

# Фитосоциологический подход к изучению древних растительных сообществ. 2. Парасинтаксономия пермских фитоценозов Печорского бассейна и Приуралья

И.А. Игнатьев

Геологический институт РАН, 119017 Москва, Пыжевский пер., д. 7, стр. 1  
ignatievia@mail.ru

*Светлой памяти моих учителей  
С.В. Мейена (1935–1987) и Б.М. Миркина (1937–2017)*

Описаны синтаксоны растительных сообществ перми Печорского бассейна и Приуралья. Прослежено их географическое и стратиграфическое распространение. Установлено долговременное существование синтаксонов, угасание и вымирание синтаксонов в результате неблагоприятных изменений условий среды, появление новых синтаксонов вследствие филогенетических новаций и экогенетической экспансии вновь возникших форм, филоценогенетическая преемственность синтаксонов.

## Введение

Познание растительного покрова геологического прошлого невозможно без выявления закономерностей распространения растительных остатков в пространстве и времени. При этом для продуктивного использования в палеоботанических целях базовых концепций современной фитогеографии, флористики и фитоценологии необходима основа в виде классификации древних растительных сообществ по сохранившимся от них ископаемым остаткам – фитоориктоценозам. Именно такая классификация позволила бы выявить и описать в строгих понятиях пространственно-временные инварианты разнообразия древнего растительного покрова, понять их эколого-ценотическую природу и, таким образом, получить идеальные объекты, с которыми бы связывались объяснительные концепции и гипотезы. Уклоняясь от этого необходимого для успешного развития любой исторической науки пути, палеоботаника нередко шла на создание гипотез *ad hoc* (к. данному случаю), давно безвозвратно осужденных логикой, и допускала если не на словах, то на деле смысловое размывание многих важных идей, импортированных из ботаники.

Во всяком случае, можно констатировать, что в современной палеоботанике классификация древних растительных сообществ и фитоориктоценозов не занимает того важного места, которое принадлежит ей в силу имманентных законов исторического познания. Обычно она смешивается с интуитивной реконструкцией древних растительных сообществ, которая не всегда осознанно для исследователя подменяет систематическое изучение их ископаемых остатков.

Но, так или иначе, интуитивный подход господствовал на заре палеоэкологии растений в конце 1960-х – начале 1970-х годов, когда формальными атрибутами классификации оформляли результаты палеоботанических умозрений, придавая им внешнюю строгость и подчеркнутую «геоботаничность». Например, называли воображаемое сообщество «ассоциацией» и давали латинское название по правилам, принятым для синтаксонов этого ранга в современной классификации растительности по Ж. Браун-Бланке (см., например, [Красилов, 1972]). В подобных случаях, каковых большинство, классификация, если это прямо и не высказывается, фактически

используется как средство удобного, «ботанического» представления полученных результатов.

Между тем классификация изучаемых объектов является начальным этапом любого научного исследования, хотя в силу присущего науке неравномерного хода развития знание во многих ее областях, однажды охваченных изучением, может долгое время оставаться на уровне несовершенных классификаций в ожидании дальнейшей рационализации.

И все же нельзя сказать, что классификация древних растительных сообществ и их ископаемых остатков (фитоориктоценозов) не развивалась и полностью отсутствует. Имманентные законы человеческого познания, коренящиеся в устройстве наших познавательных способностей, с достаточной принудительностью определяют общий ход развития науки. В этом плане к палеоботаникам применимо крылатое латинское выражение – *volentem ducunt fata, nolentem trahunt* (т.е. послушного рок ведет, упирающегося – тащит). Развитие науки, стремящееся свернуть с указанного магистрального пути, является болезненным, а продуктивность его, в конечном счете, – сниженной.

Приведу лишь один пример. С конца 1960-х годов в ангарской палеозойской палеоботанике в основном благодаря работам С.В. Мейена [Вахрамеев и др., 1970; Vakhrameev et al., 1978; Мейен, 1987; и др.] получило значительное развитие направление, называемое палеофитогеографией или палеофлористикой. С.В. Мейен [1987, с. 300] определяет палеофлористику как «изучение пространственно-временного распределения таксонов». «Нанося на карту ареалы таксонов, – пишет он [там же], – можно видеть сгущения линий в одних местах Земли и разрежения в других. Это означает, что таксоны образуют природные совокупности, каждая из которых занимает определенную территорию. Совокупности вложены друг в друга, образуя систему соподчинения.

Каждой совокупности отвечает территориальная флористическая единица – фитохория (фитохорион). Фитохории могут быть разного ранга. В нисходящей последовательности это царства, области, провинции, округа, районы. Они получают собственные географические названия. Список таксонов фитохории или ее участка называется флорой.

При выделении фитохорий приходится учитывать частоту встречаемости того или иного таксона. Поэтому границы между фитохориями – не линии, вдоль которых происходит полная

смена совокупности таксонов, а полосы, в которых более или менее резко сменяется частота встречаемости таксонов. Границы между фитохориями, если они проходят по суше, всегда размыты в той или иной степени».

Из этого отрывка можно видеть, как из-за ширмы хронологических понятий «природных совокупностей таксонов», «вложенных друг в друга, и образующих систему соподчинения» выступает классификация фитоориктоценозов.

В биогеографическом районировании таксоны и сообщества выступают в качестве индикаторов территорий, определяемых существовавшими или существующими причинами географического или климатического характера [Леме, 1976]. Для проведения такого районирования необходима детальная классификация как особей, так и ценозов и выяснение их экологии. Таким образом, в палеофлористике классификация древних ценозов *implicitly* строится в рамках хронологии и выражается в несвойственных ей понятиях. Это препятствует как постановке и разрешению собственных проблем классификации древних растительных сообществ, так и использованию ее результатов в других областях палеоботаники, прежде всего, в палеоэкологии растений. В результате последняя оказывается до известной степени изолированной от палеофлористических построений, так как именно классификация ископаемых остатков древних растительных сообществ (фитоориктоценозов) является необходимой основой их взаимной связи.

Все это становится вполне очевидным, если обратиться к практическим методам палеофлористики. Сразу следует отметить, что метод ареалов, о котором пишет С.В. Мейен (см. выше), как правило, не применяется. Вся процедура основывается прежде всего на анализе сходства состава конкретных фитоориктоценозов. «Повидимому, – пишет С.В. Мейен [Вахрамеев и др., 1970, с. 14–15], – один лишь анализ списка ископаемых флор с учетом систематического ранга эндемиков отдельных территорий – не единственный и, что важнее, не лучший способ палеофлористического районирования. К последнему лучше подходить дифференцированно, не определяя раз и навсегда критерии для выделения палеофлористических единиц того или иного ранга. К районированию должен быть в сущности тот же подход, что и к выделению систематических единиц среди самих растений. Раскроем это полнее. В большинстве случаев, не изучив группу растений, нельзя априорно указать, какие

признаки должны рассматриваться как видовые, родовые, семейственные и т.д. Один и тот же признак в разных группах имеет разное систематическое значение. Например, гаплохейльность устьиц может характеризовать целые порядки у голосеменных растений и не выдерживаться у одного вида некоторых покрытосеменных. Систематизируя ископаемые, мы обычно не задаемся заранее значимостью того или иного признака, а определяем ее в процессе исследования, проверяя выдержанность и взаимную корреляцию признаков на многих объектах.

Видимо, также можно поступать и при географическом анализе флор. Сначала выявляются общность и специфика отдельных местонахождений, устанавливается зависимость флористических комплексов от фациальной принадлежности пород. Потом анализ переносится на все большую территорию. На первых стадиях такой работы складывается картина мозаично-гомогенного типа. Близко расположенные местонахождения могут сильно отличаться друг от друга, но порознь быть более сходными с другими местонахождениями, лежащими на удалении. Однако с ростом охватываемой территории за этой мозаичной картиной начинают выявляться направленные тенденции. Перед нами вырисовываются изменения нескольких рангов, происходящие с большей или меньшей постепенностью. В ходе этого анализа выявляются группы растений, ведущие себя по-разному. Одни остаются приуроченными к небольшим, но широко разбросанным участкам, другие в большом количестве встречаются лишь на незначительной территории, третьи распространены исключительно широко, хотя и не всегда в большом количестве экземпляров. Иногда присутствие или отсутствие немногих, но характерных родов дает для районирования больше, чем распределение обильно представленных и широко распространенных групп. Эти характерные роды являются как бы индикаторами палеофлористических единиц. Постепенно становятся ясными общие тенденции в географическом распределении флор, а отсюда и тенденции (но не абсолютные характеристики) в изменении климатов. Затем аналогичный анализ проводится во времени.

Получив достаточно полную картину и выделив географические изменения флор различных порядков, мы устанавливаем, фитогеографические единицы и их соподчинения, называя наиболее крупные из установленных единиц царствами, более мелкие – областями, провинциями,

округами и т.д. Только после этого можно сказать, какого ранга те систематические единицы (семейства, роды или виды), которые отличают одну палеофлористическую единицу (область, провинцию и т.д.) от другой в тот или иной интервал времени. Проводя анализ во времени, мы можем выявить преемственность в развитии фитоценозов; проследить их постепенное формирование и отмирание».

Очевидно, чтобы выявить «общность и специфику отдельных местонахождений» и установить «зависимость флористических комплексов от фациальной принадлежности пород» необходима классификация фитоориктоценозов. Она представила бы все эти отношения сходства в ясной и последовательной форме, в том числе, в номенклатурном аспекте. Тогда картина «мозаично-гомогенного типа» приобрела бы определенную структурированность, а не одни расплывчатые «направленные тенденции». Выявились бы *фитоориктоценозы* (типы фитоориктоценозов) разного масштаба, соответствующие различным типам древних растительных сообществ, организованные в иерархическую систему классов сообществ (*синтаксонов*).

В «группах растений», которые рассматриваются С.В. Мейеном как «индикаторы палеофлористических единиц» трудно не узнать «диагностические виды» синтаксономистов, которые характеризуют в данном случае более или менее широко распространенные комплексы растительных макроостатков.

В то же время, едва ли возможно продуктивно обсуждать проблему диагностических видов в концептуально-терминологических рамках палеофлористики и, тем более, палеофитогеографии. Только по отношению к указанным безранговым типам фитоориктоценозов или основанным на них синсистематическим единицам (*парасинтаксонам*) осмысленно ставить вопрос об их фациальной приуроченности в плане палеогеоботанической ординации, то есть реконструкции положения исходных сообществ вдоль высотного градиента, по градиенту увлажнения и т.д.

Оперируя только с конкретными захоронениями, не обращаясь к их идеальным типам, даже в самых благоприятных условиях, когда удастся осуществить достаточно полную частную палеоботаническую реконструкцию, нет возможности определить «доверительный интервал» ее применимости к другим захоронениям. В этом случае, как уже говорилось, палеофлорис-

тика теряет связь с палеоэкологией растений (палеогеоботаникой) и сводится к. сравнительному анализу списочного состава интуитивно выделяемых комплексов растительных остатков («природных совокупностей»), приуроченных к определенной территории и отрезку геологического времени. Тогда действительно не остается ничего иного, как называть «флорой» «список таксонов фитоценоза или ее участка» (см. выше).

Если так, то базовое понятие флористики – «флора» лишается своего основного содержания. Не касаясь дискуссий о понятии «флоры» в современной флористике (обсуждение этого круга проблем см., например, в статьях сборника [Теоретические и методические проблемы..., 1987]) достаточно вспомнить классическое определение *конкретной (элементарной) флоры*, данное А.И. Толмачевым. Согласно этому определению (Толмачев, 1931; цит. по [Разумовский, 1981, с. 153]), для конкретной флоры «совокупность видов, ее слагающих, распространена на всем протяжении занимаемого флорой района, образуя лишь различные группировки и занимая отдельные части его, в зависимости от чисто местных условий каждого участка; участкам, одинаковым по условиям, должны в пределах района соответствовать одни и те же комбинации видов; иными словами, каждая данная ассоциация будет характеризоваться в нем постоянством своего флористического состава, причем правило это будет повторяться во всех встречающихся в районе ассоциациях. Таким образом, флористические различия между отдельными участками района будут представлять непосредственное продолжение данной станции».

С геоботанической точки зрения понятие конкретной (элементарной) флоры было проанализировано С.М. Разумовским [1981]. По его представлениям [там же, с. 153 и сл.], такая флора является «моноклиматической системой сукцессионно-связанных ассоциаций, связанной с определенными физико-географическими и микроклиматическими условиями обитаемой территории ботанико-географического района».

Из сказанного ясно, что «флоры» современной флористики являются не абстрактными списками растений, обитающих на определенных территориях, а исторически сложившимися ценологическими общностями, адаптированными средой. В методологическом отношении эти группировки представляют собой «атомы», основные операциональные единицы флористического районирования. Аналогичную роль играют

фитоценозы в геоботанике, различные социальные группы и классы общества – в социологии, химические элементы – в физике и химии. При этом целостность этих единиц может быть различной и в предельных случаях, например, очень слабо интегрированных ценозов (некоторые пустынные сообщества и др.) соответствующие флоры приближаются к «списочному» пониманию, свойственному и современной палеофлористике.

\* \* \*

Исходя из сказанного, одним из наиболее перспективных видится путь развития палеофлористики, основывающийся на классификации фитоориктоценозов методом Ж. Браун-Бланке. В своих планах его видел перед собой С.В. Мейен, но трагическая кончина пресекла полет его мысли. Двигаться в этом направлении выпало на долю его учеников и последователей.

Базовым понятием этого направления является «*ископаемая конкретная (элементарная) флора*» – совокупность видов ископаемых растений, приуроченная к определенной территории и интервалу геологического разреза (отрезку геологического времени) и характеризующаяся определенным набором ассоциаций ископаемых растений (*формальных ассоциаций*).

Последние устанавливаются методом Браун-Бланке и затем становятся предметом геоботанической интерпретации, включающей реконструкцию структуры исходных сообществ, их ординацию и установление вероятных динамических (в том числе, сукцессионных) связей.

Формальные ассоциации и ископаемые конкретные флоры являются картируемыми единицами, хотя площади их распространения, вероятно, в той или иной степени «размыты» и смещены относительно площадей исходных растительных группировок. Но это несовпадение все же позволяет достаточно уверенно совмещать их с детальными палинспастическими и палеогеографическими реконструкциями и, таким образом, восстанавливать физико-географический фон для ископаемых конкретных флор. Представляется, что только при подобном рассмотрении могут быть поставлены исследования реальных механизмов и путей флоро- и филоценогенеза, особенно применительно к целиком вымершей растительности.

Традиционная палеофлористика с ее абстрактными «природными совокупностями», сведенными, фактически, к списку видов ископаемых растений, позволяет наметить лишь самые

общие тенденции указанных процессов, вроде планетарной модели «фитоспрединга» С.В. Мейена [1987]. Однако сама по себе ни одна такая общая модель не дает возможности выйти на конкретные природные процессы.

\* \* \*

Задачей настоящей работы является классификация методом Ж. Браун-Бланке фитоориктоценозов из отложений перми Печорского бассейна и Приуралья. Подобных работ в палеоботанике верхнего палеозоя Ангарида до автора не проводилось.

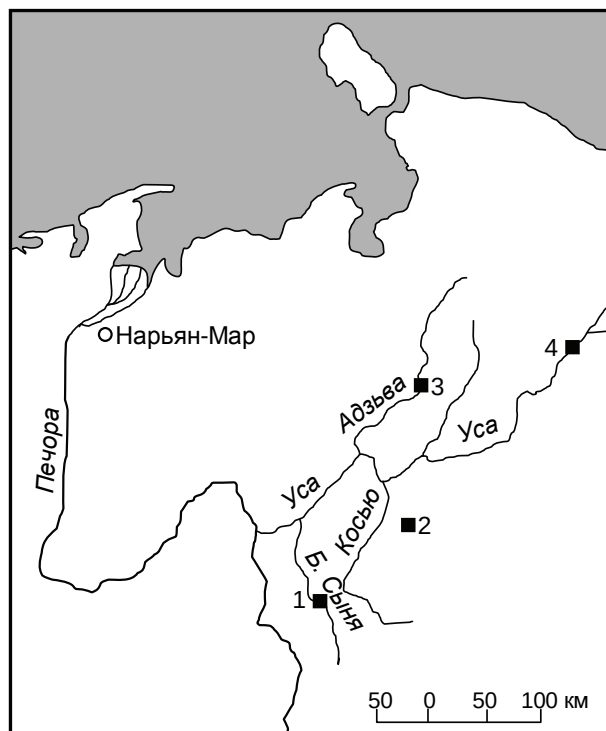
Первый вариант настоящей работы [Игнатьев И., 1991], депонированный почти три десятка лет назад в ВИНТИ, во многом устарел и давно уже стал недоступен для исследователей. Для настоящей публикации он был существенно переработан: уточнены формулировки, диагностика парасинтаксонов, расширен иллюстративный материал, учтена литература последних лет.

Поскольку, после выхода в свет первой версии настоящей работы, по «Кодексу фитоэкологической номенклатуры», депонирование перестало считаться формой действительного обнародования названий синтаксонов, возникла проблема валидации названий введенных мною в 1991 году парасинтаксонов. Настоящее издание не в последнюю очередь служит и этой цели.

## Материал

Материалом для настоящей работы послужили фитоориктоценозы из опорных разрезов перми по рр. Адзья, Большая Сыня и Воркута, а также Интинского угольного месторождения (рис. 1). Их описания были сделаны автором по результатам собственных полевых исследований 1984–1985 годов (Адзья, Б. Сыня, Воркута), а также по образцам, доставленным в разное время А.В. Боговым (Адзья, 1981 г.), Е.С. Рассказовой (Интинское месторождение, 1945 г.) и Ю.Н. Приходько (Интинское месторождение, 1960 г.). Некоторые описания были дополнены определениями видов, сделанными С.К. Пухонто по ее сборам из тех же захоронений Адзвинского разреза. Такие дополнения отмечены особо, так как аналогичные образцы в коллекциях автора отсутствуют. В то же время, сами определения не вызывают сомнений.

Адреса конкретных захоронений даны при описании соответствующих ископаемых синтак-



**Рис. 1.** Географическое положение местонахождений изученных фитоориктоценозов: 1 – разрез по р. Большая Сыня; 2 – местонахождения Интинского угольного месторождения; 3 – опорный разрез по р. Адзья; 4 – местонахождение в районе г. Воркута

сонов (парасинтаксонов). Послойное описание разреза по р. Адзья, первоначально составленное Л.Л. Хайцером, а также описание разреза по р. Воркута приведены в монографии С.К. Пухонто [1998].

Детальное описание обнажений по р. Большая Сыня, сделанное В.И. Чалышевым и уточненное в 1985 году автором, до сих пор не опубликовано. Фациальная интерпретация отложений уточнена в работе [Игнатьев Д., Игнатьев И., 2001]. По мнению авторов, В.И. Чалышев не вполне правильно рассматривал генезис флороносной толщи как дельтово-бассейновый. По заключению Д.А. Игнатьева, полностью разделяемому автором [там же, с. 179], «с формационной точки зрения, рассматриваемый район относится к т.н. “слабоугленосной молассе” [История..., 1965], которая, покрывая значительные пространства, характеризуется такими особенностями, как достаточно высокие мощности, преобладание в раз-

резе терригенных пород мелкообломочного ряда, практически повсеместное развитие непромышленной угленосности и общая ритмичность строения разрезов.

Изученные обнажения (№№ 62, 63, 64, 65 по В.И. Чалышеву; см. [Чалышев и др., 1965; Чалышев, Варюхина, 1968]) характеризуются стабильным циклическим строением аллювиального типа, которое в идеале описывается вертикальной сменой фаций от русловых к старичным, а далее озерно-болотным и/или пойменным. Однако не менее 80% изученного разреза сложено не-

полными в вышеназванном смысле ритмами с «выпадением» русловых их частей. Это свидетельствует о том, что «линия разреза» прошла через междурусловое пространство древней озерно-аллювиальной равнины».

\* \* \*

Коллекционный материал, за исключением отдельных образцов С.К. Пухонто, хранится в Геологическом институте РАН (коллекции 3030, 3090, 4735, 4736, 4742).

## Вопросы теории

История и концептуальные установки метода Ж. Браун-Бланке изложены во многих работах, теперь уже и на русском языке [Александрова, 1969; Трасс, 1976; Миркин, 1989; Миркин, Наумова, 1998, 2012, 2014, 2017; Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, Maarel, 1973; и др.].

В палеоботанике о возможности применения метода Браун-Бланке для классификации древних растительных сообществ заговорили в середине 1960-х годов [Dräger, 1964], но эти одинокие голоса не нашли сколько-нибудь широко отклика. Наиболее последовательную попытку применить метод на материале некоторых триасовых флор Австралии предпринял в конце 1970-х – начале 1980-х годов американский палеоботаник и исследователь ископаемых почв Г. Реталлак [Retallack, 1977, 1981 и др.]. Свои фитоценологические таблицы Реталлак распространял в частном порядке в форме микрофиш, прилагая их к соответствующим публикациям. Редакции печатать их отказывались из-за непонятности для «среднего читателя» и большого объема.

В СССР и в России вопросы использования метода Браун-Бланке для классификации фитоориктоценозов и основные принципы таксономии древних растительных сообществ (парасинтаксономии) были рассмотрены преимущественно в работах автора [Игнатьев И., 1992а, б, 2016]. Здесь мы остановимся лишь на некоторых важных моментах.

