

И.А. Игнатъев

**ПРИНЦИПЫ И ЗАДАЧИ
ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ СУШИ
В ПАЛЕОЗОЕ**

Рассматриваются сущность, принципы и эволюционные предпосылки палеофлористического районирования суши. Эволюции фитохорий присущи направленность и конвергентность. Сходство фитохорий обусловлено не только их исторической преемственностью и влиянием миграций и флористического обмена, но и географическими закономерностями эволюции растений. Формулируются критерии сравнимости ископаемых флор. Анализируется типология палеофлористических границ. В русле идей С.В. Мейена районирование предлагается осуществлять не только «сверху», но и «снизу» – от минимально различимых палеофлористических единиц. Общий подход видится в реконструкции системы фитохорий, аналогичных современным. Он связан с использованием детальных палеогеографических карт и систематическим комплексированием палеоботанических данных с результатами палеоклиматических, литологических, палеотектонических, историко-геологических и других исследований.

I.A. Ignatiev

**PRINCIPLES AND METHODS
OF LAND PALAEOFLORESTIC ZONATION
IN THE PALAEOZOIC**

The essence, principles and the evolutionary premises of land palaeofloristic zonation are discussed. The phytochorion evolution is characterized by direction and convergence. The similarity of phytochoria is caused not only by their historical continuity and by migration and floristic interchange influence, but also by the geographical peculiarities of plant evolution. The criteria of flora comparison are formulated. The typology of palaeofloristic boundaries are analyzed. Following to S.V. Meyen's ideas, it is proposed to realize the zonation not only «from above», but also «from below», i.e. from the minimum recognizeble palaeofloristic units. The general approach seems to be a reconstruction of phytochoria, comparable with the present day ones. It is connected with the use of detail palaeogeographical maps and with the methodical synthesis of palaeobotanical data with the results of palaeoclimatic, lithological, palaeotectonic, historical geology and other geological and biological disciplines.

ВВЕДЕНИЕ

Сущность ботанико-географического (и палеофлористического) районирования состоит в *мерономической* (в понимании С.В. Мейена, [1977]) процедуре *расчленения* растительного покрова Земли на естественные хорологические (пространственные) выделы различного масштаба и представлении результатов этого расчленения в виде иерархической системы соподчиненных единиц (*фитохорий*) и карт (схем) их распространения.

Фактор	Масштаб			
	планетарный (10^6-10^8)	региональный (10^2-10^5)	ландшафтный ($1-10^2$)	ценотический (1)
Сональная радиация, суммы температур				
Сезонные факторы (время года)				
Формы рельефа				
Факторы высотной поясности				
Океаничность, континентальность климата				
Антропогенное влияние				
Поемность, эрозия				
Свойства почвы (механический состав, плодородие)				
Свет				
Межвидовые взаимоотношения				

Рис. 1. Уровни организации растительного покрова Земли и их ведущие факторы (по: [Мазинг, 1988])

В скобках – размерность, км²

Естественность такого расчленения определяется, помимо общности исторической судьбы, сложением единиц различного масштаба под преобладающим влиянием определенных групп факторов. Каждый уровень организации растительности – *ценотический*, *ландшафтный*, *региональный* и *планетарный* – характеризуется своим набором этих факторов [Мазинг, 1988] (рис. 1).

Районирование может осуществляться по двум категориям признаков. Формально различают *флористические* (основанные на учете таксономического состава) и *физиономические* (опирающиеся на доминирующие жизненные формы растений верхнего яруса или яруса с наибольшим покрытием в растительных сообществах) подходы. Однако на практике эти подходы нередко комбинируются. На ландшафтном и ценотическом уровнях возрастает значение флористических критериев, более тонко отражающих экологические особенности местообитаний. Напротив, на региональном и планетарном уровнях большее значение приобретают тесно связанные с макроклиматом физиономические показатели [Александрова, 1969; Шмитхюзен, 1966].

Современная система ботанико-географического районирования опирается на отдельные группы растений и, в этом смысле, лишь выборочно отражает пространственное разнообразие растительного покрова. Ботанико-географы всегда имеют дело лишь с частью растений изучаемых флор (так называемыми *парциальными* флорами – флорами сосудистых растений, бриофлорами, альгофлорами и т.д.), но об этом, по выражению А.К. Тимонина [Тимонин, Озерова, 2002], обычно «стыдливо умалчивают».

Современные схемы ботанико-географического районирования Земли, продолжающие традицию схемы А. Энглера [Engler, 1878, 1882], основаны на распространении покрытосеменных и, в меньшей степени, голосеменных и папоротников [Воронов и др., 1985, 2002; Второв, Дроздов, 2001; Попов, 1963; Шафер, 1956; Шмитхюзен, 1966]. Использование других групп растений ограничено их меньшим географическим распространением и более слабой изученностью.

Для целей палеофлористического районирования суши обычно также служат не все группы ископаемых растений, а лишь те из них, которые имеют хорошую представленность в геологической летописи и широкое географическое распространение в сочетании с выраженным эндемизмом на семейственном, родовом и видовом уровнях. Такие группы предлагается называть *осевыми*. В принципе, они могут быть как моно-, так и полифилетическими.

Существующие схемы палеофлористического районирования для верхнего палеозоя и мезозоя основаны, в основном, на распространении осевых групп голосеменных и высших споровых растений – папоротников, плауновидных, кордаитов, хвойных и др. [Вахрамеев и др., 1970; Vakhrameev et al., 1978]. При этом уже для нижнего карбона указать осевые группы невозможно и районирование приходится осуществлять иным путем, основываясь на особенностях развития родового и видового эндемизма¹.

Географическое распространение растений (в том числе ископаемых) зависит от уровня их морфологической организации, эволюционной пластичности, способности к распространению и экогенетической экспансии. Косвенным, но важным фактором является *возраст таксона*, связанный с шириной его распространения, хотя предполагавшаяся Дж.К. Виллисом [Willis, 1922] прямая зависимость между возрастом и размерами ареала таксона часто искажается влиянием других причин [Вульф, 1927, 1933].

С этой точки зрения, современная схема ботанико-географического деления Земли, основанная, в первую очередь, на распространении покрытосеменных растений, является во многом уникальной. До появления цветковых история планеты не знала группы с подобными способностями к экспансии. Нынешняя «ангиоспермоцентричная» система фитохорий начала формироваться в конце мела – начале палеогена [Ахметьев, 1990, 1999].

