

И.А. Игнатьев

Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер., д. 7, Геологический институт РАН,
лаборатория палеофлористики

Общие фитогеографические модели и эволюция позднепалеозойских флор Ангарида

Дается обзор общих фитогеографических моделей, предложенных А.Н. Криштофовичем, Е.В. Вульфом, С.В. Мейеном и некоторыми другими авторами. Обсуждается применимость этих моделей для анализа эволюции позднепалеозойских флор Ангарида, в частности, в связи с вопросом о значении экваториальных миграций растений для формирования таксономического и ценотического разнообразия умеренных флор и фитохорий геологического прошлого.

Введение

Одной из важных задач исторической биогеографии является построение общих моделей развития биохорий в пространстве и времени. Обращенные к геологическому прошлому, такие модели помогают понять основные географические тенденции развития биоразнообразия и делать ретроспективные прогнозы, показывающие относительную истинность или неполноту эволюционных концепций [Мейен, 1987а].

Создание общих моделей исторического развития растительного покрова Земли началось на заре научной палеоботаники. Достаточно вспомнить “теорию катастроф” Ж. Кювье в интерпретации “отцов палеоботаники” – Э.Ф. фон Шлотгейма [Schlotheim, 1820] и Ад. Броньяра [Ad. Brongniart, 1837], а также появившуюся в один год с “Происхождением видов” Ч. Дарвина “теорию перечеканки” (“Ueberprägungstheorie”) О. Геера [Heer, 1859].

В последовавшую эпоху идейного господства дарвинистического эволюционизма теоретические интересы палеоботаников были связаны преимущественно с реконструкцией филогении, понимавшейся как синоним естественной системы растений. Постепенно селекционистские идеи начали проникать и в биогеографию. В 1876 г. соратник Ч. Дарвина – А.Р. Уоллес предложил первую селекционистскую общую биогеографическую модель, полу-

чившую название “теории оттесненных реликтов”. В ней постулировалось, что процессы формирования новых видов, родов и других соподчиненных единиц идут по всему ареалу надродового таксона, но особенно интенсивно – в центре его происхождения. Вновь образующиеся там “более прогрессивные” формы конкурентно оттесняют менее продвинутых собратьев к краевым частям ареала. В результате, степень архаичности членов высшего таксона возрастает по направлению к периферии его ареала.

* * *

В 30-х годах XX столетия благодаря влиянию классического труда английского палеоботаника А.Ч. Сьюарда “Века и растения” [Seward, 1931] изучением общих закономерностей эволюции флор Земли занялся крупнейший отечественный палеоботаник А.Н. Криштофович. К середине 40-х годов он разработал концепцию “полихронных флор”, под которыми понимал распространенные на больших территориях в течение длительных отрезков геологического времени крупные физиономические типы растительности [Криштофович, 1946 а,б]. Каждая такая “флора” соответствовала определенной климатической зоне или поясу и обладала своеобразным типом господствующих лесных формаций.

Эволюция растительного покрова Земли представлялась Криштофовичу медленным процессом,

в котором длительные периоды автохтонного развития полихронных флор сменялись краткими эпохами флористических перестроек.

По мнению Криштофовича, одним из главных факторов эволюции⁵, хотя и не самым энергичным, является само время. “Как фактор эволюции время само по себе, – писал он [1946б; цит. по: Криштофович, 1959, с. 191], – можно учитывать лишь относительно. Теория непосредственного старения вида, рода или плазмы не находит всеобщего признания. Однако это “старение” легко заменить понятием риска в течение времени существования группы, рода или сообщества, сравнивая их с кораблем, находящимся в долгом и опасном плавании. Чем более одинок становится род или вид, чем более сокращается его ареал и число особей, тем более растение приближается к роковому порогу. И если время и играет здесь само по себе известную роль, то в основном все-таки действуют климатические и эдафические факторы, явления денудации и т.п., какими бы основными причинами... эти климатические изменения не определялись.

Вид, род, класс растений не вечны, но возможная длительность их существования почти не ограничена в пределах истории Земли. Однако в течение многих миллионов лет различные явления: климатические, трансгрессии, изменение форм поверхности – могут положить предел их существованию или наложить на них свой отпечаток и вызвать изменения”.

Новое медленно вызревает в недрах старого, подвизаясь на вторых, третьих ролях. Однако в кризисные эпохи оно может громко заявить о себе, захватывая освободившиеся биотопы и выходя в чис-

⁵ По всей видимости, Криштофович не разделял селекционистских взглядов на эволюцию растений. Не случайно в опубликованной им единственный раз филогении растений [Криштофович, 1941, рис. 305] традиционное “древо” местами превращается в “сетку”, а покрытосеменным фактически приписывается полифилетическое происхождение. В другой работе Криштофович [1950; цит. по: Криштофович, 1959, с. 282] пишет, что “вследствие однообразия в течение всего прошлого времени и ограниченности характера основных факторов, воздействующих на растения (температура, влажность, свет, свойства почвы в связи с первыми, равно как борьба растений между собой и в отношении завоевания пространства), и, с другой стороны, вследствие единства плана организации химизма всех растений (белок – целлюлоза – клетка – расчлененный побег), получается не только однообразная реакция растительных организмов в приспособлении их к среде, но и в проявлении этих процессов *независимо и полифилетически* (курсив мой – И.И.). Этим путем естественно создаются проводящие и механические ткани, защитные приспособления воспроизводящих органов, например, в виде явлений голосемянности и покрытосемянности и, наконец, даже «покрытоплодности», притом в различных группах... Этот процесс взаимодействия факторов и объекта является направленным, необходимым, но было бы грубейшей ошибкой понимать его телеологически, в смысле какой-то отвлеченной предопределенности”.

ло господствующих типов. “Моменту высшего значения растения в формации соответствует и его наивысший морфологический и, следовательно, биологический уровень в определенных условиях обстановки – эволюционный климакс, или акмэ. Когда растительный тип утрачивает господство, вместе с этим теряется и его морфологическое достоинство и одновременно сопротивляемость в жизненной борьбе. Начинается период упадка и переживания низко организованных эпигонов” [Криштофович, 1946б; цит. по: Криштофович, 1959, с. 198].

Криштофович [1936] одним из первых стал писать о кризисе ископаемых флор, имея в виду, выражаясь современным языком, экоценотический кризис. По его представлениям, устойчивость и длительное существование (полихронность) типов растительности в глобальном масштабе является прямым следствием относительно стабильных условий суши в спокойные фазы развития земной коры. Напротив, эпохи орогенеза вызывали к жизни новые комбинации таксонов и смену доминантов сообществ, хотя и без резкого ускорения эволюции самих растений.

“В смене растительного покрова, – писал Криштофович [1946а; цит. по: Криштофович, 1959, с. 253], – на первом месте надо поставить не явления видообразования, органической эволюции растений, а явления миграции, изменения состава растительных формаций, значения ее основных компонентов, притока новых ингредиентов извне и вообще – появление новых элементов растительности, как эндогенных, так и экзогенных, – в общем всякие явления внедрения и образования новых синтетических комбинаций. Наиболее мощным фактором в этих процессах являются климатические изменения и геологические явления, их вызывающие, – поднятия и опускания уровня, пенеппенизация, трансгрессии и регрессии моря, размыв и т.п., а также длительное воздействие стационарного климата при продолжающемся влиянии таких факторов, как размыв, деградация почв и пр.”. “Все изменения растительного покрова при изменениях климата и ландшафта происходят очень быстро, сводясь лишь на миграцию и экспансию целых формаций или отдельных представителей, при перестановке их значения и сочетаний” (там же, с. 256–257).

Миграции растений, в понимании Криштофовича [2002, с. 27], были связаны с “непосредственным заселением, расширением границ, своего рода агрессивной или экспансией”, прежде всего, в эпохи кризисов и беспокойного развития земной поверхности.

* * *

Почти одновременно с Криштофовичем общую модель эволюции растительного покрова Земли предложил другой выдающийся русский ботаник и географ растений – Е.В. Вульф [1944]. В отличие

от Криштофовича, работы которого он высоко ценил, Вульф был правоверным дарвинистом и все объяснял отбором. “География растений, — писал он (там же, с. 5), — является отражением их эволюции как в отношении строения, биологии, приспособлений к условиям обитания и взаимоотношениям с другими организмами, так и в отношении их объединений во флоры. ... Гениальная теория эволюции организмов, созданная и обоснованная Дарвином, явилась фундаментом для развития всей новой биологии, в том числе и биогеографии, дав для нее историческую основу”. Многие положения его флорогенетической концепции представлены подходящими цитатами из “Происхождения видов” [Вульф, 1944].

В сменах флор Вульф подчеркивал эволюционный момент, полагая, что они определяются “изменениями в составе их видов в результате автохтонного развития этих флор, сопровождаемого возникновением новых видов и вымиранием старых, а также в результате проникновения в их пределы миграционных элементов из состава других флор. Эти смены являются следствием изменений в совокупности условий обитания” (там же, с. 7).

Оригинальность концепции Вульфа проявилась в другом. Он выдвинул тезис о тропическом происхождении элементов умеренных флор. Вульф полагал, что на границе тропической зоны идет процесс вырождения ее пышной растительности и выработки ксерофитных элементов. Последние, будучи приспособленными к жизни в условиях малого количества влаги и низких температур, могут распространяться в засушливые степи и пустыни, а также в умеренные и холодные зоны, на склоны и вершины горных хребтов. Такие миграции из тропиков и привели к становлению существенной части таксономического разнообразия умеренных флор.

Интересно, что мысль о важном значении ксерофитных условий для эволюции растений занимала и А.Н. Криштофовича. “Главными факторами видообразования (и родообразования) — писал он в одном из писем к своему ученику В.А. Вахрамееву, — я считаю сухость и охлаждение, создающие устойчивые типы, выносливость” [Криштофович, 2002, с. 27]. Впоследствии Вахрамеев развил эти идеи в своих представлениях о значении аридных поясов в эволюции растительного покрова [Вахрамеев, 1957; Вахрамеев и др., 1970].

* * *

Вульф был убит осколком немецкого снаряда в 1941 г. во время блокады Ленинграда, а его теория о флорогенетическом значении окраин тропической зоны была на время забыта.

В 40–50-е годы в пользу тропического происхождения покрытосеменных растений независимо от Вульфа и также в одиночку выступил другой крупнейший отечественный флорогенетик —

М.Г. Попов [1963]. Он опирался на результаты собственных флористических исследований, которые интерпретировал в рамках своеобразных представлений об эволюции растений путем гибридогенеза и соматической редукции, почерпнутых из работ Й. Лотси, Е. Синнота и Дж. Бейли.

По мнению Попова (там же, с. 43–44), “покрытосеменные зародились в тропической зоне, во влажных тропиках. Первичным типом было вечнозеленое тропическое дерево, ибо и предковые голосеменные, их родители, были такими же. Распространившись по тропической зоне (которая была в конце мела более широкой, чем ныне, ибо тогда не было холодной зоны, а были только тропическая и субтропическая), покрытосеменные подошли к границам субтропических зон, за которыми лежали области субтропиков с холодной (биологически) зимой. Для того, чтобы перейти эти границы, покрытосеменные должны были образовать новые жизненные формы листопадных деревьев, кустарников и трав; иначе говоря, они должны были претерпеть соматическую редукцию. Благодаря скорости роста, темпов развития они были способны к этому. Редуцированные формы, более мелкие и холодостойкие, завоевали субтропические зоны и отсюда постепенно, уже в неогене, просочились и в холодные зоны, которые только что в неогене возникли. Совершенно естественно, что в холодные зоны перешли почти исключительно травянистые виды покрытосеменных.