### **«Характерные» и «дифференцирующие» виды в парасинтаксономии**

В традиционном флористико-социологическом исследовании, связанном с именами Ж. Бра-

ун-Бланке и Р. Тюксена, проводится различие между «характерными» и «дифференцирующими» видами. «Характерными» называются виды, «относительно ограниченные местообитаниями (или участками распространения) данного фитоценоза и, следовательно, характеризующие его и являющиеся индикаторами его среды <...>. В идеале, группа характерных видов должна использоваться для характеристики любого синтаксона классификации Браун-Бланке на любом уровне от ассоциации до класса. Чтобы служить характерным видом для какой-либо ассоциации, вид должен иметь относительно узкое распространение, даже если он и не является просто приуроченным к данной ассоциации. <...> Следует отметить, что это понятие не говорит, что характерный вид необходимо должен играть важную роль в фитоценозе; диагностическое значение могут иметь и очень малозаметные виды» [Westhoff, Maarel, 1973, p. 626].

Для оценки степени приуроченности вида к определенному синтаксону (его «верности» этому синтаксону) Ж. Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964] (цит. по [Westhoff, Maarel, 1973]) разработал широко известную шкалу «верности» видов. По этой шкале «характерные» виды должны иметь степень верности 5 (т.е. быть исключительно или почти исключительно приурочены к своему фитоценозу или соответствующей единице классификации), 4 («явно предпочитать» характеризуемый тип сообществ, с заметно меньшим постоянством встречаться в других ценозах) или хотя бы 3 (т.е. преобладать в данном фитоценозе, но достаточно широко быть представленным и в других сообществах).

Роль «дифференцирующих» видов в делимитации синтаксонов не связывается, в отличие от

видов «характерных», с «верностью» определяемому фитоценозу/синтаксону – они служат для локального разграничения близких синтаксонов, будучи приурочены к одному из них. Таким образом, «дифференцирующие» виды определяют синтаксоны локальными границами своего распространения. С их помощью выделяются, как правило, синтаксоны рангом ниже ассоциации [Westhoff, Maarel, 1973, p. 628].

Нетрудно видеть, что возможность и целесообразность различения «характерных» и «дифференцирующих» видов, а также построения классификации преимущественно на основе «характерных» видов зависит от устойчивости сочетаний видов в изучаемых природных ценозах. Подразделение диагностических видов на «характерные» и «дифференцирующие» подразумевает достаточно «жесткую» связь видов в ценозах, выражающуюся в совпадении ареалов «характерных» видов с ареалом диагностируемого ими синтаксона или, возможно, незначительное перекрытие ареалами этих видов (или их части) ареала синтаксона. Это и означает в терминах «верности» видов, что «характерные» виды должны иметь верность, как правило, не ниже 4–5 баллов по шкале Браун-Бланке.

В то же время, как отмечает Б.М. Миркин [Миркин и др., 1989, с. 30], «по всей вероятности, для характерных видов верность 3 балла является наиболее распространенной, более высокие баллы верности могут иметь только диагностические виды некоторых эндемичных ассоциаций». Иными словами, сочетания видов в ценозах обычно оказываются лишь локально статистически устойчивыми. «Характерные» виды являются, как правило, лишь «локально характерными» и таким образом их отличие от «дифференцирующих» видов стирается.

Исходя из этого, в современной фитоценологии развились представления о возможности выделения ассоциаций и синтаксонов более высокого ранга исключительно на основе «дифференцирующих» видов, а также о целесообразности использования для диагностики синтаксонов единого блока диагностических видов без деления на «характерные» к «дифференцирующие». Последний подход характерен, в частности, для современной отечественной фитоценологии (см. [Миркин, 1985, 1989; Миркин, Розенберг, 1978; Миркин и др., 1986] и др.).

Понятия «характерных» и «дифференцирующих» видов могут быть легко перенесены в парасинтаксономию, достаточно отвлечься от раз-

ницы в природе классифицируемых объектов и иметь в виду лишь пространственно-временную устойчивость сочетаний видов в фитоориктоценозах. Также может быть использована и шкала «верности» видов Браун-Бланке. Как и в случае современных фитоценозов, целесообразность такого «импорта понятий» определяется эмпирически устанавливаемой «жесткостью» сочетаний видов в фитоориктоценозах при прослеживании их снизу вверх по разрезу и по площади.

Даже ограниченные наблюдения над сменами флористического состава захоронений в пространстве и времени показывают, что устойчивость сочетаний видов в фитоориктоценозах не превышает устойчивости сочетаний видов в современных растительных сообществах. Как правило, мы можем говорить здесь лишь о локально статистически устойчивой связи видов. Поэтому представляется целесообразным не использовать в парасинтаксономии деление видов на «характерные» и «дифференцирующие», а говорить лишь о диагностических видах (т.е. видах, использующихся для диагностики парасинтаксонов), в отличие от видов, которым, по тем или иным причинам, не придается синтаксономического значения.

### ***Принцип «многосторонней дифференциации» А. Юрко***

Чешский фитоценолог А. Юрко [Jurko, 1973] выдвинул в качестве принципа выделения синтаксонов так называемую «многостороннюю дифференциацию» (Multilaterale Differenziation). Согласно этому принципу, «каждый новый синтаксон, неизвестный до настоящего времени, должен быть описан только на основе конкретных фактов, без фиксации так называемых характерных признаков, и это должно быть сделано путем элементарной дифференциации от следующей сходной единицы на основе дифференцирующих видов.

Для дифференциации и характеристики нескольких синтаксонов должна быть использована комбинация всех выявленных позитивных и негативных признаков подлежащих сравнению единиц. Для многосторонней дифференциации одинаковый вес будет придан не только позитивным признакам (т.е. присутствию в индивидуальных блоках видов с необходимым минимальным постоянством), но также и негативным признакам (т.е. с максимальным представительством – 15% за пределами рассматриваемого

блока). В принципе, можно выделить любой синтаксон на основе негативных характеристик, то есть по отсутствию некоторых групп видов» [Ibid., S. 66].

Выделение синтаксонов, по мнению Юрко, является итеративной процедурой, в ходе которой постепенно путем взаимной, многосторонней дифференциации «выкристаллизовываются ядра» локально устойчивых сочетаний видов в сообществах («архетипы» сообществ). «Блоки видов, – пишет Юрко [Ibid.], – валидны только для той единицы данного ранга, для которой они установлены. Виды внутри блоков связаны друг с другом лишь свободным образом. Они могут присутствовать в других растительных сообществах в составе других блоков в другом количественном соотношении, например дифференцирующие виды субассоциации могут стать дифференцирующими видами ассоциации или единицы более высокого ранга».

В качестве диагностических Юрко рассматривает дифференцирующие и индикаторные виды. Те и другие имеют узкую эколого-фитоценотическую приуроченность, но первые характеризуются высоким (III–V), а вторые, наоборот, невысоким (I–II) постоянством.

Виды, определяющие синтаксон своим отсутствием (будем в дальнейшем называть их «внедиагностическими» – *англ.* outdiagnostic) характеризуются низкой индикаторностью. При этом они могут иметь достаточно высокое постоянство (не менее 50%) и играть заметную роль в физиономическом облике рассматриваемого сообщества, или, наоборот, встречаться в виде примесей. Как отмечает Б.М. Миркин [Миркин и др., 1989б, с 46], «Юрко ввел систему выделения синтаксонов любого ранга на основании учета присутствия и отсутствия сразу нескольких групп видов экологических, причем отсутствие группы видов имеет такое же синтаксономическое значение, как и присутствие (отсутствие, например, гликофитов усиливает индикаторную и диагностическую значимость галофитов). Один и тот же диагностический блок может многократно использоваться для выделения синтаксонов разного ранга, причем характеристические комбинации высших синтаксонов (союзов, порядков, классов) могут у границ своего ареала использоваться для выделения ассоциаций и даже субассоциаций. Система Юрко полностью снижает различия между видами характерными и видами дифференцирующими. Элементы подхода Юрко присущи работам многих исследовате-

лей, однако его отход от “ортодоксальной дихотомии” метода классификации растительности Браун-Бланке наиболее последователен».

Вопрос о правомерности и целесообразности подхода, предложенного А. Юрко, затрагивает самые основы метода Браун-Бланке и коренится в природе объектов синтаксономии. По сути дела речь идет об особенностях применения традиционного *конгрегационного анализа* к объектам, которые характеризуются лишь локально устойчивыми сочетаниями признаков («размытостью архетипов»). Юрко делает попытку изменить сам метод в его синтаксономической части, адаптировав его к природе исследуемых объектов.

Юрко, несомненно, прав, когда на основе «размытости архетипов» растительных сообществ отвергает догмат «характерных видов» и передает традиционно отводившуюся им роль видам дифференцирующим и индикаторным. Концепция характерных видов тем более искусственна, что им приписывается фиксированный синтаксономический вес, что противоречит одной из важнейших аксиом конгрегационного анализа, лежащей в основе метода Браун-Бланке, а именно, что *синтаксономический вес любого признака относителен и определяется на основе проанализированного к рассматриваемому моменту распределения признаков у изученных сообществ*.

Не вызывает возражений и положение о возможности повторного использования одних и тех же видов и их блоков для диагностики синтаксонов разного ранга. Этот подход в рамках конгрегационного анализа широко используется в идеосистематике как животных, так и растений, где он, правда, не получил особого наименования. Здесь нередко признак (или группа скоррелированных между собой признаков), характеризующие таксон высокого ранга, могут своими модусами диагностировать таксоны более одного ранга, в том числе и не подчиненные этому таксону. Например, свойственный подтипу позвоночных признак наличия позвоночного столба используется для делимитации в его пределах классов, отрядов, семейств, родов и даже видов по таким модусам как дифференциация позвоночника на области, форма позвонков и др.

Трудности возникают, на наш взгляд, лишь с введением в синтаксономию внедиагностических видов, которым при выделении синтаксона определенного ранга Юрко придает, как уже указывалось, равный таксономический вес с диагностическими видами. Здесь, на наш взгляд, Юрко



вступает в противоречие с основами конгрегационного анализа и правилами формальной логики, причем не делает достаточно радикальных выводов из своей позиции. В частности, речь здесь может идти даже об отказе от иерархической формы системы. Чтобы понять это, необходимо остановиться на некоторых теоретических аспектах метода Браун-Бланке, в частности, на понятии «естественности» флористической классификации, конгрегационном принципе ее построения и лежащем в основе иерархической системы «дихотомическом» («раздвояющем») принципе.

Ряд видных фитоценологов придерживается точки зрения, что флористическая классификация, несмотря на свои преимущества перед другими подходами, в конечном счете является искусственной. Этот взгляд ярко выразил Р.Х. Уиттекер. «Отношения иерархичности, – пишет он [Уиттекер, 1980, с. 147], – не заложены в самой природе, они определены выбором экологами подходов к классификации и путей их использования. Поскольку природе свойственна индивидуальность видов и континуум растительности, подобный способ группировки видов и выделения типов сообществ должен быть оценен как более или менее произвольный. Классификация сообществ оправдывается не теоретическими предпосылками, а ее полезностью».

На наш взгляд, гораздо ближе к истине С. Джеворнс [1881, с. 633–634], считавший, что «естественная система отличается от произвольной искусственной только по степени. Почти невозможно расположить предметы по какому-нибудь признаку без того, чтобы при этом не обнаружилось какое-нибудь соотношение между другими признаками». В качестве иллюстраций Джеворнс приводит на первый взгляд совершенно произвольное расположение английских фамилий по первым буквам алфавита. «Рассматривая всякий список английских фамилий, – пишет он [там же, с. 634], – мы не можем не заметить преобладания Evans и Jones под буквами E и J и фамилий, начинающихся на Mac, под буквой M. Преобладание так велико, что мы не можем приписать его случаю, и исследование, конечно, показало бы, что оно происходит от важных фактов национальности лиц. Оказалось бы, что Evans и Jones уэльского происхождения, а те, фамилии которых начинаются на Mac, кельтического. С национальностью более или менее строго соотносились бы многие особенности в физических свойствах, языке, в привычках и умственных качествах.

Рассматривая в подробностях некоторые из так называемых искусственных классификаций растений, нельзя не найти, что многие классы естественны по характеру. Так в классификации Турнефора, основывающейся почти исключительно на образовании венчика, мы находим естественные порядки губоцветных, крестоцветных, розовых, зонтичных, лилиевых и мотыльковых, которые составляют у него 4, 5, 6, 7, 9 и 10 классы. Многие из классов знаменитой половой системы Линнея также приближаются к естественным классам».

Еще точнее, видимо, было бы сказать, что естественная система отличается от искусственной *методом построения* и, таким образом, «естественность» классификации определяется не только природой классифицируемых объектов, но и во многом устройством наших познавательных способностей, имманентной логикой научного познания. Отсюда вытекает положение о принципиально единой природе *любой* классификации, что позволяет широко использовать для анализа проблем флористической классификации опыт рефлексии над классификационными проблемами в других областях знания, в том числе в идеосистематике животных и растений.

### ***Естественность флористической классификации***

Связь проблемы естественной классификации с теорией индукции была осознана еще во второй половине XIX столетия, что нашло отражение в основополагающих работах У. Уэвелла (Whevell), Д.С. Милля, С. Джеворнса и Х. Зигварта. Естественная классификация рассматривается в их трудах как *фундамент индукции*. «Наука может расширяться только настолько, насколько простирается способность точной классификации. Если мы не можем открыть сходств и определить их точного характера и величины, то не можем иметь того обобщенного знания, которое составляет науку; мы не можем заключать от случая к случаю», – писал С. Джеворнс [1881, с. 680].

Исследование логиками проблемы классификации и их попытки сформулировать критерии наилучшей классификации в значительной мере определялись практическими успехами систематики в различных отраслях знания и, прежде всего, тем идеалом естественной системы, который сложился в биологических науках в 19 веке. Этот идеал классификации представлялся в виде

иерархической системы, в которой признаки, диагностирующие высшую таксономическую категорию, не повторялись бы в следующих подчиненных ей, и так до самых низших единиц. Таким образом, каждый признак, использованный при построении системы, в идеальном случае должен был бы повториться минимальное число раз, а лучше всего – встретиться *лишь однажды*.

Логический критерий такой системы формулировался в разных понятиях, в зависимости от общей концепции исследователя. В. Узвелл считал наилучшей классификацией ту, которая позволяет, сделать наибольшее число общих утверждений. В.Н. Беклемишев в своей весьма ценной работе «Методология систематики» [1928] формулирует этот критерий иначе: «каждый класс должен представлять понятие, которое при наибольшем возможном объеме обладает наибольшим возможным числом признаков. <...> Только при этом условии, – замечает В.Н. Беклемишев, – сводится к минимуму повторение тождественных признаков в различных систематических единицах, подчиненных высшему роду, в диагноз которого этот признак не входит».

Установив общий принцип, логика не могла, однако, сформулировать правил построения естественной классификации, отнеся это к компетенции исследователей в конкретных науках. С. Джевонс [1881, с. 642] пишет: «Нет верного пути к открытию наилучшей системы, и даже невозможно дать правил тем, которые ищут основательного распределения. <...> Единственное логическое правило состоит в следующем: когда даны известные предметы, то нужно группировать их всячески, как только возможно, и затем смотреть, при каком способе группировки наиболее ясно выступает соотношение между свойствами».

Между тем в систематической зоологии и ботанике уже во времена С. Джевонса такие подходы были разработаны. В своей идейной основе они сводились к следующему: у классифицируемых объектов выделялись группы скоррелированных между собой признаков, свойственные большему или меньшему числу объектов. На основе этих признаков объекты разбивались на ряд классов различного объема. Пользуясь известными диаграммами Венна можно изобразить эти классы в виде системы концентрических кругов разного диаметра, символизирующих объем соответствующего класса объектов. Объектам «внутренних» кругов свойственны все признаки объектов, относящихся к более обширным клас-

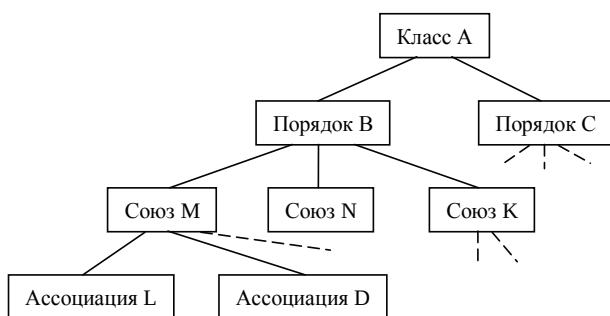
сам, и собственный («характеристический») набор признаков. Такие классы были названы Е.С. Смирновым [Smirnov, 1925] «конгрегациями», а процедура их выделения – «конгрегационным анализом».

В дальнейшем соподчиненные конгрегации организуются в иерархическую систему таксонов, причем более обширные конгрегации и их «характеристические» признаки получают более высокий таксономический ранг и вес. В подведении конгрегаций под определенные таксономические категории значительную роль играет «такт» исследователя, определяющий как относительный таксономический масштаб соответствующих конгрегаций, так и диагностику получающихся из них таксонов.

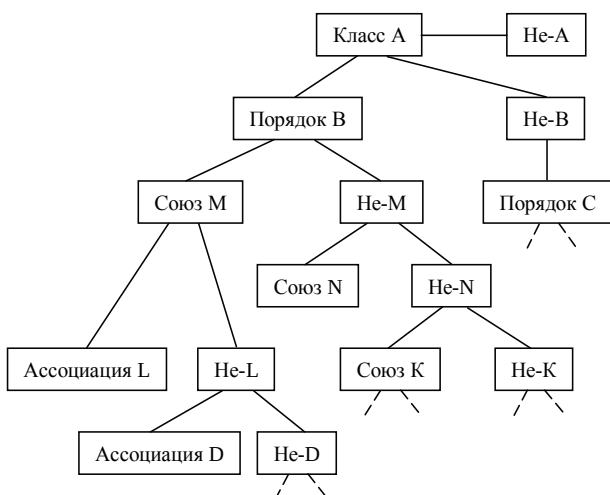
Технически конгрегационный анализ может осуществляться разными путями. В качестве примера можно взять знаменитый «универсальный метод» М. Адансона. «Я счел необходимым, – пишет Адансон (цит. по [Шаталкин, 1988, с. 5]), – оставить старое заблуждение, предрасполагавшее в пользу (искусственных) систем. <...> В этом своем намерении я исследовал все без исключения части растений от корней до зачатков <...>. Сначала я сделал полное описание каждого растительного вида, рассматривая детально каждую часть в отдельной статье. По мере того как я сталкивался с новыми видами относительно уже разобранных, я их описывал, опуская сходства и отмечая лишь различия. Из совокупности (ensemble), полученной из рассмотрения этих описаний, я почувствовал, что растения сами естественным образом разместились в классы и семейства, которые уже не могли быть ни искусственными, ни произвольными, поскольку основывались не на одной или нескольких частях, причем отсутствие части (у данного вида) как бы замещалось и уравнивалось добавлением другой части, которая, таким образом, как бы восстанавливала равновесие».

Практически Адансон поступал следующим образом. Он брал без различия все признаки растения и по признакам каждого органа строил дихотомический ключ видов. Анализируя совокупность таких ключей Адансон выделял растения, которые по большинству из них попадали в одну группу. Такие растения образовывали виды его естественной системы. Напротив, растения, несходные по большему числу признаков, образовывали категории более высокого ранга (см. [Cuvier, 1860, p. 78–80]).

В методе Браун-Бланке конгрегационный анализ выступает в более наглядной форме обра-



**Рис. 2.** Фрагмент условной классификации синтаксонов, представленный в форме диагностического ключа



**Рис. 3.** Логическая форма фрагмента классификации синтаксонов, изображенного на рис. 2. Виден «дихотомический принцип» этой формы: выделение каждого синтаксона определенного ранга противопоставляет его остальному объему следующего более высокого синтаксона, из которого в дальнейшем выделяются синтаксоны одинакового ранга (например, союзы М, N и К порядка В на этом рисунке) согласно логическому принципу соразмерности деления

ботки фитоценологических таблиц. На синтетическом этапе выделяются конгрегации (фитоценоны), а на синтаксономическом – производится их преобразование в иерархическую систему синтаксонов.

Естественная система, получаемая в результате конгрегационного анализа, вскрывает закономерности корреляции признаков объектов, не связывая с ними никакой причинно-следственной интерпретации. Конгрегационный анализ является методом построения естественной системы. Причинное истолкование корреляций признаков ведет к перерастанию естественной системы в различные формы рационального знания

классифицируемых объектов. Это перерастание, в силу естественной ограниченности человеческого интеллекта, происходит локально и, по-видимому, довольно случайно по отношению к целокупности многообразия и закономерных связей природы. Рационализированные элементы оказывают влияние на остальную часть системы и в определенной степени обуславливают ее дальнейшее расширение, оказывая направляющее влияние. Однако это ни в коей мере не обесценивает и не вытесняет конгрегационного анализа – построение естественной системы является необходимым шагом на пути к рациональному знанию.

В основе иерархической системы лежит так называемый «дихотомический принцип» (в этом смысле говорят, что такая классификация является «дихотомической» или «раздвояющей»). Это утверждение относится не к внешней форме системы, а к ее логической структуре. На рис. 2 изображен фрагмент условной системы синтаксонов.

Класс А делится на два порядка В и С, а союз М – на две ассоциации L и D. Такое двучленное деление не является «дихотомией» в логическом смысле, равно как на том же рисунке разделение порядка В на три союза – М, N и К – не является «трихотомией». В обоих случаях мы имеем единую логическую форму дихотомии. Она условно показана на рис. 3, где изображен фрагмент системы синтаксонов, показанный на рис. 2, но с логической точки зрения. Классы, порядки, союзы и другие синтаксономические категории являются здесь соподчиненными логическими классами. Каждый из них характеризуется определенным набором признаков (содержанием, свойственным всем относящимся к данному классу объектам, его «объему»). Выделение любого логического класса возможно лишь в результате определения его содержания, которое, в принципе, может включать и определенное число отрицательных признаков (см. ниже). Тем самым класс противопоставляется всем другим объектам, не обладающим совокупностью диагностирующих его признаков (например, на рис. 3 порядок В противопоставляется остальному объему класса А – «не-В», союз М порядка В – «не-М», ассоциация D – «не-D» союза М и т.д.).

