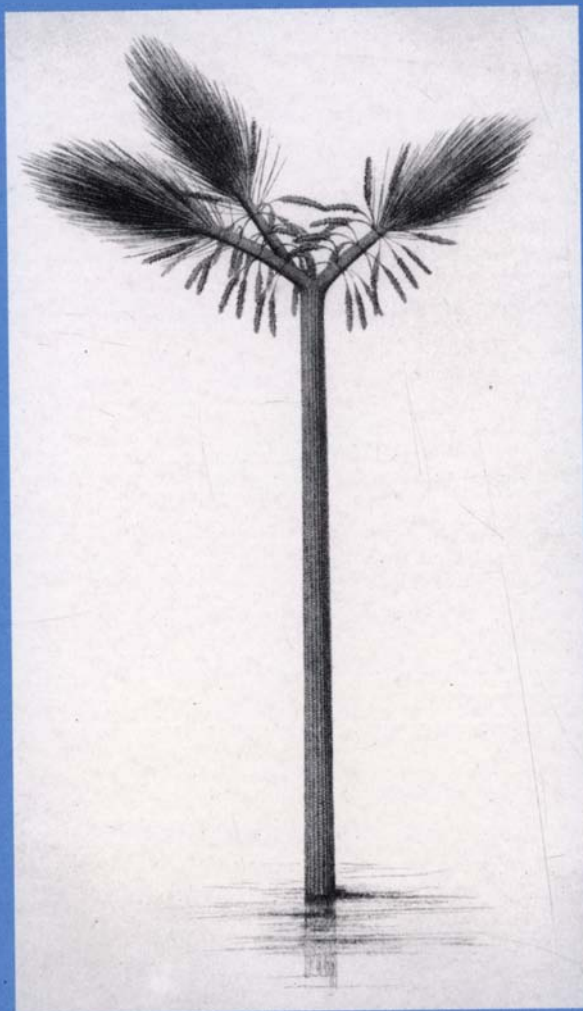


ЭВОЛЮЦИЯ ФЛОР В ПАЛЕОЗОЕ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Геологический институт



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Geological Institute

Изучение истории флор, по существу, является изучением реальной эволюции растений так, как она действительно происходила на реальной, в геологическом ходе времен изменяющейся поверхности Земли. До настоящего времени сторонники эволюционной доктрины занимались слишком много общей теорией эволюции и слишком мало — вопросами ее реального хода... В настоящее время главное значение будет иметь, наряду с решением вопроса о строении живого белка с биохимической точки зрения, разработка вопросов реальной эволюции организмов — изучение действительного хода развития флор на Земле, причин, которые его вызывали, и изменений, при этом происходящих.

М.Г. Попов
"Основы флорогенетики"
1963 г.



Floral Evolution in the Palaeozoic

Collection of Scientific Papers

Transactions, vol. 556

Founded in 1932

Responsible editors:

M.V. Durante, I.A. Ignatiev

Moscow
GEOS
2003

Эволюция флор в палеозое

Сборник научных трудов

Труды, вып. 556
Основаны в 1932 году

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

Москва
ГЕОС
2003

ББК 26.323

Э 15

УДК 561

**Эволюция флор в палеозое: Сборник научных трудов. — М.: ГЕОС, 2003. — 138 с.
(Тр. ГИН РАН; Вып. 556)**

ISBN 5-89118-339-0

В книгу вошли оригинальные исследования и другие материалы, посвященные актуальным проблемам палеоботаники и флорогенетики палеозоя, а также закономерностям эволюции растений. Впервые публикуются: работа крупнейшего российского фитогеографа и флорогенетика А.И. Толмачева (1903–1979) “Географическая изоляция как фактор эволюции и как регулятор процессов (флоро-) (фауно-)генеза”, а также ранее не издававшиеся письма, заметки и записи бесед выдающегося отечественного палеоботаника и эволюциониста С.В. Мейена (1935–1987), связанные с исследованием эволюции органического разнообразия.

Для палеоботаников, стратиграфов, геологов, ботаников, а также для широкого круга лиц, интересующихся структурными закономерностями эволюции и историей развития растительного мира.

Редакционная коллегия:

Ю.Г. Леонов (главный редактор), *М.А. Ахметьев*, *Ю.О. Гаврилов*, *Ю.В. Карякин*,
М.А. Семихатов, *М.Д. Хуторской*

Рецензент:

А.В. Гоманьков

Floral Evolution in the Palaeozoic: Collection of Scientific Papers. — Moscow: GEOS, 2003. — 138 p. (Transactoins of GIN RAS; Vol. 556)

This Volume includes original investigations and other materials, relevant to the actual problems of palaeobotany and florogenetics of the Palaeozoic, as well as to the regularities of plant evolution. For the first time a work of the great Russian plant geographer and florogenetists A.I. Tolmachov (1903–1979) “Geographical isolation as an evolutionary factor and as a regulator of the (floro-) (fauno-)genesis processes”, and the letters, notes and records of conversations of an eminent our country palaeobotanist and evolutionist S.V. Meyen (1935–1987), concerning the investigation of organic diversity evolution, are published.

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

Editorial Board:

Yu.G. Leonov (Editor-in-Chief), *M.A. Akhmetiev*, *Yu.O. Gavrillov*, *Yu.V. Kariakin*,
M.A. Semikhatov, *M.D. Khutorskoy*

Reviewer:

A.V. Gomankov

ISBN 5-89118-339-0

ББК 26.323

Э 15

УДК 561

© Коллектив авторов, 2003

© ГИН РАН, 2003

© ГЕОС, 2003

© М.А. Мейен, 2003



**А.И. Толмачев
(1903-1979)**

Предисловие

Настоящая книга состоит из работ, так или иначе связанных с познанием эволюции растений и флор в позднем палеозое. Убеждение ее составителей, нашедшее отражение в эпиграфе к книге, заключается в том, что необходимо, наконец, начать давно декларируемый переход от построения оторванных от палеогеографического и биогеографического фона схем районирования захоронений растительных остатков, филогений и сеофилогений к изучению *конкретной* эволюции растений и флор в тех условиях, в которых она действительно протекала. По сути, речь идет об обращении к некоторым исходным положениям программы исследования глобального флорогенеза, выдвинутой в начале 80-х годов С.В. Мейеном, в которых было констатировано, что “наступило время переводить филогенетику растений с абстрактных схем, изображающих связи таксонов бессодержательными линиями, на конкретный географический фон, рассматривать филогению как важнейший компонент глобального флорогенеза”¹.

Таким образом, основной задачей палеофлористики палеозоя на ближайшие десятилетия должны стать конкретные флорогенетические исследования на региональном и межрегиональном уровне, которые в перспективе могли бы послужить основой для реконструкции глобального флорогенеза – общей картины эволюции растений, фитоценозов, флор и фитохорий геологического прошлого на фоне основных событий геологической истории.

В первой части книги рассматриваются некоторые общие и методические проблемы палеофитогеографии и флорогенетики. Здесь, в частности,

помещена небольшая, ранее не публиковавшаяся работа “Географическая изоляция как фактор эволюции и как регулятор процессов (флоро-) фауногенеза”, принадлежащая перу выдающегося отечественного ботанико-географа и флорогенетика А.И. Толмачева, памяти которого, в связи со 100-летием со дня рождения, посвящена книга. Многие положения этой статьи, в том числе, касающиеся особенностей развития флор в условиях географической изоляции, феномена изоляционного эндемизма, а также длительного переживания архаичных форм растений в изолированных флорах, представляют особый интерес. Как показывают современные палеоботанические исследования, в условиях неосвоенности растениями больших участков суши (прежде всего, плакоров), а также в отсутствие крупных таксономических групп (вроде покрытосеменных), способных за относительно короткое по геологическим меркам время распространиться почти по всем континентам, изоляционный эндемизм и связанные с ним явления, по-видимому, являлись характерными для эволюции растений и флор в палеозое.

Вторая часть книги посвящена палеоботанике и стратиграфии карбона – времени становления основного флористического разнообразия биоты позднего палеозоя. Большую ее часть составляют исследования, выполненные в рамках темы “Каменноугольная флора Подмосковского бассейна (состав, растительные сообщества, палеоэкология, эволюция, соотношение с другими разновозрастными флорами и стратиграфическое значение)”, поддержанной РФФИ (проект № 03-05-64331). В концептуальном отношении они являются практическим приложением многих флорогенетических идей, изложенных в первой части книги.

Решение проблемы реконструкции флорогенеза во многом зависит от нашего понимания закономерностей и действия основных факторов эволюции. Как справедливо отмечал выдающийся отечественный биолог А.А. Любищев, “даже ложная гипотеза продуктивнее полного отсутствия теоретическо-

¹ Вахрамеев В.А., Мейен С.В. Морфология, систематика и филогения растений геологического прошлого: основные проблемы исследований / 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. 117–118.

го подхода”². Тем больше значение концепций, содержащих значительную долю истины. Авторы книги являются учениками, сотрудниками и последователями идей крупнейшего отечественного палеоботаника и эволюциониста – Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Поэтому третья часть издания посвящена освоению его теоретического наследия в области изучения эволюции органического разнообразия, получившего название “эволюционной диатропики”³. В частности, публикуются некоторые, ранее не издававшиеся материалы, прежде всего, из хранящихся в архиве ученого заметок и научной

переписки. Эта фактически неподцензурная часть научного наследия С.В. Мейена позволяет более ясно представить себе содержание и развитие его эволюционных воззрений.

* * *

Настоящее издание стало возможным благодаря поддержке РФФИ (проекты № 03-05-64331 и № 01-05-64470).

Составители и редколлегия книги выражают глубокую признательность всем лицам и организациям, оказавшим помощь в издании этой книги.

² Любичев А.А. Курс дарвинизма. Ульяновск: Ульянов. гос. пед. ун-т, 1997. С. 38.

³ Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990. 272 с.

Естественный отбор распределяет органические формы по лику земли, оставляя те, которые подходят к данному ландшафту, и вытесняя и истребляя те, которые к нему не подходят. Этим он оказывает громадное влияние на формирование растительных и животных сообществ. ... Раз сформировавшись, ландшафт сам оказывает отбирающее воздействие на организмы...

Естественный отбор и ландшафт распределяют формы по лику земли, но, понятно, не создают эти формы.

...Географический ландшафт способен вызвать наружу скрытые у организмов потенции. При этом он оказывает нивелирующее воздействие, проявляя у разных форм *одни и те же* признаки.

*Л.С.Берг
"Номогенез"
1922 г.*

Часть 1

Общие проблемы палеогеографии и флорогенетики

А.И. Толмачев

Некоторые основные представления флорогенетики

А.И. Толмачев

Географическая изоляция как фактор эволюции и как регулятор процессов (флоро-) (фауно-)генеза

И.А. Игнатьев

Общие фитогеографические модели эволюции позднепалеозойских флор Ангариды

А.И. Толмачев

Некоторые основные представления флорогенетики¹

Развитие флорогенетических исследований требует четкого определения ряда основных понятий, с которыми оперирует в своей работе ботаник — историк флоры. Некоторые разногласия и разноречия, возникающие в ходе разработки флорогенетических проблем, отчасти вызываются тем, что различные исследователи вкладывают неодинаковое содержание в применяемые ими определения, а также тем, что некоторые основные понятия, с которыми оперирует флорогенетика, вообще недостаточно четко разграничены.

Необходимо прежде всего подчеркнуть, что вопросы о происхождении флоры и о происхождении генетических элементов флоры имеют свое специфическое различное содержание. Познавание генезиса элементов флоры представляет одну из важнейших предпосылок правильного решения собственно флорогенетических вопросов, но не дает непосредственного решения вопроса о происхождении флоры как сложного комплекса видов.

Каждая флора представляет объединение элементов, в большей или меньшей степени разнородных по своему происхождению, сосуществующих в рамках данного флористического комплекса. Чем шире (в частности, в географическом плане) изучаемый нами флористический комплекс, в тем большей степени проявляется эта неоднородность. Она проявляется в различных отношениях: как разновозрастность элементов флоры, как различия в их географическом происхождении, как различия во флорогенетических связях, т.е. в принадлежности их основы к различным ранее существовавшим флористическим комплексам.

Возникновение элемента флоры (в генетическом понимании) представляет в своей основе выделение (с преобразованием или без него) некоторой специфической группы компонентов ранее существовавшей флоры (могущих, в свою очередь,

иметь различное происхождение, но соединенных своим развитием в ее составе), специфика которой (группы) обеспечивает возможность ее вхождения в состав новой флоры, развивающейся в иных условиях (независимо от того, осуществляются эти новые условия на месте ее развития или в другой, доступной для распространения ее представителей географической области). Момент “аналитический” (“вычленение” из состава некоторой предшествующей флоры) преобладает в становлении генетического элемента флоры.

Флорогенез собственно — процесс формирования флоры, как таковой — представляет процесс в своей основе синтетический. Это соединение в новом флористическом комплексе в большей или меньшей степени различных по своему происхождению элементов, вступающих на путь сопряженного (в частности, в географическом аспекте) развития.

Элементы флоры могут быть географически разнородными. Развиваясь на различных пространствах, они первоначально географически не обособлены от других компонентов тех флор, в рамках которых они формируются. Так, они могут быть компонентами определенных ценоотических комплексов, существующих на пространстве, занятом некоторой флорой, наряду с другими ценозами, компоненты которых не включаются в состав изучаемого элемента новообразующей флоры. Компоненты различных синузид определенного биоценоза могут также по-разному включаться (или не включаться) в состав той серии видов, из которой формируется элемент некоторой флоры. Поскольку подобные соотношения могут осуществляться в разных областях, с которыми так или иначе связана область формирования непосредственно изучаемой нами флоры, даже очень подобные друг другу компоненты ее могут иметь различное географическое происхождение и выражать различные флорогенетические связи. Совокупность генетических элементов флоры может поэтому не представлять чего-либо географически целостного.

Напротив, процесс флорогенеза собственно всегда приурочен к пространству, целостность кото-

¹ Печатается по изданию: Толмачев А.И. Некоторые основные представления флорогенетики: Тез. докл. Делегатского съезда ВБО. Секция флоры и растительности. Т. 1, вып. 3. Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 41–46.

рого (пространства, где происходит “синтетический” процесс формирования флоры из элементов, в той или иной степени различных по своему происхождению) является одним из важных критериев этого процесса. Совпадение этого пространства с областью формирования тех или иных элементов флоры не обязательно.

Возраст флоры и возраст ее элементов нечто различное. Непосредственно установить возраст флоры на основе установления возраста ее элементов невозможно. Практически разновозрастность элементов представляет всеобщую черту флор земного шара (за исключением флор ограниченных участков земной поверхности, находящихся на самом раннем этапе своего формирования).

Определяющим возраст флоры (могущий определяться вообще только приближенно) является “момент” истории Земли, к которому приурочено формирование основных черт данного флористического комплекса, как сочетания определенных элементов флоры, приобретающего более или менее устойчивый характер, т. е. “момент”, когда происходит первичный синтез этих элементов во флору как целое.

В процессе своего становления флора складывается из видов, которые старше ее как флоры. Сопреженное их развитие в рамках данного флористического комплекса приводит к сформированию первичного “ядра флоры”, примерно равновозрастного флоре как таковой и не отделимого от ее существования как флоры определенного типа. В ходе дальнейшего развития флоры в ее составе возникают различные новообразования (в частности, так называемые неогендемы), “омоложающие” ее видовой состав, но не нарушающие облика флоры в его основе. Кроме того, флора обогащается за счет внедрения в ее состав миграционных элементов, расселяющихся в пределы области ее развития из смежных областей и могущих также служить основой для развития местных новообразований. Все эти авто- и аллохтонные вторичные элементы флоры, как компоненты ее, моложе древнего “ядра” флоры. Все новообразования, сложившиеся как за счет элементов последнего, так и за счет миграционных, моложе, и абсолютно неизменившиеся миграционные элементы могут иметь различный возраст, часть их может быть абсолютно довольно древней и молода только как компонент данной флоры.

Каждый сложившийся и продолжающий свое развитие флористический комплекс объединяет элементы четырех типов: 1) пережитков флоры иного типа, сохранившихся на месте быть может в неизменном состоянии и в какой-то мере не гармонирующих по своей природе с современными условиями развития флоры и ее обликом (реликтовые элементы); эти компоненты флоры заведомо старше ее как комплекса; 2) “древнего ядра” флоры — видов, вполне гармонирующих с современным обликом флоры и условиями ее развития, перешед-

ших в ее состав из состава более ранней местной флоры или оформившихся в связи с ее становлением; эти виды частично старше флоры как комплекса, частично быть может разновозрастны “моменту” ее становления; 3) миграционных элементов, разновозрастных по времени возникновения и по времени внедрения в состав данной флоры, но более молодых (чем ее основа) как ее компоненты; 4) автохтонных новообразований, являющихся производными видов 2-й и 3-й групп; эти виды полностью моложе времени первоначального формирования флоры.

Группы 1-я — 2-я могут условно объединяться как “первичные”, группы 3-я — 4-я — как “вторичные” элементы флоры.

(При анализе родового состава флоры в качестве первичных элементов обычно рассматриваются совокупности видов тех родов, которые представлены в составе 1-й и 2-й групп, независимо от возраста отдельных их видов. Но следует учитывать, что определенные роды могут быть представлены в составе флоры элементами разных категорий, в частности как древними автохтонными видами, так и видами, быть может, недавно внедрившимися в состав флоры извне. Чем моложе рассматриваемая флора и чем теснее связь ее с флорами смежных областей, тем вероятнее подобные сочетания.)

Одним из важнейших вопросов теории флорогенеза является в значительной степени спорный вопрос о роли автохтонного развития и миграций в образовании флор. Попытки упрощенного, одностороннего решения этого вопроса путем признания только автохтонного развития и огульного отрицания роли миграций в формировании флор, равно как и в форме признания существования “миграционных флор”, могущих перемещаться в пространстве как целостные комплексы, без существенного преобразования своего состава, и сменять друг друга во времени без ассимиляции элементов предшествующих флор, одинаково порочны. Правильное решение вопроса заключается в признании взаимосвязи идущих повсеместно и непрерывно процессов развития флор с процессами миграций (расселения) растений. Относительное значение автохтонного развития видов и миграционных процессов в формировании каждой флоры должно устанавливаться в каждом отдельном случае соответствующим исследованием.

Процесс флорогенеза собственно (т. е. “синтеза” различных генетических элементов в единый флористический комплекс на конкретном пространстве) всегда протекает автохтонно, независимо от автохтонности или аллохтонности (миграционного происхождения) объединяющихся в этом комплексе элементов. Флор, сложившихся где-либо в одном месте и целиком переселяющихся на другое пространство без изменения своего состава, нельзя себе представить. Даже в том случае, если происходит заселение пространства, совер-

шенно лишённого растительности (например, в случае осушения морского дна или при освобождении земной поверхности от ледникового покрова), совокупность заселяющих его видов не может совпадать с составом флоры, ранее сложившейся где-либо на смежном пространстве. Во всех случаях, где расселение растений происходит на пространстве, уже несущем сложившийся ранее растительный покров, происходит не замена одного флористического комплекса другим, а формирование новой флоры за счёт компонентов флоры, существовавшей ранее на месте (могущих при этом преобразовываться), и большего или меньшего количества видов, вторгающихся извне.

Явления миграций (расселения) растений, обнижающие перенос их зачатков (диаспор) и натурализацию на подходящих для развития соответствующих видов местообитаниях, должны рассматриваться как миграции видов, хотя бы и многочисленных, но не как миграции флор.

Из этого, однако, не следует, что миграции различных видов (компонентов флоры) происходят обособленно, автономно друг от друга. Последнее правильно только в отношении переноса зачатков, но натурализация на новом месте (без которой не может осуществиться расселение – расширение ареала вида) предполагает ряд условий, не только собственно внешних по отношению к растениям, но зависящих и от наличия (или одновременного поселения) на данном месте других видов растений. Эти условия осуществляются во многих случаях в

связи с изменениями характера растительного покрова, разрушением сложившихся ранее и формированием новых биоценотических сочетаний. Отражением этого является сопряжённость миграций (расселения) различных видов, в определенных случаях – значительного количества их. При существенных преобразованиях растительного покрова эти сопряжённые миграции могут приводить к очень значительным и резко заметным изменениям состава флоры страны, которые и воспринимаются нами как смена флор (вытеснение одной флоры другой). Происходящий в действительности процесс представляет переформирование флоры, образование нового флористического комплекса на основе пережитков ранее существовавшей флоры в соединении с новыми, “пришлыми”, элементами.

При отсутствии существенных изменений растительного покрова страны расселение (миграции) видов из смежных с нею областей может служить источником значительного обогащения состава флоры (без коренного преобразования характера флористического комплекса в целом). В связи с этим для развития каждой флоры приобретает значение наличие контактов с другими флорами, имеющими в своем составе компоненты, способные внедриться в состав рассматриваемой флоры. История флор свидетельствует, что подобные связи имеют (наряду с местным формообразованием) выдающееся значение как фактор, определяющий возрастающее богатство состава флоры в ходе ее развития.

Alexander I. Tolmachov

Several basic conceptions of the florogenetics

The author's conception of florogenesis as an autochthonous synthesis of elements of different origin on the concrete space is briefly discussed.

А.И. Толмачев

Географическая изоляция как фактор эволюции и как регулятор процессов (флоро-) (фауно-)генеза²

1. Вопрос о значении географической изоляции как фактора эволюции до настоящего времени остается одним из спорных вопросов эволюционного учения. Отчасти это обусловлено недостаточной изученностью существа определенных явлений, отчасти – наличием неполной ясности в том, какой круг вопросов должен охватываться при обсуждении данной проблемы, какие явления имеют к нему прямое, или лишь косвенное отношение.

2. Крайняя точка зрения, высказанная первоначально М. Вагнером³, – что географическая изоляция представляет необходимое условие возникновения новых видов, а тем более позднейшее утверждение того же автора⁴, что она является основным по своему значению фактором эволюции, большинством современных биологов отвергается. Вместе с тем, многие исследователи отводят географической изоляции видное место в комплексе факторов эволюции. Ряд авторов отмечают, что эффект пространственной изоляции может проявляться и при отсутствии абсолютно непреодолимых барьеров, разграничивающих отдельные популяции (неабсолютная изоляция). Наконец, высказывается и мысль, что географическая изоляция вообще лишена значения фактора эволюции, что явления, рассматриваемые обычно в связи с нею, должны получить истолкование в ином плане. Авторы, отстаивающие это положение, допускают лишь, что изо-

ляция, в лучшем случае, способствует оформлению легко уловимых граней между видами, само развитие которых осуществлялось независимо от ее наличия.

3. Несостоятельность последней точки зрения выявляется не только рассмотрением тех позитивных данных, которые приводятся другими исследователями в подтверждение значения изоляции как фактора видообразования, но и анализом аргументов, обосновывающих точку зрения авторов, отрицающих это значение географической изоляции. Исходя из правильной констатации, что процессы расовой дифференциации видов, широко распространенных, протекают, в общем, одинаково как при целостности ареала вида, так и при его прерывистости, равно как и того, что расчленение ареала на несколько частей не обязательно сопровождается “распадением” соответствующего вида на его производные – географические расы, эти авторы, во-первых, допускают механическое отождествление формообразования, связанного с изоляцией, с процессами расовой дифференциации вообще, включая и имеющие совершенно иную специфику; и, во-вторых, упускают из виду, что необязательность некоторого явления (в нашем случае – расхождения признаков и связи с расчленением ареала вида) не может служить доказательством отсутствия его причинной связи с определенными условиями там, где оно наблюдается.

4. Анализ таксономических и хорологических данных с учетом результатов детальных генетических исследований подтверждает, что географическая изоляция может являться (и практически является) существенным фактором видообразования. Но действие ее в качестве такого фактора проявляется при определенном соотношении условий, в частности, – при обособлении относительно малочисленной популяции вида на узко ограниченном участке земной поверхности, в большей или меньшей степени благоприятном для развития данного вида. Относительная малочисленность обособлен-

² Тез. докл. на I сес. Всесоюз. палеонтол. об-ва (Ленинград, 1955 г.). Печатается по гектографированному экземпляру машинописи, хранящемуся в научном архиве С.В.Мейена. Наиболее полно научные взгляды А.И.Толмачева отражены в изданиях: Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 196 с.; Он же. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. (Ред.).

³ Wagner M. Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig: Verlag von Duncker Humboldt, 1868. 62 S. (Ред.).

⁴ Wagner M. Die Entstehung der Arten durch raumliche Isolierung. Basel, 1889. 667 S. (Ред.).

ной популяции, при сконцентрированности ее на малом пространстве, является важнейшей предпосылкой возможности вычисления форм, специфических в генотипическом отношении. Любое отклонение от характеризующей вид “средней нормы”, присущее такой обособленной популяции, может закрепиться в последующих поколениях, а невозможность скрещиваний с исходным типом облегчает возникновение того морфологического “разрыва”, который характеризует соотношения между сложившимися видами. Малочисленность и генотипическое единообразие исходной популяции является, одновременно, предпосылкой относительно быстрой стабилизации признаков новообразующегося вида.

5. Видообразование, связанное с географической изоляцией и отчасти обусловленное ею, специфично для узко локализованных очагов распространения эволюирующих форм. Оно совершается относительно быстро, приводя к образованию ограниченно изменчивых, “стабилизированных” производных родоначального вида, более или менее отчетливо отграниченных от него по совокупности признаков, независимо от значительности различий собственно.

6. Быстрота изменения и обособления, характеризующая здесь ход эволюционного процесса на первых порах (до завершения становления нового вида), в дальнейшем не сохраняется. Это обусловлено первоначальной генотипической обедненностью изолированной (малочисленной) популяции; односторонним характером адаптаций в условиях узкой локализации. Ускоренный ход формообразования неизбежно сменяется в этих условиях стабилизацией признаков складывающейся формы, а тем самым — заторможенностью дальнейших изменений на ее основе. В этом — корень известного противоречия между ролью изоляции как фактора, способствующего ускоренному развитию на определенном этапе процесса и замедляющего ход эволюции в более широком плане.

7. Расчленение некоторого обширного ареала на две или более крупные части сопровождается дивергенцией пространственно обособившихся популяций лишь в меру того, насколько они подпадают под дифференцирующее воздействие условий различных частей ареала. Процесс расовой дифференциации регулируется здесь, таким образом, теми же закономерностями, которые проявляются и при непрерывности ареала вида. Явления расовой дифференциации вообще и формообразования, связанного с влиянием географической изоляции, [в частности, — *Ред.*] “родственны” в том смысле, что в основе тех и других лежат изменения наследственности вида в связи с географическими условиями. Но специфика этих явлений различна и отождествление их или попытки распространения выводов, полученных в результате изучения одного круга явлений, на другой круг их — глубоко ошибочны.

8. Значительный круг явлений так называемого изоляционного эндемизма принципиально отличен от рассмотренных явлений видообразования в связи с географической изоляцией. Сама географическая изоляция здесь перестает действовать в качестве фактора эволюции собственно, но косвенно оказывает на ход ее весьма ощутимое влияние. Роль ее в этих случаях правильнее рассматривать как роль регулятора процессов флоро- и фауногенеза.

Сущность определенного типа изоляционного эндемизма сводится к тому, что на некотором обособленном участке поверхности Земного шара (например, на острове, или в изолированном водоеме) наблюдается массовое развитие видов определенных родов или групп высшего ранга, занимающих в составе соответствующих флор (фаун) исключительно видное положение, несравнимое с присущим им в других флористических (фаунистических) комплексах. Классическим примером этого рода является флора и фауна Австралии. Аналогичные явления наблюдаются во флоре внутропической Южной Африки, во флоре гор Новой Зеландии, в фауне таких озер, как Байкал и Танганьика, фауна острова Мадагаскар и т.п.

Все подобные примеры характерны тем, что бурное формообразование определенных групп, приводящее к возникновению целых “кустов” близко родственных видов на топографически слабо расчлененном пространстве, не связано с географической изоляцией друг от друга самих близко родственных популяций. Самый процесс формообразования протекает здесь вне пространственной изоляции эволюирующих форм.

9. Фактором, определяющим особенности процесса флоро- и фауногенеза “австралийского типа”, является изоляция областей развития соответствующих флор (фаун) от других областей, обладающих флорами (фаунами) с таким подбором компонентов, что эти области могли бы служить источником заселения рассматриваемой области соответствующими ее условиям аллохтонными формами. Бурное формообразование определенных групп в составе таких флор (фаун) неизменно сочетается с отсутствием других групп, представители которых могли бы явиться конкурентами видов первых.

10. Группы, у которых проявляется тенденция к бурному формообразованию в обстановке географически обособленной области, неизменно обнаруживают в ее пределах высокую экологическую мобильность. Приумножение численности их видов причинно связано с эконетической экспансией, осуществляющейся в обстановке ослабленной (или отсутствующей) конкуренции представителей других групп. Фактором, непосредственно регулирующим формообразование, является приспособление к разнообразным условиям существования, сопровождающееся морфологической дифференциацией независимо от наличия географической изоляции, которая препятствует свободным скрещи-

ваниям, но часто – возникает параллельно биологической изоляции (у растений, например, при расхождении сроков цветения в зависимости от особенностей разных местообитаний).

Действие географической изоляции, играющей в развитии флор и фаун рассматриваемого типа очень существенную роль, является здесь косвенным: исключая проникновение в данную область представителей групп, существующих вне ее, способных занимать определенные экологические ниши и вступать в конкурентные отношения с уже имеющимися в данной области элементами флоры (фауны), оно обеспечивает наилучшие условия для их процветания и многообразной по направленности экогенетической экспансии.

11. Влияние географической изоляции как регулятора процессов флоро- и фауногенеза может проявляться и при полном отсутствии топографической изоляции в узком смысле слова. Это имеет место при преобразовании физико-географических условий того или иного пространства в обстановке обособленности его от других пространств со сходными условиями. В подобных случаях, вымирание одной части имеющейся флоры (фауны) сопровождается экогенетической экспансией и бурным формообразованием других ее компонентов, лучше приспособляющихся к происходящему изменению условий существования.

Яркие примеры развития такого типа очагов формообразования мы наблюдаем в пустынях Арало-Каспийской низменности, в аридных горных районах Передней Азии и Восточного Средиземноморья, в ряде обособленных высокогорных областей. Роль экогенетической экспансии как фактора эволюции с очевидностью прослеживается во всех подобных случаях. Роль географической изоляции

(области с определенным комплексом условий от других, подобных по условиям областей) сказывается в разной степени в зависимости от конкретных соотношений между условиями и флорами смежных пространств. В ряде случаев, где изоляция кажется очень слабой и даже сомнительной теперь, возможность более мощного влияния ее на процессы флоро- и фауногенеза в прошлом не должна недоучитываться.

12. Способствуя в определенных случаях бурному развитию процессов формообразования, географическая изоляция может в других случаях воздействовать преимущественно как фактор, способствующий длительному переживанию архаичных компонентов флоры (фауны), не сопровождаемому ни бурными проявлениями формообразования, ни существенными изменениями соотношений между компонентами флоры (фауны).

Наблюдается это преимущественно тогда, когда имеет место умеренное (или непродолжительное) обособление определенной части суши или акватории, без существенного изменения условий развития растительного и животного мира в ее пределах. В таких случаях (например, при умеренной островной изоляции, при обособлении лесного массива в результате аридизации окружающих его пространств) географическая изоляция действует преимущественно как фактор консервативный.

При анализе флор и фаун минувших эпох, наличие подобных соотношений приходится учитывать главным образом как причину возможных ошибок в оценке возраста различных флористических (фаунистических) комплексов, обосновываемой наличием в их составе тех или иных консервативных элементов и их ролью в сложении комплекса как целого.

Alexander I. Tolmachov

Geographical isolation as an evolutionary factor and as a regulator of the (floro-) (fauno-)genesis processes

An evolutionary significance of geographical isolation in its floro- and faunogenetic aspects is briefly reviewed and discussed.

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 ценофитического 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 переканки” (“Ueberpraeugungstheorie”) 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 отесненных 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-

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 агрессией 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

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 “дерево” 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”.

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 быстрой скорости роста, темпов развития они были способны к этому. Редуцированные формы, более мелкие и холодостойкие, завоевали субтропические зоны и оттуда 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 позонойной 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 (листовым)” [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 биоценотических 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 фауны и флоры. 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, 1986, 1987а, 2001; Meyen, 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; Папченко, 2003; Стародубцев, 2003]; и др.). При этом, в частности, выясняется возможность многократного и политопного 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 мысль 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 “фитоспрединг”, по аналогии со “спредингом” 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. Фитоспрединг 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 термоэр, 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 фитоспрединга может работать в различных режимах, определяющихся макроклиматическими условиями. Описанная Мейеном “экваториальная помпа” является лишь одним из таких режимов. Фитоспрединг 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. Фитоспрединг, 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 фитоспрединг 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. ... *Фитоспрединг — это универсальный механизм флоры 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 фитоспрединга 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 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 фитоспрединга в понятиях учения об ареалах. В этой интерпретации, в результате фитоспрединга 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; Meyen, 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; Meyen, 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; Meyen, 1982, 1987, 2002]).

Предполагалось, что временами на территорию Ангарида могли проникать мигранты из соседних тропических фитохорий – еврамерийские и катаязиатские растения [Бурого, 1976; Вахрамеев и др., 1970; Дуранте, Лувсанцэдэн, 2002; Зиминая, 1977; Мейен, 1987б; Meyen, 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 Еврамерийской палеофлористической области, охватывавшей древний континент Лавруссия.

Второй аспект связан с оценкой флорогенетического значения предполагаемых миграций из Еврамерийской 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 позднелазеозойскими 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 позднелазеозойские флоры все той же Ангарида.

Плауновидные. Важнейшими доминантами турнейских и визейских флор Ангарида 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 Ангарида (прежде всего, Кузнецкого и Минусинского бассейнов) в нижней половине турне выделяется геофлора "тонкостебельных лепидофитов" (*Pseudolepidodendron igrischense*, *Tomiodendron varium* и др.), а в верхней половине этого яруса и в визе — геофлора "толстостебельных лепидофитов" (*Tomiodendron kemeroviense*, *T. asiatica*, *Angarophloios alternans* и др.) [Durante, 1995; Ganelin, Durante, 2002].

Раннекаменноугольные лепидофиты Ангарида 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 Ангарида.

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 Ангарида, 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 узкорегионального 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 Ангарида 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 Ангарида 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 Ангарида.

Птеридоспермы *incertae sedis*. Другая важная группа раннекаменноугольных растений Ангарида, 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 rarineruis* и *Aneimites acadica*, хотя, по всей видимости, речь идет о широко распространенных типах примитивной папоротниковидной листы.

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 [Duranте, 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 *Abacaniidum*. 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 Ангарида остатки, сходные с еврамерийским родом *Rhodeopteridium*, являются очень редкими, а с другим еврамерийским родом – *Cardiopteridium* – вообще проблематичными. В захоронениях доминируют эндемичные ангарские роды *Abacaniidum* и *Angaropteridium* с циклоптеронидными перышками.

О систематическом положении рассматриваемой группы растений судить трудно. Основываясь на общем сходстве листы этих форм с листьями некоторых еврамерийских птеридоспермов, отсутствию в одних захоронениях с ними фруктификаций папоротникового типа, которые могли бы принадлежать тем же растениям, и, наоборот, нахождению 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 Ангарида 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. tenerrium*) 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 околводных растениях, распространяющихся по рекам и другим пресноводным водоемам), то остается неясным, каким образом эти формы могли преодолеть морские пространства, отделявшие Лавруссию от Ангарида 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 subtenerrium* [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-

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

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

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

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 матерiku в конце серпуховского или начале башкирского времени. Однако подобное появление ангарских кордаитов имеет мало общего с механизмом "фитоспреди́нга", 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" Ангари́ды.

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 *Cordaite*s 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 *Cordaite*s, найдены единичные остатки сердцевинных отливов стволов кордаитов *Artisia* sp., а также листья *Cordaite*s 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 нижебалахонским 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" Ангари́ды 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 *Cordaite*s 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 *Cordaite*s присутствуют лишь в основании тастыкудукской свиты.

Следует подчеркнуть, что само отнесение раннекаменноугольной и башкирской флор Казахстана к Евразийской палеофлористической области [Вахрамеев и др., 1970; Мейен, 1987; 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 [1987, с. 318], казахстанская флора "беднее, чем в остальной части Евразийской области (нет *Sigillaria*, *Lepidophloios*, *Mariopteris*, *Alethopteris*, *Cordaite* 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, определенных ею как *Rufloria* typ. *theodori* и *Cordaite* 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, 1987; 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 Ангарида 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 Ангарида.

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 (намюра А и В Западноевропейской шкалы карбона). К. Кли 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 толстостебельных 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 толстостебельных 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 Казахского микроконтинента после его присоединения к "сибирскому ядру" Ангарида. О кордаитовых растениях было сказано выше. По данным Коллоквиума по верхнепалеозойским флорам Казахстана (Алма-Ата, 1985 г.), в отложениях кергетасской свиты встречаются "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 Ангарида 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 невтроптеридного типа, правда, не указываемые Гогановой и Глуховым. В следующем комплексе серпуховского возраста, по данным тех же авторов, присутствуют *Sphenophyllum tenerimum*, *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 Ангарида 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 Ангарида 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 Ангарида 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 позднебажирское время [Мейен, 1987; Ganelin, Durante, 2002; Durante, 1995; Meyen, 1976, 1987].

Другое предполагаемое проникновение еврамерийских растений в Ангарида 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 Ангарида [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 рефугиумы с достаточно влажными условиями и уже оттуда проникли в Ангарида. 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 Ангарида", 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 Ангарида, а также из-за неясностей в вопросе о том, каким образом евразийские растения могли преодолеть разделявший указанные материи 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 [Meyen, 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* [Kerp, 1982; Meyen, 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 полярнопетально. 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 термоэра) 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 определенной 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, “по-видимому, 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 скачкообразными 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 внутритропических 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 филогении 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 пинопсид // 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., Лувсанзэдэн 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 хелицеровые). 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.
- Капранов 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.
- Крамина 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, 1946а. 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, 1946б. 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.
- Лазыков 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. Игнатьева. 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 лавровых 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. отрп. 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 флористратиграфического отряда "Материалы по ископаемой флоре из двух угленосных толщ динантского яруса карбона на Урале". Артемковский: НКУП-СССР, Главуглеразведка, трест Свердловскуглеразведка, 1943–1944. 54 с.
- Чувашинов 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.
- Bourotz A., Einor O.L., Gordon M., Meyen S.V., Wagner R.H. Propositions pour une classification chronostratigraphique internationale du Carbonifère // Industrie Minérale (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 diverses époques de sa formation, lues dans la séance publique de l'Académie des Sciences du 11 septembre 1837 // Compt. Rend. 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 *Cardiophyllum* Goganova et al., from the uppermost Visean strata of Kuucheky colliery near Karaganda, Central Kazakhstan, CIS // Rev. Paleobiologie. 1992. Vol. spec., № 6. P. 167–219.
- Gomankov A.V., Moseichik Yu.V. Euramerian Articulatites 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 (*Peltasperma*) 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. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. 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. Kryshstofovich, 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.

“Всякий знает, как несовершенна ископаемая летопись; удивительно то, что она говорит нам так много”.

Д.Г. Скотт
“Эволюция растений”
1915 г.

Часть 2

Палеоботаника и стратиграфия карбона

Ю.В. Мосейчик

Плауновидные раннего карбона Подмосковского бассейна

Ю.В. Мосейчик, Д.А. Игнатьев, И.А. Игнатьев

О природе растительности “стигмариевых” известняков нижнего карбона Подмосковского бассейна

Ю.В. Мосейчик

Корреляция нижнекаменноугольных отложений Подмосковского бассейна с зональной шкалой карбона Евразийской области по макроостаткам растений

В.Г. Ганелин, М.В. Дуранте

Биостратиграфия карбона Ангарида

Ю.В. Мосейчик

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

Плауновидные раннего карбона Подмосковного бассейна

Из визейских отложений Подмосковного угольного бассейна впервые описываются новые таксоны плауновидных: *Sublepidophloios sulphureus* sp. nov. и дисперсные стробилы *Lepidostrobus ignatievii* sp. nov., возможно принадлежавшие тем же растениям; *Lepidodendron shvetzovii* sp. nov. и принадлежавшие им стробилы *Flemingites russiensis* sp. nov.; *Wittbergia zaleskii* gen. et sp. nov. и *Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov. Описываются также ранее неизвестные или только отмечавшиеся в Подмосковном бассейне виды *Lepidodendron spetsbergense* Nathorst и *L. veltheimii* Sternberg. Обсуждается экология, форма роста и географическое распространение этих растений.

Введение

Изучение плауновидных раннекаменноугольной флоры Подмосковного бассейна началось с середины XIX в., прежде всего, трудами Э.И. Эйхвальда [1841, 1854; Eichwald, 1840, 1860]. Правда, еще в 1840 г. А.И. Оливьеи указал из нижнекаменноугольных отложений р. Прикша в Новгородской губернии остатки вида *Lepidodendron neffediewi*, так и оставшегося неописанным.

Эйхвальд [1854; Eichwald, 1860] описал из угленосных отложений Новгородской, Калужской и Тульской губерний, относившихся в то время к "нижнему ярусу горного известняка"¹, остатки *Lepidodendron olivieri* Eichwald, *Sagenaria obovata* Sternberg, *S. excentrica* Eichwald, *Sigillaria elliptica* Brongniart и *Sigillaria interrupta* Eichwald.

Последующее изучение остатков *Lepidodendron olivieri* показало, что их отнесение к этому роду неправомерно. В настоящее время они помещены в род *Eskdalia* Kidston. Подробная история изучения, а также описание вида *Eskdalia olivieri* (Eichwald) Mosseichik и принадлежавших тем же плауновидным дисперсных стробилов *Bodeostrobus bennholdii* (Bode) Mosseichik и *Tulastrobus pusillus*

Mosseichik приведены в другой работе автора [Мосейчик, 20026].

Остатки других четырех видов, описанных Эйхвальдом, повторно не найдены, а местонахождение оригиналов Эйхвальда неизвестно. Кроме того, остатки, отнесенные к роду *Sagenaria* Brongniart (название является младшим синонимом *Lepidodendron*), судя по изображениям в протологе, представляют собой сильно декортицированные оси плауновидных, настоящая родовая принадлежность которых остается неясной.

В 1860 г. И.Б. Ауэрбах и Г.А. Траутшольд [Auerbach, Trautschold, 1860] описали из тех же отложений еще два вида рода *Lepidodendron* – *L. tenerrium* Auerbach et Trautschold и *L. undatum* Auerbach et Trautschold, которые, как выяснилось впоследствии, оказались младшими синонимами *L. olivieri* [Мосейчик, 20026].

Геологи Г.Д. Романовский [1854] и Н.П. Барбот де Марни [Barbeaut de Magny, 1853] отметили в угленосных отложениях Тульской и Калужской губерний остатки *L. elegans* Brongniart, не сопроводив эти указания какими-либо описаниями и изображениями. Вследствие этого в настоящее время невозможно установить, какие именно растительные остатки они имели в виду.

В 1872 г. тот же Барбот де Марни привел изображение пиритизированной оси, найденной в отложениях "каменноугольной почвы" в Рязанской губернии и определенной как *Halonina pulchella*

¹ В настоящее время эти отложения относятся к бобринскому и тульскому горизонтам визейского яруса Региональной стратиграфической шкалы.

Lesqueueux. Судя по рисунку, этот остаток принадлежит лепидофиту, неопределимому до вида.

В начале XX столетия М.Д. Залесский [1905] описал из визейских отложений р. Мста в районе г. Боровичи Новгородской области остатки нескольких плауновидных. По его мнению, они принадлежали декортицированным осям древовидных форм, которые можно разделить на две группы: одну – с лепидодендроидным, другую – с сигилляриоидным филлотаксисом. Переизучение оригиналов Залесского, хранящихся в Геологическом институте РАН, показало, что оси с сигилляриоидным листорасположением следует выделить в новый род и вид *Wittbergia zaleskii* gen. et sp. nov. (см. ниже).

В середине 40-х годов, будучи интернированным фашистским оккупантами в Берлин, Залесский [Zallessky, 1944] опубликовал описание нескольких растительных остатков из нижнего карбона р. Мда Новгородской области. Среди них был описан новый вид *Lepidodendron moskovense* Zallessky. К сожалению, типовой материал Залесского утерян, а описание и изображение в протологе не позволяют судить о самостоятельности этого вида.

В опубликованной посмертно статье, посвященной карбону Подмосковского бассейна, Залесский [Zallessky, 1948] упоминает остатки *Lepidodendron veltheimii* Sternberg, происходящие из тульского горизонта. Последние были переданы ему геологами для определения и упоминаются в ряде геологических работ [Швецов, 1932; Добров, Константинович, 1936; Экскурсия..., 1937]. Эти образцы с определениями Залесского сохранились в ГГМ им. В.И. Вернадского. Повторное их изучение выявило необходимость выделения указанных остатков *Lepidodendron* в новый вид *L. shvetzovii* sp. nov. (см. ниже). На тех же образцах были обнаружены стробилы, в том числе, в прикреплении к побегам *L. shvetzovii*, которые были выделены в новый вид *Flemingites russiensis* sp. nov. (см. ниже).

Перечисленные лепидодендроидные формы не исчерпывают родового разнообразия раннекаменноугольных плауновидных Подмосковского бассейна. В настоящей работе описываются остатки нового вида рода *Sublepidophloios* Sterzel – *S. sulphureus* sp. nov., фрагмент дисперсного стробила *Lepidostrobus ignatievii* sp. nov., вероятно, принадлежавшего тем же растениям, а также внешне сходная с *Lepidodendropsis* Lutz лигульная форма, отнесенная к новому роду и виду *Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov.

Ниже при описании растительных остатков используется система надродовых таксонов, принятая в руководстве С.В. Мейена [19876].

Для коры плауновидных применяется терминология, используемая в работе С.В. Мейена [1990]. В описании стробилов используются термины, представляющие собой русские эквиваленты соответствующих обозначений, принятых в сводной работе

Ш. Брэк-Хейнс и Б. Томаса [Brack-Hanes, Thomas, 1983] по лепидостробоидным фруктификациям.

Для описания спор применяются термины, принятые в руководстве Г.О.У. Кремпа [1967]. Морфология гулы мегаспор описывается с использованием терминологии, предложенной С.А. Дыбовой-Яхович с соавторами [Dybová-Jachovicz et al., 1982].

Растительные остатки изучались под световым и сканирующим электронным микроскопом "Stereoscan 600". Угlistые фитолеймы мацерировались по стандартной методике в смеси Шульце.

Для объемной мацерации углей использовалась смесь Шульце с последующим выщелачиванием гуминовых веществ в водном растворе аммиака по методике, описанной Р. Крейзелем [1932].

Рисунки выполнялись с помощью окуляра с сеткой.

Оригиналы к настоящей статье хранятся в Москве в Геологическом институте РАН (коллекции №№ 343, 4860, 4865), а также в ГГМ им. В.И. Вернадского (коллекции №№ П₂-39, П₂-46).

Новый вид *Sublepidophloios* из визейских отложений южного крыла Подмосковского бассейна

В 2002 г. во время полевых работ автором был обследован один из карьеров Ушаковского угольного месторождения, расположенный у д. Ушаково, в 15 км к северо-востоку от г. Богородицк Тульской области (рис. 1, "Ушаково").

Еще несколько лет назад в этом карьере добывался бурый уголь. В настоящее время угленосная часть разреза, принадлежащая бобриковскому горизонту, затоплена. Непосредственно над ней залегает толща тульского возраста мощностью около 17 м. Она начинается мощной пачкой желто-белых аллювиальных песков, которая сменяется отложениями, формировавшимися в условиях аллювиально-дельтовой равнины, подвергавшейся пульсирующей морской ингрессии. Последние представлены глинистыми и карбонатными осадками мелкого моря с обильной фауной, которые чередуются с речными песчано-глинистыми фациями с косой однонаправленной слоистостью.

В этих речных фациях было найдено аллохтонное скопление растительных остатков, одинаково ориентированных своими длинными осями: часть ствола *Sublepidophloios*, менее крупная, округлая в сечении и полностью замещенная пиритом ось неизвестного растения, фрагмент дисперсного стробила плауновидного и несколько более мелких неопределимых растительных остатков (рис. 2, а). Менее крупные остатки были плотно прижаты к стволу *Sublepidophloios*, который, по-видимому, послужил преградой, за которой они скопились во

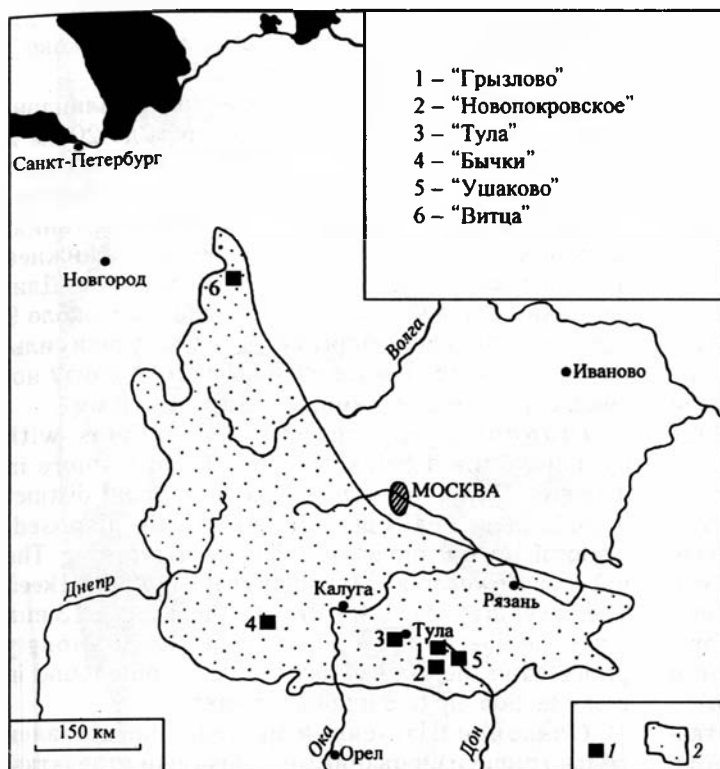


Рис. 1. Географическое положение местонахождений раннекаменноугольных плауновидных Подмосковного бассейна

1 – местонахождения; 2 – Подмосковный угольный бассейн, границы которого даны по В.С. Яблокову [1967]



Рис. 2. *Sublepidophloios sulphureus* sp. nov.

а – фрагмент ствола в стенке Ушаковского карьера (рядом со стволом для масштаба помещен геологический молоток); б – схема поперечного сечения этого фрагмента ствола, показывающая его положение относительно плоскости наложения вмещающих пород; длина линейки – 10 см

время переноса и погребения осадком, образовав небольшой завал.

Фрагмент ствола *Sublepidophloios* достигал не менее 3,5 м в длину и около 20 см в поперечнике. Он был сильно уплощен и, по-видимому, в таком состоянии снесен текучими водами с поверхности почвы. В пользу этого предположения говорит тот факт, что плоскость, в которой деформирован ствол, была ориентирована под углом около 45° по отношению к поверхностям наложения вмещающей породы (рис. 2, б).

Подобное сохранение стволов в уплощенном состоянии, по-видимому, вообще характерно для ископаемых древесных плауновидных Евразийской палеофлористической области [Wagner et al., 2002]. Сердцевина и внутренняя часть толстой коры, составлявшие основную массу их маноксилеических стволов, по-видимому, быстро гнивали, в результате чего остатки упавших стволов, лежа на почве, приобретали уплощенную форму. В отличие от этого, у пикноксилеических стволов семенных растений устойчивый к разложению цилиндр вторичной древесины способствовал сохранению в ископаемом состоянии их прижизненной трехмерной формы.

Полость, оставшаяся на месте истлевших тканей внутренней части ствола *Sublepidophloios*, была заполнена рыхлым песчаником. По периферии ствола сохранились углефицированные и местами пиритизированные остатки наружной коры с листовыми подушками. Строение последних позволило выделить описываемые остатки в новый вид рода *Sublepidophloios* – *S. sulphureus*.

Нельзя исключить, что найденный среди других остатков дисперсный стробил, описываемый ниже как *Lepidostrobus ignatievii* sp. nov., принадлежал *Sublepidophloios sulphureus*. В пользу такого предположения говорят как критерий экстраполяции (ранее установленной прижизненной связи подобных осевых органов и фруктификаций; см.: [Мейен, 1992, с. 107]), так и их сонахождение в одном захоронении при отсутствии опровергающих данных о прижизненной связи с другими дисперсными органами.

Систематика

Класс Lycopodiopsida

Порядок Isoetales

Семейство Lepidocarpaceae

Род *Sublepidophloios* Sterzel, 1907

Sublepidophloios sulphureus Mosseichik, sp. nov.

Табл. 1, фиг. 1–4; рис. 3

Название вида – от *sulphureus* (лат.) – серный – дано, поскольку описываемые остатки плауновидного сложены сульфидом железа.

Голотип – Геологический институт РАН, экз. № 4865/24F (табл. 1, фиг. 1; рис. 3); “Ушаково”; визейский ярус, тульский горизонт.

Диагноз. Древесные плауновидные с цилиндрическим основным стволом диаметром до 20 см и более. Филлотаксис лепидодендронидный, без ясно выраженных ортостихов. Листовые подушки плотно расположенные, веретеновидного очертания, шириной до 8 и длиной до 30 мм. Верхнее и нижнее поля подушки разделены продольным килем. Длина нижнего поля около 13 мм, верхнего – около 9 мм. Место прикрепления листовой пластинки сильно выступающее в виде отгибающегося книзу носика, округлое в сечении, диаметром до 8 мм.

Diagnosis. Arborescent lepidophytes with cylindrical main trunk reached 20 cm or more in diameter. Phyllotaxis lepidodendroid without distinct ortostichies. Leaf cushions compactly disposed, fusiform, up to 8 mm broad and up to 30 mm long. The upper and lower area of a cushion bear longitudinal keel. The upper area reaches 9 mm and the lower – 13 mm long. The place of leaf lamina attachment strongly projected in the form of downturned spout, round in cross-section, up to 8 mm in diameter.

Описание. Изученный материал представлен сильно пиритизированными слепками и отпечатками наружной поверхности ствола *S. sulphureus*, взятыми из разных его частей.

Большая (верхняя) часть найденного фрагмента ствола была покрыта листовыми подушками, имеющими примерно одинаковые очертания, размеры и расположение. Размер подушек и расстояния между ними несколько уменьшаются по направлению к верхушке дерева. Других закономерных изменений размера и плотности расположения листовых подушек вдоль ствола (“зон роста”; см.: [Мейен, 1990, с. 79, 80]) не обнаружено.

В качестве голотипа выбран отпечаток коры с сохранившимися листовыми подушками (табл. 1, фиг. 1; рис. 3). Последние веретеновидные, с оттянутыми верхним и нижним углами; боковые углы закруглены. Длина подушек около 30 мм, ширина – порядка 8 мм. Нижнее и верхнее поля листовой подушки разделены не всегда ясно выраженным продольным килем. Длина нижнего поля около 13 мм, верхнего – около 9 мм.

Место прикрепления листовой пластинки располагается в центральной части подушки и имеет в поперечном сечении округлое очертание диаметром около 8 мм, т.е. занимает практически всю ширину листовой подушки. Поскольку поверхность отделения листовой пластинки находилось на некотором удалении от поверхности подушки, на отпечатке последней остается углубление глубиной 3–4 мм, соответствующее проксимальной части листовой пластинки. На слепках этому углублению соответствует выпуклость в форме отогнутого книзу короткого носика (табл. 1, фиг. 3). Из-за грубости породы, представленной крупными кристалла-

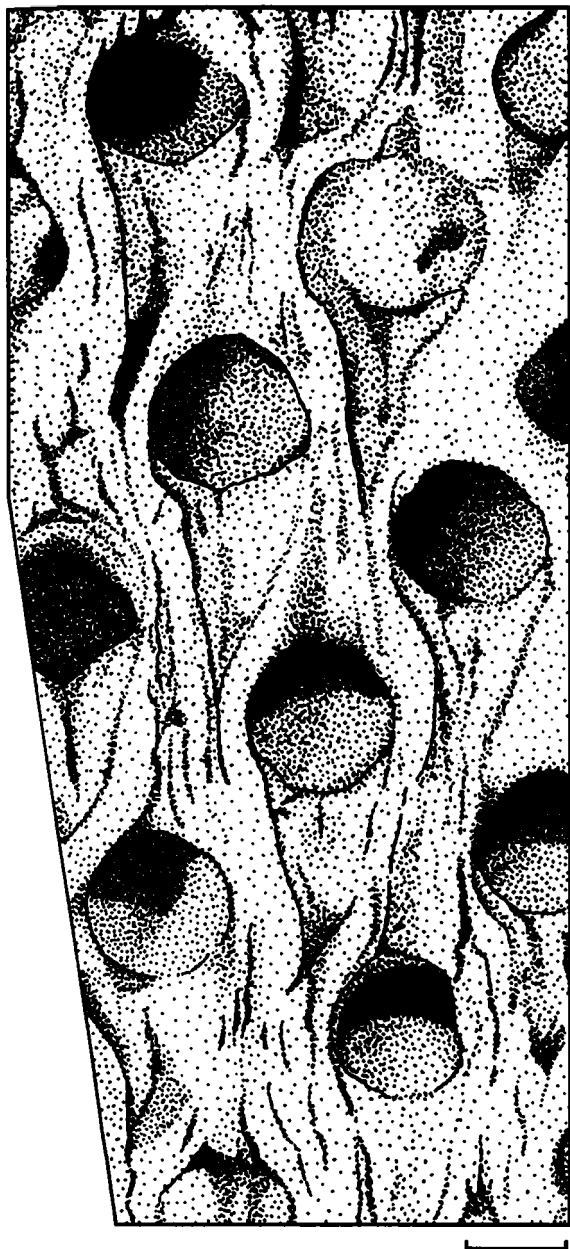


Рис. 3. Отпечаток коры *Sublepidophloios sulphureus* sp. nov.

Голотип № 4865/24А; "Ушаково"; длина линейки – 5 мм

ми пирита, детали строения места отделения листовой пластинки и местоположение отверстия наружной лигульной ямки наблюдать не удалось.

Листовые подушки располагаются плотно по спирали, без ясно выраженных ортостихов.

Такое же строение имеет другой изученный образец поверхности коры с листовыми подушками (табл. 1, фиг. 2).

Поверхность ствола в его нижней части слегка декортицирована. Изученные отпечатки этой поверхности имеют строение, характерное для фор-

мального рода *Aspidiaria* Presl, к которому относятся лепидодендроидные оси в форме отпечатков и фитолем с утраченными наиболее поверхностными слоями коры (табл. 1, фиг. 4). У *Aspidiaria* обычно видны очертания листовых подушек с местом выхода проводящего пучка, однако детали строения поверхности подушек уже не различимы. При этом становятся видны структуры, связанные с субэпидермальными тканями коры. У описываемого экземпляра они представлены тонкой продольной исчерченностью, вероятно, обусловленной удлиненной формой клеточных элементов гиподермы.

Сравнение. Веретеновидным очертанием листовых подушек и их лепидодендроидным расположением описываемый вид наиболее близок к *Sublepidophloios ventricosus* Hopping из нижнего намюра Великобритании. Отличия касаются размеров подушек: у *S. sulphureus* – 8х30 мм, а у *S. ventricosus* – 15х40 мм. Кроме того, для *S. ventricosus* характерны разделяющие соседние подушки скульптурированные полосы коры, отсутствующие у *S. sulphureus*. Основание листовой пластинки *S. ventricosus* имеет в поперечном сечении эллиптическое очертание, а у *S. sulphureus* это очертание округлое. Листовые подушки *S. ventricosus* имеют слабо заметный киль только на верхнем поле, тогда как у *S. sulphureus* и верхнее, и нижнее поля подушки разделены продольным килем.

Замечания. Род *Sublepidophloios* был установлен И.Т. Штерцелем [Sterzel, 1907, 1918] при изучении лепидофитов из кульма Южной Германии. Штерцель полагал, что представителей рода *Lepidophloios* Sternberg можно разделить на две группы: (1) с горизонтально вытянутыми листовыми подушками, у которых листовой рубец располагается в их нижней части, а наружная поверхность гладкая, и (2) с вертикально вытянутыми подушками и листовым рубцом, расположенным в верхней части подушки, при этом наружная поверхность подушки покрыта точечными углублениями. Первую группу он выделил в род *Eulepidophloios* Sterzel, а вторую – в род *Sublepidophloios* Sterzel.

Такая трактовка прижилась в палеоботанической литературе лишь отчасти, и тому есть объективные причины.

Во-первых, указанная Штерцелем в качестве диагностического признака *Sublepidophloios* точечная текстура поверхности листовых подушек, очевидно, представляет собой отражение клеточного строения эпидермы и, следовательно, определяется, в первую очередь, формой и степенью сохранности, а не биологическими особенностями растения.

Во-вторых, уже в 30-х годах прошедшего столетия появились данные о том, что вытянутость листовых подушек *Lepidophloios* зависит от размеров и возраста несущих ветвей. Так, Дж. Уолтон [Walton, 1935, с. 330, рис. 8] показал, что у представителей *L. scoticus* Kidston из нижнего карбона Шотландии вариация подушек от продольно- до попереч-

но-удлиненных может наблюдаться в пределах одной мелкой ветви (возможно, ножки стробила) на протяжении всего 5 см. Позднее Р. Круколл [Crookall, 1964, с. 316] установил, что на молодых ветвях этого вида располагались вертикально-удлиненные листовые подушки, а на более старых — в большей или меньшей степени поперечно-удлиненные. На этом основании и Уолтон, и Круколл считали предложенное Штерцелем деление рода *Lepidophloios* по форме подушек чисто формальным.

Иную позицию заняли У.Г. Чалонер и Э. Буро [Chaloner, Bougeau, 1967]. Формы с горизонтально вытянутыми подушками они, по традиции, отнесли к *Lepidophloios*, а родовое название *Sublepidophloios* сохранили за формами с вертикально вытянутыми подушками. При этом они, вслед за К.А. Хоппингом [Hopping, 1956], интерпретировали род *Sublepidophloios* как промежуточный между *Lepidodendron* и *Lepidophloios*. В интерпретации Чалонера и Буро, представители *Sublepidophloios* несут листовые подушки, форма которых характерна для *Lepidodendron*, но при этом место отделения листовой пластинки (листовой рубец) и лигулярная ямка находятся у них на некотором расстоянии от поверхности подушки, как у *Lepidophloios*. Этой трактовки *Sublepidophloios* придерживается и автор настоящей статьи. Нахождение крупного фрагмента ствола с корой, строение которой отвечает диагнозу *Sublepidophloios*, свидетельствует о том, что по крайней мере для некоторых форм, относимых к этому роду, такое строение коры соответствовало дефинитивным стадиям развития растений и, следовательно, может рассматриваться в качестве диагностического признака.

Хотя на изученных экземплярах *S. sulphureus* не удалось наблюдать строение листового рубца и отверстие наружной лигулярной ямки, лепидодендронидная форма листовых подушек и положение поверхности отделения листовой пластинки выше места ее прикрепления к подушке, позволяют предполагать, что описываемое растение относится к роду *Sublepidophloios*.

На основании предполагаемой близости к *Lepidodendron* и *Lepidophloios* род *Sublepidophloios*, а следовательно и *S. sulphureus*, относятся к семейству *Lepidocarpaceae* порядка *Isoetales*. В это семейство С.В. Мейен [19876] включал формы с надземной частью типа *Lepidodendron*, *Lepidophloios* и др., ризофорами типа *Stigmara* и стробилами, относящимися к родам *Lepidostrobus* Brongniart, *Lepidocarpon* Scott, *Achlamydocarpon* Schumacker-Lambry, *Flemingites* Carruthers, *Lepidocarpopsis* Abbot, *Lepidostrobopsis* Abbot и *Caudatocarpus* Brackhanes.