В мезозое и палеозое все реже встречаются типичные для покрытосеменных, как мы предлагаем называть их, *виллисовские таксоны*, – семейства из группы генетически связанных родов, и роды из связанных происхождением видов, – которые динамично развиваются и способны к широкому распространению, во время которого они, по образному выражению Дж.К. Виллиса [Willis, 1922], «роняют» возникающие виды.

Чем древнее эпоха, тем, в целом, ниже организация растений и их способность к широкому распространению (особенно, к дальним, скачкообразным миграциям). Мезозойские и палеозойские формы демонстрируют все большую «оседлость». Как отмечал С.В. Мейен [1981, с. 126], «смена палеозойских флор на мезозойские происходила на фоне расширявшейся миграции растений, ранее сидевших по своим областям». Если фитогеография кайнозоя – это мир растущих межрегиональных и межконтинентальных связей, с тенденциями к глобализации, то в мезозое и, особенно, в палеозое господствует провинциализм развивавшихся автохтонно «локальных растительных миров».

¹ См. статью Ю.В. Мосейчик в настоящем сборнике.

В качестве примера можно привести семейство ивовых (*Salicaceae*), которое, начиная с палеоцена, распространилось не только в умеренных и холодных областях Северного полушария, но проникло на юг Южной Америки, Южной Африки и Юго-Восточной Азии [Ахметьев, 2003; Тахтаджян, 1987].

Для сравнения, экспансионистские успехи палеозойских голосеменных были гораздо скромнее. Так, своеобразные кордаитовые растения, определявшие облик растительности древнего материка Ангариды с середины карбона до конца перми, так и не вышли за его пределы, медленно заселяя плакоры и пространства аккумулятивных низин и образовав два эндемичных семейства – руфлориевых (*Rufloiriaceae*) и войновские (Vojnovskyaceae) [Мейен, 1987б].

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

В основе многих ботанико-географических построений лежит совокупность далеко не очевидных эволюционных предпосылок, идущих из классического дарвинизма. Свод этих положений, опирающихся на цитаты из «Происхождения видов» Ч. Дарвина, дан в работе Е.В. Вульфа [1944, с. 5–9]. Главным из них является представление об универсальности монотопного, монофилетического, дивергентного возникновения видов, родов и более высоких таксонов растений путем ведомых отбором медленных, мелких изменений адаптационного характера. Фитохории рассматриваются как уникальные хронологические образования, ранг которых, определяемый, прежде всего, таксономическим уровнем эндемизма, является функцией длительности их автохтонного развития.

В то же время, убедительные доводы о возможности политопного происхождения видов и более высоких таксонов приводились не раз [Толмачев, 1958].

Значительную роль в эволюции растений играли процессы гибридизации [Попов, 1963]. По данным О.В. Юрцевой и П.Ю. Жмылева [2004], 30–80% современных видов имеют гибридогенное происхождение. Некоторые гибриды превосходят по фертильности и приспособленности родителей, а также отличаются от них по экологическим требованиям, что создает предпосылки для их закрепления и распространения при наличии подходящих биотопов. Молекулярные методы также подтверждают веерное, конвергентное и политопное образование некоторых современных гибридов, а также существование древней («скрытой») гибридизации и «сетчатой» эволюции некоторых таксонов. При этом отдаленная (межродовая) гибридизация носит более случайный и редкий характер (там же).

Как отмечал А.Н. Криштофович [1950, с. 24], «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. 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» (там же).

По мнению некоторых биогеографов, современная картина ареалов животных и растений может быть понята лишь при допущении независимого развития сходных форм в разных частях Земли – иначе не удастся объяснить образование многих крупных дизъюнкций ареалов, разделенных тысячами километров океанических акваторий [Croizat, 1952].

На конвергентное развитие как одну из возможных причин амфибореальности² указывал Л.С. Берг [1947].

Подобные представления соответствуют принципиально отличной от дарвинизма эволюционной концепции *номогенеза*, выдвинутой в 1922 г. тем же Бергом [1977]. Современную форму этой теории придали А.А. Любищев [1982], С.В. Мейен [1974, 1975; Meyen, 1978 и др.] и Ю.В. Чайковский [1990; 2003а, б]. По их представлениям, эволюция протекает на основе имманентных закономерностей развертывания биоразнообразия и может быть уподоблена заполнению клеток в объективно заданной таблице органических форм. Могут возникать лишь те формы, которые предусмотрены в таблице. Отбор играет консервативную роль, замедляя или запрещая реализацию тех или иных потенциалов.

«Процесс эволюции, – писал Л.С. Берг [1977, с. 310], – следует представлять себе таким образом. Значительное количество, десятки тысяч, первичных организмов развивались параллельно, испытывая конвергентно приблизительно одинаковые превращения и совершая этот процесс одни быстрее, другие медленнее. ...Развитие органического мира идет полифилетично».

НОМОГЕНЕЗ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФИТОХОРИЙ

Из номогенетической концепции вытекает, что процессам становления фитохорий и их таксономического разнообразия должны быть свойственны направленность и множественные параллелизмы. Сходство фитохорий есть

² Амфибореальностью Л.С. Берг [1947, с. 116] называл такое распространение организмов, при котором они встречаются на западе и на востоке умеренных широт, но отсутствуют по середине.

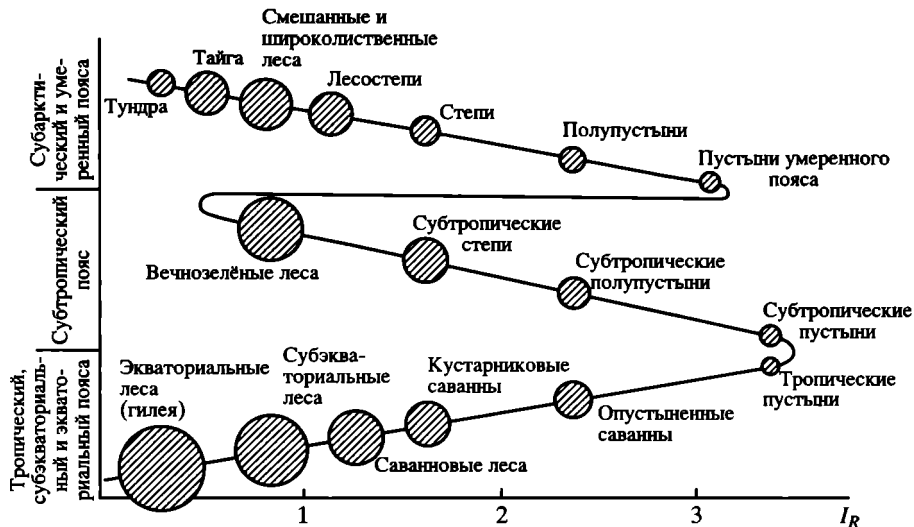


Рис. 2. Глобальный параллелизм в развитии растительных формаций, обусловленный «периодическим законом географической зональности» (по: [Географический энциклопедический словарь..., 1988]

I_R – радиационный индекс; относительный размер кружков отвечает биологической продуктивности соответствующих ландшафтов и господствующих растительных формаций

результат не только их непосредственной преемственности, миграций и флористического обмена, но и географических закономерностей эволюции растений.

