

Раннекаменноугольные флоры Гондваны: состав, эволюция и географическое разнообразие

Ю.В. Мосейчик

Геологический институт РАН, 119017 Москва, Пыжевский пер., 7
mosseichik@mail.ru, mosseichik@ginras.ru

Проанализированы существующие взгляды на место гондванских флор в системе позднепалеозойских фитоценозов, а также предлагавшиеся ранее схемы фитогеографического районирования Гондваны в раннем карбоне. Показано, что к началу карбона на территории Гондваны сложились по меньшей мере три крупные флористические общности, выделенные автором в Южноамериканскую, Австралийскую и Индо-Североафриканскую области. В середине визе благодаря экспансии эндемичной группы голосеменных («ноторакоптериевых») эти области образовали палеофитоценоз более высокого ранга – Гондванское царство. Отмечаемые многими авторами сходства в строении отдельных растений внетропических флор Гондваны и Ангарида, очевидно, возникли независимо в сходных ландшафтно-климатических условиях.

Введение

Предлагаемая вниманию читателей работа продолжает цикл публикаций по флористическому районированию суши в раннем карбоне [Мосейчик, 2004, 2005, 2008–2010, 2012; Mosseichik, Ruban, 2010]. В этих публикациях предложены палеофитогеографические схемы для территорий Северной Евразии, Китая и Юго-Восточной Азии, а также подробно рассмотрены принципы районирования. Чтобы не повторяться, остановлюсь на некоторых ключевых моментах, которые легли в основу этих схем, и на которые я опиралась при палеофлористическом районировании территории Гондваны в раннем карбоне.

Представленные ниже схемы построены для *основных этапов эволюции флор*, отраженных в фитогеографических шкалах. В качестве картографической основы использованы наиболее детальные из имеющихся палеогеографических реконструкций Гондваны.

Минимальным объектом палеофитогеографического районирования, который обозначается на картах точкой, является *локальная палеофлора*. Она охватывает местонахождения растительных остатков, которые имеют сходный систематический состав, принадлежат единому этапу эволюции древнего растительного покрова и естественному палеогеографическому выделу.

Для сравнения локальных флор между собой *видовой состав* каждой из них заносится в пер-

воначальную валовую таблицу (см. Приложение 1, 2). Техника обработки таких таблиц является модификацией соответствующей методики, разработанной Ж.Браун-Бланке и его школой (называемой еще школой Цюрих-Монпелье). Суть ее состоит в последовательной перегруппировке строк и столбцов исходной таблицы, что дает возможность выявить устойчивые территориальные совокупности видов, которые позволяют объединять локальные флоры в более крупные географические общности. Последние на заключительных этапах исследования преобразуются в *иерархическую систему палеофитоценозов*.

Ранг древней фитоценозы устанавливается эмпирически на основе получающейся картины реально наблюдаемых флористических сходств и различий. Фитоценозы любого ранга могут характеризоваться как присутствием, так и отсутствием определенных таксонов (модифицированный *принцип многосторонней дифференциации*, распространенный в работах школы Цюрих-Монпелье).

При анализе я опиралась в основном на данные по растительным остаткам, сохранившимся в форме отпечатков и фитолем. Таксоны, известные лишь в анатомической сохранности, почти не привлекались к рассмотрению, как из-за редкости соответствующих находок, так и по причине неопределенности соотношений с таксонами, выделенными по неанатомическим формам сохранности.

История развития взглядов на фитогеографическое своеобразие позднепалеозойских флор Гондваны

Вероятно, первым, кто обратил внимание на сходство позднепалеозойских флор Индии, Южной Африки и Австралии, был британский геолог Г.Ф. Блэнфорд [Blanford, 1875]. Ему впервые удалось показать, что позднепалеозойско-раннемезозойские отложения этих материков имеют много общего. Вот некоторые выводы из его работы:

«1. Флороносная серия (plant-bearing series) Индии тянется от раннепермского до позднеюрского времени, указывая (за небольшими исключениями) на непрерывное преобладание сухопутных и пресноводных условий. <...>

2. В ранней перми, как в постплиоценовое время, холодный климат преобладал вплоть до низких широт, и я склонен думать, в обоих полушариях одновременно. С ослаблением холода флора и рептилиевая фауна пермского времени распространилась в Африку, Индию и, возможно, Австралию; или флора могла существовать в Австралии немного раньше и распространилась оттуда.

3. Индия, Южная Африка и Австралия в пермское время были объединены в «Индо-Океанский континент» [Ibid., p. 540].

Упомянутая Г.Ф. Блэнфордом флороносная серия Индии в 1872 году названа другим британцем Г.Б. Меддикоттом *гондванской*¹ (Gondwana) в его рукописном отчете для Геологического общества Индии. Впервые опубликовано это название было чешским палеоботаником О.Фейстмантелем [Feistmantel, 1876], который впоследствии стал называть так и флору, остатки которой были обнаружены в гондванской серии.

В 1885 году выдающийся австрийский геолог Э.Зюсс в своем монументальном труде «Лик Земли» предложил название *Гондвана* для древнего материка, существование которого ранее предположил Г.Ф. Блэнфорд. Э.Зюсс писал, что при сравнении геологического строения «соединенных масс Азии, Африки и Европы, сейчас же обнаруживается, что на одном большом континенте примыкают друг к другу различные области, чьи границы с обычными границами частей света не совпадают.

Первая область охватывает Южную и значительную часть Центральной Африки, Мадагаскар и Индостанский полуостров. Высокие горные плато этих регионов с древнейших времен, по

¹ Название происходит от наименования княжества Гонд в центральных провинциях Индии, где Г.Б. Меддикотт изучал соответствующие отложения [Кришнан, 1954].

крайней мере с начала карбона, согласно современным знаниям, не были покрыты морем; <...> в то время как современный Индийский океан был создан внутри этой суши путем обрушения. Эту сушу мы назвали материком Гондвана (Gondwana-Land) по наименованию общей древней гондванской флоры, она соответствует значительной части Лемурии зоогеографов» (цит. по [Suess, 1908, S. 767, 768]).

Опираясь на работы Э.Зюсса, крупный немецкий палеонтолог М.Неймайр в 1887 году в своей известной сводке «История Земли» предложил называть флору Гондваны *глоссоптериевой*. В разделе с заглавием «Область глоссоптериевой флоры» он писал: «Не может быть никакого сомнения в том, что в конце каменноугольного периода в Австралии, Индии, Афганистане и Южной Африке существовала своеобразная растительность, совершенно непохожая на ту, которая в это время развивалась в Европе и была погребена в продуктивных отложениях.

Характерным представителем рассматриваемой южной флоры <...> может служить папоротник *Glossopteris*. Как в Австралии, Индии и Афганистане, так и в Южной Африке описываемые растения появляются впервые в тех отложениях, которые образовались при участии льда, так как лепные глины и песчаники содержат разбросанные в беспорядке валуны со шрамами. <...>

По-видимому, все южное полушарие было областью глоссоптериевой флоры, так как последняя встречена даже в Южной Америке в сопровождении мощных валунных отложений. Ввиду этого мы должны допустить, что тогда в южном полушарии существовали гигантские материки, покрытые крупнейшими озерами, над которыми возвышались величественные оледенелые горы; по мнению одних ученых, с их склонов сбегали мощные потоки, несшие огромные льдины со вмержшими в них обломками камней, по мнению других, с гор спускались гигантские ледники, достигавшие дна этих водоемов или даже доходившие до морских берегов. <...>

Повсюду на пространстве древнего материка Гондвана появление глоссоптериевой флоры сопровождается следами действия льда и исчезновением прежней каменноугольной растительности, состоявшей из лепидодендронов и сигиллярий. Отсюда мы можем с уверенностью заключить, что распространение новой растительности, вытеснившей прежнюю каменноугольную флору, было обусловлено ее приспособленнос-

тью к холодному климату» (цит. по [Неймайр, 1994, с. 181, 182].

Четверть века спустя знаменитый английский палеоботаник А.Ч. Сьюорд [Seward, 1914] впервые описал остатки *Glossopteris* из Антарктиды, собранные закончившейся трагически экспедицией капитана Р.Ф. Скотта, и тем самым подтвердил предположение М.Неймайра о том, что «все южное полушарие было областью глоссоптериевой флоры». Позднее характер распространения глоссоптериевой флоры стал одним из аргументов при обосновании теории дрейфа континентов А.Вегенера [1925].

* * *

В 1891 году российский ботаник К.А. Космовский обнаружил сходство некоторых позднепалеозойских растений России и Гондваны и предположил их родство [Kosmovsky, 1892]. Это дало повод некоторым отечественным и зарубежным палеоботаникам называть позднепалеозойские флоры Сибири и Восточно-Европейской платформы гондванскими, или глоссоптериевыми. При этом допускались миграции гондванских растений в Северную Евразию через район Гималаев. М.Д. Залесский [1918] предположил даже существование единой *Ангаро-Гондванской суши*.

Только в 1930-х годах стала выясняться ошибочность этих воззрений и справедливость мнения, высказывавшегося еще Э.Зюссом, о том, что сходство указанных флор возникло путем параллельного развития (подробнее см. [Вахрамеев и др., 1970; Игнатьев, 2004; Мейен, 1990б; Meuyen, 1979; Vakhrameev et al., 1978]).

* * *

Первую попытку собственно палеофлористического районирования для позднего палеозоя предпринял французский палеоботаник Ш.-Р. Зейлер [Zeiller, 1897]. Флору девона и кульма он считал космополитной, а последующие палеозойские флоры, по его мнению, были разделены на две провинции: *Австральную* и *Бореальную*. К первой из них он отнес область распространения глоссоптериевой флоры.

Этот взгляд не был полностью оригинальным. Из приведенной выше цитаты М.Неймайра видно, что уже в 1880-х годах в умах европейских геологов начало складываться представление о существовании в начале карбона на всей Земле однообразной растительности из «лепидодендронов и сигиллярий» и о появлении провинциализма в конце каменноугольной эпохи в связи с климатическими изменениями, а именно – с похолоданием в южном полушарии.

Начало флористической дифференциации связывалось с появлением в Гондване глоссоптерие-

вой флоры, а именно ее наиболее характерных родов *Glossopteris* и *Gangamopteris*, приблизительно в середине – конце каменноугольного времени. Более точных данных о времени появления представителей этой флоры нет до сих пор.

Развивая построения Ш.-Р. Зейлера, его немецкий коллега В.Готан [Gothan, 1930] предложил называть область распространения глоссоптериевой флоры *Антарктокарбоновой*, или *Гондванской*, тогда как бореальные флоры он отнес к *Арктокарбоновой* области.

Из предложенных названий (Австральская, Глоссоптериевая, Антарктокарбоновая, Гондванская) для обсуждаемой флористической области самым популярным оказалось последнее, вероятно, по той причине, что оно отражало связь между материком Гондвана и населявшей его флорой.

Со временем появились данные о своеобразии доглоссоптериевых флор Гондваны, что дало основание С.В. Мейену [1987б; Meuyen, 1987] предположить возможность выделения *Гондванского царства* (фитохории наивысшего ранга) из космополитной девонской флоры уже в начале карбона.

Другие исследователи, соглашаясь с существованием флористической дифференциации в раннем карбоне, не придавали, однако, Гондванской фитохории такого высокого ранга: считалось, что ее флоры имеют «еврамерийский» облик и могут быть включены в одну фитохорию вместе с флорами Европы, Северной Америки, Китая и Казахстана. В частности, советские палеоботаники Е.О. Новик и О.П. Фисуненко [1979] выделяли *Гондванскую провинцию* в пределах *Еврамерийско-Гондванской области*²; их британские коллеги К.Дж. Клил и Б.А. Томас [Cleal, Thomas, 1991] рассматривали *Гондванскую область* в рамках *Еврамерийского царства*. И те и другие исследователи предполагали, что ранг Гондванской фитохории повысился приблизительно со второй половины карбона, еще до формирования собственно глоссоптериевой флоры.

Уже на рубеже XX и XXI веков стали высказываться идеи о том, что флористическая дифференциация является перманентным свойством растительного покрова [Мосейчик, 2004, 2005, 2008–2010; Мосейчик, Игнатьев, 2005; Mosseichik, Ruban, 2010; Wnuk, 1996]. Это дало повод утверждать, что основные флористические царства позднего палеозоя, в том числе и Гондванское, могли сформироваться уже в начале заселения суши растениями [Мосейчик, Игнатьев, 2005; Wnuk, 1996].

² В схемах Е.О. Новик и О.П. Фисуненко фитохорией наивысшего ранга является область.

* * *

С 1970-х годов начали предприниматься попытки районирования позднесилурийско-раннекаменноугольных флор Гондваны, хотя данных о гондванских флорах этого времени до сих пор крайне мало. Британская исследовательница Д.Эдвардс [Edwards, 1973, 1990; Edwards, Berry, 1991] отметила своеобразие позднесилурийско-среднедевонских флор Австралии, с одной стороны, и ранне-среднедевонских флор Южной Африки и юга Южной Америки – с другой³. Для позднего девона она предположила отсутствие флористической дифференциации.

Группа американских ученых во главе с Э.Реймонд [Raymond et al., 1985] с помощью техники полярной ординации списков родов по регионам выявили существование в первой половине раннего карбона *Средне-Гондванской фитоохории* (Гана и Кашмир), а в его второй половине – *Гондванской* (Кашмир, Перу, Бразилия, Аргентина, Австралия). Никакого определенного ранга этим флористическим общностям придано не было; позднее К.Внук [Wnuk, 1996] предложил рассматривать их в ранге областей.