В иерархической системе соподчиненных понятий выделяя какой-либо подкласс, скажем, союз М в рамках порядка В (рис. 3), мы противопоставляем его остальному объему порядка В, из которого в дальнейшем могут выделяться дру-

гие союзы на основе логического принципа соразмерного деления (см. [Челпанов, 1911]). В каждом случае такого выделения новый логический подкласс будет противопоставляться остальному объему класса. В частном случае объем класса полностью разбивается на два подкласса (порядки В и С у класса А на рис. 3). Такое разделение объема класса на характеризуемый подкласс и остальной объем, не обладающий признаками этого подкласса, называется дихотомическим делением.

Дихотомическая схема как логическая форма иерархической системы основывается на логических законах мышления, в частности, на законе исключенного третьего – А есть В, или не-В (*tertium non datur*). «Класс должен определяться неизменным присутствием известных свойств», – пишет С. Джевонс [1881, с. 673], – поэтому если мы включаем в класс особь, у которой нет одного из этих свойств, то или впадаем в логическое противоречие или составляем новый класс с новым определением, даже единственное исключение составляет новый класс, и называя его исключением, мы этим просто выражаем, что этот новый класс близко сходен с тем, от которого уклоняется в одном или нескольких пунктах».

Представление классификации в форме последовательной логической дихотомии позволяет проанализировать ее с точки зрения формальных правил логического деления и определения и тем самым избежать логических ошибок и противоречий, которые иначе трудно заметить. При этом правила логики ничего не говорят о том, как выделить и диагностировать соподчиненные классы с содержательной точки зрения, то есть архитектоники самих объектов. В биологической систематике логическое значение дихотомической формы при построении системы впервые было ясно осознано и сформулировано известным английским ботаником начала прошлого века Д. Бенхамом (Bentham), основательно занимавшимся проблемами логики.

\* \* \*

Сделав эти замечания, вернемся к концепции внедиагностических видов А. Юрко.

С логической точки зрения принцип внедиагностических видов вступает в противоречие с известным правилом определения, сформулированным еще средневековыми логиками-схоластами, которое гласит, что *definitio ne fiat per negationem* (т.е. определение не должно вестись посредством отрицаний). В классической логике

(С. Джевонс, Х. Зигварт и др.) это правило было несколько изменено и уточнено в соответствии, прежде всего, с опытом классификационной деятельности в естественных науках. «Конечно, – пишет Х. Зигварт [1908, с. 329], – при помощи того, чем понятие не является, не указывается, что оно есть. Но так как различение понятия от соподчиненных понятий часто выражается только в отсутствии признака, и дефиниция включает в себе именно эту задачу различения, то не всегда следует избегать отрицательных определений». Аналогичную точку зрения высказывал выдающийся русский логик и философ А.И. Введенский [1917, с. 287]: «*Чисто отрицательные определения* состоят из одних только отрицаний, так что они говорят лишь о том, чего нет в содержании определяемого понятия, и не говорят ни слова, какие же признаки в нем есть. <...> Разумеется, коль скоро определение вовсе не говорит о том, что есть в содержании определяемого понятия, то оно совершенно неспособно сделать ясными отдельные части этого содержания. Впрочем, сказанного не следует понимать, как это иногда думают, в том смысле, будто бы в определениях вовсе не должно быть отрицаний. *Напротив, отрицательные признаки могут входить в определение, но не иначе, как в соединении с указанием каких-либо положительных признаков, то есть признаков утверждаемых, а не отрицаемых относительно определяемого понятия*».

Однако и среди логиков конца XIX – начала XX столетия подобная точка зрения не является общепринятой. Так, в известном учебнике логики, принадлежащем перу Г.И. Челпанова [1911, с. 54], читаем: «*Определение не должно быть отрицательным, оно должно указать признаки, присущие данному понятию, а не чуждые ему*, ибо последние для нас не важны, и кроме того, их можно указать очень много <...>. Отрицательные определения не раскрывают содержание понятия, они оставляют содержание понятия *неопределенным*. Поэтому отрицательные определения не отвечают главной цели определения – раскрыть содержание определяемого понятия, сделать содержание понятия определенным.

Отрицательные определения могут быть употребляемы только тогда, когда определяемое понятие имеет отрицательный характер. Например, «чужестранец» – это человек, не принадлежащий к данной стране».

Точка зрения, защищаемая Х. Зигвартом и А.И. Введенским, представляется нам более пра-

вильной. Отрицательное определение может использоваться, но лишь наряду с положительным. В этом случае оно как бы подчеркивает особенность, самобытность определяемого понятия, заключающуюся именно в отсутствии какого-то признака (признаков). Например, в суждении «человек – млекопитающее без крыльев» отрицательное определение подчеркивает свойственную человеку особенность архетипа, совокупности присущих ему признаков, которая отличает его от некоторых других млекопитающих. Применительно к синтаксономии (парасинтаксономии) это означает, что для делимитации синтаксонов (парасинтаксонов) внедиагностические виды могут использоваться лишь наряду с диагностическими. При этом, на наш взгляд, использование внедиагностических видов в рамках иерархической системы зависит от ранга характеризованного ими синтаксона (парасинтаксона). А именно, высшие синтаксоны должны определяться преимущественно положительно, то есть диагностическими видами, вниз же по иерархической лестнице привлечение внедиагностических видов может постепенно расширяться.

Это можно аргументировать следующим образом. Положительное содержание синтаксона (парасинтаксона) определенного ранга в иерархической системе складывается из его собственного положительного содержания (совокупности его положительных определений) и положительного содержания всех вышестоящих синтаксонов (парасинтаксонов), которым он подчинен. Таким образом, чем выше ранг синтаксона (парасинтаксона), тем меньше его положительное содержание, но, соответственно, больше объем. Поскольку отрицательное определение не прибавляет ничего к положительному содержанию понятия, число отрицательных определений при делимитации синтаксона (парасинтаксона) должно в целом находиться в прямой зависимости от его положительного содержания. Увлечение противным может привести даже к вопросу об отказе от иерархической формы системы, так как положительное содержание высших синтаксонов (парасинтаксонов) вполне может оказаться не меньше, а наоборот, больше, чем у подчиненных им единиц, в том числе даже низших категорий. Их объем, следовательно, будет находиться в обратном отношении, то есть объем низших синтаксонов превышать объем высших.

\* \* \*

Отдельно следует остановиться на вопросе о синтаксономическом весе внедиагностических

видов. Из приведенного выше анализа метода построения естественной системы видно, что таксономический вес признаков является величиной относительной и определяется, с одной стороны, наличием у исследуемых объектов более или менее широко распространенных совокупностей скоррелированных между собой признаков, а с другой – числом этих групп признаков, являющимся показателем сложности объектов. «Масштаб» при определении ранга синтаксона (парасинтаксона) зависит в первую очередь от положительного содержания выделенных фитоценонов. Отсутствие определенных видов, с чем бы оно ни было связано, означает, что фитоценон имеет иную степень сложности, и при сильных отклонениях может оказаться более целесообразным реклассифицировать подобные сообщества, то есть установить для них собственную иерархию, нежели перерабатывать установленную систему с целью инкорпорировать такие «нетипичные» фитоценоны в ее рамки. Поскольку внедиагностические виды не входят в положительную характеристику синтаксонов (парасинтаксонов), их синтаксономический вес, строго говоря, равен нулю, а вовсе не весу диагностических признаков характеризованного синтаксона, как полагает А. Юрко. Синтаксономический вес отсутствию определенных видов можно условно и в относительном смысле придавать при выделении синтаксонов (парасинтаксонов) низших категорий, то есть только в тех случаях, когда классифицируемый фитоценон (фитоориктоценон) обладает значительным положительным сходством и сравнимой степенью сложности с ранее установленными, опять же на положительном основании, синтаксономическими единицами. Представляется, что это могут быть синтаксоны (парасинтаксоны) рангом не выше ассоциации, причем понимаемой достаточно «дробно». Впрочем, во всех этих вопросах большую роль играет интуиция и «такт» исследователя, чем условно принятые и затем экстраполируемые в отношении конкретных случаев синтаксономические решения.

В соответствии со сказанным, предложенный А. Юрко подход принимается в настоящей работе лишь с определенными ограничениями.

### *Модификация категории «вариант»*

Другой способ отражения сходства более простых фитоценонов (фитоориктоценонов) с синтаксонами (парасинтаксонами), организован-

ными в определенную иерархию, связан с использованием категории «вариант» в расширенном по сравнению с традиционным пониманием. По представлениям Ж. Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964, S. 124] (цит. по [Westhoff, Maarel, 1973, p. 668]), вариант характеризуется «либо резким преобладанием (strong prominence) определенных видов, которые не могут рассматриваться как дифференцирующие, либо немного уклоняющимся видовым составом». Как отмечают Ф. Вестхофф и Е. ван дер Маарель [Ibid.], «этот критерий является, однако, слишком диагностически неопределенным. Большинство фитоценологов придерживается мнения, что вариант также должен характеризоваться дифференцирующими видами. Это относится и к следующему более низкому рангу, субварианту. Дифференцирующий вариант таксон (таксоны) может являться таковым только в силу его “резкого преобладания”, то есть своего высокого совокупного значения в одном варианте по сравнению с другими, а не потому, что в одном случае очевидно присутствует, а в другом, соответственно, отсутствует. В большинстве случаев вариант различается в пределах субассоциации; но можно разделить ассоциацию непосредственно на варианты, если взаимные отличия слишком незначительны, чтобы придать им ранг субассоциации. Ниже варианта при необходимости может выделяться субвариант».

В рассматриваемом подходе предлагается использовать вариант не только как соподчиненную единицу ассоциации или субассоциации, но как безранговую единицу, характеризующуюся набором диагностических видов, что позволяет сближать ее с синтаксоном любого ранга без формального включения в него. Для таких «вариантов», чтобы отличить их от «вариантов» традиционных, следует указывать название соответствующей единицы, с которой они сближаются, например «вариант А класса В», «вариант С союза D» и т.д. При выделении таких вариантов должны приводиться таблицы их диагноза и характеристики.

### **Оценка обилия видов в фитоориктоценозах**

Для оценки обилия видов в фитоориктоценозах в настоящей работе используется следующий вариант шкалы относительного обилия:

- + – вид присутствует, но оценить его относительное обилие по тем или иным причинам невозможно;

- и** – вид представлен единичными (1–3) экземплярами;
- е** – вид представлен небольшим числом экземпляров, встречающихся единично или мелкими скоплениями (1–3 экземпляра) на отдельных образцах выборки;
- 1** – вид представлен не очень многочисленными экземплярами, встречающимися по несколько (1–5) на многих образцах выборки;
- .2** – вид представлен скоплениями до 10 и более экземпляров на отдельных образцах выборки;
- 3** – вид представлен скоплениями до 10 и более экземпляров на многих образцах выборки;
- 4** – кровля из листьев, корней или других остатков на отдельных (**.4**) или всех (**4**) образцах выборки;
- 5** – слой из листьев, корней или других растительных остатков.

Балл 5 может быть представлен в более детальном виде, в зависимости от толщины слоя (условные значения толщины взяты для единообразия из работы В.А. Красиловой [1972]):

- 5(1)** – толщина слоя 0–5 мм;
- 5(2)** – толщина слоя 5–20 мм;
- 5(3)** – толщина слоя > 20 мм.

У балла 5(3) в скобках может указываться толщина слоя в метрах.

Баллы могут использоваться по отдельности или в определенной комбинации. В последнем случае соединительным знаком служит точка. Например, балл 1.4 означает, что вид на основной массе образцов выборки представлен со средней обильностью (балл 1), но на отдельных штуках образует кровлю (балл .4). Балл е.2 показывает, что вид в основном представлен в выборке с низкой обильностью (балл е), но на отдельных образцах наблюдаются скопления до 10 и более экземпляров (балл .2).

Характеристика обилия видов в баллах шкалы позволяет представить их относительное обилие в пределах конкретной выборки. При сравнении обилия видов в разных выборках большую роль играет объем последних, количество образцов, которое является показателем репрезентативности оценки обилия. Поэтому в характеристической таблице любого выделяемого парасинтаксона для каждого конкретного фитоориктоценоза указывается количество образцов в соответствующей выборке.

Следует отметить, что разные органы растений встречаются в захоронениях с различной частотой и обильностью в зависимости от их морфологической природы. Например, в изученных нами фитоориктоценозах значения обилия для фруктификаций, как правило, не выше *e*, в то время как листья в тех же захоронениях, в том числе принадлежавшие тем же растениям, могут иметь обилие, оцениваемое баллами 3, 4 и даже 5. Встречаются они также заметно реже. Это связано, очевидно, с тем, что листьев растением продуцируется в целом значительно больше, чем фруктификаций, появляющихся, обычно, на короткое время и затем опадающих.

Это относится и к дисперсным семенам, если речь идет о растениях с малосеменными фруктификациями. Поэтому, если при оценке диагностической роли видов принимается во внимание их обилие, следует иметь в виду морфологическую природу соответствующих органов и ввести представления об относительном соответствии показателей обилия органов различной морфологической природы. Можно условно принять, что показатель обилия *e* для фруктификаций и семян малосеменных фруктификаций соответствует баллам 1 или 1.2 дисперсных листьев, хотя в оценке этого соотношения в конкретных ситуациях большую роль играет интуиция и «такт» исследователя. С этой точки зрения, остатки дисперсных семян и фруктификаций, за исключением единичных находок, следует на синтетическом этапе рассматривать в активной части парциальных синтетических таблиц.

Уделять особое внимание семенам и фруктификациям при диагностике парасинтаксонов составляет и то обстоятельство, что они более адекватно, несмотря на в целом более редкую встречаемость и невысокое обилие, отражают видовое разнообразие исходных сообществ. Сейчас известно довольно много случаев, когда различные виды ископаемых растений характеризуются достаточно мономорфной листвой и различающимися на видовом и даже на родовом уровне фруктификациями и семенами. Например, у кордаитов из пенсильванских отложений Северной Америки листья относятся к одному роду *Cordaite* Unger, тогда как семена к трем различным родам – *Cardiocarpus* Ad. Brongniart, *Mitrospermum* Arber и *Nucellangium* Andrews [Brotzman, 1974]. В частности, листья типа *Cordaite principalis* Germar имели растения с семенами *Cardiocarpus spinatus* Graham, *C. oviformis* Leisman и *Nucellangium glabrum* (Darrab) Andrews [Ibid.].

### **Некоторые основные понятия строения фитоориктоценозов**

Фитоориктоценозом мы называем совокупность растительных макроостатков в захоронении, для палиноморф в аналогичном смысле используется термин «палиноценоз». В.А. Красилов [1972, с. 70] применяет для обозначения совокупности растительных макрофоссилий в захоронении термин «тафоценоз», который представляется этимологически менее удачным, чем «фитоориктоценоз», так не содержит в себе указаний на растительную природу остатков. Термин «тафоценоз» целесообразно, по-видимому, использовать в тафономических построениях для обозначения биогенной компоненты захоронений в тех случаях, когда природа остатков (растительная или животная) не имеет значения.

Поскольку объектами парасинтаксономии являются фитоориктоценозы, описание фитоориктоценозов и парасинтаксонов нуждается в самостоятельной морфологической терминологии, прямо не связанной со структурой инициальных сообществ. В отечественной литературе такая терминология была введена В.А. Красиловым [1972]. Отдельные попытки в этом направлении делались и до появления его работы (см. [Ильинская, 1958; Радченко, 1964]). Дальнейшую детализацию терминологии захоронений и фитоориктоценозов можно найти в работах М.В. Ошурковой [1981 и др.].

Ниже при описании фитоориктоценозов используются две группы признаков – признаки содержащих их захоронений и признаки этих фитоориктоценозов как таковых.

#### **А. Признаки захоронений.**

**А1. Форма захоронения.** В.А. Красилов [1972, с. 70] выделяет следующие модусы этого признака: слои, линзы, трещины, карстовые воронки, конкреции или какие-либо сочетания перечисленных форм, например угольные пласты с угольными почками.

**А2. Характер распространения растительных остатков внутри захоронения.** Растительные остатки могут быть распространены по всему объему захоронения, в том числе пересекать имеющиеся в породе плоскости наложения. В зависимости от соотношения объемов растительных остатков и породы мы будем различать *флороносные тела* (термин В.А. Красилова), когда количество породы достаточно велико или, во всяком случае, заметно, и *слои* растительных ос-

татков (листьев, кор, древесин и т.д.), сложенные исключительно или почти исключительно растительным материалом.

Захоронения, в которых растительные остатки приурочены к одной плоскости наслоения В.А. Красилов (там же) предложил называть *кровлями* (говорят, соответственно, о листовых кровлях и т.д.). В дальнейшем мы будем говорить также о кровлях как о *захоронениях кровельного типа*.

По отношению к флороносным телам, слоям и кровлям для отражения их мощности, предложено использовать термины «тонкослойные» (толщиной 0–5 мм), «среднеслойные» (5–20 мм) и «толстослойные» (более 20 мм) захоронения [Красилов, 1972, с. 70]. Тонкослойными, в частности, всегда являются захоронения кровельного типа.

**А3. Наличие или отсутствие ориентировки в расположении растительных остатков.** При отсутствии ориентировки остатков захоронение называется *беспорядочным*. При ее наличии различают *остаточно-упорядоченные* захоронения, в которых ориентировка растительных остатков обусловлена сохранением прижизненного положения остатков, и *динамически-упорядоченные* захоронения, когда ориентировка обусловлена захоронением остатков в подвижной среде, характеризующейся определенным вектором направленности [Красилов, 1972, с. 70]. Трудность здесь заключается в том, что нередко термины «беспорядочное», «остаточно-упорядоченное» и «динамически-упорядоченное» применимы не ко всему захоронению, а лишь к какой-то его части, определенным компонентам фитоориктоценоза. Например, в перми Печорского бассейна и Приуралья часто встречаются захоронения с беспорядочным расположением основной массы остатков листьев, семян и фруктификаций кордаитов, филладодерм и каллиптерид и остаточно-упорядоченным расположением корневых частей членистостебельных *Paracalamites*, сохраняющих прижизненное положение. В то же время, значительная часть остатков *Paracalamites*, представленная фрагментами более дистальных участков стебля, располагается беспорядочно, как и основная масса остатков в том же захоронении.

При обработке описаний фитоориктоценозов методом Браун-Бланке важно уже на аналитическом этапе разобраться в составе так называемых *фитоориктоценоотических смесей*, то есть фитоориктоценозов, включающих остатки растений сообществ, занимавших существенно различные биотопы, разделенные резкими природными гра-

ницами. Классификации подлежат части фитоориктоценозов, которые, насколько это можно установить, принадлежат растениям одного или нескольких исходных сообществ достаточно узкого эколого-фитоценоотического диапазона, хотя, возможно, и занимавших разные позиции на тех или иных градиентах палеосреды. Следует иметь в виду, что очень многие, если не большинство фитоориктоценозов являются, вероятно, фитоориктоценоотическими смесями, поскольку захоронение остатков растений наземных сообществ обычно происходит в водной среде и при образовании захоронений части водных и наземных растений неизбежно смешиваются. В приведенном выше примере остатки *Paracalamites* и других членистостебельных принадлежат, по видимому, видам водных и полуводных макрофитов и должны классифицироваться отдельно от остальной массы остатков, принадлежащих растениям наземных пойменных фитоценозов.

В соответствии с этим, термины «беспорядочное», «остаточно-упорядоченное» и «динамически-упорядоченное» используются в настоящей работе в отношении классифицируемой части захоронения, прежде всего, диагностических видов парасинтаксонов.

**А4. Насыщенность захоронений растительными остатками.** При визуальной оценке концентрации растительных остатков в захоронении В.А. Красилов [1972, с. 71] предложил называть *концентрированными* захоронения, в которых «расстояние между соседними остатками не превышает (или лишь незначительно превышает) их среднюю длину». Захоронения с более дисперсным расположением остатков он назвал *разреженными* [там же]. Очевидно, слои растительных остатков являются крайним выражением концентрированности захоронения.

**А5. Приуроченность захоронения к определенным фациям.**

**В. Признаки фитоориктоценозов как таковых.**

**В1. Систематический состав, относительное обилие и доминирование видов.** Флористический состав фитоориктоценозов является ведущим признаком при их классификации методом Браун-Бланке. Об оценке относительного обилия видов говорилось выше. По числу доминирующих, то есть имеющих достаточно высокое обилие, видов традиционно различают *моно-*, *олиго-* и *полидоминантные* фитоориктоценозы, в которых доминантами являются, соответственно,



один, немногие или сразу много видов (см. [Красилов, 1972] и др.).

**В2. Размерность растительных остатков.** Для общей оценки относительной размерности органов растений в фитоориктоценозе В.А. Красилов [1972] предложил термины «изомерный» и «гетеромерный» фитоориктоценоз. В первом случае в фитоориктоценозе представлены остатки одной размерности, во втором – разной.

Гетеромерность фитоориктоценозов может быть связана с так называемой *избирательной сортировкой* (англ. preferential sorting) при переносе растительного материала к месту захоронения, например текучими водами, когда в одном захоронении могут оказаться части растений из разных фитоценозов, обладающие одинаковой плавучестью.

\* \* \*

Рассмотренные понятия далеко не исчерпывают их арсенал, разработанный палеоботаниками в нашей стране и за рубежом. Однако оставшееся менее пригодно для целей собственно парасинтаксономии, имея при этом важное значение в области тафономии и палеоэкологии наземных растений.

