна климатическая зональность. В этой связи корреляционная ценность типа максимальна, если он выбран не в экваториальной зоне, а вблизи одной из ее границ. Поскольку во многих случаях биота южной внетропической зоны неизвестна либо известна менее, чем северной, тип должен выбираться близ северной границы тропической зоны.

Итак, лучше всего выбирать эталон *в разрезах переслаивания морских и неморских отложений близ северной границы тропической зоны*. Вспомогательный эталон может при необходимости быть выбран в разрезах переслаивания морских и неморских отложений близ южной границы тропической зоны.

До тех пор, пока такие разрезы не будут найдены, следует выбирать до шести частных "точек глобального стратотипа границы" – отдельно для морских и неморских отложений трех климатических зон. Считать их равноправными, конечно, нельзя, так как это предопределил бесконечные

дискуссии. Одна из них должна считаться основной, остальные – вспомогательными.

Корреляционная ценность типа, разумеется, больше, если он выбран в отложениях, которые в данный момент истории преобладают. Таким образом, основной должна быть точка, выбранная в морских отложениях для отрезков земной истории с преимущественным развитием морских отложений (т. е., почти всегда), и в неморских – в противоположных случаях (редко, в частности, – для границы перми и триаса).

Что касается возможностей расчленения, то логично полагать, во-первых, что по палеонтологическим критериям она максимальна в условиях максимального биоразнообразия. Причины изменения биоразнообразия многочисленны и оцениваются неоднозначно. В частности, чередование трансгрессий и регрессий одни считают важнейшей причиной, другие – отнюдь не главной. Однако представляется, что, независимо от количества и относительной роли причин изменения биоразнообразия, в условиях непрерывного расширения площадей бассейнов должно снижаться конкурентное давление и, как следствие, увеличиваться возможность формирования новых популяций и экосистем, т. е., увеличиваться разнообразие, а в условиях сокращения площадей – наоборот.

Если это так, то в условиях развития трансгрессий должно увеличиваться разнообразие морских биот. В условиях развития регрессий уменьшаются площади морского осадконакопления, но, напротив, возрастают (правда, не обязательно пропорционально) площади неморского осадконакопления, и можно ожидать увеличения разнообразия неморских биот. Случаи, когда в определенные периоды времени неморскими группами обеспечивается большая детальность расчленения, чем морскими, – известны [Садовников, 1983].

Следовательно, с позиций возможностей максимально детального расчленения, если временные типы выбраны отдельными для морских и неморских отложений, преобладающий вес также должны иметь тропические морские разрезы для отрезков земной истории с преимущественным развитием морских отложений и неморские – в противоположных случаях.

Ярусы и регионарусы верхней перми

Как известно, ярусы верхней перми – уфимский, казанский и татарский – были выделены в стратотипическом регионе пермской системы в преимущественно неморских образованиях. Последними решениями Подкомиссии по пермской системе, ратифицированными Международной стратиграфической комиссией, Уральская шкала

заменена на морскую, включающую роадский, кэптэнский, вордский, уцзяпинский и чаньсинский ярусы.

Причин замены две. Во-первых, есть серьезные основания полагать (и к этому склоняется сейчас подавляющее большинство исследователей), что разрез верхней перми Русской плиты неполон, на границе его с триасом имеется большой перерыв. Автор полностью разделяет это положение и в этом смысле безусловно согласен с необходимостью модернизации ярусной шкалы верхней перми.

Во-вторых, предлагавшиеся ранее ярусы – неморские, и следует заменить их морскими. С этим положением автор не согласен категорически. Р.И. Мурчисон изначально выделил пермскую систему главным образом в силу того, что она отличалась от других систем широким развитием неморских и, к тому же, красноцветных образований. Именно поэтому выдающийся западноевропейский исследователь предпочел выбрать название и тип системы не на западе или в центре Европы, а на ее далекой восточной периферии. Именно в этих отложениях была позднее установлена характерная богатая и разнообразная фауна позвоночных. Поэтому, если бы дело было только в этических нормах и в соблюдении права приоритета, то и тогда ярусы, выбранные именно в этих и таких отложениях, необходимо было бы сохранить.

Если же забыть об этике и приоритете, и исходить только из соображений практической целесообразности, то и тогда, представляется, следует применить критерии, о которых говорилось в предыдущем разделе. Общеизвестно, что: 1) поздняя пермь – эпоха планетарной регрессии и расширения областей неморского осадконакопления; 2) площадь распространения неморских отложений поздней перми многократно превышает таковую морских отложений. Отсюда с неизбежностью следует, что неморская шкала имеет более высокую коррелятивную ценность (несомненно) и большую детальность (вероятно).