Яркий пример глобального параллелизма в развитии растительного мира связан с «периодическим законом географической зональности», установленным в 1956 г. А.А. Григорьевым и М.И. Будыко. По нему, географические зоны – тропический, субтропический, умеренный и субарктический пояса обладают рядом периодически повторяющихся общих черт в строении растительных формаций (рис. 2). Объясняется это тем, что величины радиационного индекса сухости (отношения радиационного баланса к количеству тепла, необходимого для испарения годовой суммы осадков) изменяются в разных зонах от 0 до 4–5. При этом трижды между полюсами они близки к единице, что соответствует наибольшей биологической продуктивности ландшафтов и развитию лесных экосистем.

Давно известно явление конвергенции (в том числе, групповой) жизненных форм современных наземных и водных растений в сходных условиях [Шафер, 1956].

В фитоценологии также обратил на себя внимание параллелизм состава сообществ, обусловленный взаимозаменяемостью видов и повторением одних и тех же индикаторных групп видов в разных условиях [Миркин, Наумова, 1998]. В качестве примеров Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова (там же) приводят «группы эвритопных видов, устойчивых к выпасу, засолению или каменистости почв, видов в сообществах с разным режимом увлажнения» и т.д.

* * *

История позднепалеозойских флор Земли также свидетельствует о широком развитии параллелизмов и направленности эволюции. По данным С.В. Мейена [Meуen, 1971a], члены рядов изменчивости листьев ископаемых растений могут быть представлены как результат сложной перекombинации ограниченного (хотя и достаточно большого) набора слабо скоррелированных друг с другом признаков. При этом появление одного и того же признака в разных рядах (у разных групп растений) происходило геологически неодновременно, а ряды форм, построенные по возрастанию сложности, не совпадают с последовательностью появления форм в разрезе (рис. 3).

По мнению Мейена [Meуen, 1971a], развитие параллелизмов, вероятно, связано с ограниченностью числа модусов морфогенеза высших растений (спиральность, полярность, дифференциальные градиенты и др.), а также с малым


























Ряды	Обобщенные морфологические типы							
Глоссоптериды								
<i>Nilssoniopteris</i>								
<i>Ctenis</i>								
Пельтаспермовые								
<i>Paragondwanidium</i>								
Користоспермовые								
<i>Pachypteris</i>								
<i>Archaeopteris</i>								

Рис. 3. Параллельные ряды эволюции листа некоторых групп ископаемых растений; морфология листьев показана схематично (по: [Meуen, 1971a])

1 – *Rubidgea* и «преглоссоптериды»; 2 – *Rhabdotaenia*; 3 – *Glossopteria*; 4 – *Pteronilsson*; 5 – *Nilssoniopteris*; 6 – *Pterophyllum*; 7 – *Dictyozamites*; 8 – *Otozamites*; 9 – *Doratophyllum* и *Macrotaeniopteris*; 10 – *Antrophiopsis*; 11 – *Pseudoctenis*; 12 – *Ctenis*; 13 – *Amdrupia* и *Zamiopsis* (?); 14 – *Tatarina*; 15 – *Scytophyllum*; 16 – *Lepidopteris*; 17 – *Angaridium mongolicum*; 18 – *Paragondwanidium sibiricum*; 19 – *Paragondwanidium kumpanii*; 20 – *Dicroidium hughesii*; 21 – *Dicroidium odontopteroides*, *D. feistmantelii*, *Hoegia papillata*; 22, 23 – *Pachypteris*; 24 – *Eddyia*; 25 – *Archaeopteris*

количеством направлений, в которых осуществлялись морфологические преобразования в филогенезе (изгиб, планация, перевершинивание и т.д.).

Чем проще и примитивнее формы, тем более ограничено у них число модусов морфогенеза и направлений морфологических преобразований, но, при этом, шире (при прочих равных условиях) должны быть распространены явления параллелизма.

При этом морфологическими (в том числе, параллельными) преобразованиями захватываются признаки в основном невысокого таксономического «веса».

Поэтому можно ожидать, например, что географическая дифференциация относительно просто устроенного растительного покрова девона и раннего карбона на всех уровнях будет проявляться в признаках формальных таксонов невысокого ранга, в основном, родов и видов [ср.: Мосейчик, Игнатъев, 2003].

Значительную роль параллельной эволюции показало сравнительное изучение бореальных ангарских и нотальных гондванских флор позднего палеозоя [Мейен, 1967а, б; Меуен, 1967, 1969а, б, 1971а, б, 1972, 1975, 1977]. С одной стороны, в них были выявлены отдельные общие элементы, развивавшиеся в сходном направлении, а, с другой – множественные параллелизмы в эволюции нескольких крупных групп растений, произрастающих в сходных ландшафтно-климатических условиях.

Широкое развитие параллелизмов обуславливает физиономическое сходство господствующих растительных формаций и жизненных форм растений бореальных и нотальных фитохорий. «Периодический закон географической зональности» определяет симметрию в расположении «конвергентных» формаций относительно экватора, нарушаемую неравномерной концентрацией материковых масс и горных массивов в Северном и Южном полушариях.

Таксономический уровень эндемизма фитохорий зависит не только от длительности их автохтонного развития в направлении приспособления к внешним условиям, но и от интенсивности макроэволюционных процессов в разных широтных и ландшафтно-климатических зонах. При этом макроэволюционные эпизоды могут носить неадаптивный, сальтационный характер [Мейен, 1987а].