Если верно предположение, что описываемые ниже дисперсные стробилы *Lepidostrobus ignatievii* sp. nov. принадлежали *S. sulphureus* — это также может свидетельствовать в пользу отнесения этих форм к семейству *Lepidocarpaceae*.

Род *Lepidostrobus* Brongniart, 1828

Lepidostrobus ignatievii Mosseichik, sp. nov.

Табл. 1, фиг. 5, 6; рис. 4

Название вида — в честь геолога Д.А. Игнатьева.

Голотип — Геологический институт РАН, экз. №4865/25 (табл. 1, фиг. 5, 6; рис. 4); "Ушаково"; визейский ярус, тульский горизонт.

Диагноз. Стробилы цилиндрической формы, длиной более 80 мм и диаметром до 15 мм. На оси фруктификации, имеющей диаметр около 1,5 мм, по спирали располагаются спорофиллы с хорошо выраженными щитком и пяткой. В основание спорофилла входит единственная средняя жилка, прослеживающаяся до его дистальной части. Длина ножки спорофилла около 7 мм. Терминальный щиток треугольной формы, с оттянутой верхушкой и килем на наружной стороне, длиной около 7 мм и шириной около 5 мм в наиболее широкой нижней части. Пятка треугольного очертания, длиной около 2 мм.

Diagnosis. Cylindrical strobili more than 80 mm long and up to 15 mm in diameter. Strobilus axis 1,5 mm broad bears spirally disposed sporophylls with distinct upturned lamina and downturned heel. Sporophyll pedicel about 7 mm long. A single vein comes into the sporophyll base and follows up to its distal part. Sporophyll lamina triangular, with attenuated apex, up to 7 mm long and about 5 mm wide in the broadest part, with a longitudinal keel on the external surface. Heel triangular, about 2 mm long.

Описание. Единственный изученный экземпляр (голотип) описываемого вида представлен фрагментом средней части стробила. Последний имеет цилиндрическую форму и достигает в длину около 80 мм (табл. 1, фиг. 5; рис. 4, а). Основание и верхняя часть стробила не сохранились. Диаметр фруктификации около 15 мм. Растительные ткани оси стробила и спорофиллов углефицированы, однако пространство между ними заполнено мелкокристаллическим пиритом, что не позволяет изучить строение спорангиев и содержавшихся в них спор.

При извлечении из вмещающей породы стробил раскололся на две части. Плоскость скола прошла перпендикулярно оси стробила, демонстрируя его внутреннее строение. На оси диаметром около 1,5 мм, почти под прямым углом к ней, по низкой спирали располагались спорофиллы. На плоскости скола можно наблюдать отходящие на разных уровнях от оси ножки семи спорофиллов (табл. 1, фиг. 6; рис. 4, в).

Ножка спорофилла длиной около 7 мм почти на всем своем протяжении имеет ширину около 1–1,5 мм и лишь в дистальной части резко расширяется до 5 мм. В основание спорофилла входит единственная средняя жилка, прослеживающаяся на всем протяжении его ножки. Последняя заканчивается щитком с пяткой.

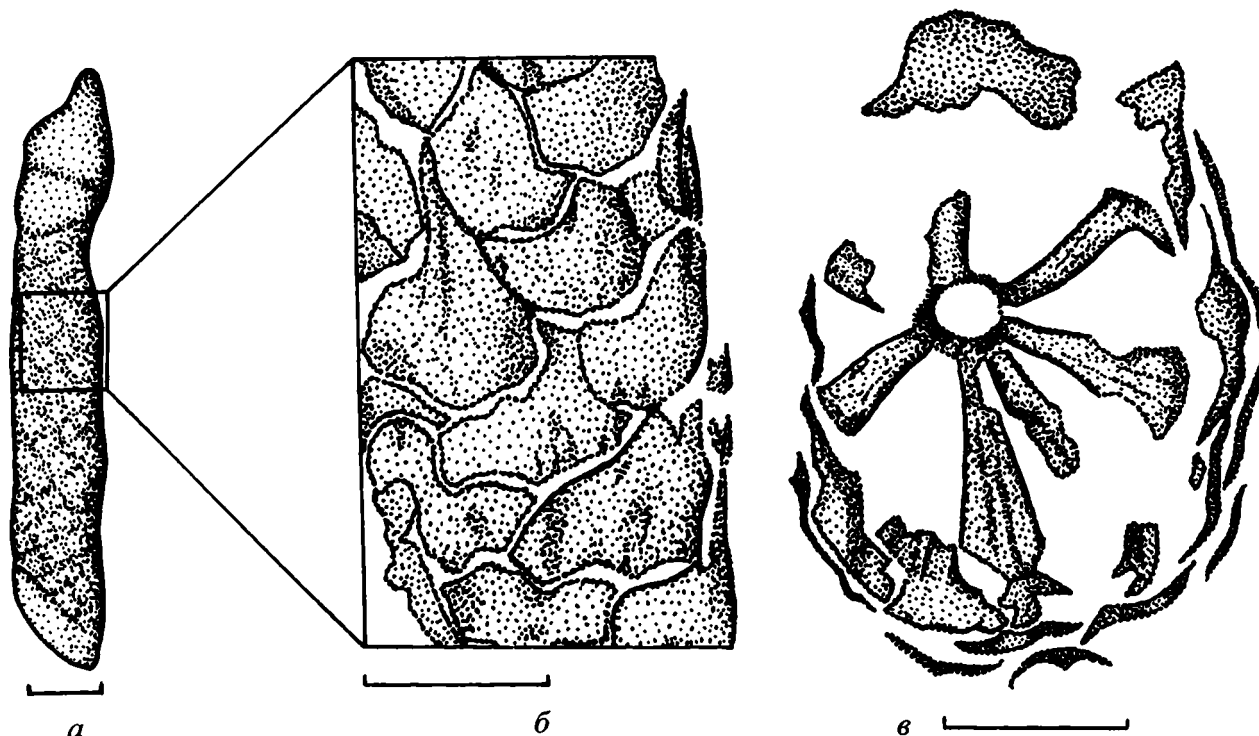


Рис. 4. *Lepidostrobus ignatievii* sp. nov., голотип № 4865/25; "Ушаково"

a – общий вид фрагмента стробила; *b* – участок его поверхности; видны налегающие друг на друга треугольные щитки спорофиллов с оттянутой дистальной частью; *v* – поперечный срез стробила; видны срез его оси (в центре) и фрагменты семи отходящих от нее на разных уровнях ножек спорофиллов; по периферии скола располагаются срезы налегающих друг на друга щитков спорофиллов; длина линейки – 5 мм

Щиток треугольной формы, длиной около 7 мм и шириной около 5 мм в наиболее широкой части, с оттянутой верхушкой (рис. 4, *b*). На абаксальной поверхности щитка наблюдается продольный киль. Пятка треугольного очертания, длиной около 2 мм. Щитки спорофиллов образуют на поверхности фруктификации многослойную защитную "броню" (рис. 4, *v*).

Сравнение. По форме и размерам *L. ignatievii* наиболее близок к типовому виду *L. ornatus* Brongniart, отмечавшемуся в каменноугольных отложениях Европы и Северной Америки. Типовой материал последнего вида представлен крупными стробилами длиной свыше 140 мм. *L. ignatievii*, по всей видимости, имел не меньшие размеры, поскольку изученный 8-сантиметровый экземпляр представляет собой только среднюю часть фруктификации. Диаметр обеих фруктификаций также сопоставим: у *L. ornatus* он составляет около 20 мм, а у *L. ignatievii* – около 15 мм. При этом диаметр оси стробила *L. ornatus* – 6 мм, тогда как у *L. ignatievii* он почти в 3 раза меньше.

Длина ножек спорофиллов у обоих видов практически одинакова – около 7 мм, а сами спорофиллы располагаются перпендикулярно к оси фруктификации и заканчиваются терминальным щитком с пяткой. Строение дистальной части спорофиллов *L. ornatus* неизвестно, что не позволяет сравнить

его по этому признаку с *L. ignatievii*. В то же время, у *L. ornatus* известны спорангии длиной 8 мм, шириной 2 мм и высотой 3 мм, содержащие микроспоры типа *Lycospora granulata* Kosanke. У *L. ignatievii* спорангии и споры не сохранились.

Замечания. В составе рода *Lepidostrobus* описано несколько десятков видов стробиллов со спорофиллами без боковых разрастаний ножки. В течение долгого времени в диагнозе рода не учитывалось строение спор. К нему относили как микроспоры, так и биспорангиатные стробиллы, а также стробиллы с пустыми спорангиями или с неизвестным строением последних (см., напр.: [Chaloner, Boureau, 1967]). Постепенно становилось ясным, что разнообразие стробиллов, включаемых в *Lepidostrobus*, соответствует нескольким естественным родам. Ш.Д. Брэк-Хейнс и Б.А. Томас [Brack-Hanes, Thomas, 1983] на основании переизучения типового материала различных видов лепидостробоидных фруктификаций попытались выделить эти роды, используя ранее введенные родовые названия. Так, обоеполые стробиллы с микроспорами типа *Lycospora* Schopf, Wilson et Bentall и мегаспорами типа *Lagenicula* Bennie et Kidston они предложили относить к роду *Flemingites* Carruthers, что было поддержано многими палеоботаниками и вошло в учебную литературу (см., напр.: [Мейен, 19876]). Родовое название *Lepidostrobus* было предложено

закрепить за микростробилами, содержащими споры типа *Lycospora*, поскольку именно такое строение стробилов и микроспор оказалось у типового вида *Lepidostrobus* – *L. ornatus*.

Несмотря на очевидные достоинства, это таксономическое нововведение нельзя признать полностью удачным, поскольку большое число видов с неизвестным строением спор, описанных под родовым названием *Lepidostrobus*, оказались без родового названия.

С.В. Мейен [19876] предложил компромиссный вариант, состоящий в том, чтобы относить к *Lepidostrobus* не только указанные Брэк-Хейнс и Томасом микроспорангиатные стробилы, но и фруктификации лепидостробоидного облика с неизвестным строением спор. Следуя этому подходу, автор настоящей работы относит описываемый вид из Подмосковного бассейна к роду *Lepidostrobus*. В то же время, представляется логически более последовательным в дальнейшем ввести для лепидостробоидных фруктификаций с неизвестным строением спор отдельный род.

Форма роста и экология *Sublepidophloios sulphureus*

Род *Sublepidophloios* является фактически одной из “секций” рода *Lepidophloios* Sternberg, для которой характерны вертикально вытянутые веретеновидные листовые подушки, располагающиеся как у *Lepidodendron*, и положение листового рубца на некотором удалении от основания листовой пластинки, как у типичных представителей *Lepidophloios*. Это позволяет сравнивать описываемые формы с более полно изученными европейскими и североамериканскими *Lepidophloios*, для которых достаточно надежно реконструированы форма роста, репродуктивная биология и экология.

Еще в начале XX столетия М.Д. Залесский пришел к выводу о том, что *Lepidophloios* были деревьями высотой 25–30 м, со стройным прямым стволом, который дихотомически разветвлялся на верхушке, давая ветви нескольких порядков, “образующих на нем крону, по-видимому, более редкую, чем у лепидодендронов” [Залесский, Чиркова, 1938, с. 116]. Залесский высказал также предположение (подтвердившееся позднее), что *Lepidophloios* были биспорангиатными растениями, у которых, стробилы могли образовываться как на концах терминальных побегов, так и на специализированных ветвях типа *Halon* Lindley et Hutton (там же, с. 118). На рис. 5, а воспроизведена реконструкция *Lepidophloios* из работы Залесского [Залесский, Чиркова, 1938], выполненная художником Р.К. Кохом и вошедшая в отечественную учебную литературу [Криштофович, 1957 и др.]. На ней не вполне удачно отображен характер ветвления, которое вышло, фактически, трехмерным моноподиальным,

в результате чего были искажены очертания кроны дерева.

В 1927 г. М. Гирмер [Hirmer, 1927] пришел к выводу, что крона *Lepidophloios* была устроена в основном так же, как у *Lepidodendron*, и образована многократными последовательными дихотомиями верхушки основного ствола. Отличия состояли в расположении стробилов. У *Lepidophloios* они располагались компактно в верхней части ствола, а также на специализированных боковых галониевых ветвях, формировавшихся при первых трех дихотомических делениях его верхушки (рис. 5, б).

Позднее Г.Н. Эндрюс и У.Г. Мерди [Andrews, Murdy, 1958] впервые детально реконструировали онтогенез описанного ими по образцам анатомической сохранности североамериканского вида *Lepidophloios pachidermatikos* Andrews et Murdy (младший синоним *Lepidophloios hallii* (Evers) DiMichele; см.: [DiMichele, 1979]). Они установили, что на ранних стадиях развития растение имело узкую протостелу, которая быстро расширялась к верхушке, имея форму опрокинутого конуса. Последнее, как показал еще Ф.О. Боуэр, характерно для всех сосудистых тайнобрачных растений.

Ствол *L. pachidermatikos* быстро достигал диаметра, оставшегося в основном неизменным по мере роста дерева в высоту, которая могла быть значительной. При этом диаметр апикальной меристемы, по-видимому, варьировал у различных видов, как и большая или меньшая конусовидность ствола, определявшаяся количеством образовавшейся вторичной древесины и, особенно, перидермы.

Когда апикальная меристема начинала делиться, образуя крону, она продолжала формировать только первичную древесину до момента прекращения роста растения.

Предложенная Эндрюсом и Мерди реконструкция *Lepidophloios*, сохраняющая свое значение до настоящего времени, показана на рис. 6, б.

Форма роста, онтогенез, репродуктивная биология и экология североамериканских *Lepidophloios* наиболее детально реконструированы В. Димайком и Т.Л. Филлипсом [DiMichele, 1979; DiMichele, Phillips, 1985; Phillips, DiMichele, 1992]. По их представлениям, на ранних стадиях развития *Lepidophloios* происходило интенсивное развитие ризофора типа *Stigmara* Brongniart, тогда как ствол был представлен коротким палкообразным выростом, покрытым листьями (рис. 6, а). Это позволяло растению “заякориться” в грунте до формирования его массивных надземных частей. При этом сам ризофор и аппендиксы отчасти выполняли функции, связанные с фотосинтезом в условиях укоренения на частично затопленном водой субстрате.

Наиболее полно реконструированный вид североамериканских *Lepidophloios* – *L. hallii* [Hirmer, 1927; Andrews, Murdy, 1958; DiMichele, 1979;

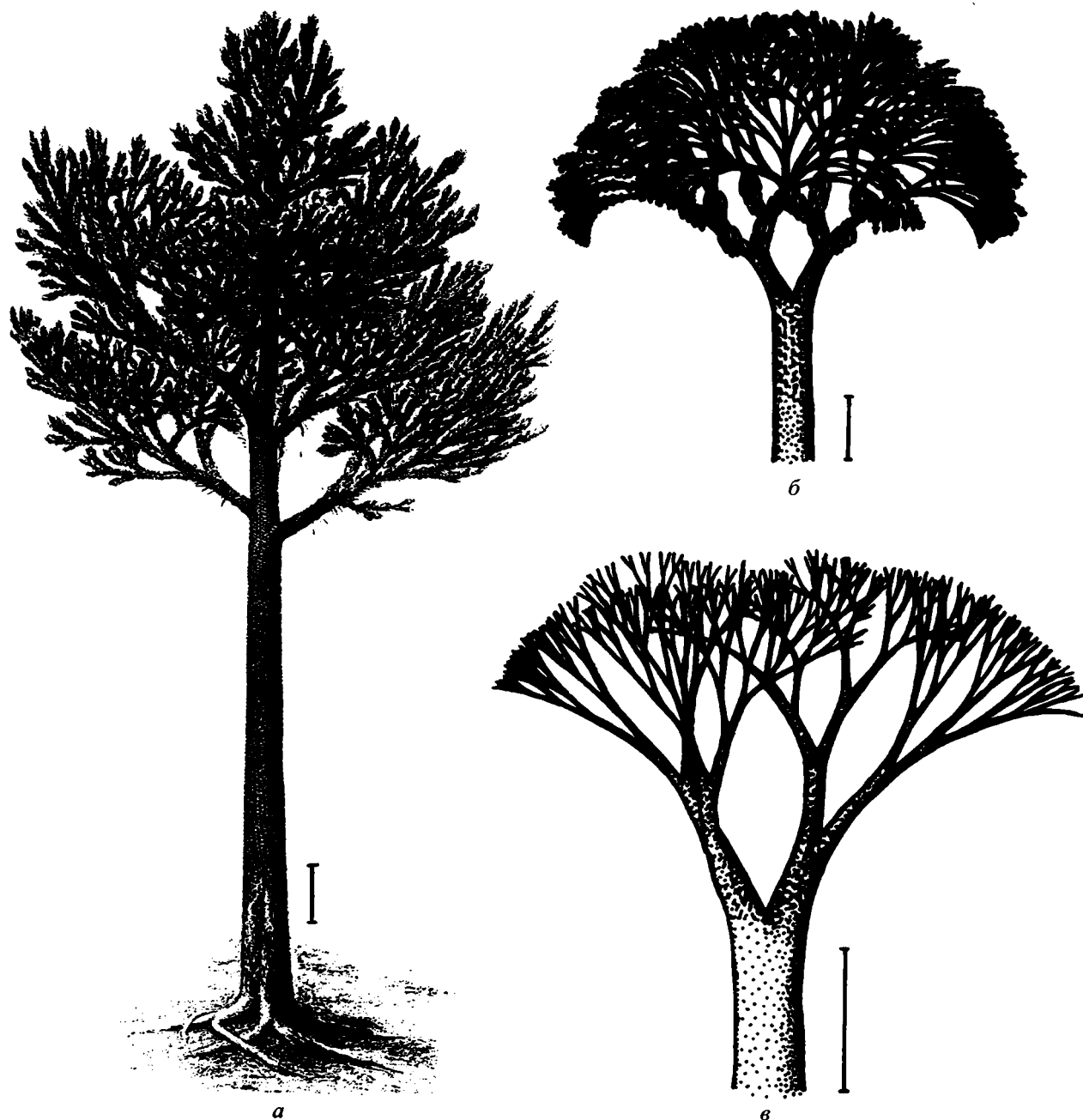
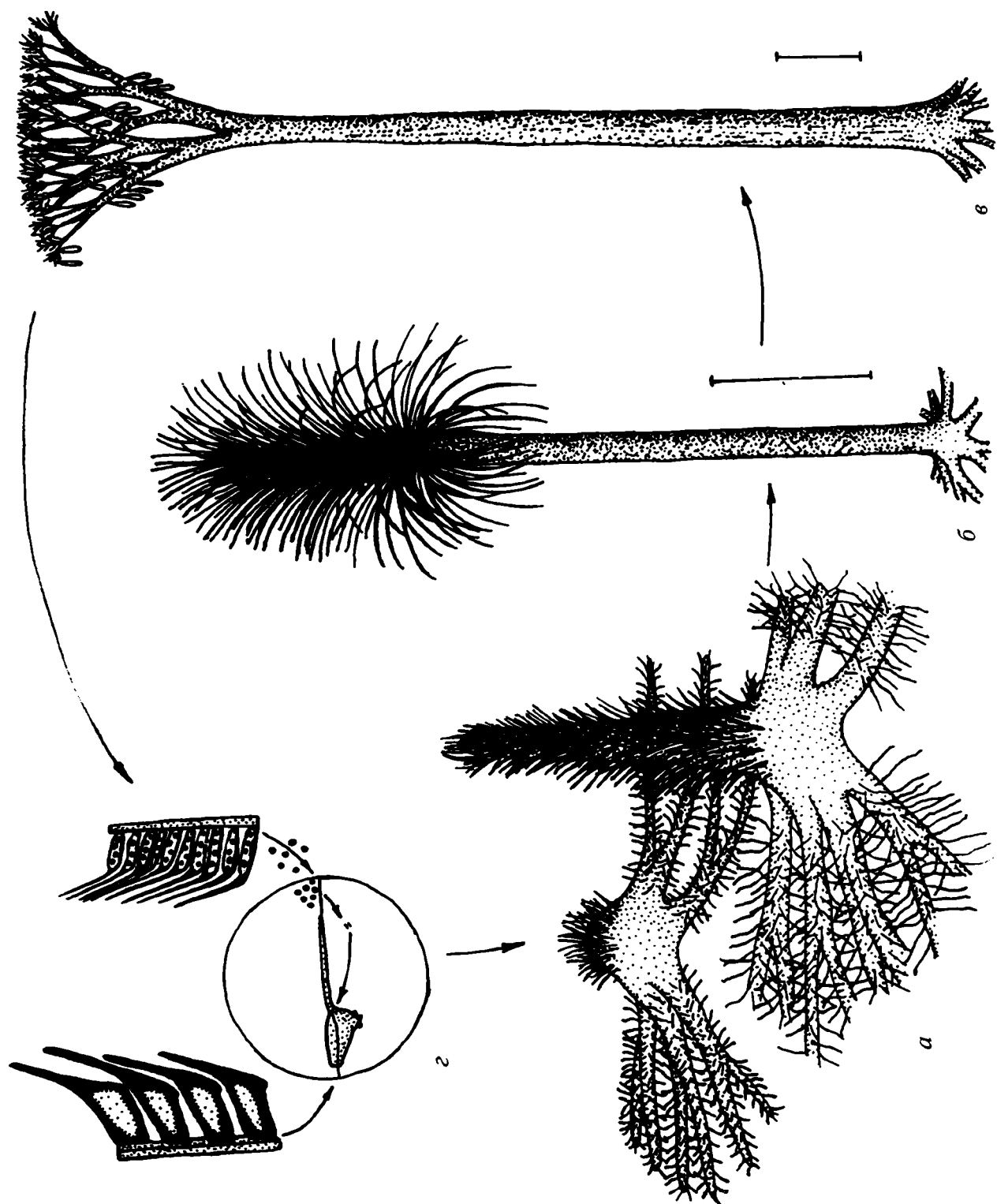


Рис. 5. Реконструкции формы кроны различных представителей *Lepidophloios* Sternberg
 а – крона *L. laricinus* Sternberg с моноподиальным ветвлением (по: [Залесский, Чиркова, 1938]); б – дихотомически ветвящаяся крона дерева типа *L. laricinus*; стробилы показаны расположенными в верхней части ствола на ветвях типа *Halonia*, образовавшихся во время первых дихотомических ветвлений верхушки ствола; стробилы в верхней части ствола и на ветвях первой дихотомии удалены; на местах их расположения показаны рубцы (по: [Hirmer, 1927], с изменениями); в – крона *L. hallii* (Evers) DiMichele с трехмерным изотомическим ветвлением; листья, боковые ветви типа *Halonia* и стробилы не показаны, чтобы подчеркнуть общий характер ветвления (по: [DiMichele, 1979], с изменениями); длина линейки: а – 2 м; б, в – 1 м

DiMichele, Phillips, 1985] включал небольшие деревья, 10–15 м высотой, с компактной кроной, образованной изотомически ветвящимися побегами, лишенными вторичной древесины (рис. 6, в). Ветвление было трехмерным. Боковые ветви располагались друг над другом в два или четыре ряда.

Образование кроны происходило на поздних стадиях развития дерева и было связано с формированием стробил. *L. hallii* продуцировал мегастробилы типа *Lepidocarpon* и микростробилы *Lepidostrobis oldhamius* Williamson, которые располагались на коротких боковых ветвях типа



Halonia в один или два ряда. Галониевые ветви отходили от более крупных ветвей (свыше 30 мм в диаметре), находившихся в средней или верхней части кроны. Некоторые стробилы формировались на концах обычных ветвей.

По мнению Димайкла и Филлипса (там же), наиболее своеобразной чертой жизненного цикла *Lepidophloios* была монокарпность: стробилы образовывались один раз на терминальных стадиях развития дерева, которое вслед за этим прекращало рост и постепенно отмирало (рис. 6, в).

Семяподобные мегаспорофиллы с мегаспорангием, окруженным интегументоподобным разрастанием ножки и содержащим единственную крупную функциональную мегаспору, падали в воду, где происходило оплодотворение. При этом терминальная пластинка мегаспорофилла служила как в качестве "крылатки" при переносе воздушными потоками от материнского растения к воде, так и для поддержания плавучести при попадании в последнюю (рис. 6, з).

Североамериканские *Lepidophloios* произрастали в тропических углематеринских болотах позднего карбона. По-видимому, они легче других древесных плауновидных переносили условия затопления, образуя в соответствующих местах монодоминантные заросли, где вместе с ними росли лишь немногие другие растения. В качестве приспособления к избыточной обводненности деревьев *Lepidophloios* обладали мощно развитыми ризофорами типа *Stigmara* с длинными аппендиксами. И в тех, и в других имелись обширные воздухоносные полости. Другим приспособлением была толстая, устойчивая к гниению кора. В то же время, диапазон экологического распространения некоторых видов *Lepidophloios*, по-видимому, выходил за пределы указанных стрессовых местообитаний и они могли произрастать в составе более разнообразных болотных сообществ.

Опираясь на данные о форме роста и онтогенезе европейских и североамериканских *Lepidophloios*, можно попытаться хотя бы отчасти реконструировать облик и характер развития *S. sulphureus*.

Единообразное лепидодендроидное расположение листовых подушек на стволе *S. sulphureus* и их незначительно меняющиеся по направлению к кроне дерева форма и размеры позволяют предположить, что, как и у *Lepidophloios*, рост этих плауно-

видных происходил за счет деятельности обширной апикальной меристемы.

Плотное расположение подушек, незначительное изменение плотности их расположения по направлению к верхушке дерева, а также цилиндрическая форма ствола на довольно большом протяжении могут рассматриваться как признаки отсутствия или незначительности вторичного роста у *S. sulphureus*.

Невыраженность "зон роста" и других проявлений замедления или прерывания деятельности апикальной меристемы может свидетельствовать, с одной стороны, о быстрой первичного роста *S. sulphureus*, а с другой – об относительной стабильности климатических и других экологических условий в период этого роста.

На рис. 7 изображена предполагаемая реконструкция внешнего облика *S. sulphureus* до первого ветвления

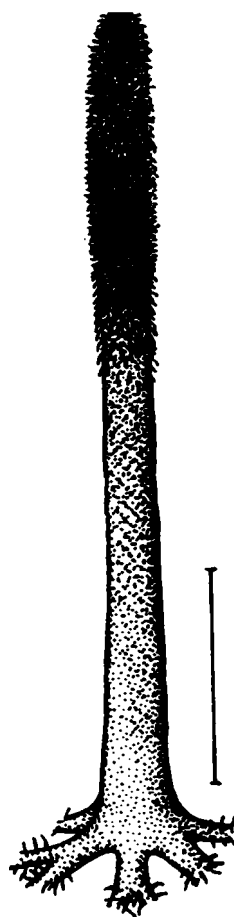


Рис. 7. Реконструкция *Sublepidophloios sulphureus* sp. nov. до первого ветвления ствола; длина линейки – 1 м

←

Рис. 6. Реконструкция жизненного цикла *Lepidophloios* (по: [Phillips, DiMichele, 1992], с изменениями)

а – гипотетическая ранняя стадия роста дерева, для которой характерно преимущественное развитие ризофора типа *Stigmara*; б – вид дерева до первой дихотомии ствола (по: [Andrews, Murdy, 1958], с изменениями); в – терминальная репродуктивная стадия развития дерева, на которой образовывались мега- и микростробилы (по: [DiMichele, Phillips, 1985], с изменениями); з – оплодотворение мегаспоры в водной среде: слева – участок мегаспорофилла типа *Lepidocarpon*, справа – часть микростробила типа *Lepidostrobus oldhamius*, в кружке – плавающий на поверхности воды мегаспорофилл и микроспоры; длина линейки – 1 м

ления ствола, если таковое имело место подобно европейским и североамериканским *Lepidophloios*. В отличие от *L. hallii*, листья *S. sulphureus*, по-видимому, были значительно более короткими.

Находка крупного фрагмента ствола *S. sulphureus* позволяет уточнить представление о высоте древесной лепидофитовой растительности визе Подмосковского бассейна. По всем имеющимся данным, она едва ли превышала 10–15 м, вопреки высказывавшимся умозрительным предположениям, что слагавшие ее деревья достигали 30–40-метровой высоты, подобно некоторым *Lepidodendron* из влажных тропических лесов позднего карбона Западной Европы и Северной Америки.

Судя по слабой отсортированности и невысокой фрагментированности остатков *S. sulphureus*, найденных в изученном захоронении, можно заключить, что они испытали незначительный перенос и, по-видимому, захоронились недалеко от места произрастания материнских растений. При этом характер вмещающих отложений указывает на осадочную обстановку низкой поймы с кластическим субстратом, где, возможно, и произрастали указанные плауновидные.

Лепидодендроны подмосковского карбона

Значительная часть плауновидных раннего карбона Подмосковского бассейна относится к широко распространенному роду *Lepidodendron*, поэтому их изучение особенно важно для палеофитогеографических и стратиграфических сопоставлений.

Описываемые ниже остатки подмосковных лепидодендронов происходят из следующих местонахождений (см. рис. 1), которым для сокращения последующих ссылок присвоены условные названия:

1. “Грызлово”. Местонахождение расположено в Грызловском угольном карьере, в 3 км севернее пос. Грицовский Веневского района Тульской области, в разрабатываемом угольном пласте бобриковского горизонта. Разрез Грызловского карьера является типовым разрезом бобриковского горизонта [Путеводитель..., 1975; Нижний карбон..., 1993]. Материал, собранный автором, является автохтонным и представлен отпечатками и углещифрованными фитолеймами, среди которых определены лепидофиты *Eskdalia olivieri*, *Gryzlovia meyenii*, *Lepidodendron spetsbergense* и возможно принадлежавшие им ризофоры *Stigmara ficoides* (Sternberg) Brongniart.

2. “Новопокровское”. Местонахождение приурочено к отложениям тульского горизонта Новопокровского угольного карьера, расположенного в 3 км к западу от с. Новопокровское Богородицкого района Тульской области. Разрез этого карьера выбран в качестве неостратотипа тульского горизонта [Махлина, Жулитова, 1984]. Материал, со-

бранный здесь автором, включает аллохтонные остатки плауновидных: отпечатки *Eskdalia olivieri*, отпечаток фрагмента оси *Lepidodendron veltheimii* и ризофоры *Stigmara ficoides*, возможно принадлежавшие последним растениям. Здесь же найдены остатки растений с папоротниковидной листвой типа *Adiantites antiquus* (Ettingshausen) Stur и др.

3. “Тула”. Местонахождение тульского возраста, располагавшееся в районе Московского вокзала г. Тула. До настоящего времени не сохранилось. Его описание приводится в Путеводителе к Подмосковской экскурсии 17-й сессии Международного геологического конгресса [Экскурсия..., 1937], а также в работе М.С. Швецова [1932]. Изученный материал был собран в 20-х годах прошедшего столетия М.С. Швецовым и представлен остатками облиственных осей, отнесенных к одному виду *Lepidodendron shvetzovii* sp. nov. Вместе с ними найдены остатки вайи предположительно птеридоспермов.

4. “Бычки”. Образцы из этого местонахождения, располагающегося на правом берегу р. Неручь у д. Бычки Барятинского района Калужской области, были собраны в 1920 г. С.А. Добровым в отложениях, относимых к тульскому горизонту. Описание этого разреза опубликовано С.А. Добровым и А.Е. Константинович [1936]. Среди растительных остатков найдены облиственные оси плауновидных, отнесенные к *L. shvetzovii* sp. nov., а также дисперсные стробилы, вероятно, тех же растений, отнесенные к новому виду *Flemingites russiensis* sp. nov. Были также обнаружены остатки осей и листьев птеридоспермов, а также побегов членистостебельных.

Систематика

Класс Lycopodiopsida

Порядок Isoetales

Семейство Lepidocarpaceae

Род *Lepidodendron* Sternberg, 1820

Lepidodendron veltheimii Sternberg, 1825

Табл 2, фиг. 1; рис. 8

Синонимы этого обширного сборного вида см. в работах: [Seward, 1910, с. 171–172; Jongmans, 1929, с. 331–341; Crookall, 1964, с. 298–300].

Голотип – Пражский национальный музей, экз. № Е 1847; Германия, Магдебург; нижний карбон.

Описание. Экземпляр этого вида, на котором наиболее хорошо сохранилась структура поверхности коры, изображен на табл. 2, фиг. 1 и рис. 8. Он происходит из местонахождения “Новопокровское” и представлен фрагментом ветви длиной 8,5 см и шириной 5,5 см. Листовые подушки веретеновидные, с округлыми боковыми и заостренными верхним и нижним углами, несколько изогнутыми в про-



Рис. 8. Отпечаток коры *Lepidodendron veltheimii* Sternberg, экз. № 4865/97; "Новопокровское"; длина линейки — 5 мм

тивоположные стороны. Нижний угол подушек сильно оттянут в длинное, узкое, дугообразно изогнутое окончание. Ширина подушек около 4 мм, длина — около 14 мм. Оттянутый конец нижнего угла подушки может достигать в длину 10 мм. При этом в большинстве случаев он не соединяется с верхним углом нижерасположенной подушки.

В верхней части листовой подушки, чуть выше места наибольшей ее ширины, располагается листовая рубец овального очертания, поперечно вытянутый относительно длинной оси подушки. Ширина рубца около 3 мм, длина — порядка 2 мм.

Верхнее поле подушки имеет длину около 4 мм, нижнее — около 8 мм. На нижнем поле прослеживается начинающийся от листового рубца нерезко выраженный гладкий киль, не достигающий до нижнего края подушки. На отпечатках некоторых подушек над листовым рубцом виден мелкий сосочкообразный выступ, интерпретируемый как слепок наружной лигульной ямки (рис. 8).

Подлистные парихны, а также рубчики воздухоносной и проводящей тканей на листовом рубце не наблюдаются.

Подушки располагаются по высокой спирали, без ясно выраженных ортостихов, и отделяются друг от друга полосами гладкой коры. Ширина такой полосы между соседними подушками в одной парастихе составляет около 2 мм.

Замечания. В протологе *L. veltheimii* [Sternberg, 1825, с. 43, табл. LIII, фиг. 3; Tentamen, с. XII] (упоминается как *L. Veltheimianum*) ботанический диагноз

этого вида отсутствует. "Мы полагаем, — писал Штернберг (там же, с. 43), — важным изобразить его, поскольку его отпечатки в сером песчанике принадлежат к наиболее древним из тех, которые мы знаем, и мы называем его *Lepidodendron Veltheimii*". При этом изображение единственного экземпляра (голотипа) также достаточно схематично.

Голотип *L. veltheimii* неоднократно переизучался, начиная с классической монографии Диониса Штура [Stur, 1877] по кульмской флоре Европы. По мнению Штура (там же, с. 376–377), этот экземпляр в работе Штернберга изображен неудовлетворительно. В действительности, он представляет собой "отпечаток внешней части наружной коры, с которого было удалено обугленное органическое вещество". На глубоко отпечатавшихся в породе листовых рубцах "едва заметны три точки". Листовые подушки отделены узкими полосками коры, покрытыми тонкой продольной штриховкой. Листовой рубец делит их на две неравные половины, причем в верхней, более рельефной, над рубцом "можно видеть след от прикрепления спорангия в виде открытого книзу маленького уголка". Нижняя половина подушек разделена продольным килем на две несимметричные половины.

Недавно опубликованные фотографии голотипа *L. veltheimii* [Thomas, 1970, табл. 30, фиг. 2; Kvaček, Straková, 1997, табл. 54, фиг. 4] позволяют проверить точность выводов Штура. На них видно, что он представлен отпечатком почти не декортицированной оси, несущей веретеновидные подушки, разделенные узкими полосками коры. Верхнее и нижнее поля подушек пересечены продольным килем, причем нижний киль гладкий, без поперечных насечек. Подлистных парихн и отверстия лигульной ямки не наблюдается. Место прикрепления листовой пластинки на всех подушках сохранилось недостаточно хорошо, что может быть связано как с частичной декортикацией оси, так и с ее захоронением в облитившем состоянии. Как бы то ни было, детали строения листового рубца разглядеть не удастся.

Большое влияние на последующие работы оказала упоминавшаяся выше монография Д. Штура, содержавшая детальное описание *L. veltheimii* [Stur, 1877, с. 375–389]. Фактически, Штур попытался реконструировать целое растение, начиная с мощного ствола диаметром до 1 м и более.

В составленный Штуром диагноз вошли многочисленные признаки разных частей и органов *L. veltheimii*. Для его молодых побегов Штур считал характерными небольшие (6–8 мм шириной) лепидодендронидного облика ромбические листовые подушки с поперечным гребнем от неопавших листьев. Более зрелые ветви были также покрыты такого же типа ромбическими и удлиненно-ромбическими подушками, которые после отделения листовой пластинки достигали ширины 8–10 мм и несли ромбовидного очертания листовую рубец с тремя рубчиками, лигульную ямку и, в некоторых случаях, под-

листовые парихны (последний признак не был включен в диагноз). Верхнее и нижнее поля подушек были разделены продольным килем, причем нижний киль в некоторых случаях мог нести поперечные складки. В ходе дальнейшего роста растения эти подушки достигали ширины 15 мм и более, но, при этом, многие признаки их внешнего строения в большей или меньшей степени стирались.

Штур подробно изучил листорасположение *L. veltheimii*. Выяснилось, что листовые подушки этого вида расположены по формуле 89/233 (или 8 право- и 13 левозакрученных контактных парастихов). Эти данные были введены Штуром в диагноз *L. veltheimii*.

Штур полагал, что некоторые молодые ветви *L. veltheimii* несли подушки типа *Lepidophloios* с субтреугольными, отгибающимися книзу основаниями листовых пластинок. В диагнозе было отмечено также наличие крупных ветвей с располагающимися двумя рядами “улодендроновыми” рубцами (*cicatrices bulborum*). По мнению Штура, листья *L. veltheimii* были мечевидными (*ensiformis*), короткими (12–15 мм в длину), опадающими, с единственной средней жилкой и расширенным ромбовидным основанием, на котором иногда наблюдаются три рубчика. Фруктификации типа *Lepidostrobus* располагались поодиночке на концах терминальных ветвей [Stur, 1877, табл. XXXVI, фиг. 9].

Как показали дальнейшие исследования, в предложенной Штуром интерпретации *L. veltheimii*, по видимому, оказались объединены остатки разных растений. В частности, из *L. veltheimii* были исключены побеги с подушками типа *Lepidophloios* [Crookall, 1964; и др.]. Р. Кидстон [Kidston, 1885; и др.], изучивший обширный материал из нижнего карбона Великобритании, пришел к выводу, что отличительным признаком *L. veltheimii* является также наличие подлистных парихн. Этот вывод был принят многими исследователями и вошел в некоторые сводки и учебники [Seward, 1910; Криштофович, 1957; Crookall, 1964; и др.].

Развитие представлений о диагностических признаках и объеме *L. veltheimii* шло двумя путями.

С одной стороны, продолжало развиваться предложенное Штуром понимание *L. veltheimii* как таксона, приближающегося по статусу к естественному (этаксона). В частности, А. Ч. Сьюорд [Seward, 1910, с. 174] указал, что ризофоры *L. veltheimii* “имели признаки *Stigmara ficoides*”, отметив при этом, что еще Х. Б. Гейниц “предполагал, что подземными частями *Lepidodendron Veltheimianum* может быть *Stigmara inaequalis* Goerpp.”.

В 70–90-х годах XIX столетия ветеран английской палеоботаники У. Уильямсон описал из нижнекаменноугольных отложений Великобритании анатомической сохранности облиственные побеги *Lepidodendron brevifolium* Williamson, а также их предполагаемые дисперсные гетероспоровые стро-

били типа *Lepidostrobus*. Позднее Р. Кидстон установил, что вид *L. brevifolium* представляет собой анатомической сохранности побеги *L. veltheimii* и, следовательно, эти названия являются синонимами [Scott, 1920, с. 163–164]. На этом основании Д. Г. Скотт [Scott, 1920] назвал описанные Уильямсоном анатомической сохранности стробилы *Lepidostrobus Veltheimianus*.

“Приближенная к естественной” трактовка *L. veltheimii* нашла отражение в известных сводках А. Ч. Сьюорда [Seward, 1910, с. 171–177] и М. Гирмера [Hirmer, 1927, с. 202].

С другой стороны, предлагалось ограничить объем *L. veltheimii* остатками вегетативных побегов, сохранившихся в форме отпечатков и фитолейм. Наиболее подробную характеристику такого рода предложил Р. Круколл [Crookall, 1964, с. 300].

В настоящее время остатки *L. veltheimii* известны из различных стран Европы, России, Шпицбергена, Северной Африки и Северной Америки [Chaloner, Boureau, 1967]. В то же время, за пределами Западной и Центральной Европы этот вид представлен только отпечатками коры. Связь с другими дисперсными органами (в том числе, анатомической сохранности), характерными для этих растений в Западной и Центральной Европе, не установлена. То же можно сказать об описываемых подмосковных представителях *L. veltheimii*. При этом даже в пределах Европы вид *L. veltheimii*, понимаемый как морфотип коры, вероятно, является сборным, на что обратил внимание еще В. Йонгманс [Jongmans, 1929].

В этой ситуации мы следуем формальному пониманию *L. veltheimii*, близкому к предложенному У. Чалонером и Э. Буро [Chaloner, Boureau, 1967, с. 551], и относим к этому виду фрагменты вегетативных побегов в форме отпечатков и фитолейм со сравнительно крупными ромбическими, веретеновидными листовыми подушками, которые могут достигать 20 мм длины и 7,5 мм ширины. Подушки располагаются по спирали, без ясно выраженных ортостихов, и обычно разделены относительно узкими, по сравнению с размерами самих подушек, полосками коры, часто несущими продольные складки и штриховку. Боковые углы подушек закругленные, а верхний и нижний сильно оттянуты и дугообразно изогнуты в противоположные стороны. У соседних расположенных друг над другом подушек они могут соединяться. Верхний и нижний кили выраженные. Нижний киль может нести более или менее развитые поперечные складки. Листовой рубец ромбического очертания, поперечно-вытянутый, с закругленными верхним и нижним углами, располагается в верхней части подушки над местом ее наибольшей ширины. Рубец может занимать от половины до двух третей ширины подушки в месте своего расположения и нести рубчики проводящего пучка и двух парихн. Характерно наличие наружной лигульной ямки. Могут наблюдать-

ся подлиственные парихны, а также “улодендроновые” рубцы от опавших ветвей.

Такая трактовка *L. veltheimii* не допускает прямого заключения о сходстве раннекаменноугольной флоры Подмосковского бассейна с одновозрастными флорами Европы по присутствию этого вида. Вполне вероятно, что речь идет об эндемичной подмосковской форме, обладавшей описанным широко распространенным строением коры.

Lepidodendron spetsbergense Nathorst, 1894

Табл. 2, фиг. 2, 3; рис. 9

Lepidodendron spetsbergense: Nathorst, 1894, с. 37, табл. 7, фиг. 1–7, табл. 9, фиг. 3, табл. 10, фиг. 14, 15; Nathorst, 1914, с. 37, табл. 2, фиг. 1–9, табл. 3, фиг. 7, табл. 5, фиг. 11, табл. 13, фиг. 1а, табл. 14, фиг. 1; Jongmans, 1929, с. 306; Crookall, 1964, с. 274, рис. 88, табл. 72, фиг. 6, 7, табл. 73, фиг. 1; Chaloner, Boureau, 1967, с. 549.

Lepidodendron sp.: Мосейчик, 2001, с. 153.

Lepidodendron typ. *spetsbergense*: Мосейчик, 2002а, с. 134, фиг. 3.

Лектотип – Музей естественной истории, Стокгольм; экземпляр, изображенный А. Натгор-

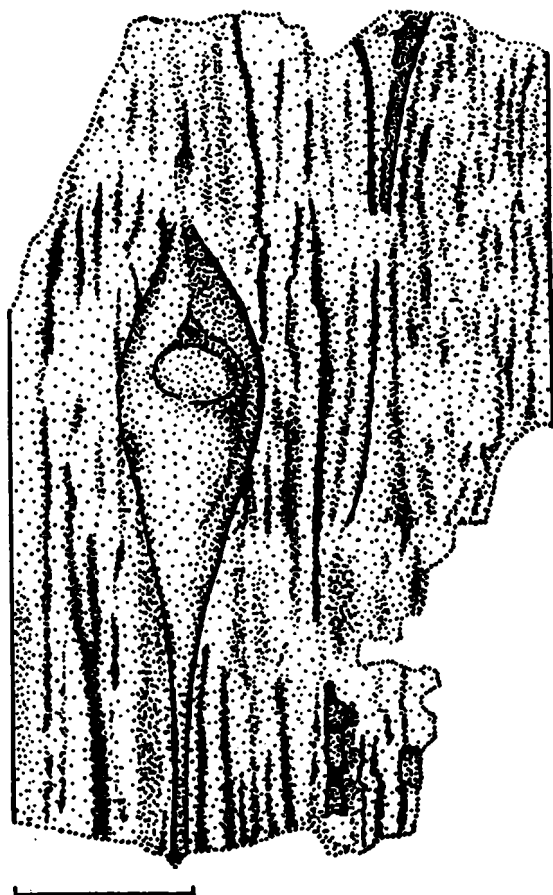
стом [Nathorst, 1914] на табл. 2, фиг. 1 (выбран Р. Круколлом [Crookall, 1964]); нижний карбон архипелага Шпицберген.

Описание. Описываемый материал происходит из местонахождения “Грызлово” и представлен отпечатками мелких фрагментов коры, на которых можно наблюдать лишь несколько подушек.

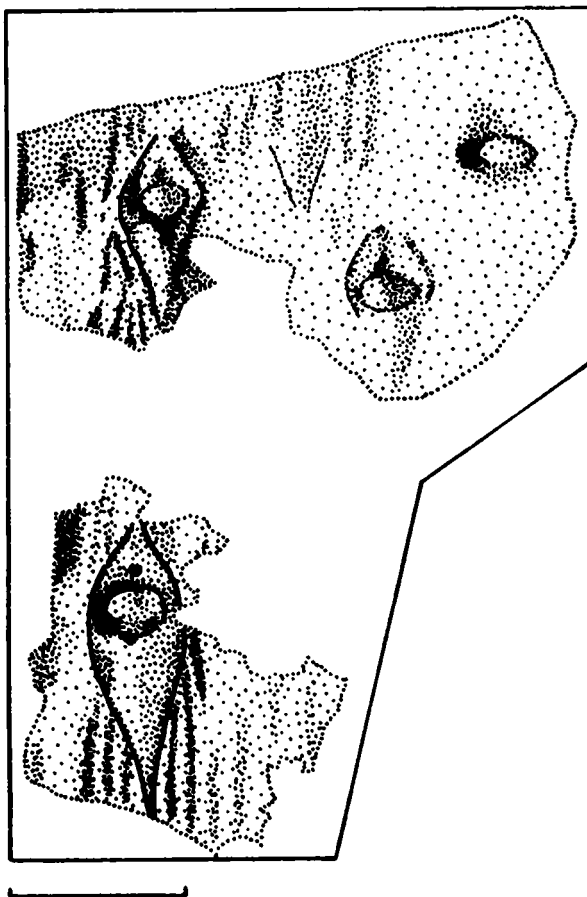
На экземпляре, изображенном на табл. 2, фиг. 2 и рис. 9, а, листовые подушки сильно уплощенные и имеют веретеновидное очертание. Нижний угол подушек суженный и оттянутый, верхний угол – около 50°, боковые углы – округлые.

Длина подушек до 18 мм, ширина – до 4 мм. Верхнее поле имеет длину около 3,5 мм, нижнее – около 13 мм. На нижнем поле, прямо под листовым рубцом иногда наблюдается небольшое вздутие, вытянутое вдоль подушки (рис. 9, а). На верхнем и нижнем полях некоторых подушек виден более или менее отчетливо выраженный киль.

Листовой рубец отчетливый, овального очертания, поперечно-вытянутый по отношению к длинной оси подушки. Он располагается в самой широкой ее части, занимая около половины ширины.



а



б

Рис. 9. Отпечатки коры *Lepidodendron spetsbergense* Nathorst
а – экз. № 4860/9А; б – экз. № 4860/4; “Грызлово”; длина линейки – 5 мм

Длина рубца – 1,5 мм, ширина – 2 мм. Рубчики проводящего пучка и парихи на рубце не наблюдаются. Непосредственно над листовым рубцом находится точечное углубление отверстия наружной лигульной ямки.

Подушки разделены полосами коры, несущей грубую продольную морщинистость. Ширина таких полос между соседними подушками в одном парастихе около 7 мм.

На другом экземпляре (табл. 2, фиг. 3; рис. 9, б), принадлежащем, по-видимому, более молодому побегу, при сходной общей морфологии подушки имеют несколько иные размеры. Их длина около 9 мм, ширина – порядка 2,5 мм. Ширина листового рубца составляет приблизительно 1,5 мм, длина – 1 мм. Верхнее поле подушки имеет длину 2 мм, нижнее – 6 мм. Ширина полос коры между подушками в одной парастихе составляет около 2,5 мм. При этом продольная морщинистость пространства между подушками выражена слабее, чем на экземпляре, изображенном на табл. 2, фиг. 2 и рис. 9, а.

Благодаря тому, что на описываемом экземпляре сохранилось несколько подушек, видно, что они располагаются по лепидодендроидному типу, без ясно выраженных ортостихов.

Замечания. По общему строению описываемые экземпляры вполне отвечают диагнозу *L. spetsbergense*, к которому относятся формы с уплощенными, веретеновидными листовыми подушками с закругленными боковыми и сильно оттянутыми, прямыми или слабо изогнутыми верхним и нижним углами. Последние не соединяют расположенные друг над другом подушки. Поверхность подушек гладкая, с более или менее развитыми верхним и нижним киями. Листовой рубец поперечно-овальный, расположенный несколько выше центра подушки. Непосредственно над ним располагается отверстие наружной лигульной ямки. Подушки разделены полосами коры, несущей продольные складки.

У экземпляров из типовой выборки *L. spetsbergense* [Nathorst, 1894; Crookall, 1964] указывались рубчики проводящего пучка и парихи на листовом рубце, а также сильно вытянутые подлистные парихны, которые не наблюдаются у подмосковных форм.

Помимо Шпицбергена, *L. spetsbergense* известен из нижнекаменноугольных отложений Великобритании, где, однако, очень редок [Crookall, 1964]. При этом у британских форм подлистные парихны выражены не отчетливыми рубцами, а областями с точечной скульптурой (там же, с. 275).

Таким образом, в настоящей статье принимается несколько обобщенная трактовка *L. spetsbergense*. Вполне вероятно, что описываемые остатки принадлежат эндемичной подмосковной форме, которую в дальнейшем придется выделить в самостоятельный вид.

Lepidodendron shvetzovii Mosseichik, sp. nov.

Табл. 2, фиг. 4–6; табл. 3, фиг. 1;
табл. 4, фиг. 1; рис. 10

Lepidodendron veltheimianum: Швецов, 1932, с. 84; Экскурсия..., 1937, с. 43.

Lepidodendron veltheimii: Добров, Константинович, 1936, с. 30; Zalesky, 1948, с. 209; Орлова, 2002, с. 310.

Название вида – в честь геолога М.С. Швецова, впервые нашедшего его остатки.

Голотип – ГГМ им. В.И. Вернадского, экз. № П₂-14/46 (табл. 3, фиг. 1); “Бычки”; визейский ярус, тульский горизонт.

Диагноз. Оси дихотомически ветвящиеся, шириной 2–55 мм. Наиболее крупные из них могут нести округлые “улодендроновые” рубцы до 20 мм в диаметре. Филлотаксис лепидодендроидный с неясно выраженными ортостихами. Листовые подушки веретеновидные, до 8 мм шириной и 6 мм длиной, расположены компактно. Нижнее поле подушки занимает 3/4 ее длины и может нести киль. Листовые пластинки саблевидные, 3,5–15 мм в длину, с единственной средней жилкой, неоппадающие, отходящие от оси под острым углом. В месте отхождения листовой пластинки наблюдается ложный листовой рубец или дуговидная пазушная линия листовой пластинки. Выше этой линии расположено отверстие лигульной ямки. Подлистные парихны отсутствуют.

Diagnosis. Axes dichotomously branched, 2–55 mm wide. The more large axes may bear circular *Ulodendron*-scars up to 20 mm in diameter. Phyllotaxis lepidodendroid, with unclear ortostichies. Leaf cushions fusiform, with maximum dimensions 8 mm long and 6 mm wide, compactly disposed. The lower field of a cushion forms 3/4 of its length and may bear a keel. Leaf laminae acinaciform, 3,5–15 mm in length, with a single midvein, evergreen, departing from the bearing axis at acute angle. In the place of the leaf lamina departure a false leaf scar or an arched axillary line may be observed. Above the last line the opening of ligular pit is situated. Infrafoliar parichnos are absent.

Описание. Изученный материал представлен фрагментами ветвей различного порядка, имеющими сходное строение коры и происходящими в большинстве своем из одного монотопного захоронения, что позволяет рассматривать их как принадлежавшие одному виду растений.

Экземпляр, выбранный в качестве голотипа, представляет собой часть облиственной оси длиной около 130 мм, у которой наблюдаются пять последовательных изотомических ветвлений (табл. 3, фиг. 1). При каждом ветвлении ширина дочерних осей уменьшается почти вдвое, по сравнению с материнской. В самой нижней части ось имела, по-видимому, ширину около 40 мм. Концевые веточки достигают ширины всего 2 мм. Ветви слегка изогнутые. Листья короткие, игловидные, отходящие от оси под острым углом, несколько прижаты к ней и имеют длину до 3,5 мм. Строение листовых поду-

шек видно недостаточно из-за налегающих на них листовых пластинок. В то же время, очевидно, что они расположены компактно по лепидодендроидному типу, имеют веретеновидное очертание и достигают длины 3,5–4 мм и ширины 1–1,5 мм.

Строение листовых подушек лучше видно на других экземплярах.

На наиболее крупных осях, фрагмент одной из которых показан на табл. 2, фиг. 4 и рис. 10, а, подушки веретеновидные, почти ромбические, шириной около 6 мм и длиной около 8 мм. Боковые углы подушек закруглены, верхний и нижний углы, напротив, слегка заостренные. Листовые подушки располагаются плотно по высокой спирали, отчетливо выраженные ортостихи не наблюдаются. Примерно в 2 мм ниже верхнего угла подушки отходила листовая пластинка. Поскольку ось захоронилась в облистненном состоянии, на отпечатках подушек виден поперечный срез листовой пластинки, уходящей в пору. Он представляет собой дуговидно изогнутую кверху или субтреугольного очертания полосу (ложный листовой рубец), концы которой доходят до боковых углов подушки. Верхняя граница полосы соответствует пазухе листа (пазушная линия). В месте перегиба полоса расширяется до 0,5 мм и здесь, по-видимому, в листовую пластинку входила единственная средняя жилка.

На табл. 2, фиг. 6 и рис. 10, з показана сохранившаяся в дисперсном состоянии листовая подушка с прикрепленной к ней листовой пластинкой.

Строение подушки идентично строению подушек описанного выше экземпляра. Листовая пластинка сохранилась плохо, но на ней можно видеть след от единственной средней жилки. Подлиственные парихны отсутствуют.

У другого экземпляра дисперсной листовой подушки с прикрепленной листовой пластинкой видно, что над пазушной линией располагалась наружная лигульная ямка, выраженная на отпечатке небольшим слепком (табл. 2, фиг. 6; рис. 10, б). Листовая подушка ромбического очертания, длиной 5 мм и шириной 3 мм. Листовая пластинка саблевидной формы, длиной 15 мм и шириной при основании 3 мм, отходящая от подушки в 1 мм от ее верхнего угла. Место ее прикрепления изогнуто в виде дуги, доходящей своими концами до боковых углов подушки. Вдоль всей листовой пластинки протягивается единственная средняя жилка.

У более молодых побегов листовые подушки сохраняют тот же план строения, но имеют несколько иные пропорции. Так, у экземпляра, изображенного на табл. 2, фиг. 5 и рис. 10, а, подушки удлиненно-веретеновидные, с заостренными верхним и нижним, и округлыми боковыми углами. При этом нижний угол сильно оттянут и изогнут по направлению к основанию спирали филлотаксиса. Длина подушек около 8 мм, ширина — около 2 мм. На нижнем поле подушки, занимающем 3/4 от ее длины, наблюдается слабо выраженный киль. На верхнем поле киль отсутствует. Границей верхнего и ниж-

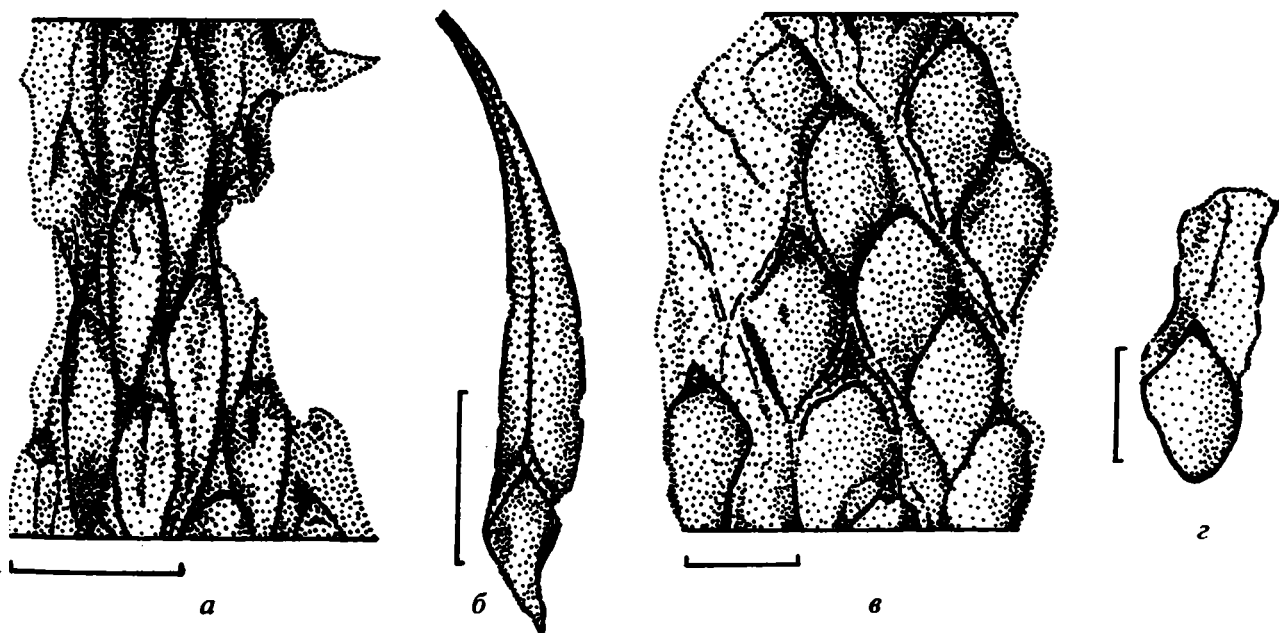


Рис. 10. *Lepidodendron shvetzovii* sp. nov.

а — экз. № П₂-1/39-1, отпечаток коры молодой облиственной ветви; б — экз. № П₂-10/46-1, отпечаток дисперсной листовой подушки с прикрепленной листовой пластинкой; над пазушной линией виден треугольного очертания слепок наружной лигульной ямки; в — экз. № П₂-9/46, отпечаток коры более старой облиственной оси; г — экз. № П₂-10/46-2, отпечаток дисперсной листовой подушки с прикрепленной листовой пластинкой. Местонахождения: а — "Тула"; б-г — "Бычки"; длина линейки — 5 мм

него полей является дуговидно изогнутая вверх пазушная линия листовой пластинки, уходящей в породу. Отверстие лигульной ямки и подлиственные парихны не наблюдаются. Подушки располагаются вплотную друг к другу по высокой спирали, не образуя ясно выраженных ортостихов.

Среди изученного материала имеются фрагменты очень тонких молодых побегов, очевидно, принадлежавших тому же виду. Они имеют длину до 70 мм и ширину до 2 мм. Эти побеги сплошь покрыты спирально расположенными узкими листьями длиной до 7 мм, что не позволяет наблюдать расположение и строение листовых подушек.

Для описываемого вида характерно наличие "улодендроновых" рубцов, возможно, оставленных отделившимися ветвями. На одном из крупных фрагментов осей, который имеет длину около 170 мм и ширину около 55 мм, виден такой рубец диаметром 20 мм (табл. 4, фиг. 1). На отпечатке он имеет выпуклую форму с небольшим углублением чуть выше центральной части ("пупка"). Листовые подушки на этом экземпляре сохранились плохо, но видно, что они расположены вплотную друг к другу без ясно выраженных ортостихов.

Сравнение. Описываемый вид наиболее близок к *L. simile* Kidston и *L. acutum* (Presl) Kidston, которые широко распространены в отложениях верхнего карбона Европы и Северной Америки и также захороняются в облиственном состоянии. По мнению Ф. Немеца [Nemejc, 1947], эти виды различаются между собой формой и размерами листьев, имея одинаковое строение листовых подушек. Последние своими ромбическими очертаниями и размерами сходны с подушками на более крупных ветвях *L. shvetzovii*.

У всех трех видов листовая пластинка отходила от верхней части листовой подушки, однако, в отличие от *L. shvetzovii*, у *L. simile* и *L. acutum* на ложном листовом рубце наблюдаются три рубчика, принадлежащие проводящему пучку и листовым парихнам.

L. shvetzovii отличается также максимальной длиной листьев. Она достигает у него 15 мм, тогда как у *L. simile* – 20 мм, а у *L. acutum* – только 7 мм.

Поскольку описываемые формы ранее относили к *L. veltheimii*, привожу сравнение и с этим видом. К *L. veltheimii* относят оси, чаще всего захороняющиеся без листьев и имеющие отчетливый ромбический листовой рубец, тогда как у *L. shvetzovii* оси встречаются в облиственном состоянии и рубец никогда не наблюдается. Весьма вероятно, что описываемые подмосковные формы были не листопадными. Максимальные размеры подушек *L. veltheimii* (7,5x20 мм) почти вдвое крупнее, чем у *L. shvetzovii* (6x8 мм). Кроме того, у *L. veltheimii* подушки обычно отделены друг от друга более или менее широкими полосами коры, тогда как у *L. shvetzovii* они располагаются компактно.

Замечания. К *L. shvetzovii*, по всей видимости, принадлежали описываемые ниже стробилы *Flemingites russiensis* sp. nov.

Под *Flemingites* Carruthers, 1865, emend. Brack-Hanes et Thomas, 1983

Flemingites russiensis Mosseichik, sp. nov.

Табл. 3, фиг. 2–5, рис. 11

Lepidostrobus ornatus: Орлова, 2002, с. 311.

Название вида – от *russiensis* (лат.) – русский.

Голотип – Геологический институт РАН, экз. № П2-7/46-1 (табл. 3, фиг. 3; рис. 11, в); "Бычки"; визейский ярус, тульский горизонт.

Диагноз. Стробилы цилиндрической формы, длиной около 50 мм и шириной 7–8 мм. Спорофиллы располагаются на оси стробила под прямым углом. Ножка спорофилла округлая в сечении, около 3 мм в длину, дистально переходящая в отгибающуюся книзу пятку и отгибающийся вверх щиток. Последний имеет в длину 3 мм, пятка – 0,8 мм. Мегаспорангии располагаются в нижней части стробила и содержат мегаспоры типа *Lagenicula brevispinosa* Karczewska. Апикальные спорофиллы несут микроспорангии с микроспорами типа *Lycospora rotunda* (Bharadwaj) Somers.

Diagnosis. Strobili cylindrical in form, about 50 mm long and 7–8 mm broad. Sporophylls depart from the strobilus axis at right angle. Sporophyll pedicel rounded in cross-section, about 3 mm long, extended distally to upturned lamina and downturned heel. Lamina is about 3 mm long, a heel – up to 0,8 mm long. Megasporangia are situated in the basal part of the strobilus and contain megaspores of *Lagenicula brevispinosa* Karczewska type. The apical sporophylls bear microsporangia with microspores of *Lycospora rotunda* (Bharadwaj) Somers type.