Из этих соображений, выбирая между морской и неморской шкалами, для верхней перми следовало бы, безусловно, остановиться на неморской. Но, разумеется, еще выше корреляционные возможности шкалы, состоящей из чередующихся морских и неморских отложений. Как раз такой, к тому же расположенной вблизи северной границы тропической зоны, и является изначально предложенная Уральская шкала. Именно ее сравнительно легко применять в областях распространения как неморских отложений, так и отложений бореальных эпиконтинентальных морей, т. е. на подавляющей части поверхности Земли, на которой происходило позднепермское осадконакопление. Дополнительным и существенным положительным

моментом является то, что именно в этом районе находятся типы нижнепермских ярусов.

Сложности с корреляцией с морскими отложениями тропиков по разные стороны Пангеи и южной внетропической области, конечно, требуют введения особых стратонов *для этих областей*, но именно они, а не уральские стратоны, будучи изолированы от всего, кроме самих себя, могут рассматриваться либо как региоярусы, либо как ярусы, но лишь латерально заменяющие, а не отменяющие уральские ярусы (подобно тому, как необходимые латерально заменяющие друг друга волжский и титонский ярусы юры не должны отменять друг друга). Что же касается перерыва, приходящегося на верхнюю часть перми в стратотипическом регионе, то он должен быть заполнен неморским таймырским ярусом [Садовников, 1995, 1997, 2002; Садовников и др., 1981; Садовников, Орлова, 1994, 1999; Садовников, Ушаков, 2002; Садовников, Турлова, 2003, 2004; Турлова, 2003; Sadovnikov, 1997; Sadovnikov, Orlova, 1998].

Где должна находиться “точка глобального стратотипа” нижней границы триаса?

Исходя из сказанного, временный “глобальный стратотип” нижней границы триаса будет иметь максимальную ценность для расчленения и корреляции в том случае, если он будет выбран на границе тропической и северной внетропической зон, либо в последовательностях, где переслаиваются морские и неморские отложения, либо в неморских последовательностях. Однако типовой для перми Уральский регион, удачно расположенный на границе тропической и северной внетропической зон, к сожалению, непригоден для этой цели, поскольку именно на этом рубеже здесь имеет место перерыв в осадконакоплении. Появляющиеся в последнее время материалы, в какой-то мере восполняющие перерыв [Losovsky, 1998; Losovsky et al., 2001], вряд ли смогут решить вопрос кардинально, поскольку это лишь крайне маломощные фрагменты последовательности, соотношения между которыми надежно установить трудно, если вообще возможно. Типовой для триаса Германский бассейн не может быть лучшим вариантом в силу того, что, будучи прекрасно изученным, он, тем не менее, имеет достаточно бедную палеонтологическую характеристику.

В этой связи может представлять интерес последовательность пограничных отложений перми и триаса Сибирской платформы и ее обрамления,

прежде всего, на Таймыре [Садовников, 1995, 1997, 2002; Садовников и др., 1981; Садовников, Орлова, 1994, 1999; Садовников, Ушаков, 2002; Садовников, Турлова, 2003, 2004; Турлова, 2003; Sadovnikov, 1997; Sadovnikov, Orlova, 1998]. Здесь переходные отложения очень большой мощности (около 3000 м) заключены между заведомо пермскими неморскими гагарьеостровскими отложениями (аналоги верхов “северодвинского” горизонта Русской плиты) с богатой и разнообразной флорой и остатками пресноводных животных, с одной стороны, и заведомо триасовой фадьюкудинской свитой, охарактеризованной остатками растений и морскими двустворками, – с другой.

Правда, значительная часть отложений представлена быстро накапливающимися лавами и грубыми туфами, практически не содержащими остатков организмов, но, даже за их вычетом, на долю осадочных и вулканогенно-осадочных образований в различных районах Тунгусской синеклизы останется по 500–600 м. При этом в них содержатся многочисленные и разнообразные крупномерные остатки растений (преобладают), конхостраки (реже), часты также остракоды, двустворки, споры и пыльца, рыбы, изредка встречаются акритархи, харовые, насекомые, гастроподы, четвероногие. Общее количество местонахождений палеонтологических остатков исчисляется несколькими сотнями. По палеонтологическим критериям переходные отложения расчленены на 6–7 подразделений.

Многие вопросы стратиграфии и датировки этих отложений пока остаются предметом дискуссии. В то же время, на наш взгляд, наряду с субъективными факторами (элементарные стратиграфические ошибки, неверные трактовки и упорное игнорирование части палеонтологических материалов), эта дискуссионность в значительной мере объективно определяется именно тем, что здесь имеется наиболее полный переход от перми к триасу.