Высказывалось мнение [Мейен, 1987а] о появлении практически всех порядков высших споровых и семенных растений в экваториальном поясе и прилегавших к нему экотонных фитохориях. Несмотря на крайность этого представления³ и размытость экваториально-полярных градиентов таксономического разнообразия растений [Тимонин, Озерова, 2002], следует признать общее уменьшение интенсивности макроэволюционных процессов по направлению от экватора к полюсам, выражающееся, в частности, в падении таксономического уровня эндемизма [Алехин, 1944; Шафер, 1956].

Отсюда следует *полярнопетальное* (направленное от экватора к полюсам) изменение фитохориономического «веса» признаков, связанных с таксономическим уровнем эндемизма. В направлении полюсов все более крупные фитохории приходится выделять по эндемикам невысокого ранга, ис-

³ Подробнее см.: [Игнатъев, 2003].

пользуя вместо семейств роды и виды. Одновременно растет значение таких не ботанических критериев, как размер и ландшафтно-климатическая приуроченность фитоценозов [Тимонин, Озерова, 2002].

ПРОБЛЕМА СРАВНИМОСТИ ИСКОПАЕМЫХ ФЛОР

История представлений о критериях сравнимости современных флор подробно рассмотрена В.М. Шмидтом [1987].

Впервые этой проблемой занялся А. Декандоль [A. DeCandolle, 1855], понявший, что «абсурдно сравнивать с точки зрения общего числа видов области, которые не являлись бы заметно одинаковыми по своей площади» (там же, с. 1270).

Позднее выяснилось, что видовое богатство флор зависит не только от занимаемой ими площади, но и от множества других факторов. Поэтому сравнение одинаковых площадей региональных флор, в общем, не гарантирует учета их важных местных особенностей.

В 1941 г. А.И. Толмачев сформулировал два основных принципа сравнимости флор: 1) ограниченный размер их площадей, обеспечивающий ценоотическую однородность, и 2) высокая степень флористической изученности (полноты выявления их таксономического состава).

Опираясь на эти принципы, Толмачев [1974, 1986] ввел понятие *конкретной* или *элементарной флоры*. Последние представляют собой вполне однородные, дифференцированные только экологически, но не географически, исторически сложившиеся локальные общности, образующие растительный покров на низшем надценотическом уровне.

По представлениям Толмачева [1974, с. 185–186], «совокупность видов, ее (конкретную флору) слагающих, распространена на всем протяжении занимаемого флорой района, образуя лишь различные растительные группировки и занимая отдельные участки территории в зависимости от их чисто местных особенностей. Участкам с одинаковыми условиями в пределах района соответствуют одинаковые комбинации видов... Каждая растительная ассоциация характеризуется в пределах района конкретной флоры относительным постоянством своего видового состава, причем правило это повторяется во всех наблюдаемых в районе ассоциациях. Флористические различия между отдельными участками района представляют непосредственное отражение разнообразия частных условий местообитаний (и в какой-то мере случайности)».

По мнению Толмачева, конкретные флоры должны служить опорными единицами для флористических сравнений любого масштаба. Предложенный им подход был развит его многочисленными учениками и последователями [Теоретические и методические проблемы... , 1987].

* * *

В палеоботанике палеозоя проблема сравнимости ископаемых флор фактически не ставилась, что порождает существенный субъективизм палеофлористических сравнений.

Так, если раннекаменноугольные флоры Европы и Северной Америки относятся к одной Еврамерийской области на основании достаточно высокой таксономической, территориальной, флорогенетической и ландшафтно-климатической общности, то принадлежность к той же фитохории одно-возрастных флор Казахстана [Вахрамеев и др., 1970; Мейен, 1987б; Vakhrameev et al., 1978] уже не столь очевидна. Как и в других подобных случаях, речь идет о субъективно оцениваемом сходстве флор по дисперсным органам растений, не опирающемся на более строгие сравнения и флорогенетические реконструкции (ср.: [Игнатъев, 2003]).

Суммируя предлагавшиеся подходы, можно сформулировать следующие критерии сравнимости ископаемых флор (*тафофлор*):

1) наличие характерных разновидностей тафоценозов, отвечающих определенным типам материнских сообществ (*критерий ценотического своеобразия*);

2) эти типы тафоценозов должны быть представлены, в том числе, автохтонными или гипоавтохтонными захоронениями (*критерий сохранения первичных пространственных отношений*);

3) приуроченность к определенным обстановкам и гипсометрическому уровню седиментации⁴; представленность растительными остатками определенных морфологических категорий, формы и степени сохранности (*критерий тафономического единства*);

4) ограниченная площадь распространения (*критерий экоценотической целостности*);

5) полнота таксономической изученности.

По аналогии с конкретными флорами А.И. Толмачева можно ввести понятие *элементарной тафофлоры* – распространенной на ограниченной территории в течение определенного времени совокупности видов ископаемых растений, которые представлены характерным набором типов тафоценозов, отвечающих дифференцированным лишь экологически (но не географически) древним растительным группировкам.

Элементарные тафофлоры являются минимальными единицами надценотической природы, на которые может быть расчленена в пространстве и времени палеосукцессия (прежде всего, ценогенная) в понимании В.А. Красилова [1969, 1972]⁵. В общем случае они не соответствуют определенной конкретной флоре геологического прошлого, а отражают ценотическое разнообразие нескольких таких флор.

⁴ Г.Н. Садовников [2002] различает три высотных уровня седиментации: *нижний* (приморские низины, приуроченные к нулевым отметкам базиса эрозии), *средний* (поймы и русла рек, озера и днища приозерных низин областей седиментации низменной, равнинной суши; отметки базиса эрозии до 300 м) и *верхний* (в межгорных котловинах и вулканических постройках, располагающихся на более высоких отметках).

⁵ Красилов [1972, с. 135–136] называет палеосукцессией «последовательность смен тафоценозов в разрезе», которая может быть связана как с изменениями материнских фитоценозов (ценогенная палеосукцессия), так и с условиями захоронения (*тафогенная* палеосукцессия). Как справедливо отметил В.В. Жеряхин (2003б), реально наблюдаемые палеосукцессии обычно имеют комплексную (ценогенно-тафогенную) природу.

Как в случае конкретных флор, главное значение элементарных тафофлор состоит в их *принципиальной равноценности* как природных образований, обеспечивающей их «сравнимость друг с другом независимо от того, с флорой какой страны мы имеем дело и независимо от степени изученности во флористическом отношении соответствующей страны в целом» [Толмачев, 1974, с. 188].