Описание. Изученный материал представлен фрагментами компактных стробил, имеющих цилиндрическую форму (табл. 3, фиг. 2, 3; рис. 11). Ни одна из фруктификаций не сохранилась полностью. Максимальная длина фрагментов составляет около 50 мм, максимальная ширина – 7–8 мм. Верхушка стробила ни в одном случае не сохранилась.

Экземпляр, выбранный нами в качестве голотипа (табл. 3, фиг. 3; рис. 11, в), представлен фрагментом стробила, прикрепленным к верхушке облиственного вегетативного побега (возможно, терминальной ветви кроны). Последний имеет длину 65 мм. Листья длиной до 7 мм и шириной в основании около 1 мм, отходят от оси под острым углом. Диаметр оси побега около 2 мм. По внешней морфологии этот побег неотличим от встреченных с ним в одном захоронении дисперсных молодых побегов *L. shvetzovii*, что указывает на их вероятную принадлежность одному растению.

Верхушка фруктификации не сохранилась. Оставшийся фрагмент стробила имеет длину 16 мм и

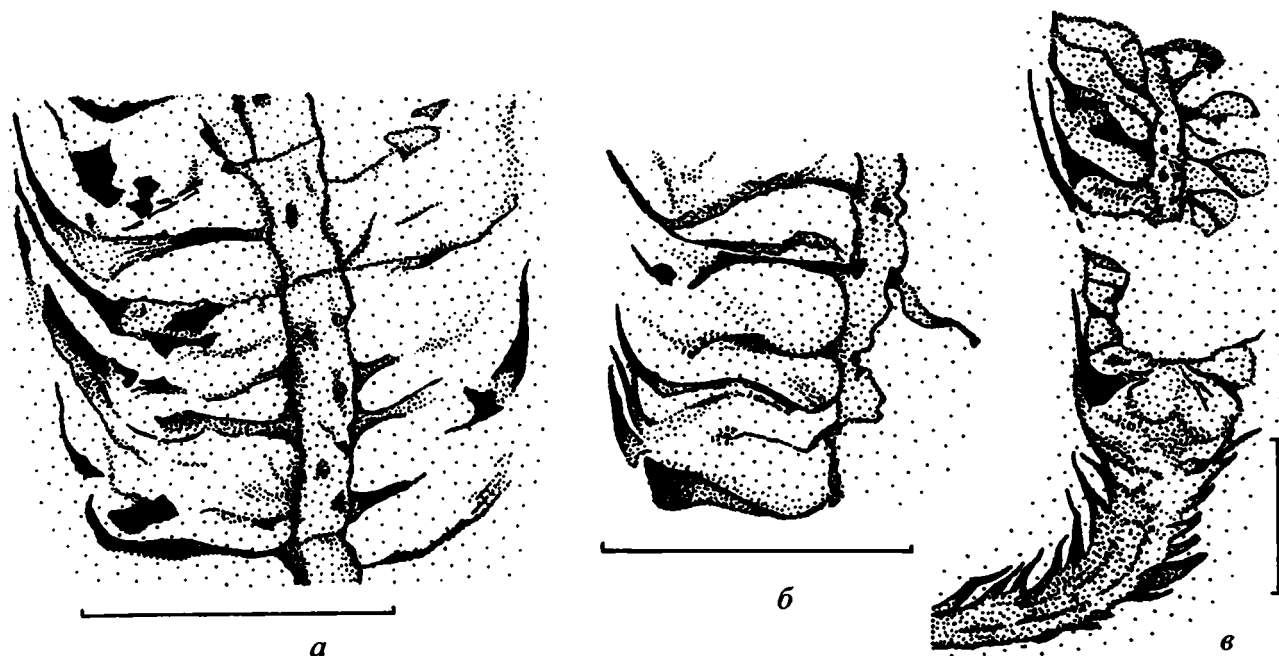


Рис. 11. *Flemingites russiensis* sp. nov.

a – экз. № II₂-22/46-4, фрагмент средней части стробила; видны очертания спорофиллов в боковом положении; спорангии не сохранились; *б* – экз. № II₂-22/46-1, фрагмент средней части стробила; видна часть оси фруктификации с отходящими от нее спорофиллами; спорангии не сохранились; *в* – голотип № II₂-7/46-1; стробил в прикреплении к верхушке вегетативного побега *Lepidodendron shvetzovii*; в верхней части фруктификации видны спорофиллы с расширенной, обратно-яйцевидного очертания в плане дистальной частью ножки; спорангии не сохранились; на отпечатке оси в верхней части фруктификации видны основания уходящих в пору спорофиллов, расположенные в двух ясно выраженных ортостихах; эти же ортостихи прослеживаются и на вегетативном побеге, несущем стробил: “Бычки”; длина линейки – 5 мм

ширину 7 мм. Диаметр оси стробила – 1 мм. Основание стробила закрыто перемычками спорофиллами и только в его верхней части последние хорошо сохранились. Основание ножки спорофилла, если смотреть на нее в плане, суженное, без выраженных латеральных разрастаний. Дистально ножка спорофилла быстро расширяется до 1,5 мм. Длина ножки 3 мм. Терминальный щиток имеет длину до 4,5 мм, пятка – до 0,5 мм. Стенки спорангиев не сохранились. На отпечатке оси стробила видны основания ножек уходящих в пору спорофиллов. В их расположении наблюдаются ясно выраженные ортостихи, по-видимому, продолжающиеся на конце несущей стробил оси. Таким образом, вегетативные листья и спорофиллы стробила, вероятно, располагались в одном филлотаксисе. Расстояния между соседними парастихами спорофиллов составляют около 1 мм.

Другие изученные стробилы имеют сходное строение. Экземпляр, изображенный на рис. 11, *a*, представлен фрагментом средней части стробила длиной 16 мм и шириной 8 мм. На оси диаметром около 1 мм спирально расположены отходящие от нее под прямым углом спорофиллы. Ножка спорофилла длиной около 3 мм постепенно дистально расширяется и заканчивается терминальной пластинкой с отогнутым вверх щитком длиной около

3 мм и отогнутой книзу пяткой длиной 0,5 мм. Щитки, налегая друг на друга, образовывали на поверхности стробила сплошную защитную “броню”. На отпечатке оси стробила видны округлого очертания, спирально расположенные основания уходящих в пору спорофиллов. Расстояние между соседними парастихами спорофиллов в среднем около 1 мм.

Аналогичное строение имеет экземпляр, изображенный на рис. 11, *б*, имеющий длину 28 мм и ширину 6 мм.

Почти у всех изученных стробиллов среди обрывков спорофиллов, расположенных ближе к основанию, без видимого порядка располагаются однотипные мегаспоры, количество которых в спорангии прямым наблюдением установить невозможно.

Извлеченные из нескольких стробиллов эти мегаспоры (табл. 3, фиг. 4) оказались принадлежавшими виду *Lagenicula brevispinosa* Karczewska [Dybová-Jachowicz et al., 1982]. При боковом сплющивании они грушевидной формы, длиной 500–550 мкм и шириной 350–400 мкм. Контактная арёя покрыта мелкими бугорками диаметром 3–5 мкм и ограничена четкими курватурами. Губы узкие, вытянутые, образующие слегка зауженную книзу голоугу. Высота губ 120–140 мкм, ширина – 200–220 мкм. Остальная поверхность мегаспоры

него полей является дуговидно изогнутая вверх пазушная линия листовой пластинки, уходящей в породу. Отверстие лигульной ямки и подлиственные парихны не наблюдаются. Подушки располагаются вплотную друг к другу по высокой спирали, не образуя ясно выраженных ортостиков.

Среди изученного материала имеются фрагменты очень тонких молодых побегов, очевидно, принадлежавших тому же виду. Они имеют длину до 70 мм и ширину до 2 мм. Эти побеги сплошь покрыты спирально расположенными узкими листьями длиной до 7 мм, что не позволяет наблюдать расположение и строение листовых подушек.

Для описываемого вида характерно наличие "улодендроновых" рубцов, возможно, оставленных отделившимися ветвями. На одном из крупных фрагментов осей, который имеет длину около 170 мм и ширину около 55 мм, виден такой рубец диаметром 20 мм (табл. 4, фиг. 1). На отпечатке он имеет выпуклую форму с небольшим углублением чуть выше центральной части ("пупка"). Листовые подушки на этом экземпляре сохранились плохо, но видно, что они расположены вплотную друг к другу без ясно выраженных ортостиков.

Сравнение. Описываемый вид наиболее близок к *L. simile* Kidston и *L. acutum* (Presl) Kidston, которые широко распространены в отложениях верхнего карбона Европы и Северной Америки и также захороняются в облиственном состоянии. По мнению Ф. Немейца [Nemejc, 1947], эти виды различаются между собой формой и размерами листьев, имея одинаковое строение листовых подушек. Последние своими ромбическими очертаниями и размерами сходны с подушками на более крупных ветвях *L. shvetzovii*.

У всех трех видов листовая пластинка отходила от верхней части листовой подушки, однако, в отличие от *L. shvetzovii*, у *L. simile* и *L. acutum* на ложном листовом рубце наблюдаются три рубчика, принадлежащие проводящему пучку и листовым парихнам.

L. shvetzovii отличается также максимальной длиной листьев. Она достигает у него 15 мм, тогда как у *L. simile* – 20 мм, а у *L. acutum* – только 7 мм.

Поскольку описываемые формы ранее относили к *L. veltheimii*, приведем сравнение и с этим видом. К *L. veltheimii* относят оси, чаще всего захороняющиеся без листьев и имеющие отчетливый ромбический листовой рубец, тогда как у *L. shvetzovii* оси встречаются в облиственном состоянии и рубец никогда не наблюдается. Весьма вероятно, что описываемые подмосковные формы были не листопадными. Максимальные размеры подушек *L. veltheimii* (7,5x20 мм) почти вдвое крупнее, чем у *L. shvetzovii* (6x8 мм). Кроме того, у *L. veltheimii* подушки обычно отделены друг от друга более или менее широкими полосами коры, тогда как у *L. shvetzovii* они располагаются компактно.

Замечания. К *L. shvetzovii*, по всей видимости, принадлежали описываемые ниже стробилы *Flemingites russiensis* sp. nov.

Род *Flemingites* Carruthers, 1865, emend. Brack-Hanes et Thomas, 1983

Flemingites russiensis Mosseichik, sp. nov.

Табл. 3, фиг. 2–5, рис. 11

Lepidostrobus ornatus: Орлова, 2002, с. 311.

Название вида – от *russiensis* (лат.) – русский.

Голотип – Геологический институт РАН, экз. № П-7/46-1 (табл. 3, фиг. 3; рис. 11, в); "Бычки"; визейский ярус, тульский горизонт.

Диагноз. Стробилы цилиндрической формы, длиной около 50 мм и шириной 7–8 мм. Спорофиллы располагаются на оси стробила под прямым углом. Ножка спорофилла округлая в сечении, около 3 мм в длину, дистально переходящая в отгибающуюся книзу пятку и отгибающийся вверх щиток. Последний имеет в длину 3 мм, пятка – 0,8 мм. Мегаспорангии располагаются в нижней части стробила и содержат мегаспоры типа *Lagenicula brevispinosa* Karczewska. Апикальные спорофиллы несут микроспорангии с микроспорами типа *Lycospora rotunda* (Bharadwaj) Somers.

Diagnosis. Strobili cylindrical in form, about 50 mm long and 7–8 mm broad. Sporophylls depart from the strobilus axis at right angle. Sporophyll pedicel rounded in cross-section, about 3 mm long, extended distally to upturned lamina and downturned heel. Lamina is about 3 mm long, a heel – up to 0,8 mm long. Megasporangia are situated in the basal part of the strobilus and contain megaspores of *Lagenicula brevispinosa* Karczewska type. The apical sporophylls bear microsporangia with microspores of *Lycospora rotunda* (Bharadwaj) Somers type.

Описание. Изученный материал представлен фрагментами компактных стробил, имеющих цилиндрическую форму (табл. 3, фиг. 2, 3; рис. 11). Ни одна из фруктификаций не сохранилась полностью. Максимальная длина фрагментов составляет около 50 мм, максимальная ширина – 7–8 мм. Верхушка стробила ни в одном случае не сохранилась.

Экземпляр, выбранный нами в качестве голоти-па (табл. 3, фиг. 3; рис. 11, в), представлен фрагментом стробила, прикрепленным к верхушке облиственного вегетативного побега (возможно, терминальной ветви кроны). Последний имеет длину 65 мм. Листья длиной до 7 мм и шириной в основании около 1 мм, отходят от оси под острым углом. Диаметр оси побега около 2 мм. По внешней морфологии этот побег неотличим от встреченных с ним в одном захоронении дисперсных молодых побегов *L. shvetzovii*, что указывает на их вероятную принадлежность одному растению.

Верхушка фруктификации не сохранилась. Оставшийся фрагмент стробила имеет длину 16 мм и

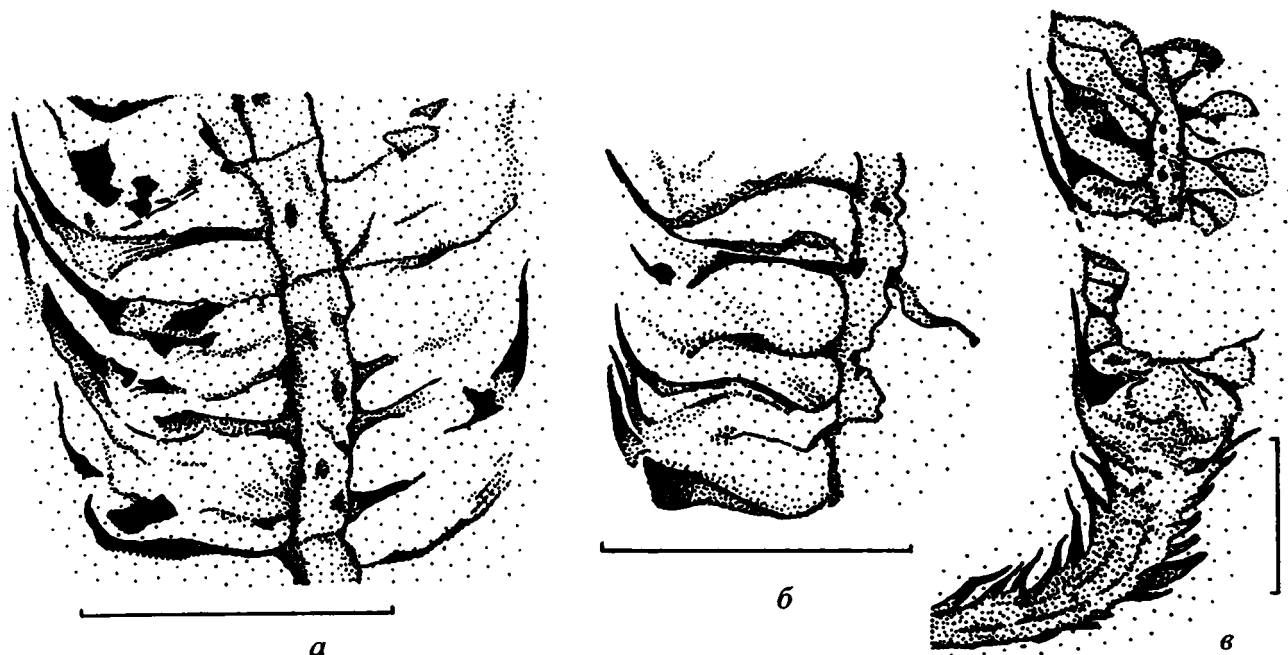


Рис. 11. *Flemingites russiensis* sp. nov.

a — экз. № II₂-22/46-4, фрагмент средней части стробила; видны очертания спорофиллов в боковом положении; спорангии не сохранились; *б* — экз. № II₂-22/46-1, фрагмент средней части стробила; видна часть оси фруктификации с отходящими от нее спорофиллами; спорангии не сохранились; *в* — голотип № II₂-7/46-1; стробил в прикреплении к верхушке вегетативного побега *Lepidodendron shvetzovii*; в верхней части фруктификации видны спорофиллы с расширенной, обратно-яйцевидного очертания в плане дистальной частью ножки; спорангии не сохранились; на отпечатке оси в верхней части фруктификации видны основания уходящих в пору спорофиллов, расположенные в двух ясно выраженных ортостихах; эти же ортостихи прослеживаются и на вегетативном побеге, несущем стробил: "Бычки"; длина линейки — 5 мм

ширину 7 мм. Диаметр оси стробила — 1 мм. Основание стробила закрыто перемычками спорофиллами и только в его верхней части последние хорошо сохранились. Основание ножки спорофилла, если смотреть на нее в плане, суженное, без выраженных латеральных разрастаний. Дистально ножка спорофилла быстро расширяется до 1,5 мм. Длина ножки 3 мм. Терминальный щиток имеет длину до 4,5 мм, пятка — до 0,5 мм. Стенки спорангиев не сохранились. На отпечатке оси стробила видны основания ножек уходящих в пору спорофиллов. В их расположении наблюдаются ясно выраженные ортостихи, по-видимому, продолжающиеся на конце несущей стробил оси. Таким образом, вегетативные листья и спорофиллы стробила, вероятно, располагались в одном филлотаксисе. Расстояния между соседними парастихами спорофиллов составляют около 1 мм.

Другие изученные стробилы имеют сходное строение. Экземпляр, изображенный на рис. 11, *a*, представлен фрагментом средней части стробила длиной 16 мм и шириной 8 мм. На оси диаметром около 1 мм спирально расположены отходящие от нее под прямым углом спорофиллы. Ножка спорофилла длиной около 3 мм постепенно дистально расширяется и заканчивается терминальной пластинкой с отогнутым вверх щитком длиной около

3 мм и отогнутой книзу пяткой длиной 0,5 мм. Щитки, налегая друг на друга, образовывали на поверхности стробила сплошную защитную "броню". На отпечатке оси стробила видны округлого очертания, спирально расположенные основания уходящих в пору спорофиллов. Расстояние между соседними парастихами спорофиллов в среднем около 1 мм.

Аналогичное строение имеет экземпляр, изображенный на рис. 11, *б*, имеющий длину 28 мм и ширину 6 мм.

Почти у всех изученных стробиллов среди обрывков спорофиллов, расположенных ближе к основанию, без видимого порядка располагаются однотипные мегаспоры, количество которых в спорангии прямым наблюдением установить невозможно.

Извлеченные из нескольких стробиллов эти мегаспоры (табл. 3, фиг. 4) оказались принадлежавшими виду *Lagenicula brevispinosa* Karczewska [Dybová-Jachowicz et al., 1982]. При боковом сплющивании они грушевидной формы, длиной 500–550 мкм и шириной 350–400 мкм. Контактная арёя покрыта мелкими бугорками диаметром 3–5 мкм и ограничена четкими курватурами. Губы узкие, вытянутые, образующие слегка зауженную книзу голоугу. Высота губ 120–140 мкм, ширина — 200–220 мкм. Остальная поверхность мегаспоры

покрыта бугорками, сходными с таковыми на контактной арее, а также длинными шиповидными выростами длиной 40–60 мкм.

У некоторых изученных экземпляров в апикальной части фруктификации на абаксиальной стороне спорофиллов наблюдаются обрывки стенок спорангиев. При мацерации этих обрывков были выделены плотные скопления микроспор типа *Lycospora rotunda* (Bharadwaj) Somers [Somers, 1972], по-видимому, являющиеся остатками споровой массы.

Микроспоры трилетные с цингулюмом, диаметром около 22–28 мкм (табл. 3, фиг. 5). Цвет микроспор желтоватый. В полярном положении они имеют округло-треугольное очертание, в экваториальном – линзовидное. Тетрадный рубец выражен отчетливо, лучи рубца протягиваются до экватора. Дистальная поверхность экзины зерен с веррукатной скульптурой. Проксимальная поверхность, как правило, гладкая.

Исходя из вышеописанного распределения спор, можно заключить, что мегаспорангии располагались в нижней части стробила, а микроспорангии – в верхней. При этом длина базальной части стробила с мегаспорофиллами у изученных экземпляров не превышает 13 мм; апикальная часть стробила с микроспорофиллами могла достигать длины не менее 35 мм.

Заметных морфологических различий между микро- и мегаспорофиллами не наблюдается.

Сравнение. Описываемый вид наиболее близок к *F. scottii* (Jongmans) Brack-Hanes et Thomas из верхнего карбона Шотландии [Brack-Hanes, Thomas, 1983]. Отличия заключаются в строении спор. В частности, микроспоры *F. scottii*, также относящиеся к роду *Lycospora*, имеют средний диаметр 20 мкм, тогда как у микроспор *F. russiensis* он несколько больше и составляет около 22–28 мкм. Мегаспоры *F. scottii* относятся к виду *Lagenicula subpilosa* (Ibrahim) Potonie et Kremp [Chaloner, Boureau, 1967; Dybová-Jachowicz et al., 1982], а мегаспоры *F. russiensis* – к *Lagenicula brevispinosa*. У последней поверхность контакта покрыта бугорками, а у *L. subpilosa* – шипами или конусами. На дистальной поверхности споры *L. subpilosa* покрыты длинными тонкими цилиндрическими выростами, а у *L. brevispinosa* дистальная поверхность с мелкими бугорками и коническими длинными выростами.

Замечания. У. Каррутерс [Carruthers, 1865] описал под названием *Flemingites* лепидостробоидного облика фруктификации, несущие, в отличие от *Lepidostrobus* Brongniart, два ряда округлых спорангиев на каждом спорофилле. Эта интерпретация оказалась ошибочной: не пользуясь микроскопом, Каррутерс принял за спорангии крупные мегаспоры, располагавшиеся по две в каждом мегаспорангии, стенки которых были разрушены. В результате, родовое название *Flemingites* долгое время не использовалось, а лепидостробоидные фруктифи-

кации, содержащие мегаспоры, относили к роду *Lepidostrobus*.

Лишь в середине XX столетия У.Г. Чалонер [Chaloner, 1953] переизучил материал Каррутерса по типовому виду *Flemingites* – *F. gracilis* Carruthers. Он извлек из спорангиев его голотипа мегаспоры, которые оказались идентичными мегаспорам из стробилов *Lepidostrobus dubius* Binney [Binney, 1871]. Это дало ему основание считать *F. gracilis* старшим синонимом *L. dubius*. В то же время, поскольку последний вид является биспорангиатным, Чалонер предположил, что таковыми являются и описанные Каррутерсом стробилы *F. gracilis*.

Позднее Ш.Д. Брек-Хейнс и Б.А. Томас [Brack-Hanes, Thomas, 1983] произвели ревизию рода *Lepidostrobus* и отделили микроспорангиатные стробилы от биспорангиатных. Для первых было удержано родовое название *Lepidostrobus*, а для микроспорангиатных фруктификаций они реанимировали род *Flemingites* с типовым видом *F. gracilis*. Предложенная Томасом и Брек-Хейнс трактовка рода *Flemingites* принята и в настоящей работе.

О.А. Орлова [2002] отнесла описываемые стробилы из коллекции С.А. Доброва к виду *Lepidostrobus ornatus*, но, поскольку последний вид включает только микроспорангиатные стробилы, эта идентификация является ошибочной.

Форма роста и экология подмосковных *Lepidodendron*

Судя по размерности остатков и реконструкциям аналогичных западноевропейских и североамериканских форм, все описанные виды подмосковных лепидодендронов были деревьями, высота которых, по всей видимости, не превышала 5–10 м.

Для *L. shvetzovii* можно восстановить облик кроны. Изученные остатки ветвей показывают, что вершина ствола многократно дихотомировала, образуя компактную (судя по быстрому уменьшению диаметра дихотомизирующих ветвей) обратно-коническую крону. Большинство ветвлений было изотомическим. На концах терминальных ветвей располагались обоюполюе стробилы. Находка фрагмента более крупной ветви с “улодендроновым рубцом”, интерпретируемым как след от отделившейся боковой ветви следующего порядка, свидетельствует о некоторой анизотомии и, возможно, даже наличии элементов моноподиальности в ветвлении на более ранних стадиях формирования кроны.

Цилиндрическая форма ветвей, а также плотное расположение на них листовых подушек и слабое изменение очертания и размеров последних вдоль ветви определенного порядка, показывают, что рост кроны был быстрым и, скорее всего, только первичным. Наличие терминальных стробилов позволяет предположить, что, подобно некоторым североамерикан-

ским лепидодендроновым деревьям [DiMichele, Phillips, 1985; Phillips, DiMichele, 1992], *L. shvetzovii* являлись относительно короткоживущими монокарпиками с детерминированным ростом.

* * *

В начале визе территория южного крыла Подмосковского бассейна представляла собой аллювиально-дельтовую равнину, окруженную небольшими возвышенностями. Здесь на поймах палеорек формировались как торфяные, так и кластические болота, связанные с обширным привносом обломочного материала [Масленников, 1981; Игнатьев, Мосейчик, 2002]. При этом в антракофильных растительных сообществах доминировали плауновидные *Eskdalia olivieri* (Eichwald) Mosseichik и *Gryzlovia meyenii* sp. nov. [Мосейчик, 2002б], а также некоторые виды *Lepidodendron*.

Одной из таких антракофильных форм являлся, по-видимому, *Lepidodendron spetsbergense*. Их остатки найдены в кровле угольного пласта вместе с крупными, уплощенными фрагментами коры с разрушенным наружным слоем, возможно, принадлежавшими тем же растениям. Такая приуроченность автохтонных остатков позволяет предположить, что *L. spetsbergense* поселялись в торфяных болотах на терминальных стадиях болотной сукцессии, когда поверхность торфяника оказывалась частично над зеркалом воды [Мосейчик, 2002а]. Последнее приводило к интенсификации процессов аэробного разрушения растительных остатков, что объясняет редкость находок недостаточно стойких к ним наружных слоев коры *L. spetsbergense*.

В то же время, по-видимому, не все подмосковские лепидодендроны были ограничены в своем экологическом распространении торфяными и кластическими болотами. В частности, описанные выше отпечатки ветвей *L. veltheimii* и *L. shvetzovii*, как и стробилов *F. russiensis*, приурочены к терригенным глинистым осадкам с тонкой волнистой субгоризонтальной слоистостью, которые формировались, предположительно, на заливных участках центральной поймы. Слабая отсортированность и невысокая фрагментированность этих остатков свидетельствуют о том, что перед захоронением они испытали лишь незначительный перенос. В углях, которые также формировались в условиях поймы [Масленников, 1981; Мосейчик, 2002а], подобные ветви и стробиловы не обнаружены. Сказанное позволяет предполагать, что указанные виды *Lepidodendron* произрастали на незаболоченных участках поймы с терригенным субстратом. Наличие в одном захоронении с ними остатков растений с папоротниковидной листвой типа *Cardiopteridium* Nathorst, *Adiantites* Goepfert, *Rhodea* Presl и *Eusphenopteris* Simson-Scharold, не встречающихся в углях и характерных для так называемой антракофобной (не связанной с низменными заболоченными участками) растительной ассоциации раннекаменноугольной

флоры Подмосковского бассейна [Мосейчик, 2002а], косвенно подтверждает это предположение.

Т.Л. Филлипс и У.А. Димайкл [Phillips, DiMichele, 1992] отмечают почти полное отсутствие лепидодендронов среди основных углематеринских растений позднекаменноугольных болот Западной Европы и Северной Америки. По их реконструкции, лепидодендроны доминировали в растительных сообществах кластических болот, где образовывали монодоминантные заросли, а также на терминальных стадиях сукцессии растительности торфяных болот. Полученные нами данные показывают, что подобная экологическая и фитоценотическая приуроченность лепидодендронов, вероятно, была характерна и для некоторых раннекаменноугольных экосистем Евразийской палеофлористической области, в том числе, Подмосковского бассейна.

Эндемичные роды плауновидных из визе Подмосковского бассейна

Раннекаменноугольные плауновидные Подмосковского бассейна представлены в основном эндемичными формами, таксономический ранг которых может достигать уровня рода. При этом принадлежность этих родов естественным семействам и порядкам плауновидных остается пока неизвестной. Для определения их приблизительного положения в системе, а также для информационно-поисковых целей удобно воспользоваться введенным С.В. Мейеном [1978, 1987а] понятием "сателлитный род". Сателлитными называются роды, которые относятся к определенному семейству или более высокому надродовому таксону условно, без формального включения, на основании весьма неполного набора диагностических признаков.

Ниже описываются два таких рода, которые мы рассматриваем сателлитными по отношению к порядку изеотовых (Isoetales) в понимании С.В. Мейена [1987б]. Основанием для сближения с изеотовыми послужило наличие такого признака, как постоянный стебель.

Представители рода *Gryzlovia* gen. nov. найдены на южном крыле бассейна в автохтонном захоронении в местонахождении "Грызлово" (см. предыдущий раздел).

Среди плауновидных, описанных М.Д. Залеским [1905], нами выявлены своеобразные формы, отнесенные к новому роду *Wittbergia* gen. nov. Местонахождение этих остатков находится на северо-западном крыле Подмосковского бассейна на левом берегу р. Мста у порога "Витца", в 6 км выше по течению реки от г. Боровичи Новгородской области (далее – "Витца"; рис. 1). Они были собраны коллекционером Ф.А. Витбергом из прослоя крупнозернистого песчаника вероятно аллювиального

генезиса и имеют аллохтонный характер. Кроме плауновидных, в том же местонахождении найдены остатки птеридоспермов и членистостебельных. Возраст флороносных отложений определяется как визейский (михайловский горизонт?).

Систематика

Класс Lycopodiopsida

Сателлитные роды порядка Isoetales

Род *Wittbergia* Mosseichik, gen. nov.

Knorria: Залесский, 1905, с. 322, 323, фиг. 8, 9 а–е.

Sigillaria: Залесский, 1905, с. 326–329, фиг. 12–17.

Название вида – в честь коллекционера Ф.А. Витберга, нашедшего остатки этих плауновидных.

Типовой вид – *Wittbergia zaleskii*, sp. nov., нижний карбон, виле Подмоскoвнoгo бассейна.

Диагноз. Оси древесных плауновидных с сигилляриодным расположением листовых подушек. Подушки отчетливо выраженные, продольно вытянутые, шестиугольного очертания. В их верхней части располагается место отхождения листовой пластинки, на котором наблюдаются следы проводящего пучка и тяжелой воздухоносной ткани. Лигулярная ямка отсутствует. Соседние вертикальные ряды подушек разделены узкими полосами коры.

Diagnosis. Axes of arborescent lycopsids with sigillarioid phyllotaxis. Leaf cushions prominent, elongated, hexagonal in outlines, with a place of leaf lamina attachment at their upper edge. This place bears traces of foliar aerenchyma strands and that of a vascular bundle. Ligular pit absent. Adjacent vertical rows of the leaf cushions divided by narrow cortex bands.

Сравнение. Расположением листьев в отчетливых ортостихах, а также наличием следов проводящего пучка и воздухоносной ткани *Wittbergia* напоминает *Sigillaria* Brongniart. Однако у представителей последнего рода листовые подушки сильно редуцированы, т.е. листовой рубец занимает практически всю их площадь. Редукция зачастую доходит до такой степени, что подушки сливаются, образуя вертикальные ребра, на которых располагаются листовые рубцы. Напротив, у *Wittbergia* имеются отчетливые крупные листовые подушки, а были ли у них листовые рубцы – достоверно неизвестно. Кроме того, у *Sigillaria* имеется лигулярная ямка, отсутствующая у *Wittbergia*.

От *Archaeosigillaria* Kidston, у которого шестиугольные ложные листовые рубцы располагаются непосредственно на коре, новый род отличается наличием листовых подушек. В то же время, у *Archaeosigillaria*, как и у *Wittbergia*, отсутствует наружная лигулярная ямка.

Замечания. Описываемые формы очень близки к *Lepidosigillaria quadrata* Danze-Corsin и *L. intermedia* Lejal [Lejal, 1968] из нижнего карбона Восточной Сахары. Для первого из этих видов характерны шестиугольные подушки, в верхней части которых располагается листовой рубец(?) с рубчиком проводящего пучка, но следы листовых парихн и лигулярная ямка достоверно неизвестны. Подушки располагаются вертикальными рядами, которые разделены зигзагообразными полосами коры.

L. intermedia несет подушки от шестиугольных до субромбических, в верхней части которых располагается листовой рубец. Рубчики проводящего пучка и листовых парихн, а также наружная лигулярная ямка не отмечены. Подушки также расположены в вертикальных рядах, т.е. по сигилляриоидному типу.

В то же время, оба указанных вида, на наш взгляд, нельзя достоверно отнести к роду *Lepidosigillaria* Kraeusel et Weyland, поскольку объем последнего недостаточно ясен [Kraeusel, Weyland, 1949]. Типовым видом этого рода является *L. whitei* Kraeusel et Weyland, а его голотипом – широко известное “дерево Уайта”. Это сохранившийся почти целиком ствол лепидофита длиной более 3 м, который, по описанию Д. Уайта [White, 1907], в основании несет углубления, сходные с рубцами от аппендиксов *Stigmara*; выше в сигилляриоидном порядке располагаются листовые подушки, расположение которых к верхушке ствола становится лепидодендроидным. Листовые подушки от шестиугольной до ромбической формы, с листовыми рубцами, расположенными в их верхней части и несущими рубчики проводящего пучка и двух листовых парихн; над рубцом располагается лигулярная ямка. Все эти признаки введены в диагноз рода *Lepidosigillaria*.

Очевидно, что при таком подходе “дерево Уайта” становится первым и едва ли не единственным достоверным представителем рода *Lepidosigillaria*, поскольку обнаружение новых остатков, сравнимых с ним по полноте набора диагностических признаков, весьма маловероятно, а за пределами типовой местности “дерева Уайта”, особенно в удаленных регионах, нет никаких гарантий, что фрагментарные остатки, демонстрирующие лишь небольшую часть указанных признаков, принадлежали растениям, которые обладали полным их набором. В частности, те же *L. quadrata* и *L. intermedia* не несут большей части диагностических признаков *Lepidosigillaria*.

Wittbergia zaleskii Mosseichik, sp. nov.

Табл. 4, фиг. 2–4; табл. 5, фиг. 1; рис. 12

Knorria princeps?: Залесский, 1905, с. 321, фиг. 5.

Knorria imbricata: Залесский, 1905, с. 321, фиг. 6 А, В.

Knorria sp.: Залесский, 1905, с. 322, 323, фиг. 8, 9 а–е.

Sigillaria sp.: Залесский, 1905, с. 326–329, фиг. 12–17.

Название вида – в честь палеоботаника М.Д. Залесского.

Голотип – Геологический институт РАН, экз. № 343/122 (табл. 4, фиг. 2; рис. 12, а, б); “Витца”; нижний карбон, визейский ярус.

Диагноз. Дихотомически ветвящиеся оси шириной до 35 мм и более. Листовые подушки размером до 7х13 мм. Место прикрепления листовой пластинки (листовой рубец?) ромбического очертания, шириной до 3,5 мм и длиной до 3 мм. В верхнем углу места отхождения листовой пластинки располагаются слепки полостей, образовавшиеся на месте проводящего пучка и двух листовых парихн. Соседние ряды подушек разделены узкими полосами коры с тонкой поперечной исчерченностью.

Diagnosis. Axes dichotomously branched, up to 35 mm large or more. Leaf cushions up to 7х13 mm. The place of leaf lamina attachment (leaf scar?) rhombical in outlines, up to 3,5 mm in width and 3 mm in length. At the upper edge of this place traces of a vascular bundle and two foliar parichnos are disposed. The adjacent leaf cushion vertical rows divided by narrow cortex bands, covered by fine transversal striation.

Описание. Изученный нами материал, ранее описанный М.Д. Залесским [1905], представлен отпечатками и слепками осей разного порядка, на поверхности которых в некоторых случаях сохранилась фитолейма коры. Эти остатки демонстрируют различные стадии декортикации от почти недекортицированного голотипа *Wittbergia zaleskii* до фрагментов, имеющих сохранность типа *Knorria*.

В своей работе Залесский описал и изобразил 17 экземпляров этих осей, часть которых отнес к *Lepidodendreae* или *Bothrodendreae* (там же, фиг. 2–11), а другую – к *Sigillariae* (там же, фиг. 12–17). Точнее, он разделил их на две группы, представленные декортикациями лепидодендроида (*Aspidiaria*, *Knorria*, *Aspidiopsis*) и сигилляриоида (*Syringodendron*) облика. Все экземпляры, изображенные Залесским (кроме представленного в его работе на фиг. 17, который был, по-видимому, утрачен), были перензучены нами.

Оказалось, что среди этого материала, действительно, имеются оси с лепидодендроидным и сигилляриоидным филлотаксисом. К лепидодендроидным формам можно отнести только экземпляры, изображенные Залесским (там же) на фиг. 2, 7 и 11 (экз. № 343/184, 343/140, 343/138), на которых отсутствуют ортостихи, характерные для сигиллярий.

Экземпляры, изображенные там же на фиг. 3 и 4 (экз. № 343/178, 343/148), декортицированы настолько глубоко, что установить характер филлотаксиса невозможно. Напротив, экземпляры, изображенные Залесским на фиг. 5, 6 (А, В), 8, 9 (а, б, с, d, e), 10, 12–17 (экз. № 343/182, 343/176, 343/177, 343/129, 343/128, 343/145, 343/185, 343/137, 343/181, 343/122, 343/173), характеризуются четким сигилляриоидным листорасположением. Поскольку эти экземпляры собраны в одном захоронении и обладают сходным строением, можно предположить, что они принадлежали одному виду.

На фиг. 15 в работе Залесского изображен отпечаток фрагмента оси длиной 12 см и шириной 3,5 см, по его мнению, сильно декортицированной. Этот экземпляр показан на табл. 4, фиг. 2 и рис. 12, а, б. В действительности, эта ось совсем не лишена коры и несет отчетливо выраженные шестиугольного очертания листовые подушки с ромбической формы местом отхождения листовой пластинки, расположенным в верхней части подушки. Подушки вертикально удлинённые, длиной около 13 мм и шириной порядка 7 мм.

Место прикрепления листовой пластинки имеет ширину около 3 мм и длину приблизительно 3,5 мм. В верхнем его углу видны три сосочковидных слепка. Два из них, парные, имеющие в плане бобовидное очертание, мы интерпретируем как слепки углублений, образовавшихся на месте листовых парихн. Находящийся между ними округлого очертания слепок, по-видимому, образовался в месте отхождения листового следа. На некоторых подушках в нижней части места отхождения листовой пластинки наблюдается еще один уплощенный слепок углубления, происхождение которого непонятно. Образовывался ли у описываемых растений листовой рубец, окончательно не ясно. Следы парихн и проводящего пучка на разных подушках демонстрируют достаточно высокую повторяемость, что характерно для листового рубца. В то же время, форма и размеры этих следов сильно варьируют, что может быть связано с неравномерным разрушением в процессе захоронения поверхности как настоящего, так и ложного листового рубца. Поэтому в настоящей работе более осторожно говорится о месте прикрепления листовой пластинки.

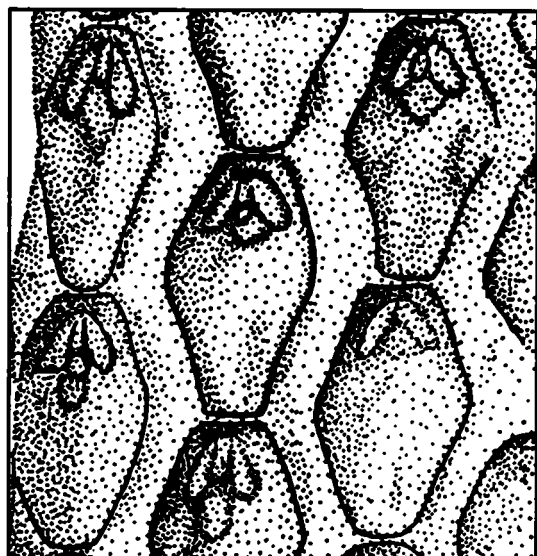
Лигульная ямка не наблюдается.

На рис. 12, в показана реконструкция листовой подушки *W. zaleskii* после отделения листовой пластинки.

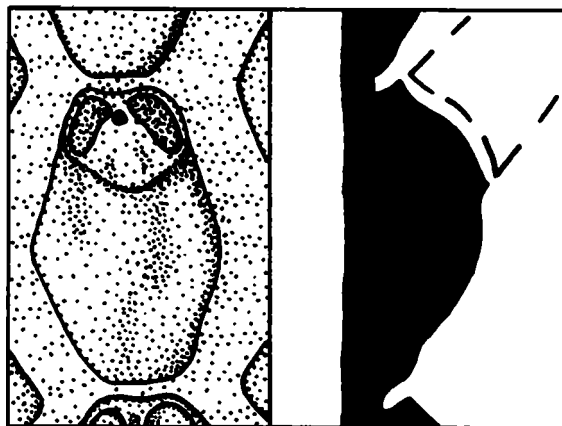
Листовые подушки расположены отчетливыми вертикальными рядами; соседние подушки в ряду почти соприкасаются друг с другом. Рядом расположенные вертикальные ряды подушек отделены друг от друга полосами коры шириной около 2 мм, несущими слабую поперечную морщинистость.

Описанный экземпляр, как лучше всего сохранившийся, выбран нами в качестве голотипа типового вида *W. zaleskii*.

К тому же виду, по всей видимости, относятся и другие перечисленные выше декортицированные оси с сигилляриоидным филлотаксисом. Они представлены формами сохранности, относимыми к формальным родам *Knorria* Sternberg и *Bergeria* Presl. При этом на слепках осей типа *Bergeria* угадываются очертания шестиугольных листовых подушек, на которых видно округлое углубление от проводящего пучка (табл. 4, фиг. 4). У осей с сохранностью типа *Knorria* наблюдаются только удлиненные бугорки на месте листовых подушек (табл. 4, фиг. 3). Наиболее крупные отпечатки та-



а



б



в

Рис. 12. *Wittbergia zalesskii* gen et sp. nov.

а, б – голотип № 343/122, участки отпечатка поверхности коры; в верхней части шестиугольных листовых подушек видно место прикрепления листовой пластинки (листовый рубец?) со следом проводящего пучка (в центре) и двумя следами листовых парихн (по бокам); “Витца”; в – реконструкция строения листовой подушки после отделения листовой пластинки; длина линейки – 5 мм

ких сильно декортицированных осей достигают ширины 55 мм.

На одном из экземпляров осей, лишенном наружных слоев коры, можно видеть характер ветвления (табл. 4, фиг. 3): ось диаметром 25 мм единожды изотомически ветвится. Дочерние оси имеют диаметр около 22 мм. На другом образце мелкая (терминальная?) ось диаметром 6 мм изотомически делится на две оси диаметром 5 мм (табл. 5, фиг. 1).

Род *Gryzlovia* Mosseichik, gen. nov.

Lepidodendropsis: Мосейчик, 2001, с. 153; 2002, с. 134.

Название рода – от Грызловского карьера, где были найдены остатки этих плауновидных.

Типовой вид – *Gryzlovia meyenii* sp. nov., нижний карбон, виле Подмосковского бассейна.

Диагноз. Оси плауновидных толщиной до 25 мм, на которых горизонтальными рядами (мутовчато) располагались листья. Листовые подушки округлые, удлиненные. У верхнего края листовой подушки располагается ложный листовый рубец. Лигулярная ямка располагается непосредственно над ложным листовым рубцом, в пазухе листа. Крылья и пятка отсутствуют.

Diagnosis. Lycopside axes up to 25 mm in width, with leaves arranged in distinct horizontal rows (whorls). Leaf cushions rounded in outlines, elongated, with a false leaf scar at their upper edge. Ligular pit is situated slightly above the false leaf scar in the leaf axil. Lateral wings and a heel absent.

Сравнение. Мутовчатое расположение листовых подушек и неоппадающие листья, наблюдаемые у *Gryzlovia*, характерны для нескольких родов мелкоподушечных лепидофитов, иногда объединяемых в порядок *Protolepidodendrales* [Chalon, Boureau, 1967]. Сюда относятся позднедевонские *Colpodexylon* Banks и *Eleuterophyllum* Stur, а также раннекаменноугольный *Lepidodendropsis* Lutz. В то же время, ни у одного из этих таксонов не отмечалась лигульная ямка, что позволяет ввести новый род для описываемых остатков.

***Gryzlovia meyenii* Mosseichik, sp. nov.**

Табл. 5, фиг. 2–5; табл 6, 7; рис. 13

Lepidodendropsis sp.: Мосейчик, 2001, с. 153; 2002, с. 134, фиг. 1.

Название вида – в честь палеоботаника С.В. Мейена.

Голотип – Геологический институт РАН, экз. № 4860/16 (табл. 5, фиг. 2; рис. 13, а); “Грызлово”; нижний карбон, визейский ярус, бобриковский горизонт.

Диагноз. Оси шириной до 25 мм. Листовые подушки овальные, до 2,5 мм в длину и до 1,2 мм в ширину. Верхний край листовых подушек отчетливо выраженный, слегка отгибающийся книзу, на дистальном краю которого располагается ложный листовый рубец. Нижний край листовых подушек неотчетливый. Лигульная ямка трубкообразная, около 0,3 мм в длину. Кутикула эпидермы центральной части подушки под ложным листовым рубцом тонкая, с аномоцитными устьицами, замыкающие клетки которых имеют в длину порядка 0,06 мм и

ширину около 0,015 мм; по краям подушки располагаются клетки диаметром 0,03–0,04 мм с множественными сосочковидными папиллами на периклинальных стенках. Эпидерма межподушечного пространства покрыта толстой кутикулой и состоит из полигональных, удлинённых клеток со средними размерами 0,08 x 0,02 мм.

Diagnosis. Axes up to 25 mm in width. Leaf cushions oval in outlines, up to 2,5 mm in length and up to 1,2 mm in width. Their upper edge distinct, slightly curved downwards, with a false leaf scar at its distal margin. Lower edge of the leaf cushions indistinct. Ligular pit tubular, about 0,3 mm in length. Cuticle of the leaf cushion central part below the false leaf scar thin, with anomocytic stomata with guard-cells average size 0,06 mm in length and 0,015 mm in width. Along lateral margins of the leaf cushions the epidermal cells 0,03–0,04 mm in diameter, with multiple nipple-like papillae on their periclinal walls are disposed. The stem cuticle between leaf cushions thick and consists of polygonal, elongated cells of average size 0,08 x 0,02 mm.

Описание. Экземпляр, выбранный в качестве голотипа (табл. 5, фиг. 2; рис. 13, а), представлен фитолеймой фрагмента молодой ветви длиной 16 мм и шириной 6 мм, покрытой листовыми подушками. Последние расположены компактно, в отчетливо выраженных мутовках. Расстояние между соседними мутовками около 0,1 мм. Межподушечное пространство гладкое.

Листовые подушки вертикально вытянутого, овального очертания, длиной около 2 мм и шириной порядка 1 мм. Верхний край листовых подушек отчетливо выраженный, слегка отгибающийся книзу.

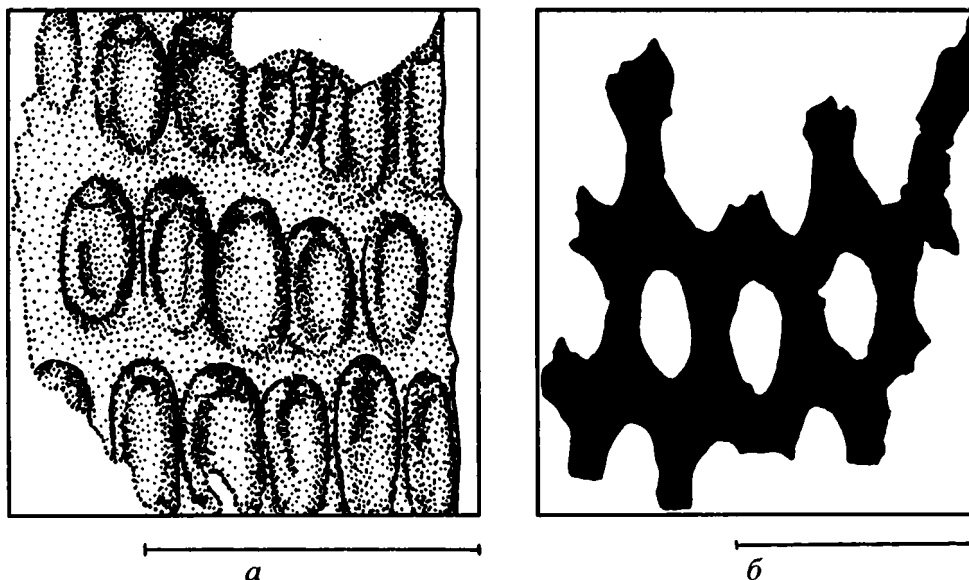


Рис. 13. *Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov.

а – голотип № 4860/16, фитолейма оси с отделившимися листовыми пластинками; б – экз. № 4860/221, фрагмент кутикулы, снятой с фитолеймы оси; видны отверстия в кутикуле, образовавшиеся вследствие разрушения кутикулярного покрытия листовых подушек в процессе захоронения; “Грызлово”; длина линейки – 5 мм

На его приподнятом над поверхностью подушки крае располагается ложный листовый рубец, размеры и очертания которого несколько варьируют от подушки к подушке (табл. 5, фиг. 2; рис. 13, а).

Центральная часть подушек вогнутая, но с сохранившейся эпидермой. Исследование под СЭМ показало, что в этой части подушек сконцентрированы аномоцитные устьица, с поверхностными или слегка погруженными замыкающими клетками и вертикально ориентированными устьичными щелями (табл. 6, фиг. 2, 5, 6). Замыкающие клетки длиной до 0,06 мм и шириной порядка 0,015 мм. Клетки окружающего устьица эпидермиса полигонального очертания, удлинённые или более или менее изометричные, с изогнутыми центриклинальными стенками, диаметром 0,04–0,06 мм.

Скопление устьиц может указывать на разрастание под ними листовой аэренхимы, соответствующее подлистным парихнам *Lepidodendron* и “подлистному пузырю” некоторых ангарских каменноугольных лепидофитов [Мейен, 1990].

Вокруг вогнутого центрального участка с устьицами, на приподнятых краях подушки наблюдается скопление клеток округлой, ромбической, бочонковидной, восьмиугольной формы, диаметром 0,03–0,04 мм (табл. 6, фиг. 2–4), несущих на периклиналиных стенках небольшие сосочковидные папиллы (от 3 до 9 на каждой клетке). Иногда эти клетки образуют небольшие сплошные участки или короткие ряды. В других случаях их окружают обычные эпидермальные клетки, подобные тем, которые окружают устьица.

Стеблевая кутикула между подушек сплошная, сложенная полигональными удлинёнными (реже более или менее изометричными) клетками с изогнутыми центриклинальными стенками. Размер этих клеток составляет порядка 0,08х0,02 мм (табл. 5, фиг. 5).

У голотипа удалось получить путем мацерации как более тонкую кутикулу листовых подушек, так и более толстую кутикулу побега. На ней в световом микроскопе видно описанное выше кутикулярно-эпидермальное строение (табл. 7, фиг. 3).

Остальные изученные экземпляры представлены отпечатками более крупных неветвящихся побегов длиной до 15 см и шириной до 2,5 см (табл. 5, фиг. 3, 4; табл. 6, фиг. 1). Размеры листовых подушек варьируют у различных экземпляров от 0,9х1,8 мм до 1,2х2,5 мм. Подушки в мутовках стоят друг от друга на 0,1–1,5 мм. Расстояние между соседними мутовками может изменяться от 0,1 до 3 мм.

На некоторых из этих образцов сохранилась фитолейма (табл. 6, фиг. 1), при мацерации которой выделяются фрагменты толстой стеблевой кутикулы с многочисленными отверстиями на месте листовых подушек, кутикулярное покрытие которых не сохраняется (рис. 13, б). Изучение этих кутикул показывает, что они сложены вертикально

удлинёнными полигональными клетками, имеющими средние размеры 0,02х0,05 мм. На периклиналиных стенках некоторых из этих клеток наблюдаются единичные крупные папиллы.

Аналогичные стеблевые кутикулы, очевидно принадлежавшие крупным побегам тех же растений, были выделены при объемной мацерации углей бобриковского возраста. На некоторых из этих кутикул (табл. 7, фиг. 1, 2) с верхнего края отверстий на месте листовых подушек свешиваются кутикулярные трубки, выполнявшие лигульные ямки. Длина трубок до 0,3 мм, ширина до 0,06 мм.

Фрагменты этих трубок выделяются и при мацерации фитолеймы листовых подушек *Gryzlovia meyenii* (табл. 7, фиг. 4).

Обсуждение

Судя по размерам осей и листовых подушек, *Wittbergia zaleskii* были небольшими древесными растениями с основным стволом, заканчивавшимся кроной из дихотомически ветвившихся боковых веток. Говорить об экологии этих форм трудно, поскольку изученные остатки происходят из аллохтонного захоронения аллювиального генезиса. Последнее может свидетельствовать о том, что виттбергии произрастали по берегам рек с достаточно активной динамикой. В осадках озерных водоемов северо-западного крыла Подмосковного бассейна они пока не известны.

Остатки *Gryzlovia meyenii* происходят из автохтонных или гипавтохтонных фитоориктоценозов в углях бобриковского возраста, где они встречаются наряду с остатками *Eskdalia olivieri*. При этом *G. meyenii* встречается значительно реже *E. olivieri*, что говорит об их подчиненном положении в антракофильных сообществах, где доминировали последние формы [Мосейчик, 20026].

Экоморфология *G. meyenii* и *E. olivieri* во многом сходна, что, по-видимому, связано с адаптацией к жизни в близких по условиям болотных местообитаниях. Это были небольшие, по-видимому, травянистые растения со средним диаметром осей 2–3 см, простыми или редко ветвившимися (ветвящиеся оси *G. meyenii* не известны). Судя по небольшим размерам, примерно одинаковой величины и характеру расположения листовых подушек, отсутствию “зон роста” и сплошной толстой стеблевой кутикуле, вторичный рост отсутствовал. Оба растения имели мелкие листья, редко сохраняющиеся в ископаемом состоянии, глубоко погруженную лигулу и толстую стеблевую кутикулу без устьиц. Устьица *G. meyenii*, как и у *E. olivieri* [Wilson, 1931], концентрировались на листьях и листовых подушках. Перечисленные ксероморфные признаки являются характерными для болотных растений, живущих в условиях “физиологической сухости”, обусловленной сероводородным заражением субстрата (об этом свидетельствует обилие пирита в

углях), а также высокого содержания в нем гуминовых веществ, недостаточной обеспеченности минеральными солями и т.д.

Поскольку остатки *G. meyenii* обычно приурочены к подошве угольных пластов, можно предположить, что они, как и *E. olivieri*, были растениями ранних стадий болотной сукцессии на поймах палеорек. На более поздних стадиях им на смену приходили более крупные древесные формы, вроде *Lepidodendron spetsbergense* (см. выше, а также: [Мосейчик, 2002a]).

В углях тульского возраста остатки *G. meyenii* уже не встречаются, хотя сообщества с доминированием *E. olivieri* продолжали существовать. Вымирание этих форм может быть связано с их конкурентным вытеснением из болотных местообитаний более активным видом *E. olivieri*.

Благодарности

Автор признателен М.В. Дуранте, И.А. Игнатьеву, О.П. Ярошенко (все – Геологический институт РАН, Москва) и Д.А. Игнатьеву (ФГУНПП “Аэрогеология”, Москва) за ценные советы и замечания по ее содержанию работы, а также Н.В. Горьковой, проводившей съемку на СЭМ. Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект №03-05-64331).

Литература

- Барбот де Марни Н.П. Геологические исследования, произведенные в 1870 г. в Рязанской и некоторых других губерниях // Зап. Импер. СПб. минер. о-ва. 1872. 2 сер. Ч. 7. С. 175–203.
- Добров С.А., Константинович А.Э. Общая геологическая карта Европейской части СССР. Лист 44, восточная половина. М.; Л.: ОНТИ НКТП СССР, 1936. 106 с. (Тр. Моск. геол. треста; Вып. 20).
- Залесский М.Д. Растительные остатки из нижнекаменноугольных отложений бассейна Мсты // Зап. Импер. СПб. минер. о-ва. 1905. 2 сер. Ч. 42, вып. 1/2. С. 315–342.
- Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф. Ископаемая флора среднего отдела каменноугольных отложений Донецкого бассейна. М.; Л.: ОНТИ НКТП СССР, 1938. 170 с. (Тр. ЦНИГРИ; Вып. 98).
- 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). Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002. С. 136–140.
- Крейзель Р. Методы палеоботанического исследования: Руководство для изучения ископаемых растений и образованных ими горных пород. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 144 с.
- Кремь Г.О.У. Палинологическая энциклопедия. М.: Мир, 1967. 411 с.
- Криштофович А.Н. Палеоботаника. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 650 с.
- Махлина М.Х., Жулитова В.Е. О детальном расчленении тульского горизонта в страторегии // Изв. вузов. Геология и разведка. 1984. № 12. С. 3–11.
- Масленников В.П. Закономерности изменения состава и строения угленосной толщи южного крыла Подмосковского бассейна: Автореф. дис... канд. геол.-минер. наук. М.: МГУ, 1981. 16 с.
- Мейен С.В. Систематика, филогения и экология проптеридофитов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 84, № 4. С. 72–84.
- Мейен С.В. Общая палеоботаника (Депонированное приложение к книге “Основы палеоботаники”. М.: Недра, 1987). М.: ВИНТИ, 1987а. 202 с. (Деп. в ВИНТИ 25.11.1987, № 8673-В-87).
- Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справочное пособие. М.: Недра, 1987б. 404 с.
- Мейен С.В. Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангарида // С.В. Мейен. Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990. С. 76–124.
- Мейен С.В. Систематика голосеменных и их филогения: ответ на комментарии Ч.Б. Бека, Ч.Н. Миллера и Г.У. Ротуэлла // С.В. Мейен. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М.: Наука, 1992. С. 105–120.
- Мосейчик Ю.В. Ранневизейская флора Подмосковского бассейна // Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Под ред. М.А. Ахметьева, А.В. Гоманькова, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2001. С. 150–157.
- Мосейчик Ю.В. Условия углеобразования и антракофильные растения первой половины визе Подмосковского бассейна // 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, 2002а. С. 133–136.
- 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. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002б. С. 193–217.
- Нижний карбон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы / М.Х. Махлина, М.В. Вдовенко, А.С. Алексеев, Т.В. Бышева, Л.М. Донованова, В.Е. Жулитова, Л.И. Кононова, Н.И. Умнова, Е.М. Шик. М.: Наука, 1993. 222 с.
- Оливьери А.И. Геогностическое обозрение Новгородской губернии с присовокуплением замечаний о разведке прикишского бурого угля // Горн. журн. 1840. Ч. 2, кн. 6. С. 309–355.
- Орлова О.А. Растительные остатки тульского возраста (ранний карбон) из коллекции С.А. Доброва в Геологическом музее им. В.И. Вернадского // Современные вопросы геологии. М.: Научный мир, 2002. С. 309–312.
- Путеводитель экскурсии по разрезам карбона Подмосковского бассейна / Т.Н. Бельская, Е.А. Иванова, Р.А. Ильховский, В.П. Масленников, М.Х. Махлина, Е.В. Михайлова, А.И. Осипова, Е.А. Рейтлингер, Е.М. Шик, С.М. Шик, В.С. Яблоков. М.: Наука, 1975. 176 с.

- Романовский Г.Д. Исследование нижнего яруса южной части Подмосковского каменноугольного образования // Горн. журн. 1854. Ч. 3, кн. 9. С. 305–351.
- Швецов М.С. Общая геологическая карта Европейской части СССР. Лист 58, северо-западная часть листа. Л.: ГОНТИ НКТП СССР, 1932. 184 с. (Тр. Всесоюз. геол.-развед. объедин. НКТП СССР; Вып. 83).
- Эйхвальд Э.И. Об ископаемых остатках животных и растений, заключенных в древнем красном песчанике и горном известняке, весьма развитых в Новгородской губернии // Горн. журн. 1841. Ч. 1, кн. 1. С. 27–53.
- Эйхвальд Э.И. Палеонтология России. Ч. 1: Древний период. СПб.: Типография Я. Ионсона, 1854. 245 с.
- Экскурсия по Подмосковному каменноугольному бассейну // М.С. Швецов, В.С. Яблоков, Е.А. Иванова, А.Э. Ульмер. М.: ОНТИ НКТП СССР, 1937. 54 с.
- Яблоков В.С. История изучения каменноугольных отложений и углей Подмосковского бассейна (1722–1966 гг.). М.: Наука, 1967. 260 с.
- Andrews H.N., Murdy W.H. *Lepidophloios* and ontogeny in arborescent lycopods // Amer. J. Bot. 1958. Vol. 45. P. 552–560.
- Auerbach J.B., Trautschold H.A. Ueber die Kohle von Central-Russland // Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou. 1860. T. 13 (19). S. 3–58.
- Barbeaut de Marny N.P. Geognostische Bemerkungen auf einer im Gouvernement Tula // Verhandl. Russ. Mineralog. Gesellschaft. 1853. S. 376–406.
- Binney E.W. *Lepidostrobus* and some allied cones // E.W. Binney. Observations on the structure of fossil plants found in the Carboniferous strata. Pt. 2. L.: Palaeontographical Society, 1871. P. 33–62. (Palaeontographical Society Monograph; Vol. 28).
- Brack-Hanes S.D., Thomas B.A. A re-examination of *Lepidostrobus* Brongniart // Bot. J. Linn. Soc. 1983. Vol. 86, № 1/2. P. 125–133.
- Carruthers W. On an undescribed cone from the Carboniferous beds of Airdrie, Lanarkshire // Geol. Mag. 1865. № 2. P. 433–440.
- Chaloner W.G. On the Megaspores of four species of *Lepidostrobus* // Ann. Bot. 1953. № 17. P. 264–273.
- Chaloner W.G., Boureau E. Lycophyta // E. Boureau (ed.). Traité de paléobotanique. T. 2. Paris: Masson et C^{ie}, 1967. P. 436–845.
- Crookall R. Fossils Plants of the Carboniferous Rocks of Great Britain (Second section) // Mem. Geol. Surv. Great Britain. Palaeontology. 1964. Vol. 4, pt. 3. P. 217–354.
- DiMichele W.A. Arborescent lycopods of Pennsylvanian age coals: *Lepidophloios* // Palaeontographica. Abt. B. 1979. Bd. 171, Lfg. 1–3. S. 57–77.
- DiMichele W.A., Phillips T.L. Arborescent lycopod reproduction and paleoecology in a coal-swamp environment of late Middle Pennsylvanian age (Herrin Coal, Illinois, U.S.A.) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1985. № 4. P. 1–26.
- Dybouá-Jachowicz S., Jachowicz A., Karczewska J., Lachkar G., Loboziak S., Piérart P., Turnau E., Žoldani Z. Révision des mégaspores a gula du Carbonifère. Première partie. Warszawa: Wydawnictwa Geologiczne, 1982. 50 p. (Prace Inst. Geol.; 107).
- Eichwald E.I. Die Thier- und Pflanzenreste des alten rothen Sandsteins und Bergkalks im Nowgorodischen Gouvernement // Bull. Sci. Acad. Imp. Scien. St.-Petersb. 1840. T. 7, № 6/7. P. 78–91.
- Eichwald E.I. Lethaea rossica ou Paléontologie de la Russie. Vol. 1. Périod ancienne. Stuttgart: Schweitzerbart, 1860. 1657 p.
- Hirmer M. Handbuch der Palaeobotanik. Bd. 1: Thallophyta–Bryophyta–Pteridophyta. Muenchen; Berlin: Verlag von R. Oldenbourg, 1927. 708 S.
- Hopping C.A. A note on the leaf cushions of a species of Palaeozoic arborescent lycopod (*“Sublepidophloios ventricosus”* sp. nov.) // Proc. Roy. Soc. Edinb. 1956. Sec. B. Vol. 66. Pt. 1, № 1. P. 1–9.
- Jongmans W. Lycopodiales 2 // Fossilium Catalogus 2. Plantae 15. Berlin, 1929. 526 p.
- Kidston R. On the Relationship of *Ulodendron* Lindley and Hutton to *Lepidodendron* Sternberg; *Bothrodendron* Lindley and Hutton; *Sigillaria* Brongniart; and *Rhytidodendron* Boulay // Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 5. 1885. № 16. P. 123–139, 162–179, 239–260.
- Kraeusel R., Weyland H. Pflanzenreste aus dem Devon. XIV. *Gilboaphyton* und die Protolepidophytales // Senck. Leth. 1949. № 30. S. 129–152.
- Kvaček J., Straková M. Catalogue of fossil plants described in works of Kaspar M. Sternberg. Prague, 1997. 201 p.
- Lejal A. Études des Lepidosigillariaceae du Djado (Sahara Oriental) // Palaeontographica. Abt. B. 1968. Bd. 121, Lfgs. 4–6. S. 142–158.
- Nathorst A.G. Zur palaeozoischen Flora der arktischen Zone // Zur fossilen Flora der Polarländer. Teil 1. Stockholm: Norstedt & Soner, 1894. 80 S.
- Nathorst A.G. Nachtraege zur palaeozoischen Flora Spitzbergens // Zur fossilen Flora der Polarländer. Teil 4. Stockholm: Norstedt & Soener, 1914. 116 S.
- Nemejc F. The Lepidodendraceae of the coaldistricts of Central Bohemia // Acta Musei Nationalis Pragae. 1947. Vol. 3, B, № 2. S. 45–87.
- Phillips T.L., DiMichele W.A. Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopsids in Late Carboniferous swamp of Euramerica // Ann. Missouri Bot. Gard. 1992. № 79. P. 560–588.
- Scott D.H. Studies in Fossil Botany. 3 ed. Vol. 1: Pteridophyta. L.: A. & C. Black, Ltd., 1920. 434 p.
- Seward A.C. Fossil plants: A text-book for students of botany and geology. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1910. 624 p.
- Somers Y. Révision du genre *Lycopora* Schopf, Wilson et Bental // Microfossiles organiques du Paleozoique 5. Spores. Paris: Editions du CNRS, 1972. 110 p.
- Sterzel J.T. Die Karbon- und Rotliegendflora im Grossherzogtum Baden // Mitt. Grossherz. Bad. Geol. Landesanst. 1907. Bd. 5, Hft. 2. S. 347–892.
- Sterzel J.T. Die organischen Reste des Kulms und Rotliegenden der Gegend von Chemnitz // Abh. mathem.-phys. Klasse Koenigl. Saechsischen Gesell. Wiss. 1918. Bd. 35, № 5. S. 205–315.
- Sternberg K.M. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Bd. 1. Heft 4. Regensburg: Verlag von Christof Ernst Brenk's Wittwe, 1825. 48 S.
- Stur D.R.J. Beitrage zur Kenntniss der Flora der Vorwelt. Bd. 1: Die Culm-Flora. Heft 1: Die Culm-Flora der Ostrauer und Waldenburger Schichten. Wien: Druck von J.C. Fischer & Comp., 1877. S. 107–472. (Kgl.-k. geol. Reichanst; Abh. 8).
- Thomas B.A. Epidermal studies in the interpretation of *Lepidodendron* species // Palaeontology. 1970. № 13. S. 145–173.