Таким образом, дискуссионность в данном случае есть, как ни странно, аргумент в пользу, а не против выбора этой последовательности в качестве эталона. Исходя из знания реального материала, основывающегося на многолетнем личном участии в геолого-съёмочных, стратиграфических, палеонтологических исследованиях в регионе, автор полагает, что при должном внимании к работам на объекте и организации международной экскурсии по этому региону большая часть спорных вопросов может быть достаточно легко и быстро решена.

Литература

- Международный стратиграфический справочник: Руководство по стратиграфической классификации, терминологии и их применению // Под ред. Х. Хедберга. М.: Мир, 1978. 226 с.
- Меннер В.В. Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 373 с.
- Садовников Г.Н. Корреляция и возраст вулканогенных образований Тунгусского бассейна, Северного Прианбарья и Таймыра // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1981. № 9. С. 49–63.
- Садовников Г.Н. Сравнительное значение фаунистических и флористических данных в геохронологии // Бюл. МОИП. Сер. геол. 1983. Т. 58, № 2. С. 43–54.
- Садовников Г.Н. Переход от палеофита к мезофиту в Северной Азии // Эволюция экосистем. М.: ПИН РАН, 1995. С. 105–106.
- Садовников Г.Н. О ярусах верхней перми // М.А. Ахметьев, А.В. Гоманьков (ред.). Чтения памяти С. В. Мейена: Сб. тезисов. 26 марта 1997 г. М., 1997. С. 9–11.
- Садовников Г.Н. О "глобальном стратотипе границы" перми и триаса // IV Всероссийская конференция "Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии": Автореф. докл. М.: ПИН РАН, 2002. С. 86.
- Садовников Г.Н. Соотношение татарского и таймырского ярусов по макрофлористическим данным // Всероссийская конференция "Татарский ярус Европейской России: проблемы стратиграфии и корреляции с морской тетической шкалой". М.: Пермская комиссия МСК России, Региональная межведомственная стратиграфическая комиссия по центру и югу Русской платформы, 2002. С. 37.
- Садовников Г.Н., Орлова Э.Ф. Таймырский ярус – терминальный ярус континентальной перми // Докл. РАН. 1994. Т. 338, № 5. С. 658–661.
- Садовников Г.Н., Орлова Э.Ф. Стратиграфия и верхняя граница терминальной перми в Сибири // Доклады Международного симпозиума "Верхнепермские стратотипы Поволжья". М.: GEOS, 1999 (2000). С. 192–197.
- Садовников Г.Н., Орлова Э.Ф., Белозеров В.П. Переход от перми к триасу в континентальных отложениях Таймыра и Западного Верхоянья // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1981. № 3. С. 53–64.
- Садовников Г.Н., Турлова М.А. Верхняя экозона татарского яруса Сибири // VI Международная конференция "Новые идеи в науках о Земле". Т. 1. М., 2003. С. 177.
- Садовников Г.Н., Турлова М.А. Воздействие траппового вулканизма на биоту – реальность или миф? // Палеострат-2004. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП: Программа и тезисы докладов. М., 2004. С. 29–30.
- Садовников Г.Н., Ушаков М.А. Терминальная зона неморской перми Ангарида // Строение и история развития платформ Евразии. Научные чтения памяти профессора М.В. Муратова. Материалы совещания. М., Московский государственный геолого-разведочный университет, 2002. С. 65.
- Стратиграфический кодекс. 2-е изд., доп. СПб., 1992. 120 с.
- Турлова М.А. Палеоэкологическая характеристика хунтукунского горизонта (верхнедвурогинского подгоризонта) верхней перми Средней Сибири // Тез. докл. 49-й сес. Всерос. Палеонтол. о-ва (7–11 апреля 2003 года). СПб., 2003. С. 188–189.
- Losovsky V.R. Continental sequence of Permian and P/T boundary Working group // Permophiles. 1992. N 25. P. 9–11.
- Losovsky V.R. The Permian-Triassic boundary in the continental series of Eurasia // Paleogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 1998. Vol. 143. P. 273–283.
- Losovsky V.R., Krassilov V.A., Afonin S.A., Burov B.V., Yaroshenko O.P. Transitional Permian-Triassic deposits in European Russia, and non-marine correlations // "Natura Bresciana". Ann. Mus. Civ. Sc. Nat. Brescia. Monografia N 25. 2001. P. 301–310.
- Sadovnikov G.N. Taimyrian stage of the terminal non-marine Permian // Proc. 13 Int. Congr. Carbon. Perm. Warszawa, 1997. P. 133–136. (Prace Panstwowego Instytutu geologicznego; Vol. 157, Pt. 3).
- Sadovnikov G.N., Orlova E.F. Lower boundary of non-marine Triassic of Siberia // Hallesches Jahrbuch fur Geowissenschaften. 1998. Bd. 5. S. 156–157.