Общая критическая оценка этих построений дана в одной из моих работ [Мосейчик, 2004]. Здесь остановлюсь лишь на некоторых частных вопросах.

Во-первых, существование Средне-Гондванской области в первой половине раннего карбона – чистый артефакт, поскольку помимо данных по ископаемым флорам Ганы и Кашмира другие сведения по флорам Гондваны того времени не были учтены вовсе.

Во-вторых, при анализе были использованы разновозрастные комплексы. Например, флора свиты Гунд (Gund) бассейна Кашмир имеет поздневизейско-серпуховский возраст [Singh et al., 2013], а не турнейско-ранневизейский, как предполагали Э.Реймонд с соавторами [Raymond et al., 1985]. Все флористические комплексы, содержащие остатки *Nothorhacopteris*, рассматривались ими как поздневизейско-серпуховские, тогда как многочисленные данные показывают, что этот род существовал по меньшей мере до конца среднего карбона [Césari et al., 2011].

Аргентинский палеоботаник Р.Кюнео в небольшом сообщении [Cúneo, 1989] независимо от выводов предшественников наметил две флористические провинции на западном побережье Южной Америки: *Патагонскую* (Западная Аргентина) для раннего карбона, разделив ее на две

подпровинции, и *Паганзо-Прекордильерскую* (Северо-Западная Аргентина и Южная Боливия) для карбона в целом. Причем он допускал, что вторая провинция могла существовать только в среднем – позднем карбоне, то есть выделенные Р.Кюнео фитоохории могли быть разновозрастными лишь частично.

Перуанский палеоботаник В.Аллеман и ее американский коллега Г.У. Пфефферкорн [Alleman, Pfefferkorn, 1988; Pfefferkorn, Alleman, 1989] обратили внимание на относительно богатую и разнообразную флору второй половины раннего карбона с полуострова Паракас на тихоокеанском побережье Перу. Они считали, что отличия этой флоры от других флор Гондваны настолько велики, что позволяют выделить особое *Паракское царство (флористический пояс)*, которое, по их мнению, располагалось между Америкосинийским (Еврамерийским) и Гондванским царствами. Поскольку диаметр осей лепидофитов с Паракаса достигал 25 см, они предположили, что климат Паракского царства должен был быть теплоумеренным, чтобы в нем могли произрастать такие крупные деревья.

Опираясь на выводы В.Аллеман и Г.У. Пфефферкорна, бразильские палеоботаники Р.Яннуцци и О.Рёслер [Iannuzzi, Rösler, 2000] реконструировали для раннего карбона Южной Америки две климатические зоны: *умеренную* с так называемой *ноторакоптериевой* флорой (по преобладанию птеридоспермов рода *Nothorhacopteris*) и *холодную* с лепидофитовой флорой *Archaeosigillaria–Lepidodendropsis–Frenguella*. К первой они отнесли флоры Паракаса, Южного Перу, Боливии и Парнаибского бассейна на северо-востоке Бразилии. К холодной зоне были отнесены флоры Аргентины.

Дальнейшее развитие эти идеи получили в совместных статьях Г.У. Пфефферкорна, Р.Яннуцци и В.Аллеман [Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002; Pfefferkorn et al., 2014]. Авторы учли данные по распространению ноторакоптериевой флоры на других гондванских материках. Основным выводом, к которому они пришли: существование на территории Гондваны в позднем виле – раннем серпухове теплоумеренного, безморозного флористического пояса между 30 и 60° ю. ш. (в сетке палеоширот) – Паракского царства, которое авторы рассматривали как особый биом. Помимо флор Перу, Боливии и Бразилии, к нему были отнесены флоры Нигера, Кашмира и Нового Южного Уэльса. Существование этого пояса Г.У. Пфефферкорн и его коллеги связывали с очень теплым климатическим интервалом в конце виле – начале серпухова.

Для подтверждения более теплого климата той части Гондваны, которая была отнесена к

³ Американский палеоботаник К.Внук [Wnuk, 1996] предложил называть эти флористические общности *Австралийская* и *Южно-Гондванская области* соответственно.

Паракскому царству, Г.У. Пфедферкорн и его коллеги использовали следующие основные аргументы:

1) присутствие древовидных плауновидных и птеридоспермов;

2) наличие тропических членистостебельных типа *Archaeocalamites*;

3) присутствие углей;

4) существование ноторакоптериевой флоры в максимуме межледниковья (между I и II гляциальными эпизодами согласно реконструкциям О.Р. Лопеса-Гамунди [López-Gamundi, 1997]).

Построения Г.У. Пфедферкорна и его коллег оставляют без ответа ряд вопросов. Например, почему проигнорирована раннекаменноугольная ноторакоптериевая флора Северного Квинсленда, которая оказывается на $\sim 20^\circ$ ю. ш. (в сетке палеоширот), то есть значительно ближе к палеоэкватору, чем Паракский пояс.

Не объясняет предложенная схема и присутствие в том же временном интервале и в тех же палеоширотах, что и Паракское царство, исключительно лепидофитовых флор Алжира и Ливии.

Лепидофитовая флора Аргентины неправомерно рассмотрена как одновозрастная с ноторакоптериевой флорой Паракского царства. В действительности, по имеющимся данным (см. ниже), аргентинская флора *Archaeosigillaria–Lepidodendropsis–Frenguella* (как назвали ее Р.Яннуцци и О.Рёслер [Iannuzzi, Rösler, 2000]) происходит из турнейско-ранневизейских отложений, тогда как ноторакоптериевая флора появляется только в середине визе. Иными словами, лепидофитовая и ноторакоптериевая флоры, по всей видимости, принадлежат к различным этапам эволюции растительного покрова Гондваны. Более того, ноторакоптериевая флора верхневизейско-серпуховского времени обнаружена и в Аргентине [Balseiro et al., 2009; Césari et al., 2011]. Таким образом, никаких свидетельств существования во второй половине раннего карбона южнее 60-й параллели (в сетке палеоширот) холоднолюбивой лепидофитовой флоры нет.

* * *

Североамериканские и европейские исследователи неоднократно предпринимали попытки

районирования раннекаменноугольной растительности Гондваны по палинологическим данным [Sullivan, 1965, 1967; Van der Zwan, 1981]. Синтез этих исследований представлен в работе британского палинолога Дж.Клейтона [1985; Clayton, 1985]. За единицу палинологического районирования он взял *микрофлору* – «обширную группировку комплексов одного и того же возраста, имеющих сходный состав, допускающий проведение биостратиграфических корреляций» [Клейтон, 1985, с. 139]. Микрофлоры Дж.Клейтона во многом соответствуют понятию *фитохория*, хотя из-за разноса миоспор на большие расстояния от места произрастания материнских растений границы этих фитохорий могут быть размытыми.

Дж.Клейтон не выстраивал свои микрофлоры в какую-либо иерархию. В Австралии он выделил микрофлору *Granulatisporites frustulentus* для турнейско-визейского времени и микрофлору *Secarisporites* для позднего визе (?) – силезия. Для турнейско-визейских комплексов Алжира и Ливии он установил микрофлору *Spelaeotriletes balteatus*, отметив, что одновозрастные палинокомплексы Нигера, Марокко и Ирана имеют близкий состав. При этом он обратил внимание на некоторое сходство систематического состава микрофлоры *Spelaeotriletes balteatus* и микрофлор Европы. Данных по другим районам Гондваны у него не было.

Р.Яннуцци и Г.У. Пфедферкорн [Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002] при обосновании существования Паракского царства также использовали данные палинологии. Проанализировав визейско-серпуховские палинокомплексы Индии, Бразилии, Перу, Нигера, Алжира, Ливии, Саудовской Аравии, Сирии и Восточной Австралии, они сочли их весьма близкими между собой. В то же время они все-таки заметили некоторое региональное своеобразие состава палиноморф Северной Африки и Ближнего Востока с одной стороны и Восточной Австралии – с другой. Из приводимой в их работе таблицы распространения видов палиноморф в позднем визе Гондваны также очевидно своеобразие палинофлор Индии.

Флористическая последовательность нижнего карбона Гондваны

Южная Америка

Флора самых низов карбона в Южной Америке неизвестна. В пределах остальной части системы для флороносных разрезов Западной Аргентины выделен ряд макрофлористических зон (таблица). Вероятно, эти зоны могут быть прослежены и в других районах Южной Америки.

Комплекс зоны *Archaeosigillaria–Frenguella* [Césari et al., 2011] (= зона *Archaeosigillaria* [Rocha Campos, Archangelsky, 1985]) появляется в слоях, которые по комплексу данных сопоставлены с серединой турнейского яруса. Флора этой зоны хорошо изучена только в Аргентине и представлена плауновидными и растениями с папоротниковидной листвой (см. Приложение 1).

Сопоставление опорных раннекаменноугольных флористических последовательностей различных регионов Гондваны

Система		Каменноугольная					
Отдел	Ярус	Средний		Нижний		Девонская	Верхний Фаменский (часть)
		Башкирский	Московский	Визейский	Серпуховский		
	Глобальная макрофлористическая зона (по [Banks, 1980; Мосейчик, 2010])		?		<i>Lyginopteris</i>		<i>Rhacopteris</i>
	Региональная макрофлористическая зона Гондваны		<i>Botrychiopsis</i>		<i>Nothorhacopteris</i>		?
Аргентина (по [Césari et al., 2011] с изменениями)		Зона <i>Nothorhacopteris</i> – <i>Botrychiopsis</i> – <i>Ginkgophyllum</i>			Зона <i>Frenguellia eximia</i> – <i>Nothorhacopteris kellyabelenensis</i> – <i>Cordaicarpus cesarii</i>		Зона <i>Archaeosigillaria</i> – <i>Frenguellia</i>
Западная Ливия (по [Lejal-Nicol, 1985])					Комплекс: <i>Pseudolepidodendropsis</i> , <i>Lepidodendropsis</i> , <i>Lepidodendron</i>		Комплекс: <i>Precyclostigma</i> , <i>Cyclostigma</i> , <i>Pinacodendron</i> , <i>Bothrodendron</i> , <i>Pseudolepidodendropsis</i> , <i>Lepidodendropsis</i>
Нигер (по [Lejal-Nicol, 1985; De Rouvre, 1988; Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002])					Комплекс: <i>Paracalamites</i> , <i>Archaeocalamites</i> , <i>Tomiodendron</i> , <i>Ursodendron</i> , <i>Lepidodendropsis</i> , <i>Pseudolepidodendropsis</i> , <i>Paulophyton</i> , <i>Cardiopteris</i> , <i>Rhodeopteridium</i> , <i>Sphenopteris</i> , <i>Sphenopteridium</i> , <i>Triphyllopteris</i> , <i>Eremopteris</i> , <i>Nothorhacopteris</i> , <i>Fryopsis</i> , <i>Lagenospermum</i> , <i>Paralitostrabus</i>		Комплекс: <i>Archaeosigillaria</i> , <i>Heleniella</i> , <i>Prelepidodendron</i> , <i>Lepidodendron</i> , <i>Lepidosigillaria</i> , <i>Sigillaria</i> , <i>Amadokia</i> , <i>Lepidodendropsis</i> , <i>Precyclostigma</i> , <i>Cyclostigma</i> , <i>Prelepidodendron</i> , <i>Pseudolepidodendropsis</i>
Бассейн Кашмир (по [Singh et al., 2013])					Комплекс: <i>Archaeocalamites</i> , <i>Lepidosigillaria</i> , <i>Lepidodendropsis</i> , <i>Pseudobumbudendron</i> , <i>Nothorhacopteris</i> , <i>Triphyllopteris</i> , <i>Rhodeopteridium</i>		Комплекс: <i>Lepidodendropsis</i> , <i>Rhodeopteridium</i>
Новый Южный Уэльс (по [Gould, 1975; Morris, 1985; Retallack, 1980, 1999])			«Флора <i>Botrychiopsis</i> »				«Лепидофитовая флора»
							«Флора <i>Leptophloeum</i> »

Плауновидные небольших размеров, среди них присутствуют архаичные девонские формы *Archaeosigillaria conferta* и впервые появляются эндемичные виды родов *Lepidodendropsis*, *Frenguellia*, *Malanzania*. Папоротниковидная листва отнесена к родам *Furqueia*, *Diplothemata*, *Rhodeopteridium*, *Eusphenopteris*.

Выше установлена зона *Frenguellia eximia*–*Nothorhacopteris kellyabelenensis*–*Cordaicarpus cesarii* [Balseiro et al., 2009; Césari et al., 2011]. В

ней впервые появляются птеридоспермы с листвой, относимой к родам *Nothorhacopteris* и *Rhacopteris*, и семенами типа *Cordaicarpus*, а также лепидофиты *Bumbudendron*.

Авторы, выделившие эту зону, предполагают, что ее нижняя граница совпадает с границей визейского и серпуховского ярусов [Balseiro et al., 2009]. Однако самое раннее появление ноторактерисов в Аргентине отмечено в верхней части свиты Кортадерас (Cortaderas) бассейна Рио-

Бланко [Rocha Campos, Archangelsky, 1985; Iannuzzi, Rösler, 2000], возраст которой, согласно данным абсолютной геохронологии, оценивается как визейский [Césari et al., 2011]. В нижней части этой свиты отмечен комплекс зоны *Archaeosigillaria–Frenguella* [Iannuzzi, Rösler, 2000; Césari et al., 2011]. Таким образом, можно утверждать, что нижняя граница зоны *Frenguella eximia–Nothorhacopteris kellybelenensis–Cordaicarpus cesarii* проходит внутри визейского яруса.