- Wagner R.H., Diez J.B., Calvo-Murillo R. Verdona (Spain): life and death of Carboniferous forest community / 6th European Paleobotany-Palinology Conference. August 29 – September 2, 2002. Athens, Greece. Program. Book of Abstracts. Athens: Gramma, 2002. P. 249–251.
- Walton J. Scottish Lower Carboniferous plants: the fossil hollow trees of Arran and their branches (*Lepidophloios wunchianus* Carruthers) // Trans. Roy. Soc. Edinb. 1935. Vol. 58, pt. 2. P. 313–337.
- White D. A remarkable fossil tree trunk from the middle devonic of New-York State Museum // Bull. Geol. 1907. № 107 (17). P. 327–340.
- Wilson J. Some new facts about the structure of the cuticles in the Russian paper-coal and their bearing on the systematic position of some fossil Lycopodiales // Proc. Roy. Soc. Edinb. 1931. Vol. 51. P. 104–114.
- Zalessky M.D. Ueber einen neuen Vertreter der Gattung *Archaeopteris* Dawson von dem Fluss Mda, einem Nebenfluss der Msta, aus der nordwestlichen Flanke des Moskauer Steinkohlenbeckens // N. J. Min. Geol. Palaeontol. Monatsh. 1944. Abt. B. Hft. 7/9. S. 177–240.
- Zalessky M.D. Das Karbon des Moskauer Beckens // N. J. Min. Geol. Palaeontol. Jahrg. 1948. Abt. B. S. 195–224.

Yulia V. Mosseichik

Early Carboniferous lycopods of the Moscow coal Basin

New lycopsid taxa from Viséan deposits of the Moscow coal basin are for the first time described: *Sublepidophloios sulphureus* sp. nov. and dispersal strobili *Lepidostrobus ignatievii* sp. nov., probably belonged to the same plants; *Lepidodendron shvetzovii* sp. nov. and its fructifications *Flemingites russiensis* sp. nov.; *Wittbergia zalesskii* gen. et sp. nov. and *Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov. Two other species previously unknown or only pointed out from the Moscow basin – *Lepidodendron spetsbergense* Nathorst and *L. veltheimii* Sternberg – are also described. Ecology, growth form and geographical distribution of these plants are discussed.

Объяснения к фототаблицам

Таблица 1

Sublepidophloios sulphureus sp. nov.

- Фиг. 1. Отпечаток коры с листовыми подушками, голотип № 4865/24А (х1).
- Фиг. 2. То же, экз. № 4865/24С (х1).
- Фиг. 3. Слпок коры с листовыми подушками, экз. № 4865/24В (х1).
- Фиг. 4. Фрагмент декортицированной оси с сохранившимися очертаниями листовых подушек (форма сохранности типа *Aspidiaria*), экз. № 4865/24Е (х1,2).

Lepidostrobus ignatievii sp. nov.

- Фиг. 5. Фрагмент средней части стробила, голотип № 4865/25 (х1,2).
- Фиг. 6. То же, поперечный скол; видны ось фруктификации (в центре) и отходящие от нее ножки спорофиллов (х3,8).
- Все остатки из местонахождения “Ушаково”.

Таблица 2

Lepidodendron veltheimii Sternberg

- Фиг. 1. Отпечаток поверхности коры с листовыми подушками, экз. № 4865/97 (х3); “Новопокровское”.

Lepidodendron spetsbergense Nathorst

- Фиг. 2. Отпечаток поверхности коры с листовыми подушками, экз. № 4860/9А (х3); “Грызлово”.
- Фиг. 3. То же, экз. № 4860/4 (х3); “Грызлово”.

Lepidodendron shvetzovii sp. nov.

- Фиг. 4. Отпечаток коры облиственной оси с крупными листовыми подушками, экз. № II₂-9/46 (х1); “Бычки”.
- Фиг. 5. То же, более молодая ветвь, экз. № II₂-1/39-1 (х3); “Тула”.
- Фиг. 6. Отпечатки дисперсных листьев с сохранившимся основанием (листовой подушкой), экз. № II₂-10/46-1 (сверху) и № II₂-10/46-2 (снизу) (х3); “Бычки”.

Таблица 3
***Lepidodendron shvetzovii* sp. nov.**

Фиг. 1. Отпечаток облиственной оси с пятью последовательными равными дихотомиями (изотомиями), голо-тип № II₂-14/46 (x1).

***Flemingites russiensis* sp. nov.**

Фиг. 2. Фрагменты пяти дисперсных стробилов, экз. № II₂-22/46-1, № II₂-22/46-2, № II₂-22/46-3, № II₂-22/46-4, № II₂-14/46-6 (x2,1).

Фиг. 3. Фрагмент нижней части стробила, сохранившегося в прикреплении к концу терминальной облиственной ветви *Lepidodendron shvetzovii*, голотип № II₂-7/46-1 (x3).

Фиг. 4. Мегаспора типа *Lagenicula brevispinosa* Karczewska, извлеченная из остатков мегаспорофиллов экз. № II₂-22/46-2 (x90).

Фиг. 5. Споровая масса из микроспор типа *Lycospora rotunda* (Bharadwaj) Somers, извлеченная из остатков микроспорангиев экз. № II₂-22/46-3 (x900).

Все остатки из местонахождения "Бычки".

Таблица 4
***Lepidodendron shvetzovii* sp. nov.**

Фиг. 1. Отпечаток оси с "улодендроновым" рубцом, экз. № II₂-1/39-2 (x1); "Тула".

***Wittbergia zalesskii* gen. et sp. nov.**

Фиг. 2. Отпечаток коры с листовыми подушками, голотип № 343/122 (x2); "Витца".

Фиг. 3. Фрагмент изотомически ветвящейся декортицированной оси (форма сохранности типа *Knorria* Sternberg), экз. № 343/176 (x1); "Витца".

Фиг. 4. Декортицированная ось (форма сохранности типа *Bergeria* Presl), экз. № 343/182 (x1,2); "Витца".

Таблица 5
***Wittbergia zalesskii* gen. et sp. nov.**

Фиг. 1. Изотомически ветвящаяся декортицированная концевая ветвь, экз. № 343/129 (x2); "Витца".

***Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov.**

Фиг. 2. Фитолейма оси с мутовчато расположенными листовыми подушками, голотип № 4860/16 (x10); "Грыз-лово".

Фиг. 3. Отпечаток оси, экз. № 4860/192 (x1); "Грызлово".

Фиг. 4. То же (x 5).

Фиг. 5. Ложный листовый рубец под СЭМ; над рубцом видны изометричные клетки межподушечного пространства; голотип № 4860/16 (x140); "Грызлово".

Таблица 6
***Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov.**

Фиг. 1. Фитолейма оси с сохранившейся стеблевой кутикулой, экз. № 4860/221 (x2).

Фиг. 2. Участок поверхности края листовой подушки ниже листового рубца под СЭМ; видны многочисленные устьица в центральной части подушки (справа) и окружающие их по краям подушки клетки с сосочковидными папиллами (слева), голотип № 4860/16 (x140).

Фиг. 3. Ряд клеток с папиллами под СЭМ, то же (x500).

Фиг. 4. Две клетки с частично разрушенными папиллами под СЭМ, то же (x1400).

Фиг. 5. Аномоцитные устьица под СЭМ; видна в целом продольная ориентировка устьичных щелей; то же (x350).

Фиг. 6. Два устьица под СЭМ; видны слегка погруженные бобовидного очертания замыкающие клетки; то же (x700).

Все остатки из местонахождения "Грызлово".

Таблица 7
***Gryzlovia meyenii* gen. et sp. nov.**

Фиг. 1. Фрагмент кутикулы с прорывом на месте листовой подушки, экз. № 4860/55-5 (x30).

Фиг. 2. Верхняя часть того же прорыва в кутикуле; видна кутикулярная трубка, выполнявшая лигульную ямку, которая располагалась над листовой подушкой (x100).

Фиг. 3. Фрагмент кутикулы листовой подушки, несущей клетки с папиллами; дырки в периклинальных стенках клеток образовались на месте разрушенных папилл; голотип № 4860/16 (x200).

Фиг. 4. Дисперсная кутикулярная трубка, выполнявшая лигульную ямку; то же (x200).

Все остатки из местонахождения "Грызлово".

Таблица 1

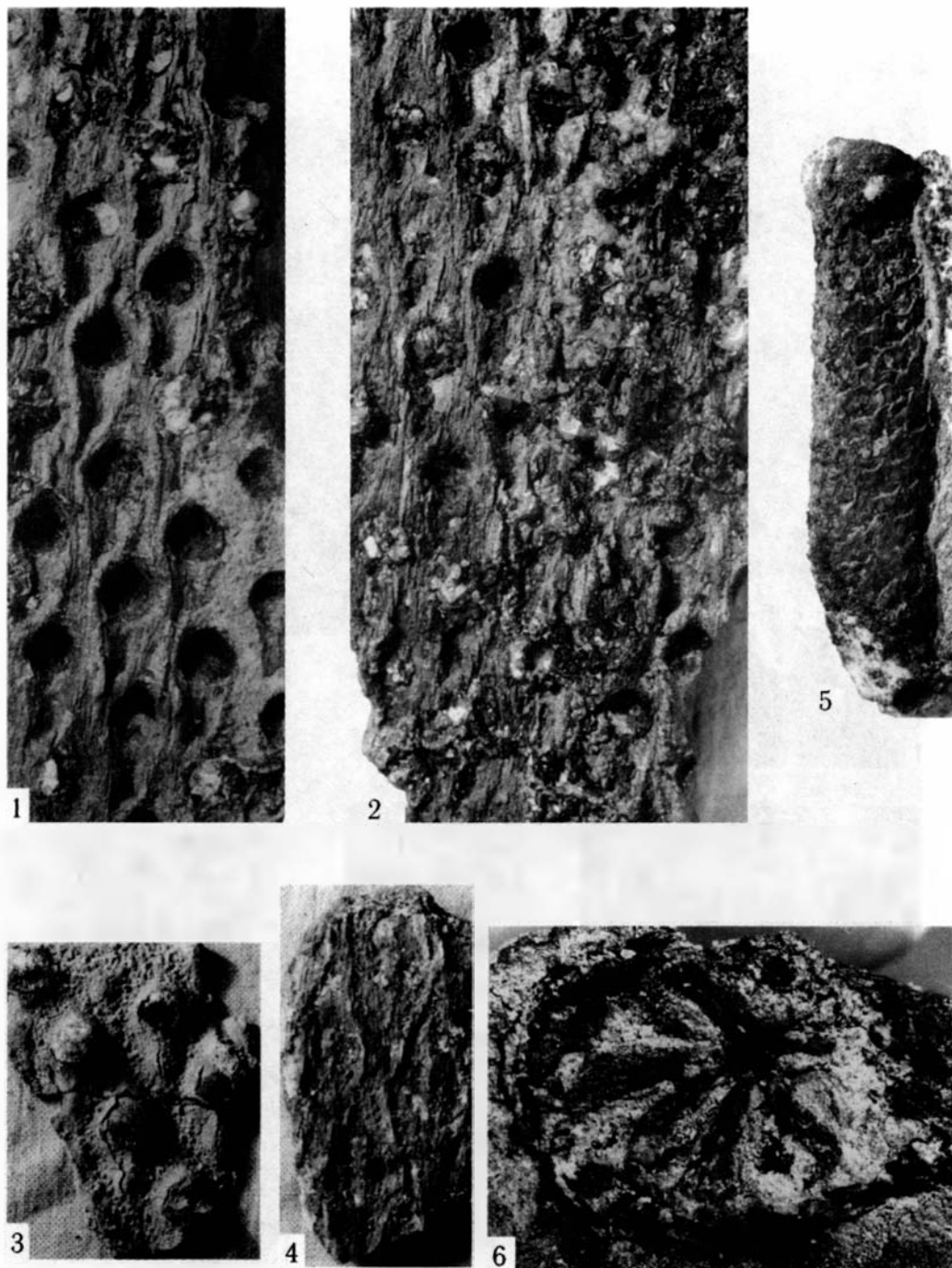


Таблица 2

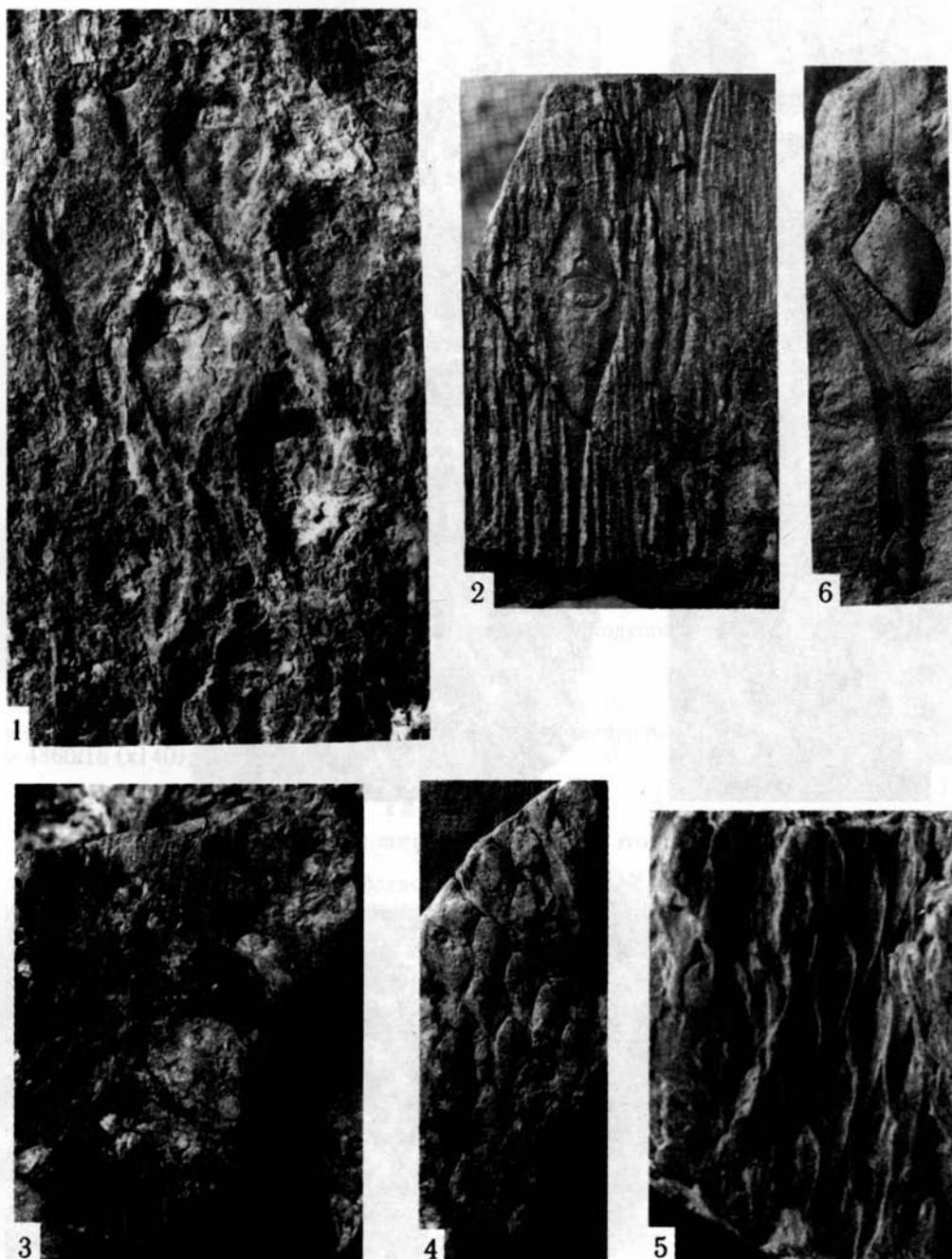


Таблица 3

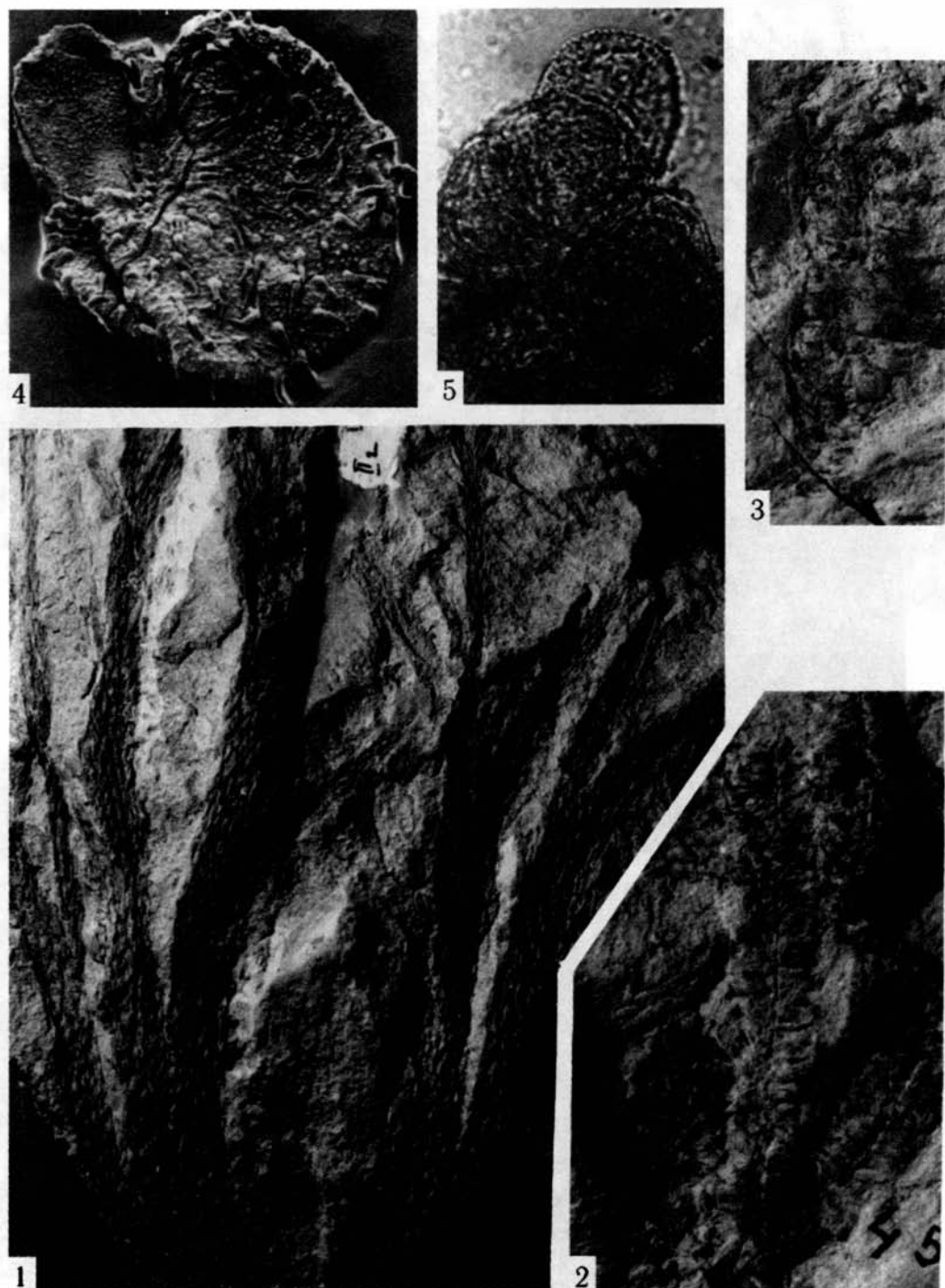


Таблица 4



Таблица 5

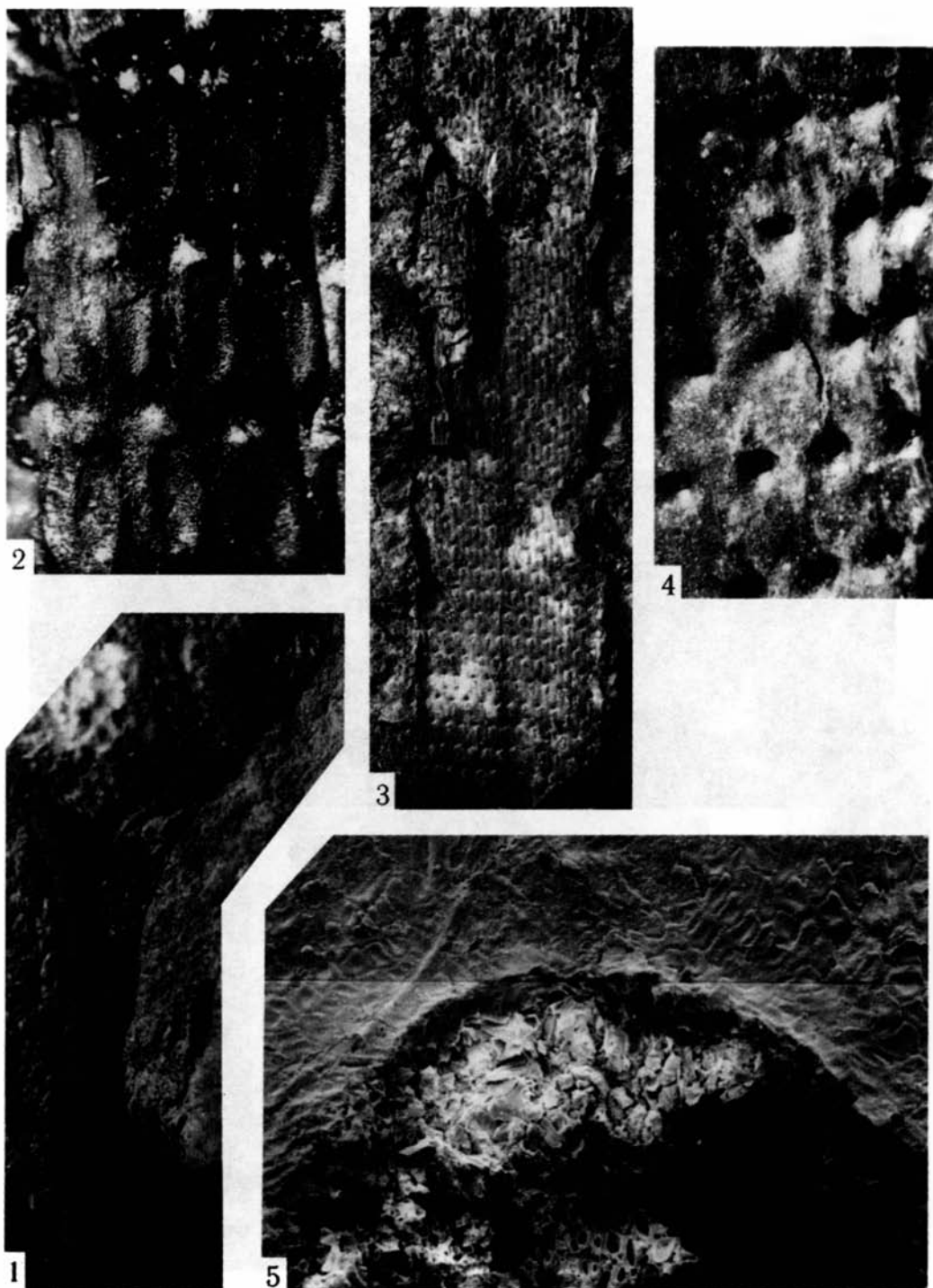


Таблица 6

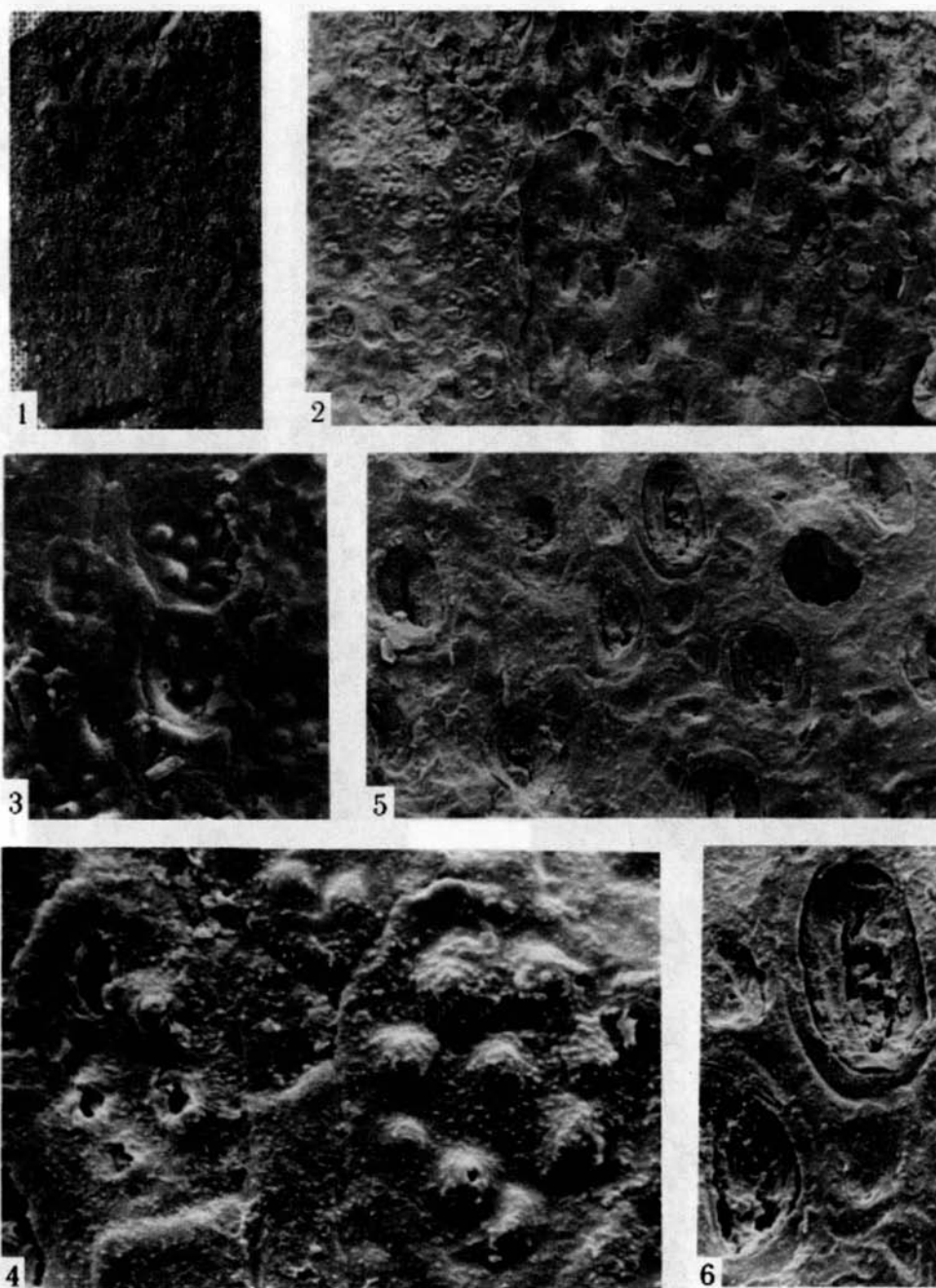


Таблица 7



Ю.В. Мосейчик¹, Д.А. Игнатьев², И.А. Игнатьев¹

¹Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер., д. 7, Геологический институт РАН,
лаборатория палеофлористики

²Россия, 117873, Москва, ул. Миклухо-Маклая, д. 23а, ФГУНПП “Аэрогеология”

О природе растительности “стигмариевых” известняков нижнего карбона Подмосковского бассейна

Даются обзор и анализ гипотез о природе растительности, давшей начало горизонтам инситных ризофоров типа *Stigmaria* Brongniart, которые нередко встречаются в известняках нижнего карбона Подмосковского бассейна (так называемые “стигмариевые” известняки). По всей видимости, материнская растительность этих горизонтов, состоявшая из одного или немногих видов древесных плауновидных типа *Lepidodendron* Sternberg, формировалась путем пионерного заселения прибрежных участков морского дна, обнажавшихся во время регрессивных фаз эвстатических колебаний моря.

Введение

В известняках нижнего карбона Подмосковского бассейна нередко находят горизонты с остатками инситных ризофоров рода *Stigmaria*, принадлежавших древесным плауновидным. Эти известняки получили название “стигмариевых”.

По-видимому, самые ранние упоминания о них можно найти в работах создателя первой стратиграфической схемы русского карбона – Г.П. Гельмерсена [1841]. Проводя геологические изыскания в центральных районах России, он обнаружил в устье р.Комолы, на левом берегу р.Оки известковые пласты “нижнего яруса горного известняка” с “...множеством стволов и отпечатков *Stigmaria ficoides*”. По словам Гельмерсена, “здесь не видно пластов угля, обстоятельство замечательное и доказывающее, что растения сего периода не всегда превращались в угольное вещество” (там же, с. 183).

Позднее другой известный исследователь подмосковского карбона, – Г.Д. Романовский [1854], также отметил присутствие стигмарий “иногда в огромных размерах” в каменноугольных известняках южной части Подмосковского бассейна. Анализируя стратиграфическое распространение стигмарий, Романовский пришел к выводу о том, что

“*Stigmaria ficoides* не может определять отдельного члена в нижнем горном известняке, потому что встречается редко, кроме того, отпечатки ее сопутствуются раковинами то из верхнего отделения известняка, то из нижнего” (там же, с. 306).

Позднее еще один основоположник геологии Подмосковского бассейна – А.О. Струве [Struve, 1886], составляя геологическую карту Европейской России, все же попытался использовать “стигмариевые” известняки для стратиграфических корреляций. Несмотря на указания предыдущих исследователей о том, что стигмарии встречаются во всем “нижнем горном известняке”, он выделил в его нижнем ярусе в качестве нижнего горизонта “стигмариевые слои”. Благодаря авторитету Струве, предложенная им стратиграфическая схема подмосковского карбона долгое время использовалась геологами, порождая неверные заключения о возрасте отложений. Только в 1911 г. К.И. Лисицын вскрыл ошибку Струве и “стигмариевые” известняки утратили прежнее стратиграфическое значение.

“Мангровая” гипотеза М.С. Швецова. В 20-х годах прошедшего столетия “стигмариевые” известняки привлекли внимание основоположника современного стратиграфического деления русского нижнего карбона М.С. Швецова [1922, 1932,

1938], который подробно изучил их на южном крыле Подмосквового бассейна. Швецов установил, что они приурочены к отложениям алексинского и михайловского горизонтов визейского яруса, а также нанес на карту их распространение для каждого из указанных стратонов².

Швецов справедливо полагал, что захоронения стигмарий являются автохтонными, заметив, что в подавляющем большинстве случаев аппендиксы отходят от ответвлений ризофоров под прямым углом, а это возможно только при захоронении в прижизненном положении. Он описал ряд своих наблюдений, при которых аппендиксы огибали или стелились по поверхности остатков коралловых построек и раковин, а иногда и проникали внутрь последних, что также свидетельствовало о росте стигмарий в мягком известковом илу [Швецов, 1922, с. 230].

Швецов впервые установил, что верхняя поверхность "стигмариновых" слоев несет следы осушения и может быть сильно эродирована. Иногда на эту поверхность налегает тонкий углисто-сажистый прослой. Подобные явления, по его мнению, можно видеть "...в современных морях в тропическом климате, например, на известняковых побережьях Флориды, Багамских островов" (Швецов, 1938, с. 77). В визейских отложениях Подмосквового бассейна такие осушения фиксируются неоднократно. По представлениям Швецова (там же, с. 98), "страна была так уплощена, разницы в высотах так ничтожны, глубина моря так незначительна, что ничтожного понижения уровня воды бывало достаточно для осушения обширных пространств. ...Несколько раз неглубокое море сменялось почти континентальными условиями, дававшими возможность развиваться стигмариновой флоре, снова исчезающей с углублением дна".

Опираясь на результаты картирования "стигмариновых" известняков, Швецов пришел к выводу о том, что они распространены широкой полосой среди морских осадков. В прибрежной части моря, непосредственно примыкавшей к древней суше, накапливались терригенно-карбонатные отложения. В открытом море за полосой "стигмариновых" известняков происходило формирование чисто морских, известковых осадков. Швецов предположил, что полоса "стигмариновых" известняков представляла собой покрытые пышной растительностью удаленные от суши отмели, которые препятствовали выносу терригенного материала в открытое море. При этом он допускал, что сами растения могли стоять в морской воде.

Наконец, в 1932 г. М.С. Швецов впервые выдвинул предположение, что растительность, произрастающая на этих удаленных от суши отмелях,

могла быть сходной с современными манграми. По его мнению, обогащенные органическим веществом "черные известняки", иногда располагающиеся в верхних частях стигмариновых горизонтов, можно сравнить с черным илом (см. ниже), в который погружены корни современных мангр.

"Мангровая" гипотеза Швецова получила признание со стороны нескольких авторитетных палеонтологов.

В 1969 г. вышел в свет "Атлас литолого-палеогеографических карт СССР", в котором были помещены подробные (с указанием фациальных типов осадков) карты для алексинского, михайловского и веневского горизонтов нижнего карбона, составленные А.И. Осиповой и Т.Н. Бельской. На них была показана, в том числе, "растительность мангрового типа", протягивавшаяся полосой вдоль края вторгшегося на территорию Подмосквового бассейна морского языка, а также распространенная отдельными мелкими "пятнами" среди известняков, формировавшихся на большем удалении от береговой линии.

Таким образом, предположение М.С. Швецова [1938] о существовании полосы удаленных от морского берега отмелей, покрытых зарослями деревьев, которые дали начало стигмариновым горизонтам в известняках, не получило подтверждения, хотя сама "мангровая" гипотеза была принята на более обширном фактическом основании.

Примерно в это же время идею о существовании мангровых зарослей в визейское время в Подмосквовом бассейне поддержал крупнейший отечественный палеоботаник палеозоя С.В. Мейен, который неоднократно обращался к ней в своих работах, в том числе, научно-популярных [Вахрамеев и др., 1970; Мейен, 1981, 2001]. По его представлениям, в подмосковном карбоне "особенно широко распространены в прибрежных фациях стигмариновые почвы, свидетельствующие о былом существовании здесь мангровых зарослей" [Вахрамеев и др., 1970, с. 67]. При этом "...стигмарии особенно характерны для плауновидных, населявших приливно-отливную зону морских побережий. Эта зона сейчас занята в тропических странах мангровыми зарослями" [Мейен, 1981, с. 38].

Мейен рассматривал ризофоры типа *Stigmara* в качестве фитоиндикатора тропического палеоклимата и одного из важных палеогеоботанических признаков экваториальной Евразийской палеофлористической области позднего палеозоя (рис. 1).

Благодаря авторитету Мейена, растительность стигмариновых известняков визе Подмосквового бассейна стала считаться древнейшим сообществом мангрового типа в истории Земли.

В 1970 г., во время научной командировки в Индию, Мейен специально обследовал с целью сравнения с палеозойскими растительными сообще-

² Сейчас установлено, что первые "стигмариновые" известняки появляются в верхах тульского и встречаются вплоть до веневского горизонта.



Рис. 1. Распространение ризофоров типа *Stigmara* в основных фитохориях визейского века на территории Евразии (местонахождения показаны точками)

Е – Евразийская область, А – Ангарская область, К – Казахстанская провинция (по: [Мейен, 1981], с изменениями)

ществами мангровые заросли в дельте Ганга. Он обратил внимание на следующие их особенности³:

“1. Очень небольшое количество таксонов растений. По всей дельте Ганга в манграх не более 15 видов. Но в большом количестве встречается 6–8 видов. Остальные редко.

2. Несмотря на то, что роды (представленные преимущественно одним видом) относятся к разным семействам, облик целой группы их удивительно сходен. На первый взгляд все они на одно лицо. Это явно – влияние условий, но оно имело результатом крайнее упрощение морфологии листьев.

3. Сами деревья даже нельзя назвать деревьями. Это кустарники меньше человеческого роста – по пояс, по грудь, редко в рост человека. Больших деревьев вовсе нет.

4. Самые низкие места занимает трава *Oryza coarctata*. У нее жесткие листья с пильчатым краем.

5. Корни очень сильно развиты, иногда на половину высоты всего растения. Горизонтальные корни очень длинные. Вниз идут от них корни, вверх – пневматофоры.

6. Встречаются в большом количестве конкрециеподобные выбросы из нор каких-то животных (крабов?). В ископаемом состоянии их бы описали как конкреции.

7. Все растения явно суккулентные (кроме, может быть, пальмы). Есть колючие – *Acanthus*. Как пустынные растения.

8. Пальма *Phoenix maritima* с диморфными листьями.

³ Цитируется по дневниковым записям, хранящимся в научном архиве С.В. Мейена.

9. Углеобразования явно нет, хотя осадок очень обогащен органикой.

...

11. Видел ассоциацию: опавшие листья – живая трава – морские раковины. ...”.

По мнению Мейена (там же), увиденное им в дельте Ганга было бы “интересно сравнить с ситуацией в Подмоскowie⁴, где стигмарины довольно крупные, а стволы – не крупнее. Может быть каменноугольные и мезозойские лепидофиты и другие жители мангров были такой же мелочью?” [ср.: Игнатъев, Мосейчик, 2002].

Гипотеза “перемещения лесной полосы” Р.Ф. Геккера. В 1980 г. основатель отечественной палеоэкологии Р.Ф. Геккер опубликовал результаты своих исследований “стигмариновых” известняков северо-западного крыла Подмоскownого бассейна⁵. Он подробно изучил многочисленные захоронения и пришел к выводу, что остатки стигмарины здесь в большинстве своем автохтонные и приурочены к береговой линии древней суши.

Геккер обратил внимание на то, что в расположении стигмарины нет ярусности (последовательных генераций ризофоров), в слоях с ними полностью отсутствуют пни деревьев (представлены только погруженные в осадок боковые ответвления ризофоров), причем стигмарины и их аппендиксы нередко пронизывают слой известняка почти на всю его толщину. Эти и другие наблюдения позволили ему прийти к выводу, что “...корневые образования деревьев

⁴ Имеется в виду Подмоскownый бассейн.

⁵ М.С. Швецов считал стигмарины в известняках западного крыла Подмоскownого бассейна аллохтонными и не рассматривал в своих исследованиях.

проникали в известково-илистый слой после его отложения на всю мощность” [Геккер, 1980, с. 65].

По представлениям Геккера (там же, с. 60–63), “лесами были окаймлены низкие болотистые морские берега. Лесная полоса перемещалась в зависимости от наступания и отступления моря. В периоды трансгрессий вместе с надвигавшейся в глубь суши береговой линией леса отступали и, наоборот, они наступали на недавнее дно моря при его обмелении и уходе в периоды регрессий. В регрессивные моменты леса завладевали морскими участками в последние моменты отложения на них карбонатных или других осадков или же непосредственно после их отложения. Уходившее море не успевало разрушить корневые образования деревьев. Поэтому они хорошо сохранились на месте их произрастания, и большинство остатков автохтонных стигмарий приурочено к верхней части (более мощных) известняковых пачек. В то же время, в трансгрессивные фазы леса могли появляться на морских осадках только в тех случаях, когда наступание моря временно прекращалось или сопровождалось непродолжительным отступанием. В случае непрерывного наступания моря на сушу леса на морских осадках расти не могли: они могли только отступать вместе с берегом. По этой причине так редки находки стигмарий в основании известковых пачек”.

Авторами [Игнатъев, Мосейчик, 2002; Мосейчик, 2003; Мосейчик и др., 2002] была высказана мысль о том, что растительность “стигмариновых” известняков не может рассматриваться как близкий аналог современных мангр (ср. ниже). Предполагалось, что она представляет собой особый тип галофитной растительности с доминированием древесных плауновидных типа *Lepidodendron*, начавший формироваться в позднеульское время на берегах палеорек в связи с началом морской ингрессии. Окончательно этот тип сложился в алексинское время на береговой полосе морского языка, вторгшегося на территорию Подмосковского бассейна.

Целью настоящей статьи является анализ вопроса о природе растительности “стигмариновых” известняков, в частности, о ее аналогии с современными манграми.

Критерии распознавания древних мангр и “мангровая гипотеза” М.С. Швецова

Современная палеоботаника и историческая география растений показывают, что типы растительных сообществ и их таксоны (синтаксоны), подобно таксонам организмов, по-видимому, явля-

ются неповторимыми – формирующимися лишь однажды, хотя, возможно, и полиотно. Они эволюционируют, причем эта эволюция часто имеет “сетчатый характер” [Миркин, 1985; Миркин и др., 2001; Уиттекер, 1980; и др.]. В то же время, среди растительных сообществ широко развиты параллелизмы, обусловленные взаимозаменяемостью видов и повторением в разных условиях определенных индикаторных групп видов [Миркин, Наумова, 1998]. При этом фитоценозы образуют “гомологические ряды” параллельной изменчивости [Соломеш, 1995].

С этой точки зрения, понятие “мангры” (или мангровы) приложимо лишь к современным мангровым зарослям и их ископаемым остаткам. На это указывал еще в 70-х годах прошедшего столетия Т.М.Гаррис, писавший, что слово мангры “должно пониматься во вполне определенном, ограниченном значении, а в палеоботанике главным образом применяться к ископаемым *Rhizophora*” [Гаррис, 2002, с. 56]⁶.

Наиболее последовательно этот подход был реализован французскими исследователями Ж.-К. Плазия, Ж.-К. Кенигером и Ф. Бальцером, которые попытались проследить историю развития современных мангр [Plaziat, Koeniguer, 1982; Plaziat et al., 1983]. При этом они опирались на совокупность критериев, как палеонтологических (нахождение ископаемых плодов, листьев, древесин и пыльцы современных мангровых родов и семейств растений, остатков характерных для мангр моллюсков и др.), так и палеопедологических (связанных с мангровыми почвами).

Всякое иное употребление понятия “мангры” является аналогией. Последняя, чтобы иметь научное значение и способствовать пониманию природы древней растительности, должна относиться к важным признакам, определяющим структурно-функциональное своеобразие современных мангр. Эти признаки касаются, прежде всего, экологии мангровых растений. Как отмечает П. Ричардс [1961], слово мангры применяется, прежде всего, для обозначения экологической группы видов, обитающих в приливно-отливной полосе. Это вечнозеленые деревья и кустарники из нескольких не являющихся близкородственными семейств, тяготеющие в своем распространении к одинаковым ме-

⁶ Разнообразие современных мангр начало формироваться, по-видимому, с раннего эоцена. По данным Я. Муллера [Muller, 1964], древнейшая пыльца мангровых родов *Nypa* и *Brownlowia* найдена в нижнеэоценовых отложениях о-ва Борнео (ныне – о. Калимантан). Пыльца *Rhizophora* появляется лишь с раннего олигоцена. Р. Лаханпал [Lakhanpal, 1974] описал пыльцу *Rhizophora*, *Sonneratia* и *Nypa* из эоценовых отложений Индии. В среднем эоцене Австралии Д. Черчилл [Churchill, 1973] обнаружил пыльцу *Nypa*, *Avicennia*, растений типа *Rhizophora* и, возможно, *Sonneratia*. Подробнее об историческом развитии современных мангр см.: [Ахметьев, 1990; Plaziat, Koeniguer, 1982; Plaziat et al., 1983].

стообитаниям и имеющие сходный облик (сходные морфофизиологические адаптации – наличие пневматофоров, вивипария и др.). По оценке Ричардса (там же, с. 324), “мангрова является, может быть, наиболее замечательным примером растений с эфармонической конвергенцией, или сходством между неродственными видами, произрастающими в одинаковых условиях среды”.

Современным манграм посвящено большое число обзорно-аналитических работ [Бородин и др., 1982; Вальтер, 1968; Герлах, 1988; Одум, 1975; Растительный мир..., 1982; Ричардс, 1961; Lugo, Snedaker, 1974; Plaziat et al., 1983; Snedaker, 1978; и др.]. Опираясь на них, можно сформулировать совокупность критериев, которым должна удовлетворять древняя растительность, чтобы ее аналогия с нынешними манграми была достаточно полной и содержательной. К числу таких критериев относятся:

1) произрастание в тропическом и субтропическом климате (современные мангры не переносят заморозков)⁷;

2) в стабильных (в историческом и геологическом масштабе времени) условиях растущего намытого, отмелого морского берега, защищенного барями, коралловыми рифами, прибрежными островами и т.п., снижающими ударное воздействие морских волн (на всех открытых морских берегах с сильным прибоем мангры не поселяются [Вальтер, 1968; Каплин и др., 1991];

3) в условиях периодического затопления морем, прежде всего, приливами, влияющими на формирование характерной, более или менее параллельной береговой линии горизонтальной поясоности мангр с доминированием в каждом поясе одного или немногих видов растений (рис. 2);

4) в стрессовых условиях избыточного засоления и сероводородного заражения грунта, связанных с формированием характерных сульфидных почв и торфов;

5) по уровню организации (высшие птеридофиты, голосеменные или покрытосеменные), жизнен-

ной форме и адаптивным приспособлениям (дыхательные корни, суккулентные листья с развитой водоносной тканью, приспособления для солевыделения и соленакопления, вивипария и др.) ископаемые растения должны приближаться к тем, которые образуют современные мангры;

6) низкое видовое разнообразие, связанное с произрастанием в указанных стрессовых условиях.

Растительность “стигмариновых” известняков отвечает лишь некоторым из этих критериев, ни один из которых, при этом, не специфичен для мангр.

Прежде всего, это произрастание на плоском морском берегу в условиях сезонно-влажного тропического климата, на что указывают геологические данные [Игнатьев, Мосейчик, 2002; Нижний карбон..., 1993; Осипова, Бельская, 1965, 1967; Швецов, 1938; и др.], палеогеографические и палинспастические реконструкции [Атлас..., 1969; Городницкий и др., 1978; Rowley et al., 1985; Scotese, 1986; и др.], результаты компьютерного моделирования палеоклиматов [Otto-Bliesner et al., 1984] и палеонтологические данные [Геккер, 1980; Мосейчик, 2001, 2002; Hecker, Osipova, 1970; Falcon-Lang, 1999; Kelly et al., 1990; Lemoigne, 1988; Raymond et al., 1990; Ziegler et al., 1981; и др.].

Невысокое видовое разнообразие растительности “стигмариновых” известняков, подтверждаемое близким морфологическим сходством остатков стигмариновых ризофоров в пределах одного горизонта, характерно не только для современных мангр, но и для других типов тропических приморских сообществ. В качестве примера можно привести редколесья с доминированием *Malaleuca leucadendra*, произрастающие в Юго-Восточной Азии на территориях, хотя и вышедших из-под непосредственного воздействия приливной полосы, но, в то же время, испытывающих сильное влияние связанных с морем засоленных грунтовых вод [Чертов, 1985].

В отличие от современных мангр, растительность “стигмариновых” известняков формировалась в нестабильных (в геологическом масштабе времени) условиях пульсирующей морской трансгрессии [Нижний карбон..., 1993; Швецов, 1938]. В силу мелководности эпиконтинентального морского бас-

⁷ Некоторые современные мангры выходят за пределы субтропиков, произрастая на островах с мягким океаническим климатом. На севере мангры доходят до 32° с.ш. (Бермудские о-ва), а на юге – даже до 44° ю.ш. (о-в Чатам). В то же время, эти внетропические сообщества неспособны переносить холодных зим, засоления и длительного затопления [Вальтер, 1968]. В одинаковых климатических условиях разнообразие мангр определяется механическим составом почвы, приливным режимом и соленостью вод. Например, в Малайзии различные сочетания этих факторов обуславливают существование до девяти типов мангровых лесов [Чертов, 1985].



Рис. 2. Горизонтальная зональность растительности в прибрежных

сейна, заметных приливов и отливов, а также ударного воздействия волн на береговую растительность, вероятно, не было. Как отмечал еще М.С. Швецов [1938], рельеф морского дна был лишен значительных превышений, и потому даже незначительные эвстатические колебания могли приводить к временному осушению достаточно обширных участков по побережью материка и островной суши, на которых и поселялась растительность "стигмариновых" известняков.

Характерной чертой мангровых биоценозов являются гидроморфные иловатые, засоленные глеевые суглинистые почвы (Thionic Fluvisols, по классификации ФАО) [Глазовская, 1973; Лобова, Хабаров, 1983; Фридланд, 1964; Чертов, 1985; и др.]. В.М. Фридланд [1964, с. 181] определяет их как "переходное образование от морского дна к почве". Описанный им почвенный профиль под зарослями *Rhizophora* на побережье Северного Вьетнама демонстрирует "типичную картину прибрежных устьевых отложений с резкой сменой механического состава, с прослоями береговой ракушки. Избыточное увлажнение и органическое вещество вместе обуславливают развитие процессов оглеения" (там же, с. 182). Результатом ежедневного затопления морскими водами является сульфатно-хлоридно-натриевое засоление почвы, причем сульфатный ион удерживается ею более прочно, чем ион хлора.

Как субстрат для поселения растений мангровые почвы нередко являются зыбкими. Уже поблизости от поверхности почвы кислород отсутствует и скапливается ядовитый сероводород. В этих условиях длинные стержневые корни оказываются непригодными и мангровые растения развивают обнажающиеся при отливах неглубоко погруженные ходульные корни (*Rhizophora*) или плоские поверхностные (*Bruguiera*, *Sonneratia* и др.) корневые системы, исполняющие, в том числе, и дыхательную функцию (рис. 3). В местах периодического отложения намывного ила рост корней идет параллельно с его накоплением [Герлах, 1988].

В анаэробных или редуцентных условиях образуются мангровый торф или органическая "грязь" (так называемые "воночие черные илы", англ. "mucks"), содержащие менее 10 % кластических

примесей. Основными источниками органического вещества являются листовая опад⁸, древесина стволов и крупных ветвей, а также отмирание корневых систем под поверхностью субстрата. В аэробном верхнем слое почвы эта мортмасса быстро разлагается за счет окисления и деятельности микроорганизмов, реминерализуется и поступает во внутренний биологический круговорот веществ. Напротив, в более глубоких, анаэробных почвенных слоях активного разложения не происходит. Отмершие корни не отделяются от стволов, а разрушению подвергаются только их менее стойкие поверхностные ткани. Реминерализация отмершей органики и включение ее продуктов в биологический круговорот также имеют место, но в гораздо меньшем объеме. Главное отличие мангровых торфов от "грязи" состоит, прежде всего, в степени разложенности корневых остатков. В "черных воночих илах" это разложение идет значительно дальше, до полной бесструктурности корневых остатков [Snedaker, 1978].

Как отмечает В.М. Фридланд [1964, с. 181], большую роль в формировании мангровых почв играют крабы и креветки, "в огромных количествах живущие в полосе мангров. ... Крабы роют норки, вынося на поверхность почву с глубины 10–30 см и обогащая органическим веществом более глубокие горизонты. В отдельных массивах мангровых солончаков насчитывалось до 100–120 норок крабов на один квадратный метр". Вообще, мангры являются местообитанием многочисленных животных, в том числе, рыб (подробнее см.: [Герлах, 1988]).

Подобные почвы, торфа и грязевые образования в известняках с горизонтами *Stigmara* не отмечены. Описанные М.С. Швецовым [1922, с. 229] обогащенные органикой "черные известняки" с корнями растений встречаются редко и едва ли могут быть отождествлены с мангровыми "черными илами". Мы не можем подтвердить наблюдение Швецова о том, что обычно в стигмариновых слоях "корешки стигмарий (там, где они имеются) бывают погружены в плотный чисто-черный известняк тончайшей структуры с раковистым изломом" (там же). В большинстве случаев стигмариновые горизонты находятся в белых известняках, нередко разрушенных по поверхности и со следами развития карстовых процессов



манграх Восточной Африки (по: [Герлах, 1988], с изменениями)

⁸ Под листовым опадом понимается органическое вещество опадающих частей деревьев и кустарников (листья, цветки, плоды, семена, чешуи, мелкие веточки и др.), за исключением древесины отмерших стволов и крупных ветвей [Родин, Базилевич, 1965].

(сильного разрушения и карстования может и не наблюдаться). Более того, изображенные Швецовым (там же, рис. 2; воспроизведено на рис. 4 в настоящей работе) корневые остатки в “черных известняках”, представляют собой моноподиально ветвящиеся стержневые образования, уходящие вертикально вниз, что не характерно для корней мангровых растений⁹. То же следует отметить и для описанных Р.Ф. Геккером [1980] горизонтов с вертикально или косо ориентированными инситными *Stigmara* (рис. 5). Предположение Геккера (там же, с. 63) о том, что “возможно ... вертикальные и косые стигмарии слоя “а₄”¹⁰ образовывали над его поверхностью колена¹¹ и дальше тянулись в горизонтальном направлении”, не подтверждено фактическим материалом: остатки стигмарий с характерными колечатыми изгибами не известны.

Сингенетичные ризофорам остатки морской и наземной фауны в стигмариевых горизонтах также не наблюдаются.

Судя по имеющимся данным, относящимся, правда, к весьма фрагментарным участкам стигмариевых горизонтов, взаимное расположение ризофоров не указывает на существование какой-либо горизонтальной поясности в размещении растений. В плане ризофоры располагаются беспорядочно, местами налегая друг на друга и образуя местами достаточно густую сеть, промежутки которой пронизаны аппендиксами. Сами ризофоры прямые или изогнутые. Длина отдельных их фрагментов может достигать 3 м и более (рис. 6).

Стигмарии и их аппендиксы, содержащие аэренхиму с воздухоносными полостями, по-видимому,

⁹ Изучение описанных М.С. Швецовым сохранившихся выходов “черных известняков” в окрестностях г. Алексина (Московская область) показало, что образования, принятые им за корневые остатки, очевидно, не имеют отношения к стигмариям. Скорее всего, они представляют собой следы жизнедеятельности неизвестных роющих животных. В то же время, поверхность белого известняка, подстилающего “черный”, изъедена карстовыми рытвинами и мелкими полостями (так называемый кавернозный известняк), заполненными обогащенной органикой темной известковой массой, давшей начало “черному известняку”. По всей видимости, наличие “черных известняков” указывают на то, что стигмариевая отмель существовала достаточно продолжительное время. В случаях заполнения этими известняками каверн в подстилающих морских осадках их можно интерпретировать как вполне “континентальные” отложения, синхронные самому стигмариевому горизонту. Вероятно, это перемещенный карбонатный материал, поскольку другого в тех условиях не было. Раковистый излом у описанных М.С. Швецовым [1922] “черных известняков”, по-видимому, обусловлен вторичными процессами.

¹⁰ Речь идет стигмариевом горизонте в известняке “а₄”, обнажающемся в разрезах по р. Мста и ее притоку – р. Каменка.

¹¹ Наличие таких “колен” могло бы рассматриваться как конвергентное сходство с “коленчатыми” корнями некоторых современных мангровых растений.

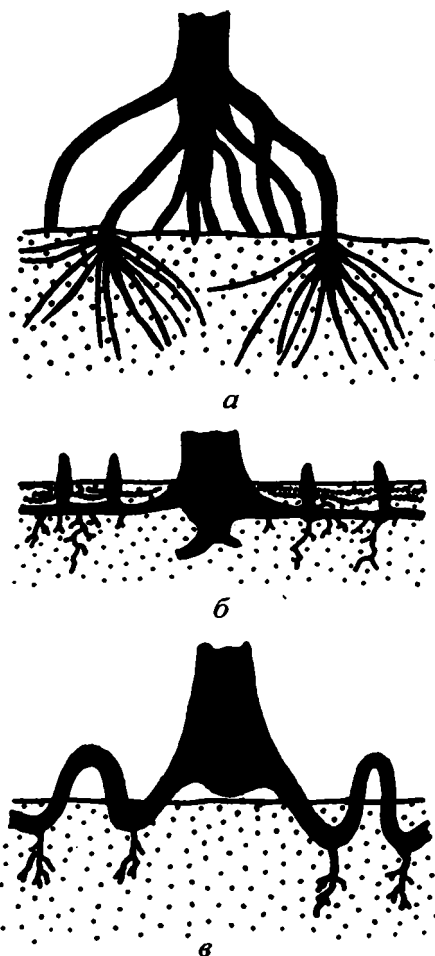


Рис. 3. Характерные типы корневых систем некоторых мангровых деревьев

а – ходульные корни *Rhizophora*; б – наземные дыхательные корни *Sonneratia*; в – коленчатые корни *Bruguiera*, также выполняющие дыхательную функцию (по: [Герлах, 1988], с изменениями)

выполняли дыхательные функции, однако подобные адаптации широко распространены не только у мангровых, но и у других растений, произрастающих в условиях дефицита кислорода в почве, в том числе, – у растений пресноводных болот [Уильямс, Барбер, 1964; Duddington, 1974]. При этом в карбонатных почвах кислородная недостаточность может вызываться не условиями затопления, а иными сезонными химическими процессами [Олсен, 1964].

Современные мангры характеризуются сложной сукцессионной динамикой, при которой развитие растительности в одном поясе подготавливает условия для ее роста в другом. Сукцессионный ряд заканчивается формированием климаксовой ассоциации тропического леса, свойственной внутренней части страны и не переносящей затопления солеными водами [Бородин и др., 1982; Ричардс, 1961]. В отличие от этого, растительность “стигмариевых” известняков, по-видимому, представляла собой единственную генерацию деревь-

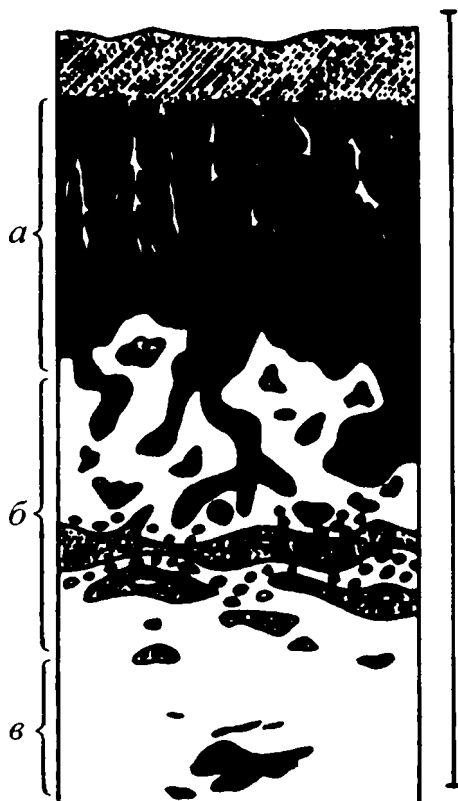
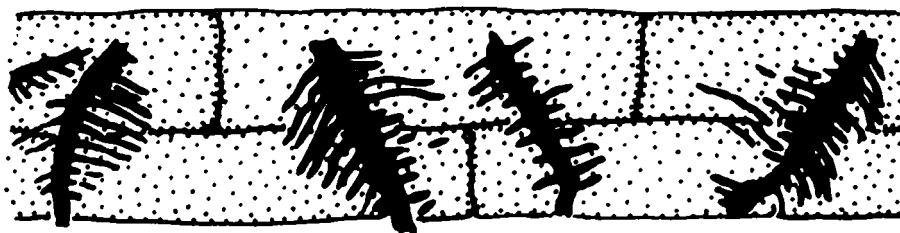
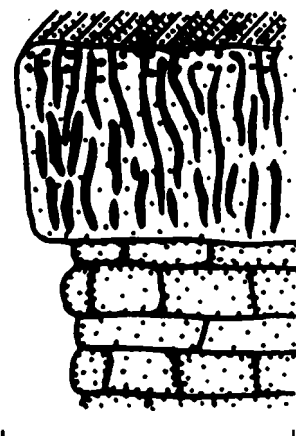


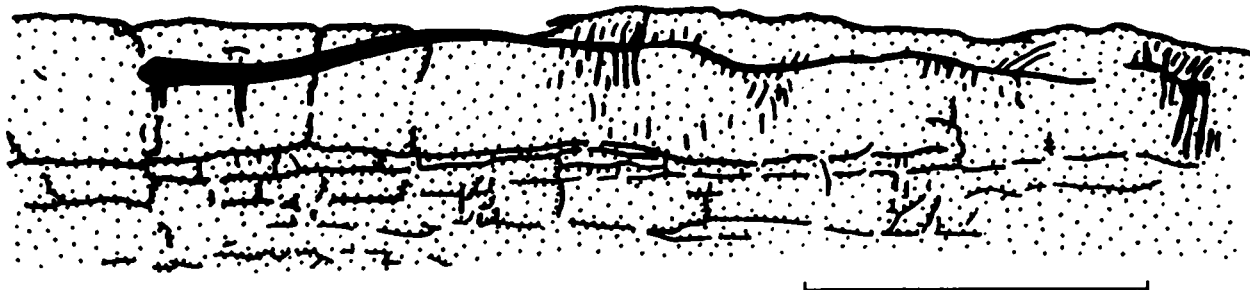
Рис. 4. Корневые остатки в "черных известняках" южного крыла Подмосковского бассейна
а – плотный черный известняк с раковистым изломом и предположительно корнями растений; б – кавернозный белый зернистый известняк с линзами струйчатого строения черного плотного известняка и многочисленной морской фауной; в – белый зернистый известняк; длина линейки – 2 м (по: [Швецов, 1922], с изменениями)



а



б



в

Рис. 5. Типы инситуных стигмариевых горизонтов, выделенные Р.Ф. Геккером в визейских известняках северо-западного крыла Подмосковского бассейна

а – с вертикально и косо ориентированными ризофорами; б – с одними аппендиксами стигмарий; в – с горизонтально стелющимися ризофорами; длина линейки – 1 м (по: [Геккер, 1980], с изменениями)

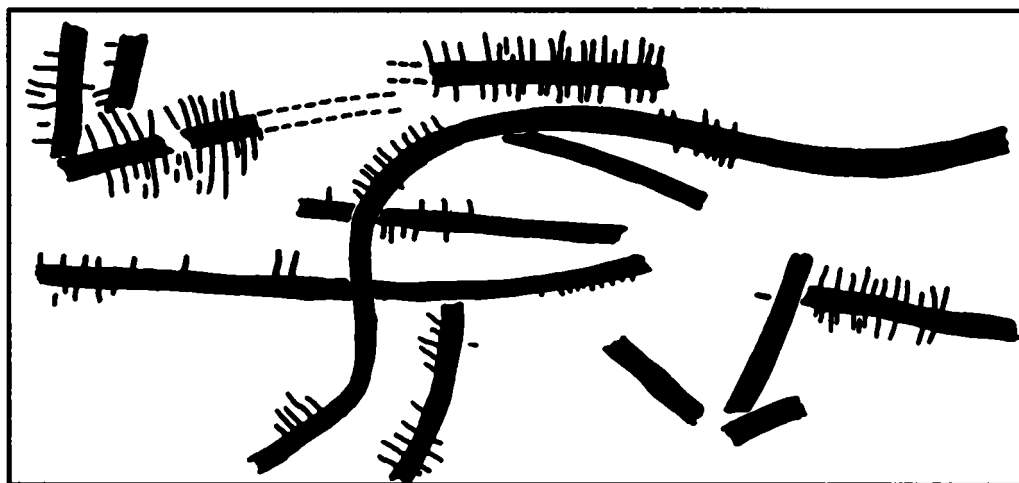


Рис. 6. Участок горизонта инситных *Stigmara* с горизонтально ориентированными ризофорами (вид в плане) из визейских отложений северо-западного крыла Подмосковского бассейна; длина линейки – 1 м (по: [Геккер, 1980], с изменениями)

ев, которая не подвергалась дальнейшим сукцессионным изменениям [Геккер, 1980]. Сукцессия (если таковая могла иметь место) обычно прерывалась новым эвстатическим затоплением морскими водами.