Таким образом, эволюция покрытосеменных в основном шла по линии: вечнозеленое дерево → лиана (кустарник) → многолетняя трава → однолетник. Одновременно с позональной криофильной линией эволюции покрытосеменных в тропической и субтропической зонах развивали аналогичную по редуцированному ряду ксерофильную линию эволюции, приведшую к созданию ксерофильных типов, вплоть до многолетних трав и однолетников”.

Вопреки оторванным от конкретного фитогеографического фона спекулятивным филогениям ветштейнианско-галлировского толка, Попов считал, что данные о распространении покрытосеменных свидетельствуют об ином: почти 350 семейств этих растений являются “первичными, одновозрастными” и “представляют веер расщепления от какого-то отдаленного скрещивания — конечно, голосеменных типов”. При этом “наиболее вероятным скрещиванием (или повторными скрещиваниями), могущими дать такой веер расщепления, было скрещивание гнетового (артикулятного, членистого) вида с беннеттитовым (лиственным)” [Попов, 1963, с. 42].

По представлениям Попова (там же, с. 29), “вид, если он живет в определенном районе или провинции и не встречается с другими, могущими с ним гибридизировать, не образует новых видов и родов. Он находится в покойном состоянии и, самое большее, живет внутренней жизнью. Эта внутренняя жизнь состоит в очищении от химерного наслед-

ственного разнообразия, пестроты. Если внешние условия медленно изменяются, климат становится более холодным, то они могут привести к замене одной типичной формы вида другой за счет внутреннего запаса форм. Для флорогенетики очень поучительно рассматривать виды, которые на огромной площади изолированы от других видов того же рода: если они широко распространены (т.е. экологически подходящи) на данной большой площади, то в результате использования внутренних запасов форм они показывают богатейшее жордановское расчленение, но никогда не переходят границы линнеона, например, *Dianthus crinitus* в Средней Азии или *Onosma (Asterotricha) caucasicum* на Кавказе, *Epilobium palustre* в Средней Сибири.

Для того чтобы породить новый вид, нужно, чтобы в данный район направился миграционный поток извне, а таковой может наблюдаться, если только произойдут крупные геологические изменения в стране; для этого нужны сотни тысяч и даже миллионы лет. При наличии миграций и условий совмещения различных, до того разобщенных, флористических комплексов гибридационные явления неизбежны, в этом случае будут образовываться новые подвиды и новые виды или роды, а в некоторых случаях семейства в большем или меньшем числе”⁶.

* * *

В 70-е годы московские ученые – ботаник С.М. Разумовский⁷ [1971] и палеоэнтомолог В.В. Жерихин [1978] также пришли к выводу о возникновении в субтропиках большинства надродовых таксонов покрытосеменных растений и насекомых. При этом, по мнению Разумовского (там же,

с. 51), “наряду с двумя основными путями климатогенного флороценогенеза – криогенезом (образованием новых растительных единиц при похолодании климата) и ксерогенезом (при увеличении сухости климата) – следует различать и третий путь – термогенез, т.е. возникновение новых флор и сукцессионных систем при увеличении термических показателей климата”.

Жерихин (там же, с. 139) полагал, что “климатические изменения могут играть роль не столько причины, сколько “спускового крючка” при разрушении биоценологических структур, провоцируя экспансию групп, возникших в недрах прежних сообществ и получивших селективное преимущество в новой обстановке. Вероятность формирования таких групп невелика, и далеко не при всяком изменении климата или других абиотических условий они имеются. Именно поэтому далеко не все (и, по видимому, не обязательно самые сильные) колебания климата приводят к крупным эволюционным последствиям. Подобные представления уже высказывались, например, А.Н. Криштофовичем”.

Опираясь на расчеты английского палеоклиматолога К. Брукса и палеоэнтомологические данные, Жерихин развил идею, согласно которой при переходе от термоэры к гляциоэре оптимальные условия для сохранения и увеличения биоразнообразия создаются в двух “амфитропических кольцах” (северном и южном), сохраняющих субтропический и теплоумеренный климат на фоне “перегрева” экваториальной зоны и резкого охлаждения в умеренных и приполярных широтах, вызывающих смену фаун и флор. Позднее эта концепция получила название “модели зональной стратификации” [Еськов, 2000].

* * *

Однако подлинное “второе рождение” идей Вульфа о тропическом происхождении элементов умеренных флор состоялось в рамках концепции “фитоспредиинга” С.В. Мейена [1984, 19866, 1987а, 2001; Мейен, 1992].

Выдающийся палеоботаник и эволюционист номенгетического направления, Мейен больше всего интересовался имманентными закономерностями биоразнообразия, в том числе, в эволюционно-географическом аспекте. По его представлениям [Мейен, 1987а, с. 306–307], “макроэволюционные эпизоды, приводящие к становлению надродовых таксонов, концентрируются в экваториальном поясе, преимущественно во влажных лесах”. При этом более успешную макроэволюцию высших растений в экваториальной зоне в большинстве случаев можно связать не с усилением, а, напротив, с ослаблением абиотического отбора.

Из экваториального пояса “сформировавшиеся таксоны мигрируют в эпохи потеплений во внеэкваториальные биоты..., где они при похолоданиях или вымирают, или удерживаются, далее эволюци-

⁶ Палеоботанические данные подтверждают весьма длительное существование многих родов и видов, особенно в относительно стабильных условиях географической изоляции, что отмечалось еще А.Ч. Сьюордом [Seward, 1931] и А.Н. Криштофовичем [1946 а,б]. В последние годы, на фоне ослабления позиций селекционистской догмы, публикуется все больше материалов, свидетельствующих о важном значении полиплоидии и гибридизации в эволюции высших растений (см., например: [Бобров, 2003; Капралов, 2003; Крамина, Соколов, 2003; Курченко, 2003; Лазьков, 2003; Олонова, 2003; Папченков, 2003; Стародубцев, 2003]; и др.). При этом, в частности, выясняется возможность многократного и политоппного образования гомоплоидных и полиплоидных гибридов от разных линий одних и тех же исходных видов. При этом возникшие путем гибридогенеза новые виды не смешиваются с исходными, способны увеличивать свою численность и либо занимают переходные местообитания рядом с родительскими, либо вытесняют один из родительских видов из занимаемых им биотопов [Юрцева, 2003].

⁷ Одновременно с Разумовским мыслью о том, что основные центры происхождения покрытосеменных располагались по окраине зоны влажных тропических лесов, в местах со значительными сезонными количества осадков, развивал американский ботаник и эволюционист Г.Л. Стеббинс [Stebbins, 1974].

онируя в узких таксономических пределах, давая новые виды, гораздо реже роды и очень редко над-родовые таксоны” (там же, с. 306–307).

Процесс миграции во внеэкваториальные фито-хории получил название “фитоспреди́нг”, по аналогии со “спреди́нгом” океанического дна в рифто-вых зонах по представлениям сторонников теории тектоники плит [Мейен, 19866; сам термин был придуман А.Б. Германом]. Таким образом, действует “экваториальная помпа”, которая в эпохи потепления “выкачивает” растительное разнообразие в более высокие широты. В результате, умеренные флоры могут рассматриваться как своего рода “музей” архаичных форм растений, имеющих тропическое происхождение. Фитоспреди́нг предполагает существование двух более или менее отчетливых “градиентов архаичности”, направленных от экватора к полюсам.

Представления Мейена об экваториальном поясе геологического прошлого отличались от тех, которые приняты в биогеографии в отношении современной экваториальной зоны. Он считал (там же, с. 294–295), что “экваториальному поясу позднего палеозоя и мезозоя, несомненно, соответствовал безморозный климат. Во внеэкваториальных фитохориях во время термоэз, особенно при максимумах потеплений, температуры могли не опускаться ниже нуля в течение всего года. Тогда границы экваториального пояса смещались к северу, но сам пояс не исчезал. Его продвижение в более высокие широты могло лимитироваться не только температурой, но и световым режимом. По сумме имеющихся данных можно предполагать, что экваториальный пояс прошлого соответствовал современным тропикам и наиболее теплым субтропикам с круглогодичным безморозным режимом или с понижением температуры ниже нуля лишь в некоторые дни года”.

Вслед за Г.Л. Стеббинсом, Мейен считал, что многие главные центры генерации таксонов высокого ранга у растений располагались на окраине тропической зоны, в районах с сезонновлажным климатом. “Поэтому, – писал он [Мейен, 1988, с. 41], – одна из главных задач флорогенетики – выявление и детальное изучение флор аридных поясов, особенно их периферийных районов, обращенных к экватору”.

Мейен (там же, с. 307) полагал, что “часть морфологических преобразований, сопровождавших макроэволюционные эпизоды, была сальтационной. ... Роль естественного отбора и непосредственной адаптации в начале становления семейств и таксонов более высокого ранга у высших растений сомнительна и, во всяком случае, не была убедительно показана”.

* * *

Концепция Мейена вызвала ряд интересных интерпретаций и продолжений. К.Ю. Еськов [2000]

предположил, что механизм фитоспреди́нга может работать в различных режимах, определяющихся макроклиматическими условиями. Описанная Мейеном “экваториальная помпа” является лишь одним из таких режимов. Фитоспреди́нг предлагается понимать более широко – как “локализацию макроэволюционных процессов (ведущих к возникновению новых таксонов) в тех районах Земли, где климатические условия наиболее благоприятны и, соответственно, абиотическая компонента естественного отбора наиболее ослаблена; отсюда затем происходит однонаправленное “растекание” таксонов в районы с более жесткой абиотикой, где эти группы могут выживать и после своего вымирания в исходных районах. Фитоспреди́нг, таким образом, должен порождать целый ряд “градиентов архаичности”: гумидно-аридный, равнинно-высокогорный, океаническо-континентальный и т.д. Однако в эпохи резко выраженной широтной зональности климата (т.е. в криоэры) на всех них накладывается мощнейший температурный экваториально-полярный градиент, который низводит эти различия до “градиентов второго порядка” и затушует их существование. Именно в эти периоды фитоспреди́нг и работает в режиме “экваториальной помпы”. В эпохи же с ослабленной широтной зональностью (термоэры) центры формообразования не локализованы в экваториальной зоне, а более диффузно распределены по всей планете. ... *Фитоспреди́нг – это универсальный механизм флоро-и фауногенеза; он имеет три режима работы, определяемых глобальным термическим градиентом, и режимы эти формируют замкнутый трехчленный цикл: “экваториальная помпа” (поздний палеозой, криоэра) – “диффузные центры формообразования” (мезозой – ранний палеоген, термоэра) – “зональная стратификация” (поздний палеоген) – снова “экваториальная помпа” (неоген, криоэра) и т.д.* [Еськов, 2000, с. 302–303; курсив К.Ю. Еськова].