Выше выделяется зона *Nothorhacopteris–Botrychiopsis–Ginkgophyllum*⁴ [Césari et al., 2011]. В ней получают широкое распространение птеридоспермы с листвой *Botrychiopsis*, впервые появляются листья и оси проблематичных голосеменных *Ginkgophyllum* и кордаитоподобные листья, из плауновидных известны только *Bumbudendron* и *Malanzania*. В Западной Аргентине комплекс этой зоны обнаружен в слоях, которые по радиометрическим данным сопоставляются с башкирским и московским ярусами [Césari et al., 2011].

Точное положение границы между зонами *Frenguella eximia–Nothorhacopteris kellybelenensis–Cordaicarpus cesarii* и *Nothorhacopteris–Botrychiopsis–Ginkgophyllum* неизвестно: иногда ее сопоставляют со срединнокаменноугольной границей [Balseiro et al., 2009], иногда опускают ниже – в серпуховский ярус [Césari et al., 2011].

Африка

Раннекаменноугольные флоры известны преимущественно в северных районах континента. Ниже рассматриваются флористические комплексы, обнаруженные южнее Атласа, поскольку территория Марокко, располагающаяся к северу от хребта, в раннем карбоне не принадлежала Гондванскому материку, а относилась к группе террейнов, располагавшихся у окраины Лавруссии, и ее флоры входили в состав Южно-Европейской палеофлористической провинции [Мосейчик, 2010].

Флора самого начала карбона в Северной Африке неизвестна. В интервале от середины турне до серпуховского яруса в Алжире, Ливии, Чаде, Египте, Судане и Нигере описаны многочисленные местонахождения ископаемых растений (см. Приложения 1, 2). Слои с флорой в большинстве из этих местонахождений переслаиваются со слоями, содержащими морскую фауну, что по-

зволяет осуществлять более или менее надежные корреляции с разрезами Западной Европы. Попытки выделения фитостратонов в нижнем карбоне Северной Африки не предпринимались.

Североафриканские местонахождения четко делятся на две группы. В разрезах Алжира и Ливии ископаемая флора всего нижнего карбона представлена исключительно плауновидными, отнесенными преимущественно к таким родам, как *Pseudolepidodendropsis*, *Lepidodendropsis*, *Lepidodendron* (см. таблицу). Замечательным фактом является полное отсутствие остатков членистостебельных и растений с папоротниковидной листвой.

Флоры Нигера, Чада, Судана и Египта имеют иной состав. В первой половине раннего карбона они представлены в значительной степени плауновидными родов *Archaeosigillaria*, *Lepidosigillaria*, *Lepidodendropsis*, *Cyclostigma*, известны членистостебельные *Archaeocalamites* и папоротниковидные *Eremopteris* и *Triphyllopteris*. Комплекс верхов нижнего карбона обнаружен только в центральной части Нигера, в горном массиве Аир [De Rouvre, 1988]. В нем преобладают остатки папоротниковидной листвы, среди которой определены представители *Nothorhacopteris*, *Rhacopteris*, *Eremopteris* и др. (см. таблицу). Палинокомплекс, полученный из тех же отложений, близок к таковым позднего визе – раннего серпухова из других районов Гондваны [Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002].

Единственное местонахождение ископаемых растений, предположительно, первой половины раннего карбона обнаружено в Экваториальной Африке, в Гане [Mensah, Chaloner, 1971]. Отсюда описаны лепидофиты *Archaeosigillaria essiponensis* и *Lepidodendropsis sekondiensis*.

Флора начала среднего карбона в Африке неизвестна.

Индийский субконтинент

Растительные остатки раннекаменноугольного возраста известны только в Гималаях, в индийском штате Джамму и Кашмир. Отложения начала раннего карбона не охарактеризованы флористически. Самый древний комплекс ископаемых растений известен в бассейне Кашмир, в подсвите С свиты Сириготирикс (*Syringothyris Limestone*), возраст которой по морской фауне оценивается как турнейский [Singh et al., 2013]. Этот комплекс содержит остатки *Lepidodendropsis* и *Rhedeopteridium*.

Выше в том же бассейне, в подсвитах А и С свиты Фенестелла (*Fenestella Shale*), возраст которых поздневизейско-серпуховский [Singh et al., 2013], известны комплексы, содержащие остатки

⁴ С.А. Архангельский [Rocha Campos, Archangelsky, 1985] рассматривал зоны *Frenguella eximia–Nothorhacopteris kellybelenensis–Cordaicarpus cesarii* и *Nothorhacopteris–Botrychiopsis–Ginkgophyllum* как единую зону *Nothorhacopteris argentinica–Botrychiopsis weissiana*, возраст которой он считал средне-позднекаменноугольным.

плауновидных *Lepidosigillaria*, *Lepidodendropsis*, *Pseudobumbudendron*, птеридоспермов *Nothorhacopteris* и др. (см. таблицу и Приложение 2). В одновозрастных отложениях яруса Табо (Thabo) серии По (Po) бассейна Спити известен птеридоспермовый комплекс близкого состава, но при этом отсутствуют лепидофиты [Høeg et al., 1955; Singh et al., 2013].

Выше, вплоть до начала перми, флороносные отложения на Индийском субконтиненте неизвестны.

Австралия

Флоры раннекаменноугольного возраста лучше всего изучены в восточной части Австралии (см. таблицу). В пограничных девонско-каменноугольных отложениях выделяются слои с «флорой *Leptophloeum*» (=«флора *Leptophloeum australe*») [Gould, 1975; Morris, 1985]. Эта «флора» выделяется по присутствию остатков *Leptophloeum australe*, известных в Восточной Австралии из отложений от среднего девона до нижнего турне, возраст которых определен по присутствующей в них морской фауне [Gould, 1975].

Выше выделяются последовательные «флора *Lepidodendropsis*» и «флора *Lepidodendron*» [Morris, 1985], которые чаще не разделяют и называют «раннекаменноугольной лепидофитовой флорой» Австралии [Gould, 1975]. В этом стратиграфическом интервале заметно преобладают оси древовидных плауновидных, определявшиеся как различные виды *Lepidodendron*, *Lepidodendropsis*, *Sublepidodendron*. По мнению Дж.Ф. Ригби [Rigby, 1985], многие из этих определений нуждаются в ревизии. Кроме того, известны остатки членистостебельных *Archaeocalamites*, папоротниковидной листы *Rhodopteridium*, *Sphenopteris*, *Adiantites*, *Sphenopteridium*, *Cardiopteridium* (см. Приложение 1).

«Лепидофитовая флора» выше по разрезу сменяется «флорой *Nothorhacopteris*» (=«флора *Pseudorhacopteris*» =«флора *Rhacopteris*») [Rigby, 1973; Gould, 1975; Morris, 1980, 1985; Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002]. Обычно ее разделяют на «нижнюю» (=«флора "*Otopteris*" *argentina*» =«флора *Rhacopteris ovata*») и «верхнюю» (=«флора *Sphenopteridium*» =«обогащенная флора *Nothorhacopteris*») [Morris, 1980, 1985; Retallack, 1980].

В целом, во «флоре *Nothorhacopteris*» доминируют птеридоспермы *Nothorhacopteris argentinica*, также характерны растения с папоротниковидной листвой *Fryopsis frondosa*, травянистые членистостебельные *Dichophyllites peruvianus* [Morris, 1985], плауновидные кустарниковой размерности, которые относят к родам *Lepidodendropsis*, *Sigillaria*, *Cyclostigma* (см. Приложение 2). В верхней части интервала своего распространения эта «флора» становится более разнообразной: появляются птеридоспермы *Botrychiopsis*, *Fedekurtzia*, *Dactylophyllum* [Retallack, 1980; Morris, 1985].

Согласно абсолютным датировкам [Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002], «флора *Nothorhacopteris*» существовала в интервале от 332 до 321 млн лет (поздний визе – серпухов).

Выше эта «флора» сменяется «флорой *Botrychiopsis*», которая характерна для свиты Сихем (Seaham) Сиднейского бассейна [Gould, 1975; Retallack, 1980, 1999]. Свита залегает с размывом на нижележащих отложениях, и в кровле ее также отмечается размыв. Ее возраст по абсолютным датировкам от 312 до 310 млн лет (московский ярус). «Флора *Botrychiopsis*» представлена почти исключительно кустарниковыми птеридоспермами *Botrychiopsis plantiana* и травянистыми членистостебельными *Dichophyllites peruvianus*.

Региональные макрофлористические зоны Гондваны

На основе вышеописанных последовательностей палеофлор и фитостратонов можно составить шкалу региональных макрофлористических зон для нижнего карбона Гондваны.

Зона *Archaeosigillaria–Lepidodendropsis* выделяется для большей части турне – первой половины визе. В Аргентине этой зоне соответствует зона *Archaeosigillaria–Frenguella*, комплекс которой известен в свитах Малиман (Malimán), Трес-Кондорес (Tres Cóndore), Пунилья (Punilla) бассейна Рио-Бланко, в свите Дель-Ратон (Del Ratón) бассейна Калинга-ста-Успальята и в свитах Харамильо (Jaramillo) и

Валье-Чико (Valle Chico) бассейна Тэпуэль-Геноа (см. Приложение 1).

В Африке комплексы, которые можно отнести к рассматриваемой зоне, обнаружены в свите Такоради (Takoradi Shales) серии Секонди (Sekondi) на побережье Ганы, в нижневизейских отложениях бассейна Тиндуф на западе Алжира, в свите Марар (Marar=M'Rar) Западной Ливии, в визейских отложениях бассейна Джадо на севере Нигера, в свите Вади-Малик (Wadi Malik) Южного Египта и Северного Судана, в нижней части свиты Эль-Тих (El Tih Sandstone) Синайского полуострова (см. Приложение 1).

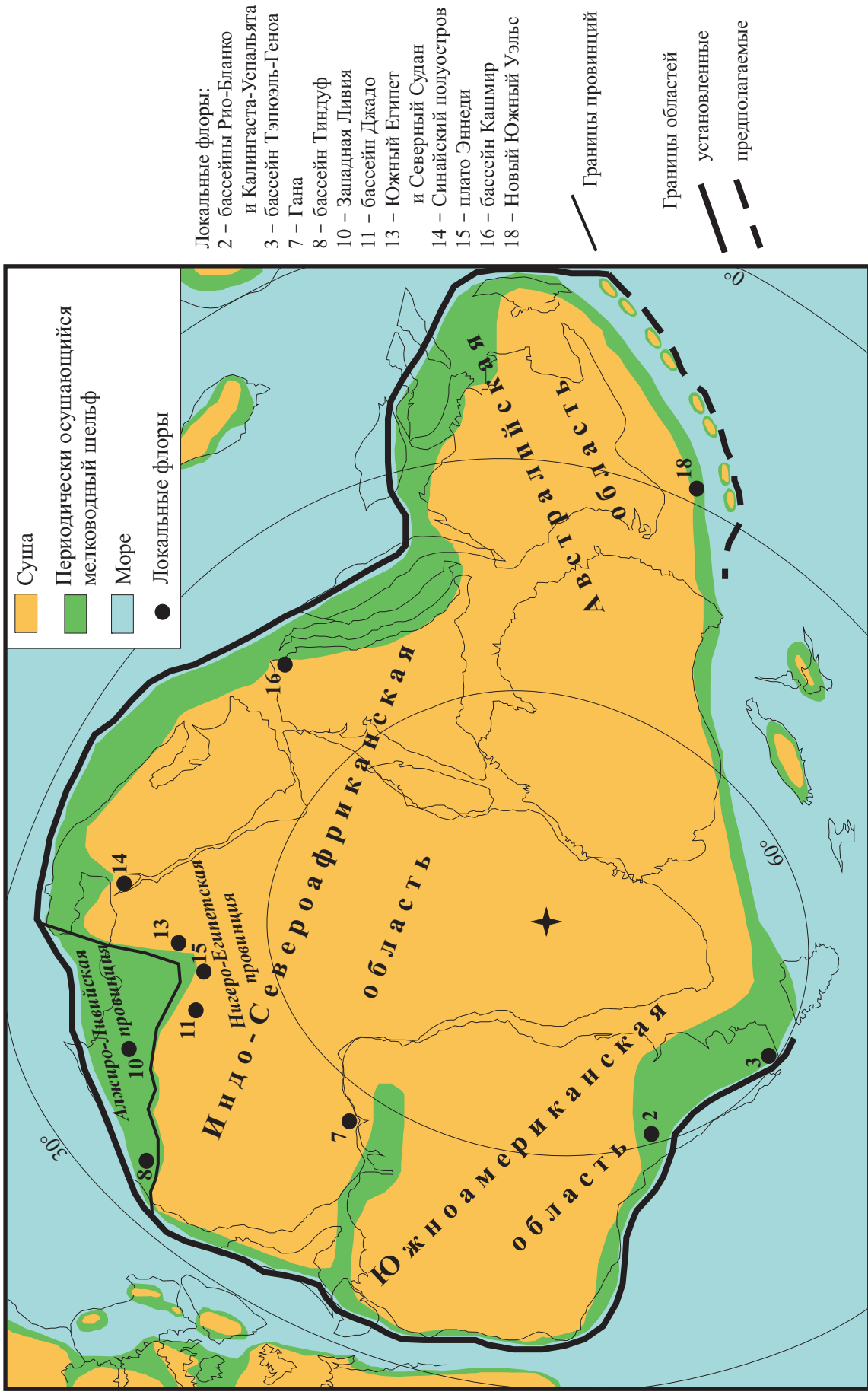


Рис. 1. Фитогеографическое районирование Гондваны во время *Archaeosigillaria*–*Lepidodendropsis* (турне-ранний визе); палеогеографическая основа по [Torsvik, Cocks, 2013]