Наконец, в биогеографическом аспекте современные мангры (мангровый тип растительности, “мангровая формация” А.Ф.В. Шимпера) представляют собой широко распространенный на значительных площадях интразональный биом [Воронов и др., 2002], тогда как растительность “стигмариевых” известняков, по-видимому, не выходит за пределы Подмосковского бассейна и обязана своим формированием особенностям развития региональных палеогеографических условий и растительного покрова.

Гипотеза пионерного заселения

Гипотеза “перемещения лесной полосы” также едва ли адекватно объясняет происходившие процессы растительной динамики. Прежде всего, нет никаких свидетельств существования такой береговой полосы леса. В частности, в нижнекаменноугольных отложениях Подмосковского бассейна отсутствуют характерные региональные типы лесных палеопочв, вроде стигмариевых “кучерявчиков” из карбона Донбасса [Феофилова, 1975]. Если бы такая полоса существовала, она должна была бы обладать достаточно высокой биологической продуктивностью, что отразилось бы на количестве и флористическом богатстве захоронений в прибрежных обстановках осадконакопления, которые, в действительности, являются относительно редкими и слабо насыщенными растительны-

ми остатками. Кроме того, процесс наступления и отступления лесной полосы, очевидно, оставил бы следы в виде более сложно устроенных, в том числе, “расщепляющихся”, горизонтов тех же стигмарий, включающих несколько генераций деревьев, а также корневые остатки других растений. Существование лесной полосы привело бы к образованию под ней более развитых известковых палеопочв, чем это наблюдается в подмосковных разрезах (см. ниже).

Поскольку большинство стигмариевых горизонтов, по всей видимости, представляют собой одну локальную генерацию деревьев, которая вырастала на кратковременно осушавшихся во время регрессивных фаз эвстатических колебаний береговых отмелей, то можно предположить, что речь идет о пионерном заселении территорий.

По всей вероятности, вслед за осушением на обнажившихся участках дна начиналась эрозионная активность и снос обогащенных органикой осадков с близлежащей более возвышенной суши, что, вместе с эоловыми процессами, способствовало распространению диаспор древесных плауновидных. Последние, судя по размерам спорофиллов и мегаспор, были очень мелкими¹². Главным условием их прорастания являлись подпитываемые атмосферными осадками пресноводные лужи, а также пресные грунтовые воды, содержащиеся в самых верхних слоях известкового грунта. Источником диаспор, по-видимому, служила произраставшая на кластических субстратах рипарийная растительность с доминированием древесных плауновидных типа *Lepidodendron*, начавшая формироваться в конце тульского времени [Игнатъев, Мосейчик, 2002].

¹² См. статью Ю.В. Мосейчик “Плауновидные раннего карбона Подмосковского бассейна” в настоящем издании.

Судя по редким находкам снесенных стволов в известняках, формировавшихся в более глубоких частях морского бассейна, растительность “стигмариновых” известняков была представлена зарослями одного или немногих видов *Lepidodendron*. По-видимому, она представляла собой генетические (т.е. связанные отношениями панмиксии – обмена генами) локальные¹³ ценопопуляции, размер которых определялся размером контура соответствующего однородного биотопа и мог измеряться сотнями квадратных метров. В масштабах геологического времени такие ценопопуляции, сформировавшиеся во время регрессивной фазы одного и того же эвстатического колебания, могут рассматриваться как одновозрастные.

Плотность популяций растительности “стигмариновых” известняков, судя по количеству и расстоянию между соседними ризофорами, была невысокой, что, по всей видимости, было обусловлено относительно неблагоприятными условиями (сопротивлением) среды.

С точки зрения возрастного состава, рассматриваемые популяции изначально принадлежали к *инвазионному* типу (были составлены одними молодыми растениями), а затем, с течением времени, переходили к *регрессивной* фазе, представленной примерно одновозрастными сенильными (старыми) особями.

Вслед за Т. Филлипсом и У. Димайклом [DiMichele, Phillips, 1985; Phillips, DiMichele, 1992], можно предположить, что в онтогенезе древесных плауновидных растительности “стигмариновых” известняков особую роль играла “стигмариновая” стадия, во время которой преимущественно развивался ризофор, частично исполнявший функции, связанные с фотосинтезом, а надземная часть растения была представлена коротким облиственным неразветвленным выростом (рис. 7). И лишь на дефинитивных стадиях быстро развивался ствол с кроной, несшей органы размножения¹⁴.

В качестве аналогов растительности “стигмариновых” известняков можно рассматривать некоторые палеозойские фитоценозы с доминированием древесных плауновидных, формировавшиеся на различных нарушаемых кластических биотопах. Одно из таких сообществ из раннего стейфа северо-востока Испании было недавно реконструировано Р. Вагнером и его сотрудниками [Wagner et al., 2002]. Оно возникло в результате заселения древесными плауновидными *Sigillaria* Brongniart и редкими голосеменными растениями (предположительно кордаитами) берегового песчаного бара, подвергавшегося затоплению морскими водами и размывам вследствие формирования новых русел активно растущей дельты впадавшей поблизости палеореки. После колони-

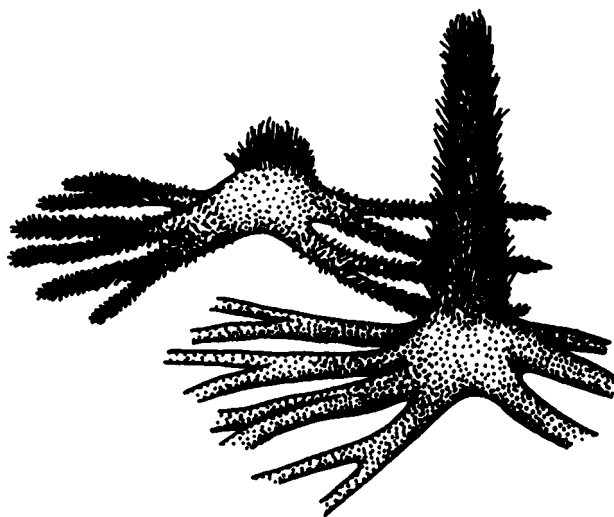


Рис. 7. “Стигмариновая” стадия онтогенеза древесных плауновидных карбона: сильно развитый ризофор с коротким выростом на месте будущего ствола (по: [DiMichele, Phillips, 1985], с изменениями)

зации сигилляриями “первой волны”, которые не образовывали сомкнутого полога и располагались более или менее равномерно на расстоянии 2,5–3 м друг от друга, выросло второе и, как оказалось, последнее поколение этих деревьев, поскольку лес погиб в результате катастрофического затопления морскими водами и более не возобновлялся.

Растительность “стигмариновых” известняков, по-видимому, произрастала на разном расстоянии от береговой линии, и, по крайней мере частично, – в зоне влияния связанных с морем засоленных грунтовых вод. Именно с последним экологическим фактором, возможно, связано образование двух выделенных Р.Ф. Геккером [1980] типов стигмариновых горизонтов – с горизонтальной или, напротив, вертикальной и косой ориентировкой ризофоров в известняке. Горизонтальные *Stigmara* могли образовываться на более близких к морю участках, в условиях высокого уровня стояния засоленных грунтовых вод, непригодных для поглощения растениями. Зеркало этих вод как бы “подпирало” стигмариновый горизонт. Вертикальные и косо ориентированные ризофоры развивались на более удаленных от моря биотопах в отсутствие прямого влияния засоленных грунтовых вод¹⁵.

Характерной особенностью связанных со стигмариновыми горизонтами известковых палеопочв является слабое развитие или отсутствие гумусо-

¹³ Произрастающие в пределах однородного биотопа.

¹⁴ Подробнее см. статью Ю.В. Мосейчик “Плауновидные раннего карбона Подмосковского бассейна” в настоящем издании.

¹⁵ Третий выделяемый Р.Ф. Геккером [1980] тип – только аппендиксы, пронизывающие известняковые слои, по-видимому, является разновидностью первого типа (горизонтальные стигмарины), образовывавшимся в тех случаях, когда поверхность стигмариновых горизонтов подвергалась поверхностному размыву, уничтожавшему остатки несущих ризофоров.

вого горизонта (А) и, в частности, поверхностного скопления растительных остатков ("лесной подстилки", A_0). Последнее обстоятельство может быть связано как с невысокой биологической продуктивностью растительности "стигмариновых" известняков, так и с высокими скоростями реминерализации мертвой органики (см. ниже).

С точки зрения классификации почв, палеопочвы большинства стигмариновых горизонтов приближаются к категории так называемых "рендзин" (rendzine, rendzina). Ж. Лозье и К. Матье [1998] определяют рендину как интразональную кальциеморфную почву с профилем типа АС, формирующуюся на карбонатном субстрате и включающую обогащенный карбонатами и органикой, характеризующийся высокой биологической активностью горизонт A_1 , который имеет темный цвет и комковатую структуру. Природная растительность рендин обычно представлена кустарниками. Рендины не имеют признаков гидроморфизма в верхних 50 см профиля, а также повышенного содержания солей. Помимо слабого развития гумусового горизонта, палеопочвы "стигмариновых" известняков отличаются от типичных рендин наличием некоторых признаков, характерных для других почвенных типов. В частности, могут наблюдаться трещины усыхания с поверхности, а также следы чередования гидроморфных и более сухих условий, связанного с климатической сезонностью.

Само развитие древесных плауновидных на таких бедных органикой известковых грунтах, по-видимому, было связано с очень быстрым круговоротом биогенных солей. Отмершая масса надземных частей растений и принесенная с более высоких участков суши органика быстро разлагались и минерализовывались. Уплощенные корневые системы ризофоров типа *Stigmara* с многочисленными ризоидами образовывали близ поверхности почвы фильтр, поглощавший питательные вещества. Быстрому разложению органики, по-видимому, способствовал теплый и влажный климат с непродолжительным сухим сезоном¹⁶. Подобная высокая интенсивность биологического круговорота вообще характерна для тропической зоны, по сравнению с умеренными широтами [Родин, Базилиев, 1965].

Труднее, на первый взгляд, объяснить еще одну характерную особенность стигмариновых горизонтов – отсутствие самих пней деревьев, обычно представленных боковыми ответвлениями ризофоров с отходящими от них аппендиксами. Вероятнее всего, это связано как с быстротой разложения этих надземных частей ствола, так и с особенностями сукцессии растительности "стигмариновых" известняков. С точки зрения классификации сукцессий [Миркин и др., 2001], сукцессии лепидодендроновых зарослей "стигмариновых" известняков, очевид-

но, являлись *первичными* по происхождению (начинались на прежде ненаселенных растительностью субстратах) и *быстрыми* (протекающими в течение десятилетий) по масштабу времени. По степени постоянства процесса они, скорее всего, относились к категории *прерывающихся*.

Последнее обстоятельство могло быть связано не только с внешними нарушениями биотопов, но и с биологическими особенностями самих растений. Подобно лепидодендроновым деревьям верхнего карбона (пенсильвания) США [DiMichele, Phillips, 1985; Phillips, DiMichele, 1992], древесные плауновидные растительности "стигмариновых" известняков, вероятно, являлись монокарпиками с детерминированным ростом, т.е. размножались половым путем лишь раз в жизни, после чего дерево прекращало расти и постепенно отмирало.

Заростки современных плаунов реализуют жизненную стратегию эксплерентов¹⁷ только на ранних стадиях, а затем переходят к стратегии пациентов¹⁸. При этом, как отмечают Б.М. Миркин с соавторами [2001, с. 63], "плата за пациентную стадию очень велика: если для развития заростков хвощей достаточно нескольких месяцев, папоротников – двух-четырех лет, то время жизни заростка плауна может достигать двух десятилетий". Если заростки древесных плауновидных "стигмариновой" растительности развивались столь же длительное время, как и заростки современных плаунов, то этот срок мог оказаться слишком большим для самовозобновления популяций этих растений в неблагоприятных и даже стрессовых условиях местообитаний на частично засоленных карбонатных грунтах морского побережья. Трансгрессивная фаза эвстатического колебания, эрозия и смыл, консолидация известкового субстрата по-видимому, легко прерывали естественный процесс самовозобновления. При этом отмершие надземные части пионерной генерации деревьев полностью гнивали.

По всей видимости, растительность "стигмариновых" известняков представляла собой своеобразный вымерший тип галофитной древесной растительности, представленной локальными зарослями одного или немногих видов многолетних монокарпиков с детерминированным ростом, формировавшихся путем пионерного заселения мягких известковых илов береговых отмелей, которые обнажались во время эвстатических колебаний моря.

Благодарности

Авторы признательны коллегам-палеоботаникам А.В. Гоманькову и М.В. Дуранте (оба – Геологический институт РАН, Москва) за ценные заме-

¹⁷ Т.е. не обладая высокой конкурентной мощностью, способны при этом быстро захватывать свободные территории.

¹⁸ Т.е. стратегия приспособления к неблагоприятным внешним условиям.

¹⁶ На последнее указывают кольца прироста в стволах и вайях проголосеменных растений, описываемые в готовящейся к печати статье Ю.В. Мосейчик.

чания при подготовке статьи. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 03-05-64331).

Литература

- Атлас литолого-палеогеографических карт СССР. Т. 21. Л.: Госгеолтехиздат, 1969.
- Ахметьев М.А. Географическая дифференциация позднемиоценовых и кайнозойских флор Земного шара на фоне геологических событий. М.: ВИНТИ, 1990. 98 с. (Итоги науки и техники. Сер. Стратиграфия и палеонтология; Т. 14).
- Бородин А.М., Калущий К.К., Правдин Л.Ф. Тропические леса. М.: Лесная промышленность, 1982. 296 с.
- Вальтер Г. Растительность Земного шара. I: Тропические и субтропические зоны. М.: Прогресс, 1968. 551 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. (Труды ГИН АН СССР, вып. 208).
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Кривоулицкий Д.А., Мяло Е.Г. Биогеография с основами экологии. 4-е изд. М.: Изд-во МГУ – Изд-во "Высшая школа", 2002. 392 с.
- Гаррис Т.М. Из переписки с В.А.Вахрамеевым // 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. 52–58.
- Геккер Р.Ф. Следы беспозвоночных и стигмарины в морских отложениях нижнего карбона Московской синеклизы. М.: Наука, 1980. 89 с. (Труды ПИН АН СССР, Т. 178).
- Гельмерсен Г.П. Отчет о действиях геогностических разысканий, произведенных в 1841 году в губерниях Тверской, Московской, Тульской, Орловской и Калужской // Горн. журн. 1841. Ч. 4, кн. 12. С. 170–186.
- Герлах С.А. Мангры // Экологические очерки о природе и человеке. Под ред. Б. Гржимека. М.: Прогресс, 1988. С. 308–316.
- Глазовская М.А. Почвы мира. Т. 2: География почв. М.: Изд-во МГУ, 1973. 427 с.
- Городницкий А.М., Зоненшайн Л.П., Мирлин Е.Г. Реконструкции положения материков в фанерозое (по палеомагнитным и геологическим данным). М.: Наука, 1978. 122 с.
- Игнатъев Д.А., Мосейчик Ю.В. Особенности развития визейской флоры Подмосковного бассейна на фоне основных геологических событий // 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. 136–140.
- Каплин П.А., Леонтьев О.К., Лукьянова С.А., Никифоров Л.Г. Берега. М.: Мысль, 1991. 479 с.
- Лисицын К.И. О последовательности слоев в нижнекаменноугольных отложениях Подмосковного бассейна и параллелизации английского и русского карбона // Ежегодн. по геол. и минералог. России. 1911. Т. 13, вып. 1/2. С. 17–21.
- Лобова Е.В., Хабаров А.В. Почвы. М.: Мысль, 1983. 303 с.
- Лозье Ж., Матье К. Толковый словарь по почвоведению. М.: Мир, 1998. 398 с.
- Мейен С.В. Следы трав индийских. М.: Мысль, 1981. 160 с.
- Мейен С.В. Листья на камне. М.: ГЕОС, 2001. 492 с.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 264 с.
- Мосейчик Ю.В. Ранневизейская флора Подмосковного бассейна // Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Москва, 25–26 декабря 2000 г. Под ред. М.А. Ахметьева, А.В. Гоманькова, М.П. Долуденко, И.А. Игнатъева. М.: ГЕОС, 2001. С. 150–157.
- Мосейчик Ю.В. Условия углеобразования и антракофильные растения первой половины визе Подмосковного бассейна // 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. 133–136.
- Мосейчик Ю.В. М.С. Швецов и палеоботаника карбона Подмосковного бассейна // Палеострат-2003. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП. Москва, 27 и 28 января 2003 г. Программа и тезисы докладов. Под ред. А.С. Алексеева. М., 2003. С. 18–19.
- Мосейчик Ю.В., Игнатъев Д.А., Игнатъев И.А. Палеоэкология растительных сообществ визе Подмосковного бассейна и ее значение для стратиграфии // Палеострат-2002. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП. Москва, 28 и 29 января 2002 г. Программа и тезисы докладов. Под ред. А.С. Алексеева. М., 2002. С. 17–18.
- Нижний карбон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы / М.Х. Махлина, М.В. Вдовенко, А.С. Алексеев, Т.В. Бышева, Л.М. Донакова, В.Е. Жулитова, Л.И. Кононова, Н.И. Умнова, Е.М. Шик. М.: Наука, 1993. 222 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 742 с.
- Олсен К. Конкуренция между деревьями и травами за питательные вещества в известковой почве // Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964. С. 184–196.
- Осипова А.И., Бельская Т.Н. О фациях и палеогеографии серпуховского времени в Подмосковном бассейне // Литология. полезные ископаемые. 1965. № 5. С. 4–17.
- Осипова А.И., Бельская Т.Н. Опыт литолого-палеоэкологического изучения визе-намюрских отложений Московской синеклизы // Литол. полезн. иск. 1967. № 5. С. 118–142.
- Растительный мир Земли. В 2 т. Т. 1. М.: Мир, 1982. 136 с.
- Ричардс П. Тропический дождевой лес. М.: Изд-во Иностран. лит., 1961. 448 с.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности. М.: Наука, 1965. 253 с.
- Романовский Г.Д. Исследование нижнего яруса южной части Подмосковного каменноугольного образования // Горн. журн. 1854. Ч. 3, кн. 9. С. 305–351.
- Соломещ А.И. Гомологические ряды растительных сообществ: природа и значение для классификации // Журн. общ. биологии. 1995. Т. 56, № 4. С. 425–437.
- Уильямс В., Барбер Д. Функциональное значение аэренхимы у растений // Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964. С. 169–183.

- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Феофилова А.П. Ископаемые почвы карбона и перми Донбасса. М.: Наука, 1975. 104 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 170).
- Фридланд В.М. Почвы и коры выветривания влажных тропиков (на примере Северного Вьетнама). М.: Наука, 1964. 312 с.
- Чертов О.Г. Экотопы дождевого тропического леса. Л.: Наука, 1985. 46 с.
- Швецов М.С. К вопросу о стратиграфии нижнекаменноугольных отложений // Вестн. Моск. горн. акад. 1922. Т.1, № 2. С. 223–242.
- Швецов М.С. Общая геологическая карта европейской части СССР. Л.5 8. Северо-западная часть листа. М.; Л.: ГОНТИ НКТП, 1932. 184 с. (Тр. Всесоюз. геол.-развед. объедин. НКТП СССР, вып. 83).
- Швецов М.С. История Московского каменноугольного бассейна в динантскую эпоху // Тр. МГРИ. 1938. Т. 12. С. 3–107.
- Churchill D.M. The ecological significance of tropical mangroves in the early Tertiary floras of southern Australia // Geol. Soc. Austral. Spec. Publ. 1973. № 4. P. 79–86.
- DiMichele W.A., Phillips T.L. Arborescent lycopod reproduction and paleoecology in a coal-swamp environment of late Middle Pennsylvanian age (Herrin Coal, Illinois, U.S.A.) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1985. № 4. P. 1–26.
- Duddington C.L. Evolution and design in the Plant kingdom. N.Y.: Thomas Y. Crowell Co., 1974. 259 p.
- Falcon-Lang H.J. The Early Carboniferous (Asbian–Brigantian) seasonal tropical climate of Northern Britain // Palaios. 1999. Vol. 14. P. 116–126.
- Hecker R.F., Osipova A.I. Regularities in distribution and changes of fauna in Visean and Early Namurian epicontinental seas on the Russian Platform / Compte rendu VI Congr. Intern. Stratigraph. et Geol. Carbonifere. Sheffield, 1967. Vol. 3. Maastricht, 1970. P. 913–922.
- Kelley P.H., Raymond A., Lutken C.B. Carboniferous brachiopod migration and latitudinal diversity: a new palaeoclimatic method / W.C. McKerrrow, C.R. Scotese (eds.). Palaeozoic palaeogeography and biogeography // Geol. Soc. Memoir. 1990. № 12. P. 325–332.
- Lakhanpal R.N. Physical conditions of the Indian Tertiary in the light of palaeobotanical evidence // Aspects and Appraisal of Indian palaeobotany. Lucknow: Birbal Sahni Institute of palaeobotany, 1974. P. 516–524.
- Lemoigne Y. La flore fossile aux cours des temps géologiques // Geobios. 1988. № 1 (num. spec.). P. 1–384.
- Lugo A.E., Snedaker S.C. The ecology of mangroves // Ann. Rev. Ecol. and System., Palo Alto, Calif. 1974. Vol. 5. P. 39–64.
- Muller J. A palynological contribution to the history of the mangrove vegetation in Borneo // L.M. Cranwell (ed.). Ancient Pacific floras. Honolulu: University of Hawaii Press, 1964. P. 33–42.
- Otto-Bliesner B.L., Becker E., Becker N. Atlas of Phanerozoic Paleoclimate simulated by Global Climate Model // CESH Technical Report. 1984. № 1 (November). P. 89–95.
- Phillips T.L., DiMichele W.A. Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopsids in Late Carboniferous swamp of Euramerica // Ann. Missouri Bot. Gard. 1992. № 79. P. 560–588.
- Plaziat J.-C., Koeniguer J.-C. L'histoire géologique de la mangrove: criteres de paléomangroves, ancienneté de ce biome et de modalités de sa diffusion // Mem. Geol. de l'Univ. de Dijon. 1982. Vol. 7. P. 235–247.
- Plaziat J.-C., Koeniguer J.-C., Baltzer F. Des mangroves actuelles aux mangroves anciennes // Bull. Soc. geol. France. 1983. 7 Ser. T. 25, № 4. P. 499–504.
- Raymond A., Kelley P.H., Lutken C.B. Dead by degrees: articulate brachiopods, paleoclimate and Mid-Carboniferous Extinction Event // Palaios. 1990. Vol. 5. P. 111–123.
- Raymond A., Phillips T.L. Evidence for an Upper Carboniferous mangrove community // H.J. Teas (ed.). Tasks for vegetation science. Vol. 8. The Hague: Dr. W. Junk Publishers, 1983. P. 19–30.
- Rowley D.B., Raymond A., Parrish J.T., Lottes A.L., Scotese C.R., Ziegler A.M. Carboniferous paleogeographic, phytogeographic and paleoclimatic reconstructions // Int. J. Coal Geol. 1985. Vol. 5. P. 7–42.
- Scotese C.R. Phanerozoic reconstructions: a new look at the assembly of Asia // Univ. of Texas Inst. for Geoph. Techn. Rep. 1986. № 66.
- Snedaker S.C. Mangroves: their value and perpetuation // Nature and resources. 1978. Vol. 14, №3. P. 6–13.
- Struve A.O. Über die Schichtenfolge in den Carbonlagerungen im Südlidentheil des Moskauer Kohlenbeckens // Mem. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg. Ser. 7. 1886. T. 34, № 6. P. 1–108.
- Wagner R.H., Diez J.B., Calvo-Murillo R. Verderna (Spain): life and death of Carboniferous forest community // 6th European Paleobotany-Palynology Conference. August 29–September 2, 2002. Athens, Greece. Program. Book of Abstracts. Athens: Gamma, 2002. P. 249–251.
- Ziegler A.M., Bambach R.K., Parrish J.T., Barrett S.F., Gierlowski E.H., Parker W.C., Raymond A., Sepkoski J.J., Jr. Palaeozoic biogeography and climatology // K.J. Niklas (ed.). Palaeobotany. Palaeoecology and evolution. Vol. 2. N.Y.: Praeger Press, 1981. P. 231–266.

Yulia V. Mosseichik, Dmitry A. Ignatiev, Igor A. Ignatiev

On the nature of the “*Stigmara*-limestones” of the Moscow coal basin Lower Carboniferous

The hypotheses on the nature of vegetation, which left horizons of *Stigmara* Brongniart type *in situ* rhizophores in the Lower Carboniferous limestones of the Moscow coal basin, are reviewed and analyzed. Most probably, this vegetation consisted of one or several species of *Lepidodendron* Sternberg and was formed through the pioneer occupation of the coastal parts of the sea bottom, bared during regressive phases of sea eustatic oscillations.

Ю.В. Мосейчик

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

Корреляция нижнекаменноугольных отложений Подмосковского бассейна с зональной шкалой карбона Еврамерийской области по макроостаткам растений

Дается краткий обзор и анализ зональной шкалы карбона Еврамерийской палеофлористической области по макроостаткам растений, предложенной Р.Вагнером [Wagner, 1984]. В визейских отложениях южного крыла Подмосковского бассейна выделяются аналоги зон *Triphyllopteris* и *Lyginopteris bermudensisiformis* – *Neuropteris antedecens*. В свете основных абиотических событий и особенностей развития ископаемой флоры анализируются особенности проявления этих зон на территории Подмосковского бассейна.

Введение

На 9-м Международном геологическом конгрессе по стратиграфии и геологии карбона Р.Вагнер [Wagner, 1984] представил составленную им общую зональную фитостратиграфическую шкалу карбона Еврамерийской палеофлористической области, объединившую в себе многие из ранее выделявшихся зон по макроостаткам растений [Dix, 1934; Patteisky, 1957; Read, Matay, 1964; и др.]. Эта шкала включает 16 зональных подразделений, обозначаемых по названиям видов-индексов. Все они являются зонами совместного распространения видов и отдельных родов. Большинство этих таксонов установлено для наиболее часто встречающихся остатков, сохранившихся в форме отпечатков и фитолейм. При этом только для отдельных видов были установлены эволюционные последовательности [Josten, 1962].

Выделенные Вагнером зоны не имеют стратотипов. В то же время, они надежно привязаны к опорным разрезам карбона Западной и Центральной Европы и сопоставлены с зонами по гониатитам, конодонтам и другим архистратиграфическим группам [Wagner, Winkler Prins, 1991]. Границы макро-

флористических зон иногда совпадают с границами подразделений ярусной шкалы карбона Западной и Центральной Европы, особенно если при проведении последних учитывались данные по макрофлоре (как, например, при определении нижней границы вестфала D). В других случаях, когда ярусные границы устанавливались по иным критериям, такое совпадение отсутствует.

Принятые Вагнером интервалы стратиграфического распространения зональных видов относятся к разрезам Западной и Центральной Европы. В Восточной Европе и Северной Америке они несколько отличаются от западно- и центральноевропейских (например, в верхнем карбоне США виды *Neuropteris ovata* и *N. scheuchzeri* проходят выше по разрезу, чем в Европе).

В концептуальном отношении макрофлористические зоны Вагнера опираются на некоторые общие представления об эволюции, экологии и тафonomie каменноугольных растений. По его мнению [Wagner, 1984], важное стратиграфическое значение каменноугольных флор обусловили два основных фактора: адаптивная эволюция мегафиллов, составляющих большую часть растительных макроостатков карбона, и климатические условия поздне-

каменноугольного времени, которые привели к тому, что обширные прибрежные районы морского шельфа стали обстановками терригенного осадконакопления с ограниченным набором условий местообитания и широкими возможностями для захоронения растительных остатков.

Высокая эволюционная активность в формировании мегафиллов, породившая значительное разнообразие этих органов, позволила разработать детальную классификацию их остатков, сохранившихся в форме отпечатков и фитолейм (папоротниковидная листва, сфенофиллы и т.д.). При этом, несмотря на высокую изменчивость в пределах одной вайи, которая создает проблемы с определением видов, основанных на мелких фрагментах (и даже крупных фрагментах, когда степень этой изменчивости особенно высока), обычно все же удается выяснить онтогенетические отношения элементов сложного листа (перьев и перышек), отражающие их общую видовую принадлежность.

Изменения климата, как считал Вагнер, были связаны с наступлением позднекаменноугольной гляциоэры, которое сопровождалось обширной морской регрессией на территориях стабильных платформенных районов в середине карбона. В пределах многих бывших эпиконтинентальных морей (за исключением Русской платформы и некоторых других регионов) началось терригенное осадконакопление. Одновременно шел процесс географической дифференциации растительного покрова, в результате которого флоры экваториальной Лавруссии, бореальной Ангарида и нотальной Гондваны становились все более непохожими друг на друга. По мнению Вагнера (там же, с. 110), "эволюционное развитие флор экваториального пояса, по-видимому, не проникало в более высокие широты, где флористический состав оставался более консервативным (пенсильванские флоры Гондванской области часто датировались как миссисипские из-за сходства в таксономическом составе). Пенсильванские флоры более высоких широт демонстрируют значительно меньшую диверсификацию. ... Флоры экваториального пояса, возможно, почти в двадцать раз более разнообразны, чем одновозрастные флоры Гондваны", хотя это может быть связано, в той или иной степени, с относительной бедностью имеющихся данных по последнему региону.

Таким образом, макрофлористическая зональная последовательность Вагнера относится к флорам экваториального пояса карбона, а точнее, — только Евразийской палеофлористической области.

По представлениям Вагнера, ввиду преобладания в верхнекаменноугольных (пенсильванских) отложениях остатков гигрофильных растений и более ограниченного распространения мезофильных элементов, зональное расчленение по макрофлоре, очевидно, должно быть основано на первых, поскольку именно они дают лучшие возможности для проследивания стратиграфического распространения ви-

дов. Иными словами, зоны Вагнера отражают преимущественно изменения в составе ассоциаций гигрофильной, в том числе, антракофильной растительности, что должно учитываться при их прослеживании в регионах с более сухим или сезонно-влажным тропическим палеоклиматом.

Для нижнего карбона (миссисипия) Вагнер выделил пять последовательных зон: зона *Adiantites*, зона *Triphyllopteris*, зона *Lyginopteris bermudensisiformis* — *Neuropteris antecedens*, зона *Lyginopteris bermudensisiformis* — *Lyginopteris stangeri* и зона *Lyginopteris larischi*.

Ниже делается попытка выделить аналоги этих зон в раннекаменноугольных отложениях Подмосковного угольного бассейна.

Нижний карбон Подмосковного бассейна: флористическая последовательность, палеоэкология растений и абиотические события

В раннем карбоне территория Подмосковного бассейна располагалась на северо-восточной окраине Лавруссии и представляла собой полуизолированную низменную равнину, временами заливаемую морем.

В настоящее время наиболее полно изучено южное крыло бассейна. Здесь же располагаются типовые разрезы основных подразделений региональной стратиграфической шкалы, для которых в основных чертах установлена последовательность растительных остатков. Флора северо-западного крыла Подмосковного бассейна отличается по составу и ценотически от флоры южного крыла, формировалась в несколько иных ландшафтно-географических условиях, слабее изучена и менее надежно привязана к региональной шкале. Поэтому в настоящей работе она не рассматривается.

* * *

В турнейском веке территория южного крыла Подмосковного бассейна была покрыта водами теплого эпиконтинентального моря, в котором накапливались карбонатные осадки. В конце турне море отступило и на освободившейся территории после значительного перерыва началось континентальное осадконакопление. По данным М.Х. Махлиной с соавторами [Нижний карбон..., 1993], в этом районе выпадают из разреза кизеловский горизонт верхнего турне и косвинский горизонт нижнего визе, установленные на восточной окраине Русской платформы. Отложения следующего — радаевского — горизонта визе выделяются лишь в отдельных мес-

тах. Макрофлористические остатки в них неизвестны. Поэтому в данной статье этот интервал разреза не рассматривается.

Древнейшие визейские флороносные отложения, имеющие аллювиальный и озерно-болотный генезис, объединяются в бобриковский и большую (нижнюю) часть тульского горизонта.

Растения, заселившие освободившиеся из-под моря пространства южного крыла бассейна, по-видимому, мигрировали из более западных и юго-западных (в сетке современных широт) районов, незатронутых турнейской трансгрессией [Игнатьев, Мосейчик, 2002]. Это, с одной стороны, области северо-западного крыла Подмосковного бассейна, где континентальные условия и растительность существовали с конца девона, а, с другой, — районы Воронежской антеклизы и Львовско-Волынского бассейна. В последнем предположительно с турнейского времени известны остатки *Eskdalia olivieri* (Eichw.) Moss. — плауновидного, получившего широкое распространение в болотной растительности визе Подмосковного бассейна и в других местах не встречающегося. С осями этого вида в Подмосковном бассейне ассоциируют мегастробылы *Bodeostrobus bennholdii* (Bode) Moss. и микростробылы *Tulastrobus pusillus* Moss. В последних были обнаружены микроспоры типа *Lycospora pusilla* (Ibr.) Shopf, Wils. et Bennt. — зонального европейского вида, который в Европе, очевидно, продуцировался другими растениями [Мосейчик, 2002б].

В бобриковское время, в условиях сезонно-гумидного тропического климата, на поймах некоторых палеорек начали образовываться более или менее обширные проточные торфяники, в растительности которых на ранних стадиях сукцессии доминировали *Eskdalia olivieri* и, в меньшей степени, внешне сходные с *Lepidodendropsis* эндемичные лигульные лепидофиты *Gryzlovia meyenii* Moss. На заключительных стадиях сукцессии их сменяли более крупные древесные формы, условно относимые к *Lepidodendron spetsbergense* Nath. [Мосейчик, 2002а]. Сообщества водных макрофитов были представлены зарослями *Archaeocalamites radiatus* (Brongn.) Stur. Менее увлажненные местообитания занимали растения с папоротниковидной листвой, в том числе, *Adiantites typ. antiquus* (Etting.) Stur, *Eusphenopteris typ. obtusiloba* (Brongn.) Novik и *Rhodesia cf. moravica* Stur.

В начале тульского времени произошло сокращение площадей болотных экосистем. Одновременно большее развитие получили гидрофильные растительные сообщества, произраставшие на речных поймах и берегах озер с кластическим субстратом. В состав этих сообществ входили в основном эндемичные древесные плауновидные, относимые к *Lepidodendron veltheimii* Sternb., *L. schvetzovii* Moss. (со стробилами *Flemingites russiensis* Moss.) и *Sublepidophloios sulphureus* Moss., которым, вероятно, принадлежали стробылы *Lepidostrobus*

ignatievii Moss. Водные макрофиты по-прежнему были представлены формами типа *Archaeocalamites radiatus*. В сообществах менее увлажненных местообитаний к перечисленным выше бобриковским видам добавились относительно крупноперышковые *Cardiopteridium dobrovii* Zal.

В болотных ассоциациях продолжали доминировать *Eskdalia olivieri*, но сходные с *Lepidodendropsis* плауновидные *Gryzlovia meyenii* исчезли.

В конце тульского времени началась новая фаза морской трансгрессии, которая привела к “коллапсу” гидрофильных растительных сообществ, сохранившихся лишь в местах, не затопленных солеными водами. Одновременно появляется новый тип растительных сообществ, получивший название растительности “стигмариновых известняков” [Игнатьев, Мосейчик, 2002]. Его возникновение связано с кратковременными понижениями уровня моря и обнажением участков дна с карбонатным субстратом. Последние на время жизни одной (в редких случаях — двух) генераций растений заселялись древесными плауновидными, от которых в ископаемом состоянии обычно сохранялись лишь горизонты инситных ризофоров типа *Stigmaria ficoides* (Sternb.) Brongn.

В конце визе трансгрессия достигла максимума. В отложениях этого времени, представленных в основном известняками, мы практически не находим растительных остатков. Редкие находки представлены отдельными горизонтами инситных стигмаринов, а также аллохтонными фрагментами вегетативных побегов плауновидных, снесенными с близлежащей суши.

Серпуховский ярус представлен относительно глубоководными морскими осадками, и растительные остатки отсюда не известны.

* * *

Раннекаменноугольная флора Подмосковного бассейна по своему, прежде всего, родовому составу близка с одновозрастными флорами Восточной Европы, генетически связана с ними и потому была с полным основанием отнесена С.В. Мейеном к Еврамерийской палеофлористической области [Вахрамеев и др., 1970]. Как и во многих одновозрастных флорах Европы, во флоре южного крыла Подмосковного бассейна существовали антракофильная (с доминированием плауновидных) и антракофобная (с преобладанием папоротников и птеридоспермов) растительные ассоциации [Мосейчик, 2002а; Игнатьев, Мосейчик, 2002], однако общий таксономический состав и состав доминантов этих типов сообществ в обоих регионах существенно различались.

Некоторые растения подмосковной флоры относятся к широко распространенным еврамерийским видам, установленным для сохранившихся в форме отпечатков и фитолейм вегетативных органов, в том числе, — дисперсных мегафиллов. Среди этих

видов следует указать *Archaeocalamites radiatus*, *Adiantites* typ. *antiquus*, *Eusphenopteris* typ. *obtusiloba*, *Rhodea* cf. *moravica*, *Lepidodendron spetsbergense*, *L. veltheimii* и др. В то же время, находки указанных остатков в Подмосковном бассейне в большинстве случаев пока не подкреплены находками дисперсных органов размножения, связываемыми с европейскими и североамериканскими представителями перечисленных таксонов.

Развитие подмосковной флоры в условиях относительной географической изоляции от европейских бассейнов обусловило, с одной стороны, широкое появление эндемиков на видовом и родовом уровнях (*Eskdalia olivieri*, *Gryzlovina meyenii*, *Lepidodendron shvetzovii*, *Sublepidophloios sulphureus*, *Cardiopteridium dobrovii* и др.), а с другой – своеобразие состава доминантов и типов растительных группировок, по-видимому, связанное с явлением изоляционного эндемизма. При этом некоторые стратиграфически важные в Европе и Северной Америке группы, например, лагеностомовые (лигиноптеридные) птеридоспермы, на южном крыле Подмосковного бассейна отсутствуют или занимают подчиненное положение.

Аналоги европейских флористических зон в раннем карбоне Подмосковного бассейна

Описанная флористическая последовательность, прослеженная в том числе в типовых разрезах бобриковского и тульского горизонтов [Нижний карбон..., 1993], позволяет выделить в Подмосковном бассейне два разновозрастных флористических комплекса, которые мы рассматриваем как аналоги установленных Вагнером макрофлористических зон *Triphyllopteris* (Т) и *Lyginopteris bermudensisiformis* – *Neuropteris antedecens* (LN; таблица).

Поскольку зональные виды-индексы в Подмосковном бассейне достоверно неизвестны, а флора представлена, в основном, эндемиками видового ранга, то при корреляции приходится опираться на ее общий облик, определяемый присутствием некоторых общих с Европой морфотипов, а также на распространение отдельных родов.

В разрезах Западной Европы зона Т, установленная впервые Ч. Ридом и С. Мамаем [Read, 1955; Read, Мамай, 1964], характеризуется присутствием *Triphyllopteris*, представленного разными видами и, в том числе, наиболее распространенным *T. colombiana* Schimper. Зона характеризует отложения позднего турне (гониятитовые зоны IIa и IIb.g) и первой половины визе (гониятитовые зоны IIc и IIIa). Дру-

гими характерными элементами зонального комплекса являются *Lepidodendropsis*, *Archaeosigillaria*, "*Eoacanthocarpus*", *Rhacopteris*, *Fryopsis*, *Adiantites*, *Neocardiopteris*, *Rhodeopteridium*, *Paracalathiops*, *Sphenopteridium* и *Alcicornopteris*. Из других остатков продолжает встречаться *Cyclostigma*, в верхах зоны становящаяся очень редкой. В той же верхней части зоны Т к перечисленным растениям добавляются *Spathulopteris*, *Diplopteridium*, *Archaeopteridium* и некоторые другие формы. Ряд элементов, такие как *Archaeosigillaria* и "*Eoacanthocarpus*", не проходят в следующую зону. К основанию зоны Т, по-видимому, приурочено первое появление *Sphenophyllum* во флоре Гейгена [Wagner, 1984].

Аналог зоны Т в Подмосковном бассейне приурочен к отложениям бобриковского горизонта и, возможно, низам тульского.

Характерные для этой зоны мелкопозушечные лепидофиты типа *Lepidodendropsis*, исчезающие у ее верхней границы, в Подмосковном бассейне представлены эндемичным монотипным родом *Gryzlovina*, известным только из бобриковских отложений.

Другими характерными формами данного интервала в Подмосковном бассейне являются *Archaeocalamites radiatus*, *Adiantites* typ. *antiquus*, *Eusphenopteris* typ. *obtusiloba* и *Rhodea* cf. *moravica*. Одной из наиболее распространенных форм, связанных преимущественно с угленосными осадками, является эндемичная *Eskdalia olivieri*.

Найденные в отложениях бобриковского горизонта узкопозушечные лепидодендроны типа *Lepidodendron spetsbergense* известны из формации *Calceiferous Sandstone* Шотландии [Crookall, 1964], относимой Р. Вагнером [Wagner, 1984] к верхней (ранневизейской) части зоны Т.

Нижняя граница зоны Т в Подмосковном бассейне не прослеживается, поскольку попадает на морской этап развития региона. Р. Вагнер [Wagner, 1984] проводит ее в середине турнейского яруса, приблизительно на границе гониятитовых зон Ib и IIa.

Следующая зона LN охватывает интервал от верхней половины визе (гониятитовые зоны cu IIIb.g) до самых низов намюра (гониятитовая зона E₁). Характерными элементами зоны являются появляющиеся с ее основания представители *Lyginopteris*: *L. bermudensisiformis* f. *geinitzii* Stur, *L. fragilis* (formae *falkenhainii* et *divaricata*) и *Diploptemema* (*Lyginopteris*) *dicksonioides*. Ряд видов проходит из предыдущей зоны, в том числе *Archaeocalamites scrobiculatus* (= *A. radiatus*; одновременно в комплексе появляются редкие остатки *Mesocalamites*), *Adiantites*, *Archaeopteridium tcschermakii*, *Sphenopteridium*, *Spathulopteris* (распространен только в основании зоны), *Diplopteridium* (только в основании зоны) и *Rhodeopteridium*. В нижней части зоны часто встречается также *Rhacopteris*, остатки которого затем становятся весьма редкими.

Сопоставление нижнекаменноугольных отложений Подмосковского бассейна с зональной шкалой карбона Евразийской области по макроостаткам растений

Ярусы	Горизонты	Палинозоны [Нижний карбон..., 1993]	Мегафлористические зоны [Wagner, 1984]	Растительные макроостатки
Серпуховский	Тарусский			<i>Stigmara ficoides</i> <i>Stigmara stellata</i> <i>Eskdalia olivieri</i> <i>Bodeostrobus bennholdii</i> <i>Tulasstrobus pusillus</i> <i>Archaeocalamites radiatus</i> <i>Adiantites</i> typ. <i>antiquus</i> <i>Eusphenopteris</i> typ. <i>obtusiloba</i> <i>Rhodea</i> cf. <i>moravica</i> <i>Gryzovia meyerii</i> <i>Lepidodendron spetsbergense</i> <i>Lepidodendron veltheimii</i> <i>Lepidodendron shvetzovii</i> <i>Flemingites russiensis</i> <i>Sublepidophloios sulphureus</i> <i>Lepidostrobus ignatievii</i> <i>Cardiopteridium dobrovii</i>
Визейский			<i>Lygnopteris berrudensis</i> – <i>Neuropteris antecedens</i>	
	Веневский	<i>Camarozonotriletes knoxi</i> – <i>Diatomozonotriletes curiosus</i>		
	Михайловский	<i>Tripartites vetustus</i>		
	Алексинский	<i>Triquitrites comptus</i> – <i>Cingulizonates bialatus distinctus</i>		
	Тульский	<i>Cingulizonates bialatus</i> – <i>Simozonotriletes brevispinosus</i>		
	Бобриковский	<i>Densosporites variabilis</i> <i>Densosporites intermedius</i> <i>Knoxisporites literatus</i>		
Турнейский	Черепетский		<i>Triphyllopteris</i>	

Помимо лигиноптерид, в зоне LN впервые появляются *Pecopteris* (*Senftenbergia*) *aspera*, *Diplotmema patentissimum* и *Cardiopteridium*. При этом зональный вид *Neuropteris antecedens* появляется в верхах зоны *Triphyllopteris*, на уровне гониатитовой зоны с₁ IIIa.

Наиболее полные зональные последовательности растительных остатков установлены в разрезах Шотландии и угольного бассейна Верхней Силезии и Моравии. Помимо разрезов Западной и Центральной Европы, зона LN хорошо прослеживается на севере Турции и в Донецком угольном бассейне [Wagner, 1984].

В Подмосковном бассейне аналог зоны LN, видимо, охватывает тульский (возможно, кроме его низов), алексинский, михайловский и веневский горизонты. Нижняя граница условно проводится нами по появлению в низах тульского горизонта эндемичных *Cardiopteridium dobrovii*.

В тульское же время продолжали существовать такие формы как *Adiantites* typ. *antiquus*, *Rhodea* cf. *moravica*, *Archaeocalamites radiatus*, по-прежнему часто встречается *Eskdalia olivieri*. При этом формы типа *Rhodea* и *Archaeocalamites*, видимо, существовали до конца веневского вре-

мени¹⁹. Редкие отпечатки *Eskdalia* известны в известняках, возраст которых определяется как веневско-тарусский.

В отложениях тульского горизонта впервые появляются *Lepidodendron veltheimii*, а также эндемичные *L. shvetzovii* и *Sublepidophloios sulphureus*. Первый вид распространен в Западной и Центральной Европе с нижней трети зоны Т и проходит до верхов нижнего намюра. *L. shvetzovii* пока неизвестен за пределами тульского горизонта. Формы типа *Sublepidophloios sulphureus*, возможно, проходят в михайловские отложения, но эти данные нуждаются в подтверждении.

Начиная с конца тульского времени, в связи с началом трансгрессии, большинство указанных видов подмосковного аналога зоны LN сокращают свой ареал, сохраняясь, видимо, в небольших по площади островных и прибрежных рефугиумах.

Обширная площадная трансгрессия в алексинско-веневское и серпуховское время не позволяет

¹⁹ Их остатки найдены в основании регрессивной пачки, венчающей известняки алексинско-веневского возраста близ г. Кораблино Рязанской области.

проследить в Подмосковном бассейне верхнюю границу зоны LN, которая в Европе проводится в низах нижнего намюра (серпуховского яруса), приблизительно на уровне границы гониатитовых зон E₁ и E₂ [Wagner, 1984].

Описанная выше корреляция хорошо согласуется с палинологическими данными по южному крылу Подмосковного бассейна [Нижний карбон..., 1993]. В интервале от бобриковского до веневского горизонтов здесь выделяются семь последовательных палинозон (см. таблицу).

В бобриковском горизонте установлены три палинозоны: *Knoxisporites literatus* (L), *Densosporites intermedius* (I), *Densosporites variabilis* (V). Характерными элементами всех зон являются зонатные споры. От нижней зоны к верхней наблюдается постепенная смена доминантов — от форм типа *Crassizonotriletes*, *Euryzonotriletes* и *Knoxisporites literatus* до палиноморф типа *Densosporites*, при сохранении общего состава комплексов.

Комплекс спор тульского горизонта, в целом отвечающий палинозоне *Cingulizonates bialatus* — *Simozonotriletes brevispinosus* (BB), резко отличается от бобриковского. Преобладающее значение в нем приобретают мелкие споры с гранулированной, гладкой или шиповатой экзиной и обычно вогнутым экваториальным контуром: *Granulatisporites*, *Punctatisporites*, *Leiotriletes*, *Cyclogranisporites* и др. Значительно увеличивается содержание *Cingulizonates bialatus* и *Schulzospora campyloptera*. Нижняя граница зоны проводится по появлению зонального вида-индекса *Simozonotriletes brevispinosus*.

В то же время, палинокомплексы алексинского (палинозона *Triquitrites comptus* — *Cingulizonates bialatus distinctus*; CBd), михайловского (палинозона *Tripartites vetustus*; Ve) и веневского (палинозона *Camaronotriletes knoxi*—*Diatomozonotriletes curiosus*; KC) горизонтов по общему таксономическому составу характерных форм, представленных вышеперечисленными родами, близки к тульскому [Нижний карбон..., 1993].

Характерной формой в южном крыле Подмосковного бассейна является вид *Lycospora pusilla*. Как уже отмечалось, эти споры продуцировались плауновидными *Eskdalia olivieri*, интервал распространения которых также охватывает бобриковский — веневский горизонты [Мосейчик, 2002б].

Верхи турнейского яруса и отложения серпуховского яруса на южном крыле Подмосковного бассейна палинологически не охарактеризованы.

Границу между верхнебобриковской палинозой V и тульской палинозой BB можно сопоставить с границей между выделенными выше аналогами макрофлористических зон T и LN, поскольку, весьма вероятно, что они отражают один и тот же рубеж изменения состава растительности. Последний был, по всей видимости, связан с сокращени-

ем площадей болотных экосистем, вызванным усилением терригенного сноса и соответствующим изменением динамики древних речных систем [Игнатев, Мосейчик, 2002].

При этом следует отметить, что многие характерные для бобриковских палинозон виды спор (*Crassizonotriletes trivalvis*, *C. auritus*, *C. macroduplicatus*, *C. planus*, *C. canaliculatus*, *Knoxisporites literatus*, *Eurizonotriletes macrodiscus*, *E. ciliato-marginatus* и др.) исчезают не непосредственно на границе бобриковского и тульского горизонтов, а несколько выше, что указывает на необходимость проведения верхней границы аналога макрофлористической зоны T выше основания тульского горизонта. При этом объем указанной зоны соответствует суммарному объему палинозон L, I, V, а объем зоны LN может быть сопоставлен с палинозонами BB, CBd, Ve, KC.

Таким образом, при отсутствии растительных макроостатков, границу аналогов макрофлористических зон T и LN можно проводить по палинологическим данным, а именно, по смене палинокомплексов бобриковского типа на комплексы тульско-веневского облика.

Заключение

Отложения бобриковского и первой (континентальной) половины тульского горизонта в Подмосковном бассейне не охарактеризованы морской фауной. Это не позволяет осуществить с их помощью проверку возраста границы между выделяемыми здесь аналогами макрофлористических зон T и LN. В то же время, поскольку фаунистические комплексы верхней части тульского—веневского горизонтов сопоставляются с верхним визе западноевропейской шкалы [Нижний карбон..., 1993], то в целом приведенные выше сопоставления по макрофлоре не противоречат данным по фауне.

Предпринятая попытка прослеживания макрофлористической зональной шкалы Вагнера за пределы ее типовых регионов выявила целый ряд методических проблем, ждущих своего решения. Еще в середине 80-х годов истекшего столетия С.В. Мейен выделял два аспекта связи биогеографии и стратиграфии: 1) смену стратиграфического веса признаков при переходе из биохории в биохорию и 2) понимание стратиграфических единиц как трехмерных (с учетом координаты времени) биогеографических единиц. В частности, биозона трактовалась им как трехмерный ареал.

Изложенный в настоящей статье материал позволяет наметить пути усовершенствования зональной шкалы Вагнера [Wagner, 1984], в которой, очевидно, недостаточно учтены как географическое разнообразие еврамерийской флоры раннего карбона, так и биогеографический смысл выделяемых зон. Выделяя свои зоны, Вагнер фактически мыс-

лил в понятиях единого экваториального пояса, населенного достаточно однородной флорой. Между тем, даже из приводимых им самим данных о географическом и стратиграфическом распространении отдельных таксонов следует, что это однообразие являлось весьма относительным. Ссылка на общие этапы эволюции мегафиллов приобретает полное значение лишь в том случае, если будет показана конкретная природа и история разветвления этих этапов в пространстве и времени. Между тем, по признанию Вагнера, даже эволюционные последовательности таксонов известны лишь в редких случаях [Wagner, 1984, с. 110].

Привязка зон Вагнера к гидрофильным элементам растительных ассоциаций влажных экваториальных низин существенно осложняет выявление их аналогов в периферических частях экваториального пояса раннего карбона с сезонно-влажным тропическим климатом.

Отсутствие эксплицитного анализа географического распространения флоры приводит к ситуациям, когда отсутствуют не только отдельные зональные виды, но целые “зональные группы”, вроде упоминавшихся выше лагеностомовых (лигиноптерид).

Представляется, что предложенная Вагнером система зон должна быть усовершенствована, по крайней мере, в двух направлениях: 1) в ее основу должна быть положена схема фитогеографического районирования Евразийской палеофлористической области и 2) выделяемые зоны должны соответствовать провинциям и округам этой схемы, с одновременным установлением смен стратиграфического веса признаков при переходе из одной из этих фитохорий в другую. В дальнейшем необходимо перейти к флорогенетическому анализу, задачей которого в стратиграфическом плане является прослеживание формирования флористических сходств и различий между выделяемыми стратонами с учетом скоростей миграций растений и влияния внешних и внутренних факторов.

Одновозрастность западноевропейских макрофлористических зон и их аналогов в Подмосковном бассейне нуждается в дальнейшем подтверждении. По сравнению с сопоставимыми по древности флорами Западной Европы, раннекаменноугольная флора Подмосковного бассейна имеет более архаичный и однообразный облик. Сезонно-влажный тропический климат, в котором она произрастала, был, вероятно, менее благоприятен для крупных эволюционных новаций, чем климат влажных экваториальных низин районов современной Европы и Северной Америки [Мейен, 1986, 1987]. Невысокое разнообразие биотопов, низкая относительная влагоемкость широко распространенных карбонатных субстратов, промывной режим слабо развитых почв во влажные сезоны, приводивший к их закислению, в свою очередь, как можно предположить,

не способствовали эволюционным преобразованиям на уровне родов и видов.

Поскольку естественный отбор является не столько творческим, сколько консервативным фактором эволюции [Берг, 1977; Любищев, 1982], то не удивительно, что крупнейшие абиотические события, прежде всего трансгрессии, уничтожившие большие популяции растений, усиливая давление абиотического отбора, тем самым также способствовали “канализации” эволюционных процессов в узких таксономических рамках.

Учет этих особенностей развития раннекаменноугольной флоры Подмосковного бассейна и выяснение их значения для стратиграфии континентальных флороносных толщ является также задачей будущих исследований.

Благодарности

Автор признателен коллегам-палеоботаникам М.В. Дуранте, А.В. Гоманькову и И.А. Игнатьеву (все – Геологический институт РАН, Москва), а также В.А. Коноваловой (Палеонтологический институт РАН, Москва) за помощь при подготовке статьи. Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект № 03-05-64331) и гранта НШ-1615.2003.5 (государственная поддержка исследований научных школ Российской Федерации).

Литература

- 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).
- Игнатьев Д.А., Мосейчик Ю.В. Особенности развития визейской флоры Подмосковного бассейна на фоне основных геологических событий // 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. 136–140.
- Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. Сборник статей. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Мейен С.В. Флорогенез и эволюция растений // Природа. 1986. № 11. С. 47–57.
- Мейен С.В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48, № 3. С. 291–309.
- Мосейчик Ю.В. Условия углеобразования и антракофильные растения первой половины визе Подмосковного бассейна // 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, 2002а. С. 133–136.
- Мосейчик Ю.В. *Eschschalia olivieri* (Eichw.) Mosseichik – плауновидное из нижнего карбона Подмосковного

- 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. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 20026. С. 193–217.
- Нижний карбон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы / М.Х. Махлина, М.В. Вдовенко, А.С. Алексеев, Т.В. Бывшева, Л.М. Донакова, В.Е. Жулитова, Л.И. Кононова, Н.И. Умнова, Е.М. Шик. М.: Наука. 1993. 222 с.
- Crookall R. Fossils Plants of the Carboniferous Rocks of Great Britain (Second section) // Mem. Geol. Surv. Great Britain. Palaeontology. 1964. Vol. 4, pt. 3. P. 217–354.
- Dix E. The sequence of floras in the Upper Carboniferous, with special reference to South Wales // Royal Soc. Edinburg Trans. 1934. Pt. 3, № 57 (33). P. 789–838.
- Josten K.H. *Neuropteris semireticulata*, eine neue Art als Bindeglied zwischen den Gattungen *Neuropteris* und *Reticulopteris* // Palaont. Zeitschr. 1962. № 36 (1/2). S. 33–45.
- Patteisky K. Die filogenetische Entwicklung der Arten von *Lyginopteris* und ihre Bedeutung für die Stratigraphie // Mitteilungen der Westfälischen Berggewerkschaftskasse. 1957. Bochum 12. S. 59–83.
- Read C.B. Floras of the Pocono Formation and Price Sandstone in parts of Pennsylvania, Maryland, West Virginia and Virginia // U.S. Geol. Surv. 1955. Prof. Paper 263. 32 p.
- Read C.B., Mamay S.H. Upper Paleozoic floral zones and floral provinces of the United States // U.S. Geol. Surv. 1964. Prof. Paper 454–K. 35 pp.
- Wagner R.H. Megafloreal Zones of the Carboniferous // P.K. Sutherland, W.L. Manger (eds.). Neuvième Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère. Washington and Champaign-Urbana. May 17–26, 1979. Compte Rendu. Vol. 2. Biostratigraphy. Carbondale and Edwardsville: Southern Illinois University Press, 1984. P. 109–134.
- Wagner R.H., Winkler Prins C.F. Major subdivisions of the Carboniferous system // Onzième Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère. Beijing. 1987. Compte Rendu. Vol. 1. 1991. P. 213–245.

Yulia V. Mosseichik

Correlation of the Moscow coal basin Lower Carboniferous with the Carboniferous Megafloreal zones of Euramerican palaeofloristic region

The Lower Carboniferous Megafloreal zones of Euramerican palaeofloristic region, proposed in 1984 by R. Wagner, are briefly reviewed and analyzed. In the Viséan deposits of south flank of the Moscow coal basin the analogues of zones *Triphyllopteris* and *Lyginopteris bermudensisiformis* – *Neuropteris antedecens* are established. In the light of main abiotic events the peculiarities of these zones in the Moscow coal basin are analyzed.

В.Г. Ганелин¹, М.В. Дуранте²

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

¹лаборатория стратиграфии фанерозоя, ²лаборатория палеофлористики

Биостратиграфия карбона Ангарида

Приводятся краткая характеристика флористической и фаунистической последовательностей каменноугольных отложений Ангарида и их сопоставление с Восточно-Европейской шкалой карбона. Дается оценка корреляционного потенциала некоторых основных стратиграфических подразделений и биостратиграфических рубежей ангарского карбона.

Каменноугольные флоры Ангарида

Характерной чертой биоты карбона является высокая степень биогеографической дифференциации. В течение палеозоя в пределах Ангарида существовали три различные эндемичные флоры, которые последовательно сменяли друг друга: 1) раннекаменноугольная *лепидофитовая*; 2) очень бедная *постлепидофитовая* (серпуховский? – первая половина башкирского века) и 3) *кордаитовая* позднего карбона и перми (таблица).

Заметные проявления эндемизма ангарской флоры ощущаются примерно с границы девона и карбона. В Минусинском бассейне – стратотипическом разрезе континентального нижнего карбона Ангарида – самая верхняя фаменская комополитная зона *Cyclostigma* сменялась эндемичным комплексом лепидофитов [Меуен, 1976; Зорин, 1998]. Кровля глобальной палинозоны “*lepidophytus*”, маркирующей границу девона и карбона (основание известняков с *Gattendorfia*), прослеживается и в Минусинском бассейне, где она зафиксирована [Петерсон, Зорин, 1983] в самых верхах быстринской свиты, т.е. примерно на том же уровне, что и кровля зоны *Cyclostigma*.

Раннекаменноугольная лепидофитовая флора Ангарида представлена двумя различными геофлорами (таблица).

1. Более древняя турнейская флора состоит главным образом из тонкоствольных мелкоподушечных лепидофитов, принадлежащих эндемичным родам *Pseudolepidodendron*, *Ursodendron*, *Tomiodendron*. Возможно, здесь присутствует так-

же космополитный род *Eskdalia*. Очень редкие растения с папоротниковидной листвой рассматриваются как принадлежавшие космополитным таксонам. Они определяются как *Adiantites*, *Triphyllopteris rarinervis*, *Aneimites acadica* и (?) *Rhacophyton* sp. [Биостратиграфия..., 1962].

2. Более молодая (визейско-серпуховская?) геофлора состоит преимущественно из толстоствольных неветвящихся лепидофитов, принадлежащих родам *Tomiodendron*, *Angarophloios*, с примесью более тонкоствольных *Lophiodendron* и *Angarodendron*. На этом уровне космополитные роды лепидофитов отсутствуют. Растения с папоротниковидной листвой представлены главным образом эндемичными родами *Abacanidium* и *Angaropteridium*, характеризующимися перышками с циклоптероидным жилкованием. В качестве космополитных таксонов могут рассматриваться только очень редкие *Rhedeopteridium* и проблематичные *Cardiopteridium*.