Так, понятия, относящиеся к детальной характеристике размерности растительных остатков и насыщенности ими захоронения, их отсортированности, характеру и степени сохранности, морфологической природе органов растений в захоронении и характеристике последних важны скорее для частных палеогеоботанических и тафономических реконструкций. При описании конкретных захоронений на соответствующие признаки следует по возможности обращать внимание. Методом Ж. Браун-Бланке выделяются, как уже отмечалось, флористические типы фитоориктоценозов (фитоориктоценоны), которые затем организуются в иерархическую систему парасинтаксонов. Главные признаки, с которыми работает палеоботаник, связаны с флористическим составом захоронений растительных остатков.

Понятия, в которых отражаются представления о синузильном составе фитоориктоценоза, то есть жизненных формах растений, органы которых представлены в захоронении [Красилов, 1972, с. 73]<sup>1</sup>, являются проекцией на фитоорик-

тоценоз соответствующих геоботанических представлений. Последние могут служить иногда весьма эффективным эвристическим средством для анализа «фитоориктоценотических смесей».

Фитоориктоценоны и парасинтаксоны, выделяемые методом Браун-Бланке, являются одной из предпосылок, лежащих в основе реконструкции исходных сообществ. Поэтому их характеристика на этапе классификации в понятиях, связанных со структурой древних растительных сообществ, являлась бы кругом в рассуждении.

Традиционное разделение фитоориктоценозов на *автохтонные*, то есть образовавшиеся непосредственно близ места произрастания исходного (материнского) сообщества, *гипоавтохтонные* (то есть испытавшие незначимый перенос) и *аллохтонные* (остатки которых перемещены на значительное расстояние), а также его более дробный вариант, разработанный И.А. Ильинской [1958] и Г.П. Радченко [1964], в котором соединяются характер сохранности остатков с представлениями о дальности их переноса и принадлежностью растениям определенного биотопа<sup>2</sup>, относится скорее к типологии тафономических обстановок, а не к фитоориктоценозам как таковым. Строго говоря, огромное большинство фитоориктоценозов является в той или иной степени аллохтонными. Однако для палеогеоботанических реконструкций важен не столько сам факт образования захоронения не *in situ*, сколько наличие в захоронениях закономерно повторяющихся сочетаний определенных видов, которые *mutatis mutandis* отражают состав материнских сообществ.

<sup>2</sup> И.А. Ильинская [1958] предложила различать *монотопные* и *политопные* фитоориктоценозы, в зависимости от того, принадлежат ли они растениям одного или нескольких биотопов. Г.П. Радченко [1964] развил и конкретизировал этот подход. Он выделял *автохтонные монотопные* фитоориктоценозы, характеризующиеся хорошей сохранностью остатков и отвечающие прибрежному фитоценозу, *плезиполитопные* (хорошей сохранности, с небольшой примесью органов растений, перенесенных из близлежащих фитоценозов), *гипсиполитопные* (с примесью худшей сохранности остатков растений возвышенностей), *аллополитопные* (смеси различной сохранности остатков, принадлежащих растениям разных ценозов) и *телеполитопные* фитоориктоценозы. Последние представляют собой сильно разреженные захоронения принесенных издалека остатков. Критику предложенных Г.П. Радченко понятий можно найти в работах С.В. Мейена [Вахрамеев и др., 1970, с. 8–11] и В.А. Красиловой [1972, с. 73].

<sup>1</sup> В.А. Красилов [1972, с. 73] предложил различать *моносинузильные* и *полисинузильные* тафоценозы (=фитоориктоценозы. – И.И.). В первых комплекс растительных остатков принадлежит одной группе жизненных форм (например, только водным растениям), а во-вторых – многим (травянистым растениям, деревьям и т.д.).

Фактор дальности переноса интересует палео-фитоценолога в первую очередь с точки зрения установления «гомогенности» состава фитоориктоценоза, то есть возможности выделить в его флористическом составе совокупность органов, принадлежавших растениям одного или нескольких сообществ достаточно узкого эколого-фитоценологического диапазона, связанных ценонами и сукцессионными связями. Интуитивно-статистический по своей природе метод Ж. Браун-Бланке [Миркин и др., 1989a] призван нивелировать влияние переноса и сортировки остатков как фактора

образования «фитоориктоценологических смесей». Наиболее «устойчивыми» оказываются сочетания органов, принадлежавших одному растению либо растениям одного или нескольких близко расположенных структурно и динамически связанных между собой древних растительных сообществ.

Наконец, использование понятий, отражающих обедненность состава фитоориктоценозов по сравнению с материнскими сообществами – «палеоценоз», «танатоценоз» и т.д. (см. [Красилов, 1972, с. 72]) – также относится к специальным задачам тафономии.

## Характеристика парасинтаксонов

### *Продромус парасинтаксонов пойменной растительности верхней перми Печорского бассейна и Приуралья*

**Класс** Callipteretea Ignatiev, cl. nov.

**Порядок** Callipteretalia Ignatiev, ord. nov.

**Союз** Callipterion adzvensis Ignatiev, all. nov.

**Ассоциация** Peltaspermo-Callipteretum adzvensis Ignatiev, ass. nov.

**Класс** Phylladodermetea Ignatiev, cl. nov.

**Порядок** Pliylladodermetalia Ignatiev, ord. nov.

**Союз** Phylladodermion Ignatiev, all. nov.

**Ассоциация** Phylladodermetum arberi Ignatiev, ass. nov.

**Класс** Cordaito-Ruflorietea Ignatiev, cl. nov.

**Порядок** Cordaito-Ruflorietalia Ignatiev, ord. nov.

**Союз** Ruflorion synensis Ignatiev, all. nov.

**Ассоциация** Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis Ignatiev, ass. nov.

**Субассоциация** C. c.-R. s. typicum Ignatiev, subass. nov.

**Субассоциация** C. c.-R. s. rhipidopsetosum ginkgoides Ignatiev, subass. nov.

**Ассоциация** Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis Ignatiev, ass. nov.

**Субассоциация** C. b.-R. s. typicum Ignatiev, subass. nov.

**Субассоциация** C. b.-R. s. ruflorietosum synensis Ignatiev, subass. nov.

**Ассоциация** Ruflorietum obovatae Ignatiev, ass. nov.

Диагностические ключи выделенных классов приведены в табл. 1–3 (д. в. – диагностические виды).

Таблица 1

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Класс Callipteretea</b><br>Д. в., как у порядка Callipteretalia                                                                                                                                                                                                                                               |
| <b>Порядок Callipteretalia</b><br>Д. в., как у союза Callipterion adzvensis                                                                                                                                                                                                                                      |
| <b>Союз Callipterion adzvensis</b><br>Д. в., как у ассоциации Peltaspermum-Callipteretum adzvensis                                                                                                                                                                                                               |
| <b>Ассоциация Peltaspermum-Callipteretum adzvensis</b><br>Д. в.: <i>Callipteris adzvensis</i> , <i>Callipteris</i> sp., <i>Comia</i> sp., <i>Comia latifolia</i> , <i>Comptosia adzvensis</i> , <i>Comptosia tchirkovae</i> , <i>Peltaspermum</i> spp., <i>Cordaicarpus</i> spp., <i>Nucicarpus triangularis</i> |

Таблица 2

|                                                                                                                                                                                                                                     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Класс Phylladodermetea</b><br>Д. в., как у порядка Phylladodermetalia                                                                                                                                                            |
| <b>Порядок Phylladodermetalia</b><br>Д. в., как у союза Phylladodermion                                                                                                                                                             |
| <b>Союз Phylladodermion</b><br>Д. в., как у ассоциации Phylladodermetum                                                                                                                                                             |
| <b>Ассоциация Phylladodermetum arberi</b><br>Д. в.: <i>Phylladoderma</i> spp. ( <i>P. arberi</i> и др. виды), <i>Cardiolepis</i> spp. ( <i>C. piniformis</i> и др. виды), <i>Nucicarpus</i> spp. ( <i>N. piniformis</i> и др. виды) |

Таблица 3

|                                                                                                                                                                                                                                                                 |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |                                                                                                                               |                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Класс Cordaito-Ruflorietea</b><br>Д. в., как у порядка Cordaito-Ruflorietalia                                                                                                                                                                                |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |                                                                                                                               |                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| <b>Порядок Cordaito-Ruflorietalia</b><br>Д. в., как у союза Ruflorion synensis                                                                                                                                                                                  |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |                                                                                                                               |                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| <b>Союз Ruflorion synensis</b><br>Д. в.: <i>Cordaitea</i> sp. печорского облика, <i>Cordaitea candalepensis</i> , <i>Cordaitea clericii</i> , <i>Bardocarpus superus</i> , <i>Zamipteris elongata</i> , <i>Samaropsis erunakovensis</i> , <i>Permothea</i> spp. |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |                                                                                                                               |                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| <b>Акк. Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis</b><br>Д. в.: <i>Suchoviella synensis</i> , <i>Samaropsis synensis</i> , <i>Pechorostrobus bogovii</i>                                                                                                      |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | <b>Акк. Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis</b><br>Д. в.: <i>Rufloria sylovaensis</i>                                     |                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| <b>Акк. Ruflorietum obovatae</b><br>Д. в.: <i>Rufloria obovata</i> , <i>Rufloria</i> sp. воркутского облика, <i>Cordaitea</i> sp., сходный с <i>C. clericii</i> , <i>Wattia rara</i> , <i>W. sejedaensis</i>                                                    |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |                                                                                                                               |                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| <b>Субасс. С. с.-R. s. typicum</b><br>Д. в.: <i>Danaeites petschoricus</i> , <i>Pecopteris helenaeana</i> , <i>Wattia talbeica</i> , <i>W. erjagensis</i> , <i>Wattia</i> sp.                                                                                   | <b>Субасс. С. с.-R. s. rhipidopsosum ginkgoides</b><br>Д. в.: <i>Pecopteris synica</i> , <i>P. varsanofievae</i> , <i>P. compta</i> , <i>P. micropinnata</i> , <i>Samaropsis</i> ex gr. <i>subelegans</i> , <i>S. ex gr. elegans</i> , <i>Glottophyllum synense</i> , <i>Samaropsis</i> ex gr. <i>oblongata</i> , <i>Rhipidopsis ginkgoides</i> , <i>Rossovites linguaeifolius</i> , <i>R. petschorensis</i> , <i>Acophyllum woeltzii</i> , <i>Sylvella</i> sp. | <b>Субасс. С. б.-R. s. typicum</b><br>Д. в.: <i>Danaeites petschoricus</i> , <i>Pecopteris helenaeana</i> , <i>Wattia</i> sp. | <b>Субасс. С. б.-R. s. ruflorietosum synensis</b><br>Д. в.: <i>Cordaitea candalepensis</i> , <i>Rufloria synensis</i> , <i>Suchoviella synensis</i> , <i>Samaropsis synensis</i> , <i>Pecopteris synica</i> , <i>Samaropsis</i> ex gr. <i>subelegans</i> , <i>Glottophyllum synense</i> |

**Описание парасинтаксонов****Класс Callipteretea Ignatiev, cl. nov.**

Класс Rhachiphyllitea Ignatiev, 1991, с. 45–46 (MS)

**Порядок Callipteretalia Ignatiev, ord. nov.**

Порядок Rhachiphyllitalia Ignatiev, 1991, с. 45–46 (MS)

**Союз Callipterion adzvensis Ignatiev, all. nov.**

Союз Rhachiphyllion adzvensis Ignatiev, 1991, с. 45–46 (MS)

Фитоориктоценозы, сложенные преимущественно остатками листьев калиптерид. Приурочены к пойменным фациям отложений верхней перми Печорского бассейна и Приуралья. Диагностические виды класса, порядка и союза, как у ассоциации Peltaspermum-Callipteretum adzvensis (см. ниже).

**Ассоциация Peltaspermum-Callipteretum adzvensis Ignatiev, ass. nov.**

Табл. 4, 5

**Номенклатурный тип** – описание 47 в табл. 5.

**Название ассоциации** образовано от рода *Peltaspermum* Harris и вида *Callipteris adzvensis* Zalesky.

**Диагностические виды** – *Callipteris adzvensis*, *Callipteris* sp., *Comia latifolia* Tschalyshev, *Comia* sp., *Compsopteris adzvensis* Zalesky, *Compsopteris tchirkovae* Zalesky, *Peltaspermum* spp., *Cordaicarpus* spp., *Nucicarpus triangularis* Dombrovskaya.

**Описание.** К описываемой ассоциации отнесены гетеромерные фитоориктоценозы дисперсных органов калиптерид (листьев, семян, фруктификаций), в которых наиболее часто встречающимся и нередко доминирующим компонентом являются фрагменты ваий *Callipteris adzvensis*. Содоминантами из листовых остатков иногда выступают *Comia latifolia* и *Compsopteris adzvensis*. Виды, характеризующие парасинтаксоны классов Cordaito-Ruflorietea и Phylladodermetea встречаются единично и с невысоким обилием (табл. 5).

Фитоориктоценозы приурочены к различным пойменным субфациям от прирусловых песчаников до тонкослоистых алевролитов и аргиллитов, представляющих наносы центральных и притеррасных участков поймы.

Захоронения, к которым приурочены фитоориктоценозы. Peltaspermum-Callipteretum adzvensis обычно представляют собой флороносные слои или линзы. Реже встречаются захоронения

кровельного типа. Таким образом, захоронения в большинстве случаев средне- и толстослойные.

Расположение растительных остатков, как правило, беспорядочное. Сортировка слабая или отсутствует вовсе. По насыщенности растительными остатками захоронения концентрированные либо более или менее рассеянные.

**Таблица 4**

Таблица диагноза ассоциации Peltaspermum-Callipteretum adzvensis порядка Callipteretalia (союз Callipterion adzvensis)

| Ассоциация Peltaspermum-Callipteretum adzvensis                                             |                    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|
| <b>Число описаний</b>                                                                       | 10                 |
| <b>Разрезы</b>                                                                              | Адзья<br>Б. Сыня   |
| <b>Д. в. асс. Peltaspermum-Callipteretum adzvensis</b>                                      |                    |
| <i>Comia</i> sp.                                                                            | I                  |
| <i>Callipteris</i> sp.                                                                      | I                  |
| <i>Callipteris adzvensis</i>                                                                | V <sup>u-1.2</sup> |
| <i>Comia latifolia</i>                                                                      | I                  |
| <i>Compsopteris adzvensis</i>                                                               | I                  |
| <i>Compsopteris tchirkovae</i>                                                              | I                  |
| <i>Peltaspermum</i> spp.                                                                    | II                 |
| <i>Cordaicarpus</i> spp.                                                                    | I                  |
| <i>Nucicarpus triangularis</i>                                                              | I                  |
| <b>Д. в. союза Ruflorion synensis</b>                                                       |                    |
| <i>Cordaites</i> sp. печорского облика                                                      | I                  |
| <i>Cordaites candalepensis</i>                                                              | I                  |
| <i>Cordaites clercii</i>                                                                    | I                  |
| <i>Permotheca</i> sp.                                                                       | I                  |
| <b>Д. в. субасс. Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis rhipidopsetosum ginkgoides</b> |                    |
| <i>Pecopteris synica</i>                                                                    | I                  |
| <i>Pecopteris micropinnata</i>                                                              | I                  |
| <b>Д. в. союза Phylladodermion</b>                                                          |                    |
| <i>Nucicarpus</i> sp.                                                                       | I                  |
| <b>Прочие виды</b>                                                                          |                    |
| <i>Lepeophyllum</i> sp.                                                                     | I                  |
| <i>Crassinervia</i> sp. ?                                                                   | I                  |
| <i>Pursongia</i> sp. ?                                                                      | I                  |
| <i>Pecopteris dissimilars</i>                                                               | I                  |
| <i>Slivkovia</i> sp.                                                                        | I                  |
| <i>Samaropsis</i> sp. (co <i>Slivkovia</i> )                                                | I                  |
| <i>Syniopteris</i> sp. ?                                                                    | I                  |

Таблица 5

Ассоциация *Peltaspermo-Callipteretum adzvensis*

| Номер описания                                        | 80 | 48 | 42 | 49 | 51 | 50 | 47* | 44 | 45  | 40  |                    |
|-------------------------------------------------------|----|----|----|----|----|----|-----|----|-----|-----|--------------------|
| Количество образцов                                   | -  | 2  | 8  | 4  | 4  | 5  | 26  | 23 | 35  | 188 | Постоянство        |
| Число видов                                           | 3  | 1  | 3  | 2  | 3  | 1  | 5   | 5  | 5   | 11  |                    |
| Д. в. асс. <i>Peltaspermo-Callipteretum adzvensis</i> |    |    |    |    |    |    |     |    |     |     |                    |
| <i>Comia</i> sp.                                      |    |    |    |    |    |    |     |    |     | u   | I                  |
| <i>Callipteris</i> sp.                                | +  |    |    |    |    |    |     |    |     |     | I                  |
| <i>Callipteris adzvensis</i>                          |    | u  | e  | +  | +  | 1  | 1   | 1  | 1.2 | e   | V <sup>u-1.2</sup> |
| <i>Comia latifolia</i>                                |    |    |    |    | +  |    | 1   |    |     |     | I                  |
| <i>Compsopteris adzvensis</i>                         | +  |    |    |    |    |    |     |    |     |     | I                  |
| <i>Compsopteris tchirkovae</i>                        | +  |    | e  |    |    |    |     |    |     |     | I                  |
| <i>Peltaspermum</i> spp.                              |    |    | u  |    |    |    | u   |    | u   |     | II                 |
| <i>Cordaicarpus</i> spp.                              |    |    |    |    |    |    |     | u  |     |     | I                  |
| <i>Nucicarpus triangularis</i>                        |    |    |    |    | +  |    | u   |    |     |     | I                  |

Кроме того, единично встречены: *Lepeophyllum* sp. (40), *Crassinervia* sp. ? (40), *Cordaites* sp. печорского облика (49), *Cordaites candalepensis* (45, 40), *Cordaites clericii* (45 ?, 40), *Permotheca* sp. (40), *Pecopteris synica* (47), *Pecopteris micropinnata* (45), *Pursongia* sp. ? (40), *Nucicarpus* sp. (42), *Pecopteris dissimilaris* (44), *Slivkovia*.sp. (40), *Samaropsis* sp. (co *Slivkovia*) (40), *Syniopteris* ? (40).

\* – номенклатурный тип ассоциации

**Синтаксономические замечания.** Выделенные монотипные класс, порядок и союз основываются на ассоциации *Peltaspermo-Callipteretum adzvensis*. Основным аргументом в пользу установления формальным путем этой иерархии является своеобразие состава ассоциации по сравнению с парасинтаксонами классов *Cordaito-Ruflorietea* и *Phylladodermetea*, распространенных в тех же отложениях.

Наиболее представительный материал для сравнения дает синсистематика кордаитовых фитоориктоценозов класса *Cordaito-Ruflorietea*, где диагностическими видами охарактеризованы парасинтаксоны рангом от союза до ассоциации и, таким образом, задан «масштаб» для выделения парасинтаксонов определенного ранга, который условно можно распространить на другие фитоориктоценозы. Применяя этот масштаб для оценки своеобразия фитоориктоценозов каллиптерид, представляется, что различие между ними и фитоориктоценозами класса *Cordaito-Ruflorietea* таковы, что в иерархической системе должны быть отражены рангом класса. Не менее резко отличаются каллиптеридные фитоориктоценозы от фитоориктоценозов класса *Phylladodermetea* (табл. 6, 7).

Диагностические виды ассоциации *Peltaspermo-Callipteretum adzvensis*, единично и, как

правило, с невысоким обилием встречаются в фитоориктоценозах, относимых к ассоциациям класса *Cordaito-Ruflorietea* (см. ниже).

Судя по имеющимся данным, фитоориктоценозы остатков каллиптерид распространены в отложениях верхней перми на большей части территории современного Печорского угольного бассейна и Приуралья, а также Кузбасса и ряда других районов Ангарида. При этом их обычным компонентом являются разные виды рода ангарских *Callipteris*. Что также свидетельствует в пользу самостоятельности выделенных класса, порядка и союза и основанием для образования их названий от рода *Callipteris* и вида *C. adzvensis*.

Следует отметить, что разработке более детальной синсистематики каллиптеридных сообществ препятствует слабая изученность ангарских каллиптерид, проявляющаяся, в частности, в ярко выраженном регионализме их систематики. Очень близкие, если не тождественные формы, в разных районах Ангарида нередко определяются исследователями по-разному, в зависимости от принятой региональной традиции, или описываются как новые виды без оглядки на ранее выделенные в других регионах таксоны. Таксономический анализ оказывается, таким образом, неизбежным спутником работы палеоботаника-синсистематика.