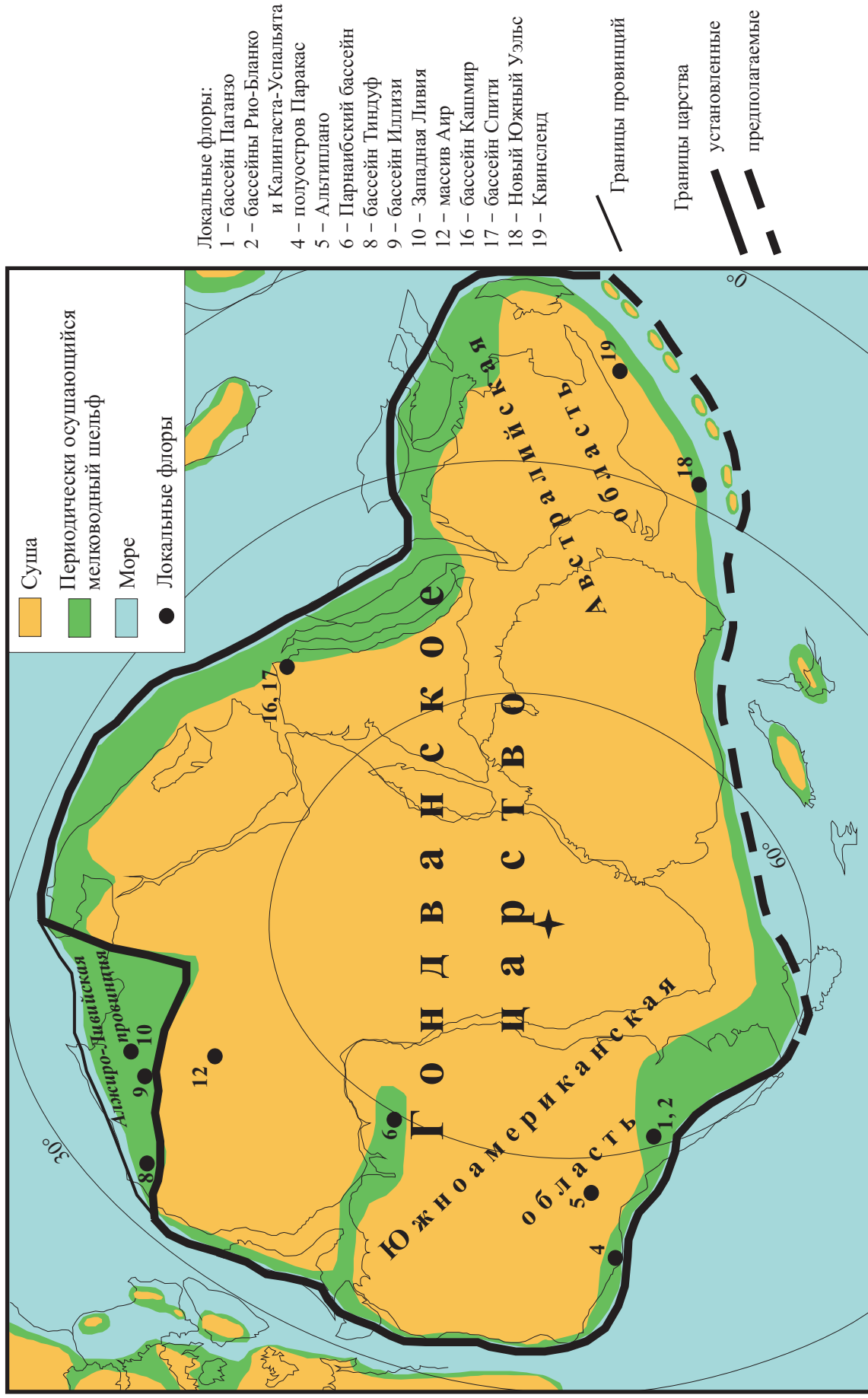


Рис. 2. Фитогеографическое районирование Гондваны во время *Nothorhaspiteris* (поздний визе-серпухов); палеогеографическая основа по [Torsvik, Cocks, 2013]

Комплексы зоны известны также в подсвите С свиты Сириготириис бассейна Кашмир в Гималаях и в интервале от свиты Бинглбарра (Binglebarr) до свиты Уолларинга (Wallaringa) Сиднейского бассейна в штате Новый Южный Уэльс на востоке Австралии. В Австралии флора зоны *Archaeosigillaria–Lepidodendropsis* именуется «лепидофитовой».

Для зоны характерны плауновидные родов *Archaeosigillaria*, *Lepidodendropsis*, *Cyclostigma* и некоторых других близких к ним родов, членистостебельные *Archaeocalamites*, растения с папоротниковидной листвой *Rhodopteridium*, *Diplothema*, *Eremopteris*, *Triphylopteris* и др. При этом в комплексах доминируют остатки лепидофитов.

По преобладанию мелкоподушечных плауновидных региональная зона *Archaeosigillaria–Lepidodendropsis* может быть сопоставлена с глобальной зоной *Lepidodendropsis* [Мосейчик, 2010].

З о н а *Nothorhacopteris* выделяется для второй половины визе – серпуховского яруса. В Аргентине ей соответствует зона *Frenguellia eximia–Nothorhacopteris kellybelenensis–Cordaicarpus cesarii*, которая установлена в отложениях свиты Лома-де-Лос-Пионос (Loma de Los Piojos) бассейна Паганзо, и, вероятно, к ней же относятся флористические комплексы из верхней части свиты Кортадерас (Cortaderas) бассейна Рио-Бланко и свиты Санта-Максима (Santa Máxima) бассейна Калингаста-Успальята.

Флористические комплексы, которые можно отнести к зоне *Nothorhacopteris*, известны в свите Амбо (Ambo) полуострова Паракас в Перу, в свите Потти (Poti) Парнаибского бассейна Бразилии и в свите Сирипака (Siripaca) Боливийского Альтиплано. В Боливии для этого интервала выделена местная зона *Nothorhacopteris kellybelenensis–Triphylopteris boliviana* [Iannuzzi et al., 2003].

В Африке к зоне *Nothorhacopteris* можно отнести комплексы свит Талак (Talak=Талач) и Гезуман (Guézouman) западной окраины горного массива Аир в Нигере.

В Гималаях комплексы этой зоны обнаружены в подсвитах А и С свиты Фенестелла (*Fenestella Shale*) бассейна Кашмир и в ярусе Табо (Tabo) бассейна Спити; в Восточной Австралии – в интервале от свиты Гилмор (Gilmore) до свиты Патерсон (Paterson) Сиднейского бассейна и в верхней части свиты Кларк-Ривер (Clarke River) на севере Квинсленда.

В зоне *Nothorhacopteris* отмечается массовое появление голосеменных. В комплексах обиль-

но представлены семена (*Cordaicarpus* и др.) и листва (*Nothorhacopteris*, *Botrychiopsis*, *Fedekurtzia* и др.) птеридоспермов. Остатки членистостебельных из этого интервала обычно включают в состав *Archaeocalamites* и *Paracalamites* – родов для осей с прямым прохождением первичных проводящих пучков через узел. В то же время некоторые из описанных остатков осей могут быть отнесены к роду *Mesocalamites*, поскольку у них изредка уже наблюдается чередование проводящих пучков в соседних междоузлиях (см., например, фиг. 3М в [Balseiro et al., 2009]).

Присутствие членистостебельных типа *Mesocalamites* и массовое появление птеридоспермов позволяет сопоставлять зону *Nothorhacopteris* с глобальной зоной *Lyginopteris* [Мосейчик, 2010].

Особняком стоят флористические комплексы из верхневизейских отложений бассейна Тиндуф и серии Ассекайфаф (Assekaïfaf) бассейна Иллизи в Алжире, а также нижней части свиты Асседжефар (Assedjefar) в Западной Ливии. Они не содержат остатков папоротниковидной листвы и членистостебельных и потому не могут быть отнесены к зоне *Nothorhacopteris*, однако присутствие в них крупноподушечных плауновидных, определяемых как *Lepidodendron* [Lejal-Nicol, 1972a, b], позволяет сопоставлять их с глобальной зоной *Lyginopteris*.

З о н а *Botrychiopsis* я выделяю провизорно для среднекаменноугольных отложений. Полностью она представлена только в Аргентине, где ей соответствует местная зона *Nothorhacopteris–Botrychiopsis–Ginkgophyllum*. В зоне впервые появляются листья типа *Cordaites*. И хотя были указания на присутствие остатков *Cordaites* sp. в более древних отложениях [Rocha Campos, Archangelsky, 1985; De Rouvre, 1988], уверенно отмечать появление кордаитоподобных листьев можно лишь с зоны *Nothorhacopteris–Botrychiopsis–Ginkgophyllum* [Césari, Hünicken, 2013]. При этом в комплексах доминируют не кордаитовые, а голосеменные родов-индексов.

Очевидно, что к этому стратиграфическому интервалу относится «флора *Botrychiopsis*» Восточной Австралии, которая, однако, характеризуется почти исключительно кустарниковыми птеридоспермами *Botrychiopsis plantiana* и травянистыми членистостебельными *Dichophyllites peruvianus* при отсутствии *Nothorhacopteris*, *Ginkgophyllum* и кордаитоподобных листьев. Такой обедненный систематический состав может быть связан с тем, что эта флора произрастала в климатических условиях, близких к современной тундре [Retallack, 1980, 1999].

Палеофлористическое районирование Гондваны в раннем карбоне

Предлагаемые ниже схемы районирования построены для двух этапов эволюции гондванской флоры: времени *Archaeosigillaria–Lepidodendropsis* и времени *Nothorhacopteris*. В качестве палеогеографической основы использованы реконструкции положения материков и береговой линии для раннего карбона из работы Т.Г. Торсвика и Л.Р.М. Кокса [Torsvik, Cocks, 2013]. Для первого временного интервала известно лишь 11 локальных флор (см. рис. 1 и Приложение 1), для второго – 12 (см. рис. 2 и Приложение 2). Столь небольшое число известных локальных флор для такого крупного континента, как Гондвана, делает проведение палеофлористических границ на его территории в значительной степени условным, а порой и невозможным. Для сравнения: на катазиатских материках, площадь которых во много раз уступает таковой Гондваны, известно более 20 локальных флор раннекаменноугольного возраста. Поэтому добиться столь же детального флористического районирования Гондваны в раннем карбоне, как это сделано мною для Катазии [Мосейчик, 2012], на современном уровне наших знаний не удастся.

При районировании раннекаменноугольных флор Гондваны мы сталкиваемся еще с одной проблемой: южнее 65° южной палеошироты, то есть в центральной части континента (рис. 1, 2), вовсе не известны захоронения ископаемых растений. Этому факту могут быть даны два объяснения:

- 1) недостаточность сборов;
- 2) отсутствие растительного покрова в центральной части Гондваны. Последнее обстоятельство может быть связано с развитием покровного оледенения у древнего южного полюса. Однако если даже ледниковый щит отсутствовал или был развит незначительно, внутренняя часть континента должна была характеризоваться худшими климатическими и эдафическими условиями по сравнению с его побережьем, что могло препятствовать спорным и примитивным голосеменным растениям раннего карбона, обладавшим менее эффективными, чем у современных семенных, механизмами размножения и распространения [Мосейчик, 2004], осваивать эти районы Гондваны.

Фитохории времени *Archaeosigillaria–Lepidodendropsis* (турне – ранний визе)

Флоры этого времени могут быть разделены на три крупные группы, которые из-за занимаемой ими большой площади предлагается рассматривать в ранге областей: *Южноамерикан-*

ская, Индо-Североафриканская и Австралийская (см. рис. 1). Между этими областями отсутствуют общие виды (см. Приложение 1), что не позволяет говорить о существовании в то время единой фитохории на территории Гондваны. Из-за малого числа местонахождений границы между областями весьма гипотетичны.

Флоры *Южноамериканской области* известны из Аргентины (см. Приложение 1). Для них характерны тонкоствольные мелкоподушечные плауновидные *Lepidodendropsis sekondiensis*, *Archaeosigillaria conferta*, *Frenquellia eximia* и растения с папоротниковидной листвой *Eusphenopteris devonica*. Возможно, к этой же палеофитохории относится флора Ганы (Экваториальная Африка), в которой пока известны только два вида: *Lepidodendropsis sekondiensis* и *Archaeosigillaria essiponensis* [Mensah, Chaloner, 1971], первый из которых описан также из Северо-Западной Аргентины, второй – эндемичен для Ганы.

Можно предполагать, что к рассматриваемой области относились территория Южной Америки и некоторые прилегавшие к ней в то время части Африканского кратона. Для выделения внутри области провинций слишком мало данных.

Флоры *Австралийской области* известны только в Новом Южном Уэльсе, однако есть основания предполагать, что выделяемая область занимала большую территорию (см. рис. 1), о чем свидетельствуют палинологические данные, показывающие, что почти на всем Австралийском кратоне может быть выделена единая фитохория, которой соответствует «микрофлора *Granulatisporites frustulentus*» Дж.Клейтона [1985; Clayton, 1985].

Для области характерны древовидные плауновидные, определявшиеся как различные виды *Lepidodendron*, *Lepidodendropsis*, *Sublepidodendron*, *Pseudolepidodendropsis*, членистостебельные *Archaeocalamites*, растения с разнообразной папоротниковидной листвой типа *Rhodeopteridium*, *Sphenopteris*, *Adiantites*, *Cardiopteridium* и др. (см. Приложение 1). Провинции внутри области выделить пока невозможно.