Следует отметить, что распространение принципа фитоспреди́нга на широкий спектр обстановок с ослабленным абиотическим отбором ставит в один ряд весьма разнородные явления и тем самым лишает его объяснительной силы. Например, совершенно неясно, почему должны возникнуть океаническо-континентальный “градиент архаичности” (кстати, до сих пор никем не показанный) и что должно вызывать закономерное “растекание” приокеанических элементов флоры к центру материка в районы “с более жесткой абиотикой”.

А.К. Тимонин [Тимонин, Озерова, 2002] сформулировал концепцию фитоспреди́нга в понятиях учения об ареалах. В этой интерпретации, в результате фитоспреди́нга и вымирания предковых форм в тропиках первоначально непрерывный тропический ареал таксона разделяется на два изолированных, постепенно расходящихся к полюсам участка, превращаясь в биполярный дизъюнктивный аре-

ал. Такое прочтение теории Мейена может оказаться продуктивным, в том числе, для объяснения морфологического сходства некоторых крупных таксономических групп в бореальных и нотальных флорах позднего палеозоя (кордаитовые растения, птеридоспермы, членистостебельные и др.). До сих пор это сходство трактовалось как параллелизмы [Мейен, 1967, 1969; Мейен, 1971 a,b, 1982 и др.].

Тимонин (там же) справедливо отмечает отсутствие четкого “градиента архаичности” от тропиков к полюсам, подчеркивая, что архаичные формы скорее концентрируются в субтропиках и теплоумеренных флорах, что соответствует модели “зональной стратификации” В.В. Жерихина.

Фитоспрединг в зеркале позднепалеозойских флор Ангарида

Для подтверждения своей концепции С.В. Мейен широко использовал палеоботанические данные по бореальным флорам позднего палеозоя, произраставшим на древнем материке Ангарида. По его оценке [Мейен, 1987а, с. 295–296], уже в раннем карбоне эти флоры были “сильно обеднены... и появление всех порядков ясно приурочено к экваториальному поясу. Здесь уже в начале раннего карбона много разнообразных голосеменных, которые появляются во внеэкваториальных фитохориях лишь ближе к концу раннего карбона. В последнем (серпуховском) веке раннего карбона в экваториальном поясе уже существовали высокоспециализированные плауновидные и членистостебельные, настоящие папоротники, все три класса голосеменных. В это же время во внеэкваториальных флорах доминировали более примитивные плауновидные. Остальные растения изучены недостаточно, но, судя по косвенным признакам, они принадлежали к относительно примитивным группам высших растений.

В дальнейшем, до раннего мела включительно, мы видим то же опережающее развитие экваториальных флор, причем разница в уровне появления высших таксонов в них и во внеэкваториальных флорах варьирует от яруса до полутора систем. Например, первые кордаитантовые и дикранофилловые появляются в экваториальном поясе с серпуховского яруса, а в бореальных флорах – с середины среднего карбона и не с самого его начала. Первые хвойные известны в экваториальном поясе с середины среднего карбона, а в глубинных частях бореальной Ангарида – в самом конце перми или в самом начале триаса”.

Позднепалеозойские флоры Ангарида, действительно, позволяют проверить некоторые ретроспективные прогнозы из рассмотренных моделей и, тем самым, наметить сферу их применимости и пути дальнейшего совершенствования.

В течение всего позднего палеозоя Ангарский материк лежал в северных умеренных и приполярных широтах. Уже для раннего карбона своеобразие его флор позволило С.В. Мейену установить здесь, вслед за В. Готаном, Ангарскую палеофлористическую область, которая к середине указанной эпохи приобрела статус самостоятельного палеофлористического царства [Вахрамеев и др., 1970; Мейен, 1987б, 1990; Мейен, 1982, 1987; Vakhrameev et al., 1978].

Во второй половине карбона, после присоединения к сибирскому “ядру” территорий Ангарида древнеуральской суши и Казахстанского микроконтинента, вдоль западной окраины Ангарского материка начала формироваться особая Субангарская палеофлористическая область, протянувшаяся к концу перми до его юго-восточной оконечности (районов современных Южной Монголии и Северного Китая [Дуранте, Лувсанцэдэн, 2002; Мейен, 1987б; Durante, 1995; Мейен, 1982, 1987, 2002]).

Предполагалось, что временами на территорию Ангарида могли проникать мигранты из соседних тропических фитохорий – еврамерийские и катаязиатские растения [Бураго, 1976; Вахрамеев и др., 1970; Дуранте, Лувсанцэдэн, 2002; Зимица, 1977; Мейен, 1987б; Мейен, 1982, 1987, 2002; Vakhrameev et al., 1978].

Ниже мы рассмотрим лишь два аспекта, связанные с ретроспективными прогнозами из рассмотренных моделей.

Концепции Вульфа и, особенно, Мейена подразумевают, что основные группы растений позднепалеозойских флор Ангарида должны иметь экваториальное происхождение, т.е. являться потомками мигрантов, прежде всего, из экваториальной Евразийской палеофлористической области, охватывавшей древний континент Лавруссия.

Второй аспект связан с оценкой флорогенетического значения предполагаемых миграций из Евразийской области. Из концепций Вульфа и Мейена вытекает, что это значение должно было быть достаточно велико.

“Экваториальная колыбель” и происхождение основных групп растений ангарской флоры

Поскольку географическое своеобразие ангарских флор проявилось, по крайней мере, с начала карбона, то именно с этого времени можно начинать искать их предполагаемые еврамерийские корни.

При этом нужно иметь в виду, что крупные, широко распространенные порядки позднепалеозойских растений не могут рассматриваться *a priori* как монофилетические таксоны. В отсутствие подтверждающих монофилию конкретных эволюционно-фитогеографических данных, их сле-

дует интерпретировать как достаточно общие типы морфологической организации (архетипы), которые могли возникать параллельно в разных местах Земли. Поэтому более раннее появление этих типов в экваториальных фитохориях само по себе не является свидетельством их тропического происхождения и последующего распространения в более высокие широты. Оно говорит лишь о большей интенсивности макроэволюционных процессов в экваториальных флорах по сравнению с внеэкваториальными, при сохранении общей направленности развертывания органического разнообразия.

Гораздо больше для выяснения предполагаемого экваториального происхождения умеренных флор может дать анализ родового эндемизма. Наличие общих родов (и, тем более, видов) между экваториальными и умеренными позднепалеозойскими флорами, особенно при более раннем появлении этих таксонов в экваториальной зоне и наличии вероятных путей миграций и расселения, могло бы рассматриваться как указание на тропическое происхождение соответствующих элементов умеренных флор.

Если взглянуть с этой точки зрения на основные группы растений раннекаменноугольной флоры Ангарского материка, то, вопреки концепциям ее “экваториальной колыбели”, среди их представителей обнаруживается высокая степень родового и видового эндемизма, уходящего корнями в позднедевонские флоры все той же Ангариды.

Плауновидные. Важнейшими доминантами турнейских и визейских флор Ангариды являются плауновидные. Еще М.Ф. Нейбург [1948] рассматривала раннекаменноугольную флору Ангарского материка как “лепидофитовую формацию”, на смену которой пришла в середине карбона растительная формация с преобладанием кордантовых растений. В настоящее время для районов Центральной Ангариды (прежде всего, Кузнецкого и Минусинского бассейнов) в нижней половине турне выделяется геофлора “тонкоствольных лепидофитов” (*Pseudolepidodendron igrischense*, *Tomiodendron varium* и др.), а в верхней половине этого яруса и в визе – геофлора “толстоствольных лепидофитов” (*Tomiodendron kemeroviense*, *T. asiatica*, *Angarophloios alternans* и др.) [Durante, 1995; Ganelin, Durante, 2002].

Раннекаменноугольные лепидофиты Ангариды представлены эндемичными родами *Angarophloios*, *Pseudolepidodendron*, *Ursodendron* и *Tomiodendron*. В то же время, из Сибири описывались плауновидные, внешне сходные с еврамерийскими родами *Cyclostigma*⁸, *Eskdalia* и *Lepidodendropsis*.

⁸ По-видимому, эти остатки происходят из самых верхов девона. В частности, в Минусинском бассейне удается проследить по палинологическим данным уровень подошвы аммонитовой зоны *Gattendorfia*, по которому проводится граница девона и карбона. Все остатки, относимые к *Cyclostigma*, оказываются ниже этого уровня.

В отношении последних еще в 70-х годах С.В. Мейен [Meyen, 1976, с. 151] пришел к выводу, что “только *Cyclostigma* и *Eskdalia* (= *Porodendron*) могут рассматриваться как общие еврамерийско-ангарские элементы”. Позднее он признал, что родовой статус и этих плауновидных остается неопределенным. При этом Ю.В. Мосейчик [2002] показала, что даже в пределах Еврамерийской области плауновидные с осями типа *Eskdalia* могли нести различные фруктификации, не найденные в Ангариде.

Эндемичные ангарские формы, определявшиеся как *Cyclostigma kiltorkense* и *Pseudolepidodendropsis carneggiana*, известны из верхнедевонских отложений Саяно-Алтайской горной области [А. Ананьев, 1959]. В качестве географических реликтов они присутствуют в некоторых турнейских флорах Ангариды, в частности, в Минусинском бассейне [В. Ананьев, 1979] и на Рудном Алтае.

Сибирские плауновидные визейского и серпуховского веков являются целиком эндемичными.

В эколого-географическом отношении ангарские плауновидные раннего карбона развивались на хорошо обводненных биотопах аккумулятивных впадин и приморских низин⁹, где в условиях географической изоляции иногда образовывали небольшие “кусты” близкородственных видов. Проведенный Ю.В. Мосейчик (личное сообщение) анализ географического распространения этих растений показал высокую степень узкорегionalного и локального эндемизма на родовом и видовом уровнях. Для временного интервала от турне до серпухова нельзя указать ни одного общеангарского эндемика не только среди плауновидных, но и других растений. Общие формы имеются только между флорами некоторых соседних территорий, которые, по всей видимости, были соединены миграционными путями. По мнению Ю.В. Мосейчик, сказанное может рассматриваться как свидетельство отсутствия в раннем карбоне Ангариды развитого на больших площадях растительного покрова и господствующих растительных формаций, аналогичных современным. Представление о “лепидофитовой формации” относится, скорее, к отдельным очагам развития флоры, чем к Ангариде в целом.

Все эти данные свидетельствуют об автохтонном происхождении ангарских плауновидных карбона. Во всяком случае остается неясным, каким образом примитивные плауновидные с весьма уязвимой для неблагоприятных условий репродуктивной сферой¹⁰ и слабыми возможностями для рас-

⁹ По данным М.В. Дуранте (личное сообщение), большинство местонахождений этих плауновидных приурочено к песчаникам аллювиального генезиса. Это обстоятельство может указывать на их принадлежность к рипарийной растительности.

¹⁰ Судя по отсутствию находок дисперсных стробилов и спорофиллов большинства ангарских плауновидных раннего карбона, спорангии этих растений могли располагаться на поверхности малоспециализированных филлоидов.

пространения смогли пересечь морские бассейны, отделявшие в девоне Лавруссию от Ангариды.

Птеридоспермы *incertae sedis*. Другая важная группа раннекаменноугольных растений Ангариды, в которую условно объединяют формы с папоротниковидными листьями типа *Cardiopteridium-Angaropteridium* и *Rhodeopteridium*¹¹, также, по-видимому, включает эндемиков ангарского происхождения. Во всяком случае их соотношение со сходными (в основном по эпиморфологии листьев) еврамерийскими родами остается неясным.