Таблица 6

Таблица диагноза ассоциации *Phylladodermetum arberi* порядка *Phylladodermetalia* (союз *Phylladodermion*)

| Ассоциация                                                 | <i>Phylladodermetum arberi</i> |
|------------------------------------------------------------|--------------------------------|
| Число описаний                                             | 12                             |
| Разрезы                                                    | Адзъва<br>Б. Сыня              |
| <b>Д. в. асс. <i>Phylladodermetum arberi</i></b>           |                                |
| <i>Phylladoderma</i> spp. ( <i>P. arberi</i> и др. виды)   | V <sup>5</sup>                 |
| <i>Cardiolepis</i> spp. ( <i>C. piniformis</i> и др. виды) | III                            |
| <i>Nucicarpus</i> spp. ( <i>N. piniformis</i> и др. виды)  | III                            |

#### Адреса местонахождений (табл. 5):

44 – Печорское Приуралье, р. Большая Сыня (лев. приток р. Уса – рис. 1, 1), правый берег в 4 км выше устья р. Красный Камень, обнажение 64, слой 7, основание слоя; печорская серия, аналог тальбейской свиты; верхняя пермь, предположительно казанский ярус; коллекция 4742, образцы 740–763;

50 – там же, слой 37, из прослая мощностью около 0,1 м в верхней части слоя; коллекция 4742, образцы 959–960, 967–968, 972;

47 – там же, слой 66; коллекция 4742, образцы 923–948а;

51 – там же, слой 67; коллекция 4742, образцы 970–971, 1211–1212;

40 – там же, слой 123, в верхней части слоя; коллекция 4742, образцы 983–1171;

49 – там же, слой 131, в верхней части слоя; коллекция 4742, образцы 1269–1272;

45 – там же, из прослая мощностью около 0,2 м в 0,2 м ниже кровли слоя 131; коллекция 4742, образцы 764–894а, 951–954;

48 – Печорский бассейн, р. Адзъва (правый приток р. Уса – рис. 1, 3), левый берег в 90 км выше устья, обнажение Ч-34, слой 01; печорская серия, тальбейская свита; верхняя пермь, предположительно казанский ярус; коллекция 4735, образцы 388–389;

42 – там же, обнажение Ч-4, ниже подошвы слоя 15; коллекция 4735, образцы 381–387;

80 – там же, обнажение Ч-32, слой 247; описание составлено по определениям С.К. Пухонто (1984 г.).

Нумерация обнажений и слоев в разрезе по р. Б. Сыня дана по В.И. Чалышеву [Чалышев и др., 1965; Чалышев, Варюхина, 1968], причем нумерация слоев взята из его неопубликованного полевого описания.

Нумерация обнажений разреза по р. Адзъве является стандартной и принадлежит А.А. Чернову [1932] (см. также [Чалышев и др., 1965; Чалышев, Варюхина, 1968; Муравьев, 1972] и др.). Для привязки по слоям здесь использовалось неопубликованное полевое описание Л.Л. Хайцера (1957 г.) и в одном случае (местонахождение 48) также неопубликованное полевое описание С.К. Пухонто (1984 г.). Возраст отложений обсуждается в цитированных работах В.И. Чалышева с соавторами и И.С. Муравьева.

#### Класс *Phylladodermetea* Ignatiev, cl. nov.

#### Порядок *Phylladodermetalia* Ignatiev, ord. nov.

#### Союз *Phylladodermion* Ignatiev, all. nov.

Фитоориктоценозы, в которых основную массу остатков составляют листья *Phylladoderma* Zalesky и, в значительно меньшем количестве, другие органы тех же растений (древесина, фруктификации, семена). Диагностические виды класса, порядка и союза, как у ассоциации *Phylladodermetum arberi* (см. ниже).

#### Ассоциация *Phylladodermetum arberi* Ignatiev, ass. nov.

Табл. 6, 7

**Номенклатурный тип** – описание 58 в табл. 7.

**Название ассоциации** образовано от типового вида рода *Phylladoderma* – *P. arberi* Zalesky.

**Диагностические виды** – *Phylladoderma* spp. (*P. arberi* и др.), *Cardiolepis* spp. (*C. piniformis* Neuburg и др.); *Nucicarpus* spp. (*N. piniformis* Neuburg и др.).

**Описание.** К описываемой ассоциации отнесены гетеромерные фитоориктоценозы, основную массу которых составляют листья *Phylladoderma*. Соответствующие захоронения представляют собой более или менее мощные слои, реже листовые кровли, то есть являются концентрированными и в большинстве случаев средне- и толстослойными.

По характеру ориентировки основной массы остатков захоронения *Phylladodermetum arberi* беспорядочные. В то же время расположение некоторых элементов (остатков корневых систем, например) может носить остаточно-упорядоченный характер. Динамически упорядоченные захоронения не характерны. Захоронения образовывались в условиях заболоченных участков речных пойм.

Таблица 7

Ассоциация *Phylladodermetum arberi*

| Номер описания                                                | 81   | 82   | 58*  | 60   | 61   | 57   | 63   | 67   | 64   | 65   | 66   | 62   | Посто-<br>янство |
|---------------------------------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------------------|
| Количество образцов                                           | 2    | -    | 1    | 1    | 1    | 2    | 1    | 4    | 1    | 4    | 12   | 3    |                  |
| Число видов                                                   | 1    | 1    | 1    | 1    | 1    | 1    | 1    | 3    | 3    | 3    | 3    | 3    |                  |
| <b>Д. в. асс. <i>Phylladodermetum arberi</i></b>              |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |                  |
| <i>Phylladoderma</i> spp.<br>( <i>P. arberi</i> и др. виды)   | 5(3) | 5(3) | 5(3) | 5(2) | 5(3) | 5(3) | 5(2) | 5(3) | 5(3) | 5(3) | 5(3) | 5(3) | V                |
| <i>Cardiolepis</i> spp.<br>( <i>C. piniformis</i> и др. виды) |      |      |      |      |      |      |      | +    | +    | e    | e    | e    | III              |
| <i>Nucicarpus</i> spp.<br>( <i>N. piniformis</i> и др. виды)  |      |      |      |      |      |      |      | +    | +    | +    | +    | +    | III              |

\* – номенклатурный тип ассоциации

**Синтаксономические замечания.** Своеобразие описываемой ассоциации (табл. 6, 7) позволяет установить формально иерархию монотипных парасинтаксонов до класса включительно, если ориентироваться на «масштаб», принятый для класса Cordaito-Rufloietea (см. ниже). Однако внутреннее единство ассоциации носит в большой степени условный характер.

Ареал ассоциации, по всей видимости, не выходит за пределы территорий современного Печорского угольного бассейна и Приуралья и, возможно, Тимано-Печорской провинции. В то же время, ареал рода *Phylladoderma* и других родов, установленных для дисперсных органов тех же растений (семена типа *Nucicarpus*, синангии типа *Permothesa* и др.) значительно шире и охватывает также Среднее Приуралье и восточные районы Русской платформы [Vakhrameev et al., 1976; Meyen, 1982; Мейен, 1987].

Достоверные находки *Phylladoderma* известны в Приморье и Казахстане [Meyen, 1982]. Остатки, возможно относящиеся к этому роду, указывались с территории Афганистана [Мейен, 1981, фиг. XI; Meyen, 1982, p. 75] и Восточного Китая (листья *Yuania striata* Sze [Meyen, 1982, p. 75]). Следует, однако, отметить, что во всех этих регионах фитоориктоценозы, в которых встречаются листья типа *Phylladoderma*, имеют иной, по сравнению с относящимися к ассоциации *Phylladodermetum arberi*, состав. Их парасинтаксономия является делом будущего, но несомненно, что, скорее всего, они войдут в состав других классов, порядков и союзов, нежели печорские.

Систематика рода *Phylladoderma* разработана крайне неравномерно. Наиболее детально изуче-

ны к настоящему времени казанские и особенно верхнетатарские филладодермы Русской платформы и Приуралья [Мейен, Гоманьков, 1971; Гоманьков, Мейен, 1986; Мейен, 1977; Meyen, 1981]. Их систематика строится в значительной мере на признаках эпидермального строения. Выделены два подрода – *Phylladoderma* (*Phylladoderma*) S. Meyen и *Phylladoderma* (*Aequistomia*) S. Meyen. В то же время в Печорском бассейне и Приуралье до последнего времени формально был установлен лишь один вид – *P. arberi* Zalesky [Залесский, 1914]; более детально эпидермальное строение этих листьев было изучено С.В. Мейеном (см. [Мейен, Гоманьков, 1971]). Два новых вида (*P. chalyshchevii* Fefilova et Smoller и *P. prima* Fefilova et Smoller), один вид в открытой номенклатуре (*Aequistomia* sp. 1) и *A. aequialis* S. Meyen были описаны Л.А. Фефиловой и Г.Г. Смоллер [Молин и др., 1983, с. 55–58, табл. XV–XIX]. Новые виды и *A. sp. 1* установлены по признакам эпидермального строения. Проследить распространение этих видов в разрезе и по площади, а также закономерности их сонахождения друг с другом и другими видами ассоциации *Phylladodermetum arberi* является задачей на будущее. До тех пор оценить их синтаксономическое значение невозможно. Из имеющихся на настоящий момент данных можно лишь сделать вывод о том, что в перми Печорского бассейна и Приуралья филладодермы представлены обоими подродами *P. (Phylladoderma)* и *P. (Aequistomia)*, и их видовое разнообразие выходит далеко за рамки *P. arberi*.

Можно также констатировать, что было сделано еще С.В. Мейеном, что в Печорском бассейне самые древние и самые молодые филладо-

дермы представлены видами подрода *Aequistomia* (см. ниже).

Дисперсные семена филладодерм в настоящее время относятся к трем описанным и нескольким неописанным видам, в том числе *Nucicarpus piniformis* Neuburg (типовой [Нейбург, 1965]; см. также [Мейен, 1977; Meyen, 1981]), *N. oviformis* Dombrovskaya и *N. triangularis* Dombrovskaya [Домбровская, 1976] (см. также [Игнатьев И., 1987]), соотношения между которыми, а также с видами по листьям недостаточно ясны. Семена *N. piniformis* из типового и близких местонахождений связываются с листьями *P. arberi* [Мейен, 1977], но это предположение нуждается в дальнейшем подтверждении. Часть печорских *Nucicarpus*, несомненно, принадлежала каллиптеридам.

Женские фруктификации филладодерм – семеновые капсулы типа *Cardiolepis* – формально описаны в рамках единственного вида (типового) – *C. piniformis* Neuburg [Нейбург, 1965] (их современную морфологическую интерпретацию см. в [Мейен, 1987, 1992]), который опять же связывается с листьями *P. arberi* [Мейен, 1977]. Разнообразие этих нередко встречающихся в отложениях верхней перми Печорского бассейна и Приуралья фруктификаций не изучалось, но вполне вероятно, что их строение отличалось в деталях у разных видов филладодерм и среди них можно выделить несколько видов.

В перми Печорского бассейна и Приуралья филладодермы подрода *Aequistomia* (разные виды) характерны для самой нижней (нижняя часть сейдинской свиты и верхи интинской свиты) и самой верхней (верхи тальбейской свиты) части разреза. В остальной его части распространены преимущественно филладодермы, относящиеся к подроду *Phylladoderma* (С.В. Мейен, устное сообщение; оно подтверждается пока немногими имеющимися данными автора и отчасти цитированными выше результатами Л.А. Фефиловой и Г.Г. Смоллер). Эти представления нуждаются в дальнейшем уточнении, однако уже на их основании можно предположить в будущем по крайней мере трехчленное разделение в настоящее время условно принимаемой за единую ассоциацию *Phylladodermetum arberi*. Учитывая это, образовано и название ассоциации, которое должно остаться за той ее частью, которая распространена в одном интервале с *P. arberi*.

Видовой состав *Phylladodermetum arberi* в принципе более разнообразен, чем это можно заключить из табл. 6 и 7, хотя соответствующие остатки в большинстве своем принадлежат раз-

личным органам филладодерм. Выборочно проведенная автором мацерация кусков филладодермового угля и полевые наблюдения показывают, что помимо листьев, семян и фруктификаций, перечисленных в таблицах, в угольных пластах («филладодермовых углях») встречаются многочисленные куски обугленной древесины и корневых систем, древесных растений, вероятно, тех же филладодермовых растений, остатки листостебельных мхов и др.

Уточнение видового разнообразия фитооритоценозов, включенных в *Phylladodermetum arberi*, и уточнение синтаксономического значения отдельных видов должны стать предметом будущих исследований. В рамках охарактеризованного в «Описании» типа захоронения ассоциации *Phylladodermetum arberi* достаточно разнообразны. С одной стороны, это слоенки мощностью до 60 см и более, сложенные почти нацело листьями *Phylladoderma*, ассоциирующие с аллювиально-болотными почвами, а с другой – сложного строения угольные пласты, ископаемые торфяники мощностью до 14–25 м (в качестве примера можно указать угольные пласты Адзвинский и Роговской соответственно на Средне-Адзвинском и Верхне-Роговском месторождениях Печорского угольного бассейна; см. [Хайцер, Шуреков, 1965; Гаврилин, 1965]).

Это разнообразие указывает, очевидно, на различия соответствующих биотопов и обитавших на них сообществ, что также может рассматриваться как свидетельство в пользу потенциальной гетерогенности ассоциации *Phylladodermetum arberi*. Исходя из этого, описания, положенные в основу ассоциации, не касаются вышеуказанных мощных ископаемых торфяников. Последние относятся к *Phylladodermetum arberi* «дедуктивно», с определенной долей условности.

#### Адреса местонахождений (табл. 7):

65 – Печорское Приуралье, р. Большая Сыня (левый приток р. Уса – рис. 1, 1), правый берег в 4,5 км выше устья р. Красный Камень, обнажение 62, слой 13; печорская серия, аналоги тальбейской свиты; верхняя пермь, предположительно казанский ярус; коллекция 4742, образцы 699–702;

64 – то же обнажение, слой 19, кровля слоя; коллекция 4742, образец 698;

67 – то же обнажение, слой 22; коллекция 4742, образцы 694–697;

57 – там же, в 4,3 км выше устья р. Красный Камень, обнажение 63, слой 11; коллекция 4742, образцы 1726–1727;



66 – там же, в 4 км выше устья р. Красный Камень, обнажение 64, слой 14; казанский ярус или нижнетатарский подъярус; коллекция 4742, образцы 728–739;

62 – то же обнажение, слой 83, нижний углестый прослой; коллекция 4742, образцы 956–958;

63 – там же, верхний углестый прослой; коллекция 4742, образец 955;

81 – Печорский бассейн, р. Адзъва (правый приток р. Уса – рис. 1, 3), правый берег в 90 км выше устья, обнажение Ч-40, слой 19; печорская серия, сейдинская свита; пермь, уфимский или казанский ярус; образцы СЧ-40-2, СЧ-40-2п к коллекции 4735;

60 – там же, левый берег, обнажение Ч-34, в 0,5–0,6 м ниже подошвы слоя 34; верхняя пермь, предположительно казанский ярус; коллекция 4735, образец 411;

61 – там же, обнажение Ч-4, углестый прослой в кровле интервала слоев 32–34; коллекция 4735, образец 407;

58 – там же, правый берег, обнажение Ч-32, слой 153; коллекция 4735, образец 670;

82 – там же, обнажение Ч-29, слой 74; верхняя пермь, низы верхнетатарского подъяруса или верхи нижнетатарского подъяруса; описание составлено по данным С.К. Пухонто.

Нумерация слоев и обнажений как в описаниях ассоциации *Peltaspermo-Callipteretum adzvensis* (см. выше).

### Класс *Cordaito-Ruflorietea* Ignatiev, cl. nov.

#### Порядок *Cordaito-Ruflorietalia* Ignatiev, ord. nov.

Лесные сообщества с доминированием кордаитовых растений. В фитоориктоценозах преобладают остатки различных органов ангарских кордаитовых растений, прежде всего, дисперсные листья типа *Cordaites* Unger и *Rufloria* S. Meyen. Диагностические виды класса и порядка, как у союза *Ruflorion synensis* (табл. 8).

### Союз *Ruflorion synensis* Ignatiev, all. nov.

Табл. 8

**Номенклатурный тип** – ассоциация *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis* Ignatiev, ass. nov. (см. ниже).

**Название союза** образовано от вида *Rufloria synensis* (Zalessky) S. Meyen.

**Диагностические виды** – *Cordaites* sp. печорского облика, *Cordaites candalepensis* (Zalessky) S. Meyen, *Rufloria synensis*, *Cordaites cler-*

*cii* Zalessky, *Bardocarpus superus* Neuburg, *Zamiopteris elongata* (Zalessky) Neuburg, *Cordaites brevis* (Neuburg) S. Meyen, *Samaropsis erunakovensis* Radczenko, *Permotheca* spp.

**Синтаксономические замечания.** Синтаксономия описываемого класса является наиболее разработанной: кроме формально выделенных монотипных порядка и класса включает охарактеризованные диагностическими видами парасинтаксоны рангом от субассоциации до союза.

Анализ установленных в Центральной Европе классов современной растительности показал, что класс – это преимущественно эколого-физиономическая единица, историческим прототипом которой являются формации А. Гризебаха [Миркин, 1989]. Сам Гризебах употреблял для обозначения закономерно повторяющихся растительных группировок, характеризующихся определенным физиономическим обликом (например, лес, луг и др.), термин «формация». Формации в таком понимании могут быть образованы одним доминирующим видом, совокупностью близких видов или же видами, достаточно далеко отстоящими друг от друга в системе. Виды, придающие формации свойственный ей облик, Гризебах называл «характерными» (о взглядах Гризебаха см. [Трасс, 1976, с. 171]). При выделении классов комбинация диагностических видов имеет вторичное значение и может быть в той или иной степени выражена или отсутствовать [Миркин, 1989]. В отличие от класса, единицы рангом от порядка до субассоциаций выделяются на флористической основе (там же).

В целях создания единой системы синтаксонов и парасинтаксонов представляется целесообразным выделять единицы одного ранга на единой для синтаксономии и парасинтаксономии основе. Поэтому классы предлагается выделять прежде всего как физиономические единицы, порядки – на флористической основе как географические и стратиграфические вариации классов. В основе выделения союзов также должен лежать флористический принцип. Они являются, в свою очередь, географическими и стратиграфическими вариациями порядков.

В соответствии с этим, к классу *Cordaito-Ruflorietea* мы относим фитоориктоценозы, физиономический облик которых определяют остатки ангарских кордаитов, в частности листья родов *Cordaites* и *Rufloria*. Эти фитоориктоценозы широко распространены практически по всей Ангариде в отложениях, датируемых от середины карбона до конца перми (см. [Meyen, 1982]).

Таблица диагноза ассоциаций порядка Cordaito-Ruflorietalia (союз Ruflorion synensis)

| Ассоциация                                                   | Cordaito candalepensis-<br>Ruflorietum synensis | Cordaito brevis-<br>Ruflorietum sylovaensis | Ruflorietum<br>obovatae |
|--------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|---------------------------------------------|-------------------------|
| Число описаний                                               | 15                                              | 6                                           | 5                       |
| Разрезы                                                      | Адзъва<br>Б. Сыня                               | Адзъва<br>Б. Сыня                           | Адзъва<br>Б. Сыня       |
| <b>Д. в. ас. Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis</b> |                                                 |                                             |                         |
| <i>Suchoviella synensis</i>                                  | III                                             | II                                          |                         |
| <i>Samaropsis synensis</i>                                   | IV <sup>u-1.2</sup>                             | II                                          | I                       |
| <i>Pechorostrobus bogovii</i>                                | II                                              | I                                           |                         |
| <b>Д. в. ас. Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis</b>     |                                                 |                                             |                         |
| <i>Rufloria sylovaensis</i>                                  |                                                 | V <sup>u-1.2</sup>                          |                         |
| <b>Д. в. ас. Ruflorietum obovatae</b>                        |                                                 |                                             |                         |
| <i>Rufloria obovata</i>                                      |                                                 | II                                          | III <sup>u-4</sup>      |
| <i>Rufloria</i> sp. воркутского облика                       |                                                 |                                             | V <sup>u-4</sup>        |
| <i>Cordaites</i> sp., сходный с <i>C. clercii</i>            |                                                 |                                             | II                      |
| <i>Wattia rara</i>                                           |                                                 |                                             | I                       |
| <i>Wattia sejedaensis</i>                                    |                                                 |                                             | I                       |
| <b>Д. в. союза Ruflorion synensis</b>                        |                                                 |                                             |                         |
| <i>Cordaites</i> sp. печорского облика                       | IV <sup>1-1.4</sup>                             | V <sup>e-3</sup>                            | II                      |
| <i>Cordaites candalepensis</i>                               | V <sup>e-1.4</sup>                              | IV <sup>u-1.2</sup>                         |                         |
| <i>Rufloria synensis</i>                                     | V <sup>u-1.4</sup>                              | IV <sup>u-1.2</sup>                         | I                       |
| <i>Cordaites clercii</i>                                     | III <sup>u-3</sup>                              | IV                                          | I                       |
| <i>Bardocarpus superus</i>                                   | IV                                              | IV                                          | I                       |
| <i>Zamiopteris elongata</i>                                  | IV <sup>u-3</sup>                               | III                                         | I                       |
| <i>Cordaites brevis</i>                                      | IV                                              | II                                          |                         |
| <i>Samaropsis erunakovensis</i>                              | II                                              | II                                          |                         |
| <i>Permotheca</i> spp.                                       | II                                              | I                                           |                         |
| <b>Д. в. союза Callipterion adzvensis</b>                    |                                                 |                                             |                         |
| <i>Comia</i> sp.                                             | I                                               |                                             | IV                      |
| <i>Callipteris</i> sp.                                       | I                                               |                                             | II                      |
| <i>Callipteris adzvensis</i>                                 | II                                              |                                             |                         |
| <i>Compsopteris adzvensis</i>                                | I                                               |                                             |                         |
| <i>Compsopteris tchirkovae</i>                               | I                                               |                                             |                         |
| <i>Peltaspermum</i> spp.                                     | I                                               |                                             |                         |
| <i>Cordaicarpus</i> spp.                                     |                                                 |                                             | I                       |
| <i>Nucicarpus triangularis</i>                               | I                                               |                                             |                         |
| <b>Д. в. союза Phylladodermion</b>                           |                                                 |                                             |                         |
| <i>Phylladoderma</i> spp.                                    | III <sup>u-3</sup>                              | II                                          | II                      |
| <i>Cardiolepis</i> spp.                                      | I                                               | I                                           |                         |
| <i>Nucicarpus</i> spp.                                       | I                                               | I                                           | I                       |