К *Индо-Североафриканской области* относятся флоры Северной Африки (без Марокко) и, предположительно, Индии (см. рис. 1). Характерными растениями области являются древовидные плауновидные родов *Lepidodendropsis*, *Precyclostigma*, *Cyclostigma*, *Lepidosigillaria*, *Archaeosigillaria*, *Amadokia*, *Prelepidodendron* и др. (см. Приложение 1). Внутри области можно наметить две провинции: *Алжиро-Ливийскую* и *Нигеро-Египетскую*.

В состав *Алжиро-Ливийской провинции* входят флоры Западной Ливии и бассейна Тиндуф в Алжире. Их особенностью является отсутствие членистостебельных, растений с папоротниковидной листвой и сильно обедненный состав плауновидных (в частности, отсутствуют роды *Lepidosigillaria* и *Archaeosigillaria*). В то же время *Lepidosigillaria* известны в девонских отложениях Западной Ливии [Lejal-Nicol, 1972a].

На палеогеографических реконструкциях территории Алжира и Ливии в раннем карбоне часто изображают как мелководный морской бассейн [Torsvik, Cocks, 2013], отмечая порой небольшие острова [Ронов и др., 1984; Палеогеографический атлас..., 2000]. Вполне возможно, что флора Алжиро-Ливийской провинции развивалась на острове или нескольких сближенных между собой островах, лишь изредка соединявшихся миграционными путями с материком, из-за чего для этой флоры и характерен обедненный систематический состав.

К *Нигеро-Египетской провинции* отнесены флоры бассейна Джадо в Нигере, плато Эннеди в Чаде, Южного Египта, Северного Судана и Синайского полуострова. Возможно, провинция занимала большую территорию, но определить точнее ее границы пока не удастся. Помимо свойственных всей Индо-Североамериканской области плауновидных, для провинции характерны членистостебельные *Archaeocalamites* и растения с папоротниковидной листвой *Eremopteris whitei*, *Triphylopteris rhombifolia*.

* * *

В Индии, в бассейне Кашмир известна флора, представленная только остатками *Rhodeopteridium* sp. и эндемичных лепидофитов *Lepidodendropsis liddarensis*. В более молодых отложениях бассейна известны оси *Lepidosigillaria quadrata* – характерного вида Нигеро-Египетской провинции, что позволяет предполагать, что в начале карбона Кашмир входил в одну палеофлористическую область вместе с североафриканскими флорами, однако отнесение его к какой-либо из выделяемых провинций затруднительно.

Фитохории времени *Nothorhacopteris* (поздний визе – серпухов)

С этого времени можно уже говорить о формировании *Гондванского царства*. В середине визе по всему матерiku распространяются птеридоспермы с листвой типа *Nothorhacopteris*, «*Rhacopteris*», *Botrychiopsis*, *Fedekurtzia*, которые, вероятно, составляли еще слабо изученную эндемичную группу голосеменных («ноторакоптериевые»). Как предполагают, «ноторакоптериевые» были небольшими кустарниками [Ag-

changelsky, 1983]. Эта группа определяет единство гондванских флор, что, однако, не стирает их региональные особенности, выраженные преимущественно в систематическом составе плауновидных.

К *Гондванскому царству*, вероятно, принадлежал весь одноименный материк. Остается неясным, входили ли в состав царства острова, реконструируемые у восточноавстралийского и антарктического побережий Гондваны (см. рис. 2), поскольку соответствующая флора неизвестна. Во флорах Ливии и Алжира не обнаружены остатки голосеменных, что свидетельствует о том, что острова, на которых они произрастали, были, по всей видимости, недоступны для проникновения «ноторакоптериевых». В связи с этим Алжиро-Ливийская провинция не может быть включена в Гондванское царство.

Помимо перечисленных выше птеридоспермов, в целом для царства характерны членистостебельные с осями типа *Paracalamites* и *Archaeocalamites*, растения с папоротниковидной листвой *Triphylopteris*, *Diplothemata*, *Adiantites*, *Rhodeopteridium*, *Sphenopteridium*, *Eremopteris*, *Sphenopteris*, плауновидные типа *Tomiodendron*⁵. Среди «ноторакоптериевых» повсеместно встречающимся видом является *Nothorhacopteris argentinica*.

В составе царства, вероятно, продолжали существовать унаследованные с турне – раннего визе *Южноамериканская* и *Австралийская области*.

Индо-Североафриканская область, очевидно, распалась. Как отмечено выше, в состав Гондванского царства вошла только материковая часть области без островной Алжиро-Ливийской провинции. Однако и на материке, вероятно, единство Индо-Североафриканской области не сохранилось. Известные в этом регионе флоры Нигера и Кашмира существенно отличаются друг от друга, что не позволяет отнести их к единой палеофитохории. В то же время нет оснований отнести эти флоры и к Южноамериканской и Австралийской областям.

В массиве Аир в Нигере (см. рис. 2) найдена флора, которая в значительной мере представлена видами, неизвестными в других одновозрастных флорах Гондваны: *Lepidodendropsis rhombiformis*, *Pseudolepidodendropsis nigeriensis*, *Cardio-*

⁵ Р. Яннуцци и Г. У. Пфедферкорн [Iannuzzi, Pfenferkorn, 2002], видевшие коллекции ископаемых растений из различных регионов Гондваны, утверждают, что многие плауновидные, определявшиеся как *Lepidodendropsis*, *Ursodendron* и *Pseudolepidodendropsis* (см. Приложение 2), следует относить к ангарскому роду *Tomiodendron*.

pteris hochstetteri, *Rhodeopteridium fluitans*, *Sphenopteris pseudofurcata*, *S. teiliana*, *Sphenopteridium dissectum*, *S. pachyrrhachis*, *Triphylopteris gothani*, *Eremopteris artemisiaefolia*, *E. elegans*, *E. missouriensis*, *E. intermedia*, *Nothorhacopteris crenulata*, *Rhacopteris semicircularis*, *R. chubutiana*, *Lagenospermum tenuifolium*, *Paralitostrobos boureaui*, *P. africanum* (см. Приложение 2). Скорее всего, эта флора унаследована от флор Нигеро-Египетской провинции Индо-Североафриканской области времени *Archaeosigillaria-Lepidodendropsis*, однако отсутствие данных по флорам Чада, Судана и Египта не позволяет подтвердить существование этой провинции во время *Nothorhacopteris*.

В Индии, в штате Джамму и Кашмир (см. рис. 2) известна флора, в которой доминируют виды лепидофитов, неизвестные в других одновременных флорах Гондваны: *Lepidosigillaria quadrata*, *Lepidodendropsis liddarensis*, *Pseudobumbudendron chaloneri*, *P. meyenii*. Растения с папоротниковидной листвой представлены широко распространенными гондванскими таксонами (см. Приложение 2). Присутствие плауновидных *Lepidosigillaria quadrata*, характерных для Индо-Североамериканской области первой половины раннего карбона, может свидетельствовать о том, что индийские флоры времени *Nothorhacopteris* унаследованы от флор этой области.

Южноамериканская область, вероятно, занимала ту же территорию, что и в начале карбона. Ее флоры известны в Северо-Западной Аргентине, Парнаибском бассейне Бразилии, Боливийском Альтиплано и на полуострове Паракас в Перу (см. рис. 2). Область характеризуется эндемичными родами плауновидных *Brasilodendron*, *Bumbudendron*, *Frenguella*, *Malanzania*, семенами типа *Cordaicarpus*, среди растений с папоротниковидной листвой наиболее характерны *Nothorhacopteris szajnochai*, *Triphylopteris collombiana*, *Fedekurtzia argentina*, *Diplothema bodenbenderi*, *D. gothanica*, *Paulophyton sommeri*, *Adiantites paracasica* (см. Приложение 2). Выделить внутри области провинции пока не удается.

Австралийская область, вероятно, занимала прежнюю территорию. Хотя флоры области из-

вестны только из восточной части Австралии (Нового Южного Уэльса и Северного Квинсленда; см. рис. 2), палинологические данные [Клейтон, 1985; Clayton, 1985] позволяют выделять единую «микрофлору *Secarisporites*» на большей территории Австралийского кратона. Из-за слабой изученности раннекаменноугольных флор Австралии трудно давать характеристику области. Можно лишь отметить, что для нее характерны плауновидные, определяемые как *Cyclostigma*, *Sigillaria*, *Lepidodendron* (см. Приложение 2). Для выделения провинций данных недостаточно.

Алжиро-Ливийская провинция занимала ту же территорию, что и в начале карбона. Характеризуется присутствием исключительно плауновидных, среди которых определяются различные виды *Lepidodendron* и *Lepidodendropsis*, реже других родов (см. Приложение 2).

Эта провинция не вошла в Гондванское царство, однако она не может быть отнесена и к расположенному поблизости Еврамерийскому царству, поскольку в ней отсутствуют еврамерийские группы голосеменных и плауновидных. Описанные из этой провинции лепидофиты, отнесенные к характерному для Еврамерийского царства роду *Lepidodendron*, на самом деле вряд ли принадлежат к этому таксону. У остатков, отнесенных к нему [Lejal-Nicol, 1972a, b], отсутствуют подлиственные и листовые парихны, не доказано наличие настоящего листового рубца. С родом *Lepidodendron* эти растения сближает только ромбическая форма листовых подушек.

Таким образом, Алжиро-Ливийскую провинцию нельзя отнести ни к одному из известных палеофлористических царств и можно формально рассматривать как особое царство, подобно выделяемому в современном растительном покрове Капскому царству [Тахтаджян, 1978]. Однако уровень сложности растительного покрова обсуждаемой фитоценозы несопоставим с таковым существовавших одновременно с ней флористических царств (Гондванского, Ангарского, Еврамерийского, Катазиатского, Казахстанского [Мосейчик, 2010, 2012]), поэтому я воздерживаюсь от придания Алжиро-Ливийской фитоценозы более высокого ранга, чем провинция.

Некоторые общие выводы

1. Динамика развития раннекаменноугольных фитоценоз Гондваны может быть реконструирована следующим образом.

К началу карбона на территории Гондванского континента и прилегающих островов сложились по меньшей мере три крупные флористиче-

ские общности: *Южноамериканская*, *Индо-Североафриканская* и *Австралийская области*. Вероятно, внутри каждой из них существовало несколько палеофлористических провинций, из которых пока удается реконструировать только *Алжиро-Ливийскую* и *Нигеро-Египетскую про-*

винции в пределах Индо-Североафриканской области. Первая из них объединяла флоры островов, располагавшихся у североафриканского побережья Гондваны. Вторая провинция располагалась непосредственно на территории современного североафриканского побережья.

В середине визейского времени вся известная нам территория Гондваны была заселена эндемичной группой голосеменных – «ноторакоптериевыми», что позволяет говорить о формировании в то время флористической общности более высокого ранга – *Гондванского царства*. В состав царства не вошли только островные флоры Алжиро-Ливийской провинции, поскольку отделявший их от материка морской бассейн, по всей видимости, оказался непреодолимым для «ноторакоптериевых».

Внутри царства, вероятно, сохранялись флористические различия, унаследованные от первой половины раннего карбона, поскольку «ядра» областей и провинций продолжали составлять споровые растения и прежде всего плауновидные.

Возникновение фитохории более высокого ранга (в данном случае – царства) из более мелких единиц, обусловленное эволюционной радиацией и экогенетической экспансией тех или иных групп растений (в данном случае – ранних голосеменных), предложено называть *флорогенетической проградацией* [Мосейчик, 2012]. Показано, что путем флорогенетической проградации были сформированы в середине раннего карбона Катазиатское и Ангарское царства [Мосейчик, 2012, 2013].

2. Флоры Алжиро-Ливийской провинции поздневизейско-серпуховского времени не вошли ни в одно из крупнейших палеофлористических царств того времени. Географическая изоляция, а возможно, и климатические особенности не позволили проникнуть на территорию провинции голосеменным из расположенных поблизости Еврамерийского и Гондванского царств. В то же время ее собственный флорогенетический потенциал оказался невелик и смог породить лишь некоторые эндемичные формы плауновидных. Таким образом, в систематическом отношении Алжиро-Ливийская провинция уступала другим фитохориям второй половины раннего карбона, а потому ей нельзя придать более высокий ранг, выделить в самостоятельное палеофлористическое царство.

Пример Алжиро-Ливийской провинции позволяет выделить еще один модус флорогенетических преобразований (помимо выделенных мною ранее *флорогенетических дивергенции, конвергенции, проградации и переподчинения*

[Мосейчик, 2012]) – *флорогенетическую деградацию* – выход фитохории из состава фитогеографической общности более высокого ранга вследствие географической изоляции, сопровождающейся снижением темпов видообразования.

3. Массовое появление остатков голосеменных с середины визейского яруса в континентальных отложениях Гондваны вовсе не свидетельствует о том, что эта группа появилась на ее территории именно в то время. Крайне редкие находки семян (или семязачатков) и анатомически сохранившихся осей голосеменного типа известны и в более древних отложениях (см., например, описание минерализованных остатков из турне Австралии в [Galtier et al., 2007]). Однако «ноторакоптериевые» оказались группой более успешной, чем их предшественники, чему может быть по меньшей мере два объяснения.

Во-первых, семена «ноторакоптериевых» могли приобрести более устойчивые к неблагоприятным воздействиям окружающей среды оболочки, что позволяло им, с одной стороны, длительно сохранять всхожесть и тем самым успешно осуществлять экспансию, а с другой – лучше сохраняться в ископаемом состоянии. Во-вторых, их жизненная стратегия могла быть более эффективной за счет увеличения репродуктивных усилий (переход к r-стратегии).