В самом конце раннего карбона большинство лепидофитов внезапно исчезло. С.В. Мейен [1968, 1987] рассматривал это событие как результат резкого похолодания. Мы согласны с этим выводом, поскольку анализ состава постлепидофитовой флоры *Abacanidium* показал, что она состоит из реликтов визейско-серпуховского комплекса лепидофитов. Здесь преобладают многие виды *Abacanidium* и *Angaropteridium*. Редкие лепидофиты представлены *Angarodendron* и некоторыми новыми родами с мелкими подушками и тонкими осями. С.В. Мейен [1968, 1987] обнаружил исчезновение толстоствольных лепидофитов (“острогский эпизод”) в середине острогской серии, вблизи границы евсеевской и казевской свит Кузнецкого бассейна.

Корреляция морских и континентальных отложений карбона Восточной Европы и Ангариды

Восточно-Европейская шкала			Стандартные аммонитовые зоны	Региональная шкала Ангариды																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																				
Система	Отдел	Ярус		Омолонский массив и другие регионы Азии						Кузнецкий и Минусинский угольные бассейны																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																														
				Серии	Типы сообществ	Ассоциации брахиопод	Аммонитовые зоны	Конодонто-вые зоны	Серии	Свиты	Полухрон-ные флоры	Геофлоры	Растительные ассоциации																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																											
Каменноугольная																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																								
Верхний			Касимов-ский	Гжельский	Shumardites-Vidrioceras	Dunbarites-Parashumardites	Паренская	Верхоянский	Verkhoyania monstrosus Verkhoyania immemoratus Verkhoyania magiveensis Verkhoyania taymyrensis	Eoshumardites			Нижнебалахонская	Алыкаевская	Кордантовская	Птеридостермово-кордантовская	Præyerufordia spp., Angaropteridium spp., Paragondwanidium spp., Krylovia sp. Angaridium finale, A. mongolicum, Ginkgo- phyllum spp., Angaro- carpus unguis																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																							
Московский	Diaboloceras-Winslowoceras	Verkhoyania sp.																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																						
			Башкирский	Diaboloceras-Axinolobus	Branneroceras-Gastrioceras	Bilinguites-Homoceras	Fayettevillea-Cravenoceras	Hyperhoniatis-Ferganoceras	Beyrichoceras-Goniatites	Merocanites-Ammonellipsites	Pericyclus	Protocanites-Gattendorfia																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																												

Морская фауна карбона Ангарида

Обедненная постлепидофитовая флора, характеризующая казювскую свиту и широко распространенная по всей Ангарида, состоит из таких растений, как *Angarodendron*, *Paracalamites mrassiensis*, *Abacandium* spp., *Angaropteridium* spp., редких *Rhedeopteridium* и *Trigonocarpus minimus*.

С.В.Мейен [1968] сопоставил "острогский эпизод" с "флористическим скачком" ("Florensprung") В.Готана, имевшим место вблизи границы намюра А и В (основание зоны *Reticuloceras*). В 70-х годах этот уровень рассматривался как граница среднего и верхнего карбона, а также как граница миссисипия и пенсильвания [Bougoz et al., 1975].

Авторы настоящей статьи не согласны с этой точкой зрения. С одной стороны, в конце 70-х годов стало ясно, что "флористический скачок" В.Готана был скорее обусловлен стратиграфическим перерывом, чем климатической сменой [Havlena, 1977]. Следовательно, он был бесполезен для определения возраста "острогского эпизода". С другой стороны, острогское похолодание совпадает с очень короткой морской трансгрессией, отмеченной морским горизонтом на границе евсеевской и казювской свит. По мнению В.Г. Ганелина, комплекс брахиопод из этих слоев относится к самому концу визе (аммонитовая зона P₂). Следовательно, острогский эпизод похолодания древнее, чем граница миссисипия и пенсильвания.

Необходимо отметить, что очень сходный эпизод похолодания, связанный с исчезновением теплолюбивой лепидофитовой флоры и ее замещением обедненной флорой *Nothorhacopteris* (ноторакптериевой флорой), произошел в Гондване в течение позднего визе и начале намюра. Следовательно, можно говорить о глобальном эпизоде похолодания, выраженном за пределами тропической области и отмечающем смену климата в середине карбона. Именно поэтому граница, на которой происходит смена лепидофитовой и постлепидофитовой флор в Ангарида, может рассматриваться как глобальный корреляционный уровень.

Наиболее молодая ангарская каменноугольная флора называется "птеридоспермо-кордантовой". Это древнейшая геофлора полихронной кордантовой флоры. В ней доминируют корданты, представленные двумя родами — *Cordaites* и *Ruffloria* (главным образом, подрода *Praeruffloria*). Птеридоспермы (*Angardium*, *Angaropteridium*, *Paragondwanidium*, некоторые невроптериды) были также широко распространены. Папоротники были достаточно редки. Среди членистостебельных имелись различные еврамерийские таксоны (*Calamites*, *Autophyllites*, *Calamostachys*, некоторые *Sphenophyllum* и *Annularia*). Большинство растений птеридоспермо-кордантовой флоры не имело предков в более древних ангарских флорах и, вероятнее всего, появились в Ангарида вследствие миграций [Дуранте, 1995]. Возраст птеридоспермо-кордантовой флоры определяется как верхняя часть среднего — верхний карбон.

В течение позднего визе в окружавших Ангарский континент морских бассейнах (Таймырский полуостров, Северо-Восток России, Забайкалье, Северная Монголия, Восточный Казахстан) развивались эндемичные фауны, в которых не было конодонтов, фузулинид и других теплолюбивых групп [Ganelin, Tscherniak, 1996]. Более древние отложения относятся здесь к приколымской и неруинской сериям. Граница девона и карбона была подробно изучена на Омолонском массиве и установлена по конодонтам (по смене стандартных зон *praesulcata* и *sulcata*). По мнению М.Х. Гаджиева [1996], в Колымо-Омолонском регионе можно различить три стандартных конодонтовых зоны раннего турне (*sulcata*, *duplicata*, *sandbergi*). Позднетурнейские и ранневизейские зоны отличаются от стандартных зон, но могут быть легко с ними сопоставлены [Гаджиев, 1996]. Более молодые зоны были установлены лишь предварительно.

В более молодых отложениях здесь встречены два типа сообществ бореальной морской фауны.

1. Таймыро-Колымский тип сообществ (магарская серия Северо-Востока России и ее аналоги в других бореальных регионах) характеризуется исчезновением среди преобладающих брахиопод родов, близких к европейским. Появляются некоторые эндемичные роды (*Balakhonia*, *Orulganina*, *Verkhotomia*, *Sajakella*, филогенетическая ветвь *Flexaria-Balkashiconcha*). Комплекс магарских фораминифер представлен главным образом архедисцидами. Аммониты из нижней части магарской серии (*Goniatites americanus*, *G. granosus*, *Neoglyphioceras abramovii*) имеют визейский возраст. Раннебашкирский возраст верхней части магарской серии определяется по присутствию среднебашкирских аммонитов в нижней части вышележащей серии.

2. Верхоянский тип сообществ морской фауны (ольчинская и паренская серии Омолонского массива и их аналоги в других регионах) характеризуется низким разнообразием фаунистических комплексов и преобладанием эндемичных таксонов. Фораминиферы представлены преимущественно сидячими и агглютинированными формами. Среди брахиопод широко распространены несколько эндемичных родов (*Verkhoyania*, *Jacutoproductus*, *Jakutella*, *Taimyrella*) и примитивные анидантиты. Кораллы и трилобиты отсутствуют. Аммониты известны с нескольких уровней. Наиболее древний (*Yanshinoceras-Yakutoceras*) комплекс из нижней части ольчинской серии представлен эндемиками. Более молодой комплекс (*Diaboloceras-Kayutoceras*) является коррелятивом стандартной аммонитовой зоны *Diaboloceras-Axinobolus* (самые верхи башкирского яруса). Следовательно,

возраст нижней части ольчинской серии является позднебашкирским. Ее верхняя часть, содержащая очень бедную морскую фауну, возможно, имеет московский возраст.

Вышележащая паренская серия характеризуется новыми видами тех же эндемичных родов, которые встречаются в ольчинской серии. Кроме того, некоторые роды, близкие к восточноевропейским, появляются среди фораминифер (*Protonodosaria*) и брахиопод (*Waagenoconcha*, *Muirwoodia* и др.). Аммониты представлены позднемосковскими — касимовскими *Eoshamardites*. Присутствие ассельско-сакмарских аммонитов в нижней части вышележащей серии позволяет датировать возраст паренской серии как касимовский — гжельский.

Биостратиграфические выводы

1. Как показано выше, крупнейшим событием в истории ангарских флор был “острогский эпизод”, связанный с резким исчезновением теплолюбивых эндемичных лепидофитов вследствие глобального похолодания. Это событие распознается и в Гондване. Следовательно, этот уровень может рассматриваться как глобальное событие. Другие флористические границы могут быть прослежены только в пределах Ангарида.

2. Только турнейские — нижневизейские подразделения ангарской фаунистической последовательности имеют хороший корреляционный потенциал. Крупнейшая смена в более молодых (эндемичных) фаунах имела место вблизи границы магарской и ольчинской серий, совпадающей с основанием стандартной аммонитовой зоны *Branneroceras*—*Gastrioceras*. Этот уровень может быть прослежен как внутри, так и за пределами Ангарида. Другие границы могут быть использованы для корреляций только в пределах Бореального царства.

3. История ангарской биоты карбона показывает существование крупных резких смен флористических и фаунистических комплексов в середине этой системы. Тем не менее, ни одна из этих смен не совпадает с какой-либо из принятых границ между подразделениями карбона.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 01-05-64470 и № 03-05-64331).

Литература

- Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Т. 3. Верхний палеозой. Новосибирск: СНИИГТИМС, 1962. 568 с.
- Дуранте М.В. Реконструкция климатических изменений в позднем палеозое Ангарида (на основе фитогеографических данных) // Стратиграфия и Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 2. С. 25–37.
- Гаджиев М.Х. Средний палеозой Северо-Восточной Азии. Магадан: ДВНЦ ДВО РАН, 1996. 120 с.
- Зорин В.Т. Нижний карбон Минусинской впадины (Стратиграфия и растения). СПб.: ЗАО “Монитек”, 1998. 143 с.
- Мейен С.В. О возрасте острогской свиты Кузбасса и аналогах намюра в континентальных отложениях Северной Азии // ДАН СССР. 1968. Т. 180, № 4. С. 186–189.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справочное пособие. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Петерсон Л.Н., Зорин В.Т. К стратиграфии нижнекаменноугольных отложений северной части Минусинского прогиба // ДАН СССР. 1983. Т. 273, № 1. С. 176–178.
- Bourotz A., Einor O.L., Gordon M., Meyen S.V., Wagner R.H. Proposals for an International chronostratigraphic classification of the Carboniferous // Common problems of Carboniferous stratigraphy. 8-th International Congress of Carboniferous stratigraphy and geology. Moscow, 8–13 September 1975. Transactions. Vol. 1. Moscow: Nauka, 1975. P. 52–69.
- Ganelin V.G., Tscherniak G.E. Marine basins of Northeast Asia // The Carboniferous of the World. Vol. 3. Instituto Tecnológico GeoMinero de España, 1996. P. 207–234.
- Havlena V. The Namurian of Czechoslovakia and stratigraphic comparisons // V.M. Holub, R.H. Wagner (eds.). Symposium on Carboniferous stratigraphy. Prague: Geological Survey of Prague, 1977. P. 265–277.
- Meyen S.V. Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // Palaeontographica. 1976. Abt. B. Bd. 157, Lfg. 5/6. S. 112–157.

Viktor G. Ganelin, Marina V. Durante

Biostratigraphy of the Carboniferous of Angaraland

The floral and faunal succession of Carboniferous deposits of Angaraland and their correlation with East-European stratigraphical scale of the Carboniferous are briefly reviewed. An evaluation of the correlation potential of several main stratigraphical subdivisions and biostratigraphical boundaries of Angaran Carboniferous is given.

“Процесс эволюции 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. ... Процесс эволюции идет закономерно... *Как* проявляются эти закономерности, это мы видим, но *почему* они таковы, это пока скрыто от нас. Равным образом, почему организмы в общем прогрессируют в своей организации, мы не знаем”.

Л.С. Берг
“Номогенез”
1922 г.

Часть 3

К познанию закономерностей эволюции растений

Ю.В. Чайковский

Феномен эволюции организмов в понимании С.В. Мейена

Из научного наследия С.В. Мейена (1935–1987): к истории создания основ эволюционной диатропики

Ю.В. Чайковский

Россия, 103012, Москва, Старопанский пер., д. 1/5,
Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН

Феномен эволюции организмов в понимании С.В. Мейена

Рассматриваются основные представления современного номогенеза в форме, приданной ему С.В. Мейеном (1935–1987) и названной автором эволюционной диатропикой. Диатропика видит эволюцию как заполнение объективно существующей “таблицы” органических форм, в которой близкие “клетки”, обладающие одинаковым планом строения, составляют общий таксон. При этом порядок заполнения клеток жестко не задан. Эволюция выглядит как “сеть” со слабо связанными частями. Разнообразие семейств и родов переходит в разнообразие же этих таксонов (а не элемент в элемент).

Наука и идеология

Малайская притча гласит, что трое слепорожденных захотели узнать, каков слон. Попросили погонщика, он привел им слона и сказал: “Вот он, глядите”. Один из слепых оказался около хобота, другой под брюхом, третий у ноги слона, и каждый ошупал, что смог. Когда слон был уведен, первый из слепых сказал: “Слон подобен толстой веревке”, второй – “огромной бочке”, третий – “колонне”. Притча кончается словами: “И так спорили они без конца”.

Удивительно похоже на судьбу эволюционизма, особенно – биологического. Не знаю другой отрасли знаний, где так принято было бы выдавать свой частный опыт и личную склонность за общий закон природы. Едва ли не главным приемом здесь является такой: изучить какую-то группу организмов с какой-то точки зрения, подметить что-то общее, сопоставить его с одной из эволюционных доктрин и, если материал в нее уложился, объявить эту доктрину единственно истинной теорией. Другие доктрины либо не упоминаются, либо аттестуются как ошибочные. Ситуация скорее характерна для религии, чем для науки, что отчасти отражается в названиях основных эволюционных доктрин – дарвинизм и ламаркизм, обозначаемых именами тех, кто признан в качестве основателей. Более, насколько знаю, нигде в естествознании так не принято.

Поэтому неизбежен вопрос: является ли эволюционизм отраслью естествознания или чего-то дру-

гого? Блестящий теоретик А.А. Любищев не раз прямо говорил, что дарвинизм – не научная теория, а идеология. Ему все все прощали (считая его чудом), но из известных мне биологов долгое время один лишь С.В. Мейен, столь же блестящий теоретик, развивал эту мысль далее. Ныне дарвинизм аттестуют как идеологию многие. Среди ведущих теоретиков так полагает биофизик В.Л. Воейков.

Однако и другие учения тоже можно считать идеологиями – например, ламаркизм и номогенез. Хотя главное признаваемое ими свойство исторического преобразования организмов – тенденция к прогрессу, т.е. к усложнению строения организмов – является наблюдаемым фактом, однако ламаркизм исходит из тезиса, что строение нацело определяется функционированием (“функция определяет форму”), номогенез же, наоборот, – из тезиса, что “форма определяет функцию”, а это есть толкование фактов.

Мейен не только аттестовал в качестве идеологии дарвинизм и ряд других эволюционных доктрин, но и предложил выход: надо не искать факты, работающие на любимую доктрину, и не пытаться изложить чужую, эмоционально неприемлемую доктрину как свою собственную (это предлагал Любищев, но это не слишком получилось даже у него самого), а изучить весь корпус фактов, известных о какой-то крупной группе организмов, и основные доктрины, прилагавшиеся к этим фактам, а затем уже строить теорию. Такая программа доступна

лишь колоссальному уму, и Мейен сумел ее поставить и начал ее реализовывать для ископаемых вышших растений. Теория, к которой он пришел, оказалась плюралистической – некоторые прежние доктрины выступили в качестве не конкурентов, а аспектов общей теории.

Дарвинизм и марксизм

В 1977 г. Мейен сказал мне в ходе домашней беседы, что “дарвинизм конгениален марксизму” и что в этом-то кроется удивительная живучесть дарвинизма. Что и говорить, живучесть удивительная: упустив эволюционную роль едва ли не всех биологических открытий XX в., от дискретности гена (1901 г.) до обсуждаемых ныне генов морфогенетического поля, оконфузившись со всеми своими практическими рекомендациями, от массовых стерилизаций конца XIX в. до нынешних призывов проводить политические, хозяйственные и социальные реформы по принципу отбора наиболее приспособленных, дарвинизм не склонен видеть в этом ничего зазорного. Всякое открытие дарвинизм сперва яростно отрицает, затем молчит о нем, а после признания его научным сообществом заявляет, что всегда признавал и само открытие, и следующие из него идеи как свою неотъемлемую часть. Это действительно похоже на марксизм, однако марксизм принято третировать, а дарвинизм, хоть уже и не господствует в умах большинства, но преподается повсюду. В чем тут дело?

Прежде всего, не нужно видеть в этом ум одних и глупость других – просто у разных людей разные исходные установки (вот чему научил меня Мейен). Однако в разное время полезны (ведут к новому знанию) разные установки. Сказанное требует для своего осмысления нового теоретического аппарата. Таковой видится мне в методе познавательных моделей, который предложен в 1980 г. методологом А.П. Огурцовым и подробно описан в моей книге [Чайковский, 2001].

Дарвин, благопорядочный английский эсквайр (помещик) в качестве модели эволюции взял хорошо знакомую эсквайрам селекцию, т.е. выведение новых пород. Даже не пытаясь исследовать природные механизмы, он назвал движущий фактор эволюции естественной селекцией, т.е. положил в основу своего учения *аналогию*, на что современники не раз обращали внимание. Успех дарвинизма состоял, в этом смысле, в том, что аналогия оказалась злободневной. Но, как мне уже случалось писать [Чайковский, 1988, с. 105], аналогия хороша только для единомышленника, противника же она никогда не убеждает. Наоборот, парируя аналогию, он уверен, что опроверг и сам критикуемый тезис. Неспособность человека организовать нынешнее природопользование по аналогии с селекционной фермой и служит, на мой взгляд, одной из причин

недоверия нынешних ученых к дарвинизму как модели эволюции, а это влечет повышение внимания к суждениям, прежде игнорируемым. Другая причина видится в неуспехах марксизма.

Самое главное, на мой взгляд, упущение марксизма XX в. состоит в нежелании видеть разнообразие социальных устройств. В частности, одной фазой капитализма – империализмом – именуется (в том марксизме, которому нас учили), строй и Англии начала XX в, и фашистской Германии, и нынешних США, и даже нынешней Швеции, в некотором смысле социалистической. Естественно, при столь грубом взгляде на нынешнее социальное разнообразие, нельзя ожидать верных указаний на будущее, что, по-моему, и привело к конфузу всех нынешних реформаторов (а они сплошь марксисты по воспитанию и, как бы они это ни отрицали, по кругозору).

Нет, я вовсе не собираюсь топтать поверженного класика – в свое время марксизм, как и дарвинизм, сказал людям много нового и был не только полезен, но и неизбежен. Это банально, как банально и то, что всякая идея рано или поздно себя изживает. Мне только хочется понять самому и объяснить другим глубокий смысл в отмеченной Мейеном параллели между дарвинизмом и марксизмом.

Параллель становится понятной, если признать, что перед нами две идеологии, а вовсе не две научные (фактически обоснованные) теории, причем – идеологии, выражающие одно и то же мировоззрение. Что же это за мировоззрение? Мне уже не раз приходилось писать о нем как о *статистическом* мировоззрении. Оно стало безраздельно господствовать в науке как раз при Дарвине и Марксе, а в наши дни уступает *системному*. Последнее повсюду старается видеть функциональное единство, так что идея всепроникающей борьбы (хоть видов организмов, хоть социальных групп людей, хоть научных идей) теряет популярность. Теперь более популярны указания на сотрудничество и взаимозависимость. Уход от устаревшей идеологии отраден, но таит в себе новую опасность.

Тот же Любищев, в отличие от большинства своих современников, видел главные достижения разума вовсе не в универсальных схемах, а в “преодолении претензий на универсальность”. Системный подход являет собой именно такую претензию. В годы, когда системное мировоззрение едва начало прорубать себе путь в джунглях статистического, трудно было понимать Любищева, думавшего в рамках еще более нового видения мира – плюралистического. Лишь в наше время становится хоть сколько-то популярной та мысль, что в большинстве ситуаций ни одно решение, пусть и лучшее, не может быть единственно правильным. В этом мне видится суть нарождающегося *диатропического* мировоззрения, которое как раз и отвергает приемлемость единственных решений.

Замечу, что в эволюционизме зачинателем диатропического подхода был Мейен. Подробно об этом рассказано в книге: [Чайковский, 1990].

Место идей Мейена в эволюционизме

Любищев и Мейен замечательны не столько эрудицией, сколько необычными точками зрения на самые разные проблемы, ставшими отправными для множества исследований. Обоим в этом помогало удивительное умение общаться с людьми чуждых взглядов. Оба по сути развивали номогенез (и во многом именно они придали ему его нынешнюю форму), оба легко и охотно общались с дарвинистами и ламаркистами, а Мейен, кроме того, стоял у истоков экологического эволюционизма, широко развившегося уже после его смерти.

Несмотря на отдельные фразы о целостности, дарвинизм исходит из идеи зависимости судьбы организма от полезного признака, отсутствующего (или слабее развитого) у конкурентов. Организм, тем самым, неизменно выступает в дарвинизме как набор признаков. Аналогично, сообщество выступает как набор организмов. Весь же остальной эволюционизм, наоборот, по сути является представлением о преобразовании одних целостностей в другие, где элементы не заданы, а формируются вместе с целостностями. Сама идея происхождения вида в форме приспособления его к некой среде выглядит теперь примитивной.

Вновь обретают популярность старые учения. В частности, приходится вновь обращаться к основной идее номогенеза – к идее независимо ни от чего существующих законов эволюции организмов. Но не стоит думать, что на этом пути можно построить цельную теорию эволюции, поскольку на сегодня номогенез является чисто морфологической теорией, тогда как цельная теория должна включать и функционирование организмов (физиологию, экологию и этологию), о чем подробно говорится в моей книге [Чайковский, 2003]. И все же, если речь идет о вкладе Мейена, то надо говорить именно о номогенезе, добавляя к нему лишь некоторые обстоятельства палеобиогеографии, несущие экологический смысл.

С диатропической точки зрения, процесс эволюции состоит в заполнении объективно существующих референных таблиц. Они существуют, как и все законы природы, самостоятельно, независимо от наличия или отсутствия конкретных видов (точно так же, как теорема Пифагора была справедлива и до того, как кто-то начертил первый прямоугольный треугольник); но таблица редко заполняется целиком, и какие ее клетки заполнятся ныне, а какие останутся ждать пустыми, никто сказать не может. В этом случайность эволюции, согласно номогенезу.

Пусть референных таблиц мы почти никогда целиком выписать не можем, но сама идея выражать

разнообразие с помощью таблиц позволяет четко различать в эволюции три совсем разных процесса – заполнение прежде пустых клеток неизменной таблицы, преобразование прежней таблицы и появление совсем новой таблицы. До сих пор именно смешение трех процессов в один и не давало, помоему, возможности построить работоспособную (дающую полезные рекомендации) теорию эволюции. Стоит их разделить, как картина эволюции во многом проясняется, и связано это с именем Мейена [Чайковский, 2003, гл. 6].

Живое предстает экологическим, физиологическим и морфологическим единством. О последнем для растений писал Гете, для животных – Бюффон и Жоффруа, но только выявление Мейеном референной структуры любых разнообразий позволило говорить о морфологическом единстве природы как целого. Мы легко понимаем, что всякий вид занимает свое место в экосистеме (а именно – экологическую нишу), но оказывается, что и его строение задано не менее жестко. Именно этот факт позволяет строить систематику организмов.

Мейен и эволюционная систематика

Понимание эволюции как череды ветвлений родословного древа ведет свое начало от иерархической систематики, возникшей задолго до К. Линнея. Оно развито в XIX в. Э. Геккелем и господствует в литературе. Ей противостоит понимание эволюции как преобразования разнообразия, идущее от взглядов П.-Л. Мопертюи (около 1750 г.) и развитое в начале XX в. Л.С. Бергом и Д.Н. Соболевым. Нынешнюю форму номогенезу придали Любищев и в основном Мейен. Это направление в 1990 г. получило название эволюционной диатропики [Чайковский, 1990].

Геккель фактически исходил из постулата: единственным модусом эволюции является дивергенция (расхождение одного таксона на два) на всех уровнях, от популяции до типа или даже царства. Целью систематики было признано построение *филогений* (т.е. родословных древ – далее это слово употребляется только в данном смысле, если не оговорено иное), а не упорядочение разнообразия организмов, не выявление уровней их организации и способов взаимодействия организмов с миром. Филогенетик уверен, что система задается предшествующей эволюцией, причем механизмом дивергенции служит конкуренция. Но высшие таксоны не являются экологическими единствами, потому не конкурируют, и неясно, почему макроэволюция мыслится дивергентной.

Диатропика (у Мейена – *типология*) видит эволюцию как заполнение объективно существующей (подобно идее Платона) таблицы, в которой близкие клетки (обладающие общим *архетипом* – это

Сложность	Номера образцов						
	0	1	2	3	4	5	6
I							
II							
III							

Рис. 1. Таблица внешних форм листовых пластинок различной степени сложности; видны отчетливые параллельные ряды внешних форм (по горизонтали) и усложнения жилкования (по вертикали) (по: [Корона, 1987])

понятие по сути интуитивно) составляют общий таксон. Порядок заполнения клеток не задан жестко, хотя чаще всего заполняются клетки, соседние с уже занятыми, что и создает видимость дивергенции. После смерти Мейена появилось несколько изображений конкретных таблиц – например: [Дьяков, 2000, с. 11; Корона, 1987, с. 216] (рис. 1).

Для диатропики система – это реализованная часть таблицы логических возможностей данной группы организмов, мало зависящая от прежней эволюции группы. Этим хорошо объясняются факты параллелизма, но плохо – иерархичность *общепринятой* системы высших растений и животных. На сегодня синтез этих двух подходов к систематике не виден, но можно идти по пути, намеченному Мейеном. Сперва он отрицал филогенетику, а в 1984 г. сам построил схему эволюции голосеменных, которую назвал филогенией [Meуen, 1984; Мейен, 1992].

Но это – филогения в ином смысле. А именно, схема эволюции *отдела* голосеменных выглядит у Мейена *древом*, если рассматривать только *порядки* и *классы*: они порождают новые порядки и классы; но при этом нельзя сказать, какое *семейство* (и тем более *род*) происходит из какого, т.е. *разнообразие* семейств и родов *переходит в разнообразие* (а не элемент в элемент). Другие отделы детально им не рассмотрены.

Тем самым, “филогения по Мейену” – как бы грубый взгляд издали на процесс эволюции; если же взглянуть в нее детально, она предстает как *сетчатая* эволюция. Вместо прежнего понимания филогении как универсального детального процесса эволюции путем дивергенции, Мейен дал совсем новое ее понимание: эволюция выглядит как сеть,

однако отдельные ее части связаны слабо (между порядками и между классами сращений мало), схема их связей похожа на расходящиеся ветви, и эволюцию в рамках этих таксонов можно грубо представить *древом*, т.е. у Мейена *филогенетическое древо – грубая схема, не допускающая детализации*: виды, роды и многие семейства эволюционируют с “широкой трансгрессией признаков” [Мейен, 1992, с. 97].

Поясню это на одном примере. На рис. 2 приведена семофилогения женских фруктификаций ранних хвойных. Она распадается на три ветви: сверху экваториальные (N, S, T, U, V), посреди северные (L, M, O, P, Q, R) и внизу справа южный (K) роды. Ее точно повторяет изображенная на рис. 3 “пробная филогения ранних хвойных” [Meуen, 1997, р. 422, 432]. Это значит, что “филогения” основана на единственной семофилогении, на той семофилогении, какая “легла на карту”, т.е. согласно которой сходные формы росли в одной зоне. Слово “филогения” я взял в кавычки потому, что форма древа соблюдена тут весьма приблизительно (особенно в отношении семейств, названия которых помещены в “облаках”).

Флорогенез как свидетельство реальности эволюции

Конструируя свое понимание филогении голосеменных, Мейен открыл явление *глобального флорогенеза*: оказывается, все классы и почти все порядки происходят в экваториальной зоне, а вне

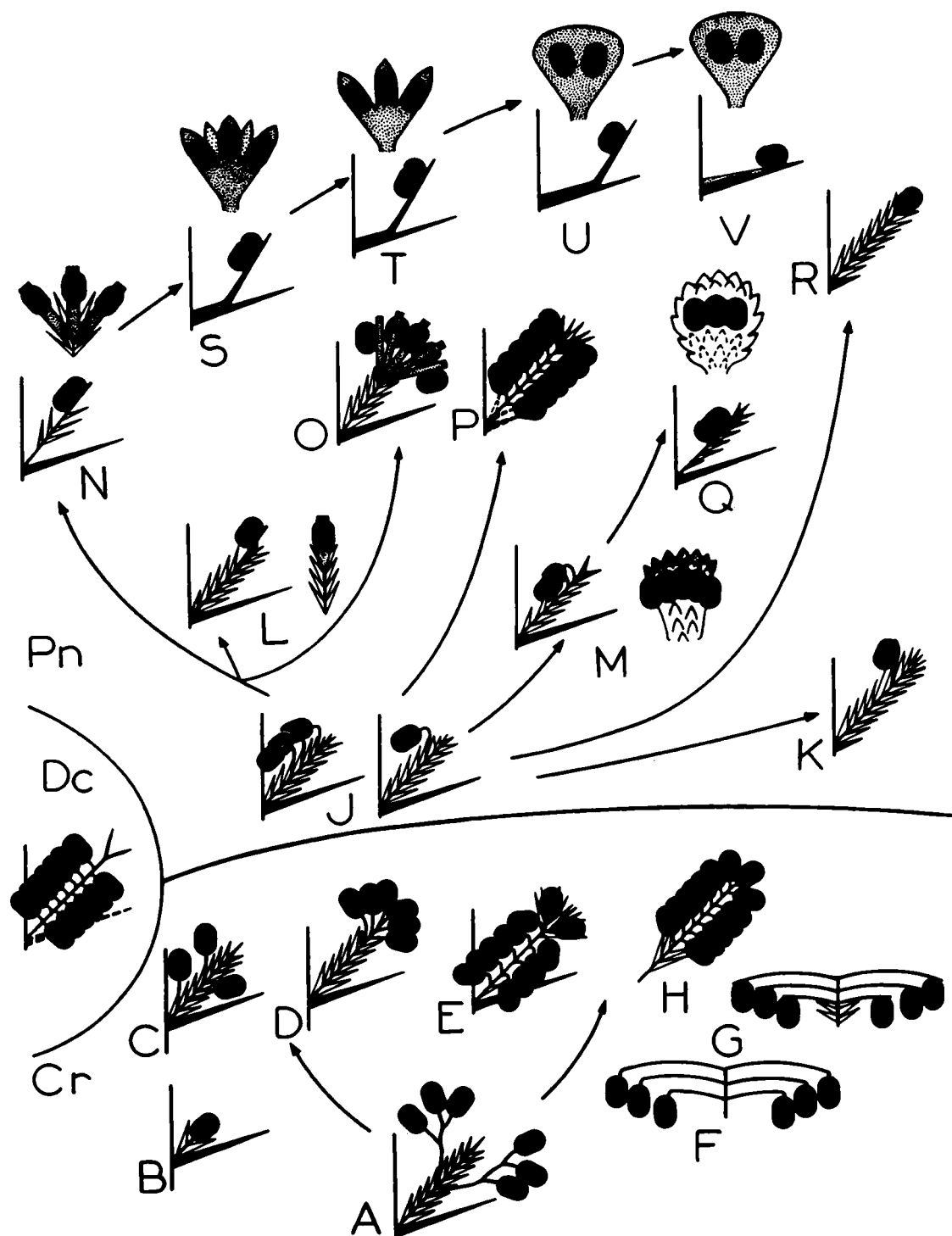


Рис. 2. Семофилогения женских фруктификаций ранних хвойных (по: [Мейен, 1997])

ее – только таксоны более низкого ранга. Это позволило ему поставить задачу – “положить филогению на карту”, т.е. проследить, как таксон эволюционировал, расселяясь. И тем самым отличать реальную эволюцию от вымышленной.

Для Мейена филогения реальна в той группе, где основные *семотифогении* (филогении отдель-

ных свойств или органов) легли на материал ископаемых данных, причем этих семотифогений достаточно, чтобы увидеть архетип преобразуемого таксона. Те семотифогении, которые выпали из этой процедуры, надо счесть параллелизмами, а те свойства, которые появились вне семотифогений – сальтациями.

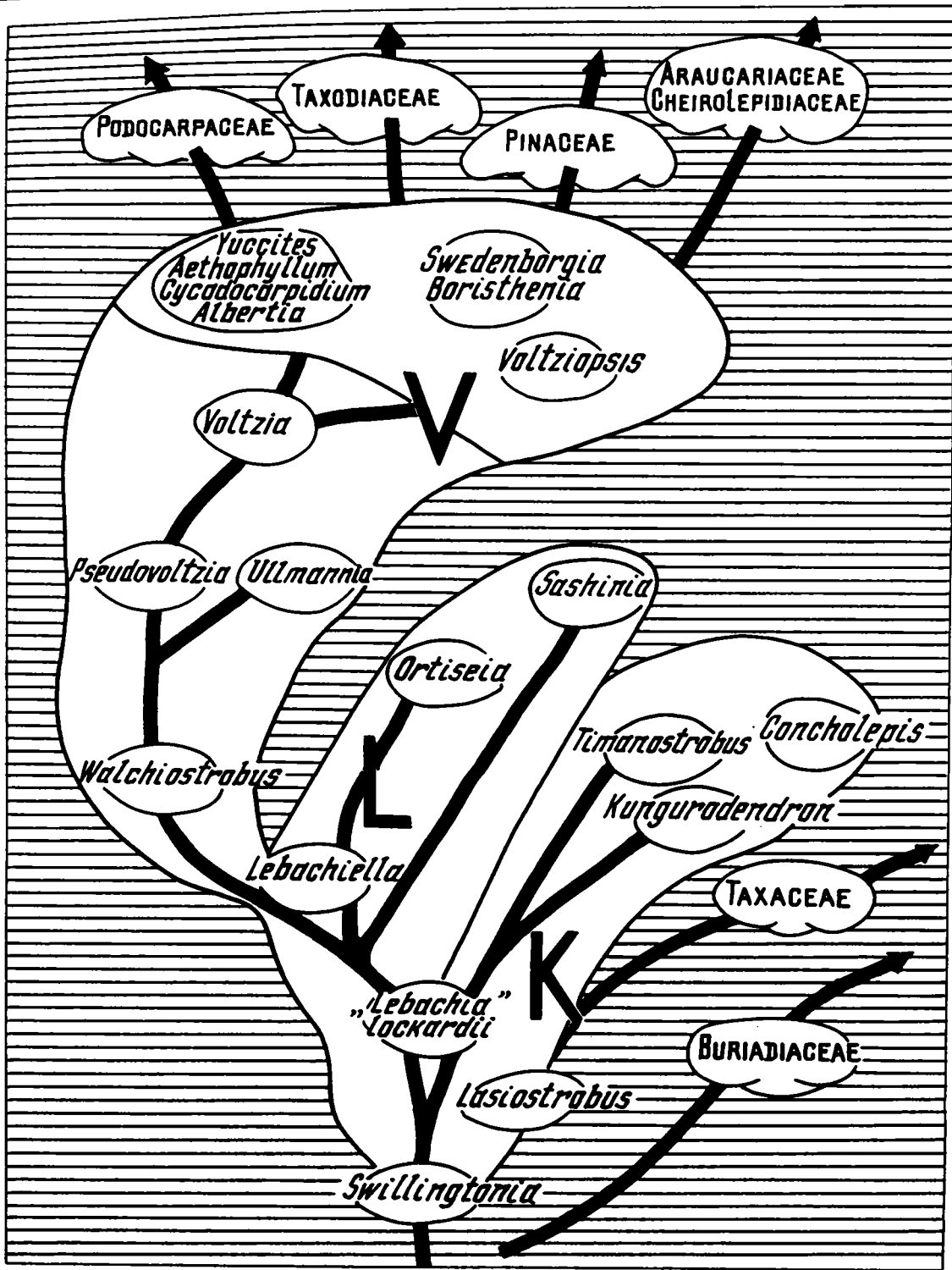


Рис. 3. Предполагаемая филогения ранних хвойных (по: [Meupen, 1997])

Декларируя это как идею, на самом деле Мей-ен строил филогению *по одной семофилогении*, если она ложилась на (грубый) палеогеографический фон. Например, для ранних (верхнепермских) хвойных, рассмотренных выше, это был абрис женской фруктификации, который оказался достаточ-

но характерен для каждой из трех палеогеографических зон – экваториальной, северной и южной; этот факт истолкован Мейеном как свидетельство происхождения каждого типа фруктификации в соответствующей зоне, а значит – друг от друга. Пусть это и грубо, но все-таки гораздо тоньше, чем

общепринятые “филогении”, вообще игнорирующие географию, а подчас и палеонтологию.

В целом открытие Мейеном флорогенеза и предварительное (эскизное) описание его механизма можно рассматривать как *первое фактическое доказательство факта эволюции*, тогда как прежние “доказательства” описывали лишь разнообразие ныне существующих организмов или разрозненные разнообразия ископаемых.

Напомню, что Любищев справедливо относил ископаемые к косвенным свидетельствам эволюции (правда, считал их наиболее близким к прямым) и полагал, что прямых доказательств эволюции вообще не бывает. Теперь можно сказать точнее: разумеется, любую историческую последовательность ископаемых остатков можно представить и как свидетельство естественной эволюции, и как итог последовательных актов творения, однако всю совокупность свидетельств глобального флорогенеза можно признать свидетельством творения только при допущении того, что Творец в процессе творения имитировал также и процедуру естественного расселения таксонов. Творец в таком понимании практически тождествен естественному процессу.

Литература

- Дьяков Ю.Т. Введение в альгологию и микологию. М.: Изд-во МГУ, 2000. 191 с.
- Корона В.В. Основы структурного анализа в морфологии растений. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1987. 272 с.
- Мейен С.В. Основные черты систематики и филогении голосеменных по палеоботаническим данным // С.В. Мейен. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М.: Наука, 1992. С. 40–105¹.
- Чайковский Ю.В. О формировании концепции Ч. Дарвина // Науки в их взаимосвязи. М.: Наука, 1988. С. 95–115.
- Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990. 272 с.
- Чайковский Ю.В. О природе случайности. М.: Центр системных исследований, 2001. 253 с.
- Чайковский Ю.В. Эволюция. М.: Центр системных исследований, 2003 (*в печати*).
- Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as shown by the fossil records // Bot. Rev. 1984. Vol. 50, № 1. P. 1–111.
- Meyen S.V. Permian conifers of Western Angaraland // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 96. P. 351–447.

Yuri V. Chaikovsky

Phenomen of organic evolution in the interpretation of S.V. Meyen

S.V. Meyen's (1935–1987) conceptions of organic evolution are briefly analyzed on the background of historical development of the modern evolutionism.

¹ Пер. с англ. изд. 1984 г.

Из научного наследия С.В. Мейена (1935–1987): к истории создания основ эволюционной диатропики

Методологические установки А.А. Любищева²

I

1. Теоретик не работает под диктовку эмпирической действительности. Новая теоретическая концепция позволяет увидеть в природе существенно новое.

2. Теоретик должен стремиться к экспликации исходных постулатов.

3. Исследователь должен считаться с неудобными для его концепции фактами и не удовлетворяться “обещаниями объяснений”³.

4. В дискуссии надо апеллировать не к слабым, но к сильным сторонам оспариваемой концепции и стремиться усилить аргументацию ее защитников.

5. Критика теории должна быть направлена не на ее ошибочные выводы, но на принципиальные недостатки ее предпосылок.

6. Если предпосылки опровергаемой теории не уточнены ее сторонниками, то это должны сделать ее критики.

7. Научную теорию следует рассматривать в многообразии логических возможностей, а не счи-



А.А. Любищев – “духовный отец” современного номогенеза

² Тезисы выступления С.В. Мейена и Ю.А. Шрейдера. Печатается по машинописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена. А.А. Любищев – энтомолог, один из крупнейших отечественных теоретиков биологии, взгляды которого оказали значительное влияние на научное мировоззрение С.В. Мейена. Подробнее о нем см.: Александр Александрович Любищев (1890–1972). М.: Наука, 1982. 143 с. Здесь и далее примечания в сносках принадлежат редакторам настоящего издания. Ю.А. Шрейдер – математик, логик и методолог науки, философ и католический богослов, друг С.В. Мейена. Принимал активное участие в изучении и популяризации научного наследия А.А. Любищева.

³ Выражение Н.Я. Данилевского из книги “Дарвинизм. Критическое исследование”. СПб, 1885, 1889.

тать ее заранее единственно допустимой из априорных “натурфилософских” соображений (принцип ясности альтернатив).

II

8. Мир не хаос, но космос, и наука имеет право апеллировать к действительным законам гармонии, воплощаемым в многообразии природных объектов.

9. Законы гармонии могут быть не проявлены в эмпирическом материале из-за случайных факторов.

10. В многообразии объектов должно искать объединяющую их “естественную систему”, которая позволяет судить о природе объекта по его положению в системе.

11. Теория призвана описывать мыслимое многообразие явлений, открывая в нем единство гармонии, а не ограничиваться описанием наличной эмпирии.

12. Поиск объективных законов гармонии связан с открытием в природных объектах глубинных математических структур.

13. Эмпирические объекты, их естественные классы, формы и функции — это разные уровни реальности, которую надо изучать диалектически, а не путем редукции к единому уровню.

III

14. Форма не определяется функцией, но управляется специфическими законами гармонии, будучи приспособленной к выполнению ряда функций.

15. Закрепление за формой той или иной функции, превращение ее в “орган” — процесс отличный от возникновения формы (диалектика целесообразности и причинности).

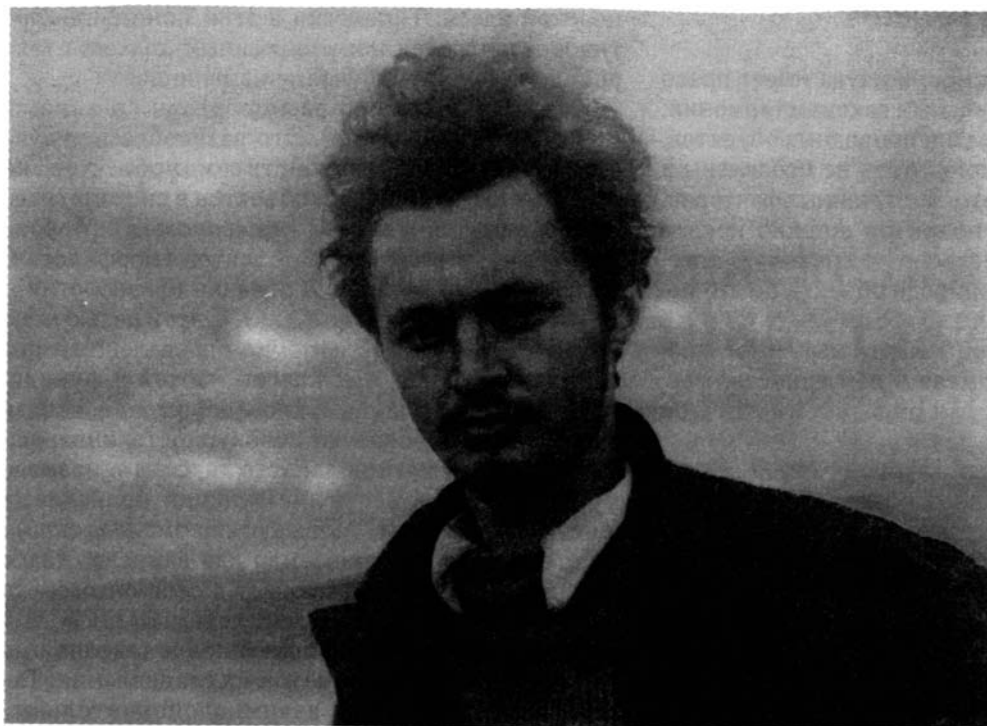
Типология⁴

1. *Теория типов*, представление о том, что организмы разделяются на крупные систематические группы, каждой из которых отвечает определенная структура (*тип*, архетип), инвариантная в пределах группы. Основы типологии заложены в конце XVIII в. (Ф. Вик-д'Азир, И. Гете и др.). Делались попытки свести все разнообразие организмов к небольшому числу или даже к единственному типу, преобразование которого дает все организмы. С другой стороны в рамках типологии развилось представление, что систематической группе любого ранга свойствен некий идеальный тип, а конкретные организмы, в силу их изменчивости, отклоняются от типа. Такой тип сопоставляется с плато-

новской идеей. Типологии в этом понимании противопоставляется популяционный подход, ставящий во главу угла изучение изменчивости.

2. Общее учение о разнообразии организмов (как и любых объектов). Это разнообразие изучается путем выявления свойств самих объектов (*мерономия*) и группировки объектов в систематические группы, или таксоны (*таксономия*). Мерономия выявляет структуру объектов (морфология), их внутреннее функционирование (физиология) и роль в экосистемах (экология). С этой целью мерономия расчленяет объекты по определенным правилам на *мероны*, т.е. классы частей и функций (примеры меронов: рука, кровообращение, паразитизм). Мероны образуют совокупность, инвариантную для всех членов данного таксона и называемую *архетипом*. Части или функции, принадлежащие одному мерону, называются *гомологичными*. Типология, рассматриваемая как единство таксономии и мерономии, включает в себя онтогенетический и филогенетический аспекты, поскольку полная характеристика архетипов и таксонов может быть дана лишь с учетом их становления. Таксономия и мерономия взаимодополнительны... Выделение и изучение меронов требует хотя бы предварительного выделения таксонов и, наоборот, сказывается на объеме и характеристике таксонов. К мерономии относятся все конкретные биологические дисциплины, результаты которых могут быть использованы в таксономии. С другой стороны, каждое мерономическое наблюдение осмысленно только при указании таксона, к которому оно относится. Не зная таксономии организмов, невозможно обеспечить воспроизводимость результатов и определить допустимые пределы экстраполяции результатов наблюдения. Отсюда следует *основная задача типологии*: получить такие таксоны, чтобы их состав не менялся при смене используемых признаков. Тогда по небольшой выборке можно судить о всех остальных членах таксона. Предлагалось считать, что чем лучше выполняется это требование, тем естественнее система (не путать с критерием естественности, вводимой филогенетикой, которая считает естественной систему, отражающую филогению таксонов). Пока неясно, можно ли построить одну естественную систему организмов или неизбежно параллельное существование нескольких независимых естественных систем, отражающих разные группы признаков. При построении естественной системы приходится учитывать и то, что степень выдержанности каждого признака как у таксонов, так и у меронов жестко не детерминирована. У отдельных представителей таксона или мерона может отсутствовать даже ведущий признак. Так, заразиховые (*Orobanchaceae*) полностью или почти лишены главного мерона растений — хлорофилла, а колючки кактусов, относящиеся к мерону “лист”, лишены листовой пластинки.

⁴ Статья, написанная для “Биологического энциклопедического словаря” (М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.). В печать не пошла. Публикуется по машинописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена. Ввиду многозначности термина “типология”, типологию в понимании Мейена (см. пункт 2 настоящей статьи) предложено называть *эволюционной диатропикой* (подробнее см.: Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990. 272 с.).



С.В.Мейен в период увлечения номогенезом Л.С.Берга. Конец 50-х годов XX столетия

Тип⁵

I. В *типологии* – идеальный образ представителей данного таксона (то же, что и архетип).

II. В таксономии – характерный (типичный) представитель таксона, несущий его основные диагностические признаки.

III. В систематике организмов – высшая по рангу таксономическая категория (тип Chordata, хордовые); в ботанике в том же значении употребляется термин отдел (division), рекомендуемый Международным кодексом ботанической номенклатуры (отдел Chlorophyta, зеленые водоросли)...

Из заметок, записей бесед и переписки по проблемам эволюционной диатропики

А.А. Любичеву⁶

13 июня 1970 г.

...Долгие годы (примерно с 3-го курса, т.е. почти 15 лет) основой моего мировоззрения был скепсис, может быть даже агностицизм. Начало положила

⁵ Из статьи "Тип", написанной для "Биологического энциклопедического словаря" (М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.). Статья в печать не пошла. Публикуется по машинописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

⁶ Печатается по машинописной копии, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

книга Берга⁷. Я понял, что дарвинизм небесспорчен. Но номогенез в том виде, как его преподавал Берг, меня тоже не удовлетворил, прежде всего своей некоторой иррациональностью. У меня всегда оставалось впечатление, что Берг уловил некоторый эпифеномен⁸, заменил истинное понимание термином. Кроме того, он занял позицию "или – или", которая мне никогда не импонировала. Последующие годы я немало потратил времени на Шмальгаузена⁹, Майра, Симпсона, Стеббинса¹⁰, Синнота¹¹, Тахтаджяна¹², снова Берга, Вавилова и многих других. Но это столкновение концепций в моем сознании рождало и утверждало только скептицизм. Синтетисты казались мне остроумными, но довольно примитивными,

⁷ Берг Л.С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Пг., 1922. I–VIII, 1–306 с.

⁸ Явление, не имеющее собственной сущности, возникающее как результат взаимодействия других сущностей ("элементарных реальностей", в терминологии А.А. Любичева). Подробнее см.: Любичев А.А. Редукционизм и развитие морфологии и систематики // А.А. Любичев. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С. 218–247.

⁹ И.И. Шмальгаузен – отечественный зоолог, сранительный анатом и эволюционист, действительный член АН СССР, создатель теории стабилизирующего отбора.

¹⁰ Э. Майр, Дж.Г. Симпсон, Г.Л. Стеббинс – ведущие американские биологи-эволюционисты, одни из главных идеологов синтетической теории эволюции.

¹¹ Э. Синнот – американский ботаник, специалист по морфогенезу растений.

¹² А.Л. Тахтаджян – отечественный ботаник, действительный член АН СССР. По эволюционным воззрениям – селекционист.

слишком рациональными и часто самонадеянными. Их противники слишком часто укрывались от механизмов, конкретных объяснений терминами, ссылками на иррациональные начала. Последние меня не очень пугали: если есть люди, которые всю жизнь не могут понять сущность логарифмов, то почему не может быть вещей, которые не в состоянии осознать все человечество, даже самые гениальные его представители. Но все же подобный подход закрывает проблему и вот с этим-то я не мог примириться... Точно также меня не очень удовлетворил и Тейяр де Шарден¹³. Например, его радиальная энергия может быть тоже не более, чем слово.

Знакомство с Вашими работами резко изменило направление моих мыслей. В них конкретизировались многие положения ортогенетической концепции. Благодаря некоторым другим публикациям (Урманцева¹⁴ и, как не смешно, Тахтаджяна), я начал много думать об изоморфизме законов природы, поэтому многие аналогии, приводимые в Ваших работах (узоры на окнах¹⁵ и др.), я начал понемногу воспринимать как гомологии, помня, конечно, что “сравнение не доказательство”. Особенно важную роль сыграли Ваши статьи на английском (о противоречиях¹⁶ и о критериях реальности¹⁷), а также в Свердловском сборнике¹⁸. Как раз перед этим мне пришлось в связи с работой над докторской пропустить через голову большое количество палеоботанических данных. Потом прочел Синнота “Морфогенез растений”¹⁹ и Уоддингтона “Морфогенез и генетика”²⁰. Подоспела книга Бернала²¹ с его кристаллографическими идеями (об

этом же много интересного в книге Шафрановского “Симметрия в природе”²²). Сыграла роль и статья Урманцева в “Вопр. филос.”, № 12, 1968²³.

...Вот на этой-то стадии я вдруг почувствовал какую-то позитивную программу, из скепсиса стала вырастать некоторые убеждения, начали устанавливаться связи, которых до этого я не чувствовал...

...Ниже я даю перечень некоторых отдельных параграфов, уложить которые в логическую цепь еще предстоит, так же, как и доказать многие положения.

1. Номогенез (ортогенез или, выражаясь более стыдливо, канализация развития) – зарегистрированный факт, причинная основа которого неясна. Точно также мы видим проявления гравитации, но пойти дальше этого термина не можем.

2. В сущности аналогичное положение вещей наблюдается и в морфогенезе (если понимать этот термин в онтологическом смысле, как это сейчас принято у ботаников). Мы практически не знаем природу сил, направляющих формообразование, обеспечивающих тот или иной вид симметрии. Установление понятий типа “норма реакции” и т.д. не решает вопроса. При формообразовании кристаллов (неорганических) ведущую роль играет химическое сродство, особенности молекулярной структуры элементарных слагаемых, их комплементарность. Это как бы контактный детерминизм.

При морфогенезе тоже наблюдается нечто подобное, своего рода контактный детерминизм, когда развитие одного зачатка сопряжено с развитием соседнего.

Но, помимо этого, в морфогенезе осуществляется развитие однотипных органов, разделенных большими промежутками, заполненными индифферентными (насколько мы знаем) участками и не содержащими сколько-нибудь явные каналы связи этих органов. Этот тип детерминации я пока условно обозначу как дистанционный. Поиски химических команд в дистанционной детерминации пока не увенчались успехом. Различные вещества, вроде ауксинов, оказываются, как правило, неспецифичными по своей природе и скорее играют роль триггера или просто возникают как следствие, а не причина. В подобных случаях гораздо вероятнее участие полей (может быть, что-то вроде биологических полей Гурвича²⁴). Пространственные типы этих

¹³ П. Тейяр де Шарден – французский ученый иезуит, теолог, антрополог, археолог, геолог и палеонтолог. Развивал концепцию, согласно которой в основе эволюции лежит имманентная всему сущему духовная “радиальная” энергия, количество которой все время возрастает. Непосредственной движущей силой эволюции Тейяр считал целеустремленное сознание, присущее в скрытом и несовершенном виде уже атомам и молекулам. Эволюция, по Тейяру, стремится к конечной цели – единению с Богом (к “точке Омега”). Подробнее см.: *Тейяр де Шарден П. Феномен человека*. М.: Наука, 1987. 240 с.

¹⁴ Ю.А. Урманцев – отечественный теоретик симметрии и системолог, друг С.В. Мейена.

¹⁵ Имеются в виду морозные узоры на окнах. Подробнее см.: *Любищев А.А. Морозные узоры на стеклах (наблюдения и размышления биолога)* // *Знание – сила*. 1973. № 7. С. 23–26.

¹⁶ On some contradictions in general taxonomy and evolution // *Evolution*. 1963. Vol. 17, № 4. P. 414–430.

¹⁷ Philosophical aspects of taxonomy // *Ann. rev. Entomol.* 1969. Vol. 14. P. 19–38.

¹⁸ Систематика и эволюция // *Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция*. Тр. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1966. С. 45–57.

¹⁹ *Синнот Э. Морфогенез растений*. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. 603 с.

²⁰ *Уоддингтон К. Морфогенез и генетика*. М.: Мир, 1964. 308 с.

²¹ *Бернал Дж. Возникновение жизни*. М.: Мир, 1969. 391 с.

²² *Шафрановский И.И. Симметрия в природе*. Л.: Недра, 1968. 184 с.

²³ *Урманцев Ю.А. Полиморфизм и изоморфизм в живой и неживой природе* // *Вопр. философии*. 1968. № 12. С. 77–88.

²⁴ А.Г. Гурвич – выдающийся отечественный морфолог, физиолог, биохимик, биофизик и теоретик биологии; создатель теории биологического поля (1944 г.); друг А.А. Любищева, оказавший решающее влияние на становление его биологического мировоззрения. Подробнее о биологических полях в понимании А.Г. Гурвича см.: *Белоусов Л.В., Гурвич А.А., Залкинд С.Я., Каннегисер Н.Н. Александр Гаврилович Гурвич*. М.: Наука, 1976. 203 с.; *А.А. Любищев – А.Г. Гурвич. Диалог о биополе*. Ульяновск: Ульянов. гос. пед. ун-т, 1998. 208 с.

полей могут быть установлены по чистым формам, наименее подверженным влиянию среды (об этом ниже). Интерференция полей еще больше усложнит картину.

3. Предполагать существование поля, протяженного во времени (нечто вроде радиальной энергии Шардена) и обеспечивающего смену форм в геологическом времени, пока трудно, нет данных. Конечно, вопрос об эволюции полей совершенно не разработан. Известные нам поля меняют во времени лишь интенсивность, но не природу. Можно допустить константность во времени и биологических полей. Последние (наподобие сингонии в кристаллографии) могут быть разных модификаций. Ограниченность модификаций, в конечном счете, обуславливает ограниченность формообразования.

4. Речь, таким образом, не идет о детерминации в смысле финализма или диригизма. Скорее надо говорить о все более полном осуществлении требований поля той или иной модификации. Ограничение такому осуществлению кладут внешние и внутренние условия (я понимаю условность различия между внешним и внутренним). Внешние условия — среда, внутренние — психика (в данном контексте).

5. Главное доказательство существования наиболее общих детерминаторов дистанционного типа (я помню, что слово детерминатор уже использовалось в другом смысле — “детерминаторы и гены”²⁵) — повторность структурных типов, их изоморфизм в разных линиях, проявление их вне всякой видимой связи с внешней средой (скорее вопреки, чем благодаря ей). Смена одной модификации на другую в одной группе организмов — свидетельство, что поля объединены в семейства (или ряды). Здесь, конечно, надо подумать о явлениях фасциации структур, что они означают.

6. Среда, как правило, подавляет детерминацию и контактного, и дистанционного типа (это видно в кристаллах и в живых существах). Приспособление к среде идет как путем искажения имманентной структуры (особенно на первых стадиях эволюции группы, после того, как она сменила экологическую нишу и т.д.), так и в обратном направлении. Приспосабливаясь к среде, испытывая лишь опосредованное ее влияние, организм получает все большую свободу в проявлении имманентных структур. Детерминация не сдерживается столь жестоко. Это видно в палеонтологии (развитие элементов симметрии у наземных растений происходит со временем, причем раньше в микроструктуре, потом в макро-

признаках, — я имею в виду геологическое время, т.е. палеоботанические наблюдения. Например, древнейшие наземные растения проявляют спиральность в трахеидах, а спиральность и элементы симметрии в “гросс-морфологии”²⁶ проявляются позже, иногда только у покрытосеменных). Вообще, именно палеонтологические и, особенно, палеоботанические данные здесь особенно важны. Мы очень часто видим, как со временем организмы набирают все больше элементов симметрии, особенно с переходом к пассивному плаванию, к жизни колониями в обстановке бен-тоса и т.д.

7. Тем самым, если исключить приобретение чисто адаптивных черт, среда рассматривается как препятствие к осуществлению имманентных, изначально запрограммированных в живом структур, как источник отклонения от них. Современная синтетическая теория показывает нам механизм этих отклонений. Руководимое психикой “упражнение и неупражнение” через стабилизирующий отбор ведет к видоизменению, усилению или утрате частей. Конечно, есть и другие возможности преобразований. Но не среда — причина появления первого члена в ряду гомологичных органов (я пишу сейчас все очень категорично, но только из-за необходимости краткого изложения; всюду надо бы поставить множество оговорок).

8. Как и в минералогии, предстоит изучить связь химизма с определенным семейством (или рядом) полей (“сингоний”). Однако едва ли эти связи будут облигатными (как у графита и алмаза).

9. Говоря о полях, я учитываю, что это тоже может быть только слово. Может быть, лучше говорить о проявлении законов всеобщей морфологии природы, вроде кристаллографических. Может быть лучше говорить о всеобщей кристаллографии, частными случаями которой являются обычная и “живая” кристаллография. Здесь можно вспомнить, что сейчас Землю рассматривают как кристалл и многое этим объясняют (я имею в виду работу Стоваса и др.). Но это не снимает вопрос о детерминации кристаллических структур. Мне кажется, все равно надо говорить о контактной и дистанционной (руководимой полями) детерминации. Эта всеобщая кристаллография даст нам идеальные и несуществующие в природе формы, точно так же, как кристаллография минералов (идеальных кубов, додекаэдров и т.д. в природе не существует). Тогда всеобщая морфология распадется на две части. Одна из них — констатационная — учение об идеальных формах в живой и неживой природе. Вторая — интерпретативная — об эпигенетических яв-

²⁵ В данном месте С.В. Мейен, цитируя по памяти название книги К. Уоддингтона “Организаторы и гены”, употребляет термин “детерминатор” вместо “организатор”. Очевидно, в данном контексте имелись в виду *детерминанты* индивидуального развития.

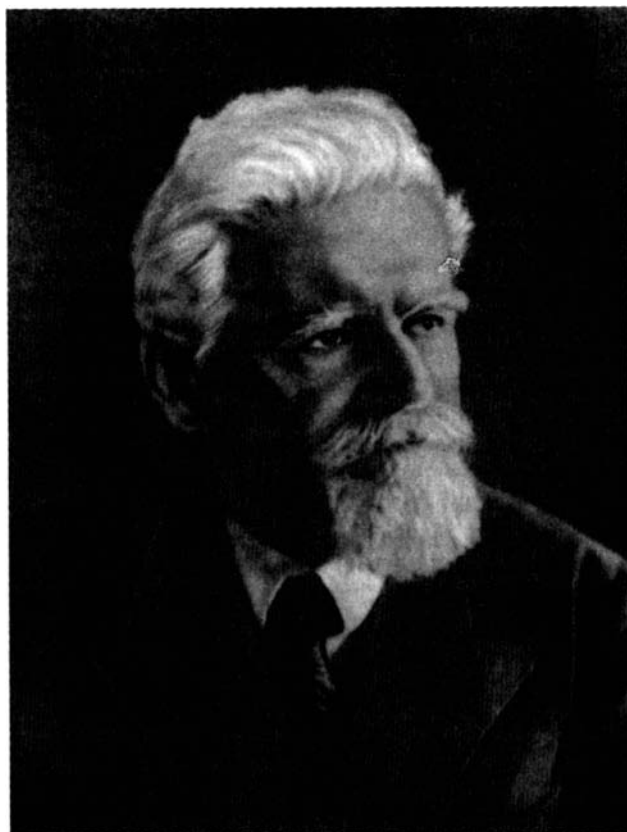
²⁶ Русская калька с англ. термина “gross-morphology”, означающего внешнюю макроморфологию в противопоставлении “внутренней морфологии” (=анатомии).

лениях²⁷, об эпиструктурах, искажениях, преобразованиях, их факторах и т.д.

10. Теперь о проблеме психического. Возможно, сейчас самое время вспомнить идеи психического континуума, в котором отдельные сознания — сгустки (об этом хорошо написано у Шредингера в “Что такое жизнь?”²⁸). Тогда это тоже своего рода поле, пространственные законы которого совершенно неясны. Психика — важнейший фактор преобразования и “искажения” форм у животных. У растений, видимо, психическое начало сведено к минимуму и основные “искажения” — за счет отношения к свету, субстрату, гравитации, сопряженной эволюции с животными и т.д. У грибов дело иначе из-за отсутствия фотосинтеза. Может быть основные ветви живого и связаны с отношением к психике. Может быть, соответственно их надо разделить на “психофильные” и “психофобные”. Что у животных психика развита с одноклеточных видов из опытов с парамециями, у которых получают доказательство условных рефлексов (очень не люблю это слово; в действительности, это, мне кажется, лучше называть обобщением опыта). Когда говорят о примитивности психики у животных и нецелесообразности их действий, я обычно вспоминаю поведение находящейся в панике толпы людей, крестовые походы, убийства из-за ревности и т.д., не говоря уже о некоторых политических мотивах.

Я понимаю, что в этом пункте мы вплотную подходим к пантеизму, но, может быть, в этом нет ничего страшного, если не добавлять в это мировоззрение антропоморфизм.