G.N. Sadovnikov

On the criteria of choice of limitotypes and the system "points of global boundary stratotypes" in connection with the problem of "global stratotype point" of the lower boundary of Triassic

The expediency of choice of the temporary "global stratotype point" of the lower boundary of Triassic in the sections of the Siberian platform and its setting first of all in the Taimir, is proved.

Содержание

Предисловие	7
Часть 1. Рыцарь геологии: штрихи к портрету академика В.В. Меннера	9
Ю.Б. Гладенков. Нравственные уроки В.В. Меннера	9
Г.Н. Садовников. В.В. Меннер: воспоминания из 50-х	13
И.А. Игнатъев. В.В. Меннер – палеонтология – С.В. Мейен	16
Часть 2. Фитогеография фанерозоя:	
событийно-флорогенетический подход	22
С.В. Мейен о принципах палеофлористического районирования	22
И.А. Игнатъев. Очерк истории идей и методов палеофлористического районирования суши в палеозое	29
Ю.В. Мосейчик. Особенности палеофлористического районирования суши в раннем карбоне (на примере флор Ангарида)	52
И.А. Игнатъев. Эволюция фитохорий и флор перми Западной Ангарида	85
Е.В. Зырянов. Теоретические и методические аспекты выделения позднекайнозойских палинокомплексов	128
Часть 3. К истории биоты раннего карбона. Case-study:	
Подмосковный угольный бассейн	133
Ю.В. Мосейчик. <i>Ogneuporia seleznevae</i> gen. et sp. nov. – древесное плауновидное из верхнего визе Подмосковного бассейна	133
Ю.В. Мосейчик, И.А. Игнатъев. Новые данные о <i>Boroviczia karpinskii</i> Zalesky – семенах лагеностомовых позднего визе Подмосковного бассейна	148
В. Фет, М.Ю. Солеглад, Ю.В. Мосейчик, Д.Е. Щербаков. Скорпион из торфяного болота: первая находка остатков членистоногого в верхнем визе Подмосковного угольного бассейна	163
Ю.В. Мосейчик. Сопоставление визейских отложений Подмосковного и других угольных бассейнов Русской платформы по макрофлоре	167
Часть 4. Стратиграфия, климаты и смена биоты при переходе от палеофита к мезофиту	173
И.А. Добрускина, М.В. Дуранте. Перестройка флор на границе палеофита и мезофита в связи с глобальными изменениями климата	173
Г.Н. Садовников, М.А. Турлова. Вулканизм и биотические перестройки на границе перми и триаса (на примере формирования траппового плато Средней Сибири)	184
Г.Н. Садовников. О критериях выбора лимитотипов и “точек глобального стратотипа границ” систем в связи с вопросом о “точке глобального стратотипа” нижней границы триаса ...	190

Content

Foreword	7
Part 1. Knight of Geology: traits to the portrait of academician V.V. Menner	9
<i>Yu.B. Gladenkov</i> . Moral lessons of V.V. Menner	9
<i>G.N. Sadovnikov</i> . V.V. Menner: reminiscences of the 50-ties	13
<i>I.A. Ignatiev</i> . V.V. Menner – palaeontology – S.V. Meyen	16
Part 2. Phanerozoic phytogeography: causal-florogenetic approach	22
S.V. Meyen on the principles of paleofloristic zonation	22
<i>I.A. Ignatiev</i> . Outline of ideas and methods of the paleofloristic zonation of the land in Palaeozoic	29
<i>Yu. V. Mosseichik</i> . Peculiarities of the paleofloristic zonation of the land in Early Carboniferous (based on Angaran floras)	52
<i>I.A. Ignatiev</i> . Evolution of phytochoria and floras of the Permian of Western Angaraland	85
<i>E.V. Zyryanov</i> . Theoretical and methodical aspects of Late Cenozoic palynocomplexes determination	128
Part 3. To the history of Early Carboniferous biota. Case-study: Moscow Coal Basin	133
<i>Yu. V. Mosseichik</i> . <i>Ogneuporia seleznevae</i> gen. et sp. nov. – an arborescent lycopsid from Upper Viséan of the Moscow Coal Basin	133
<i>Yu. V. Mosseichik, I.A. Ignatiev</i> . New data on the <i>Boroviczia karpinskii</i> Zalessky – Late Viséan lagenostomalean seeds from the Moscow Coal Basin	148
<i>V. Fet, M.E. Soleglad, Yu. V. Mosseichik, D.E. Shcherbakov</i> . A scorpion from a peatbog: the first arthropod fossil from the Upper Viséan of Moscow Coal Basin	163
<i>Yu. V. Mosseichik</i> . Correlation of Viséan deposits of Moscow Coal Basin and the other coal basins of Russian platforme based on the macroflora	167
Part 4. Stratigraphy, climates and biota changes during Paleophyte/Mesophyte transition	173
<i>I.A. Dobruskina, M.V. Durante</i> . The flora restructuring at the Palaeophyte/Mesophyte boundary in connection with global climatic changes	173
<i>G.N. Sadovnikov, M.A. Turlova</i> . Volcanism and biotic restructurings at the Permian/Triassic boundary (on the example of formation of the trappean plateau of Middle Siberia)	184
<i>G.N. Sadovnikov</i> . On the criteria of choice of limitotypes and the system “points of global boundary stratotypes” in connection with the problem of “global stratotype point” of the lower boundary of Triassic	190