Таблица 8 (окончание)

| Прочие виды                                                   |     |    |    |
|---------------------------------------------------------------|-----|----|----|
| <i>Lepeophyllum</i> spp.                                      | IV  | V  |    |
| <i>Pursongia adzvensis</i>                                    |     | IV |    |
| <i>Crassinervia</i> spp.                                      | III | I  | I  |
| <i>Nephropsis</i> spp.                                        | II  | I  |    |
| Пикноксилическая древесина,<br>вероятно, кордаитов            | I   |    |    |
| <i>Cordaicladus</i> sp.                                       | II  | I  |    |
| <i>Pecopteris</i> sp.                                         | III | II | IV |
| <i>Pecopteris synica</i>                                      | III | I  |    |
| <i>Pecopteris varsanofievae</i>                               | II  | I  | I  |
| <i>Pecopteris compta</i>                                      | I   | I  | I  |
| <i>Pecopteris micropinnata</i>                                | I   |    |    |
| <i>Samaropsis</i> ex gr. <i>subelegans</i>                    | I   | I  |    |
| <i>Samaropsis</i> ex gr. <i>elegans</i>                       | I   |    |    |
| <i>Glottophyllum synense</i>                                  | II  | I  |    |
| <i>Samaropsis</i> ex gr. <i>oblongata</i>                     | II  |    |    |
| <i>Rhipidopsis ginkgoides</i>                                 | I   |    |    |
| <i>Rossovites linguaefolius</i>                               | I   |    |    |
| <i>Rossovites petschorensis</i>                               | I   |    |    |
| <i>Acophyllum woeltzii</i>                                    | I   |    |    |
| <i>Sylvella</i> sp.                                           | I   |    |    |
| <i>Danaeites petschoricus</i>                                 | I   | I  |    |
| <i>Pecopteris helenaeana</i>                                  | I   | I  |    |
| <i>Wattia talbeica</i>                                        | I   |    |    |
| <i>Wattia erjagensis</i>                                      | I   |    |    |
| <i>Wattia</i> sp.                                             | I   | I  | I  |
| <i>Rufloria</i> sp., микроструктурно<br>сходная с воркутскими |     | I  |    |
| <i>Pecopteris dissimilaris</i>                                | I   |    |    |
| <i>Pecopteris obtusa</i>                                      | I   |    | I  |
| <i>Prynadaeopteris karpovii</i>                               | I   |    |    |
| <i>Prynadaeopteris</i> sp.                                    | I   |    | I  |
| <i>Sporophyllithes petschorensis</i>                          | I   |    |    |
| <i>Rhipidopsis laxa</i>                                       | I   |    |    |
| <i>Cordaicarpus anceps</i>                                    | I   |    |    |
| <i>Samaropsis petschorica</i>                                 |     | I  | I  |
| <i>Todites</i> sp.                                            | I   |    | I  |
| <i>Vojnovskya</i> sp.                                         | I   |    |    |
| <i>Cordaites posterus</i>                                     | I   |    |    |
| <i>Cordaites latifolius</i>                                   | I   |    |    |
| <i>Thamnopteris</i> sp.                                       |     |    | I  |
| <i>Asterotheca</i> sp.                                        |     |    | I  |
| <i>Ginkgophyllum</i> sp.                                      | I   |    |    |
| <i>Psygmodiphyllum</i> sp.                                    |     |    | I  |

Класс является монотипным. Единственный порядок Cordaito-Ruflorietalia, также монотипный, формально характеризуется диагностическими видами союза Ruflorion synensis.

Исходя из имеющихся данных о составе и распространении кордаитовых фитоориктоценозов в верхнем палеозое Ангарида, можно с уверенностью предположить, что в пределах единого класса Cordaito-Ruflorietea в будущем будет выделено несколько порядков. Поэтому автор предпочел до соответствующих синтаксономических исследований не выделять собственных диагностических видов у порядка Cordaito-Ruflorietalia, а установить иерархию парасинтаксонов до класса включительно формально, опираясь на хорошо охарактеризованный союз Ruflorion synensis.

**Ассоциация Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis Ignatiev, ass. nov.**

Табл. 9, 10

**Номенклатурный тип** – описание 5 в табл. 10.

**Название ассоциации** образовано от видов *Cordaitea candalepensis* и *Rufloria synensis*.

**Описание.** К описываемой ассоциации относятся гетеромерные, обычно олиго- или полидоминантные фитоориктоценозы, в которых основную массу остатков составляют различные органы (побеги, семена, фруктификации и, особенно, листья) печорских кордаитов. В большинстве случаев они приурочены к флороносным телам различной формы, хотя нередко соответствующие захоронения относятся к кровельному типу. Такие захоронения бывают от тонко- до толстослойных.

Захоронения беспорядочные. Иногда остаточную упорядоченность сохраняют укорененные пни пикноксилитических стволов, вероятно, все тех же кордаитов.

Захоронения, как правило, концентрированные.

Захоронения описываемой ассоциации приурочены к тонкослоистым, мелкозернистым песчаникам, алевролитам и аргиллитам, представляющим, по-видимому, наносы центральных участков поймы. Нередко они содержатся в известковых и известково-сидеритовых конкрециях, приуроченных к этим осадкам.

**Синтаксономические замечания.** Диагностические виды ассоциации установлены для органов размножения и семян, принадлежавших одному кордаитовому растению: *Suchoviella*

*synensis* Ignatiev et S. Meyen – полиспермы с опавшими семенами, *Samaropsis synensis* (Dombrovskaya) Ignatiev et S. Meyen – дисперсные семена и *Pechorostrobus bogovii* S. Meyen – микростробилы [Игнатьев И., Мейен, 1986; Ignatiev, Meyen, 1989]. Вид *Rufloria synensis*, к которому относятся дисперсные листья тех же растений, рассматривается нами как диагностический для союза *Ruflorion synensis*, так как он довольно широко представлен в фитоориктоценозах других ассоциаций этого союза – *Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis* и (в меньшей степени) *Ruflorietum obovatae* (см. ниже). В то же время, в этих ассоциациях *Rufloria synensis* встречается в целом реже и с меньшим обилием. Напротив, в фитоориктоценозах описываемой ассоциации листья *R. synensis* являются одними из устойчивых доминантов, обычно встречающимися со средним и высоким обилием (1, 1.2, 3, 1.4 балла – см. табл. 10). Рассматриваемый случай показывает, как обусловленное морфологической природой органа обилие его остатков сказывается на диагностической роли соответствующих видов. По-видимому, лишь в сообществах, которые дали растительный материал для фитоориктоценозов описываемой ассоциации, растения с листьями *R. synensis* достигли обилия, при котором биомасса продуцируемых ими органов размножения позволила последним стать заметным компонентом в фитоориктоценозах. Соответственно, значительно возросла и биомасса листьев этих форм.

В качестве примесей в фитоориктоценозах описываемой ассоциации встречаются диагностические виды союзов *Callipterion adzvensis* и *Phylladodermion*.

**Субассоциация Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis typicum Ignatiev, subass. nov.**

Табл. 9, 10

**Номенклатурный тип** – описание 23 в табл. 10.

**Диагностические виды** – *Danaeites petschoricus* (Fefilova) Ignatiev, comb. nov.<sup>3</sup>, *Pecopteris helenaeana* Zalesky [1934]<sup>4</sup>, *Wattia erjagensis* Pukhonto, *W. talbeica* Pukhonto, *Wattia* sp.

<sup>3</sup> Базионим: *Orthotheca petschorica* Fefilova [Фефилова, 1973, с. 36–40; табл. VI, фиг. 1–3; табл. VII, фиг. 1–3; табл. VIII, фиг. 1–5; табл. IX, фиг. 1 (голотип); рис. 6].

<sup>4</sup> Non Zalesky in [Zalesky, Tchirkova, 1937, p. 27–30, figs 29–35].

Таблица 9

Диагностическая таблица субассоциаций ассоциации *Cordaito candalepensis*-*Ruflorietum synensis*

| Субассоциации                                                                                             | <i>Cordaito candalepensis</i> -<br><i>Ruflorietum synensis</i><br>typicum | <i>Cordaito candalepensis</i> -<br><i>Ruflorietum synensis</i> rhipi-<br>dopsetosum ginkgoides |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Количество описаний                                                                                       | 4                                                                         | 11                                                                                             |
| <b>Д. в. субасс. <i>Cordaito candalepensis</i>-<i>Ruflorietum synensis</i> typicum</b>                    |                                                                           |                                                                                                |
| <i>Danaeites petschoricus</i>                                                                             | II                                                                        |                                                                                                |
| <i>Pecopteris helenaeana</i>                                                                              | II                                                                        |                                                                                                |
| <i>Wattia talbeica</i>                                                                                    | I                                                                         |                                                                                                |
| <i>Wattia erjagensis</i>                                                                                  | I                                                                         |                                                                                                |
| <i>Wattia</i> sp.                                                                                         | I                                                                         |                                                                                                |
| <b>Д. в. субасс. <i>Cordaito candalepensis</i>-<i>Ruflorietum synensis</i> rhipidopsetosum ginkgoides</b> |                                                                           |                                                                                                |
| <i>Pecopteris synica</i>                                                                                  |                                                                           | V                                                                                              |
| <i>Pecopteris varsanofievae</i>                                                                           |                                                                           | IV                                                                                             |
| <i>Pecopteris compta</i>                                                                                  |                                                                           | II                                                                                             |
| <i>Pecopteris micropinnata</i>                                                                            |                                                                           | II                                                                                             |
| <i>Samaropsis</i> ex gr. <i>subelegans</i>                                                                |                                                                           | II                                                                                             |
| <i>Samaropsis</i> ex gr. <i>elegans</i>                                                                   |                                                                           | I                                                                                              |
| <i>Glottophyllum synense</i>                                                                              |                                                                           | III                                                                                            |
| <i>Samaropsis</i> ex gr. <i>oblongata</i>                                                                 |                                                                           | III                                                                                            |
| <i>Rhipidopsis ginkgoides</i>                                                                             |                                                                           | II                                                                                             |
| <i>Rossovites linguaefolius</i>                                                                           |                                                                           | I                                                                                              |
| <i>Rossovites petschorensis</i>                                                                           |                                                                           | I                                                                                              |
| <i>Acophyllum woeltzii</i>                                                                                |                                                                           | I                                                                                              |
| <i>Sylvella</i> sp.                                                                                       |                                                                           | I                                                                                              |
| <b>Д. в. асс. <i>Cordaito candalepensis</i>-<i>Ruflorietum synensis</i></b>                               |                                                                           |                                                                                                |
| <i>Suchoviella synensis</i>                                                                               | I                                                                         | IV                                                                                             |
| <i>Samaropsis synensis</i>                                                                                | II                                                                        | IV <sup>u-2</sup>                                                                              |
| <i>Pechorostrobus bogovii</i>                                                                             | I                                                                         | III                                                                                            |
| <b>Д. в. союза <i>Ruflorion synensis</i></b>                                                              |                                                                           |                                                                                                |
| <i>Cordaite</i> sp. печорского облика                                                                     | I                                                                         | V <sup>1-1.4</sup>                                                                             |
| <i>Cordaite candalepensis</i>                                                                             | IV                                                                        | V <sup>e-1.4</sup>                                                                             |
| <i>Rufloria synensis</i>                                                                                  | IV                                                                        | V <sup>u-3</sup>                                                                               |
| <i>Cordaite clercii</i>                                                                                   | II                                                                        | IV <sup>u-3</sup>                                                                              |
| <i>Bardocarpus superus</i>                                                                                | II                                                                        | IV                                                                                             |
| <i>Zamiopteris elongata</i>                                                                               | II                                                                        | V <sup>e-3</sup>                                                                               |
| <i>Cordaite brevis</i>                                                                                    | II                                                                        | IV                                                                                             |
| <i>Samaropsis erunakovensis</i>                                                                           | I                                                                         | III <sup>u-3</sup>                                                                             |
| <i>Permothea</i> sp.                                                                                      | II                                                                        | II                                                                                             |

Таблица 9 (окончание)

| Д. в. союза <i>Callipterion adzvensis</i>       |    |    |
|-------------------------------------------------|----|----|
| <i>Comia</i> sp.                                |    | I  |
| <i>Callipteris</i> sp.                          |    | I  |
| <i>Callipteris adzvensis</i>                    | II | I  |
| <i>Compsopteris adzvensis</i>                   | II |    |
| <i>Compsopteris tchirkovae</i>                  |    | I  |
| <i>Peltaspermum</i> sp.                         | I  |    |
| <i>Nucicarpus triangularis</i>                  | I  | I  |
| Д. в. союза <i>Phylladodermion</i>              |    |    |
| <i>Phylladoderma</i> spp.                       | IV | II |
| <i>Cardiolepis</i> spp.                         | II |    |
| <i>Nucicarpus</i> spp.                          | II | I  |
| Прочие виды                                     |    |    |
| <i>Lepeophyllum</i> spp.                        | II | V  |
| <i>Crassinervia</i> spp.                        |    | IV |
| <i>Nephropsis</i> spp.                          | I  | II |
| Пикноксилическая древесина, вероятно, кордаитов |    | I  |
| <i>Cordaicladus</i> sp.                         | I  | I  |
| <i>Pecopteris</i> sp.                           |    | V  |
| <i>Ginkgophyllum</i> sp.                        |    | I  |
| <i>Pecopteris dissimilaris</i>                  |    | I  |
| <i>Pecopteris obtusa</i>                        |    | I  |
| <i>Prynadaeopteris karpovii</i>                 |    | I  |
| <i>Prynadaeopteris</i> sp.                      |    | I  |
| <i>Sporophyllites petschorensis</i>             | I  | I  |
| <i>Rhipidopsis laxa</i>                         |    | I  |
| <i>Cordaicarpus anceps</i>                      |    | I  |
| <i>Todites</i> sp.                              |    | I  |
| <i>Vojnovskya</i> sp.                           |    | I  |
| <i>Cordaites posterus</i>                       | I  | I  |
| <i>Cordaites latifolius</i>                     | I  | I  |

**Описание.** К описываемой субассоциации полностью относится характеристика, данная выше захоронениям и фитоориктсценозам ассоциации *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis*.

**Синтаксономические замечания.** В синтаксономии субассоциация рассматривается как следующая за ассоциацией подчиненная ей единица, которая могла бы быть основана на локальных эдафических или микрометеорологических отличиях в пределах ассоциации [Westhoff, Maarel, 1973, p. 667]. Как отмечают Ф. Вестхофф и Е. ван дер Маарель, такая трактовка субассоциации соответствует изначальному подходу Ж. Браун-Бланке [Westhoff, Maarel, 1973, p. 667]. В ортодоксальной традиции флористико-социологичес-

кого направления, идущей, опять же, от представлений самого Ж. Браун-Бланке, субассоциация характеризуется дифференцирующими видами, тогда как диагноз ассоциации должен содержать хотя бы один характерный вид. О трудностях, связанных с различием «характерных» и «дифференцирующих» видов, говорилось выше. Если не проводить этого различия, как это принято в настоящей работе, следует согласиться с Б.М. Миркиным [Миркин и др., 1989б, с. 177], что субассоциация «принципиальных отличий от ассоциации не имеет» и может отражать как вертикальные (т.е. эдафически-экологические), так и горизонтальные (т.е. историко-географические) связи.

В парасинтаксономии как горизонтальные, так и вертикальные связи без различия фактически сведены к разномасштабным пространственно-временным (т.е. географическим и стратиграфическим) вариациям состава фитоориктоценозов. Как отмечалось выше, проводить различие между «характерными» и «дифференцирующими» видами применительно к объектам парасинтаксономии нецелесообразно. Поэтому мы рассматриваем субассоциацию как единицу рангом ниже ассоциации, которая характеризуется собственными диагностическими видами и отражает более мелкомасштабные, чем соответствующая ассоциация, вариации состава фитоориктоценозов по площади и снизу вверх по разрезу. Таким образом, как и в синтаксономии, разница между ассоциацией и субассоциацией в парасинтаксономии лишь количественная – они отражают пространственно-временные вариации состава фитоориктоценозов разного масштаба.

Диагностические виды описываемой субассоциации отражают географические различия в ее составе по сравнению с другой выделяемой в составе той же ассоциации субассоциацией – *C. s.-R. s. rhipidopsetosum ginkgoides* (см. ниже). Эти виды встречаются в фитоориктоценозах ассоциации *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis*, распространенных в пределах гряды Чернышова и некоторых разрезах Печорского бассейна. В то же время, они не встречаются или встречаются значительно реже в Печорском Приуралье, где распространена ассоциация *C. s.-R. s. rhipidopsetosum ginkgoides*.

Интересно отметить, что в Печорском бассейне диагностические виды субассоциации *C. s.-R. s. typicum* встречаются в более древних кордаитовых ассоциациях, в частности – *Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis* (см. ниже), что является, несомненно, отражением влияния историко-географических факторов.

Описываемая субассоциация получила эпитет «*typicum*» из-за своего более бедного, по сравнению с другой субассоциацией той же ассоциации – *C. s.-R. s. rhipidopsetosum ginkgoides* (см. ниже), состава. В этом мы следуем принятой в направлении Браун-Бланке традиции. Еще одним основанием является исторически сложившаяся в ангарской палеозойской палеоботанике тенденция рассматривать верхнепермскую флору из адзвинского опорного разреза как «типичную» для Печорского бассейна и Печорской палеофлористической провинции. В этом смысле описываемая субассоциация отражает «типичный» для

Печорского бассейна состав ассоциации *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis*.

### **Субассоциация *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis rhipidopsetosum ginkgoides* Ignatiev, subass. nov.**

Табл. 9, 10

**Номенклатурный тип** – описание 4 в табл. 10.

**Название субассоциации** образовано от названия ассоциации и вида *Rhipidopsis ginkgoides* Schmalhausen.

**Диагностические виды** – *Pecopteris synica* Zalesky, *Pecopteris varsanofievae* Fefilova, *Pecopteris compta* Radczenko, *Pecopteris micropinnata* Fefilova, *Samaropsis* ex gr. *subelegans* Neuburg, *Samaropsis* ex gr. *elegans* Neuburg, *Glottophyllum synense* Zalesky, *Samaropsis* ex gr. *oblongata* Dombrovskaya, *Rhipidopsis ginkgoites*, *Rossovites linguaefolius* Zalesky, *Rossovites petschorensis* Zalesky, *Acophyllum woeltzii* Zalesky, *Sylvella* sp.

**Описание.** К данной субассоциации полностью относится характеристика, данная выше для сообществ и фитоориктоценозов ассоциации *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis*. Отличия касаются присутствия вышеуказанных диагностических видов.

**Синтаксономические замечания.** Выделенная субассоциация характеризует особенности состава ассоциации *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis* на территории Большесынинской впадины и ряда других районов Печорского Приуралья.