По имеющимся данным [Биостратиграфия палеозоя..., 1962; В. Ананьев, 1979; Зорин, 1998; Ganelin, Durante, 2002], турнейские представители этой группы относятся к почти космополитным таксонам *Adiantites*, *Triphyllopteris rarineritum* и *Aneimites acadica*, хотя, по всей видимости, речь идет о широко распространенных типах примитивной папоротниковидной листвы.

А.Р. Ананьев [1959] обнаружил в верхнедевонских отложениях Саяно-Алтайской горной области формы, определенные им как *Adiantites cardiopteroides* и *Sphenopteridium lebedevii*, которые вполне могут принадлежать предкам рассматриваемых растений.

После морской трансгрессии в самом конце визе (конец евсеевского времени) и предполагаемого многими авторами¹² кратковременного похолодания на этом рубеже (так называемый “острогский эпизод”; сравни ниже), эти растения занимают более видное положение в растительном покрове и в качестве автохтонного элемента переходят в нижнебалахонскую (мазуровскую и алыкаевскую) флору Кузнецкого и Минусинского бассейнов, где их остатки преобладают в некоторых типах захоронений [Ganelin, Durante, 2002]. По данным М.В. Дуранте [Durante, 1995], доминирующими формами сформировавшейся после “острогского эпизода” обедненной “постлепидофитовой” флоры, наряду с мелкими эндемичными лепидофитами *Pseudocyclostigma*, (?) *Angarodendron*, *Caenodendron* и членистостебельными *Paracalamites* и *Mesocalamites*, стали представители опять же эндемичного ангарского рода *Abacaniidium*. Они “дали вспышку видообразования и заняли экологические ниши, ранее принадлежавшие древесным плауновидным” (там же, с. 124).

По мнению М.В. Дуранте [Ganelin, Durante, 2002], в раннекаменноугольных флорах Ангариды остатки, сходные с еврамерийским родом *Rhodeopteridium*, являются очень редкими, а с другим еврамерийским родом – *Cardiopteridium* – вообще проблематичными. В захоронениях доминируют эндемичные ангарские роды *Abacaniidium* и *Angaropteridium* с циклоптероидными перышками.

¹¹ Используемое в настоящей статье название группы принадлежит С.В. Мейену [Meyen, 1988].

¹² Мейен, 1968, 1987б; Bouroz et al., 1978; Durante, 1995, 2000; Ganelin, Durante, 2002; Meyen, 1976, 1987; и др.

О систематическом положении рассматриваемой группы растений судить трудно. Основываясь на общем сходстве листвы этих форм с листьями некоторых еврамерийских птеридоспермов, отсутствия в одних захоронениях с ними фруктификаций папоротникового типа, которые могли бы принадлежать тем же растениям, и, наоборот, нахождения в этих захоронениях дисперсных семян¹³, их обычно считают птеридоспермами. С.В. Мейен [Meyen, 1988] предполагал, что ангарские птеридоспермы с листьями типа *Cardiopteridium-Angaropteridium* и *Rhodeopteridium* могут принадлежать порядку каллистофитовых птеридоспермов (*Callistophytales*). По его мнению, “предки этих растений, по-видимому, мигрировали в Ангариду в конце начала среднего карбона” (там же, с. 344). Однако, кроме весьма общего эпиморфологического сходства дисперсных листьев и семян некоторых ангарских и еврамерийских форм, в пользу такой миграции нет никаких данных.

Членистостебельные. Некоторые раннекаменноугольные ангарские членистостебельные относились к еврамерийским родам *Sphenophyllum* (*S. ex gr. tenerrimum*) и *Archaeocalamites*. В то же время, представляется более вероятным, что в данном случае мы имеем дело с параллелизмом, а не с дальней миграцией из экваториального пояса. Следов такой миграции в геологической летописи пока не отмечено. Поскольку речь идет о так называемых водных макрофитах (водных и околоводных растениях, распространяющихся по рекам и другим пресноводным водоемам), то остается неясным, каким образом эти формы могли преодолеть морские пространства, отделявшие Лавруссию от Ангариды в конце девона. Примеры глубоких параллелизмов между ангарскими и гондванскими *Phyllothea*-подобными членистостебельными, с одной стороны, и раннекаменноугольными еврамерийскими родами *Pothocites* и *Protocalamostachys* – с другой, приводил С.В. Мейен [Meyen, 1982, с. 18].

При этом в верхнедевонских отложениях Саяно-Алтайской горной области найдены остатки, определенные как *Sphenophyllum subtenerrimum* [А. Ананьев, 1959], которые вполне могут принадлежать предкам нижнекаменноугольных ангарских членистостебельных с вегетативными побегами типа *Sphenophyllum*.

Что касается *Archaeocalamites*, то он является весьма обширным сборным родом по вегетативным побегам, мало пригодным для палеофитогеографических сравнений. Принимая во внимание его почти космополитное распространение при разделенности ареала крупными, долго существовавшими физико-географическими барьерами, можно сде-

¹³ По данным М.В. Дуранте (личное сообщение), один *Abacaniidium submongolicum* ассоциирует с мелкими семенами типа *Trigonocarpus*, а некоторые другие виды *Abacaniidium* – с дисперсными семенами типа *Samaropsis*.

лать вывод о том, что оси типа *Archaeocalamites* могли возникать независимо у раннекаменноугольных членистостебельных разной географической приуроченности.

Кордаитовые растения (руфлориевые и войновские). Присутствие еврамерийских кордаитовых растений (сем. *Cordaitanthaceae*) в Ангариде не установлено [Meyen, 1982, 1984, 1988]. При этом для листьев ангарских войновских (сем. *Voipovskuyaseae*) широко используется название еврамерийского рода *Cordaites*.

По данным М.В. Дуранте (личное сообщение), проанализировавшей все известные наиболее ранние находки ангарских кордаитовых растений, первые достоверные остатки последних относятся к середине башкирского времени (низы мазуровского горизонта Кузбасса и сопредельных районов). При этом древнейшие еврамерийские кордаиты известны из отложений намюра А Западноевропейской шкалы карбона. О предковых формах обеих групп кордаитовых растений ничего не известно.

М.В. Дуранте [Durante, 1995] предполагает, что предки руфлориевых и войновских могли проникнуть в Ангариду с территории Казахстанского микроконтинента после его присоединения к Ангарскому материка в конце серпуховского или начале башкирского времени. Однако подобное появление ангарских кордаитов имеет мало общего с механизмом “фитоспредиинга”, предложенным С.В. Мейеном.

По мнению Дуранте (там же), ангарские кордаиты, вероятно, являются автохтонным элементом флоры Центрального Казахстана. В течение первой половины среднего карбона (керегетасский горизонт) их редкие находки свидетельствуют о приуроченности материнских растений к более сухим и возвышенным местообитаниям Балхаш-Илийского вулканогенного пояса, тогда как сообщества еврамерийского облика с доминированием лепидофитов и птеридоспермов существовали во влажных низинах. После исчезновения Джунгарского морского бассейна и заболоченных низменностей Северного Казахстана кордаитовая флора распространилась шире, причем некоторые растения смогли мигрировать на территорию “сибирского ядра” Ангариды.

Главной трудностью для этого предположения является отсутствие достоверных остатков кордаитов в нижнекаменноугольных отложениях Казахстана, что не позволяет с полной уверенностью рассматривать ангарского облика кордаиты в качестве автохтонных элементов флоры этого региона. По данным Коллоквиума по комплексам растительных макрофоссилий верхнего палеозоя Казахстана (Алма-Ата, 1985 г.), первые остатки кордаитов появляются в отложениях морской тастыкудукской свиты и ее континентального аналога – керегетасской свиты. Они представлены листьями *Cordaites* еврамерийского облика с большим количеством очень четких и выдерживающихся ложных жилок. Согласно протоколу № 1 указанного Коллоквиума,

“такие кордаиты встречались в нескольких местонахождениях... Они всюду одинаковые, близкие к *C. principalis* (Germ.) Gein. и *C. angulosostriatus* Gr. 'Eury'”¹⁴. В тех же отложениях встречаются листья ангарских руфлориевых *Rufioria subangusta* (Zal.) S. Meyen¹⁵.

В Саякской мульде в отложениях керегетасской свиты, помимо указанных *Cordaites*, найдены единичные остатки сердцевинных отливов стволов кордаитов *Artisia* sp., а также листья *Cordaites* sp. с редкими жилками, возможно, ангарские.

По заключению участников Коллоквиума, отраженному в Протоколе № 1, “в целом комплекс керегетасской свиты содержит смешение еврамерийских (каламита и часть кордаитов), ангарских (часть кордаитов, *Paragondwanidium*, *Angaropteridium*) и космополитных (*Dicranophyllum*) растений. Сопоставление с еврамерийской флорой скорее указывает на C_2 , так как именно для C_2 характерны очень мелкоперышковые *Sphenopteris*. Ангарские формы сопоставляются в целом с нижнебалахонским комплексом флоры, т.е. C_2+C_3 . Суммируя сопоставления, получаем наиболее вероятным C_2 ”. По морской фауне тастыкудукская свита относится к башкирскому ярусу.

По данным Л.А. Гогановой и А.М. Глухова [2002], первые листовые остатки кордаитов в разрезе расположенной ближе к “сибирскому ядру” Ангариды Жарма-Саурской структурно-формационной зоны Восточного Казахстана появляются в отложениях, относимых к середине карбона. Они представлены листьями ангарских руфлориевых *Rufioria theodorii* и листовыми же остатками, условно относимыми к еврамерийскому виду *Cordaites ex gr. principalis*. Среди сопутствующих растительных остатков преобладают ангарские формы *Angaropteridium cardiopteroides*, *A. buconicum*, *Angaridium potaninii*, а также представители *Dicranophyllum*, *Ginkgophyllum* и *Elatocladus*.

В предшествующем (предположительно серпуховского возраста) комплексе растительных остатков преобладают казахстанские эндемики и еврамерийского облика формы (*Caenodendron primaevum*, *Lepidodendron kirghizicum*, *L. lycopodioides*, *L. neuburgae*, *Archaeocalamites radiatus*, *Mesocalamites* spp., *Calamites suckowii*, *C. undulatus*), и другие, к которым примешиваются некоторые элементы ангарского типа, определяемые как *Tchernovia kuznetskiana* и *Chacassopteris concinnus*.

¹⁴ Здесь и далее цитируется машинописный экземпляр Протокола № 1 работы коллоквиума по верхнепалеозойской флоре Казахстана, Алма-Ата, 24–26 сентября 1985 г., хранящийся в научном архиве С.В. Мейена.

¹⁵ Алма-атинские палеоботаники М.И. Радченко и К.З. Сальменова отмечали многочисленные остатки ангарских кордаитов по всему разрезу тастыкудукской и керегетасской свит. В то же время, по полевым наблюдениям М.В. Дуранте (личное сообщение), единичные ангарские *Rufioria* с широкими дорзальными желобками, а также ангарского облика *Cordaites* присутствуют лишь в основании тастыкудукской свиты.