Научное издание

**Растительный мир
в пространстве и времени**

**Сборник научных работ, посвященный
100-летию со дня рождения
академика В.В. Меннера (1905–1989)**

Книга публикуется в авторской редакции

*Художник О.В. Кураленко
Верстка А.Н. Кураленко-Балакирев*

Подписано к печати 25.12.2004
Формат 62х94 1/8. Бумага офсетная
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 25,0
Тираж 300 экз.
Тип. зак. № 1106, Москва

Издательство ПК ГЕОС
Изд. лицензия ИД № 01613 от 19.04.2000
125315, Москва, 1-й Амбулаторный пр., 7/3-114.
Тел./факс: (095) 152-19-14, тел. 230-80-92
Факс: (095) 951-04-43

ВАЖНЕЙШИЕ ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
На лицевой стороне обложки и на корешке		Растительный мир в пространстве и во времени	Растительный мир в пространстве и времени
31	8 св. слева	гйгіons	régions
34	10 св. слева	Э. Варминг	Е. Варминг
70	В конце страницы справа пропущены строчки		<i>Protolepidodendron, Lepidodendropsis, Pseudolepidodendropsis carneggianum, Cyclostigma kiltorkense, Archaeopteris, Rhacophyton, Archaeocalamites è Sphenophyllum subtenerimum</i> , большая часть которых вымирает к середине турне. Наряду с ними
76	3 св.	Фиг.3. <i>Angarodendron abae anum</i>	Фиг.3. <i>Angaropteridium abae anum</i>
79	6 св. слева	Монголии. Омолонского массива	Монголии, Омолонского массива
133	24 сн. слева	в 6 км выше	в 6 км выше по течению
133	14 сн. справа	<i>seleznevii</i>	<i>seleznevae</i>
135	19, 20 св. справа		Табл. 1, фиг. 1–7; табл. 2, фиг. 1–3; табл. 3, фиг. 1, 2; табл. 4, фиг. 1–4; табл. 5, фиг. 1–3; рис. 2
143	3 сн. справа	<i>Stigmara</i> var. <i>stellata</i>	<i>Stigmara ficoides</i> var. <i>stellata</i>
147	24 св. справа	<i>Totdani</i>	<i>Toldani</i>
151	23 св.	в 6 км выше	в 6 км выше по течению
152	2 сн.	Край лопасти интегумента под СЭМ	Край лопасти интегумента того же экземпляра под СЭМ
154	4 сн.	стенки (<i>l</i>)	стенки (<i>m</i>)
156	2-5 сн.	<i>и</i> – семя, вид сбоку (экз. № 343/120, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 20; Zalesky, 1905, фиг. 2]); <i>к</i> – дисперсный интегумент, вид с внутренней стороны; видны разошедшиеся в стороны апикальные лопасти (экз. № 343/118, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 22; Zalesky, 1905, фиг. 4])	<i>и</i> – дисперсный интегумент, вид с внутренней стороны; видны разошедшиеся в стороны апикальные лопасти (экз. № 343/118, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 22; Zalesky, 1905, фиг. 4]); <i>к</i> – семя, вид сбоку (экз. № 343/120, оригинал М.Д. Залесского [1905, фиг. 20; Zalesky, 1905, фиг. 2])
166	11 св. справа	Prace Państwowege Institutu Geologicznego	Prace Państwowege Institutu Geologicznego
172	1 сн.	Visйan	Viséan