11. Наряду с психикой возникает вопрос о симбиозе и симбиогенезе. Налипание органических частиц в первичном бульоне на минеральные частицы (по гипотезе Бернала, если она верна), образование



Л.С. Берг — создатель концепции номогенеза, или эволюции на основе закономерностей

плодового тела у миксомицетов и миксобактерий, образование сверхорганизмов, симбиоз разных организмов, скорее всего, — звенья одного ряда. Мне кажется, что сюда же надо отнести и конъюгацию, а значит, и любовь (поэтому-то этот вопрос я включаю сразу после психики и наряду с ней).

Итак, три основных кита: всеобщая кристаллография с двумя типами детерминации, психика, симбиоз+пол. Взаимодействие этих трех переменных определяет развитие живого. Здесь есть место и для номогенеза, и для механизмов, которыми с таким увлечением занимаются синтетики...

Из ответного письма А.А. Любищева С.В. Мейену²⁹

17 августа 1970 г.

...Письмо Ваше я прочел с большим интересом и очень рад брожению мыслей, которое у Вас наблюдается...

Эволюция Ваших мыслей очень интересна и до известной степени напоминает мою собственную. Когда-то и я был материалистом и дарвинистом.

²⁹ Печатается по машинописному оригиналу с рукописной правкой А.А. Любищева, хранящемуся в научном архиве С.В. Мейена.

²⁷ Эпигенезом называется представление об эволюции, как идущей путем истинного новообразования под воздействием внешних факторов. В таком понимании эпигенез противопоставляется взгляду на эволюцию как преформацию, т.е. (1) осуществление или развертывание заложенных в организме потенций (начал) или (2) обусловленности исторических изменений организмов внутренними, имманентными законами развития органического разнообразия. Эпигенетической точки зрения придерживаются дарвинизм (в том числе, так называемая “синтетическая теория эволюции”) и различные школы ламаркизма. Позицию преформизма во втором значении разделяет номогенез. В данном контексте Мейен называет эпигенетическими явления, структуры, преобразования, факторы и т.д., связанные с действием на эволюционный процесс внешних (в том числе, селекционистских) факторов. Подробнее об антитезе понятий эпигенеза и преформации в эволюции см.: Любищев А.А. Понятие эволюции и кризис эволюционизма // А.А. Любищев. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С. 133–149; Мейен С.В. Памяти А.А. Любищева // Александр Александрович Любищев: Творческий портрет. Ульяновск: “Симбирская книга”, 2001. С. 4–71.

²⁸ Шредингер Э. Что такое жизнь? С точки зрения физика. М.: Атомиздат, 1972. 88 с.

Потом была встреча с А.Г. Гурвичем и, наконец, я сполз окончательно в болото всяких идеализмов...

Очень приятно, что книга Берга на Вас произвела такое впечатление... Конечно, книга Берга — только начало большого пути. Для него номогенез не был главной целью жизни и он даже не сразу понял, какого духа он выпустил. В книге он старается держаться материалистических догматов, так как в то время механизм господствовал в науке. Но я помню, в разговоре я ему сказал: "Ваши противники, Лев Семенович, правы в одном: номогенез несовместим ни с механизмом, ни с материализмом". Он мне ответил: "Да, теперь я вижу, что это действительно так". Неосознание им своей метафизики или онтологии — главный дефект книги Берга. Могут возражать: существуют материалистические формы номогенеза. Конечно, но они охватывают только часть номогенеза вообще.

Сейчас я прочел вновь "Происхождение видов" Дарвина, его же автобиографию и избранные письма, старые книги: "Дарвинизм" Данилевского, читаю сейчас самую толстую антидарвинистическую книгу Виганда³⁰, и все больше убеждаюсь, что именно дарвинизм, т.е. селектогенез — глубоко иррациональное учение: это, как правильно сказал Данилевский, философия (и притом дурная философия), а не настоящая наука...

Считать синтетиков остроумными я не согласен: там очень много умных, честных, образованных и талантливых, и вообще почтенных людей, но всех их объединяет упрямое и вовсе не остроумное желание заткнуть щели в биологию проникновению идеализма...

Тейяр де Шарден меня не удовлетворяет: он слишком примиренчески относится к дарвинизму и многое, что осуждается у него официальными католическими кругами, осуждается также и мной. Я, пожалуй, вправе сказать, что во многих отношениях я больший католик, чем иезуит Тейяр...

Представление о том, что истинное развитие имманентно, не зависит от среды, а среда только отвлекает в сторону или даже может задержать развитие, восходит к Ламарку и, конечно, в значительной степени соответствует противоположению арогенеза и идиоадаптации (Северцов³¹ отметил много интересных фактов и дал им хорошее название, но сущности их он не понял)...

Различение контактной и дистанционной детерминации неплохо, но законен вопрос: существует ли контактная детерминация — ведь атомов-то в

форме крошечных телец не существует, а Эйнштейн все стремился свести к полям.

Вы повторяете старый интеллигентский предрасудок, что может быть в пантеизме нет ничего страшного, если не добавлять в это мировоззрение антропоморфизм. Истинное свободомыслие заключается в том, чтобы рассматривать любые онтологические гипотезы как допустимые, но если мы встречаемся с действительно страшными представлениями (борьба как начало всего), то надо сделать так, чтобы их смягчить...

Ю.А. Урманцеву³²

28 декабря 1971 г.

...Люди вроде Яблокова, Пономаренко³³, Гилярова³⁴ считают, что они ушли далеко вперед от Шмальгаузена, Майра, Симпсона и других синтетистов. Они убеждены, что их с синтетистами разделяют существенные расхождения во взглядах. Но со стороны прекрасно видно, что все их расхождение — сущий пустяк, второстепенные мелочи. В том, что делаете Вы и о чем думал Вернадский, они не видят вообще ничего полезного для себя. Биосимметрия, биоизомерия, теория поли- и изоморфизма, параллелизмы³⁵ — все это для них что-то совершенно побочное, не имеющее *решительно никакого* отношения к теории эволюции, теории систематики, а может быть и к теоретической биологии вообще. В лучшем случае это воспринимается как одно из средств описания форм и не более.

Я уже не в первый раз сталкиваюсь с этими людьми по этим вопросам. И каждый раз остается какое-то двойственное чувство. С одной стороны, я рад (и за Вас, и за себя попутно), что мы продвинулись дальше. С другой стороны, как говорил Гете, "можно дойти до безумия, слыша повторение заблуждения, от которого сам едва избавился". Ваша вторая теорема (закон соответствия или параллелизмов)³⁶ уже кажется мне совершенной очевидно-

³² Печатается по рукописной копии, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

³³ А.Г. Пономаренко — палеоэнтомолог, эволюционист.

³⁴ М.С. Гиляров — энтомолог, эволюционист, действительный член АН СССР.

³⁵ Обо всех этих понятиях в интерпретации Ю.А. Урманцева см.: *Урманцев Ю.А.* Симметрия природы и природы симметрии (Философские и естественнонаучные аспекты). М.: Мысль, 1974. 229 с.

³⁶ Указанная теорема гласит: "Любой объект данных p -тых полиморфических рядов должен обязательно однозначно (изоморфно) или одно-многозначно (гоморфно) или много-многозначно (полиморфно) в той или иной мере соответствовать другим объектам других полиморфических рядов" (*Урманцев Ю.А.* Изомерия в живой природе. I. Теория // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 2. С. 164). Согласно первой теореме Урманцева, "любой объект должен обязательно принадлежать к тем или иным ? ($p=1, 2, 3, \dots$) полиморфическим "рядам" с Z_p законами комбинирования и p "первичными" элементами l видов" (там же).

³⁰ Речь идет об известном трехтомном исследовании немецкого ученого Альберта Виганда "Дарвинизм и естествознание Ньютона и Кювье" (1874–1877 гг.), содержащем подробную, ставшую классической критику дарвинизма. Автор аналогичного труда на русском языке ("Дарвинизм. Критическое исследование", 1885, 1889) — Н.Я. Данилевский получил прозвище "русского Виганда".

³¹ А.Н. Северцов — известный отечественный зоолог, сравнительный анатом и эволюционист.

стью. То, что грамотные биологи этого не понимают, какая-то удивительная нелепость...

Прошлые две недели я читал в Ленинской библиотеке "Дарвинизм" Данилевского. К своей глубокой радости (и немного огорчению) обнаружил, что Данилевский критиковал принцип естественного отбора с тех же позиций, что и я сейчас. Он разбирает ряды Фибоначчи, формы раковин и т.д., т.е. все то, что труднее всего объясняется отбором. Книги Данилевского удивительно современны, но, как ... выяснилось, наши теоретики (кроме Гилярова) их никогда не читали...

Вчера перечитывал "Гомологические ряды" Вавилова³⁷. Я совершенно забыл, что он видел в сходстве гомологических рядов организмов и углеводородов нечто большее, чем простую аналогию. Удивительно, насколько глубже понимал свои ряды Вавилов, чем все те наши ботаники и зоологи, которые снова и снова описывают эти явления в разных группах животных и растений. Любичев совершенно правильно писал, что закон Вавилова игнорируется как раз теми, кто считает себя его единомышленниками или почитателями. Большинство уловило внешность, не поняв суть и неисчислимы следствия...

Л.Ш. Давиташвили³⁸

15 августа 1972 г.

...Вы пишете в письме о радиоляриях, иглокожих и других животных со странной симметрией. Конечно, меня эти вопросы симметрии очень интересуют, но к моим главным интересам они имеют не вполне прямое отношение. К тому же биосимметрия сейчас стала настолько сложной, высокоматематизированной наукой, что браться за нее основательно при моей математической подготовке трудно. Эти данные я могу понять, но мне трудно в этой области двигаться дальше. Я иду несколько другим путем. Меня интересуют не столько типы симметрии, сколько типы структурной организации, то, что Гете называл *Gestalt*. Это очень емкое и трудно переводимое слово. Часто его условно переводят как "облик", "форма", но это не совсем точно. В моем подходе есть кое-что от "идеалистической морфологии", из которой я пытаюсь устранить "платонизм" как не вполне оправданное обобщение. Здесь как раз мы и расходимся с Любичевым, который это обобщение делает.

³⁷ См.: Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.: Наука, 1987. 256 с.

³⁸ Печатается по рукописной копии, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена. Л.Ш. Давиташвили – грузинский палеонтолог-эволюционист, историк эволюционной палеонтологии, действительный член АН ГССР. Придерживался ортодоксально-дарвинистических взглядов. По свидетельству Ю.В. Чайковского (личное сообщение), Мейен отреагировал на сообщение о кончине Давиташвили словами: "Умер последний дарвинист".

В сущности, моя идея не сложна и лишь отчасти оригинальна. Я постулирую, что органические формы не обладают безграничной пластичностью (правда, это не совсем постулат, в этом утверждении немало апостериорности). На многочисленных примерах мы видим, что органические формы следуют некоторым структурным инвариантам. Идеалистическая морфология связывает эту инвариантность с реальностью некоего идеального типа, вокруг которого концентрируются существующие формы.

Я считаю, что надо говорить не столько о типе, сколько о закономерных структурных преобразованиях, т.е. о реальности *законов* такого преобразования. Вопрос о реальности типов лучше оставить пока в стороне (это как раз дело биосимметристов). Переноса центр внимания на *законы преобразований*, мы остаемся на эмпирической точке зрения с минимумом философских домыслов. Далее мы видим, что преобразование перистого листа в пальчатый или перистого таллома водоросли в пальчатый таллом осуществляется одинаково. Мы видим, что *переход* от открытого жилкования к закрытому реализуется одинаково в листьях глоссоптерид и в крыльях насекомых. Подобных примеров можно привести огромное множество.

Связывать этот *переход* (а не просто какой-то тип жилкования или ветвления) со средой или функцией можно и необходимо, но ясно, что среда и функции в примере с глоссоптеридами и насекомыми совершенно разные, а результат один. Один такой пример заставляет задуматься над многим. Совершенно ясно, что традиционный подход здесь мало что дает. Ни Дарвин, ни его сторонники, ни синтетисты не смогли бы предсказать наличие таких структурных совпадений. Конечно, можно все списать на случайность, на игру природы, но это уже просто не научный подход.

Не более эвристична и позиция чистых ортогенетиков или номогенетиков. Они говорят о направленности эволюции, хотя единственное, что мы имеем право утверждать, это существование структурных законов, которых мы пока почти не знаем (я уверен, что энтомолог встанет в тупик, если спросить его о том, сколько типов анастомозов имеется в крыльях насекомых).

В позиции как орто- и номогенетиков, с одной стороны, так и дарвинистов любого толка, с другой стороны, есть одна и та же серьезнейшая нелогичность. Они не разграничивают законы динамические и законы структурные. Хотя эти законы в природе не существуют отдельно, их анализ должен быть сначала разделен, прежде чем давать общую картину. Но этого-то разделения и не делают, сводят одно к другому.

Номогенетики видят закономерность в структуре, а говорят о законах в динамике. Дарвинисты вообще не рассматривают ничего, кроме динамики. Поэтому для них изоморфизм органических форм, не связанных общностью происхождения, среды и фун-

кции всегда будет дамокловым мечом. На такой изоморфизм они просто закрывают глаза или подбирают первое попавшееся объяснение, в которое сами, наверное, не очень-то верят и которое обычно очень легко опровергнуть. Эту-то нелогичность обоих подходов я и пытаюсь устранить. Для этого-то я и пытаюсь разобраться в структурных законах, в минимальной степени зависящих от динамики процесса.

Путь исследования при этом такой. Сначала вопросы динамики отставляются в сторону и исследуются: 1) формы, 2) их сочетания, 3) пути перехода от формы к форме. Для анализа отбираются организмы самого разного родства, самой разной среды. Таким образом выводятся эмпирически некоторые структурные инварианты, конкретные модусы преобразования. Затем выделяются общие законы композиции, с помощью которых поиск необходимых звеньев ведется более целеустремленно. После этого можно посмотреть, как соотносятся эти законы композиции с факторами среды, с функцией, как они ведут себя во времени и пространстве.

Далее анализ переносится в плоскость таксономии, а отсюда можно придти и к филогении, но уже с более глубоким пониманием отдельных признаков и их наборов. Прделав такой анализ, уже не будешь связывать в единую филогенетическую ветвь глоссоптериды и покрытосеменных по набору анастомозов и общей организации “гонофилла” (как это делает Мелвилл³⁹).

Вот очень вкратце и очень неполно, по необходимости декларативно о круге моих мыслей. Как ни парадоксально это звучит, но я пытаюсь совместить учение Ламарка, Дарвина и Берга, совместить (не спутав) динамику и структуру [как это давно сделано в кристаллографии, но никак не получается в биологии, главным образом из-за недостаточной строгости мышления, спутывания фактов и гипотез, динамики и статики, недооценке системного подхода (в его структурном аспекте), философских домыслов и т.д.]. Почему-то некоторые общепринятые нормы научного мышления, как только они докатываются до биологии, так и не принимаются вовсе или извращаются до неузнаваемости.

Вот только один, но очень характерный пример. Идея типа Гете до сих пор не воспринимается большинством морфологов и считается чуть ли не идеалистической. Между тем, с точки зрения логики научного исследования, на том же основании можно записать в идеализм всю теоретическую кристаллографию. Ведь в природе не существует идеальных кубов или октаэдров. Идеальный куб – такая же абстракция, совершенно необходимая для дедукций, как и, скажем, идеальный лист, которого преподаватель рисует на доске. Не вводя подобных фикций, мы не можем продвинуться в теории, но в морфологии организмов такие фикции до сих

пор пользуются лишь правами объяснительного приема при разговоре со студентами. Примеров такого типа можно привести бесконечно много.

Я ничего не писал о более конкретных вещах, которыми я занимаюсь в рамках этого подхода. Это невозможно сделать в письме. Но из сказанного можно составить впечатление о том, чем я занимаюсь, о чем думаю. Остальное – частности...

А.В. Гоманькову⁴⁰

11 августа 1974 г.

...Твой склад мыслей мне знаком, во-первых, потому, что я сам когда-то мыслил сходным образом, а, во-вторых, это – господствующая точка зрения, которую я когда-то оставил под влиянием чтения, размышления, контактов с разными людьми, прежде всего с А.А. Л юбищевым. В большей или меньшей мере мы все подвержены духу противоречия. В школьные и студенческие годы этот дух заставлял меня сопротивляться господствовавшему тогда в официальной биологии лысенкоизму. Гонимые всегда вызывают симпатии. Правда, мы не всегда помним (или не всегда знаем), что гонимые сегодня были гонителями вчера и поэтому тот же дух противоречия может направить мысль еще в какую-то сторону.

Но об этой неведомой стороне я узнал не сразу. И только когда правоверные дарвинисты стали брать верх и были допущены (сперва на коалиционных началах) в биологические правящие круги, я узнал, что у них есть идейные враги страшнее Лысенко. Этот был врагом более политическим, а не идейным. Короче говоря, в руки мне попала книга Берга “Номогенез”. Стараниями университетской профессуры, заботливо охраняющей студентов от всяческой антидарвинистической скверны, я представления не имел о номогенезе, и те антидарвинисты, о которых нам говорили, казались жалкими тупицами. Книга Берга реабилитировала в моих глазах может быть не столько антидарвинизм, сколько антидарвинистов. Я понял, что их работы имеет смысл читать. С этого все началось. Не буду излагать последующую историю. Скажу только, что я тщательно штудировал труды выдающихся дарвинистов и во многом соглашался с ними, но раз поселившееся чувство старостожерности больше меня не покидало. Я раз и навсегда понял, что все это – еще не истина, а всего лишь одна из возможных точек зрения, хотя бы и весьма правдоподобная.

⁴⁰ Печатается по машинописной копии, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена. А.В. Гоманьков – палеоботаник, один из ближайших учеников С.В. Мейена; во время учебы в МГУ и после чтения работ Э. Майра воспринял селекционистские взгляды. После не имевших успеха попыток в личных беседах убедить ученика в ложности этих воззрений, Мейен обменялся с ним несколькими письмами по спорным вопросам.

³⁹ Melville R. Leaf venation patterns and the origin of the angiosperms // Nature. 1969. Vol. 224. P. 121–125.

Далее был период полного отрицания дарвинизма и даже некоторого легкомысленного пренебрежения к нему. И только в последние годы я стал осознавать в общем-то тривиальную истину (ее особенно любил подчеркивать Любищев), что наука развивается не путем накопления истин в последней инстанции, а путем смены постулатов, причем старые постулаты возвращаются на повышенном основании. Раз так, то мы получаем право полностью отказываться от дарвинистических постулатов только в том случае, если они нацело ложны, не содержат даже малой доли истины. Так далеко мое негативное отношение к дарвинизму не простиралось, и я понял, что отныне моя задача – совместить селекционистскую и номогенетическую доктрины. Я уже собрался написать об этом обстоятельное письмо Любищеву, но как раз в это время его не стало⁴¹. Он не успел получить даже то мое письмо, в котором я писал о своем намерении высказать ему некоторые важные соображения.

Пока был жив Любищев, я чувствовал себя не вполне самостоятельным. Он был для меня чем-то вроде духовного наставника, опытного, мудрого и доброжелательного. После его кончины я не видел вокруг лица, чьим ведомым я мог бы стать. И я один пошел по пути, о котором сказано выше. Первые результаты изложены в статьях в “Ботан. Ревью”⁴² и “Журн. общ. биол.”⁴³. Любопытно, что такие сторонники селекционизма как Яблоков, Воронцов⁴⁴, Расницын⁴⁵ восприняли мои мысли или спокойно, или даже с одобрением. Рычков⁴⁶ даже сказал, что мне, по-видимому, действительно удалось подобраться к снятию основных противоречий селекционизма и номогенеза...

...Я вполне согласен, что главным способом описания процесса эволюции является способ таксономический. Правда, есть еще способ морфологический – семофилогения, то, что иногда называют “эволюцией признаков”...Систематика и сравнительная анатомия так же неразрывно связаны, как

сами операции классификации и расчленения. Тогда эволюция – не только появление и исчезновение таксонов, но и появление и исчезновение определенных признаков.

...У меня сразу вызывает некоторое сомнение тезис, что одним из свойств систематики является ее дискретность. Это – лишь наш идеал систематики, но, что мы пока имеем, далеко не всегда дискретно. Недаром систематики говорят о “хороших” и “плохих” видах. Четкая дискретность обнаруживается только в небольших группах, а в больших – только если они плохо изучены. Виды в больших родах, особенно при широком развитии апомиксиса (у растений), как правило, очень нечетки. Представление о дискретности – идеал, созданный эволюционистской трактовкой естественной системы организмов. Любопытно, что отсутствие дискретности использовалось в пользу как этой, так и противоположной (структуралистской) трактовки.

...Перейду сразу к типологическому пониманию таксона. К сожалению, стараниями Майра, Симпсона и их предшественников и последователей слово “типология” в теоретической таксономии стало синонимом консервативности. Эти люди не замечают, что предлагаемая ими таксономическая процедура – чистейшая типология. По Майру, типологическая систематика подразумевает платонизм – универсалии до вещи, реальны только универсалии. Действительно, в ранней типологии принималось, что есть истинные представители вида и есть уклоняющиеся формы (приводилась такая аналогия: вид – это орбита планеты, а уклонения – нечто вроде возмущений). То же представление о типе долго удерживалось в морфологии, где с этой традицией пытался покончить еще Гете, который сначала пытался найти в природе тип в виде совершенного конкретного растения и только потом понял, что тип нельзя видеть телесными очами.

Майру и другим кажется, что они разделились с типологией, обратившись к “биологической” концепции, в действительности же они только расширили сферу ее (типологии – *Ред.*) приложения, введя в качестве дополнительных некоторые другие столь же типологические критерии. Эти люди не учли, что сама таксономическая процедура не может не быть типологической, но вот дальнейшая трактовка системы может быть осуществлена в духе платонизма, аристотелизма или номинализма.

Действительным отказом от типологии в ее классической форме был бы полный отказ от трактовки всех редких модальностей в полиморфических множествах как уклонений. Этот шаг пока не сделали ни сторонники Майра, ни его противники. В этом смысле показательно, что продолжается обсуждение места тератологии в морфологии и систематике, что снова и снова то один, то другой тератолог

⁴¹ А.А. Любищев скончался в г. Тольятти 31 августа 1972 г. Подробнее о последних днях его жизни см. воспоминания С.М. Ляхова в кн.: Александр Александрович Любищев: Творческий портрет. Ульяновск: “Симбирская книга”, 2001. С. 141–147.

⁴² Meyen S. V. Plant morphology in its nomothetical aspect // Bot. Rev. 1973. Vol. 39, № 3. P. 205–260.

⁴³ Мейен С.В. О соотношении номогенетического и типогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35, № 3. С. 353–364.

⁴⁴ А.В. Яблоков, Н.Н. Воронцов – видные отечественные селекционисты, друзья С.В. Мейена, соавторы известного компендиума селекционистских воззрений: Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.

⁴⁵ А.П. Расницын – палеоэнтомолог, один из руководителей эволюционного семинара, действовавшего в то время при МОИП; сторонник селекционистских взглядов.

⁴⁶ Ю.Г. Рычков – антрополог, занимался популяционными исследованиями.

22 сентября 1974 г.

говорит о большом значении тератологических наблюдений. Этого не надо было бы доказывать, если бы редкие модальности рассматривались как закономерное продолжение полиморфизма, получили все права при рассмотрении таксономической структуры органического мира. Этого не происходит, таксономическая структура рассматривается Майром и К° на уровне “нормальных” фенонов⁴⁷. Это — настоящая, только изложенная другими словами типология...

...Сам по себе учет палеобиогеографических и палеоэкологических признаков еще не означает отход от типологии, а лишь отход от безраздельного господства морфологических критериев в систематике...

Для меня осталось не вполне понятным, что ты имеешь в виду под пониманием вида в синтетической теории эволюции. Приведу определение Майра (1971, с. 40)⁴⁸: “Виды представляют собой группы скрещивающихся естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких групп”. Я не возьму в толк, какое отношение это понимание имеет к палеонтологии. Я хотел бы знать критерии скрещиваемости-нескрещиваемости, которые может использовать палеонтолог. Любопытно, что у синтетистов этот афоризм прекрасно уживается с обсуждением вопроса о межвидовых гибридах, о роли межвидовой и даже межродовой гибридизации в эволюции. Межвидовой гибрид в этом случае это что-то вроде “девственной проститутки”. Если бы еще речь шла только об экспериментальных скрещиваниях, но ведь это не так. В своих работах синтетисты касаются вопроса о понятии вида у апомиктически размножающихся организмов, но ведь дальше констатации сложности вопроса дело не пошло. Единственное, что они могли предложить конструктивного, это руководствоваться при выделении видов среди апомиктов той же степенью морфологических отличий, которые обычно характерны для близких панмиктических видов. В целом получилось следующее: в качестве универсальной предложена концепция, которая принципиально не может быть приложена ко всему органическому миру. Но тогда это — не теоретическая концепция, а частный рецепт для некоторых случаев жизни (причем даже не указано для каких). Это в любом случае — не теория, действительно обобщающая все многообразие реальных ситуаций, с которыми сталкивается систематик. В лучшем случае Майр выступает как заботливый родитель, который обучает ребенка в духе этикета институток, как будто ребенку никогда не придется столкнуться с истинными, а не книжными тяготами жизни...

...Опыт естествознания (и здесь можно сослаться только на опыт, а не на априорные соображения) показывает, что хотя бы в некоторых случаях удается предложить одну привилегированную систематику, которая таким образом объединяет объекты, что мы по самому положению в системе можем судить о большом количестве свойств (это — главный критерий естественной систематики у Любищева)... Такая система единственна по определению. Наверное лучше не употреблять термина “естественная система” в другом смысле...

Перехожу теперь к типологии. Даваемая тобой цитата из Майра⁵⁰ просто некорректна. Во-первых, нельзя отождествлять “сходство” и “морфологическое сходство”. Во-вторых, морфологическое сходство служит критерием вида не только для эссенциалиста, но и для любого биолога. Прежде, чем извлекать все другие характеристики вида, сам Майр произведет группировку особей в “черновые” виды именно по морфологии. Надо было бы говорить о “единственной критерии”, но и это неверно при более глубоком рассмотрении. Ведь типология может быть и применительно к любым другим признакам.

Твое понимание типологии ближе к аутентичному, но надо в дальнейшем уточнить понятие признака... Сейчас ты определил признак не как нечто объективное, а лишь как элемент нашего восприятия данного объекта. Я с этим не вполне согласен. Такое определение признака неполно. Моё представление о признаке таково. Признак, с одной стороны, это элемент объекта, а с другой стороны — нашего восприятия (точнее — гносеологического образа), причем степень соответствия того и другого нам априорно неизвестна и устанавливается постепенно с определенной вероятностью. Я не думаю, что надо ограничивать признаки только структурными свойствами объекта. Мы часто не можем отграничить эти свойства от отношений между объектами. Более того, призна-

⁴⁹ Печатается по машинописной копии, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

⁵⁰ Речь идет об утверждении Майра о том, что “о наличии одной и той же скрытой сущности судят по сходству индивидуумов и, следовательно, морфологическое сходство служит критерием вида для эссенциалиста” (Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. С. 20). Эссенциалистами Майр называл сторонников типологической концепции вида (эссенциалистской концепции), которая, в его трактовке, полагает, что “наблюдаемое разнообразие Вселенной отражает существование ограниченного числа скрытых “универсалий”, или типов (“идей” в понимании Платона). Особи не находятся друг с другом в каких-либо особых отношениях, являясь выражениями одного и того же типа. Изменчивость есть результат несовершенства проявлений идеи, скрытой в основе каждого вида” (там же).

⁴⁷ Фенон — выборка фенотипически (т.е. по всей совокупности признаков, прежде всего, внешних) сходных между собой особей.

⁴⁸ Цит. издание: Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

ки выявляются через отношения. Например, такова вся совокупность серологических признаков. Во-вторых, каждый объект состоит из бесконечного количества признаков и мы должны вычлени из них таксономические, т.е. разделить признаки по степени существенности для систематики. Эта процедура называется взвешиванием признаков. И вот оказывается, что палеоэкологические и палеобиогеографические отношения – мощный инструмент взвешивания признаков. Фактически – это условие существования признаков как таксономических (разумеется, не единственное), они входят с конкретными структурными признаками в единый комплекс...

Главный вопрос, конечно, – методы филогенетических реконструкций и необходимое условие их – методы различения первичного (унаследованного) и вторичного сходства (симулирующего унаследованность). Я вовсе не хочу сказать, что филогенетические соображения не имеют ценности для систематики. По-моему они такую ценность имеют, но только как один из критериев взвешивания признаков. В некоторых случаях всякое свидетельство филогенетического единства резко увеличивает вес признака. В других случаях эти свидетельства крайне шатки и имеют очень небольшой вес. В третьих случаях никаких филогенетических гипотез вообще не удастся ввести (например, в систематике прокариот). Теория же таксономии должна быть единой для органического мира. Именно это не учитывают Майр, Симпсон, Тахтаджян и другие филогенетики. То, что они предлагают – методы систематики, приемлемые для отдельных групп, но не принципы систематики вообще. Правда, одну из своих книг Майр назвал “Зоологический вид и эволюция”⁵¹, но по всему тону его рассуждений видно, что он претендует на весь органический мир... Прежде всего надо обосновать принципы (причем универсальные) филогенетических реконструкций, указав способы их проверки на истинность...

О дискретности систематики... Ошибка, которую ты допускаешь [заключается в том], что само понятие системы подразумевает существование множества, состоящего из четко отделимых друг от друга элементов. Это свойство лишь формальных систем, да и то, по-видимому, не всех. Мы же речь ведем о естественных системах. Определение Кантора⁵² исключает рассмотрение плохих множеств в математике, но и только в математике. В этом-то и беда математизации таких наук, как геология и биология. Они не дают математике удобоваримых дискретных систематик. Но это не зна-

чит, что люди не могут построить недискретную систему...

Заметки

23 октября 1976 г.⁵³

Теория эволюции может строиться как теоретическая механика. Никто в таком случае не имеет права требовать конкретных иллюстраций; так как теория не обязательно включает процедуру соотношения утверждений с конкретными объектами. Но не надо такие теории путать с содержательными...

4 ноября 1976 г.⁵⁴

Это – решение проблемы редукционизма.

Все получается очень нетривиально с детерминацией целого частями и *u. v.*⁵⁵, если задать себе вопрос, а что считать частью, и что целым. Не подменяем ли мы целое какой-то его частью (ведь целое трансцендентно⁵⁶, по Meyer-Abich’у⁵⁷). Если перевести дело в мероны и архетипы, все можно сформулировать корректнее. Но тогда сложности с экומרонами. Лучше говорить – не целое-часть, а мерон-архетип (организация), и тогда получится обратная детерминирующая связь. Все переводится на кибернетический язык и телеономию⁵⁸. Но тогда нет места для традиционного редукционизма и проходит тезис Поппера⁵⁹, что редукционизм (но нетривиальный) проходит⁶⁰. Ведь мы не можем рассматривать тотальный объект (так как должны работать с классами, а не уникальностью) – а архетип по отношению к тотальному объекту – некий его мерон. Мы *редуцируем* объекты до архетипа. Идеализация = редукции в Попперовском смысле. Итак, сводятся: редукционизм–ирредукционизм, таксономия–мерономия (со всеми ее подразделениями). Все решится тем же путем и в историзме

⁵³ Печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

⁵⁴ Печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

⁵⁵ Наоборот (*лат.*).

⁵⁶ Принадлежит миру ноуменов (реальных объектов), независимых от наших представлений.

⁵⁷ Ад. Мейер-Абих – немецкий историк и теоретик биологии.

⁵⁸ Детерминированность, направленность процесса его конечной стадией.

⁵⁹ К.Р. Поппер – австро-английский философ и методолог науки.

⁶⁰ По мнению Поппера, “нужно в каждом случае стремиться узнать как можно больше о той области, которую мы хотим свести к другой. Может оказаться, что данная область противится редукции, а в некоторых случаях могут даже найтись аргументы, показывающие, почему данную область нельзя свести к другой. В этом случае мы получим пример подлинной эмерджентности”, т.е. чего-то принципиально нового, несводимого к тому, из чего оно возникло (Поппер К.Р. Объективное знание. Эволюционный подход. М.: УРСС, 2002. С. 280–281).

⁵¹ Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.

⁵² Г. Кантор – немецкий математик, один из создателей математической теории множеств. По его определению, множество – это “объединение в одно целое объектов, хорошо различаемых нашей интуицией или нашей мыслью”.

(ведь там тоже идеализации и редукция целостностей к архетипу). Watson и Crick⁶¹, как раньше Lavoisier⁶² (о дыхании), отвлекались от таксономии живого, от многообразия архетипов.

23 декабря 1976 г.⁶³

Проблема уровней⁶⁴ = проблеме исчисления эмергенций⁶⁵. Обычно принимается постулат о дискретности эмергенций, но подход к ним может и должен быть континуальным. Тогда континуальная эмергенция = радиальной энергии, *elan vitale*⁶⁶ и т.п. Допущение континуальной эмергенции необходимо хотя бы из онтогенетических соображений. У яйцеклетки и сперматозоида нет актуального предпоступления черноволосых перед русыми.

15 марта 1977 г.⁶⁷

Главная ошибка Берга (как и других, Дарвин – исключение): он знал, как идет эволюция.

А.К. Скворцову⁶⁸

20 апреля 1979 г.

...Главное мое впечатление от статьи⁶⁹, что она, если воспользоваться дарвиновскими словами (он говорил, что его книга – один сплошной аргумент), одно сплошное недоразумение... Некоторое время я колебался, надо ли отвечать на статью публично, чтобы рассеять хотя бы некоторые наиболее важ-

⁶¹ Д.Д. Уотсон, Ф. Крик – американские молекулярные биологи, лауреаты Нобелевской премии; первыми расшифровали молекулярную структуру ДНК.

⁶² А.Л. Лавуазье – выдающийся французский химик второй половины XVIII столетия.

⁶³ Печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

⁶⁴ Имеются в виду уровни организации.

⁶⁵ Эмергенция (эмерджентность) – возникновение чего-то принципиально нового, не сводимого к тому, из чего оно произошло.

⁶⁶ Жизненный порыв, жизненный импульс (*франц.*). В концепции *творческой эволюции*, развивавшейся французским философом А.Бергсоном, – присущая живому внутренняя движущая сила эволюционного процесса. Подробнее см.: Бергсон А. Творческая эволюция // А. Бергсон. Творческая эволюция. Материя и память. Минск: Харвест, 1999. С. 7–412.

⁶⁷ Печатается по рукописи, хранящейся в архиве С.В. Мейена.

⁶⁸ Печатается по машинописной копии, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

⁶⁹ Речь идет о статье А.К. Скворцова “Несколько замечаний о “классической” и “неклассической” биологии” (Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 34, вып. 1. С. 106–117). Она посвящена критике с позиций селекционизма программной статьи С.В. Мейена, Б.С. Соколова и Ю.А. Шрейдера “Классическая и неклассическая биология. Феномен Любищева” (Вестн. АН СССР. 1977. № 10. С. 112–124). На обложке оттиска статьи Скворцова, подаренного им Мейену, имеется надпись: “Моему уважаемому противнику – дорогому Сергею Викторовичу Мейену. А.Скворцов”.

ные недоразумения. И решил оставаться верным своему принципу (заимствованному у Линнея, разумеется не по первоисточнику, а через книжку Боброва⁷⁰), не вступать в полемику, не отвечать оппонентам. В общем случае полемика бесплодна. Она с большим интересом, чем что-либо, читается людьми, но из этого не следует, что мысли, высказанные в ходе полемики, лучше усваиваются. Polemika скорее служит размежеванию лагерей, порче отношений, часто полемика просто заменяет Главлит (для интеллигенции вообще свойственно выполнять работу режимных организаций там, где у этих организаций недостает компетенции, причем эта помощь часто выполняется с энтузиазмом и даже бескорыстием). Вообще слишком интенсивное взаимодействие противоположных идей, когда вовлекаются конкретные личности, приводит в конце-концов к селекции взглядов, и чем сильнее взаимодействие, тем сильнее селекция, а с ней – вырождение разнообразия. Склонность наших ученых к “разоблачению”, стремление “поправить” и прочие достоинства привели к плачевному положению. Наша биология питается преимущественно импортированным идейным товаром. Сейчас мы нередко пытаемся показать, что идея-то родилась у нас. Но это ничего не меняет. Сейчас она пришла в нашу жизнь все равно из-за рубежа. Так, о Четверикове⁷¹ вспомнили только тогда, когда уже впитали синтетизм западного образца. Поэтому статьи Четверикова, посмертно перепечатанные, имели лишь исторический интерес.

Теперь о самих недоразумениях... Я специально подчеркивал, что селекционизм должен быть не отвергнут (как предлагали Берг и, отчасти, Любищев), а дополнен идеями, традиционно разрабатываемыми номогенетическими учениями.

Основной дефект селекционизма я бы теперь сформулировал так (раньше то же излагалось на другом языке): селекционизм не интересуется тем, что можно назвать признаковым пространством, и в принципе отвергает возможность выявления имманентной упорядоченности этого пространства, а любую упорядоченность в нем видит экзогенетическую. Селекционизм отмечает движения организмов по этому пространству по определенным траекториям, но интересуется лишь мотором, ведущим организмы по траектории. Допустима такая аналогия: кристаллограф интересуется динамикой роста кристаллов и не интересуется группами симметрии. Они ему

⁷⁰ Бобров А.Т. Карл Линней. Л.: Наука, 1970. 285 с.

⁷¹ С.С. Четвериков – отечественный энтомолог, биометрист и генетик, один из основателей популяционной генетики; впервые (1903 г.) осуществил попытку соединения элементов последней с дарвинизмом, что позднее стало одним из краеугольных камней селекционистской “синтетической теории эволюции” (СТЭ). Подробнее о создании СТЭ см.: Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Издат. отдел УНЦ ДО МГУ, Прогресс-Традиция, АБФ, 1999. 640 с.

нужны лишь для описания получающихся форм. Группы симметрии для него лишь язык, а самостоятельной концептуальной ценности не представляют. Думаю, что таких кристаллографов нет, так как там подобная позиция смешна. Всем ясно, что, не имея элементарных представлений хотя бы о сингониях, неосмысленно заниматься ростом кристаллов.

Для большинства биологов эта аналогия неправомерна. Дескать, организмы — не кристалл (хорошо известен афоризм Тимирязева на этот счет). Поэтому от опыта кристаллографии биологи отмахиваются. Отчасти это связано с тем, что их представление о кристаллографии исчерпывается простейшими кристаллическими многогранниками, а представление о симметрии — простейшими формами симметрии. Они, как правило, не подозревают, что современное учение о симметрии столь же отличается от учения Федорова—Шенфлиса, как квантовая механика от дореелятивистской физики. Современное учение о симметрии — это учение об инвариантах в любых преобразованиях, учение о сохранении. А это уже не та симметрия, которую искал Геккель у организмов. Для симметриста начала века показались бы дикими те отождествления, на которые идет современный симметрист. В симметрии с огромным трудом утвердились представления, что всякое отождествление относительно, т.е. осмысленно в отношении определенных преобразований, тогда как другие могут не рассматриваться.

В биологии все это находится на зачаточном уровне. Здесь допускаются лишь некоторые простейшие преобразования и лежащие на поверхности отождествления. Как только речь заходит о более сложных преобразованиях и, тем самым, более опосредованных отождествлениях, так биологи мгновенно путаются в дедукциях, отказываются дальше следить за мыслью и вскоре поднимают крик. Поэтому не случайно, что в законе Вавилова их заинтересовала повторность выборочно взятых форм, возможность заполнить клетки, но не заинтересовала инвариантность преобразований в рядах (то, что я называю теперь рефренами, а раньше, в “Бот. рев.”⁷², называл RPS⁷³). Поэтому никто не обратил внимания на замечательные работы Кренке, а редуцировали работу Кренке к проблеме старения (совершенно второстепенное следствие сделанного им). Позже набросились на замечательную книгу А. Арбер⁷⁴, проскочив мимо главного понятия, разбираемого ею: “identity-in-parallel”⁷⁵.

⁷² Meyen S. V. Plant morphology in its nomothetical aspect // Bot. Rev. 1973. Vol. 39, № 3. P. 205–260.

⁷³ Аббревиатура от англ. Repeated polymorphic sets (вторные полиморфические множества).

⁷⁴ А. Арбер — английский ботаник, теоретик морфологии растений. Речь идет о ее книге: *Arber A. The natural philosophy of plant form*. Cambridge: Cambridge University Press, 1950. 247 p.

⁷⁵ Тождество элементов в параллельных рядах изменчивости морфологических структур растений.

Как только начинаешь говорить об этой инвариантности в преобразованиях, так сразу задают вопрос, а в чем адаптивный смысл этой инвариантности. Не получив ответа, теряют интерес к проблеме. Но ведь, по существу, именно селекционизм должен давать ответ на этот вопрос. Иначе, зачем держать на дворе это животное? Селекционизм же не только не дает этого ответа, но и не задумывается над вопросом. Обычно селекционизм интересуется тем, почему у такого-то таксона такой признак, а у такого-то — такой. Но ведь не об этом идет речь. Не спрашивается, почему у короставника и кулбабы похожие листья по типу расчленения, а почему изменение в расчленении у обоих растений происходит по одинаковому правилу. В чем адаптивность не данного расчленения, а данного правила изменения расчленения. Вот ведь в чем загвоздка. В работах Тролля⁷⁶, Кренке⁷⁷, Гейденгайна⁷⁸, Зейболда⁷⁹ и многих других были выведены весьма строгие правила преобразования листьев. Особенно хорошо это показано и иллюстрировано Кренке. Я обозначил (в статье в “Бот. рев.”⁸⁰) главные типы преобразований определенными терминами: пальмация, пиннация и т.д. И теперь ставится вопрос: в чем адаптивность, но не перистого листа, а пиннации, особенно в тех случаях, когда она сильно выражена в пределах вида или даже индивида. У того же короставника необычайно сильная изменчивость в этом отношении. Есть индивиды с цельными листьями и здесь же, на той же лужайке, — только с сильно расчлененными листьями. Так в чем же адаптивность не просто перехода от простого листа к перистому (или наоборот), а именно перехода по данному правилу? Селекционизм никогда не ставил этой задачи, да и не мог поставить, так как никогда не интересовался инвариантностью в подобных переходах. Он брал лишь выборочные примеры, строил выборочные ряды и называл это конвергенцией, параллелизмом или иначе.

Приведу такую аналогию. По детской железной дороге бегают вагончик. Траектория простая. Меняем у вагончика мотор с электрического на пружинный. Вагончик опять бежит и по той же траектории. Представьте себе человека, который хочет понять траекторию через конструкцию мотора, и человека, который хочет понять движение из конструкции рельс. Они спорят до хрипоты. Приходит

⁷⁶ Troll W. Vergleichende Morphologie der Fiederblätter // Nova Acta Leopold. N.F. 1935. Bd. 2. S. 315–455; и др.

⁷⁷ Кренке Н.П. Соматические индикаторы и факторы формообразования / Феногенетическая изменчивость. Т. I. М., 1933–1935. С. 11–415.

⁷⁸ Heidenhein M. Die Spaltungsgesetze der Blätter. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1932. 424 S.

⁷⁹ Seybold A. Untersuchungen ueber die Formgestaltung der Blätter der Angiospermen // Bibliotheca genetica. 1927. Bd. I.

⁸⁰ Meyen S. V. Plant morphology in its nomothetical aspect // Bot. Rev. 1973. Vol. 39, № 3. P. 205–260.

третий и говорит, что надо соединить то и другое. Только тогда можно понять всю картину. Результат известный. Этого третьего кроют с двух сторон. Один ругает его за то, что он якобы не обращает внимания на мотор, а другой – с противоположной стороны. Именно таким получился результат с моими предложениями объединить учение о динамике, разработанное селекционизмом, с учением о признаковом пространстве, которое пытался (часто не осознавая это) разрабатывать номогенез. Я предлагал номогенетикам не плевать по поводу динамики популяций, а селекционистам – повнимательнее присмотреться к некоторым направлениям в изменчивости, которые не удастся поставить в изоморфное соответствие ни с одним функциональным фактором. В ответ было от первых, что я заигрываю с селекционистами чуть ли не из конъюнктурных соображений. Вторые назвали меня в числе номогенетиков (Ермоленко, Завадский, Колчинский, Георгиевский, Яценко-Хмелевский⁸¹, не ясно Вы и др.). Великий принцип нашего общества: кто не с нами, тот против нас. Могу назвать лишь четырех человек, которые мало-мальски поняли, о чем действительно я говорю. Лучше всех поняли Рольф Саттлер⁸² и Ю.В. Чайковский⁸³, несколько хуже (но многое поняли) – Яблоков и Воронцов. Вот и все. С остальными продолжаются недоразумения. Я им про Фому, они мне в ответ по Ерему.

Таково первое недоразумение, касающееся “недарвиновской” тенденции нашей статьи. Второе недоразумение – проблема адаптации. Смешно сомневаться в адаптивности глаза, ног, кожи. Ясно, что глазами мы смотрим и т.д. Это – тривиально, и не в этом проблема. Тривиально и то, что функция должна иметь структурный носитель и что любая структура исполняет хоть какую-то функцию хотя бы фактом своего существования. Удивительно, что Вы взялись разяснять эти банальности, с которыми мы не спорили. Очевидно, сказанное нами осталось непонятым. Попробую объяснить на другом языке.

Начну с Вашего заключения (с. 109): “Из того обстоятельства, что значение глазчатого рисунка у глубоководных рыб нам неизвестно, авторы заключают, что рисунок этот не имеет адаптивного смысла”. Вот этого заключения в нашей статье нет и не могло быть. Мы пишем не об отсутствии адаптивного смысла, а о *возможности* плодотворного поиска других соответствий, более значимых, чем традиционные. Это – не ответ на проблему, а по-

иск иного решения, так как традиционные подходы часто заходят в тупик.

Вы повторяете старый тезис о “единстве” формы и функции. Как понимать это единство, Вы не указываете, но из контекста получается, что имеется в виду банальное положение о носителе у каждой функции и хоть какой-то функциональности каждой структуры. Думаю, что это наименее интересное понимание единства и мы отнюдь не его имели в виду (отрицать его будут лишь неисправимые “чайники”). Такое понятие единства неэвристично, так как не ведет к редукции понятий, сокращению числа сущностей. Интересны лишь единства, позволяющие упростить концептуальные структуры. Это понимал Гебель⁸⁴ когда афористично сказал, что морфология это все, что еще не стало физиологией. Однако редукция морфологии к физиологии (и экологии) не только не состоялась, но не чувствуется особого прогресса в этом деле. Знание о разнообразии структур растет гораздо быстрее, чем знание о разнообразии функций (достаточно вспомнить внедрение микроскопии, особенно электронной; мы узнали огромное количество структур, например, у пыльцы с помощью СЭМ, а функциональные представления ничего не могут предложить кроме скудного набора недоказанных гипотез).

Впрочем, дело не только в этом. Будем исходить из нагелевских⁸⁵ критериев редукции теорий (в нашем случае – дисциплин). Требуется изложить понятия одной дисциплины в понятиях другой и упразднить технические термины редуцируемой теории. Только тогда мы получаем основания для суждений о единстве аспектов изучаемой действительности. Эти аспекты становятся взаимозаменяемыми. Хочу описывать на морфологическом языке, а хочу – на функциональном. В этом отношении в разных областях биологии ситуация различна. На молекулярном уровне, близком к неживой природе, учения о структуре и функции почти невозможно разделить. В других случаях (в более сложных комплексах структур) для описания структур и функций приходится обращаться к существенно разным понятиям. Не знаю, что случится с морфологией, если всерьез воспринять тезис о единстве структуры и функции как решенной проблеме (а не лозунге). Морфология тут же помрет, поскольку придется убрать такие понятия (и термины) как лист, цветок, стебель, корень и т.д. Ведь лист может быть носителем фотосинтезирующей функции, а может брать функцию размножения. И так с любым классом частей. Странное получается единство. Можно описать многие свойства цветка, не обращаясь к функции, но невозможно ничего сказать о нем, не прибегая к морфологии.

⁸¹ М.Т. Ермоленко, К.М. Завадский, Э.И. Колчинский, А.Б. Георгиевский, А.А. Яценко-Хмелевский – отечественные биологи-эволюционисты и историки эволюционных учений, выразители и “охранители” официальной селекционистской идеологии тех лет.

⁸² Р. Саттлер – канадский ботаник, теоретик морфологии растений.

⁸³ Ю.В. Чайковский – отечественный биолог и историк биологии.

⁸⁴ К. фон Гебель – немецкий ботаник.

⁸⁵ Э. Нагель – американский философ, логик и методолог науки.

Необходимое условие всякой редукции – изоморфное отображение классов объектов (и понятий). Морфология имеет свои понятия, а экология + физиология – свои. Установить изоморфные соответствия между теми и другими не удается. Больше того, показано, что эти соответствия – полиморфные, в крайнем случае – эпиморфные. Это, кстати, прекрасно показал Рашевский⁸⁶, которого Вы напрасно берете в союзники. Биологический эпиморфизм Рашевского⁸⁷ – надгробный камень того единства, о котором Вы пишете, а не часть памятника на площади. Признав объективность эпиморфизма (или полиморфизма) в отношении формы и функции, мы кладем предел редукции одной и другой. Дальше уже неважно, привносится ли этот предел познающим разумом или имманентен живой природе. Для исследователя (а не философа) это безразлично, как безразлично пассажирам, почему остановился трамвай. Главное, что он не поедет дальше, вылезая и топой ногами.

На практике это означает, что раз классы структур не изоморфны классам функций, значит могут быть и факторы, упорядочивающие структуры помимо функций. Наоборот, могут быть факторы, упорядочивающие функции помимо структуры (на последнем покоится все моделирование). В общем люди подсознательно это ощущают и поэтому изучают структуры вне зависимости от того, поддаются они или нет функциональному обоснованию (так поступают и с функцией, не представляя себе ее носителей: так работал Мендель, так изучаются этологические акты). О функции *подавляющего* большинства структур известны лишь очень общие вещи. Конкретное разнообразие адаптивной в целом структуры в общем случае неизвестно (мы знаем, для чего глаз, но ничего не знаем о селектив-

ных агентах, которые привели к разным глазам у разных человеческих рас и т.п.).

В ответ Вы, надо полагать, скажете, что незнание – не аргумент. Не знаем сейчас, узнаем потом. (Правда, выступая против номогенетиков, указывающих на определенные законы, которые пока трудно сформулировать, Вы сами обращаетесь к аргументу от незнания.) Думаю, что это все же важный аргумент, причем по двум причинам. На первую указывал еще Данилевский: если в большинстве случаев адаптивность и селективные агенты неизвестны, то что дает право считать исключение правилом? До сих пор конкретное истолкование конкретных структур в их разнообразии – редчайшее исключение, которое могут считать правилом лишь весьма оптимистически (или догматически) настроенные люди. Вторая причина – все то же полиморфное отображение формы и функции (точнее, классов форм и классов функций). Стало правилом, а не исключением, что каждый раз, когда удастся разобраться с функциональностью структуры, то возникает это полиморфное отображение. Даже если в дальнейшем будут открыты случаи изоморфных отображений, прежние случаи полиморфного отображения никуда не денутся. Стало быть единства (не-банального) уже не будет.

Нашу позицию в проблеме формы–функции Вы расцениваете как “отрыв” одного от другого. На самом деле утверждение о полиморфном отображении не означает отрыва. Это, кстати, понимал Дарвин. Он не отрывал одно от другого, но приводил известную аналогию с камнями и архитектурой. Последователи Дарвина отбросили все, что он называл “природой организма”. Шмальгаузен сделал попытку ввести “природу организма” обратно в учение о корреляциях и стабилизирующем отборе, но и его представления были опошлены. Учение о стабилизирующем отборе, тесно связанное с учением о корреляции, редуцировали до обрезания “хвостов” у вариационных кривых, а корреляции стали использовать как словесную заплату каждый раз, когда случались проколы в адаптивных интерпретациях. Правда, и Дарвин, и Шмальгаузен допустили серьезную непоследовательность, пытаясь и появление корреляций связать с отбором. Это была чистая спекуляция, поскольку организмов без корреляций мы не знаем. Отбором можно объяснить преобразование одних корреляций в другие (что, фактически, и делал Шмальгаузен), но никак не их возникновение...

О мыслимых формах. Эта мысль особенно трудно воспринимается людьми. Подробнее я писал об этом в других работах... Разумеется, речь идет не об изображении драконов или русалок. О мыслимом преобразовании можно говорить лишь тогда, когда уже явлены правила преобразования частей определенного класса. Так, если мы не встретим листорасположения 3/5, то на основании других членов ряда можно предсказать (домыслить) и эту формулу. Заполняя

⁸⁶ Н.П. Рашевский – американский биофизик и теоретик биологии.

⁸⁷ По представлениям Рашевского, “соответственные процессы или биологические свойства у высшего организма гораздо более сложны, чем у низшего. Движения всех мышц птицы при полете кинематически сложнее, чем движения ресничек у парамеции. Процесс зрительной рецепции у птицы более сложен по сравнению с простым сенсорным процессом у парамеции. Процесс, соответствующий у высшего организма какому-то процессу у низшего, включает намного больше элементарных процессов, чем аналогичный процесс у низшего организма. Значит, природа соответствия между процессами или биологическими свойствами высших и низших организмов такова, что одному элементарному процессу у низшего организма соответствуют несколько элементарных процессов у высшего... В математике такое соответствие называется много-однозначным отражением или *эпиморфизмом*. Таким образом, мы находим, что различные организмы эпиморфно отображаются друг на друга. При таком отображении основные отношения, характеризующие организм как целое, сохраняются. Это и есть сущность биологического эпиморфизма...” (Рашевский Н. Модели и математические принципы в биологии // Теоретическая и математическая биология. М.: Мир, 1968. С. 59).

такие вполне допустимые теорией ячейки, мы яснее представляем, что надо искать. Отсутствие такого подхода приводило к ошибкам, которые я иллюстрировал в статье в "Акта биотеоретика"⁸⁸ (когда палеоботаники путались между глоссоптеридами и цикадофитами). Ясно, что именно такое заполнение ячеек делал и Вавилов, но не пошел далеко. Замечу, что Вавилов недаром сравнивал свои ряды с органическими соединениями и не накладывал заранее таксономического предела на свои ряды.

"Реальное генетическое родство видов", о котором Вы пишете (с. 111, внизу) – апостериорное объяснение рядов, которое обычно не удается конкретизировать. К тому же, ряды тянутся так далеко, что о генетическом родстве становится очень трудно говорить. (см. примеры в моей статье в "Бот. ревью"⁸⁹). Далее, сам Вавилов почти не обратил внимания на главное в его рядах: дело не только в повторности отдельных членов ряда, а в упорядоченности членов в ряду. Эту упорядоченность я называл рефреном. Раньше на это указывали Кренке, Арбер и др.

Так вот эту упорядоченность рядов, их повторность, т.е. рефрены связать с "определенной эпохой" и "определенной географической средой" пока вообще никому не удавалось. Боюсь, что Вы не сможете привести хоть один пример адаптивного толкования рефрена (а не отдельного его члена у данного таксона). Поэтому здесь селекционизм принципиально не дает инвариантности ничего. Сможет ли дать в будущем, неизвестно.

О нетривиальных отождествлениях, различениях и отображениях я уже почти все сказал раньше. Добавлю, что мы не претендовали на открытие. Неклассичность в науке проявляется не в выдвижении совершенно новых идей, а в перераспределении сочетаний идей. Так, релятивистская физика опирается на учение о времени⁹⁰, которое до этого развивалось Блаженным Августином⁹¹, Лейбни-

цем⁹² и особенно Вольфом⁹³. Гейзенберг⁹⁴ не из кокетства говорит о пифагорейцах и платонических традициях в современной физике...

Тривиальными отождествлениями в биологии я бы назвал отождествление индивидов в пределах тех таксонов, которые описываются в учебниках систематики, а также отождествление частей и функций, как они проводятся в учебниках физиологии, экологии и морфологии. Тривиально, что Ваня похож на Петю в рамках таксона Гомо сапиенс, как тривиально, что похожи их руки как члены таксона (точнее, мерона) "рука человека". Тривиальные сходства падают по мере увеличения таксономических расстояний в принятой систематике. Нетривиальные сходства секут тривиальные и превращают древовидную структуру сходств в многомерную решетку. Эта операция кажется многим неосмысленной (может быть поэтому Стеббинс, Майр и многие другие синтетисты плюют на Вавиловские ряды; показательно, что в книге Стеббинса⁹⁵ они вообще не упоминаются). Секущие сходства портят стройную схему, доставляют одни хлопоты, особенно если они проявляются на таких расстояниях как моллюски и фораминиферы (скажем, формы раковин у тех и у других; в подобных случаях Майр, Стеббинс и К° отделяются пустыми словами).

С нетривиальными различиями дело обстоит так же. Всякое нетривиальное сходство автоматически ведет к нетривиальному различию (небольшой частный случай – конвергенция)...

В разных местах Вашей статьи сквозит мысль, что, дескать, дарвиновская биология дает людям конкретные объяснения и конкретную программу исследований. Это цельное и прилично устроенное жилое здание. А вот критики только ругаются, сами ничего не построили, иногда лишь отделили какие-то детали. Я давно интересуюсь реальной, а не провозглашаемой эвристикой селекционизма. В своей работе я никогда этой эвристики не ощущал. Еще до внимательного чтения Вашей статьи (после того как узнал от Воронцова о ее выходе, он мне позвонил) я взял с полки Вашу книгу об ивах⁹⁶ (она у меня есть своя). В ней я нашел теоретические разделы, а вот конкретной связи с селекционизмом не нашел.

⁸⁸ *Meyen S.V. Nomotheoretical plant morphology and nomothetical theory of evolution: the need of cross-pollination// Acta Biotheoretica. 1978. Vol. 27. Suppl.: Folia biotheoretica, № 7. P. 21–36.*

⁸⁹ *Meyen S.V. Plant morphology in its nomothetical aspect// Bot. Rev. 1973. Vol. 39, № 3. P. 205–260.*

⁹⁰ Речь идет о так называемой *причинной теории времени*, согласно которой время является не внешним местом для природных процессов, а тождественно с этими процессами. Соответственно, времен может быть выделено столько, сколько существует самостоятельных природных процессов. Какие-то из этих процессов могут приниматься за *эталонные* и использоваться для "измерения времени". Подробнее см., напр.: *Грюнбаум А. Философские проблемы пространства и времени. М.: Прогресс, 1969. 590 с.*

⁹¹ Августин, Аврелий, прозванный Блаженным – христианский теолог IV в, н.э., епископ г. Иппона (Северная Африка); признан святым как у православных, так и у римокатоликов. Учил о том, что первоисточником и мерилем времени являются не внешние природные процессы, а человеческая душа ("В тебе, душа моя, измеряю я времена"). Подробнее см.: *Уитроу Дж. Естественная философия времени. М.: Прогресс, 1964. С. 65 и сл.*

⁹² Г.-В. Лейбниц – немецкий философ второй половины XVII – начала XVIII столетия. Развивал представления о духовных первоэлементах мира (монадах) – вечных и независимых от внешнего мира (по выражению Лейбница, "монада не имеет окон"). Монады обладают внутренней способностью к изменению и развитию, благодаря чему время является отражением *внутренней изменчивости* самой монады. Времен столько, сколько существует монад.

⁹³ Х. Вольф – немецкий философ, последователь и популяризатор учения Лейбница, его младший современник.

⁹⁴ В. Гейзенберг – немецкий физик, один из создателей квантовой механики.

⁹⁵ *Stebbins G.L. Processes of organic evolution. Engelwood Cliffs, New Jersey: Prentice-Hall, 1966. 191 p.*

⁹⁶ *Скворцов А.К. Ивы СССР: Систематический и географический обзор. М.: Наука, 1968. 262 с.*

Ничего не говорится об адаптивности тех признаков, на которых построена система, не указан ни один фактор отбора, приведший от признака к признаку или от вида к виду. Есть связь таксонов с географией, ландшафтами, но под этим расписался бы и Берг. Вами используется просто эволюционизм, самое общее представление об эволюции, о генетических связях видов, а факторы эволюции остаются в стороне. К Вашей книге можно было бы без изменений остального текста добавить и селекционистскую, и номогенетическую общую главу. Оказывается, на практике Вы не селекционист и не номогенетик, а просто эволюционист, в конкретной таксономической работе которого признание или непризнание селекционизма никак не проявляется.

Я полистал и другие книги своей библиотеки. Получается примерно то же. Селекционистские догмы служат лозунгом, который можно без ущерба для дела стереть (как убрать с первой страницы “Правды” лозунг “Пролетарии всех стран, соединяйтесь”; его все равно никто не читает, думаю, что многие читатели “Правды” и не знают о существовании лозунга на первой странице). Если так, то можно сказать, что практика развивается не благодаря, а вопреки теории. Разумеется, я имею в виду не всякую биологическую практику. Есть исследования, непосредственно направленные на проблемы селекционизма или номогенеза. Думаю, что спросить конкретного систематика, работающего над какой-то группой, или морфолога, изучающего сложный комплекс структур, как он использует в работе селекционистские представления о взаимоотношении изменчивости, наследственности и т.п., будет равносильно обращению к рабочему “Красного пролетария”, как он руководствуется в повседневной жизни лозунгом братской солидарности трудящихся всех стран. С этим лозунгом нечего делать в повседневной жизни. Это лозунг для митингов.

Эти слова Вы можете обратить и против номогенетиков. Отчасти это верно, но все же положение номогенеза и селекционизма различно. Селекционистов тучи, а номогенетиков единицы. Они физически не могут выполнить тот объем работ, который необходим. А программа номотетизации биологии несравненно сложнее того, что предлагает людям селекционизм. Вы поминаете Рашевского, урок которого показателен. Он, Розен⁹⁷, можно упомянуть еще Вуджера⁹⁸, их школы поставили задачи, которые вполне одобряются селекционистами (хотя ближе к номогенетическим идеалам). Шума поднималось много, написаны сотни статей, дело же почти не движется. Не удастся сдвинуться дальше первых шагов, а работали прекрасные головы.

Конечно, гораздо легче сказать, что все связано с селекцией или коррелятивно, или прямо. Только как это доказать? Сейчас идет сражение нейтралистов с селекционистами. И что? Давно наблюдается ничья из-за повторения ходов.

Нет инструмента, чтобы доказать неселективность структуры, как нет инструмента, чтобы доказать селективность всех структур. Главное же нет инструмента для выбора конкурирующих селективных толкований. Стеббинс напирает на то, что селективным агентом в возникновении цветка были насекомые, а Дойл⁹⁹ говорит, что насекомые стали селективным агентом лишь когда покрытосеменные стали на ноги. У того соображения, и у этого. Как вывести из фактов теорию? Неизвестно. Мы предлагаем проверить правила вывода, заняться этой проблемой. Вы возражаете, что главное – достоверность эмпирических фактов, проверка гипотез на соответствие фактам и на логическую последовательность. Можно подумать, что логическая последовательность не включает “правило вывода”. Эмпирические факты вполне достоверны и у Стеббинса, и у Дойла. Не в этом проблема. Она в том, что факты допускают разные толкования. Увеличиваем количество фактов, а возможности трактовок растут, а не сокращаются.

Эти же претензии можно предъявить и к номогенетикам, особенно Бергу. Поэтому речь идет о выводе биологии из этого тупика. Адаптивностью безусловно надо заниматься, но адаптивный подход оказывается во многих случаях неэвристичным. Мне думается, что, уделив больше внимания референсам, организовав разнообразие в более обзорные структуры, мы бы продвинулись далеко вперед в той же проблеме адаптивности...