Следует подчеркнуть, что само отнесение раннекаменноугольной и башкирской флор Казахстана к Еврамерийской палеофлористической области [Вахрамеев и др., 1970; Мейен, 19876; Meyen, 1987; Vakhrameev et al., 1978] нуждается в подтверждении. В настоящее время оно основано на субъективной оценке таксономического сходства с флорами Европы и Америки, причем не была принята во внимание даже очевидная несопоставимость площадей распространения сравниваемых флор. По оценке С.В. Мейена [19876, с. 318], казахстанская флора “беднее, чем в остальной части Еврамерийской области (нет *Sigillaria*, *Lepidophloios*, *Mariopteris*, *Alethopteris*, *Cordaites* и многих других растений). Из эндемичных родов можно указать лишь *Caenodendron*. В остальном эндемизм казахстанской флоры, в которой доминируют *Lepidodendron*, *Neuropteris*, *Mesocalamites* и *Sphenopteris*, проявляется на уровне видов”.

М.В. Дуранте (личное сообщение) полагает, что представление о невысоком уровне эндемизма казахстанской флоры связано с ее недостаточной изученностью. Об этом, в частности, свидетельствует опыт ее участия в совместных исследованиях карагандинского палеоботаника Л.А. Гогановой и французских исследователей Ж.-П. Лавейна (J.-P. Laveine) и И. Лемуаня (Y. Lemoigne), описавших из визейских отложений Карагандинского бассейна новый эндемичный для Казахстана род *Cardioneuropteris* [Goganova et al., 1992]. Ранее дисперсные части вайи этого растения относились к шести видам (как евразийским, так и эндемичным) трех родов (*Cardioneura*, *Neurocardiopteris* и *Neuropteris*). Обсуждая фитогеографическую принадлежность местонахождения *Cardioneuropteris*, Ж.-П. Лавейн – один из крупнейших знатоков евразийской флоры карбона – отметил, что подобные монодоминантные захоронения совершенно несвойственны типичной евразийской флоре.

Л.В. Глухова – авторитетный специалист по ангарским кордаитовым растениям – сообщила автору, что в верхнедевонских отложениях Западного Таймыра вместе с тентакулитами были найдены остатки листьев ангарских кордаитовых, определенные ею как *Rufloria* *typ. theodori* и *Cordaites* *sp.* Если эти данные будут подтверждены, то они будут свидетельствовать об автохтонном происхождении ангарских кордаитовых растений.

Дикранофилловые. Древнейшие ангарские растения, отнесенные С.В. Мейеном к восстановленному им порядку дикранофилловых (*Dicranophyllales*), принадлежат эндемичным ангарским формам *Dicranophyllum effusum* и *Mostochkia longifolia*. Их остатки происходят из отложений верхней части алыкаевского горизонта верхнего карбона (гжельский ярус?) Сибири [Meyen, Smoller, 1986]. При этом типовые евразийские *Dicranophyllum* появляются в отложениях, коррелируемых с серпуховским ярусом нижнего карбона.

По мнению Мейена (там же, с. 205, 207), “*M. longifolia* близко родственна *Dicranophyllum*, в частности, *D. effusum* Chachlov (1948)”, а вид *M. gomankovii* из пермских отложений Русской платформы и Приуралья демонстрирует очевидную связь с пермскими же эндемичными ангарскими родами *Entsovia* и *Slivkovia*. В действительности, речь идет лишь о сходстве в строении вегетативных побегов и листьев (форма листьев, наличие у них дорзальных устьичных желобков, микроскопических краевых зубчиков и т.д.). При этом по строению устьиц и дорзальных желобков предполагаемые ангарские дикранофилловые близко сходны не только между собой, но и с древними представителями ангарских кордаитовых растений, относящимися к роду *Rufloria* [Мейен, 19876; Meyen, 1987]. Женские фруктификации евразийских *Dicranophyllum* (*D. gallicum* Gr. 'Eury) представлены сохраняющими листовидность вильчатыми придатками, на которых ниже места разветвления располагались семена (порядок их расположения неизвестен).

Подобного типа фруктификации в Ангариде неизвестны. В то же время, в захоронениях с предполагаемыми ангарскими дикранофилловыми в некоторых случаях ассоциируют дисперсные кистевидные полиспермы типа *Krylovia*, свойственные эндемичному семейству ангарских кордаитовых растений – руфлориевым (*Rufloriaceae*). Это дало основание А.В. Гоманькову [1997] высказать гипотезу о том, что предполагаемых представителей ангарских дикранофилловых, прежде всего, *M. gomankovii*, следует сближать не с евразийскими *Dicranophyllum*, а с руфлориевыми.

В любом случае, в настоящее время нет достаточных свидетельств того, что предполагаемые ангарские дикранофилловые являются потомками мигрантов из Евразийской области. В то же время, по данным Коллоквиума по верхнепалеозойским флорам Казахстана (Алма-Ата, 1985 г.), эндемичные формы, определявшиеся как *Dicranophyllum* *sp.* (прежде их неверно определяли как *Walchia kassagatchica*), известны из отложений тастыкудукской свиты этого региона, имеющей, предположительно, более молодой – башкирско-московский возраст. Нельзя исключить, что именно Казахстанский микроконтинент является родиной ангарских дикранофиллоподобных растений.

Хвойные. В позднем палеозое Ангариды хвойные достоверно известны только в перми окраинной Субангарской палеофлористической области [Дуранте, Лувсанцэдэн, 2002; Мейен, 1986а; Meyen, 1982, 1988, 1997, 2002]. В основном они относятся к эндемичным ангарским родам и видам, а также к эндемичным видам формальных родов, установленных для некоторых, широко распространенных морфотипов вегетативных побегов.

В предложенном С.В. Мейеном [1986а; Meyen, 1997] варианте филогении ранних хвойных субангарские представители этой группы, отнесенные к энде-

мичному подсемейству кунгуродендроновых (*Kungurodendroideae*), выводятся из форм типа еврамерийских "*Lebachia lockardii*" (верхний пенсильванский США, аналоги Стефана С Западноевропейской шкалы карбона). Основанием для этого послужило сходство по отдельным морфологическим особенностям, опирающееся на принятый автором "кодекс примитивности" признаков и хронологическую последовательность появления форм в разрезе. Географическая разобщенность еврамерийских и ангарских форм не анализировалась. По представлениям Мейена [1986а, с. 110], субангарские роды, в силу своей примитивности, очевидно "не попали в основное русло эволюции порядка *Pinales* и относятся к боковым линиям. Основная эволюция хвойных в перми вероятно протекала в Экваториальном поясе".

Формы типа "*Lebachia lockardii*" в позднем карбоне Ангариды неизвестны и их миграция с территории Лавруссии, в рамках существующих палеогеографических реконструкций, представляется маловероятной. В то же время, в Казахстане и Средней Азии в отложениях, коррелируемых с верхней частью московского яруса верхнего карбона, найдены эндемичные хвойные, изучение которых, возможно, прольет свет на корни многих западноангарских хвойных перми [Мейен, 1986а]. Один из центров происхождения этих хвойных мог располагаться на восточном склоне Урала. На это, по мнению того же Мейена [1986а], может указывать появляющееся в этих районах в палиноспектрах с середины московского яруса большое количество квазисубсаккатной пыльцы, вероятно, принадлежавшей хвойным [Чувашов и др., 1984].

Не лишено вероятности и предположение А.В. Гоманькова [1997, с. 13] о том, что эволюционный переход от языковидных листьев типа *Cordaites* к узким, игольчатым листьям, свойственным многим хвойным, был, по-видимому, достаточно простым и происходил независимо в разных естественных группах (семействах) кордантовых растений. При этом только одна линия, связанная с еврамерийским семейством кордантантовых (*Cordaitanthaceae*), дала начало современным хвойным.

Ангарские флоры и предполагаемые миграции из экваториальных фитохорий

По оценке С.В. Мейена [1987а, с. 301], "внеэкваториальные флоры не дали ничего существенно экваториальным флорам и "работали только на себя", да и то до первой крупной перестройки флор, когда местные жители в конечном счете вытеснились пришельцами с юга".

Не касаясь вопроса об эволюционном лидерстве экваториальных флор, рассмотрим фактические последствия предполагаемых миграций еврамерий-

ских растений позднего палеозоя в центральные районы Ангариды.

Первые такие миграции указывались для позднего карбона и связывались с улучшением климата после "острогского" эпизода похолодания [Мейен, 1987б; Вахрамеев, Мейен, 2002; Durante, 1995, 2000; Meyen, 1982, 1987]¹⁶.

В это время во флоре мазуровского горизонта Кузбасса, сопоставляемого с верхней частью башкирского и с московским ярусами верхнего карбона, появляются первые остатки вай с перышками невротероидного типа.

Во флоре следующего – алыкаевского – горизонта, сопоставляемого с касимовским и гжельским ярусами верхнего карбона, появляются еврамерийского облика членистостебельные *Sphenophyllum denticulatum*, *Annularia asteriscus*, *Calamostachys*, *Asterophyllites coniferiformis*, *Bowmanites zavialovensis*, а также некоторые другие формы [Бетехтина и др., 1988; Вахрамеев, Мейен, 2002; Мейен, 1987б; Gomankov, Moseichik, 2001; Meyen, 1982, 1987]. Все они принадлежат эндемичным видам.

Представляется весьма вероятной точка зрения М.В. Дуранте [Durante, 1995], согласно которой указанные невротериды могли быть потомками более древних ангарских птеридоспермов с листьями типа *Abacanidium* – *Cardiopteridium*, о чем свидетельствует их морфологическое сходство¹⁷.

В то же время, нельзя исключить, что по крайней мере некоторые невротериды, а также часть кордантовых растений, еврамерийского облика членисто-

¹⁶ В отношении возраста, а в последнее время – и самого существования "острогского эпизода" существуют определенные разногласия. С.В. Мейен [1968, 1987б; Meyen, 1987] сопоставлял его с границей раннего и среднего карбона (на мюра А и В Западноевропейской шкалы карбона). К. Клил и Б. Томас [Cleal, Thomas, 1999] полагают, что рассматриваемое похолодание имело место в вестфальское время. М.В. Дуранте [Durante, 2000; Ganelin, Durante, 2002] доказывает поздневизейский возраст "острогского" климатического события, совмещающая его с ранними фазами гондванского оледенения, вызвавшими вымирание раннекаменноугольной теплолюбивой лепидофитовой растительности в некоторых регионах Гондваны. По мнению Ю.В. Мосейчик и автора (статья готовится к печати), "острогского" эпизода похолодания, возможно, не было вообще, а смена флористического комплекса теплолюбивых толстоствольных плауновидных (*Tomiodendron* и др.) в Кузбассе, по-видимому, отчасти связана с кратковременной морской трансгрессией в самом конце визе, нанесшей существенный ущерб популяциям этих растений и активизировавшей процессы смены доминантов и заселения освободившихся от моря территорий представителями других растительных групп. Интересно отметить, что, по данным В.Т. Зорина [1998], в соседнем с Кузбассом Минусинском бассейне, не затронутом указанной трансгрессией, предполагаемое "острогское" похолодание в конце визе, по-видимому, никак не отразилось на развитии флоры плауновидных. Более того, расцвет некоторых толстоствольных лепидофитов (*Angarophloios*), появившихся в начале визе, приходится на серпуховской век.