4. Климат Гондваны в раннем карбоне традиционно рассматривается как «внетропический» [Вахрамеев и др., 1970; Vakhrameev et al., 1978]. Указания на присутствие в отложениях этого возраста отпечатков ризофоров *Stigmaria* [Berry, 1922; Jongmans, Van der Heide, 1955; Walkom, 1938, 1944; White, 1965], которые часто рассматриваются как индикаторы тропического климата, в большинстве случаев не подкреплены изображениями и описаниями остатков, что ставит под сомнение правильность определений. Некоторые из таких остатков, по мнению Дж.Ф. Ригби [Rigby, 1973], принадлежат осям *Cyclostigma*.

Южная внетропическая флора Гондваны демонстрирует ряд сходств с северной внетропической флорой Ангариды. В частности, многие плауновидные раннего карбона этих территорий характеризуются следующими признаками: отсутствием подлистных и листовых парихн, наличием пазушной лигульной ямки, подлистового пузыря и ложного листового рубца, смещенного к верхнему краю листовой подушки. Некоторые плауновидные Гондваны были отнесены к родам *Tomiodendron* и *Ursodendron* (см. Приложение 1, 2), которые первоначально были установлены в Ангариде (см. [Мейен, 1990а; Meyen, 1976]). Это дает повод некоторым авторам [Lejal-Nicol, 1972а; Pfefferkorn et al., 2014] предполагать даль-

ние миграции лепидофитов из Ангариды в Гондвану, и наоборот. При этом в тропическом поясе, через который неизбежно должен был проходить предполагаемый миграционный путь, подобные растения неизвестны.

В то же время, как отмечено выше, гипотезе о флорогенетических связях флор Гондваны и Ангариды более ста лет, и ее несостоятельность показана еще в 1960–1970-х годах С.В. Мейеном [1967а, б, 1973, 1981, 1990б; Meyen, 1967, 1969а, б, 1971а, б, 1972, 1975, 1979; Chaloner, Meyen, 1973]. Хотя исследования С.В. Мейена непосредственно касались лишь глоссоптериевых флор Гондваны, сделанные им выводы, несомненно, могут быть распространены и на ее более древние флоры, поскольку до середины карбона сухопутные связи между Гондваной и другими палеоконтинентами отсутствовали, то есть ее изоляция была еще сильнее, чем в глоссоптериевое время.

Таким образом, раннекаменноугольные флоры Гондваны и Ангариды развивались параллельно, а отмеченные сходства в строении отдельных растений возникли независимо в сходных ландшафтно-климатических условиях.

5. Для раннекаменноугольных флор Евразии и Ангариды выявлены две области интенсивного формообразования: приэкваториальная (к ней приурочена *Средне-Европейская провинция*) и северная среднеширотная (в ее пределах располагалась *Алтае-Саянская провинция*) [Мосейчик, 2010]. Это явление, по-видимому, связано с *периодическим законом природной зональности* [Григорьев, Будыко, 1966], согласно которому экосистемы с наибольшей биологической продуктивностью и, вероятно, с повышенной эволюционной активностью располагаются на

земном шаре в виде нескольких широтных полос. В современной природе насчитывается пять таких поясов, к которым приурочены основные лесные формации. Возможно, в раннем карбоне, когда, по мнению многих исследователей, климатические условия были более выровненными, существовали только три пояса: экваториальный и два теплоумеренных.

В связи с существованием таких поясов была предложена новая формулировка концепции фитоспрединга С.В. Мейена [1987а]: *практически все надродовые таксоны растений возникают в экосистемах с наибольшей биологической продуктивностью, расположенных по меньшей мере в трех широтных поясах (экваториальном и двух внеэкваториальных), расселяясь при возможности на территории экосистем с меньшей эволюционной активностью* [Мосейчик, 2013].

Очевидно, на территории Гондваны также существовал южный теплоумеренный пояс повышенной биологической продуктивности, в котором могли возникнуть такие новые группы растений, как «ноторакоптериевые». Однако границы этого пояса еще предстоит установить. Возможно, поздневизейско-серпуховская флора Паракаса (Перу) с остатками крупных древовидных плауновидных в него входила. Как отмечено выше, Г.У. Пфедферкорн и его коллеги [Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002; Pfefferkorn et al., 2014] пытались оконтурить южный теплоумеренный пояс поздневизейско-серпуховского времени, назвав его *Паракским поясом (царством)*. В то же время, как отмечено выше, включение флор Боливии, Бразилии, Нигера, Кашмира, Нового Южного Уэльса в Паракский пояс и расположение его между 30 и 60° ю. ш. (в сетке палеоширот) недостаточно обоснованно.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность И.А. Игнатьеву (Геологический институт РАН, Москва) за многостороннюю помощь при подготовке статьи и обсуждение затронутых в ней проблем, а также Д.Рубану (Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону), Х.Фрезер и К.Клилу (Национальный музей и галерея Уэльса, Великобритания) за предоставленную литературу.

Литература

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).

Вегенер А. Возникновение материков и океанов // Пер. с 3-го изд. М. Мирчинк под ред. Г.Ф. Мирчинка. – М.; Л.: Госиздат, 1925. – С. XIV+145 с.

Григорьев А.А., Будыко М.И. О периодическом законе географической зональности // А.А. Григорьев. Закономерности строения и развития географической

среды: Избранные теоретические работы. – М.: Мысль, 1966. – С. 276–282.

Залесский М.Д. Палеозойская флора ангарской серии // Тр. Геол. ком. Нов. сер. – 1918. – Вып. 174. – С. 1–76.

Игнатьев И.А. Очерк истории идей и методов палеофлористического районирования суши в палеозое // М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев (ред.). Растительный мир в пространстве и времени. – М.: ГЕОС, 2004. – С. 29–51.

- Клейтон Дж.* Миоспоры динанта и глобальная корреляция // *К.В. Симаков* (ред.). Экостратиграфия, палеоботаника и стратиграфические границы. – Магадан, 1985. – С. 138–173.
- Кришнан М.С.* Геология Индии и Бирмы. – М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1954. – 424 с.
- Мейен С.В.* О соотношении индийских и ангарских флор позднего палеозоя (Автореф. докл., прочитанного 9.12.1966) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. – 1967а. – Т. 42. – Вып. 2. – С. 153.
- Мейен С.В.* Общие элементы в ангарской и гондванской флорах позднего палеозоя: параллелизм или миграция? // Тез. докл. 13-й сессии ВПО. – 1967б. – С. 32–34.
- Мейен С.В.* О соотношении мешковых миоспор верхнего палеозоя Ангариды и индийской части Гондваны // Палеонтол. журн. – 1973. – №3. – С. 108–118.
- Мейен С.В.* Следы трав индийских. – М.: Мысль, 1981. – 179 с.
- Мейен С.В.* География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. – 1987а. – Т. 48. – №3. – С. 287–310.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники: Справочное пособие. – М.: Недра, 1987б. – 403 с.
- Мейен С.В.* Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангариды // *С.В. Мейен*. Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990а. – С. 76–124.
- Мейен С.В.* Соотношение ангарской и гондванской флор: Столетие противоречий // *С.В. Мейен*. Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990б. – С. 125–131.
- Мосейчик Ю.В.* Особенности палеофлористического районирования суши в раннем карбоне (на примере флор Ангариды) // *М.В. Дуранте, И.А. Игнатъев* (ред.). Растительный мир в пространстве и времени. – М.: ГЕОС, 2004. – С. 51–84.
- Мосейчик Ю.В.* Визейская флора Подмосковского бассейна в картине фитогеографии этого века // *Ю.Б. Гладенков* (ред.). Биосфера – экосистема – биота в прошлом Земли (палеобиогеографические аспекты). – М.: Наука, 2005. – С. 133–154.
- Мосейчик Ю.В.* География эволюции визейских флор Европы // Вопросы палеофлористики и систематики ископаемых растений. – СПб., 2008. – С. 18–26.
- Мосейчик Ю.В.* Раннекаменноугольная флора Подмосковского бассейна. Т. I. Состав, экология, эволюция, фитогеографические связи и стратиграфическое значение. – М.: ГЕОС, 2009. – 186 с.
- Мосейчик Ю.В.* Раннекаменноугольные фитохории Северной Евразии: структура, система, эволюция // *Lethaea rossica*. Росс. палеобот. журн. – 2010. – Т. 2. – С. 1–27.
- Мосейчик Ю.В.* Ранне- и среднекаменноугольные флоры Китая и Юго-Восточной Азии: происхождение, место в системе фитохорий и эволюция // *Lethaea rossica*. Росс. палеобот. журн. – 2012. – Т. 7. – С. 1–24.
- Мосейчик Ю.В.* Корни Ангарского царства // Палеоботанический временник. Непериодическое приложение к журналу «*Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал». – 2013. – Вып. 1. – С. 82–87.
- Мосейчик Ю.В., Игнатъев И.А.* О начальных стадиях палеозойского этапа глобального флорогенеза // Палеонтологическая летопись региональных и глобальных событий. Тезисы докладов LI сессии Палеонтологического общества при РАН (4–8 апреля 2004 г., Санкт-Петербург). – СПб., 2005. – С. 87, 88.
- Неймайр М.* История Земли // Пер. со 2-го нем. изд., перераб. и доп. проф. В.Улигом. Под ред. проф. А.А. Иностранцева. Т. 2. – М.: Терра, 1994. – VII+853 с.
- Новик Е.О., Фисуненко О.П.* К вопросу о фитогеографии карбона. – Киев, 1979. – 54 с. (Препринт Ин-та геол. наук АН УССР. №79-1).
- Палеогеографический атлас Северной Евразии / Ред. *В.Г. Казьмин, Л.М. Натанов*. – М.: Ин-т тектоники литосферных плит, 2000. – 26 л.
- Ронов А.Б., Хаин В.Е., Сеславинский Н.Б.* Атлас литолого-палеогеографических карт мира. Поздний докембрий и палеозой континентов. – Л., 1984. – 70 с.
- Тухтаджян А.Л.* Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
- Alleman V., Pfefferkorn H.W.* Licópodos de Paracas: Significación geológica y paleo-climatológica // *Bol. Soc. Geol. Perú*. – 1988. – Vol. 78. – P. 131–136.
- Archangelsky S.* *Nothorhacopteris*, a new generic name for some Carboniferous monopinnate fronds of Gondwanaland (= *Rhacopteris ovata* auct. and *Pseudorhacopteris* Rigby 1973) // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1983. – Vol. 38. – P. 157–172.
- Balseiro D., Rustán J.J., Ezpeleta M., Vaccari N.E.* A new Serpukhovian (Mississippian) fossil flora from western Argentina: paleoclimatic, paleobiogeographic and stratigraphic implications // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* – 2009. – Vol. 280. – P. 517–531.
- Banks H.P.* Floral assemblages in the Siluro-Devonian // *D.L. Dilcher, T.N. Taylor* (eds). *Biostratigraphy of fossil plants*. – Stroudsborg: Dowden, Hutchinson and Ross, 1980. – P. 1–24.
- Berry E.W.* Contributions to the paleobotany of Peru, Bolivia, and Chile // *The Johns Hopkins Univ. Studies in Geol.*, Baltimore. – 1922. – Vol. 4. – P. 9–44.
- Blanford H.F.* On the age and correlations of the plant-bearing series of India, and the former existence of an Indo-oceanic continent // *Quart. J. Geol. Soc. Lond.* – 1875. – Vol. 31. – P. 519–540.
- Césari S.N., Hünicken M.* Heterophylly in *Cordaites*-like foliage from western Gondwana // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 2013. – Vol. 196. – P. 9–18.
- Césari S.N., Limarino C.O., Gulbranson E.* An Upper Paleozoic biochronostratigraphic scheme for the western margin of Gondwana // *Earth-Sci. Rev.* – 2011. – Vol. 106. – P. 149–160.
- Chaloner W.G., Meyen S.V.* Carboniferous and Permian floras of the Northern continents // *A.Hallam* (ed.). *Atlas Palaeobiogeography*. – Amsterdam: Elsevier Publ. Co., 1973. – P. 169–186.
- Clayton G.* Dinantian miospores and inter-continental correlation // *C. R. Sixième Congr. Int. Stratigraph. et Géol. Carbonifère*. Madrid, 12–17 sept., 1983. Vol. 4. – Madrid, 1985. – P. 9–23.
- Cleal C.J., Thomas B.A.* Carboniferous and Permian palaeogeography // *C.J. Cleal* (ed.). *Plant Fossils in Geological Investigation: The Paleozoic*. – L.: Ellis Horwood, 1991. – P. 154–181.
- Cúneo R.C.* Phytogeography and paleoecology of Late Paleozoic floras from southern South America and their relationship with other floral realms // *28th Int. Geol. Congr. Abstr.* – 1989. – P. 2.
- Danzé-Corsin P.* Flore du Carbonifère Inférieur du Djado et de l'Ennedi // *Paléobotanique Saharienne*. – Paris: CNRS, 1965. – P. 185–226. (Publ. Centre Rech. Zones arides. Sér. Géol. №6).
- De Rouvre I.* Sur l'âge des flores paléozoïques nouvellement découvertes sur la bordure ouest de l'Aïr (Ni-