Эффективным способом выделения типов тафоценозов для характеристики элементарных тафофлор является применение к ископаемому материалу интуитивно-статистических методик и процедур *метода классификации растительности по Ж. Браун-Бланке* [Игнатъев, 1991, 1992а, б, 1993].

ПРИНЦИПЫ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

Основные понятия и принципы палеофлористического районирования суши наиболее подробно рассмотрены С.В. Мейеном [Вахрамеев и др., 1970; Мейен, 1968, 1976, 1987, 1988; Макридин, Мейен, 1988].

В основу предложенных Мейеном схем районирования территории Евразии в карбоне и перми были положены, по его словам, «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 фитоценологии определялся с учетом ее происхождения и дальнейшей судьбы» [Vakhrameev et al., 1978, с. 13].

В то же время, необходимо признать, что выделенные Мейеном фитогеографические единицы, как и большинство других фитоценологий палеозоя и мезозоя, несопоставимы с современными и фактически представляют собой области распространения определенных комплексов растительных остатков.

Определение ранга и диагностика таких единиц производятся, в основном, «сверху», на заключительном этапе исследования, что обуславливает значительный субъективизм этих процедур.

Альтернативный подход заключается в реконструкции системы фитоценологий, аналогичных современным. Он связан с использованием детальных палеогеографических карт и систематическим комплексированием данных палеофлористического районирования с результатами палеоклиматических, литологических, палеотектонических, историко-геологических и других исследований.

В развитие идей С.В. Мейена [Vakhrameev et al., 1978], районирование предлагается осуществлять не только «сверху», но и «снизу», от минимально различимых естественных палеофлористических единиц [Мосейчик, Игнатъев, 2003].

В качестве минимальной единицы палеофлористического районирования предлагается *округ* [Мосейчик, Игнатъев, 2003], устанавливаемый для

совокупности близко сходных, генетически связанных элементарных тафофлор⁶.

В палеогеографическом плане такая единица соответствует минимальному естественному палеоландшафтному выделу субрегионального масштаба.

Границы округов интерполируются не только по местонахождениям соответствующих элементарных тафофлор, но и по распространению следов ландшафтно-седиментационных обстановок, к которым они приурочены.

С точки зрения эндемизма, округ характеризуется характерным набором эндемиков видового и родового уровней.

ТИПОЛОГИЯ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКИХ ГРАНИЦ

По авторитетной оценке С.В. Мейена, самым слабым пунктом современных палеофитогеографических исследований являются границы между основными фитохориями. Так, для позднего палеозоя нельзя указать ни одной границы, которую можно было бы считать удовлетворительно изученной. По существу, они являются линиями, проводимыми методами интерполяции между местонахождениями растительных остатков, относящимися к разным фитохориям. В идеале эти линии должны быть обоснованы более обстоятельно, в том числе, фациально-литологическими, палеогеографическими и палеотектоническими данными, но к этому палеофлористика пока не готова⁷.

Мейен различал два основных типа таких палеофлористических границ. На границах первого типа происходит постепенная смена флористических комплексов, а сами они носят нерезкий (*эктонный*) характер. Если эта смена происходит на достаточно обширной территории возникают *эктонные фитохории*. В качестве примера Мейен приводил выделенную им Субангарскую палеофлористическую область перми, протягивавшуюся вдоль юго-западной периферии Ангариды [Meуen, 2002].

Другой тип границ С.В. Мейен связывал с тектоническим сближением литосферных плит. «Совершенно иное соотношение, – писал он⁸, – наблюдается на других границах палеофлористических областей. Хотя мы не видим достаточно хорошей последовательности близко расположенных местонахождений, можно предполагать, что эти границы чрезвычайно резкие.

Так, в южной и юго-западной Монголии мы видим типично ангарские комплексы верхнепермской флоры, относящиеся к Дальневосточной провинции Ангарской области. Менее, чем в 500 км юго-восточнее мы оказываемся среди местонахождений типично катазиатской флоры. При этом в

⁶ При невозможности выделения элементарных тафофлор округа объединяют комплексы растительных остатков (обязательно наличие автохтонных и гипсоавтохтонных тафоценозов), приуроченные к ограниченному району и отрезку геологического времени.

⁷ «Соотношение тектонических и палеофлористических границ»: Неопубликованная рукопись, датированная июлем 1979 г. Хранится в научном архиве С.В. Мейена.

⁸ Там же.

монгольских местонахождениях есть лишь совершенно ничтожная примесь катазиатских или предположительно катазиатских растений. Столь же малое или еще меньшее количество ангарских растений указывается из катазиатских местонаждений. Таким образом, на очень коротком расстоянии происходит почти полная смена флористических комплексов.

Граница между ангарской и катазиатской флорами на Дальнем Востоке [Дуранте, 1971, 1976; Vakhtameev et al., 1978] еще более резкая. По-видимому, здесь ширина зоны перехода между двумя флорами сокращается до нескольких десятков километров [Зими́на, 1977].

Сходная картина складывается и на границе гондванской и катазиатской флор в Восточных Гималаях. Здесь в провинции Юньнань флора чисто катазиатская без какой-либо примеси гондванских элементов. В пограничных районах Индии в гондванских комплексах не обнаружено никаких катазиатских элементов...

Можно предполагать, что резкие (неэкотонные) границы фитохорий карбона и перми указывают на вторичное (тектоническое) сближение соответствующих фитохорий. В этом отношении палеоботанические данные хорошо согласуются с мобилистскими представлениями об истории континентов».

* * *

Оба рассмотренных типа палеофлористических границ, строго говоря, не являются фитогеографическими. Они оконтуривают современное пространственное распространение определенных комплексов растительных остатков фактически, безотносительно к характеру и очертаниям границ древних фитохорий. Последние могут быть установлены путем специальной *исторической реконструкции*, осуществляемой с привлечением широкого спектра историко-геологических, палеогеографических, литологических и палеоклиматических данных.

Одной из важнейших концептуальных предпосылок подобных реконструкций служит *типология* фитогеографических границ, которую можно рассматривать как инвариантную в отношении больших интервалов геологического времени.

Один из вариантов такой типологии может быть взят с необходимыми изменениями из работы Е.В. Вульфа [1933]. В его основе лежит типология границ ареалов видов птиц, предложенная в 1922 г. зоогеографом В.В. Станчинским, а затем модифицированная Вульфом для растений. Поскольку границы фитохорий любого ранга, в конечном счете, опираются на границы ареалов таксонов, представляя собой их сгущения (*синператы* [Воронов и др., 1985]), эта типология, с соответствующими коррективами, может быть перенесена на границы фитохорий.