О свободе выбора постулатов, которую, как Вы пишете, “в сущности никто и не ограничивает”. Выбирать постулаты, пока они сидят в голове и не просятся на бумагу или язык, действительно ограничений нет. Но с выражением этой свободы дело сложнее. Вот Вы упрекаете Любищева, что его мысли не складываются в стройную и значительную конструкцию. Я подозреваю, что Вы читали лишь немногие статьи Любищева, поскольку они рассеяны по разным, часто редким изданиям. Издание же избранного тома его работ¹⁰⁰, в котором можно прочесть главное, получить представление о конструкции, которая была, но не по его вине, раздрана по разным статьям, тянется уже пять с лишним лет, причем начальство водит организаторов по кругам. Сейчас рукопись поступила в “Издательство”, так там снова наделали в штаны и снова послали на отзыв. Предстоят еще купюры. Странно, что это же ставится Любищеву в упрек. А ведь резать приходится по живому, нарушать органические связи. История с

⁹⁷ Р. Розен – американский биофизик и теоретик биологии.

⁹⁸ Дж. Вуджер – английский биолог, автор одной из первых попыток аксиоматизации биологии.

⁹⁹ Дж. Дойл – американский палеоботаник.

¹⁰⁰ Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.

выходом второго тома "Размышлений натуралиста"¹⁰¹. Вам наверное знакома. Книгу просто кастрировали. Теперь в ней почти нечего читать. А ведь это Вернадский! Как же поступают с более мелкой сошкой! Лишь в считанных редакциях и редколлегиях найдутся достаточно смелые люди, чтобы давать дорогу кое-каким неутвержденным постулатам, обычно наиболее безобидным.

Еще о проблеме непродуктивности номотетики. Забыл написать в своем месте. Фундаментальные проблемы естественных наук часто уже нельзя решить индивидуальным подвигом, просто за письменным столом. Такова, например, загадка пространственной организации в ходе эмбриогенеза (перехода "от химии к форме"). Здесь успехи биологии ничтожны, причем я думаю, что без знания рефренов в принципе задача не может быть решена, как нельзя было расшифровать лауэграммы и дебаеграммы и создать теорию структуры и роста кристаллов без групп Федорова–Шенфлиса. Тут нужны крупные головы для решения даже частных проблем. В целом же проблема требует мощную экспериментальную базу, обширные штаты. Точно так же обстоит дело с проблемами, о которых мы пишем. Разрозненные одиночки могут лишь увидеть проблему, иногда сформулировать ее, но продвинуться дальше, видимо, не удастся. Получается примерно так. Строят дома. Кто-то видит ошибку в строительстве, говорит об этом, а ему отвечают – строй сам. Это вместо тысяч рабочих, строящих дома не на месте.

Хочу еще заметить, что критика не всегда проходит впустую. Когда-то селекционисты крыли Кено¹⁰² на всех перекрестках, а преадаптации объявлялись чепухой. Теперь оказывается, что "преадаптации – необходимое логическое звено" дарвиновской теории (Ваша с. 109). Таких поразительных трансформаций и асимилиации достояния критиков произошло так много, что Давиташвили справедливо отказывался считать дарвинизмом СТЭ. Он считал СТЭ антидарвиновским учением, в чем есть изрядная доля правды. Общего осталось так мало, что странно сохранение вывески "современный дарвинизм"... Дарвинизм поступает как тот червяк, который утилизирует стрекательные клетки поедаемых гидр. К сожалению, селекционизм не объяснил возникновения этой удивительной адаптации. Поэтому пока факт такого заимствования нельзя включать в арсенал дарвинизма. Тогда получается, что развитие науки идет не совсем по-дарвиновски...

Если преадаптация соответствует функции потенциально, то это уже платонизм. Потенциальное соответствие это как раз то вневременное и внегеографическое, против чего Вы потом возражаете...

¹⁰¹ Вернадский В.И. Размышления натуралиста. В 2 кн. Кн. 2: Научная мысль как планетное явление. М.: Наука, 1977. 162 с.

¹⁰² Л. Кено – французский биолог, основатель теории преадаптации. Подробнее о его взглядах см.: Георгиевский А.Б. Проблема преадаптации. Л.: Наука, 1974. 148 с.

...Именно в ретроспективе прекрасно видна несостоятельность надежд связать упорядоченность структур с адаптивностью. Достаточно уже упомянувшегося соображения. Знания о структурах опережают знание об их адаптивности. Нет теоретического инструмента для выбора конкурирующих адаптивных интерпретаций. Принципов адаптивных интерпретаций биология до сих пор не сформулировала. Здесь сплошная кустарщина, ни о какой теории говорить не приходится... Для дарвинизма достаточно некоторый минимум адаптивности. Остальное, очевидно, сделают корреляции. На губительность корреляций для дарвинизма указывал еще Э. Гартманн¹⁰³. Его возражения так никто из дарвинистов и не отвел. О Шмальгаузене я уже писал.

...Ясно, что естественный отбор и адаптивность не находятся в антагонистических отношениях с математикой и физикой (иначе организмы просто не могли бы существовать, они же как-никак физические тела). Но из этого не следует достаточность адаптивных и "естественноотборных" интерпретаций. Вообще, селекционизму свойственно смешивать непротиворечивость и выводимость. Если удастся показать, что нечто чему-то не противоречит, то нечто принимается чуть ли не функцией этого "чего-то". Хороший пример этой ошибки приводил С.Г. Смирнов¹⁰⁴. Рыжая шкура лисы не противоречит ее деятельности как хищника, но никак не выводится из этой деятельности. Так вот адаптивность не противоречит математическим законам, но и не обязательна с точки зрения этих законов...

Насчет противоположения популяционизма и типологического подхода писать не буду, так как в изображении Майра и его последователей дается не типология, а карикатура на нее. Об этом я немного пишу в ЖОБ № 4 за прошлый год¹⁰⁵. Думаю,

¹⁰³ Э. фон Гартманн – немецкий философ. В своем разборе современного ему дарвинизма показал, что, будучи вынужденным на основании опытных данных признать закономерность корреляции характерных признаков вида, это учение "противоречит своим же собственным объяснительным принципам, которые все сводятся к тому, что вид представляет собой мозаичноброшенный, внешний агрегат признаков, которые приобретены независимо друг от друга одновременно или в последовательном порядке, благодаря отбору или привычке. Признавая далее, вместе с законом корреляции, что каждое индивидуальное отклонение, имеющее систематическое значение, непосредственно приурочено, при нормальном своем течении, к целой системе (коррелятивных) соответственных изменений, дарвинизм противоречит сам себе; он противоречит своему собственному допущению неопределенных, чисто случайных влияний, определяющих изменчивость, на котором зиждется предположение его механического понимания обеих форм отбора" [Гартманн Э., фон. Истина и заблуждения в дарвинизме. (Критическое изложение органической теории развития). СПб.: Паровая скоропечатня М.М.Гутзаца, 1909. С. 146].

¹⁰⁴ С.Г. Смирнов – математик и историк, друг С.В. Мейена.

¹⁰⁵ Имеется в виду статья: Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 4. С. 495–508.

что популяционный подход – частный случай типологического, и что у типологического подхода принципиально нет альтернативы...

Мы (по крайней мере я) на дух не принимаем заявления о достаточности селекционизма. Скажем, я могу относиться положительно к арифметике, но отрицательно к заявлению, что арифметики достаточно для математизации биологии. Заявление о достаточности мутаций, изоляции и отбора – действительно только гипотеза...

О “наследовании приобретенных признаков”. Вы, по-видимому, не различаете понятий “приобретенных” и “благоприобретенных” признаков. Проблема целесообразности относится лишь ко второму понятию... Сейчас проблема наследования приобретенных признаков возникает вновь в связи с трансдукцией, трансгенозисом и прочими феноменами того же сорта... Циммерман, Бляхер¹⁰⁶ и Завадский, по существу, показали только: травматические признаки не наследуются, некоторые подозрительные факты можно изложить на желательном для синтетизма языке. Больше ничего они предложить не смогли. С длительными модификациями они не справились, а о явлениях типа трансдукции и проч. вообще мало задумывались, оперируя лишь стереотипными селекционистскими фразами...

Я бы не сказал, что *дарвиновская* биология за истекшее столетие шагнула фантастически вперед. Шагнула биология вообще, а дарвиновского в ней примерно столько же, сколько в Вашей книге об ивах...

Заметки

20 августа 1985 г.¹⁰⁷

Внеэкваториальные флоры из-за сохранения примитивных типов иногда дают то же, что современные дикари с примитивным укладом для реконструкции ранних фаз истории человечества. Во внеэкваториальных обедненных флорах легче устанавливаются прижизненные связи по ассоциации из-за моно- и олигодоминантных захоронений, чем в богатых захоронениях экваториальных флор.

29 января 1986 г.¹⁰⁸

На ВПО¹⁰⁹ были два доклада (помимо прочих): А.И. Кафанова (Ин-т биологии моря ДВНЦ АН СССР) “Гетерохронность морской биоты: палеоботаническое значение” и Н.Н. Марфенина (МГУ) “Морфологические аномалии – резерв адаптивной радиации (на примере колониальных гидроидов)”.

¹⁰⁶ В. Циммерман, Л.Я. Бляхер – биологи-эволюционисты.

¹⁰⁷ Печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

¹⁰⁸ Печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

¹⁰⁹ Всесоюзное (ныне – Всероссийское) палеонтологическое общество, членом которого являлся С.В. Мейен.

Я по ним выступал. Кафанов говорил о продвинутой тропической биоты и примитивности арктической. Марфенин (не употребляя соответствующих слов) о правиле Кренке¹¹⁰. Однако то и другое поддается нетривиальному соединению, о чем я и говорил. Я рассказал о том, что на обе темы есть у растений, подчеркнул, что надо различать таксономические уровни в отношении географической локализации формообразования (таксоны низкого ранга образуются повсюду). Соединение “экваториальной колыбели” с правилом Кренке осуществляется через правило ван Стеениса¹¹¹ (уродства бореальных растений – норма в тропиках).

Абиотический отбор, как цензор с ограниченным складом мышления, запрещает все самое перспективное, сиюминутность его требований...

22 апреля 1986 г.¹¹²

Вчера получил от Hill’a его кладистическую статью о мараттиевых¹¹³. Если принимать буквально его определение кладистики вне зависимости от реальной практики, то это возврат к систематике растений до Жюссье, так как они не рассматривают конгрегации, а прямо берут признаки, (1) свойственные всей группе и (2) не свойственные прочим группам. Это прямая противоположность статистичности признаков и таксонов. Таким образом, возникает главная оппозиция в теоретической таксономии: кладизм – конгрегационизм (пробабилизм).

Б.М. Миркину¹¹⁴

2 мая 1986 г.

Чтение Вашей книги¹¹⁵ было для меня очень важно. Вроде бы порознь я слышал почти обо всем, но было недосуг сложить разрозненное в конструкцию. Эта конструкция и сложилась во время чтения. Я все время прокручивал каждый Ваш пассаж применительно к геологическому прошлому. Многое я рань-

¹¹⁰ Признак, который у одного вида является редким отклонением (уродством), у другого вида встречается в виде нормы. Установлено в 20-х годах XX столетия отечественным ботаником Н.П. Кренке под названием “закона родственных отклонений”.

¹¹¹ К.Х.Х.И. ван Стеенис (C.G.G.J. van Steenis) – нидерландский ботаник, специалист по тропическим флорам.

¹¹² Печатается по рабочей тетради С.В. Мейена “Текущие наблюдения и соображения. Начато 16.1.1984”, хранящейся в его научном архиве.

¹¹³ Речь идет о статье: Hill C.R., Camus J.M. Evolutionary cladistics of Marattiales ferns // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Bot. Ser. 1986. Vol. 14. P. 219–300. К. Хилл – английский палеоботаник, один из пионеров кладистического анализа в применении к ископаемым растениям; переписывался с С.В. Мейеном по проблемам кладистики.

¹¹⁴ Печатается по машинописной копии, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена. Б.М. Миркин – ботаник, фитоценолог, видный отечественный теоретик фитоценологии, друг С.В. Мейена.

¹¹⁵ Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с.

ше в это прошлое не проецировал. В результате начинает складываться некая пока еще очень общая картина флорогенеза вместе с экогенезом, складывается кодекс примитивности таксонов, синтаксонов¹¹⁶ и флор не в рецентной синхронии, а в исторической, документированной палеоботаникой диахронии. Думается, что растительный мир развивался (как и отечественная геоботаника) от большей дискретности к большей континуальности. Я давно пришел к выводу, что леса внетропических зон примитивны, а тропические леса — продвинуты. Самая примитивная современная лесная растительность — сибирская тайга. С травянистой растительностью то же. Девонский травяной покров — сплошные *pure stands*¹¹⁷, причем повсеместно. В тропиках зарождались новые крупные таксоны, новые типы организации синтаксонов, а дальше шел “полярно-стремительный” спрединг, в котором леса отставали. Думаю, что экваториальные леса карбона были устроены так же, как нынешние бореальные леса. Организмичность синтаксонов¹¹⁸ — признак примитивности их. Все как в социальной сфере, где в развитых обществах все больше размываются классы и сословия, все труднее выделять кластеры для социологических исследований...

Май 1986 г.¹¹⁹

Неоэндемики — это биогеографическая синапоморфия, а палеоэндемики — симплезиоморфия.

16 июня 1986 г.¹²⁰

По аналогии с политетическими таксонами¹²¹ можно говорить о политетической концепции

¹¹⁶ Таксоны системы растительных сообществ, прежде всего, создаваемой по методу классификации растительности Браун-Бланке. Подробнее см., напр.: Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

¹¹⁷ Чистые заросли (англ.). Имеются в виду заросли одного или немногих видов растений.

¹¹⁸ Имеется в виду относительно жесткая, подобная наблюдаемой у многих высших организмов скоррелированность и выдержанность признаков, прежде всего, — характерных видов синтаксона. Противопоставляется нежесткой, статистической природе различий между синтаксонами, вытекающей из представлений о континуальности растительного покрова.

¹¹⁹ Заметка. Печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

¹²⁰ Заметка. Печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

¹²¹ Понятие “политетических групп” (таксонов) введено в 1984 г. американским ботаником П.Ф. Стивенсом. В предложенной им трактовке, “в политетических группах ни один признак, встречающийся у членов группы, не встречается у всех ее членов, но все признаки являются общими для группы в целом. При этом многие признаки будут найдены у каждого члена группы... В то же время, в монотетических группах обладание уникальным признаком или группой признаков является необходимым и достаточным для принадлежности к определенной таким образом группе (Stevens P.F. Metaphors and typology in the development of botanical systematics 1690–1960, or the art of putting new wine in old bottles // Taxon. 1984. Vol. 33, № 2. P. 171).

эволюции. Компонентами ее будут частные теории эволюции, вырабатываемые по разным таксономическим и мерономическим компонентам органического мира, для разных этапов эволюции в каждом из этих компонентов и для разных экосистем. Нынешние концепции эволюции строятся преимущественно для многоклеточных животных, для некоторых растений умеренных зон, для соответствующих экосистем. В тропиках многое может быть иначе. Но мы имеем возможность описать на привычном языке то, что происходит в тропиках.

Подмена политетического подхода монотетическим возможна лишь на уровне действительно универсальных механизмов. Но неизвестно, как эту универсальность устанавливать. Сейчас такая монотетичность, как у Шмальгаузена, Добжанского, Яблокова, Майра и т.п., — прекрасный пример эволюционного редукционизма...

Б.М. Миркину¹²²

29 июня 1986 г.

...Я сейчас все больше погружаюсь в проблемы флорогенеза, и меня особенно занимает вопрос об эволюции экосистем в истории главных фитохорий. Вроде бы получается, что чем древнее фитохория, тем более дискретны¹²³ сообщества. В глубь геологической летописи мы как бы повторяем путь в нынешних экосистемах с севера на юг и от травянистых ценозов к лесным. Подозреваю, что тропические ценозы карбона были устроены примерно так же, как наши подмосковные леса, а травянистые же ценозы позднего палеозоя — как нынешняя арктическая растительность. Все новое — и ведущие таксоны, и типы ценотической организации — сначала складывалось в низких широтах и оттуда двигалось к высоким. Этот механизм я условно назвал фитоспредингом (по аналогии со спредингом морского дна в тектонике плит). Все это надо проработать как следует, и я сейчас читаю литературу по флорогенезу разных климатических зон (Толмачева, Юрцева¹²⁴, ван Стеениса и проч.). Выплывает очень много интересного, в том числе и любопытные социологические параллели, но все это — работа не месяцев, а лет. Спешить здесь нельзя, чтобы не наломать дров и не навязать миру своих схем...

¹²² Печатается по машинописной копии, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

¹²³ Имеется в виду свойство сообществ образовывать типы, между которыми нет переходов. Противопоставляется континуальности — свойству сообществ постепенно переходить друг в друга и происходящей отсюда “размытости” типов фитоценозов.

¹²⁴ Б.А. Юрцев — флорист, ученик А.И. Толмачева.

Заметки

18 июля 1986 г.¹²⁵

В книге Пианки по эволюционной экологии¹²⁶ приводится перечень факторов разнообразия. В некоторых из них содержится *petitio principii*¹²⁷ в совершенной явной форме. Это же можно сказать про концепцию Dobzhansk'ogo (1950)¹²⁸ о разнообразии тропической биоты: разнообразие данного таксона поясняется через разнообразие биоты в целом, но ведь именно разнообразие биоты в целом мы искали, обращаясь к разнообразию данного таксона. Таким образом, факторы должны быть пересмотрены на независимость и иерархизованы. При такой иерархизации в конечном счете останутся лишь: 1) благоприятность, 2) внутригодовая и вековая стабильность, 3) размер территорий (нужна горизонтальная компонента для выявления разнообразия). Все остальное будет выводиться как следствие. Но эти три фактора существенно антиселекционистские.

Конечно, с неадапционистской точки зрения особенно загадочно все связанное с покрытосеменными. Это – ударный аргумент биотически ведомой эволюции (*stigms-pollen interaction*, *plant-animal coevolution*, etc.). Однако, обращаясь к такому объяснению, мы фактически спасаемся с помощью *ad hoc* гипотезы¹²⁹. Если претендовать на универсальность (что, конечно, не обязательно), то в равной мере надо объяснить, почему столь разнообразны листостебельные мхи (при малом разнообразии сфагнов), лептоспорангиатные папоротники (при малом разнообразии эвспорангиатных – последние сравнимы с голосеменными), селягинелл гораздо больше, чем плаунов. Здесь обращение ко всем таким аллопетальным *interaction* явно ничего не дает, надо искать в другом месте.

Важно вообще каждый аргумент просканировать: 1) по системе, 2) во времени, 3) в пространстве (экология и география).

19 июля 1986 г.¹³⁰

Теперь надо скрестить “тепличную” макроэволюцию (теорию “тепличной” макроэволюции) с эволюцией синтетических типов и всем прочим

¹²⁵ Печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

¹²⁶ Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

¹²⁷ Подмена основания (*лат.*). Логическая ошибка или софизм заключающиеся в том, что доказываемое положение неявно содержится в одной из посылок доказательства.

¹²⁸ Ф. Добжанский – американский генетик и эволюционист. Речь идет о его статье: *Dobzhansky Th. Evolution in the tropics // Amer. Sci. 1950. Vol. 38, № 2. P. 209–221.*

¹²⁹ Выдвигаемой специально для данного случая. В индуктивной логике рассматривается как ошибка или слабый довод.

¹³⁰ Печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

(транзитивным полиморфизмом, псевдоциклами¹³¹, правилом Кренке).

Вероятно, так: “тепличный” этап создает первичный полиморфный пул с “нейтральными” намерениями. Дальше стабилизирующий отбор выщепляет оппортунистические модальности для импотентных в макроэволюционном смысле экосистем. Чем больше степень этой импотенции, тем в большей степени эволюция идет по Шишкину¹³², Майру и кому угодно (сюда же Стеббинс, Грант¹³³, Шмальгаузен). В этом и заключается географо-экосистемная политика эволюции. Со всем этим хорошо согласуются нейтралистские взгляды Кимуры и К^о¹³⁴.

В рамках политетической теории вопрос ставится не так: “Какая из предложенных эволюционных теорий верна?”, а так: “В каких областях (*domains*) органического мира верна та или иная теория эволюции?”

Тогда мы приходим к подлинному синтезу. Соответственно, если раньше фальсификации претендовали на уничтожение теорий, то теперь они должны быть ориентированы на установление граничных условий теорий, на их ограничение.

Б.М. Миркину¹³⁵

26 июля 1986 г.

Моя работа по выявлению всех наиболее высоких таксонов в тропиках привела-таки меня в экологию, фитоценологию и все прочее. Читаю по-русски и по-иностранному Пианок, Фишеров, Кейнов, Бриггсов¹³⁶ и прочих. Хочу разобраться, что же все-

¹³¹ Повторяющиеся морфологические преобразования, связанные с усложнением и редукцией, которые приводят к возникновению сходства различных структур и органов, например, цветков и соцветий, покровов семян и др. По мнению С.В. Мейена, “объяснений псевдоциклическому сходству пока нет. Попытки связать его с векторизованным отбором совершенно неубедительны (какой фактор отбора может вести структуру по сложной траектории, возвращающейся к прежнему состоянию?). Вероятно здесь продуктивнее... искать причины в онтофилогенетических механизмах, например, в длительном разворачивании коррелятивных взаимодействий, может быть, в инерционности и цикличности морфологических преобразований” (Мейен С.В. Общая палеоботаника (Депонированное приложение к книге “Основы палеоботаники”, М., Недра, 1987). М.: ВИНТИ, 1987. С. 85. (Деп. в ВИНТИ 25.11.87 г. № 8673-B87).

¹³² М.А. Шишкин – палеонтолог и эволюционист; учился в одной группе с С.В. Мейеном на геологическом факультете МГУ.

¹³³ В. Грант – американский ботаник и эволюционист селекционистского толка, специалист по проблеме видообразования у растений.

¹³⁴ Кимура М. Молекулярная эволюция: Теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 394 с.

¹³⁵ Печатается по машинописной копии, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

¹³⁶ Э. Пианка, А.Г. Фишер, А. Кейн, Дж.К. Бриггс – ведущие зарубежные экологи и эволюционисты. Их работы, о которых идет речь, можно найти в списке литературы к статье С.В. Мейена “География макроэволюции у высших растений” (Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 3. С. 308–309).

таким происходит с широтным градиентом, образованием таксонов и эволюцией. Конечно, то и дело натыкаюсь на *petitio principii*, как, например, у Добжанского, который разнообразие животных хочет объяснить разнообразием ниш, как будто это не та же, а другая и уже решенная проблема. Пианка сначала (в английских статьях) тоже этого не понимал, но в книжке немного разобрался, однако тоже явно скован селекционистской догмой. Я чем дальше, тем больше склоняюсь к выводу, что “ларчик просто открывался”. Точнее, селекционистскими ключиками он “просто не открывался”, надо менять ключики. Думаю, что феномен тропического разнообразия и расположенных там генераторов самой ценной новизны — гораздо более сильный удар по селекционизму в духе Шмальгаузена и Майра, чем любая нейтралистская молекулярно-генетическая теория Кимуры и его команды. Я набрал уже порядочную папку всяких материалов на этот счет и размышляю теперь что, как и куда втравливать. Для начала напишу большую статью в ЖОБ¹³⁷.

В связи со всем этим, я обратился и к работам покойного Стаса Разумовского¹³⁸. Про его книгу¹³⁹ я слышал много и от Вас, и от палеоэнтомологов. Но все не мог собраться прочитать. Сейчас я нахожусь еще в первой трети книги (читаю в метро кусками). Но кажется, я начинаю понимать корни Ваших с ним противоречий. Ведь Вы и он смотрите на объекты совсем разными глазами. Вы смотрите на ценозы, так сказать, непосредственно и воспринимаете их *at face value*¹⁴⁰, а он подходит как химик. Эта аналогия с химиком не случайна.

Минералог и химик иначе смотрят на неорганический мир Земли. Химик говорит, что в породе есть кремний и алюминий. Но минералог (во времена до Лавуазье) будет возражать, что в породе есть кварц и плагиоклаз. Все зависит не только от уровня рассмотрения, но и от способа идеализации. Вы хотите (и с полным правом при Вашей идеологии) увидеть на каждом участке все то, про что пишет Стас, и не видите. И Вы правы. Так прямо всего этого нет (как почти нет самородного алюминия). Стас пишет вначале, что; скажем, климаксный участок надо еще поискать, он редко преобладает по площади и часто вообще отсутствует. Надо было бы сказать, что он отсутствует *в чистом виде*. Но что из наших понятий присутствует в природе в “чистом виде”? Ведь недаром проблема очистки веществ — сложнейшая для химика; правильных (по формулам) кристаллов в природе вообще почти

не бывает (поэтому их выращивают для исследований, оберегая от всего постороннего природного).

Но ведь также можно подойти и к фитоценологическим объектам. Понятие климакса, организмического ценоза может быть в таком случае полностью осмысленным даже в тех случаях, когда ни в одном месте Земли нельзя наблюдать ни того, ни другого. С тем же я столкнулся, когда знакомился с давним спором по поводу теории Виллиса¹⁴¹ *Age & Area*¹⁴². Как набросились ботаники на бедного Виллиса, хотя ведь он давал незамутненную посторонними факторами модель и находил очень близкие к ней (т.е. наименее замутненные) ситуации. На него накинута, совершенно не осознавая смысла подобных моделей. В школьном физическом образовании все понимают, что нельзя демонстрировать ускорение свободного падения, если залезть на учительский стол и бросать из одной руки утюг, а из другой надутый презерватив. Вывести *g* помещает воздух. Но для живой природы люди уже не мыслят и потому сражаются не всегда осмысленно. Виллиса, например, затюкали совершенно зря. Такие критики Виллиса как, скажем, Стеббинс, умели лишь подмахивать зоологам, а Виллис работал головой, а не чреслами...

Заметки

5 августа 1986 г.¹⁴³

Современная биогеография не может предложить... целостной модели, которая имела бы в некотором смысле вневременной характер. В самом деле, существуют некоторые модели эволюции наземных позвоночных, вроде известной модели Дарлингтона (1966; Darlington, 1957)¹⁴⁴. Сходные модели строились для флор, сложенных высшими растениями (Вульф, 1933, 1944)¹⁴⁵. Но обе модели описывают становление лишь современных фаун и флор. Их применимость к докайнозойской исто-

¹⁴¹ Дж.К. Виллис (J.C. Willis) — английский ботанико-географ и эволюционист, сторонник теории мутаций, член Лондонского королевского общества.

¹⁴² Willis J.C. *Age and Area. A study in geographical distribution and origin of species*. Cambridge: Cambridge University Press, 1922. 259 p.

¹⁴³ Заметка. Печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

¹⁴⁴ Ф. Дарлингтон — английский биогеограф, специалист по географии животных. Речь идет о его обобщающей работе: *Darlington P.J. Zoogeography: the geographical distribution of animals*. N.Y.: John Wiley, 1957. I—XIII, 1—675 p. Есть русский перевод: *Дарлингтон Ф. Зоогеография*. М.: Прогресс, 1966. 519 с.

¹⁴⁵ Е.В. Вульф — отечественный ботаник и ботанико-географ. Имеются в виду его работы: *Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений*. 2-е изд., испр. и доп. М.;Л.: Сельхозгиз, 1933. 415 с.; *Он же. Историческая география растений. История флор Земного шара*. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с.

¹³⁷ Имеется в виду статья: Мейен С.В. “География макроэволюции у высших растений” (Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 3. С. 287—310).

¹³⁸ Станислав Михайлович Разумовский — отечественный геоботаник и фитогеограф.

¹³⁹ Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 232 с.

¹⁴⁰ Как есть, как они выглядят (англ.).

рии наземной биоты уже проблематична. Иными словами, это не общие модели, которые применимы к разным геологическим эпохам, а некоторые эмпирические обобщения, касающиеся лишь последних геологических веков и не претендующие на более общее значение. Тем более, не существует “вневременной модели”, охватывающей как наземный, так и морской органический мир.

Между тем, создание “вневременных” моделей, обобщающих биогеографические явления в длительной исторической перспективе, имели бы немалое значение для познания эволюции, для установления истинности той или иной эволюционной концепции среди конкурирующих концепций. В конечном счете, эволюционируют не отдельные органы, таксоны и экосистемы, а целостные биогеографические единства, вся биосфера. Требуется объяснять именно их эволюцию, а не только выборочных элементов живого. Претендующая на истинность и полностью эволюционная концепция должна уметь предсказать основные черты эволюции в биогеографическом масштабе. Если такие предсказания невозможны, эволюционная концепция неполна, а если они не оправдываются, она не истинна, хотя бы в каких-то своих элементах. Иными словами, если во времена Дарвина биогеография служила *утверждению* идеи эволюции, то теперь она может быть одним из инструментов *проверки* эволюционных идей.

6 августа 1986 г.¹⁴⁶

В экваториальной биоте есть потенциал сложности, дающий ей возможности быть постоянным генератором. Может быть, в синтетических типах тоже это есть. Предковые виды достаточно крупных таксонов не обязательно апостериорно везучие. В них может быть что-то иное с самого начала – иная организация генома. Те, кому они эту “априорную” везучесть передают, продолжают эстафету крупных новаций. Противоположность – персистенты, слепые ветви, как *Ginkgo*. Почему иначе от *Ginkgo* ничего не было с позднего мела?

Продумать связь “shed” видов¹⁴⁷ с дифференциацией синтетических типов. У Гуппи–Willis’a связь синтетических типов с тем же процентом в фитохориях; тропические биоты как синтетические типы по отношению к последующему.

14 августа 1986 г.¹⁴⁸

Покрытосеменные, пока были в сухих условиях, может быть, в манграх, могли появиться, но не могли ничего дать, не переселись они в *mesic* условия. Там и пошло. Иначе бы они остались аберрантной веточкой беннеттитов. Надо посмотреть, где, в ка-

¹⁴⁶ Печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

¹⁴⁷ Видов, образующихся по мере расселения таксона.

¹⁴⁸ Печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

ких условиях наибольшая *диверсификация* покрытосеменных. Это дадут палинологические данные. Вроде бы так и получается, но надо проверить.

Из того, что единичные (взятые без большой статистики) таксоны не укладываются в модель Виллиса не следует ее ошибочность, но следует ее ограниченность. Значит, какая-то часть эволюции идет “не по Виллису”, но сам он не задался вопросом, а “по кому” она тогда идет. [Все то же с молекулярно-генетическим нейтрализмом, Бергом и т.п.] Он не пишет, что именно непрерывно вмешивается в “виллисовский процесс”. Но ведь это может быть как раз тот механизм, который он нацело отвергает. По этому механизму (ЕО) действительно ничего нельзя проигнорировать, так как он не образует (в нынешней формулировке) глобальную модель. Это другой (демово-популяционный) уровень.

11 августа 1986 г.¹⁴⁹

Палеофлористические области – миграционные климаксы (по Age & Aera). Нужно совмещение Age & Aera с Разумовским (их идеализаций).

15 августа 1986 г.¹⁵⁰

Главные недостатки и преимущества кладистики

Преимущества

1. Ясное осознание теоретических предпосылок, причем делается попытка осознать *все* предпосылки, вплоть до логических и философских.

2. Стремление подчинить исследование эксплицитным логическим и философским требованиям, в том числе, (1) логической последовательности, (2) полноты, (3) недвусмысленности, (4) проверяемости. Это все проявления похвальной дисциплины ума.

3. Эксплицитное представление всех привлекаемых признаков и их состояний, ясный перечень тех и других и столь же ясное использование. Списки признаков заставляют держать их все в поле зрения, отсюда полнота и описаний, и сравнений. Выявление неполноты описаний и заполнение пробелов. Отсюда и полнота анализа *всех* членов таксона.

4. Осознается, что полнота признаков в ряду их состояний – каждый раз проблема, которая должна решаться эксплицитно, с показанием всех за и против.

5. Привлечение внешней группы как осознанный прием. Этот прием использовался и раньше, но не был ясно сформулирован. Сам по себе метод внешних групп очень важен следующим. Он показы-

¹⁴⁹ Печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

¹⁵⁰ Печатается по незаконченной рукописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

вает, что систематизация любой группы невозможна вне более широкого таксономического контекста. Этого не было в рамках фенетической таксономии и эксплицитно не предусматривалось в традиционной филогенетике (хотя исторически этим, конечно, пользовались).

6. Предусматривается процедура указания филогенетических отношений без обязательного указания предковой группы. В тех случаях, когда подразумевается (при анализе современных групп), что предок заведомо вымер, это нужное дело. Правда, если исходить из идеологии Виллиса и Гуппи, совершенно не обязательно предполагать вымирание предка. Наше незнание предка в этом случае приравнивается к его отсутствию в схеме. Считается более объективным показать отца как брата. В схеме показываются отношения “родной”, “двоюродный” и т.д., но нет отношений “родитель — потомок”. Правда, в ответ на это можно сказать, что кладограммы в принципе нельзя сравнивать с филогенетическими деревьями, так как они показывают не “lines of descent”¹⁵¹, а степени родства.

7. Выявляется большая роль параллелизмов и реверсий в филогенетическом процессе. Их оказывается настолько много, что требуется вводить подсчеты.

8. Введены многочисленные полезные технические термины, отсутствие которых придает филогенетическим и таксономическим обсуждениям нечеткость, открывает пути для логомахи¹⁵².

9. Хорошие графические знаковые системы, ясно демонстрирующие соотношения признаков.

10. Стремление к единственности системы, но с показом альтернативных вариантов и, если они есть, “гордиевых узлов” (циклов).

11. Поиск выдержанных признаков, борьба с политетичностью таксонов.

12. Несвязанность с традиционной иерархией таксонов. Предусматривается столько ступеней иерархии, сколько требует анализ.

13. Кладистические списки признаков, матрицы и кладограммы могут служить в качестве ключей, для информационно-поисковых систем. Это место таксона и соотношение таксонов в признаковом пространстве.

14. Мерономическое значение. На выходе получают признаковые пространства в их упорядоченности.

Недочеты

1. Догматизм в теоретических предпосылках; не ставят вопроса, применимы ли данные предпосылки, эта логика и философия к таксономической работе. Это логико-философский униформизм (редук-

ционизм). Здесь вскрывается интересный аспект: понятие редукционизма может быть отнесено к самой философии, которая хочет решить вопрос о редукционизме в биологии, но не решает его для себя.

2. Регулярности в природе ставятся в зависимости от логики, более того — формальной логики. Отношения объектов втискиваются в стандартизированные рамки отношений между понятиями. То, что не лезет в эти рамки, отбрасывается.

3. В отношении между признаками и их состояниями вводится дискретность.

4. Полярность признаков устанавливается разом для всей группы, хотя она может варьировать в пределах группы. Не учитывается, что при транзитивном полиморфизме само понятие полярности неосмысленно.

5. Не учитывается этот феномен транзитивного полиморфизма и все с ним связанное, в том числе регуляторность в проявлении признаков, латентность признаков.

6. Не учитывается тератологический материал и связанные с ним правило Кренке и статистическая природа таксонов. Здесь тоже регуляторность и латентность.

7. Берется внешняя группа, а надо брать всю внешнюю таксономическую структуру, так как в зависимости от признаков могут понадобиться разные внешние группы.

8. Какие-то предковые группы явно сохранились, но они в кладограмме не выделяются. Отрыв кладограмм от филогенетических деревьев, вопрос о том, как строить последние, остается. Но в основе философии кладистики лежит все-таки филогения. Тем самым происходит подмена понятий, одновременно ослабляется и презумпция единственности филогенетической системы.

9. Вскрыв большую роль параллелизмов, надо было пересмотреть и всю идеологию. Те признаки, которые считаются гомологичными, фактически имеют не “алиби” в отношении гомоплазии, а лишь отсутствие данных о гомоплазии. Они просто “не попались” на гомоплазии, но гарантий в их “гомопластической” невинности нет. То же касается реверсий. Не учтены псевдоциклы.

10. Все технические термины остаются в рамках канонических понятий. Не предусмотрены ситуации неопределенности. Искажение смысла термина “гомология” и многих других.

11. Считается, что “гордиевы узлы” в конечном счете можно разрубить. Хотя в некоторых случаях, вероятно, они в принципе неразвязываемы, если некоторые процессы в прошлом были эквивалентными (по результатам нельзя восстановить процесс и, следовательно, отделить гомологию от гомоплазии).

12. Неразличение моно- и политетических таксонов, насильственное втискивание всех таксонов в монотетические рамки, отождествление политетики с парафилией.

¹⁵¹ Линии происхождения (англ.).

¹⁵² В формальной логике и риторике — бесполезное словопроение, связанное с тем, что в ходе спора или рассуждения точно не определяется или не выдерживается смысл употребляемых понятий и терминов.

13. Все то, что делается для таксонов, должно делаться и для меронов, т.е. должна быть своя мерономическая кладистика.

14. Нет взвешивания признаков (все с этим связанное см. в заметке для IOP Newsletter¹⁵³). Кладистический анализ — это историческая реконструкция, в которой понятие вероятности — ключевое. Взвешивание признаков, это (в филогенетике) — ранжирование вероятностей, которое нельзя заменить подсчетами “за” и “против” как в экспертных системах.

15. Нет анализа таксонов на их устойчивость по мере внесения новых признаков, т.е. не вводится *главный* критерий естественности таксонов. К естественности приравнивается лишь монофилия, а все политетическое трактуется как парафилетическое и неестественное. Тем самым критерием естественности считается монотетичность, хотя это допущение ни на чем не основано.

Б.М. Миркину¹⁵⁴

16 августа 1986 г.

...Я уже писал Вам, что последнее время полез в географию таксонообразования. Фактически же это — география макроэволюции. Долго держался и только читал литературу, но ничего не писал. Но на днях не выдержал и настукал первый вариант большой статьи на эту тему¹⁵⁵. Выявляется три сопряженных феномена. Во-первых, по палеоботаническим данным все (почти) надродовые таксоны идут из экваториального пояса. Во-вторых, есть железный широтный градиент разнообразия. В-третьих, есть такой же широтный градиент эндемизма (в Арктике — один эндемичный род). Но из всех факторов эволюции только отбор широтно зависим, причем можно показать (в письме долго), что и биотический, и абиотический отбор в экваториальной зоне более либерален. Короче говоря, эффективность макроэволюции обратно пропорциональна напряжению отбора. Я всегда полагал, что цензуре не принадлежит заслуга в литературном процессе и особенно в прогрессе писательского дела. Но не было хороших доказательств. Эти три феномена ставят точку над *i*. В набросанной статье я решил все же не выступать против наивного селекционизма в становлении высших таксонов (с родами и видами дело сложнее) и, соответственно, против прямолинейного адаптационизма.

Очень любопытно, что многое из того, до чего додумался я сам, уже написал в 20-х годах Виллис.

¹⁵³ Meyen S. V. Cladistics of marattiales: another view // IOP Newsletter. 1986. № 31. P. 7–8.

¹⁵⁴ Печатается по машинописной копии, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

¹⁵⁵ Имеется в виду все та же статья: Мейен С.В. “География макроэволюции у высших растений” // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 3. С. 287–310.

Его Age & Area крыли кто хотел и как хотели, но просто ничего не поняли. Я почитал его работы и понял, что это был гигант. Правда, он выдвигал свою модель как универсальную, не обращая внимание, что она работает лишь на больших выборках, сделанных с особыми требованиями. Уже сама эта потребность в большой статистике показывает, что есть нечто противодействующее его модели. Это “нечто” он просто смахнул в сторону. А надо было говорить, что в самом общем плане эволюция идет по его модели, но в реальность вмешивается много постороннего (со своими моделями). Где-то и в чем-то эволюция идет не по-Виллисовски. Так, в его схему не укладываются генцентры Вавилова¹⁵⁶. Но по схеме генцентров тоже всего не опишешь. Короче говоря, нужна политетичность описания и толкования. Из всего этого я прихожу к политетической концепции эволюции, и это кажется самым главным...

Я все время сижу дома, поля мне уже не видать, да я и не стремлюсь. Теперь я наладил регулярно ходить в библиотеки, читаю всякое старье, вроде Виллиса, причем отдаю предпочтение подобным научным диссидентам и убеждаюсь, насколько же все они умнее и интереснее эдификаторов¹⁵⁷. И любопытно, что самых умных эволюция научного сообщества все равно не выносит на всеобщее поклонение. Это — исключительные случаи, да и вынос происходит по совсем другим параметрам. Например, сейчас носятся с Вернадским, с его биосферой и ноосферой. Но ведь это — самое неинтересное в его творчестве. Остальное упоминают заодно, раз уж все равно его вознесли, так во всем копаются. Но его концепцию времени и пространства ни физики, ни философы в упор не видят. Там надо уже крепко шевелить мозгами и расставаться с самыми привычными иллюзиями. Поэтому все это остается за бортом или служит предметом пустых фраз, за которыми не видно понимания. Можно собрать шикарную коллекцию так и не понятых гениев. Однако странным образом они не вымирают, их идеи как-то все-таки переходят из поколения в поколение и оказывают время от времени отрезвляющее действие на какую-то часть публики. Песок в буксы парадигматического поезда потихоньку насыпают. В конце концов поезд останавливается. Но пассажиры пересаживаются в другой такой же поезд и снова умники диссиденты остаются в нем без спальных мест. Очень бы хотелось напи-

¹⁵⁶ Имеется в виду выдвинутая Н.И. Вавиловым концепция центров происхождения культурных растений (очагов повышенной интенсивности видообразовательных процессов). Подробнее см.: Вавилов Н.И. Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987. 440 с.).

¹⁵⁷ Намек на влиятельных деятелей “официальной” (= “нормальной”, по Т. Куру) науки. С.В. Мейен иронически называет их геоботаническим термином “эдификаторы”, обозначающим растения, определяющие среду обитания в фитоценозах.

сать про всю эту неприворотную науку, про этих удивительных людей. Если бы удалось пробить идею политетической концепции эволюции, то такие люди, как Виллис, могли бы занять достойное место в пантеоне. Правда, у большинства таких людей был свой экстремизм. Они видели, скажем, что эволюция не идет целиком по Дарвину и орали, что она идет целиком не по Дарвину, а ведь это разные вещи: “целиком не по...” и “не целиком по...”. Так, Виллис не понял, что какая-то часть эволюции все же, наверное, идет именно по Дарвину. Надо было поставить вопрос, как отграничить эти компоненты эволюции, как они сочетаются в природе, как слепить общую модель. До этого ум их не добирался. На этом и погорели Негели¹⁵⁸, Берг, Виллис, Шиндевольф¹⁵⁹, на этом сейчас горит Кордюм¹⁶⁰. Но внедрить в умы людей всякую политетичность очень трудно. Ведь политетика требует умения мыслить, а не только следовать образцам. А дальше, как в наших новых экономических условиях. Многие не хотят больше прав, говорят “хватит, оставьте хоть какую-то несвободу”, чтобы можно было прятаться за спины и инструкции в рискованных случаях.

Б.С. Соколову¹⁶¹

2 ноября 1986 г.

30 октября я докладывал у нас на Ученом совете... В своем докладе я попытался осмыслить не просто задачи лаборатории, но и место палеонтологии в системе наук о Земле. Все же палеонтология, сейчас, как и прежде, рассматривается как некая подсобная дисциплина, участвующая в построении не столько самого здания этих наук, сколько стратиграфических лесов к этому зданию. Палеонтология обслуживает стратиграфию, а эта — тектонику и седиментологию, которые и строят потребное здание “общей теории Земли”. С построенного здания прежние леса могут сниматься. Что бы ни говорили про биосферу, но в реальном мышлении тектонистов, литологов и даже стратиграфов палеонтология отводится именно такая “ле-состроительная” роль.

¹⁵⁸ К. фон Негели — немецкий ботаник и эволюционист. Речь идет о выдвинутой им теории, согласно которой в основе эволюции организмов лежит изменение их наследственного вещества (идиоплазмы) под воздействием внешних и внутренних факторов.

¹⁵⁹ О.Г. фон Шиндевольф — немецкий палеонтолог и эволюционист, создатель оригинальной автогенетической концепции эволюции (“учения о типострофах”).

¹⁶⁰ Имеется в виду концепция эволюции, выдвинутая В.А. Кордюмом (см.: Кордюм В.А. Эволюция и биосфера. Киев: Наук. думка, 1982. 264 с.; и др.).

¹⁶¹ Печатается по машинописной копии, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена. Б.С. Соколов — палеонтолог, действительный член АН СССР (ныне — РАН); симпатизировал С.В. Мейену и поддерживал многие его идеи и проекты.

Это направление мыслей я и опровергал в докладе и говорил о том, что модель Земли должна включать три главные и равноправные компоненты-модели: 1) тектономагматическую; 2) седиментологическую; 3) биосферную (палеонтологическую). Как бы эти компоненты ни взаимодействовали в ходе их построения, но отрабатывать их придется порознь из-за имманентных свойств, отражаемых каждой компонентой. Это особенно касается тектоники и жизни. Модель эволюции биосферы в принципе не сводится к тектоническим и седиментационным моделям и не выводится из них. И в этой несводимости — проявление пресловутой активности жизни. И нам нужна такая же модель (по единству действия в разные эпохи), как плитная модель в тектонике. Предложить такую модель для биосферы в целом пока нельзя, но по слагающим биосферы — можно. Дальше я попытался показать, что такую модель можно предложить (разумеется, гипотетическую) для эволюции растительного покрова в целом, начиная с конца силура. Эту гипотетическую модель я назвал фитоспредином. В экваториальной зоне куется основное таксономическое разнообразие и впервые создаются наиболее продвинутые экосистемы, а затем климатические флуктуации создают помпу, которая накачивает созданное в экваториальной зоне в более высокие широты. Роль клапана (полупроницаемой мембраны) здесь играет экотон тропической и внетропической биот. Он пропускает новации в высокие широты, но почти не допускает встречных перемещений...

Из бесед с Ю.В. Чайковским¹⁶²

25 января 1987 г.

Таксон, расселяясь, роняет виды — выражение Виллиса (1922), а Виллис ссылается на Гуппи¹⁶³ — примерно в том же духе, как Берг на Данилевского.

* * *

Я стал самым ярким монофилистом, хотя сам писал много гадостей о монофилии¹⁶⁴. Оказалось, что когда весь материал знаешь, то ветви складывают-

¹⁶² В январе-феврале 1987 г. близкий друг С.В. Мейена Ю.В. Чайковский записал несколько своих бесед с ним. Эти записи содержат последние мысли Мейена по некоторым важнейшим проблемам биологии (кончина Мейена от рака последовала 30 марта 1987 г., причем в последний месяц жизни он уже не мог работать). Здесь и далее текст бесед печатается по копии записок Ю.В. Чайковского, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

¹⁶³ Х.Б. Гуппи (H.B. Guppy) — английский ботаник, член Лондонского королевского общества, единомышленник и соратник Виллиса.

¹⁶⁴ См., например, статьи “Об уровне нашего незнания. Диалог” (1971 г.), “Врачу, исцелися сам...” (1978 г.) и другие в издании: Мейен С.В. Листья на камне. Размышления о палеоботанике, геологии, эволюции и путях познания живого. М.: ГЕОС, 2001. 493 с.

ся в дерево, пусть и не имеющее отношения к систематике. Ведь таксон нельзя познать, не поняв его становления...

Я теперь много думаю про общую эволюционную теорию, но она не выстраивается...

27 января 1987 г.

Именно Виллис дал мне идею “роняет виды”. Его схема “колесо в колесе”¹⁶⁵ в действии должна быть объемна (так сказать, шар в шаре): две географические координаты плюс стратиграфическое время. Модель Виллиса — именно модель, хорошо работающая там, где не было оледенений и других возмущений. Ее же отвергли за то, что модель в большинстве регионов не работает. К тому же, тогда не было нужных палеоданных, и все это казалось спецификой четвертичного периода. Должно существовать что-то вроде гиперболического распределения по длительности существования видов. Возможно, что такие данные есть у микрораспределителей. Вероятно, что связь длительности существования с аддитивностью — такая же натяжка, как связь их с географической распространенностью.

* * *

Для общей теории мне недостает зоологических данных. Даже ботанический материал трудно упорядочить в трех измерениях. [Ю.В. Чайковский спросил: разве здесь не то же наложение малого числа рефренов? Мейен согласился, но сказал, что фактически выстроить их дело будущего]...

О флорогенезе говорили и до меня, но, практически, — по новым и четвертичным данным, т.е. схемы, в целом, получались *ad hoc*, а это не интересно.

1 февраля 1987 г.

Из-за малой полосы широт палеоботанических находок девона я не могу описать флорогенез девона, хотя девон мне интересен. Попытки выделить в девоне Гондвану, видимо, несостоятельны, хотя кое-что получается для отдельных областей (Австралия) и отдельных групп, но это не очень веско.

* * *

При конструировании флорогенеза важно иметь не обязательно полноту летописи, но иметь ее представительность. Так, представительны многие палеофлоры, что позволяет сделать вывод о падении сложности экосистем вниз по разрезу. Это всегда путали Лайель и Дарвин, да и позже. Раскопал это Гулд¹⁶⁶, тот самый. Он показал, что их хвалят зря

¹⁶⁵ Имеется в виду схемы, на которых ареал изучаемого таксона совмещался с областями распространения более мелких подчиненных ему таксономических единиц, которые оказывались заключенными внутри его границ. Прежде всего это были схемы ареалов родов и подчиненных им видов и разновидностей.

¹⁶⁶ С.Дж. Гулд — американский зоолог, эволюционист и популяризатор науки, один из создателей концепции “прерывистого равновесия”.

за актуализм и эмпиризм: актуализм был с Гетто-на¹⁶⁷, а эмпиризм их слаб, в основном — мысленные конструкции. Просто они удачно попали в моду (викторианство), утверждая, что катастрофы — артефакт, влияние последующей тектоники на захоронение. Гулд нашел книгу Лайеля с маргиналиями Агассица¹⁶⁸, откуда ясно, что в этом большой новизны не было. Зато их стоит, по Гулду, хвалить за дедуктивизм.

3 февраля 1987 г.

О монофилии в филогении. Она возможна лишь для порядков и выше. Для семейств же и ниже обычна ситуация, которую я называю “синтетическим типом”: семейство содержит все или большинство признаков, которые в разных комбинациях характерны для разных семейств более поздних. Чем древнее, тем эта ситуация чаще, и тем для более высоких таксонов. Так, в неогене “синтетичны” современным обычно лишь роды и виды. Вообще, не знаю ни одного случая, когда палеовид точно установлен в качестве предка современного вида, т.е. по признакам, по географии и по стратиграфии. Если только по признакам, то один случай есть — предок кукурузы (за одну сальтацию путем переноса признаков на другой пол — англичанин меня чуть-чуть обогнал¹⁶⁹). Однако есть и высокие таксоны, филогения которых неясна. Если семейство палеозоя кому и “синтетично”, то обычно — вымершим семействам.

Транзитивный полиморфизм: разнообразие предковой группы (таксона, популяции) воспроизводится в потомковой, причем малая доля может воспроизводить все. Это известно (у Дарвина — персики, и т.п.) по внутривидовым признакам, но верно и для высших таксонов — это ново. В сочетании с “синтетическим типом” и законом Кренке дает наблюдаемое разнообразие в филогении [на вопрос Ю.В. Чайковского: разве это сочетание? Это же разные аспекты гомологических рядов — Мейен согласился]. В связи с этим сомнительна вся кладистика. Кладисты говорят, что их интересует не указание линии предок–потомок, а лишь установление степени родства современных [таксонов — *Ред.*]. Есть группа “реформированных кладистов”, которая вообще отрицает роль палеоданных ввиду их фрагментарности. Но по сути кладисты мало отличаются от филогенетиков. Их главный прием: виды *a* и *b* имеют десять общих признаков, *b* и *c* — двадцать, значит сходства *b* и *c* вызваны родством, а *a* и *b* — независимый параллелизм. Попытки приложить кладистику к документированной

¹⁶⁷ У. Геттон — английский геолог, один из основателей плутонизма.

¹⁶⁸ Л. Агассиц — швейцарский зоолог, палеонтолог и геолог.

¹⁶⁹ Речь идет о Х. Илтисе и его статье: *Ittis H.H. From teosinte to maize: the catastrophic sexual transmutation // Science. 1983. Vol. 222, № 4626. P. 886–894.*

искусственной филогении овсов (на ЭВМ) привела к скандалу: ничего общего с истиной. Кладисты эту статью игнорировали.

Хвойные палеозоя и нынешние не имеют ничего общего¹⁷⁰, кроме наличия иголок, но их объединили не зря: мезозойские и третичные хвойные это доказывают...

19 февраля 1987 г.

Моя модель флорогенеза не имеет пока таксономических границ. С одной стороны, неясно, что считать высшими растениями. Я не включил в модель мхи: их находки не являются сплошными во времени (в некоторые периоды их совсем или почти нет), а кайнозойские — почти все на севере. Это легко объяснить: там болота, а в тропиках мхи — эпифиты и не сохраняются. Но это — объяснение *ad hoc*, а в остальном модель аккуратна. С другой стороны, неясно, до какого ранга можно говорить о расселении таксона. Пока у меня — порядки и выше.

[На вопрос Ю.В. Чайковского: почему такое название — модель? Мейен ответил:] из осторожности. Например, возможны неожиданности с горными флорами. Да и вообще в палеозое не все реконструируется.

Я различаю четыре уровня обобщения: панорама (неподвижная реконструкция), сценарий (кинематика без динамики, т.е. без указания движущих сил), модель (гипотетическая динамика) и теория (фальсифицируемая динамика).

[На вопрос Ю.В. Чайковского: почему столь узкое (Попперово) понимание теории? Как быть с исследовательскими программами¹⁷¹? Мейен ответил следующее]: множественные исследовательские программы возникают уже на уровне сценария. Модель указывает одну из программ, но модели конкурируют, т.е. на этом уровне — отбор программ. В теории обычно стается одна программа.

На каком таксономическом уровне геологическая летопись полна?¹⁷²

Учение о полноте геологической летописи полнее всего разработал Дарвин. Анализ этого воп-

роса ему был нужен для того, чтобы отвести некоторые возражения против его теории происхождения видов. Оппоненты указывали, что таксоны появляются внезапно, переходных ступеней между ними в геологической летописи нет, органические остатки отсутствуют в древнейших слоях. Дарвин показал неполноту геологической летописи и отнес на этот счет указанные явления. Однако он тем самым подорвал значение палеонтологического доказательства эволюции вообще. Может быть отчасти именно из-за анализа Дарвином полноты геологической летописи среди биологов установилось мнение, что палеонтологические данные не могут играть решающей роли в филогенетических реконструкциях и эволюционной теории.

После Дарвина достаточно полного анализа геологической летописи в аспекте ее полноты никто не выполнял. Обычно анализировались лишь отдельные аспекты полноты, не проводилось исчисление аспектов. Можно предложить следующие аспекты полноты: 1) таксономический (какого ранга таксоны полностью представлены в летописи, какой процент таксонов разного ранга не представлен в ней); 2) мерономический, т.е. морфологический, экологический и физиологический; 3) оба эти аспекта могут браться в синхронии и диахронии, для локальных условий и для Земли в целом.

В отношении таксономического аспекта автор проанализировал данные по высшим растениям. В составленной им системе голосеменных есть 29 вымерших семейств и 11 вымерших порядков. Оказалось, что все порядки и 28 семейств были установлены для растений, которые фактически были известны еще в прошлом веке, но неправильно размещались в системе. Хотя большинство этих таксонов установлено в последние десятилетия, фактического открытия новых таксонов в эти десятилетия не происходило, хотя именно на это время падают наиболее интенсивные сборы по всем материкам, по всей палеофлористическим единицам. Учитывая, что столь обширные сборы фактически не прибавили в прежние сборы представителей новых семейств, можно высказать предположение, что геологическая летопись принципиально полна на уровне семейств для высших растений. О более низких таксономических уровнях пока трудно говорить...

Таким образом, геологическая летопись достаточно полна на некоторых таксономических уровнях и на этих уровнях филогении по палеонтологическим данным могут быть достоверными. Что касается остальных аспектов геологической летописи, то можно утверждать только одно: по-видимому, принципиально невозможно заранее указать такую черту организмов прошлого или геосистем, которую в принципе нельзя восстановить по сохранившимся документам.

¹⁷⁰ Здесь С.В. Мейен, очевидно, использует риторический прием гиперболы.

¹⁷¹ Термин И. Лакатоша, одного из последователей К.Р. Поппера. По предположению Лакатоша, исследовательская программа состоит из "ядра" условно неопровергаемых положений, окруженного "защитной оболочкой" вспомогательных гипотез, служащих для предохранения "ядра" от фальсификации.

¹⁷² Заметка (приблизительно 1986 г.). Печатается по машинописной копии, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

К вопросу о создании эволюционной биогеографии¹⁷³

Дарвин считал биогеографию одним из важнейших доказательств эволюции. В последарвиновские времена биогеография уже не играла прежней роли [такого] доказательства..., так как сам факт эволюции довольно быстро стал общепризнанным. Значение биогеографии для эволюционного учения стало иным – демонстрировать конкретные пути эволюции тех или иных групп и выявлять факторы и механизмы эволюции. Так же обстоит дело и сейчас.

Тем не менее, до сих пор нет эволюционной биогеографии в виде целостной концепции, в которой формирование и преобразование биохорей были бы соединены с филогенией и все это увязано со строением ландшафтно-географической оболочки Земли. Современная биогеография не может предложить такой целостной модели, которая имела бы в некотором смысле вневременной характер. В самом деле, существуют некоторые модели эволюции наземных позвоночных, вроде известной модели Ф. Дарлингтона [1966; Darlington, 1959]. Сходные модели строились для флор, сложенных высшими растениями [Вульф, 1933, 1944]. Но обе модели описывают становление лишь современных фаун и флор. Их применимость к докайнозойской истории наземной биоты уже проблематична. Иными сло-

вами, это не общие модели, которые применимы к разным геологическим эпохам, а некоторые эмпирические обобщения, касающиеся последних геологических эпох и не претендующие на более общее значение. Тем более не существует “вневременной” модели, охватывающей как наземный, так и морской органический мир.

Между тем создание “вневременных” моделей, обобщающих биогеографические явления в длительной исторической перспективе, имело бы немалое значение для познания эволюции, для установления истинности той или иной эволюционной концепции среди конкурирующих концепций. В конечном счете, эволюционируют не отдельные органы, таксоны и экосистемы, а целостные биогеографические единства, вся биосфера, и требуется объяснять именно их эволюцию, а не только выборочных элементов живого. Претендующая на истинность и полноту эволюционная концепция должна уметь предсказать основные черты эволюции в биогеографическом масштабе. Если таковые предсказания невозможны, эволюционная концепция неполна, а если они не оправдываются, она неистинна, хотя бы в каких-то своих элементах. Иными словами, если во времена Дарвина биогеография служила *утверждению* идеи эволюции, то теперь она может стать одним из инструментов *проверки* эволюционных идей.

From the scientific heritage of S.V. Meyen (1935–1987): towards the history of foundation of the evolutionary Diatropics

This collection includes archival materials of S.V. Meyen, concerning basic principles and conceptions of the theory of morphology and evolution of living organisms.

¹⁷³ Заметка. Печатается по рукописи, датированной 5 августа 1986 г. и хранящейся в научном архиве С.В. Мейена.

Содержание

Предисловие	5
Часть 1. Общие проблемы палеофитогеографии и флорогенетики	7
<i>А.И. Толмачев.</i> Некоторые основные представления флорогенетики	9
<i>А.И. Толмачев.</i> Географическая изоляция как фактор эволюции и как регулятор процессов (флоро-) (фауно-)генеза	12
<i>И.А. Игнатьев.</i> Общие фитогеографические модели и эволюция позднепалеозойских флор Ангарида	15
Часть 2. Палеоботаника и стратиграфия карбона	33
<i>Ю.В. Мосейчик.</i> Плауновидные раннего карбона Подмосковского бассейна	35
<i>Ю.В. Мосейчик, Д.А. Игнатьев, И.А. Игнатьев.</i> О природе растительности “стигмариновых” известняков нижнего карбона Подмосковского бассейна	72
<i>Ю.В. Мосейчик.</i> Корреляция нижнекаменноугольных отложений Подмосковского бассейна с зональной шкалой карбона Евразийской области по макроостаткам растений	85
<i>В.Г. Ганелин, М.В. Дуранте.</i> Биостратиграфия карбона Ангарида	93
Часть 3. К познанию закономерностей эволюции растений	97
<i>Ю.В. Чайковский.</i> Феномен эволюции организмов в понимании С.В. Мейена	99
Из научного наследия С.В. Мейена (1935–1987): к истории создания основ эволюционной диатропики	106
Методологические установки А.А. Любищева	106
Типология	107
Тип	108
Из заметок, записей бесед и переписки по проблемам эволюционной диатропики	108

Contents

Foreword	5
Part 1. General problems of Palaeophytogeography and Florogenetics	7
<i>A.I. Tolmachov</i> . Several basic conceptions of the florogenetics	9
<i>A.I. Tolmachov</i> . Geographical isolation as an evolutionary factor and as a regulator of the (floro-) (fauno-)genesis processes	12
<i>I.A. Ignatiev</i> . General phytogeographical models and evolution of the Late Palaeozoic floras of Angaraland	15
Part 2. Carboniferous Palaeobotany and Stratigraphy	33
<i>Yu. V. Mosseichik</i> . Early Carboniferous lycopods of the Moscow coal basin	35
<i>Yu. V. Mosseichik, D.A. Ignatiev, I.A. Ignatiev</i> . On the nature of the “ <i>Stigmaria</i> -limestones” of the Moscow coal basin Lower Carboniferous	72
<i>Yu. V. Mosseichik</i> . Correlation of the Moscow coal basin Lower Carboniferous with the Carboniferous Megafloal zones of Euramerian palaeofloristic region	85
<i>V.G. Ganelin, M.V. Durante</i> . Biostratigraphy of the Carboniferous of Angaraland	93
Part 3. Towards the knowledge of regularities of plant evolution	97
<i>Yu. V. Chaikovsky</i> . Phenomen of organic evolution in the interpretation of S.V. Meyen	99
From the scientific heritage of S.V. Meyen (1935–1987): towards the history of foundation of the evolutionary Diatropics	106
Methodological principles of A.A. Lubischew	106
Typology	107
Type	108
From the notes, records of conversations and letters concerning the problems of evolutionary Diatropics	108

Научное издание

Эволюция флор в палеозое (сборник научных трудов)

(Труды ГИН РАН, вып. 556)

Ответственные редакторы:

**Марина Викторовна Дуранте
Игорь Анатольевич Игнатьев**

Утверждено к печати
Редколлегией Геологического института РАН

Редактор *И.М. Ерофеева*
Дизайн и компьютерная верстка *Е.Ю. Ерофеевой*

Подписано к печати 20.02.2003
Формат 60х90 1/8. Бумага офсетная № 1,80 г/м²
Гарнитура QuantAntiquaC. Печать офсетная.
Уч.-изд. 20,0 л. Усл.-печ. 17,25 л.
Тираж 300 экз.
Тип. ВТИИ. Москва. Зак. № 1820.

Издательство ПК ГЕОС.
Изд. лицензия ИД № 01613 от 19.04.2000.
125315, Москва, 1-й Амбулаторный пр., 7/3-114.
Тел./факс: (095) 152-19-14, тел. 230-80-92.
Факс: (095) 951-04-43.
E-mail: geos@geo.tv-sign.ru

Книга посвящена актуальным проблемам палеоботаники и палеофлористики. Впервые публикуются: работа классика отечественной флорогенетики А.И.Толмачева (1903-1979) “Географическая изоляция как фактор эволюции и как регулятор процессов (флоро-) (фауно-)генеза” и материалы из научного архива выдающегося российского палеоботаника С.В.Мейена (1935-1987), связанные с изучением феномена органической эволюции.

**Книги издательства ГЕОС,
тематически связанные с настоящим изданием:**

Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935-1987). Москва, 25-26 декабря 2000 года. М., 2001. 300 с.

Мейен С.В. Листья на камне: Размышления о палеоботанике, геологии, эволюции и путях познания живого. М., 2001. 493 с. (Труды Геологического института РАН. Научно-популярная серия; Вып. 1).

Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М., 2002. 336 с.

Готовится к изданию:

Мейен С.В. Принцип сочувствия: Размышления об этике и научном познании.