- ger) // C. R. Acad. Sci. Paris. Sér. II. – 1988. – Т. 306. – P. 1057–1061.
- Edwards D.* Devonian floras // *A.Hallam* (ed.). Atlas of Paleobiogeography. – Amsterdam: Elsevier, 1973. – P. 105–115.
- Edwards D.* Constraints on Silurian and Early Devonian phytogeographic analysis based on megafossils // *Geol. Soc. London Mem.* – 1990. – Vol. 12. – P. 233–242.
- Edwards D., Berry C.* Silurian and Devonian // *C.J. Cleal* (ed.). Plant Fossils in Geological Investigation: The Paleozoic. – L.: Ellis Horwood, 1991. – P. 117–153.
- Feistmantel O.* Note on the age of the some fossil floras of India // *Rec. Geol. Surv. India.* – 1876. – Vol. 9. – P. 28–42.
- Galtier J., Feist R., Talent J.A., Meyer-Berthaud B.* New permineralized flora and trilobites from the mid Tournaisian (Early Carboniferous) Ruxton Formation, Clarke River Basin, north-east Australia // *Palaeontology.* – 2007. – Vol. 50. – P. 223–243.
- Gothan W.* Die pflanzengeographischen Verhältnisse am Ende des Palaeozoikums // *Englers Bot. Jahrb.* – 1930. – Bd 63. – H. 4. – S. 350–367.
- Gould R.E.* The succession of Australian pre-Tertiary megafossil floras // *Bot. Rev.* – 1975. – Vol. 41. – No 4. – P. 453–483.
- Høeg A.O., Bose M.N., Shukla B.N.* Some fossil plants from the Po Series of Spiti (N.W. Himalayas) // *Palaeobotanist.* – 1955. – Vol. 4. – P. 10–13.
- Iannuzzi R., Azcuay C.L., Suárez Soruco R.* Fitozona de *Nothorhacopteris kellybelenensis* – *Triphyllopteris boliviana*, una nueva unidad biostratigráfica para el Carbonífero de Bolivia // *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos.* – 2003. – T. 21. – P. 125–131.
- Iannuzzi R., Pfefferkorn H.W.* A Pre-Glacial, Warm-Temperate Floral Belt in Gondwana (Late Viséan, Early Carboniferous) // *Palaios.* – 2002. – Vol. 17. – P. 571–590.
- Iannuzzi R., Rösler O.* Floristic migration in South America during the Carboniferous: phytogeographic and biostratigraphic implications // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* – 2000. – Vol. 161. – P. 71–94.
- Jongmans W.J., Koopmans R.G.* Contribution to the flora of the Carboniferous of Egypt // *Meded. Geol. Bur. Mijnggeb. Heerlen, 1938–1939.* – 1940. – P. 223–229.
- Jongmans W.J., Van der Heide S.* Flore et faune du Carbinifère inférieur de l'Égypte // *Meded. v. Geol. Sticht. N. S.* – 1955. – Bd 8. – S. 59–67.
- Klitzsch E., Lejal-Nicol A.* Flora and fauna from strata in Southern Egypt and Northern Sudan (Nubia and surrounding areas) // *Berliner geowiss. Abh. (A).* – 1984. – Bd 50. – S. 47–79.
- Kosmovsky C.* Quelques mots sur les couches à végétaux fossiles dans la Russie orientale et en Sibérie // *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. Nouv. Sér.* – 1892. – T. 5. – P. 170–177.
- Lejal-Nicol A.* Contribution à l'étude de la flore paléozoïque à lycophytes de Libye et des Bassins du Djado et de Fort-Polignac (Illizi). Thèse. – Paris, 1972a. – 464 pp.
- Lejal-Nicol A.* Contribution à l'étude des lycophytes paléozoïques du Bassin de Fort-Polignac (Illizi) // *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord.* – 1972b. – T. 63. – P. 49–80.
- Lejal-Nicol A.* Megafloras // *C.M. Diaz, R.H. Wagner, C.F. Winkler Prins, L.F. Granados* (Eds). The Carboniferous of the World. II. Australia, Indian subcontinent, South Africa, South America, and North Africa. – Madrid: I.G.M.E.-E.N.A.D.I.M.S.A., 1985. – P. 386–391.
- López-Gamundí O.R.* Glacial-postglacial transition in the Late Paleozoic Basins of southern South America // *P.I. Martini* (ed.). Late glacial and postglacial environmental changes – Quarternary, Carboniferous–Permian, and Proterozoic. – N. Y.: Oxford University Press, 1997. – P. 147–168.
- Mensah M.K., Chaloner W.G.* Lower Carboniferous lycophytes from Ghana // *Palaeontology.* – 1971. – Vol. 14. – P. 357–369.
- Meyen S.V.* Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // *Palaeontographica B.* – 1976. – Bd 157. – S. 112–157.
- Meyen S.V.* New data on relationship between Angara and Gondwana Late Palaeozoic floras // I Simpos. Intern. sobre Estratigr. V. Paleontol. del Gondwana. Res. De trabajo. – Mar Del Plata, 1967. – P. 13–14.
- Meyen S.V.* New data on relationship between Angara and Gondwana Late Palaeozoic floras // Gondwana stratigraphy IUGS Sympos. Buenos Aires, 1–15 October 1967. – Paris, 1969a. – P. 141–157.
- Meyen S.V.* The Angara members of Gondwana genus *Barakaria* and its systematical position // *Argumenta Palaeobot.* – 1969b. – H. 3. – S. 1–14.
- Meyen S.V.* Parallelism and its significance for the systematics of fossil plants // *Geophytology.* – 1971a. – Vol. 1. – №1. – P. 34–47.
- Meyen S.V.* *Phyllothecca*-like plants from the Upper Palaeozoic flora of Angaraland // *Palaeontographica B.* – 1971b. – Bd 133. – S. 1–33.
- Meyen S.V.* On the origin and relationship of the main Carboniferous and Permian floras and their bearing on general palaeogeography of this period of time // 2nd Gondwana Sympos. South Africa. 1970. Proc. and Pap. – Pretoria, 1972. – P. 551–555.
- Meyen S.V.* Comparison of the Late Palaeozoic saccate miospore assemblages of Angaraland and Indian part of Gondwanaland // *Geophytology.* – 1975. – Vol. 5. – №2. – P. 117–125.
- Meyen S.V.* Relation of Angara and Gondwana floras: a century of controversies // IV Int. Gondwana Sympos., 1977. – Calcutta: Hindustan Publ. Corp., 1979. – P. 45–50.
- Meyen S.V.* Fundamentals of Palaeobotany. – L.; N. Y.: Chapman and Hall, 1987. – 432 pp.
- Morris L.N.* Carboniferous floral succession in eastern Australia // *C.Herbert, R.Helby* (eds). A guide to the Sydney Basin. – 1980. – P. 350–358. (*Bull. Geol. Surv. New South Wales.* Vol. 26).
- Morris L.N.* The floral succession in eastern Australia // *C.M. Diaz, R.H. Wagner, C.F. Winkler Prins, L.F. Granados* (eds). The Carboniferous of the World. II. Australia, Indian subcontinent, South Africa, South America, and North Africa. – Madrid: I.G.M.E.-E.N.A.D.I.M.S.A., 1985. – P.118–123.
- Mosseichik Yu.V., Ruban D.A.* Viséan flora from the Moscow Coal Basin (Baltic Plate; European Russia): local evolution in the context of global tendencies // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* – 2010. – Vol. 292. – P. 168–183.
- Pfefferkorn H.W., Alleman V.* New climatic belt in Carboniferous of Southern Hemisphere // 28th Int. Geol. Congr. Abstr. – 1989. – P. 602.
- Pfefferkorn H.W., Alleman V., Iannuzzi R.* A greenhouse interval between icehouse times: Climate change, long-distance plant dispersal, and plate motion in the Mississippian (late Viséan – earliest Serpukhovian) of Gondwana // *Gondwana Res.* – 2014. – Vol. 25. – P. 1338–1347.

- Raymond A., Parker W.C., Parrish J.T.* Phytogeography and Paleoclimate of the Early Carboniferous // *B.H. Tiffney* (ed.). Geological factors and the evolution of plants. – Yale: Univ. Press, 1985. – P. 169–222.
- Retallack G.J.* Late Carboniferous to Middle Triassic megafossil floras from the Sydney Basin // *C.Herbert, R.Helby* (eds). A guide to the Sydney Basin. – 1980. – P. 384–430. (Bull. Geol. Surv. New South Wales. Vol. 26).
- Retallack G.J.* Carboniferous fossil plants and soils of an early tundra ecosystem // *Palaios*. – 1999. – Vol. 14. – P. 324–336.
- Rigby J.F.* *Gondwanidium* and other similar Upper Palaeozoic genera, and their stratigraphic significance // *Publ. Geol. Surv. Queensland*. – 1973. – No. 350 (Palaeontol. Paper 27). – P. 1–10.
- Rigby J.F.* Aspects of Carboniferous Palaeobotany in eastern Australia // *C. R. X^{em} Congr. Intern. Stratigr. Géol. Carbonifère, Madrid, Spain* (1983). Vol. 4. – 1985. – P. 307–312.
- Rocha Campos A.C., Archangelsky S.* South America // *C.M. Diaz, R.H. Wagner, C.F. Winkler Prins, L.F. Granados* (eds). The Carboniferous of the World. II. Australia, Indian subcontinent, South Africa, South America, and North Africa. – Madrid: I.G.M.E.-E.N.A.D.I.M.S.A., 1985. – P.175–298.
- Seward A.C.* Antarctic fossil plants // *British Mus. Nat. Hist. Rept. Terra Nova Exped., Geol.* – 1914. – Vol. 1. – P. 1–49.
- Singh K.J., Singh R., Cleal C.J., Saxena A., Chandra S.* Carboniferous floras in siliciclastic rocks of Kashmir Himalaya, India and the evolutionary history of the Tethyan Basin // *Geol. Mag.* – 2013. – Vol. 150. – P. 577–601.
- Suess Ed.* Das Antlitz der Erde. 2 Aufl. Bd 1. – Wien; Leipzig: F.Tempsky; G.Freytag, 1908. – 778 S.
- Sullivan H.J.* Palynological evidence concerning the regional differentiation of Upper Mississippian floras // *Pollen et Spores*. – 1965. – Vol. 7. – №3. – P. 539–563.
- Sullivan H.J.* Regional differences in Mississippian spores assemblages // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1967. – Vol. 1. – P. 185–192.
- Torsvik T.H., Cocks L.R.M.* Gondwana from top to base in space and time // *Gondwana Res.* – 2013. – Vol. 24. – P. 999–1030.
- Vakhrameev V.A., Dobruskina I.A., Zaklinskaya E.D., Meyen S.V.* Palaeozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. – Jena: Gustav Fischer Verlag, 1978. – 300 S.
- Van der Zwan C.J.* Palynology, phytogeography and climate of the Lower Carboniferous // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* – 1981. – Vol. 33. – P. 279–310.
- Walkom A.B.* A brief review of the relationships of the Carboniferous and Permian floras of Australia // *C. R. Deuxième Congr. Strat. Géol. Carbon., Heerlen, 1935. T. 3.* – Maastricht: Gebrs. Van Aelst, 1938. – P. 1335–1341.
- Walkom A.B.* The succession of Carboniferous and Permian floras in Australia // *J. Proc. R. Soc. N. S. W.* – 1944. – Vol. 78. – P. 4–13.
- White M.E.* Plant fossil collection from the Georgetown/Clarke River Area. Appendix 3 // *Bull. Bur. Miner. Resour., Geol., Geophys Aust.* – 1965. – Vol. 71. – P. 152–165.
- Wnuk Ch.* The development of floristic provinciality during the Middle and Late Paleozoic // *Rev. Paleobot. Palynol.* – 1996. – Vol. 90. – P. 5–40.
- Zeiller Ch.R.* Les Provinces botaniques de la fin des Temps primaires // *Rev. gen. Sci.* – 1897. – T. 8. – P. 5–11.

Early Carboniferous floras of Gondwanaland: composition, evolution, and geographical diversity

Yu.V. Mosseichik

Geological Institute of RAS, Pyzhevsky per. 7, 119017 Moscow, Russia

Current viewpoints on the phytogeographical position of the Late Palaeozoic floras of Gondwanaland as well as corresponding phytogeographical reconstructions during the Early Carboniferous are analyzed. It is shown that at the beginning of Carboniferous at least 3 large phytogeographical units named by the author South American, Australian, and Indo-North African palaeofloristic Regions existed within the limits Gondwanaland. In the Middle Viséan, due to the expansion of endemic ancient gymnosperms («nothorhacopterids»), these palaeofloristic regions formed a phytogeographical unit of the higher rank – Gondwana Realm. The similarities of some plants from extratropical floras of Gondwanaland and Angaraland, mentioned by many authors, evidently appeared independently in similar landscape-climatic conditions.