Таким образом, предлагается различать следующие основные типы палеофитогеографических границ.

1. **Стативные** (от лат. *stativus* – неподвижный) – исторически сложившиеся, длительно существующие и малоизменяющиеся (в масштабе геологических эпох) границы.

Это основной тип границ, изучаемый палеофлористикой и фиксируемый на палеофлористических картах, создаваемых, как правило, для достаточно продолжительных временных интервалов (срезов).

Он подразделяется на следующие два подтипа.

а. *Импедитные*, или *барьерные*, границы (от лат. *impeditus* – непроходимый), обусловленные непреодолимыми для видов препятствиями, прежде всего, – различными физико-географическими барьерами (горы, моря, широкие реки и т.п.).

Основным критерием распознавания таких границ является их примерное совпадение с одним из таких барьеров. Как отмечает А.К. Тимонин [Тимонин, Озерова, 2002], детальное изучение границ ареалов показывает, что обычно они не достигают непосредственно физико-географического барьера. Это может быть связано с тем, что при приближении к барьеру все или некоторые абиотические факторы достигают таких, не выходящих за пределы толерантности вида критических значений, которые делают его неспособным конкурировать с другими видами, поскольку для последних те же значения абиотических факторов более благоприятны. То же касается следующего подтипа стативных границ (см. ниже).

В палеофлористике импедитные границы условно интерполируются по крупнейшим палеогеографическим барьерам. Типичным примером импедитной границы является западная граница Ангарского царства, в течение большей части перми определявшаяся существованием Уральского морского бассейна [Вахрамеев и др., 1970; Vakhrameev et al., 1978] (рис. 4).

б. *Стационарные* границы (от лат. *statio, stationis* – станция) обуславливаются отсутствием подходящих *стаций* – мест с благоприятными для жизни вида биотическими, климатическими и эдафическими условиями.

В палеофлористике этот подтип стативных границ условно интерполируется по контурам палеоландшафтных выделов различного масштаба, с учетом палеоклиматических и палеопочвенных индикаторов.

Примером стационарной границы является граница между Печорской провинцией Сибирской области и Субангарской областью Ангарского царства в ранней перми в интерпретации С.В. Мейена [1987б, 1990]. Она связана с постепенным переходом от относительно гумидных, углеобразующих обстановок к семиаридной или аридной ландшафтно-климатической зоне с гипсоносными, а затем соленосными фациями лагун повышенной солёности, отчетливо выраженными уже на юге Печорской синеклизы [Геология..., 1965] (см. рис. 4).

2. *Транзитивные* границы (от лат. *transitivus* – переходный, меняющийся). К этому типу относятся заметно меняющиеся (в течение геологических веков и более коротких интервалов) границы.

Различаются также два подтипа.

а. *Прогрессирующие* транзитивные границы, связанные с миграциями, расселением и, соответственно, расширением ареалов видов.

б. *Регрессирующие* транзитивные границы, связанные с сокращением областей распространения растений.

Примером последних является восточная граница Еврамерийского цар-

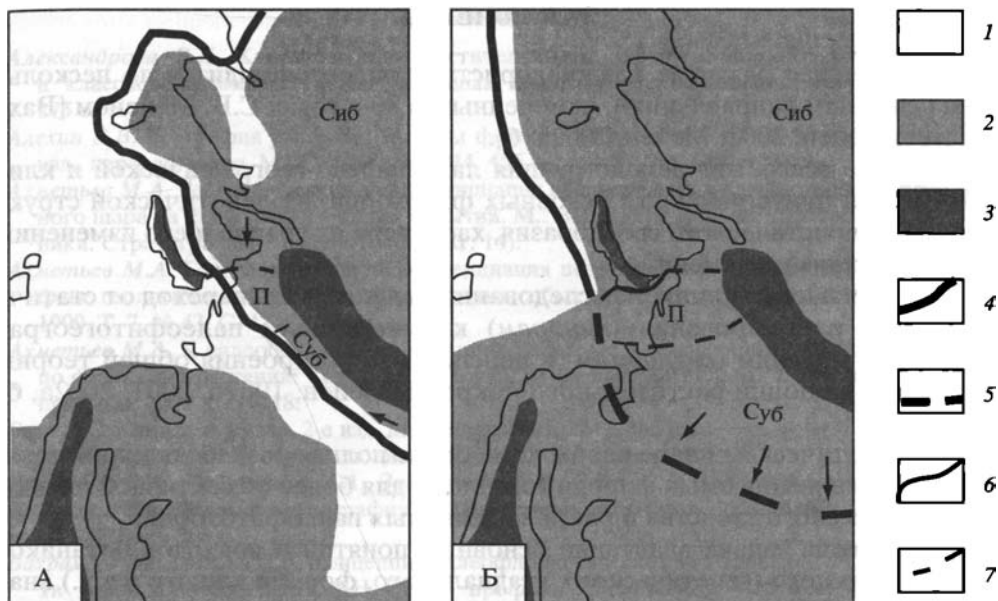


Рис. 4. Палеофлористическое районирование западной окраины Ангариды в перми
 А – кунгурский век; Б – вторая половина татарского века

1 – море; 2 – равнинная суша; 3 – горные сооружения; 4 – импедитная граница Ангарского палеофлористического царства по побережью морского бассейна и совпадающие с ней границы его областей и провинций; 5 – прогрессирующая транзитивная граница Ангарского царства в конце татарского века; 6 – импедитный участок границы Печорской провинции; 7 – стационарная граница Печорской провинции и Субангарской области Ангарского царства. Суб – Субангарская область Ангарского царства; П – Печорская провинция Сибирской области Ангарского царства; Сиб – Сибирская область Ангарского царства; стрелками показаны направления миграций и флористического обмена

ства в позднем визе и серпухове, перемещавшаяся в глубь палеоконтинента Лавруссии в связи с морской трансгрессией [Игнатьев, Мосейчик, 2002].

3. **Тектоногенные** границы, связанные с перемещениями литосферных блоков различного масштаба, выделенные С.В. Мейеном (см. выше), следует рассматривать в качестве отдельного типа.

Примером таких границ является известная «линия Уоллеса», отделяющая австралийскую и азиатскую биоты и, вероятно, связанная с произошедшим около 15 млн лет назад тектоническим сочленением Австралийской и Азиатской плит [Ахметьев, 1990].