**Адреса местонахождений** (табл. 9, 10):

4 – Печорское Приуралье, р. Большая Сыня (левый приток. Уса – рис. 1, 1), правый берег в 4,5 км выше устья р. Красный Камень, обнажение 62, слой 20, в нижней части слоя; печорская серия, аналоги тальбейской свиты; верхняя пермь, предположительно казанский ярус; коллекция 4742, образцы 502, 504–580А;

5 – там же, в известковых конкрециях в верхней части слоя; коллекция 4742, образцы 213–220, 271–323, 326–328, 337, 338, 340–346А, 348;

3 – там же, в алевролитах в верхней части слоя; коллекция 4742, образцы 21, 221–270, 329–336А, 397–421;

9 – там же, слой 24, в нижней части слоя; коллекция 4742, образцы 422–478, 503, 581–637, 643, 1402–1405;

24 – там же, слой 29; коллекция 4742, образцы 15–20, 711–724;

Таблица 10

Ассоциация Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis. Субассоциации С. с.-R. s. typicum и С. с.-R. s. rhipidopsetosum ginkgoides

| Субассоциации                                                                        | С. с.-R. s. typicum |      |    |    | С. с.-R. s. rhipidopsetosum ginkgoides |     |     |     |     |    |    |     |    |     | Постоянство          |
|--------------------------------------------------------------------------------------|---------------------|------|----|----|----------------------------------------|-----|-----|-----|-----|----|----|-----|----|-----|----------------------|
| Номер описания                                                                       | 52                  | 23** | 27 | 28 | 5*                                     | 4** | 1   | 3   | 14  | 20 | 6  | 9   | 11 | 24  | 2                    |
| Количество образцов                                                                  | 53                  | 12   | 21 | 55 | 72                                     | 78  | 125 | 81  | 113 | 65 | 25 | 118 | 21 | 18  | 237                  |
| Число видов                                                                          | 18                  | 10   | 7  | 16 | 23                                     | 21  | 23  | 22  | 17  | 10 | 10 | 21  | 10 | 9   | 27                   |
| Д. в. субасс. Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis typicum                    |                     |      |    |    |                                        |     |     |     |     |    |    |     |    |     |                      |
| <i>Danaeites petschoricus</i>                                                        | u                   | u    |    |    |                                        |     |     |     |     |    |    |     |    |     |                      |
| <i>Pecopteris helenaana</i>                                                          | e                   | u    |    |    |                                        |     |     |     |     |    |    |     |    |     |                      |
| <i>Wattia talbeica</i>                                                               |                     |      | +  |    |                                        |     |     |     |     |    |    |     |    |     |                      |
| <i>Wattia</i> sp.                                                                    |                     |      | +  |    |                                        |     |     |     |     |    |    |     |    |     |                      |
| <i>Wattia erjagensis</i>                                                             |                     |      | +  |    |                                        |     |     |     |     |    |    |     |    |     |                      |
| Д. в. субасс. Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis rhipidopsetosum ginkgoides |                     |      |    |    |                                        |     |     |     |     |    |    |     |    |     |                      |
| <i>Pecopteris synica</i>                                                             |                     |      |    |    | u                                      | u   | +   | u   | u   | u  | u  | u   | u  | e   | V                    |
| <i>Pecopteris varsanofievae</i>                                                      |                     |      |    |    | u                                      | u   |     | u   | u   |    | e  | e   | e  |     | IV                   |
| <i>Pecopteris compta</i>                                                             |                     |      |    |    |                                        |     | u   | u   | u   | u  |    |     | u  |     | II                   |
| <i>Pecopteris micropinnata</i>                                                       |                     |      |    |    |                                        |     |     | u   | u   | u  |    |     |    | u   | II                   |
| <i>Samaropsis</i> ex gr. <i>subelegans</i>                                           |                     |      |    |    |                                        |     | u   | u   | u   |    | u  |     |    | ? u | II                   |
| <i>Samaropsis</i> ex gr. <i>elegans</i>                                              |                     |      |    |    |                                        |     | u   | u   | u   |    |    |     |    |     | I                    |
| <i>Glottophyllum synense</i>                                                         |                     |      |    |    | u                                      | e   | e.2 |     |     |    |    |     |    | e   | III <sup>u-e.2</sup> |
| <i>Rhipidopsis ginkgoides</i>                                                        |                     |      |    |    | e                                      |     | e.2 |     |     |    |    | u   |    | e   | II                   |
| <i>Samaropsis</i> ex gr. <i>oblongata</i>                                            |                     |      |    |    | u                                      | e   | e   |     |     | u  |    |     |    | e   | III                  |
| <i>Rossovites linguaefolius</i>                                                      |                     |      |    |    |                                        |     | u   |     |     |    |    |     |    | e   | I                    |
| <i>Rossovites petschorensis</i>                                                      |                     |      |    |    | u                                      |     |     | u   |     |    |    |     |    |     | I                    |
| <i>Acophyllum woeltzii</i>                                                           |                     |      |    |    | u                                      |     |     |     |     |    |    |     |    | u   | I                    |
| <i>Sylvella</i> sp.                                                                  |                     |      |    |    | u                                      |     |     |     |     |    |    |     |    | u   | I                    |
| Д. в. асс. Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis                               |                     |      |    |    |                                        |     |     |     |     |    |    |     |    |     |                      |
| <i>Suchoviella synensis</i>                                                          | u                   |      |    |    | I                                      | e   | e   | u   | u   | e  |    |     | u  | e   | IV                   |
| <i>Samaropsis synensis</i>                                                           | u                   |      | e  |    | II                                     | 1   | 1.2 | 1.2 | 1.2 | e  | .2 | u   | e  |     | IV <sup>u-2</sup>    |
| <i>Pechorostrobus bogovii</i>                                                        | u                   |      |    |    | I                                      | e   | e   | u   | u   | e  |    |     |    | e   | III                  |



Таблица 10 (окончание)

| Д. в. союза <i>Rufloerion synensis</i>         |    |    |    |    |    |     |   |     |     |   |     |   |     |     |                    |
|------------------------------------------------|----|----|----|----|----|-----|---|-----|-----|---|-----|---|-----|-----|--------------------|
| <i>Cordaite</i> sp. печорского облика          |    |    |    |    |    |     |   |     |     |   |     |   |     |     |                    |
| <i>Cordaite candalepensis</i>                  | 2  | .4 | .4 | e  | IV | 1.4 | 1 | 1.2 | 1   | 1 | 2   | + | 1   | 1.2 | V <sup>1-1.4</sup> |
| <i>Rufloerion synensis</i>                     | 2  | .4 | .4 | e  | IV | 1.4 | 1 | 1.2 | 1.4 | 1 | 1.2 | 1 | 1   | e   | V <sup>e-1.4</sup> |
| <i>Cordaite clericii</i>                       | 2  |    |    | 3  | II | u   | e | 1.2 | 1.4 | 1 | u   | 1 | e   | 3   | V <sup>u-3</sup>   |
| <i>Bardocarpus superus</i>                     |    | u  |    | u  | II | u   | e | u   | u   | e | 1   | 3 | e   | e.2 | IV <sup>u-3</sup>  |
| <i>Zamipteris elongata</i>                     | u  |    |    | e  | II | e   | 1 | e   | e   | e | 3   | 1 | 1.2 | e   | IV                 |
| <i>Cordaite brevis</i>                         | u  | u  |    |    | II | u   | u | u   | u   | u | e   | u | u   | u   | V <sup>e-3</sup>   |
| <i>Samaropsis erunkovensis</i>                 | e  |    |    |    | I  | 3   | u | u   | u   | u |     |   |     | u   | IV <sup>u-3</sup>  |
| <i>Permothesa</i> sp.                          | e  |    |    | .2 | II |     |   | u   |     | u | ?   | u |     | u   | II                 |
| Д. в. союза <i>Callipterion adzvensis</i>      |    |    |    |    |    |     |   |     |     |   |     |   |     |     |                    |
| <i>Comia</i> sp.                               |    |    |    |    |    |     |   |     |     |   |     | + |     |     | I                  |
| <i>Callipteris</i> sp.                         |    |    |    |    |    |     |   |     |     |   |     | u |     |     | I                  |
| <i>Callipteris adzvensis</i>                   | +  |    | u  |    | II |     |   |     | u   |   |     |   |     |     | I                  |
| <i>Compsopteris adzvensis</i>                  | 3  |    | u  |    | II |     |   |     |     |   |     |   |     |     | I                  |
| <i>Compsopteris tchirkovae</i>                 |    |    |    |    |    |     |   |     |     |   |     | u |     |     | I                  |
| <i>Peltaspermum</i> sp.                        | e  |    |    |    | I  |     |   |     |     |   |     |   |     |     | I                  |
| <i>Nucicarpus triangularis</i>                 | e  |    |    |    | I  |     |   |     |     |   |     |   |     | u   | I                  |
| Д. в. союза <i>Phylladodermion</i>             |    |    |    |    |    |     |   |     |     |   |     |   |     |     |                    |
| <i>Phylladoderma</i> spp.                      | .2 | u  | +  | 3  | IV |     |   |     |     |   | 1   | u | .2  |     | II                 |
| <i>Cardiolepis</i> spp.                        | u  |    |    | u  | II |     |   |     |     |   |     |   |     |     |                    |
| <i>Nucicarpus</i> spp.                         | e  |    |    | e  | II |     |   |     |     |   | u   |   |     |     | I                  |
| Прочие виды                                    |    |    |    |    |    |     |   |     |     |   |     |   |     |     |                    |
| <i>Lepeophyllum</i> spp.                       |    | u  |    | e  | II | e   | e | u   | e   | u | u   | u | u   | e   | V                  |
| <i>Crassinervia</i> spp.                       |    |    |    |    |    | u   | u | u   | u   | u | u   | u | u   | u   | IV                 |
| <i>Nephropsis</i> spp.                         | u  |    |    |    | I  |     |   |     |     | u | u   | u | u   | u   | II                 |
| Пикноксильчатая древесина, вероятно, кордаитов |    |    |    |    |    | +   | + |     |     |   |     |   |     |     | I                  |
| <i>Cordaicladus</i> sp.                        | u  |    |    |    | I  |     |   | u   | u   | u |     | e |     |     | I                  |
| <i>Pecopteris</i> sp.                          |    |    |    |    |    |     |   | u   | u   | u | +   | e |     | u   | V                  |
| <i>Ginkgophyllum</i> sp.                       |    |    |    |    |    |     |   |     |     |   | 1   | u | u   |     | I                  |

Кроме того, единично встречаются: *Pecopteris dissimilaris* (4), *Pecopteris obtusa* (4), *Prynadaeopteris karpovii* (3), *Prynadaeopteris* sp. (2), *Sporophyllites petersensis* (52), *Rhipidopsis laxa* (1), *Cordaicarpus anceps* (2), *Todites* sp. (9), *Vojnovskya* sp. (5), *Cordaite posterus* (52), *Cordaite latifolius* (27).

\* – номенклатурный тип ассоциации

\*\* – номенклатурные типы субассоциаций

Таблица 11

Союз *Ruflorion synensis*.  
Вариант *Cordaites candalepensis*

| Номер описания                                | 7  | 8  | 33  | Постоянство |
|-----------------------------------------------|----|----|-----|-------------|
| Количество образцов                           | 29 | 15 | 38  |             |
| Число видов                                   | 11 | 12 | 6   |             |
| Д. в. варианта <i>Cordaites candalepensis</i> |    |    |     |             |
| <i>Cordaites candalepensis</i>                | 1  | 1  | 1.2 | III         |
| <i>Cordaites clercii</i>                      | e  | e  | u   | III         |
| <i>Zamiopteris elongata</i>                   | u  | u  | ? u | III         |
| <i>Cordaites brevis</i>                       | u  | u  |     | II          |
| <i>Cordaites</i> . sp. печорского облика      | 1  |    | u   | II          |
| Прочие виды                                   |    |    |     |             |
| <i>Lepeophyllum</i> spp.                      | u  | u  |     | II          |
| <i>Pecopteris</i> spp.                        | u  | u  | u   | III         |

Кроме того, единично встречены: *Crassinervia* sp. (8), *Nephropsis* sp. (7), *Cordaicladus* sp. (8), *Rufloria synensis* (33), *Bardocarpus superus* (7), *Samaropsis erunakowensis* (8), *Pecopteris varsanofievae* (8), *Samaropsis ex gr. subelegans* (7), *Glottophyllum synense* ? (8), *Phylladoderma* sp. (7).

теризуется набором диагностических видов и лишь соотносится с парасинтаксоном определенного ранга, то есть не является его формальным подразделением, единицей следующего более низкого ранга. Выделяя такие «варианты» мы, с одной стороны, можем наметить в пределах соответствующего парасинтаксона субъединицы, которые впоследствии могут быть оформлены в качестве подчиненных союзов, ассоциаций, субассоциаций и т.д. С другой стороны, это позволяет отразить сходство более просто организованных фитоориктоценонов с парасинтаксонами определенной синтаксономической иерархии. Например, мы выделяем вариант союза, если соответствующий фитоориктоценон характеризуется диагностическими видами этого союза и вышестоящих парасинтаксонов, но при этом не содержит видов, которые могли бы рассматриваться как диагностические для новой ассоциации наряду с блоками диагностических видов, уже выделенных в этом союзе ассоциации.

Описываемый вариант мы соотносим с союзом *Ruflorion synensis*.

**Адреса местонахождений** (табл. 11):

7 – Печорское Приуралье, р. Большая Сыня (левый приток р. Уса – рис. 1, 1), в 4,3 км выше

6 – там же, слой 35; коллекция 4742, образцы 1368–1378, 1362–1386, 1390–1401А;

2 – там же, в 4,3 км выше устья р. Красный Камень, обнажение 63, слой 5; коллекция 4742, образцы 1437–1674;

1 – там же, слой 6; коллекция 4742, образцы 1675–1704, 1728–1834;

11 – там же, слой 12; коллекция 4742, образцы 1561, 1705–1725;

14 – там же, слой 23, в конкрециях; коллекция 4742, образцы 1835–1948;

20 – там же, обнажение 64, слой 115; коллекция 4742, образцы 895–922, 1172–1210;

23 – Печорский бассейн, р. Адзъва (правый приток р. Уса – рис. 1, 3), правый берег в 90 км выше устья, обнажение Ч-32, слой 3; печорская серия, тальбейская свита; верхняя пермь, предположительно казанский ярус; коллекция 4735, образцы 457–469;

28 – там же, слой 151; коллекция 4735, образцы 614–669;

27 – там же, слой 173; коллекция 4735, образцы 470–490, 505;

52 – там же, слой 234; коллекция 4735, образцы 560–613.

Нумерация слоев и обнажений та же, что и в описаниях ассоциации *Peltaspermo-Callipteretum adzvensis* (см. выше).

#### Вариант *Cordaites candalepensis* союза *Ruflorion synensis*

Табл. 11

**Диагностические виды** – *Cordaites candalepensis*, *Cordaites clercii*, *Zamiopteris elongata*, *Cordaites brevis*, *Cordaites* sp.

**Описание.** К захоронениям и фитоориктоценозам описываемого варианта в плане их общей морфологии и фациальной приуроченности полностью относится характеристика, данная при описании ассоциации *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis* (см. выше).

**Синтаксономические замечания.** Диагностическими отличиями описываемого варианта являются встречаемость с высоким постоянством диагностических видов союза *Ruflorion synensis* при высоком относительном обилии листьев кордаитов печорского облика, в частности – *Cordaites candalepensis*. При этом отсутствуют или встречаются единично диагностические виды ассоциаций и субассоциаций этого союза (табл. 11).

Как уже отмечалось, мы рассматриваем «вариант» как безранговую единицу, которая харак-

Таблица 12

Союз *Rufiorion synensis*. Вариант *Zamiopteris elongata*

| Номер описания                                                      | 15  | 17  | 10  | 18  | 30 |                    |
|---------------------------------------------------------------------|-----|-----|-----|-----|----|--------------------|
| Количество образцов                                                 | 36  | 10  | 96  | 5   | 46 | Постоянство        |
| Число видов                                                         | 8   | 5   | 12  | 5   | 12 |                    |
| <b>Д. в. варианта <i>Zamiopteris elongata</i></b>                   |     |     |     |     |    |                    |
| <i>Cordaites clercii</i>                                            | 1   | 1   | 1   | ? u | 3  | V <sup>u-3</sup>   |
| <i>Bardocarpus superus</i>                                          | 1.2 | e   | 1.2 | e   | e  | V <sup>e-1.2</sup> |
| <i>Zamiopteris elongata</i>                                         | 3   | 1.2 | 3   | 1.2 | e  | V <sup>e-3</sup>   |
| <b>Д. в. ас. <i>Cordaito candalepensis-Rufiorietum synensis</i></b> |     |     |     |     |    |                    |
| <i>Samaropsis synensis</i>                                          | u   |     | 1.2 |     |    | II                 |
| <b>Д. в. союза <i>Rufiorion synensis</i></b>                        |     |     |     |     |    |                    |
| <i>Cordaites</i> sp. печорского облика                              | e   |     | e   |     | +  | III                |
| <i>Cordaites candalepensis</i>                                      |     | u   | e   |     | +  | III                |
| <i>Rufioria synensis</i>                                            | u   |     |     | e   |    | II                 |
| <i>Permothea</i> sp.                                                |     |     | ? u |     | e  | II                 |
| <b>Д. в. союза <i>Phylladodermion</i></b>                           |     |     |     |     |    |                    |
| <i>Phylladoderma</i> spp.                                           |     | +   | e   |     | e  | III                |
| <i>Nucicarpus</i> spp.                                              |     |     | u   |     | u  | II                 |

Кроме того, единично встречены: *Pecopteris micropinnata* (10), *Glottophyllum synense* (10), *Cordaites brevis* (18), *Cardiolepis* sp. (30), *Tundrodendron petschorense* (30), *Sporophyllites petschorensis* (30), *Lepeophyllum* sp., *Cordaicladus* sp. (10), *Pecopteris* sp. (15), *Cordaicarpus* sp. (15).

устья р. Красный Камень, обнажение 62, слой 11, в нижней части слоя; печорская серия, аналоги тальбейской свиты; верхняя пермь, предположительно казанский ярус; коллекция 4742, образцы 1407–1436;

8 – там же, слой 25; коллекция 4742, образец 482–497;

33 – там же, в 4 км выше устья р. Красный Камень, обнажение 64, слой 157; коллекция 4742, образцы 1307–1345.

Нумерация обнажений и слоев как в описаниях ассоциации *Peltaspermo-Callipteretum adzvensis* (см. выше).

#### Вариант *Zamiopteris elongata* союза *Rufiorion synensis*

Табл. 12

**Диагностические виды** – *Cordaites clercii*, *Bardocarpus superus*, *Zamiopteris elongata*.

**Описание**, как у ассоциации *Cordaito candalepensis-Rufiorietum synensis* (см. выше).

**Синтаксономические замечания.** Описываемый вариант выделяется высоким обилием, с которым встречаются его диагностические виды.

Мы соотносим вариант *Zamiopteris elongata* с союзом *Rufiorion synensis*.

**Адреса местонахождений** (табл. 12):

18 – Печорское Приуралье, р. Большая Сыня (левый приток р. Уса – рис. 1, 1), в 4,5 км выше устья р. Красный Камень, обнажение 62, слой 5; печорская серия, аналоги тальбейской свиты; верхняя пермь, предположительно казанский ярус; коллекция 4742, образцы 706–710.

17 – там же, слой 14, из 3–4 сантиметрового прослоя аргиллита над углем слоя 13; коллекция 4742, образцы 684–693;

15 – там же, в верхней части слоя; коллекция 4742, образцы 648–683;

10 – там же, слой 15, в верхней части слоя; коллекция 4742, образцы 349–396, 498–501, 644–647;

30 – Печорский бассейн, р. Адзъва (левый приток р. Уса – рис. 1, 3), в 90 км выше устья, обнажение Ч-32, слои 196–197; печорская серия, тальбейская свита; верхняя пермь, предположительно казанский ярус; коллекция 4735, образцы 506–551. Описание дополнено по материалам С.К. Пухонто – *Cordaites* sp. печорского облика, *Cordaites candalepensis*, *Nucicarpus piniformis*.

Таблица 13

Диагностическая таблица субассоциаций ассоциации  
Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis

**Ассоциация Cordaito brevis-Ruflorietum  
sylovaensis Ignatiev, ass. nov.**

Табл. 13, 14

**Номенклатурный тип** – описание 35 в табл. 14.

**Название ассоциации** – от видов *Cordaitea brevis* и *Rufloreta sylovaensis* (Neuburg) Ignatiev, comb. nov.<sup>5</sup>

**Диагностический вид** – *Rufloreta sylovaensis*.

**Описание.** Гетеромерные фитоориктоценозы, приуроченные к флороносным телам различной формы – слоям, линзам и т.д. Захоронения концентрированные, беспорядочные; фациально приурочены к тонкослоистым песчаникам, алевролитам и аргиллитам, накапливавшимся в условиях центральной поймы. Иногда растительные остатки заключены в известковых и известково-сидеритовых конкрециях, содержащихся в упомянутых осадках.

**Синтаксономические замечания.** Диагностическим признаком описываемой ассоциации является присутствие листьев *Rufloreta sylovaensis*, иногда представленных с высоким обилием (1, 1.2 – см. табл. 14). В остальном эта ассоциация очень сходна с описанной выше ассоциацией *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis*, при-

<sup>5</sup> Базионим: *Noeggerathiopsis sylovaensis* Neuburg [Нейбург, 1965, с. 37–38, табл. XVIII (фиг. 1 – голотип); табл. XIX; табл. XXXVIII, фиг. 4, 4a].

С.В. Мейен ранее отнес этот вид к роду *Cordaitea*, мотивировав это отсутствием дорзальных желобков у его голотипа и некоторых образцов из типовой выборки [Мейен, 1965, с. 41; 1966, с. 82]). У других экземпляров из типовой выборки желобки обнаружены, что дало ему основание предположить гетерогенность типового материала вида [там же]. Внимательное изучение голотипа показывает, что ввиду неудовлетворительной сохранности однозначно заключить об отсутствии у него дорзальных желобков невозможно. Более того, из наблюдений над находящимися на одном штуфе с голотипом экземплярами, по-видимому, принадлежащими одному с ним виду, скорее можно заключить о наличии дорзальных желобков у голотипа. Во всяком случае, у некоторых из этих экземпляров желобки несомненно имеются и трудность их идентификации у голотипа может быть, на наш взгляд, удовлетворительно объяснена с точки зрения формы сохранности этих листьев. В соответствии с этим мы относим рассматриваемый вид к роду *Rufloreta* и вводим соответствующую новую комбинацию.

| Субассоциации                                                 | C. b.-R. s. typicum | C. b.-R. s. rufloretosum synensis |
|---------------------------------------------------------------|---------------------|-----------------------------------|
| <b>Количество описаний</b>                                    | 4                   | 2                                 |
| <b>Д. в. субасс. C. b.-R. s. typicum</b>                      |                     |                                   |
| <i>Pursongia</i> sp.                                          | IV                  |                                   |
| <i>Danaeites petschoricus</i>                                 | I                   |                                   |
| <i>Pecopteris helenaeana</i>                                  | I                   |                                   |
| <i>Wattia</i> sp.                                             | I                   |                                   |
| <b>Д. в. субасс. C. b.-R. s. rufloretosum synensis</b>        |                     |                                   |
| <i>Cordaitea candalepensis</i>                                | II                  | II                                |
| <i>Rufloreta synensis</i>                                     | II                  | II                                |
| <i>Suchoviella synensis</i>                                   |                     | II                                |
| <i>Samaropsis synensis</i>                                    |                     | II                                |
| <i>Pecopteris synica</i>                                      |                     | I                                 |
| <i>Samaropsis ex gr. subelegans</i>                           |                     | I                                 |
| <i>Glottophyllum synense</i>                                  |                     | I                                 |
| <b>Д. в. асс. Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis</b>     |                     |                                   |
| <i>Rufloreta sylovaensis</i>                                  | IV                  | II                                |
| <b>Д. в. союза Rufloretion synensis</b>                       |                     |                                   |
| <i>Cordaitea</i> sp. пещорского облика                        | III                 | II                                |
| <i>Cordaitea clercli</i>                                      | III                 | I                                 |
| <i>Bardocarpus superus</i>                                    | II                  | II                                |
| <i>Zamipteris elongata</i>                                    | II                  | I                                 |
| <i>Cordaitea brevis</i>                                       | IV                  |                                   |
| <i>Samaropsis erunakovensis</i>                               | II                  |                                   |
| <i>Permotheca</i> sp.                                         | I                   |                                   |
| <b>Д. в. союза Phylladodermion</b>                            |                     |                                   |
| <i>Phylladoderma</i> spp.                                     | II                  |                                   |
| <i>Cardiolepis</i> sp.                                        | I                   |                                   |
| <i>Nucicarpus</i> sp.                                         | I                   |                                   |
| <b>Прочие виды</b>                                            |                     |                                   |
| <i>Lepeophyllum</i> spp.                                      | IV                  | II                                |
| <i>Pecopteris</i> spp.                                        | II                  |                                   |
| <i>Rufloreta obovata</i>                                      | I                   | I                                 |
| <i>Crassinervia</i> sp.                                       | I                   |                                   |
| <i>Nephropsis</i> sp.                                         | I                   |                                   |
| <i>Cordaicladus</i> sp.                                       | I                   |                                   |
| <i>Pechorostrobus bogovii</i>                                 | I                   |                                   |
| <i>Pecopteris compta</i>                                      | I                   |                                   |
| <i>Rufloreta</i> sp., по микроструктуре сходная с воркутскими |                     | I                                 |
| <i>Samaropsis petschorica</i>                                 | I                   |                                   |

чем отличия касаются не столько флористического состава, сколько относительного обилия видов в соответствующих фитоориктоценозах (ср. табл. 10 и 14). В частности, в захоронениях описываемой ассоциации с более высоким обилием встречаются листья *Cordaite brevis*. Листья *Cordaite clericii* и *Zamipteris elongata* представлены в них, напротив, с меньшим постоянством и обилием.