¹⁷ К которому следует добавить близкую географическую приуроченность.

стебельные и ряд других форм мигрировали в Кузбасс с территории Казахстанского микроконтинента после его присоединения к "сибирскому ядру" Ангариды. О кордаитовых растениях было сказано выше. По данным Коллоквиума по верхнепалеозойским флорам Казахстана (Алма-Ата, 1985 г.), в отложениях кергетасской свиты встречены "стробилы членистостебельных типа *Calamostachys*, мутовчато расположенные на безлистных побегах", а также "многочисленные каламиты". В отложениях одновозрастной тастыкудукской свиты¹⁸ среди других остатков определены "крупноперышковые *Neuropteris* или *Megalopteris-Lesleya*".

Л.А. Гоганова и А.М. Глухов [2002] указывают в поздневизейского возраста растительных комплексах соседних с сибирской частью Ангариды территорий Восточного Казахстана *Protocalamostachys ekibastisicus*, *Mesocalamites cistiformis*, а также семена предположительно тригонокарповых (медуллозых) птеридоспермов (порядок *Trigonocarpaceles*), отнесенные к родам *Tetragonocarpus* и *Hexagonocarpus*. У представителей последней группы птеридоспермов имелись, в том числе, листья невроптоидного типа, правда, не указываемые Гогановой и Глуховым. В следующем комплексе серпуховского возраста, по данным тех же авторов, присутствуют *Sphenophyllum tenerrimum*, *Mesocalamites*, а также указанные дисперсные семена.

Предполагаемые казахстанские мигранты из числа членистостебельных, по всей видимости, являлись водными и полуводными макрофитами, а потому нуждались для проникновения в центральные районы Ангариды в подходящего направления водных артериях (речных системах и др.). Такие реки могли брать начало в тогда молодых горных сооружениях Иртыш-Зайсанской складчатой системы. В то же время, миграционные связи Ангариды с европейскими территориями Лавруссии в карбоне были, вероятно, невозможны из-за разделявших эти материки обширных морских акваторий.

Флорогенетическое значение предполагаемых экваториальных мигрантов было различным. Если исключить из рассмотрения ангарские кордаитовые растения, происхождение которых остается пока невыясненным, то появление перечисленных выше аллохтонных форм привело к некоторому обогащению алыкаевской флоры Кузбасса. Последняя принадлежит к наиболее таксономически разнообразным позднепалеозойским флорам Ангариды и суммарно насчитывает около 100 видов [Мейен, 1987; Мейен, 1987]. При этом указанные мигранты не смогли существенно изменить ни физиономического облика, ни структуры ценозов, ни общего соотношения доминантов господствующих растительных формаций кузнецкой флоры. В мазуровской флоре, как и в алыкаевской, преобладают ангарские кордаитовые растения с листьями типа *Praerufloia* и фруктификациями

Krylovia, а также птеридоспермы с листьями типа *Angaridium*, *Angaropteridium* и *Paragondwanidium*. Среди других доминантов следует указать эндемичных плауновидных родов *Angarodendron*, *Angarophloios* и *Caenodendron*, которые образовывали локальные углематеринские сообщества в позднебашкирское время [Мейен, 1987; Ganelin, Durante, 2002; Durante, 1995; Meyen, 1976, 1987].

* * *

Другое предполагаемое проникновение еврамерийских растений в Ангариду произошло в ранней перми. В это время на западной окраине Ангарского материка, отделенной от остальной его части молодым горным хребтом Палеоурала, во флоре Среднего Приуралья, принадлежавшей к Субангарской палеофлористической области, появились эндемичные виды еврамерийских родов *Callipteris*¹⁹, *Oligocarpia*, *Orthotheca*, *Ptychocarpus*, *Sphenophyllum*, *Cardioneura*, *Neuropteris*(?) и некоторые другие формы [Вахрамеев и др., 1970; Владимирович, 1981; Мейен, 1971; Durante, 1995; Meyen, 1982, 2002; Vakhrameev et al., 1978]. К началу поздней перми представители этих родов расселились на освободившейся от моря территории Печорского бассейна и Приуралья [Палеонтологический атлас..., 1982; Вахрамеев и др., 1970; Залесский, Чиркова, 1938; Мейен, 1982]. Примерно в это же время эндемичные виды *Callipteris* появляются в центральных районах Ангариды [Бетехтина и др., 1988; Мейен, 1987].

С.В. Мейен предполагал²⁰, что предки перечисленных растений исчезли из Еврамерийской области в связи с аридизацией климата. Некоторые из них нашли на территории Лавруссии нефугиумы с достаточно влажными условиями и уже отсюда проникли в Ангариду. Здесь они просуществовали до конца ранней перми, а иногда и дольше. В частности, *Callipteris*, *Orthotheca* и *Oligocarpia*, по-видимому, произрастали в Печорском бассейне и Приуралье, по крайней мере, до конца раннетатарского времени.

¹⁹ В настоящей статье используется традиционное родовое название *Callipteris* Brongniart вместо номенклатурно правильного, но нарушающего многолетнюю номенклатурную традицию *Rhachiphyllum* Kerp. Представляется, что в тех случаях, когда следование формальным правилам ведет к дестабилизации устоявшейся палеоботанической номенклатуры, лучше следовать общепринятой традиции, чем букве частной конвенции группы заинтересованных лиц, оформленной в Международном кодексе ботанической номенклатуры. Именно этот подход применяли в своей практике такие выдающиеся палеоботаники, как А. Потонье, А.Ч. Сьюорд и С.В. Мейен. Их девизом в области палеоботанической номенклатуры было: Кодекс для номенклатуры, а не номенклатура для Кодекса. Сказанное, естественно, не означает призыва не соблюдать разумные и проверенные практикой положения Кодекса.

²⁰ Точка зрения С.В. Мейена приводится в изложении по его неопубликованной работе "Пермские флоры Ангариды", датированной 7 июля 1979 г. и хранящейся в его научном архиве.

¹⁸ О предполагаемом возрасте этих свит см. выше.

Гипотеза “рефугиумов” представляется маловероятной, причем не только из-за отсутствия в конкретных разрезах следов миграций из Лавруссии в Ангариду, а также из-за неясностей в вопросе о том, каким образом евразийские растения могли преодолеть разделявший указанные материка морской бассейн. Миграция из “рефугиумов”, иначе говоря, вторичное распространение растений из участков фрагментированного ареала, предполагает возвращение гумидных условий, о котором (во всяком случае, пока) нет достоверных свидетельств.

В то же время, нельзя исключить, что речь идет опять же не о мигрантах из Лавруссии, а об эндемичных группах папоротников и птеридоспермов, возникших на западной окраине Ангариды. В этой связи показательно заключение С.В. Мейена [Meуen, 1988] о том, что по эпидермальному строению (особенно строению устьиц) ангарские каллиптериды отличаются от нижнепермских евразийских *Callipteris*. Женские фруктификации ангарских каллиптерид, представляющие собой кистевидные или головчатые собрания пельтоидов типа *Peltaspermum*, также отличаются от билатерально-симметричных семенных органов типа *Autunia*, принадлежавших евразийским *Callipteris* [Керр, 1982; Meуen, 1984, 1988].

По мнению М.В. Дуранте (личное сообщение), представители *Sphenophyllum*, *Cardioneura*, а также невроптериды могут являться казахстанскими мигрантами. В частности, *Sphenophyllum* известен из самых верхов Саякского разреза (Казахстан), относящихся к московскому ярусу или к более молодым отложениям верхнего карбона, а остатки перышек типа *Cardioneura – Neuropteris* в изобилии встречаются по всему этому разрезу карбона.

Некоторые из указанных приуральских растений могут быть потомками каменноугольных обитателей древнеуральской суши. В частности, невроптериды, сходные с раннепермскими *Cardioneura* Среднего Приуралья, известны в визейских флорах Урала [Чиркова, 1943–1944]. Во время поднятия в позднем карбоне восточной части Палеоурала эти невроптериды могли произрастать в каких-то изолированных впадинах, откуда их потомки расселились по западной окраине Ангариды.

Флорогенетическое значение рассматриваемой группы раннепермских мигрантов было относительно невелико. Они ни разу не смогли образовать ядра новой флоры или изменить соотношение доминантов в господствующих типах сообществ. Например, в Печорском бассейне и Приуралье каллиптериды образовывали локальные моно- или олигодоминантные заросли по берегам рек и озер, в то время как господствующие лесные и кустарниковые формации были образованы ангарскими кордаитовыми растениями, а также пельтаспермовыми птеридоспермами из эндемичного ангарского семейства кардиопидиевых (*Cardioplepidaceae*) [Игнатьев, 1992, 1993]. Последние, по данным С.В. Мейена (личное сообще-

ние), зародились в недрах кунгурской флоры Среднего Приуралья. Папоротники типа *Oligocarpia* и *Orthotheca* произрастали в травяном ярусе пойменных кордаитовых лесов.

Заключение

Модели “экваториальной колыбели” внутропических флор являются слишком абстрактными для анализа эволюции позднепалеозойских флор Ангариды. В них не отражено многообразное влияние физико-географических барьеров, ландшафтно-эдафических условий, климатических колебаний, ценотической структуры сообществ, морфофизиологической организации растений, геологических событий и других факторов, в значительной мере определявших распространение растений.

Сказанное, однако, не означает принципиальной неадекватности или неэвристичности этих моделей в других ситуациях. Каждая из них представляет собой *идеализацию*, вроде “идеального газа” или вероятностного представления электрона в физике. Так, модель “фитоспединга” рисует не реальную картину эволюции, а идеальную динамику возникновения и распространения абстрактных монофилетических таксонов (таксонов “вообще”) на виртуальной поверхности шарообразной Земли, лишенной барьеров, при сравнимом с современным экваториально-полярном температурном градиенте и наличии крупных гумидных областей с особо благоприятными для жизни условиями в районе экватора. Абстрактные растения, в духе представлений Е.В. Вульфа [1944], мыслятся “машинами для распространения”, которые при подходящих тепловых условиях начинают расселяться из экваториального пояса к полюсам, эволюционируя на разных таксономических уровнях и расширяя свой ареал. В эволюционном отношении за ними признается способность к неадаптивным сальтационным преобразованиям, масштабы и “успешность” которых ставятся в прямую зависимость от интенсивности абиотического отбора²¹.

²¹ Представляется, что в концепции фитоспединга целесообразно говорить не только и не столько о крупных таксонах, сколько об архетипах и меронах, в понимании С.В. Мейена (см. его статью “Типология” в настоящем издании). В такой трактовке модель фитоспединга постулирует более интенсивное и масштабное появление во влажных тропиках многих архетипов и меронов в лице конкретных таксонов, структурных типов сообществ, разновидностей экологических связей и т.д. Последние при определенных условиях могут распространяться *полярнотетально*. С точки зрения механизмов распространения необходимо различать, по крайней мере, три типа (формы) фитоспединга: 1) *миграционный*, связанный с миграциями и расселением растений из тропиков, в том числе, в эпохи потепления (фитоспединг, в понимании С.В. Мейена); 2) *реактивный*, вызываемый распространением в высокие широты условий, благоприятных для макроэволюционных процессов (прежде всего, во время термозра) и 3) *геологический*, обусловленный такими процессами, как перемещение материковых плит и т.д.