Характер границ фитохорий мог существенно меняться во времени. Например, западная граница Ангарского царства, имевшая в течение большей части перми импедитный характер, в конце этого периода, в связи с деградацией барьера – Уральского морского бассейна, приобрела свойства прогрессирующей транзитивной границы, что имело важные последствия для становления позднеатарских и раннетриасовых флор Русской платформы (см. рис. 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дальнейшее развитие палеофлористики палеозоя видится по нескольким основным направлениям, намеченным в 80-х годах С.В. Мейеном [Вахрамеев, Мейен, 2002; Мейен, 2002а, б].

Прежде всего, это реконструкция ландшафтно-географической и климатической приуроченности основных фитохорий, их ценотической структуры и флористического своеобразия, характера их границ и его изменений в пространстве и времени.

Стратегической линией исследований должен стать переход от статичных схем районирования (*панорам*) к динамичным палеофитогеографическим моделям (*сценариям*) в перспективе построения общей теории (*модели*) эволюции растительного покрова [Мейен, 1987б, 2001, 2002а, б, 2003].

В теоретическом плане необходима более полная разработка критериев сравнимости ископаемых флор, в том числе, для более объективной оценки флористического сходства и ранга выделяемых палеофитохорий.

Не решена задача адаптации основных понятий и подходов ботанико-географического (генетического, стадийного, формационного и т.д.) анализа флор к ископаемому материалу.

Много неясного и гипотетичного остается в вопросах расселения и миграций растений, в том числе, в связи с их ролью в формировании древних флор и фитохорий [Удра, 1988].

Идейный импульс для понимания эволюционной динамики флор и фитохорий может дать освоение научного наследия таких ученых, как В.В. Жерихин [2003а] и С.М. Разумовский [1999]. Это касается, в частности, возможных механизмов диверсификации биомов, биоценотической регуляции эволюции, эволюционных эффектов экологических кризисов, исторического развития сообществ и др.

Важное значение имеет исследование географических закономерностей макроэволюции растений и построение соответствующих теоретических моделей [Игнатьев, 2003; Мейен, 1987а].

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен коллегам геологам и палеонтологам Ю.Б. Гладенкову, М.В. Дуранте и Ю.В. Мосейчик (все – ГИН РАН, Москва), А.В. Гоманькову (БИН РАН, Санкт-Петербург) за ценные замечания при подготовке статьи. Особую благодарность хочется выразить Б.М. Миркину (Башкирский государственный университет, Уфа) и Ю.В. Чайковскому (Институт истории естествознания и техники РАН, Москва) за идейную и моральную помощь. Работа выполнена при финансовой 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.
- Алексин В.В.* География растений: Основы фитогеографии, экологии и фитоценологии. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Сов. наука, 1944. 455 с.
- Ахметьев М.А.* Географическая дифференциация позднемиоценовых и кайнозойских флор земного шара на фоне геологических событий. М.: ВИНТИ, 1990. 98 с. (Итоги науки и техники. Стратиграфия и палеонтология; Т. 14).
- Ахметьев М.А.* Географическая дифференциация позднемиоценовых и кайнозойских флор на фоне геологических и других абиотических событий // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1999. Т. 7, № 43. С. 42–62.
- Ахметьев М.А.* К палеоботанической истории Salicaceae // Одиннадцатое Междунар. совещ. по филогении растений: Тез. докл. (Москва, 28–31 янв. 2003 г.). М.: Центр охраны дикой природы, 2003. С. 16–18.
- Берг Л.С.* Климат и жизнь. 2-е изд. М.: Географгиз, 1947. 356 с.
- Берг Л.С.* Труды по теории эволюции (1922–1930). Л.: Наука, 1977. 387 с.
- 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.* Концепция палеофлористических исследований // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 119.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Кривоулицкий Д.А., Мяло Е.Г.* Биогеография с основами экологии. М.: Изд-во МГУ; Высш. шк., 2002. 392 с.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г.* Биогеография мира. М.: Высш. шк., 1985. 272 с.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н.* Биогеография. М.: ВЛАДОС-ПРЕСС, 2001. 304 с.
- Вульф Е.В.* Ареал и возраст // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1927. Т. 17, № 4. С. 515–538.
- Вульф Е.В.* Введение в историческую географию растений. 2-е изд., испр. и доп. М.; Л.: Сельхозгиз, 1933. 415 с.
- Вульф Е.В.* Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов: (Предвар. сообщ.). Л.: Изд-во АН СССР, 1934. 66 с.
- Вульф Е.В.* Историческая география растений: История флор земного шара. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с.
- Географический энциклопедический словарь: Понятия и термины. М.: Сов. энциклопедия, 1988. 432 с.
- 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.
- Дуранте М.В.* О позднепермской флоре Монголии и южной границе Ангарской области этого времени // Палеонтол. журн. 1971. № 4. С. 101–112.
- Дуранте М.В.* Палеоботаническое обоснование стратиграфии карбона и перми Монголии. М.: Наука, 1976. 279 с.
- Жерихин В.В.* Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003а. VI, 542 с.
- Жерихин В.В.* Реконструкция динамики растительности в геологическом прошлом // Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003б. С. 98–102.
- Зимина В.Г.* Флора ранней и начала поздней перми Южного Приморья. М.: Наука, 1977. 128 с.
- Игнатьев Д.А., Мосейчик Ю.В.* Особенности развития визейской флоры Подмосковского бассейна на фоне основных геологических событий // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 136–140.