Приложение 1

Распространение видов ископаемых растений, сохранившихся в форме отпечатков и фитолейм, в локальных флорах Гондваны во время *Archaeosigillaria*–*Lepidodendropsis* (турне – ранний визе): А – широкораспространенные виды (штриховкой показаны характерные виды областей); Б – эндемичные виды; номера локальных флор соответствуют номерам на рис. 1

Область	Южноамериканская		?	Индо-Североафриканская							Австралийская
	?			Нигеро-Египетская				Алжиро-Ливийская		?	
Провинция											
Локальная флора	3	1	7	11	13	14	15	10	8	16	18
<i>Rhodeopteridium</i> sp.		+								+	+
<i>Pseudolepidodendropsis scobiniformis</i>				+				+			+
<i>Archaeocalamites</i> sp.					+						+
<i>Lepidodendropsis hirmeri</i>					+						+
<i>Amadokia boureaui</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lepidodendropsis vandergrachtii</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Precyclostigma tadrartense</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lepidodendron veltheimii</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lepidodendropsis fenestrata</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sphenopteris whitei</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lepidodendropsis sinaica</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cyclostigma ungeri</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lepidosigillaria intermedia</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Heleniella costulata</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Prelepidodendron rhomboidale</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Archaeosigillaria vanuxemii</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cyclostigma aegyptiaca</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Archaeosigillaria subcostata</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lepidosigillaria whitei</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Heleniella theodori</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lepidodendron spetsbergense</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sigillaria africana</i>				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lepidodendropsis sekondiensis</i>	+	+	+								
<i>Archaeosigillaria conferta</i>	+	+	+								
<i>Eusphenopteris devonica</i>	+	+	+								
<i>Frenguellia eximia</i>	+	+	+								

№	Локальная флора	Источник	Эндемичные виды
1	Северо-Западная Аргентина, бассейны Рио-Бланко (свиты Малиман, Трес-Кондорес, Пунилья) и Калингаста-Успальята (свита Дель-Ратон)	[Rocha Campos, Archangelsky, 1985; Iannuzzi, Rösler, 2000]	<i>Hyenia argentina</i> , <i>Furqueia angladae</i> , <i>Diplothemema bodenbenderi</i> , <i>Telangioptis</i> sp., <i>Malanzania ottonei</i> , <i>Oclocia</i> sp.
3	Западная Аргентина, бассейн Тэпуэль-Геноа (свиты Харамильо и Валье-Чико)	[Iannuzzi, Rösler, 2000]	Нет
7	Гана (свита Такоради)	[Mensah, Chaloner, 1971]	<i>Archaeosigillaria essiponensis</i>
8	Алжир, бассейн Тиндуф (нижневизейские отложения)	[Lejal-Nicol, 1985]	<i>Sigillaria</i> aff. <i>schlotheimiana</i>
10	Западная Ливия (свита Марар)	[Lejal-Nicol, 1985]	<i>Cyclostigma asiatica</i> , <i>Pinacodendron macconochiei</i> , <i>Bothrodendron deperetii</i>
11	Нигер, бассейн Джадо (визейские отложения)	[Lejal-Nicol, 1985]	<i>Archaeosigillaria minuta</i> , <i>Lepidosigillaria quadrata</i> , <i>Precyclostigma blakaense</i> , <i>Prelepidodendron striatum</i>
13	Южный Египет и Северный Судан (свита Вади-Малик)	[Jongmans, Koopmans, 1940; Klitzsch, Lejal-Nicol, 1984; Lejal-Nicol, 1985]	<i>Lepidodendropsis africanum</i> , <i>L. rhombiformis</i> , <i>Prelepidodendron</i> aff. <i>lepidodendroides</i> , <i>Precyclostigma</i> sp., <i>Protosolanus</i> sp., <i>Triphylopteris rhombifolia</i>
14	Синайский полуостров (нижняя часть свиты Эль-Тих)	[Jongmans, Koopmans, 1940; Lejal-Nicol, 1985]	<i>Cyclostigma sigillarioides</i> , <i>Lepidodendropsis schurmanii</i> , <i>Sublepidodendron arthropytioides</i> , <i>S. fasciatum</i>
15	Чад, плато Эннеди	[Danzé-Corsin, 1965]	Нет
16	Индия, бассейн Кашмир (подсвита С свиты Сириготириис)	[Singh et al., 2013]	<i>Lepidodendropsis liddarensis</i>
18	Восточная Австралия, Новый Южный Уэльс (свиты Бинглбарра, Арарат, Боннингтон, Флагстаф, Уолларинга)	[Morris, 1985]	<i>Sublepidodendron robertii</i> , <i>S. nathorstii</i> , <i>Lepidodendron spetsbergense</i> , <i>L. canobianum</i> , <i>Valmeyerodendron</i> sp., <i>Diplothemema</i> sp., <i>Sphenopteris</i> sp., <i>Adiantites</i> sp., <i>Sphenopteridium</i> sp., <i>Cardiopteridium</i> sp.

Приложение 2

Распространение видов ископаемых растений, сохранившихся в форме отпечатков и фитолейм, в локальных флорах Гондваны во время *Nothorhacopteris* (поздний визе – серпухов): А – широкораспространенные виды (штриховкой показаны характерные виды областей и Алжиро-Ливийской провинции); Б – эндемичные виды; номера локальных флор соответствуют номерам на рис. 2

А

Царство	Гондванское											?			
	?		Австралийская		Южноамериканская						?		?		
Область	?		?		?						?		Алжиро-Ливийская		
Провинция	?		?		?						?		Алжиро-Ливийская		
Локальная флора	16	17	18	19	1	2	5	4	6	12	10	9	8		
<i>Lepidodendropsis</i> sp.							+		+		///	///	+		
<i>Lepidodendron volkmannianum</i>								+			///	+	+		
<i>Pseudolepidodendropsis klitzschii</i>										+	///	///	+		
<i>Lepidodendron veltheimii</i>			+	+				+			///	///	+		
<i>Archaeocalamites radiatus</i>	+	+	+	+			+	+		+			+		
<i>Nothorhacopteris argentinica</i>			+	+	+		+	+	+	+					
<i>Rhodeopteridium</i> sp.		+			+		+		+						
<i>Sphenopteridium</i> sp.					+				+						
<i>Paracalamites</i> sp.					+	+	+	+	+	+					
<i>Fryopsis frondosa</i>			+					+		+					
<i>Tomiodendron</i> sp.			+			+	+								
<i>Fedekurtzia intermedia</i>			+				+	+							
<i>Triphyllopteris boliviana</i>			+				+	+							
<i>Dichophyllites peruvianus</i>			+					+							
<i>Nothorhacopteris kellybelenensis</i>	+	+	+			+	+	+	+	+					
<i>Botrychiopsis weissiana</i>			+		+				+						
<i>Tomiodendron peruvianum</i>			+					+							
<i>Cyclostigma pacifica</i>			+					+							
<i>Sigillaria</i> sp.			+	+											
<i>Botrychiopsis plantiana</i>	+		+												
<i>Triphyllopteris (?) peruviana</i>	+	+						+							
<i>Nothorhacopteris szajnochai</i>					///	///	///	///	///	///	+				
<i>Triphyllopteris collombiana</i>					///	///	///	///	///	///	+				
<i>Triphyllopteris alvaro-albertoi</i>					///	///	///	///	///	///	+				
<i>Cordaicarpus</i> sp.					///	///	///	///	///	///	+				
<i>Fedekurtzia argentina</i>					///	///	///	///	///	///	///	///	///		
<i>Diplothemema bodenbenderi</i>					///	///	///	///	///	///	///	///	///		
<i>Paulophyton sommeri</i>					///	///	///	///	///	///	///	///	///		
<i>Diplothemema gothanica</i>					///	///	///	///	///	///	///	///	///		
<i>Sphenopteris paracasica</i>					///	///	///	///	///	///	///	///	///		

Б

№	Локальная флора	Источник	Эндемичные виды
1	Северо-Западная Аргентина, бассейны Рио-Бланко (верхняя часть свиты Кортадерас) и Калингаста-Успальята (свита Санта-Максима)	[Rocha Campos, Archangelsky, 1985; Iannuzzi, Rösler, 2000]	<i>Brasilodendron pedroanum</i> , <i>Bumbudendron nitidum</i> , <i>B. paganzianum</i> , <i>Paracalamites australis</i> , <i>Paulophyton cuyanum</i> , <i>Bergiopteris insignis</i> , <i>Sphenopteris</i> sp., <i>Kraeuselcladus argentinus</i> , <i>Tetratnema</i> sp., <i>Kegeledium</i> sp., <i>Ginkgophyllum</i> sp.
2	Северо-Западная Аргентина, бассейн Паганзо (свита Лома-де-Лос-Пиойос)	[Balseiro et al., 2009]	<i>Frenguella eximia</i> , <i>Malanzania</i> sp., <i>Bumbudendron millanii</i> , <i>Cordaicarpus cesarii</i>
4	Перу, полуостров Паракас (свита Амбо)	[Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002]	<i>Calamites suckowii</i> , <i>Calamostachys</i> sp., <i>Sphenophyllum davyi</i> , <i>Enigmophyton</i> sp., <i>Asolanus minimus</i> , <i>Bothrodendron</i> sp., <i>Archaeosigillaria kidstonii</i> , <i>Lepidodendropsis lissonii</i> , <i>Lepidodendron sternbergii</i> , <i>Sublepidodendron mirabilis</i> , <i>Sigillaria tessellata</i> , <i>Lepidostrubus</i> sp., <i>Aneimites</i> sp., <i>Obandotheca laminensis</i> , <i>Adiantites bassleri</i> , <i>Baiera pluripartita</i> , <i>Sphenopteris whitei</i> , <i>Occlloa cesariana</i> , <i>Rhacopteris</i> cf. <i>cuneata</i> , <i>Palmatopteris furcata</i> , <i>Rhodeopteridium filifera</i> , <i>Sphenopteridium hissaricum</i> , <i>S. noeldeki</i> , <i>S. schimperii</i> , <i>Sphenopteris affinis</i> , <i>S. furcata</i> , <i>S. hartlebenii</i> , <i>Trachyphyton neglegibile</i> , <i>Vojnovskya</i> sp., <i>Rhabdocarpus</i> sp.
5	Южная Боливия, Альтиплано (свита Сирипака)	[Iannuzzi, Rösler, 2000; Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002]	« <i>Dichophyllites</i> » sp., <i>Calamites</i> sp., <i>Lepidodendron</i> sp., <i>Pseudobumbudendron</i> sp., <i>Porostrobus</i> sp., <i>Neuropteris</i> sp.
6	Бразилия, Парнаибский бассейн (свита Потти)	[Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002]	<i>Ursodendron brasiliensis</i> , <i>Sphenopteris oliveiranus</i> , <i>S. santosi</i> , <i>Cardiopteridium</i> sp., <i>Eusphenopteris sanjuanina</i> , <i>Kegelidium lamegoi</i> , <i>Rhacopteris</i> sp., <i>Stammnostoma</i> sp.

8	Алжир, бассейн Тиндуф (верхневизейские отложения)	[Lejal-Nicol, 1985]	<i>Huttonia</i> sp., <i>Sigillaria africana</i> , <i>Archaeosigillaria</i> sp., <i>Lepidodendron</i> aff. <i>corrugatum</i>
9	Алжир, бассейн Иллизи (серия Ассекайфаф)	[Lejal-Nicol, 1985]	<i>Lepidodendron rhodeanum</i> , <i>L. ophiurus</i> , <i>L. rimosum</i> , <i>Bothrodendron deperetii</i> , <i>Eskdalia</i> sp., <i>Asolanus camptotaenia</i>
10	Западная Ливия (нижняя часть свиты Асседжефар)	[Lejal-Nicol, 1985]	<i>Lepidodendropsis vandergrachtii</i> , <i>L. africanum</i> , <i>Lepidodendron quadrangulare</i>
12	Нигер, массив Аир (свита Талак серии Терада и свита Гезуман серии Тагора)	[De Rouvre, 1988; Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002]	<i>Tomiodendron varium</i> , <i>Ursodendron wijkianum</i> , <i>Lepidodendropsis rhombiformis</i> , <i>Pseudolepidodendropsis nigeriensis</i> , <i>Paulophyton</i> sp., <i>Cardiopteris hochstetteri</i> , <i>Rhodeopteridium fluitans</i> , <i>Sphenopteris pseudofurcata</i> , <i>S. teiliana</i> , <i>Sphenopteridium dissectum</i> , <i>S. pachyrrhachis</i> , <i>Triphyllopteris gothanii</i> , <i>Eremopteris artemisiaefolia</i> , <i>E. elegans</i> , <i>E. missouriensis</i> , <i>E. intermedia</i> , <i>Nothorhacopteris crenulata</i> , <i>Rhacopteris semicircularis</i> , <i>R. chubutiana</i> , <i>Lagenospermum tenuifolium</i> , <i>Paralitostrobis boureaui</i> , <i>P. africanum</i>
16	Индия, бассейн Кашмир (подсвита А (=свита Гунд) и С свиты Фенестелла)	[Singh et al., 2013]	Cf. <i>Annularia</i> sp., <i>Lepidosigillaria quadrata</i> , <i>Lepidodendropsis liddarensis</i> , <i>Pseudobumbudendron chaloneri</i> , <i>P. meyenii</i> , <i>Flabellifolium</i> sp.
17	Индия, бассейн Спити (ярус Табо серии По)	[Singh et al., 2013]	Нет
18	Восточная Австралия, Новый Южный Уэльс (свиты Гилмор, Маунт-Джонстон, Патерсон)	[Iannuzzi, Pfefferkorn, 2002]	<i>Asterophyllites</i> sp., <i>Stellotheca</i> aff. <i>robusta</i> , <i>Cyclostigma australe</i> , <i>Lepidodendropsis steinmannii</i> , <i>Archaeopteris wilkinsonii</i> , <i>Dactylophyllum digitatum</i> , <i>Adiantites robustus</i> , <i>Triphyllopteris austrina</i> , <i>Bergiopteris</i> sp., <i>Cardiopteris polymorpha</i> , <i>Dictyothalamus</i> sp., <i>Neuropteris valida</i> , <i>Rhacophyllum diversiforme</i> , <i>Sphenopteridium cuneatum</i> , <i>Sphenopteris clarkei</i>
19	Восточная Австралия, Квинсленд (верхняя часть свиты Кларк-Ривер)	[White, 1965; Rigby, 1973]	<i>Cyclostigma aegyptiaca</i> , <i>Eremopteris australis</i>