Любую идеальную модель можно соотнести с определенным выборочным кругом природных явлений и условий, которые послужили основой при ее создании. В таких “модельных ситуациях” идеализация выглядит как более или менее адекватное описание действительности. Чаще всего, однако, идеальные модели применяются *по принципу подобия*, без выяснения границ аналогии. Стоит ли удивляться, что в условиях, отличных от “модельных”, схема оказывается недостаточно адекватной и вызывает критику?

Непонимание идеальной природы фитогеографических моделей и их места в системе биологического знания не раз приводило к их отвержению путем “фальсификации” не предусмотренными в их рамках фактическими данными. В большинстве случаев это шло не на пользу науке, обедняя концептуальный базис исследований. Попперовская логика “фальсификации” может работать только в рамках самой модели, но не выступать в качестве “внешнего” по отношению к ней критерия научности.

Такая участь постигла, в частности, известную концепцию “возраст–ареал” Дж.К.Виллиса [Willis, 1922], согласно которой размеры ареала таксона в общем прямо пропорциональны его возрасту. В основе этой идеальной схемы лежит наглядное представление о том, что распространение таксона требует времени, количество которого отражено в размерах ареала.

Концепция Виллиса имела фактическое основание в картине распространения изученных им растений Цейлона (ныне Шри-Ланка) и Новой Зеландии. Из нее были выведены логические следствия, которые также нашли поддержку фактами. Так, Виллис заключил, что роды с большим числом видов должны опережать в своем распространении олиговидовые и монотипные роды, “поскольку первые имеют больший возраст, чем вторые”.

Несмотря на приведенные Виллисом доводы, его теория встретила много возражений, связанных, в основном, с неучтенными или недоучтенными в ней факторами, влияющими на распространение растений и размер их ареала (обзор этих возражений см., например: [Вульф, 1933, с. 132–143]). Лейтмотивом этой критики (далеко не всегда беспристрастной) стало то, что Виллис не принимает во внимание “всей сложности явлений”. Научную репутацию концепции “возраст–ареал” не спасла даже методологически безупречная попытка ее автора определить границы применимости своей модели. Окончательная формулировка “закона Виллиса” звучала так: “ареал вида, занятый в какой-либо данный момент, в какой-либо данной стране, какой-либо группой связанных между собой видов в количестве не менее 10, зависит главным образом до тех пор, конечно, пока условия будут постоянны, от возраста вида этой группы, но он может быть очень сильно изменен наличием преград в виде моря, рек, гор, изменений климата от одной области до другой, с ней

смежной, или другими экологическими преградами, а также деятельностью человека, и другими причинами”. Как не без доли ехидства заметил по этому поводу Е.В. Вульф [1933, с. 143], “«закон» перестал им быть – после всех этих оговорок от него, как и от теории Виллиса в целом, почти ничего не осталось”.

Теория Виллиса была торжественно погребена на историческом “кладбище идей”, но выиграла ли от этого наука? Во всяком случае, авторы современного пособия по географии растений откровенно признают, что на сегодняшний день “как прямые, так и косвенные методы изучения развития ареала содержат существенные неустранимые ограничения”, в связи с чем ботанико-географы “имеют очень отрывочные и во многом гипотетичные представления о развитии конкретных ареалов” [Тимонин, Озерова, 2002, с. 34].

* * *

Модели “тропической колыбели” умеренных флор, по всей видимости, не универсальны в отношении уровня развития растительного разнообразия, достигнутого в определенную геологическую эпоху. Можно предположить, что, строго говоря, они относятся к эпохе от мела до современности, связанной с появлением и распространением такой высоко организованной и пластичной в эволюционном плане группы, как покрытосеменные растения. Для флор и основных групп растений палеозоя более обоснованным представляется вывод Р.Х. Вагнера [Wagner, 1984, с. 110] о том, что, “повидимому, эволюционное развитие флор экваториального пояса не проникало в высокие широты, где состав флор оставался более консервативным (пенсильванские флоры Гондваны часто датируются миссисипием из-за сходств во флористическом составе с флорами последнего)”.

В течение большей части фанерозоя развитие крупнейших (континентального масштаба) фитохорий и флор Земли, вероятнее всего, протекало существенно автохтонно и было связано с эволюцией эндемичных для них таксонов. Дальние скачкообразные миграции (дальние заносы), если и происходили, то имели весьма ограниченное флорогенетическое значение. Влияние процессов расселения и миграции растений отмечается в “контактных зонах” между соседними флорами и фитохориями регионального и ландшафтного уровней, а также при заселении новых и нарушенных земель.

Древние флоры²², подобно современным, по-видимому, отвечают развиваемому научной школой А.И. Толмачева представлению о флоре, как о природной динамической системе видов, в большинстве своем образующих сообщества, которая исторически сложилась на относительно обособ-

²² Вероятно, за исключением древнейшей растительности верхов силура – нижнего девона, находившейся на популяционно-ценотическом уровне организации.

ленной (в том числе, экологически), ограниченной территории в результате всего разнообразия эволюционных процессов (подробнее см.: [Теоретические и методические проблемы..., 1987]).

Следующие за флористическим уровнем расчленения растительного покрова фитоценозы низшего ранга (округа, провинции) также представляют собой обладающие системными свойствами, исторически сложившиеся образования, которые характеризуются своеобразным набором растительных ассоциаций и составом видов. Они являются центрами эндемизма и их территориальное "ядро" нередко окружено более или менее резко выраженными пограничными зонами, населенными широко распространенными видами. В пределах этих зон могут идти интенсивные процессы интрогрессивной гибридизации [Durden, 1974].

Миграции и расселение растений из тропиков в умеренные широты, при благоприятных условиях, по-видимому, шло в течение всей геологической истории, начиная с позднего девона. Подобные миграционные пути могли пролегать по восточному побережью древних континентов в зоне влияния муссонов и теплых течений.

По-видимому, как и предполагал С.В. Мейен, условия влажных экваториальных лесов являлись наиболее благоприятными для крупных морфологических преобразований, которые вели к образованию надродовых таксонов. Некоторые из этих новаций, вероятно, действительно были сальтационными и не носили характера непосредственных адаптаций. При этом в современных влажных тропических лесах скорости вымирания (как и скорости образования) видов очень высоки [Stenseth, 1984]. Поэтому миграции из экваториального пояса можно рассматривать как процесс, способствующий сохранению и увеличению растительного разнообразия на планете [Мейен, 2001].

В то же время, "колыбелью" целого ряда эволюционно продвинутых форм (в том числе, еврамерийских кордаитов, хвойных и некоторых других групп) являлись более возвышенные и сухие местообитания, располагавшиеся по окраинам влажных аккумулятивных низин экваториального пояса позднего палеозоя. В соответствии с представлениями Е.В. Вульфа, В.В. Жерихина и С.М. Разумовского, такие центры формообразования и миграций нередко располагались на периферии пояса с безморозным климатом.

В периоды потепления и при переходе к "теплой биосфере" (термоэрам) происходила активизация макроэволюционных процессов во внетропических фитоценозах. При наличии других необходимых условий оживлялись процессы растительных миграций из тропиков в умеренные широты. При этом, как отмечал С.В. Мейен, во время последующего похолодания эти мигранты обычно вымирали или медленно эволюционировали в узких таксономических рамках, редко превышающих ранг вида.

Во время крупных похолоданий и при переходе к "холодной биосфере" (гляциоэрам) происходило уменьшение интенсивности макроэволюционных процессов, прежде всего, в умеренных широтах.

Благодарности

Автор признателен А.В. Гоманькову, М.В. Дуранте, Ю.В. Мосейчик (все – Геологический институт РАН) за ценные замечания при подготовке настоящей статьи. Исследование было поддержано РФФИ (проект № 03-05-64331).

Литература

- Ананьев А.Р.* Важнейшие местонахождения девонских флор в Саяно-Алтайской горной области. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1959. 84 с.
- Ананьев В.А.* Главные местонахождения флор начала раннего карбона в Северо-Минусинской впадине. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. 86 с.
- Бетехтина О.А., Горелова С.Г., Дрягина Л.Л., Данилов В.И., Батяева С.К., Токарева П.А.* Верхний палеозой Ангариды. Фауна и флора. Новосибирск: Наука, 1988. 265 с.
- Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Т. III. Верхний палеозой. Новосибирск: СНИИГиМС, 1962. 568 с.
- Бобров А.А.* Филогенетические связи некоторых видов *Batrachium* (DC.) S.F.Gray (Ranunculaceae) Восточной Европы: Тез. докл. XI Междунар. совещ. по филологии растений. (Москва, 28–31 января 2003 г.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 23–24.
- Бураго В.И.* О флористических связях между западной и восточной частями Ангариды в перми // Палеонтол. журн. 1976. № 1. С. 94–103.
- Вахрамеев В.А.* Развитие ботанико-географических областей в течение палеозоя и мезозоя на территории Евразии // 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. 426 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 208).
- Вахрамеев В.А., Мейен С.В.* Флорогенез и стратиграфия // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). Под. ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002. С. 316–329.
- Владимирович В.П.* Артинская флора Урала. М.: ВИНТИ, 1981. 51 с. Деп. в ВИНТИ 7.05.1981 г. № 2391-81Деп.
- Вульф Е.В.* Введение в историческую географию растений. 2-е изд., испр. и доп. М.:Л.: Сельхозгиз, 1933. 415 с.
- Вульф Е.В.* Историческая география растений: История флор Земного шара. М.:Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с.