- Игнатъев 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. 120 с. Деп. в ВИНТИ 27.12. 90, № 564–В91.
- Игнатъев И.А.* Метод Браун-Бланке в палеогеоботанике // Биол. науки. 1992а. № 5. С. 26–34.
- Игнатъев И.А.* Разнообразие древних растительных сообществ: фитосоциологический подход // Журн. общ. биологии. 1992б. Т. 53, № 6. С. 774–785.
- 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.
- Игнатъев И.А.* Общие фитогеографические модели и эволюция позднепалеозойских флор Ангариды // Эволюция флор в палеозое. М.: ГЕОС, 2003. С. 15–32.
- Красилов В.А.* Типы палеофлористических сукцесий и их причины // Палеонтол. журн. 1969. № 3. С. 7–23.
- Красилов В.А.* Палеоэкология наземных растений: Основные принципы и методы. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. 212 с.
- Криштофович А.Н.* Эволюция растений по данным палеоботаники // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 1. С. 5–27.
- Любищев А.А.* Проблемы формы, систематики и эволюции организмов: Сб. ст. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Мазинг В.В.* Структурные уровни растительного покрова // Учен. зап. Тарт. ун-та. 1988. Вып. 812. С. 122–141.
- Макридин В.П., Мейен С.В.* Палеобиогеографические исследования // Современная палеонтология: Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 5–31.
- Мейен С.В.* Общие элементы в ангарской и гондванской флорах позднего палеозоя: параллелизм или миграция? // Тез. докл. XIII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1967а. С. 32–34.
- Мейен С.В.* О соотношения индийских и ангарских флор позднего палеозоя: (Автореф. докл., прочт. 9.12–1966 г.) // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1967б. Т. 42, вып. 2. С. 153.
- Мейен С.В.* Об общих принципах палеофлористического районирования // Тез. докл. на XIV сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1968. С. 7–11.
- Мейен С.В.* О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35, № 3. С. 353–364.
- Мейен С.В.* Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1975. Т. 7. С. 66–117.
- Мейен С.В.* Принципы палеобиогеографического районирования // Палеонтология. Морская геология. М.: Наука, 1976. С. 18–24. (25-я сес. МГК: Докл. сов. геологов).
- Мейен С.В.* Таксономия и мерономия // Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наук. думка, 1977. С. 25–33.
- Мейен С.В.* Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. 159 с.
- Мейен С.В.* География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биологии. 1987а. Т. 48, № 3. С. 291–309.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники: Справоч. пособие. М.: Недра, 1987б. 403 с.
- Мейен С.В.* Методы палеофлористических исследований и проблемы флорогенеза // Современная палеонтология: Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 31–44.
- Мейен С.В.* Каменноугольные и пермские флоры Ангариды: обзор // Мейен С.В. Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990. С. 131–223.
- Мейен С.В.* Флорогенетика – интегративный подход в палеоботанических исследованиях // Материалы симпоз., посвящ. памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987), Москва, 25–26 дек. 2000 г. М.: ГЕОС, 2001. С. 280–298.
- Мейен С.В.* Основные проблемы палеофлористики // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002а. С. 119–121.

- Мейен С.В. Современная палеоботаника: проблемы и перспективы // Там же. 2002б. С. 106–110.
- Мейен С.В. Из бесед с Ю.В. Чайковским // Эволюция флор в палеозое. М.: ГЕОС, 2003. С. 134.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности: История и современное состояние основных концепций. Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Мосейчик Ю.В., Игнатьев И.А. О принципах палеофитогеографического районирования Ангариды в раннем карбоне // Вестн. Том. ун-та. Науки о Земле. 2003. № 3 (II). С. 145–147.
- Попов М.Г. Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с.
- Разумовский С.М. Избранные труды. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1999. 560 с.
- Садовников Г.Н. Типы и структура экотон // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 131–132.
- Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
- Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II рабочего совещ. по сравнит. флористике, Неринга, 1983. Л.: Наука, 1987. 283 с.
- Тимонин А.К., Озерова Л.В. Основы географии растений. М.: МГОПУ, 2002. 136 с.
- Толмачев А.И. Ареал вида и его развитие // Проблема вида в ботанике. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Ч. 1. С. 293–316.
- 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 // Эволюция флор в палеозое. М.: ГЕОС, 2003. С. 12–14.
- Трасс Х.Х. Геоботаника: История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с.
- Удра И.Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наук. думка, 1988. 200 с.
- Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропикки. М.: Наука, 1990. 272 с.
- Чайковский Ю.В. Феномен эволюции организмов в понимании С.В. Мейена // Эволюция флор в палеозое. М.: ГЕОС, 2003а. С. 99–105.
- Чайковский Ю.В. Эволюция. М.: Центр систем. исслед., 2003б. 472 с.
- Шафер В. Основы общей географии растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 380 с.
- Шмидт В.М. О роли А.И. Толмачева в развитии сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II рабочего совещ. по сравнит. флористике, Неринга, 1983. Л.: Наука, 1987. С. 43–46.
- Шмитхюзен И. Общая география растительности. М.: Прогресс, 1966. 310 с.
- Юрцева О.В., Жмылев П.Ю. Роль гибридизации в эволюции высших растений // Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: Традиции и перспективы: Тез. докл. конф., посвящ. 200-летию каф. высш. растений МГУ (Москва, 26–30 янв. 2004 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 81–82.
- Croizat L. Manual of phytogeography or an account of plant dispersal throughout the world. The Hague: Junk, 1952. VIII, 587 p.
- DeCandolle Alph. Géographie botanique raisonnée. Paris; Genève: Librairie de Victor Masson, Librairie Allemande de J. Kessmann, 1855. 1365 p.
- Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt insbesondere der Florengebiete seit der Tertiaerperiode. Leipzig: Engelmann. Bd. 1. 1878. 202 S.; Bd. 2. 1882. 303 S.
- Meyen S.V. New data on relationship between Angara and Gondwana Late Palaeozoic floras // I Simp. Intern. sobre Estratigr. Mar Del Plata, 1967. V: Paleontol. del Gondwana. Res. De trabaj. P. 13–14.
- Meyen S.V. New data on relationship between Angara and Gondwana Late Palaeozoic floras // Gondwana stratigraphy IUGS symp., Buenos Aires. Oct. 1–15, 1967. Paris, 1969a. P. 141–157.
- Meyen S.V. The Angara members of Gondwana genus *Barakaria* and its systematical position // Argumenta Palaeobot. 1969b. H. 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, Lfg. 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 symp., South Africa, 1970: Proc. and pap. Pretoria, 1972. P. 551–555.
- Meyen S.V.* Comparison of the Late Palaeozoic saccate miospore 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. Calcutta, 1977. 10 p. (Fourth Intern. Gondwana symp., Calcutta, India, January, 1977. Sect. 2. Gondwana flora: Key paper).
- Meyen S.V.* Nomothetical plant morphology and the nomothetical theory of evolution: The need of cross-pollination // *Acta biotheor.* 1978. Vol. 27, Suppl.: *Folia biotheoretica*, N 7. P. 21–36.
- 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). М.: ГЕОС, 2002. С. 232–246.
- Vakhrameev V.A., Dobruskina I.A., Meyen S.V., Zaklinskaya E.D.* Palaeozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. Jena: Fischer, 1978. 300 S.
- Willis J.C.* Age and area: A study in geographical distribution and origin of species. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1922. 259 p.