- Гоганова Л.А., Глухов А.М. Флора карбона и перми Семипалатинского полигона // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатъева. М.: ГЕОС, 2002. С. 140–141.
- Гоманьков А.В. "Псевдохвойные" и их положение в системе и филогении ранних пинописид // Чтения памяти Сергея Викторовича Мейена. 26 марта 1997 г. Сборник тезисов. Под ред. М.А. Ахметьева, А.В. Гоманькова. М.: Геол. ин-т РАН, 1997. С. 12–13.
- Дуранте М.В., Лувсанцэдэн У. Основные черты развития южной ветви Субангарской палеофлористической области // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатъева. М.: ГЕОС, 2002. С. 247–261.
- Еськов К.Ю. История Земли и жизни на ней. М.: МИРОС-МАИК "Наука/Интерпериодика", 2000. 352 с.
- Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицерные). М.: Наука, 1978. 200 с.
- Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф. Пермская флора Печорского Урала и хребта Пай-Хоя. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 56 с.
- Зимица В.Г. Флора ранней и начала поздней перми Южного Приморья. М.: Наука, 1977. 128 с.
- Зорин В.Т. Нижний карбон Минусинского прогиба (стратиграфия, флора). СПб.: ЗАО "Монитэк", 1998. 143 с.
- Игнатъев И.А. Метод Браун-Бланке в палеогеоботанике // Биол. науки. 1992. № 5. С. 26–34.
- Игнатъев И.А. Палеогеоботанические основы зонального расчленения континентальных флороносных отложений (на примере верхней перми Печорского бассейна и Приуралья) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1, № 5. С. 63–71.
- Капралов М.В. Три группы популяций *Saxifraga cernua* L. (Saxifragaceae) на Урале: Стратегии размножения, генетическое разнообразие и происхождение: Тез. докл. XI Междунар. совещ. по филогении растений (Москва, 28–31 января 2003 г.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 48–49.
- Крамнина Т.Е., Соколов Д.Д. Дискретность и континуальность таксонов и их диагностических признаков в систематике рода *Lotus* L. (Leguminosae): Тез. докл. XI Междунар. совещ. по филогении растений (Москва, 28–31 января 2003 г.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 54–55.
- Курченко Е.И. О сетчатом характере видообразования в роде *Agrostis* L.: Тез. докл. XI Междунар. совещ. по филогении растений (Москва, 28–31 января 2003 г.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 56–57.
- 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. Палеоботаника. 3-е изд., доп. М.;Л.: Госгеолгиздат, 1941. 495 с.
- Криштофович А.Н. Происхождение и развитие мезозойской флоры // Труды Юбилейной сессии Ленинградского государственного университета. Секция геолого-почвенных наук. Л.: Изд-во ЛГУ, 1946. С. 95–115.
- Криштофович А.Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Т. 2. Л.: Изд-во АН СССР, 1946. С. 21–86.
- Криштофович А.Н. Эволюция растений по данным палеоботаники // Проблемы палеоботаники. Вып. 1. 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.
- Криштофович А.Н. Из писем к В.А. Вахрамееву // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатъева. М.: ГЕОС, 2002. С. 21–32.
- Лазьков Г.А. Происхождение рода *Silene* L.: Тез. докл. XI Междунар. совещ. по филогении растений (Москва, 28–31 января 2003 г.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 57–58.
- Мейен С.В. Общие элементы в ангарской и гондванской флорах позднего палеозоя: параллелизм или миграция?: Тез. докл. XIII сессии Всес. Палеонтол. об-ва. 1967. С. 32–34.
- Мейен С.В. О возрасте острогской свиты Кузбасса и об аналогах намюра в континентальных отложениях Северной Азии // ДАН СССР. 1968. Т. 180, № 4. С. 186–189.
- Мейен С.В. Явления параллелизма и их значение для систематики ископаемых растений. (Автореф. докл., прочитанного 23.5.1969 г.) // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1969. Т. 44, вып. 6. С. 152.
- Мейен С.В. Пермские флоры Русской платформы и Приуралья // Тр. Палеонтологического ин-та АН СССР. Т. 130. М.: Наука, 1971. С. 294–308.
- Мейен С.В. Филогения высших растений и флорогенез // Палеонтология. М.: Наука, 1984. С. 75–80. (27 ГК. Секция С.02. Доклады; Т. 2).
- Мейен С.В. Пермские хвойные Западной Ангариды. М.: ВИНТИ, 1986а. 141 с. Деп. в ВИНТИ 21.03.1986 г. № 3405-B86.
- Мейен С.В. Флорогенез и эволюция растений // Природа. 1986б. № 11. С. 47–57.
- Мейен С.В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биологии. 1987а. Т. 48, № 3. С. 291–309.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справочное пособие. М.: Недра, 1987б. 403 с.
- Мейен С.В. Методы палеофлористических исследований и проблемы флорогенеза // Современная палеонтология: Методы. Направления. Проблемы. Практическое приложение: Справочное пособие. Т. 2. Под ред. В.В. Меннера и В.П. Макридина. М.: Недра, 1988. С. 31–44.
- Мейен С.В. Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990. 287 с.
- Мейен С.В. Флорогенетика – интегративный подход в палеоботанических исследованиях // Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987 гг.). Москва, 25–26 декабря 2000 г. Под ред. М.А. Ахметьева, А.В. Гоманькова, М.П. Долуденко, И.А. Игнатъева. М.: ГЕОС, 2001. С. 280–298.
- Мосейчик Ю.В. *Eskdalia olivieri* (Eichw.) Mosseichik – плауновидное из нижнего карбона Подмосковского бассейна (морфология, экология, географическое и стратиграфическое распространение) // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Гер-

- мана, М.П. Долуденко, И.А. Игнатъева. М.: ГЕОС, 2002. С. 193–217.
- Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 342 с. (Палеонтология СССР. Т. 12, ч. 3; Вып. 2).
- Олонова М.В. Проблемы филогении фестокоидных злаков: Тез. докл. XI Междунар. совещ. по филогении растений (Москва, 28–31 января 2003 г.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 75–77.
- Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна. Л.: Наука, 1982. 325 с.
- Папченков В.Г. Гибридная активность вселенца *Bidens frondosa* L. как фактор эволюции в роде *Bidens*: Тез. докл. XI Междунар. совещ. по филогении растений (Москва, 28–31 января 2003 г.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 80–81.
- Попов М.Г. Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с.
- Разумовский С.М. О происхождении и возрасте тропических и лавролистных флор // Бюл. Главн. ботан. сада. 1971. Вып. 82. С. 43–51.
- Стародубцев В.Н. О роли полиплоидии и гибридизации в эволюции высших растений: Тез. докл. XI Междунар. совещ. по филогении растений (Москва, 28–31 января 2003 г.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 96.
- Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Материалы II рабочего совещания по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л.: Наука, 1987. 283 с.
- Тимонин А.К., Озерова Л.В. Основы географии растений. М.: Моск. гос. отр. пед. ун-т, 2002. 136 с.
- Хахлов В.А. Материалы к познанию ископаемой флоры Кемеровского района Кузбасса // Тр. Том. ун-та. 1948. Т. 96. С. 1–20.
- Чиркова Е.Ф. Отчет о работе Восточно-Уральского фитостратиграфического отряда "Материалы по ископаемой флоре из двух угленосных толщ динантского яруса карбона на Урале". Артемовский: НКУП-СССР, Главуглеразведка, трест Свердловскуглеразведка, 1943–1944. 54 с.
- 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.
- Юрцева О.В. Роль гибридизации в микроэволюции спорышей (*Polygonum* L. s. str., sect. *Polygonum*, Polygonaceae): Тез. докл. XI Междунар. совещ. по филогении растений (Москва, 28–31 января 2003 г.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 116–117.
- Bouros A., Einor O.L., Gordon M., Meyen S.V., Wagner R.H. Propositions pour une classification chronostratigraphique internationale du Carbonifère // Industrie Minerale (France). 1978. Vol. 60, № 10. P. 469–483.
- Brongniart Ad. Considérations sur la nature des végétaux qui ont couvert la surface de la Terre aux diverse époques de sa formation, lues dans la séance publique de l'Académie des Sciences du 11 septembre 1837 // Compt. Ren. Acad. Sci. 1837. T. 5. P. 403–415.
- Cleal Ch.J., Thomas B.A. Tectonics, tropical forest distribution and global warming in the Late Palaeozoic // Acta Palaeobot. 1999. Suppl. 2 (Proc. 5th EPPC). P. 17–19.
- Durante M.V. Reconstruction of Late Paleozoic Climatic Changes in Angaraland according to Phytogeographic Data // Stratigraphy. Geol. Correlation. 1995. Vol 3, № 2. P. 123–133.
- Durante M.V. Global cooling in the middle Carboniferous // Carboniferous Newsletter. 2000. Vol. 18. P. 31–32.
- Durden Ch.J. Biomerization: an ecological theory of provincial differentiation // Ch.A. Ross (ed.). Paleogeographic provinces and provinciality. Soc. of economic paleontologists and mineralogists. Spec. Publ. № 21. Tulsa (Oklahoma), 1974. P. 18–53.
- Ganelin V.G., Durante M.V. Biostratigraphy of the Carboniferous of Angaraland // Carboniferous Newsletter. 2002. Vol. 20. P. 23–26.
- Goganova L.A., Laveine J.-P., Lemoigne Y., Durante M.V. General characteristics of the Carboniferous pteridosperm *Cardioperis* Goganova et al., from the uppermost Visean strata of Kuucheku colliery near Karaganda, Central Kazakhstan, CIS // Rev. Paleobiologie. 1992. Vol. spec., № 6. P. 167–219.
- Gomankov A.V., Moseichik Yu.V. Euramerian Articulates in the Carboniferous Flora of the Kuznetsk Basin (Zavialovo Locality) // Palaeontol. J. 2001. Vol. 35, № 6. P. 647–654.
- Heer O. Flora tertiaria helvetiae. Vol. 3. Winterthur, 1859. 377 p.
- Kerp J.H.F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. 2: On the presence of the ovuliferous organ *Authunia milleriensis* (Renault) Krasser (Peltaspermaceae) in the Lower Permian of the Nahe area (F.R.G.) and its relationship to *Callipteris conferta* (Sternberg) Brongniart // Acta Bot. Neerl. 1982. Vol. 31. P. 417–427.
- Meyen S.V. Parallelism and its significance for the systematics of fossil plants // Geophytology. 1971a. Vol. 1, № 1. P. 34–47.
- Meyen S.V. *Phyllothea*-like plants from the Upper Palaeozoic flora of Angaraland // Palaeontographica. 1971b. Abt. B. Bd. 133. Lfgs. 1–3. S. 1–33.
- Meyen S.V. Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // Palaeontographica. 1976. Abt. B. Bd. 157. Lfgs. 5–6. S. 112–157.
- Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biol. Mem. 1982. Vol. 7, № 1. P. 1–109.
- Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // Bot. Rev. 1984. Vol. 50, № 1. P. 1–111.
- 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.
- Meyen S.V. Geography of macroevolution in higher plants // Sov. Sci. Rev. G. Geol. 1992. Vol. 1. P. 39–70.
- 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 // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). Под. ред. М.А. Ахметъева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатъева. М.: ГЕОС, 2002. С. 232–246.
- Meyen S.V., Smoller H.G. The genus *Mostochkia* Chachlov (Upper Palaeozoic of Angaraland) and its bearing on the characteristics of the order Dicranophyllales (Pinopsida) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1986. Vol. 47. P. 205–223.

- Schlotheim E.F. von.* Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Ueberreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt erlaeutert. Gotha: Becker'sche Buchhandlung, 1820. S. I–LXII, 1–437.
- Seward A.C.* Plant life through the ages: A geological and Botanical Retrospect. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1931. 601 p.
- Stebbins G.L.* Flowering Plants. Evolution above the Species Level. Cambridge; Massachusetts: The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1974. P. I–XVIII, 1–399.
- Stenseth N.Chr.* The tropics: cradle or museum? // *Oikos*. 1984. Vol. 43, № 3. P. 417–420.
- 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.* Megafloreal zones of the Carboniferous // P.K. Sutherland, W.L. Manger (eds.). Neuvième Congrès International de Stratigraphie et de Geologie du Carbonifère. Washington and Champaign-Urbana, May 17–26, 1979. Compte Rendu. Vol. 2: Biostratigraphy. Carbondale; Edwardsville: Southern Illinois Univ. Press, 1984. P.109–134.
- Willis J.C.* Age and area. A Study in geographical distribution and origin of species. Cambridge: Cambridge University Press, 1922. 259 p.

Igor A. Ignatiev

General phytogeographical models and evolution of the Late Palaeozoic floras of Angaraland

General phytogeographical models, proposed by A.N. Kryshtofovich, E.V. Wulf, S.V. Meyen and several other authors, are analyzed. Possible applications of these models for analysis of the Late Palaeozoic floras of Angaraland evolution, particularly in connection with the problem of the importance of equatorial plant migrations for the formation of taxonomical and coenotic diversity of the temperate floras of geological past, are discussed.