**Субассоциация *Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis typicum* Ignatiev, subass. nov.**

Табл. 13, 14

**Номенклатурный тип** – описание 39 в табл. 14.

**Диагностические виды** – *Danaeites pet-schoricus*, *Pecopteris helenaeana*, *Wattia* sp.

**Описание** совпадает с описанием ассоциации *Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis* (см. выше).

**Синтаксономические замечания.** Описываемая субассоциация является географической вариацией ассоциации *Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis*, распространенной в пределах Средне-Адзвинского месторождения. Положение границ ареала этой субассоциации за пределами указанной территории нуждается в специальном исследовании, диагностические виды субассоциации являются одновременно частью диагностического блока видов субассоциации *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis typicum* (см. выше; табл. 9), которая непосредственно сменяет описываемую ассоциацию вверх по разрезу. Таким образом, в процессе филоценогенеза эти элементы сохраняют свое диагностическое значение.

В фитоориктоценозах списываемой субассоциации в качестве примеси встречаются диагностические виды союза *Phylladodermion* (табл. 14, описания 37 и 39).

**Субассоциация *Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis ruflorietosum synensis* Ignatiev, subass. nov.**

Табл. 13, 14

**Номенклатурный тип** – описание 12 в табл. 14.

**Название субассоциации** – от вида *Rufloria synensis*.

**Диагностические виды** – *Cordaite candalepensis*, *Rufloria synensis*, *Suchoviella synensis*,

*Samaropsis synensis*, *Pecopteris synica*, *Samaropsis* ex gr. *subelegans*, *Glottophyllum synense*.

**Описание.** То же, что у ассоциации *Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis* (см. выше).

**Синтаксономические замечания.** Диагностическими отличиями описываемой субассоциации является присутствие видов, характеризующих сменяющую ее в разрезе субассоциацию *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis rhipidopsetosum ginkgoides* (*Suchoviella synensis*, *Samaropsis synensis*, *Pecopteris synica*, *Samaropsis* ex gr. *subelegans*, *Glottophyllum synense*) и союз *Rufloria synensis* (*Cordaite candalepensis*, *Rufloria synensis*), причем эти виды встречаются с постоянством и обилием, характерными для фитоориктоценозов ассоциации *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis* – 1, 1.2 (см. табл. 10 и 14).

Имеющиеся данные не позволяют составить представления о диапазоне стратиграфического и географического распространения описываемой субассоциации. В разрезе по р. Большая Сыня изученные захоронения субассоциации приурочены к нижней части интервала распространения субассоциации *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis rhipidopsetosum ginkgoides*. Этим, вероятно, объясняется их флористическое сходство, отраженное в диагнозе описываемой субассоциации. Можно предположить, что в указанном интервале разреза отражены поздние стадии смены кордаитовых сообществ ассоциации *Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis* сообществами ассоциации *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis*.

Из общего сравнения флористического состава кордаитовых захоронений в разрезах по рр. Большая Сыня и Адзъва можно сделать вывод о том, что из диагностических видов описываемой субассоциации *Pecopteris synica*, *Samaropsis* ex gr. *oblongata* и *Glottophyllum synense* отражают ее географические особенности – они неизвестны в адзвинском разрезе. Остальные диагностические виды, возможно, отражают лишь стратиграфическое положение изученных захоронений и являются общей чертой с субассоциацией *Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis typicum* в интервалах разреза, представляющих «переходную зону» между ассоциациями *Cordaito brevis-Ruflorietum sylovaensis* и *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis*.

**Адреса местонахождений** (табл. 14):

36 – Печорское Приуралье, р. Большая Сыня (левый приток р. Уса – рис. 1, 1), правый берег в

Ассоциация *Cordaito brevis*-*Ruflorietum sylovaensis*.  
 Субассоциации *C. b.-R. s. typicum* и *C. b.-R. s. ruflorietosum synensis*

| Субассоциации                                                                                     | <i>C. b.-R. s. typicum</i> |      |     |    | Постоянство | <i>C. b.-R. s. ruflorietosum synensis</i> |      | Постоянство |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------|------|-----|----|-------------|-------------------------------------------|------|-------------|
| Номер описания                                                                                    | 38                         | 39** | 35* | 37 |             | 36                                        | 12** |             |
| Количество образцов                                                                               | 27                         | 13   | 54  | 8  |             | 53                                        | 17   |             |
| Число видов                                                                                       | 10                         | 15   | 15  | 9  |             | 11                                        | 13   |             |
| <b>Д. в. субасс. <i>Cordaito brevis</i>-<i>Ruflorietum sylovaensis typicum</i></b>                |                            |      |     |    |             |                                           |      |             |
| <i>Pursongia</i> sp.                                                                              | e                          | e    | u   | +  | IV          |                                           |      |             |
| <i>Danaeites petschoricus</i>                                                                     |                            |      | .2  |    | I           |                                           |      |             |
| <i>Pecopteris helenaeana</i>                                                                      |                            |      | 3   |    | I           |                                           |      |             |
| <i>Wattia</i> sp.                                                                                 |                            | e    |     |    | I           |                                           |      |             |
| <b>Д. в. субасс. <i>Cordaito brevis</i>-<i>Ruflorietum sylovaensis ruflorietosum synensis</i></b> |                            |      |     |    |             |                                           |      |             |
| <i>Cordaitea candalepensis</i>                                                                    | 1                          | ? u  |     |    | II          | 1.2                                       | 1    | II          |
| <i>Rufloria synensis</i>                                                                          |                            | u    | u   |    |             | 1.2                                       | 1    | II          |
| <i>Suchoviella synensis</i>                                                                       |                            |      |     |    |             | u                                         | e    | II          |
| <i>Samaropsis synensis</i>                                                                        |                            |      |     |    |             | u.2                                       | e.2  | II          |
| <i>Pecopteris synica</i>                                                                          |                            |      |     |    |             |                                           | 3    | I           |
| <i>Samaropsis ex gr. subelegans</i>                                                               |                            |      |     |    |             |                                           | u    | I           |
| <i>Glottophyllum synense</i>                                                                      |                            |      |     |    |             | ? u                                       |      | I           |
| <b>Д. в. асс. <i>Cordaito brevis</i>-<i>Ruflorietum sylovaensis</i></b>                           |                            |      |     |    |             |                                           |      |             |
| <i>Rufloria sylovaensis</i>                                                                       | 1                          | e    | 1.2 | e  | IV          | e                                         | ? u  | II          |
| <b>Д. в. союза <i>Ruflorion synensis</i></b>                                                      |                            |      |     |    |             |                                           |      |             |
| <i>Cordaitea</i> sp. печорского облика                                                            | e                          | .2   | .2  |    | III         | .2                                        | 3    | II          |
| <i>Cordaitea clercii</i>                                                                          |                            | e    | e   | e  | III         |                                           | ? u  | I           |
| <i>Bardocarpus superus</i>                                                                        | u                          |      | e   |    | II          | u                                         | e.2  | II          |
| <i>Zamiopteris elongata</i>                                                                       |                            |      | u   | +  | II          |                                           | u    | I           |
| <i>Cordaitea brevis</i>                                                                           | u                          | 1    | e   | 1  | IV          |                                           |      |             |
| <i>Samaropsis erunakovensis</i>                                                                   | .2                         | u    |     |    | II          |                                           |      |             |
| <i>Permothea</i> sp.                                                                              |                            | e    |     |    |             |                                           |      |             |
| <b>Д. в. союза <i>Phylladodermion</i></b>                                                         |                            |      |     |    |             |                                           |      |             |
| <i>Phylladoderma</i> spp.                                                                         |                            | .2   |     | u  | II          |                                           |      |             |
| <i>Cardiolepis</i> sp.                                                                            |                            | e    |     |    | I           |                                           |      |             |
| <i>Nucicarpus</i> sp.                                                                             |                            | u    |     |    | I           |                                           |      |             |
| <b>Прочие виды</b>                                                                                |                            |      |     |    |             |                                           |      |             |
| <i>Lepeophyllum</i> spp.                                                                          | u                          | u    | u   | +  | IV          | u                                         | e    | II          |
| <i>Pecopteris</i> spp.                                                                            | u                          | u    |     |    | II          |                                           |      |             |
| <i>Rufloria obovata</i>                                                                           |                            |      | 1   |    | I           | e                                         |      | I           |

Кроме того, единично встречены: *Crassinervia* sp. (37), *Nephropsis* sp. (38), *Cordaicladus* sp. (35), *Pechorostrobus bogovii* (35), *Pecopteris compta* (37), *Rufloria* sp., по микроструктуре сходная с воркутскими (36), *Samaropsis petschorica* (35).

\* – номенклатурный тип ассоциации

\*\* – номенклатурные типы субассоциаций

4,5 км выше устья р. Красный Камень, обнажение 62, слой 9; печорская серия, аналоги тальбейской свиты; верхняя пермь, предположительно казанский ярус; коллекция 4742, образцы 48–57, 114–154, 1387–1388;

12 – там же, слой 31; коллекция 4742, образцы 4–14, 45–47, 155–158;

37 – Печорский бассейн, р. Адзъва (правый приток р. Уса – рис. 1, 3), левый берег в 90 км выше устья, обнажение Ч-34, слой 34; печорская серия, тальбейская свита; верхняя пермь, предположительно казанский ярус; коллекция 4735, образцы 390–397; описание дополнено определениями С.К. Пухонто – *Lepeophyllum* sp., *Crassinervia* sp., *Pecopteris synica*, *Zamiopteris elongata*;

38 – там же, обнажение П-1, слой 1; коллекция 4735, образцы 417–443;

39 – там же, слой 2; коллекция 4735, образцы 444–456;

35 – там же, обнажение Ч-4, слои 46–51; коллекция 4735, образцы 327–380.

Нумерация обнажений и слоев как в описаниях ассоциации *Peltaspermo-Callipteretum adzvensis* (см. выше), за исключением описаний 38 и 39, где она принадлежит автору и дана по его неопубликованному полевому описанию соответствующего обнажения.

#### Ассоциация *Ruflorietum obovatae*

**Ignatiev, ass. nov.**

Табл. 15

**Номенклатурный тип** – описание 15 в табл. 15.

**Название ассоциации** – от вида *Rufloria obovatae* (Neuburg) S. Meyen.

**Диагностические виды** – *Rufloria obovata*, *Rufloria* sp. воркутского облика, *Cordaite* sp., сходный с *C. clercii*, *Wattia rara* Pukhonto, *W. sejedaensis* Pukhonto.

**Описание.** Гетеромерные фитоориктоценозы, приуроченные к флороносным телам различной формы или образующие захоронения кровельного типа, реже тонкие слои из листьев и других дисперсных органов. Захоронения беспорядочные, обычно олиго- или полидоминантные. Вмещающие отложения представлены различными пойменными фациями.

**Синтаксономические замечания.** Главным диагностическим отличием описываемой ассоциации является доминирование среди остатков листьев кордаитов *Rufloria obovata* и *Rufloria* sp. воркутского облика с тонкими параллельными

дорзальными желобками без укрепляющих тяжей [как у *R. deržavinii* (Neuburg) S. Meyen, *R. recta* (Neuburg) S. Meyen и других сходных по микроструктуре видов]. Смесь этих листьев нередко образует кровли и тонкие слоенки (см., например, описания 13<sup>1</sup> и 15<sup>1</sup> в табл. 15).

Виды *Wattia rara* и *W. sejedaensis*, возможно, имеют более локальное распространение, чем указанные виды руфлорий, поэтому нельзя исключить, что в будущем их придется рассматривать как диагностические виды соответствующей субассоциации.

Диагностические виды союза *Ruflorion synensis*, определяющие положение описываемой ассоциации в системе высших синтаксонов кордаитовых фитоориктоценозов, встречаются в относящихся к ней захоронениях с невысоким постоянством и обилием, что отражает, с одной стороны, ее «переходный характер» между типичными по флористическому составу ассоциациями этого союза (*Cordaito brevis*-*Ruflorietum sylovaensis* и *Cordaito candalepensis*-*Ruflorietum synensis*) и более древними фитоориктоценозами воркутской серии (см. ниже), а с другой – ее несомненно верхнепермский, «печорский» облик. Последнее обстоятельство подчеркивают встреченные в единичных захоронениях «печорские элементы» – *Samaropsis synensis*, *S. petschorica* и *Pecopteris compta* (табл. 15). В то же время также единично встречены и типично «воркутские» виды – *Zamiopteris* sp. воркутского облика, *Pecopteris antriscifolia* Zalesky и *Psygmodiphyllum* sp. (табл. 15).

В качестве примесей в фитоориктоценозах описываемой ассоциации встречаются диагностические виды союзов *Phylladodermion* и *Callipterion adzvensis*, причем листья *Comia* sp. с довольно высоким постоянством (табл. 15).

**Адреса местонахождений** (табл. 15):

10<sup>1</sup> – Печорский бассейн, р. Адзъва (правый приток р. Уса – рис. 1, 3), левый берег в 90 км выше устья, обнажение Ч-41, слой 316; печорская серия, сейдинская свита; верхняя пермь, уфимский или казанский яруса; коллекция 4735, образцы 102–111; описание дополнено определениями С.К. Пухонто – *Cordaite* sp. печорского облика, *Bardocarpus superus*, *Cordaite clercii*, *Phylladoderma* sp., *Nucicarpus piniformis*, *Pecopteris* sp., *Wattia sejedaensis* и *W. rara*.

13<sup>1</sup> – там же, правый берег, обнажение Ч-39, слой 2; коллекция 4735, образцы 165–170, 282–291;

15<sup>1</sup> – там же, обнажение Ч-40, слой 12; коллекция 4735, образцы 177–217, 221, 243–252,

Таблица 15

Ассоциация *Ruflorietum obovatae*

| Номер описания                                   | 12 <sup>1</sup> | 13 <sup>1</sup> | 14 <sup>1</sup> | 10 <sup>1</sup> | 15 <sup>1*</sup> | Постоянство        |
|--------------------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|--------------------|
| Количество образцов                              | 3               | 16              | 2               | 10              | 60               |                    |
| Число видов                                      | 4               | 4               | 6               | 17              | 15               |                    |
| <b>Д. в. асс. <i>Ruflorietum obovatae</i></b>    |                 |                 |                 |                 |                  |                    |
| <i>Rufloria obovata</i>                          | u               | .4              |                 |                 | .4               | III <sup>u-4</sup> |
| <i>Rufloria</i> sp. воркутского облика           | .4              | .4              | u               | e               | .4               | V <sup>u-4</sup>   |
| <i>Cordaite</i> sp., сходный с <i>C. clercii</i> |                 |                 |                 | e               | 1                | II                 |
| <i>Wattia rara</i>                               |                 |                 |                 | u               |                  | I                  |
| <i>Wattia sejedaensis</i>                        |                 |                 |                 | u               |                  | I                  |
| <b>Д. в. союза <i>Ruflorion synensis</i></b>     |                 |                 |                 |                 |                  |                    |
| <i>Cordaite</i> sp. печорского облика            |                 |                 |                 | +               | 1                | II                 |
| <i>Rufloria synensis</i>                         |                 |                 |                 |                 | .2               | I                  |
| <i>Cordaite clercii</i>                          |                 |                 |                 | +               |                  | I                  |
| <i>Bardocarpus superus</i>                       |                 |                 |                 | u               |                  | I                  |
| <i>Zamiopteris elongata</i>                      |                 |                 | u               |                 |                  | I                  |
| <b>Д. в. союза <i>Callipterion adzvensis</i></b> |                 |                 |                 |                 |                  |                    |
| <i>Comia</i> sp.                                 | +               | u               |                 | u               | ? u              | IV                 |
| <i>Callipteris</i> sp.                           |                 |                 | u               | ? u             |                  | II                 |
| <i>Cordaicarpus</i> sp.                          |                 |                 |                 | u               |                  | I                  |
| <b>Д. в. союза <i>Phylladodermion</i></b>        |                 |                 |                 |                 |                  |                    |
| <i>Phylladoderma</i> sp.                         | e               |                 |                 | +               |                  | II                 |
| <i>Nucicarpus</i> sp.                            |                 |                 |                 | +               |                  | I                  |
| <b>Прочие виды</b>                               |                 |                 |                 |                 |                  |                    |
| <i>Pecopteris</i> spp.                           |                 | u               | u               | +               | 1                | IV                 |

Кроме того, единично встречены: *Crassinervia* sp. (14<sup>1</sup>), *Samaropsis synensis* (15<sup>1</sup>), *Pecopteris compta* (15<sup>1</sup>), *Wattia* sp. (15<sup>1</sup>), *Zamiopteris* sp. воркутского облика (10<sup>1</sup>), *Pecopteris antriscifolia* (10<sup>1</sup>), *Samaropsis burundukensis* (10<sup>1</sup>), *Pecopteris obtusa* (15<sup>1</sup>), *Prynadaeopteris* sp. (15<sup>1</sup>), *Samaropsis pet-schorica* (14<sup>1</sup>), *Todites* sp. (15<sup>1</sup>), *Psygmodophyllum* sp. (15<sup>1</sup>), *Thamnopteris* sp. (10<sup>1</sup>), *Asterotheca* sp. (15<sup>1</sup>).

\* – номенклатурный тип ассоциации

261, 272–278; описание дополнено определениями С.К. Пухонто – *Samaropsis synensis*, *Psygmodophyllum* sp., *Prynadaeopteris* sp., *Pecopteris compta*, *P. obtusa*, *Todites* sp., *Asterotheca* (?) sp.;

14<sup>1</sup> – там же, слои 07–08; коллекция 4735, образцы 222–223;

12<sup>1</sup> – там же, слои 020–022; коллекция 4735, образцы 279–281; описание дополнено определением С.К. Пухонто – *Comia* sp.

Нумерация обнажений и слоев соответствует принятой в описаниях ассоциации *Peltaspermo-Callipteretum adzvensis* (см. выше). Исключение составляет описание 13<sup>1</sup>, в котором номер обнажения дан по А.А. Чернову [1932], а нумерация

слоев дана по неопубликованному полевому описанию С.К. Пухонто (1984 г.).

### Фитоориктоценоны воркутской серии Печорского бассейна

При написании настоящей работы в распоряжении автора не было достаточно представительного материала по фитоориктоценозам воркутской серии Печорского бассейна. В то же время имеющиеся данные по примерно двум десяткам захоронений были обработаны методом Браун-Бланке, намечены фитоориктоценоны и их определенная иерархизация, но из-за неполноты



Таблица 16

Характеризующая таблица фитоориктоценозов из отложения воркутской серии перми Печорского бассейна

| Фитоориктоценозы                                         | С              | В              |                | А              |                |                |                |
|----------------------------------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Номер описания                                           | 4 <sup>1</sup> | 7 <sup>1</sup> | 9 <sup>1</sup> | 3 <sup>1</sup> | 1 <sup>1</sup> | 2 <sup>1</sup> | 6 <sup>1</sup> |
| Количество образцов                                      | 35             | 26             | 75             | 20             | 98             | 34             | 37             |
| Число видов                                              | 13             | 4              | 5              | 9              | 11             | 8              | 4              |
| <b>Блок видов, объединяющих фитоориктоценозы А, В, С</b> |                |                |                |                |                |                |                |
| <i>Zamipteris</i> sp. воркутского облика                 |                | 1              | е              | u              | u              |                | 1              |
| <i>Cordaite</i> sp. воркутского облика                   |                |                |                |                |                | .2             | е              |
| <i>Pecopteris antriscifolia</i>                          | 1              |                |                | 1              | 1              | е              |                |
| <i>Sulcinephropsis</i> sp.                               | е              |                | u              |                | u              |                |                |
| <i>Psygmodphyllum expansum</i>                           | u              |                |                | u              |                |                |                |
| <b>«Диагностические виды» фитоориктоценоза А</b>         |                |                |                |                |                |                |                |
| <i>Ruflorea loriformis</i>                               | 3              |                |                |                |                |                |                |
| <i>Samaropsis burundukensis</i>                          | .2             |                |                |                |                |                |                |
| <b>«Диагностические виды» фитоориктоценоза В</b>         |                |                |                |                |                |                |                |
| <i>Ruflorea recta</i>                                    |                | .2             | .4             |                |                |                |                |
| <i>Samaropsis polymorpha</i>                             |                | е              | .2             |                |                |                |                |
| <b>«Диагностические виды» фитоориктоценоза С</b>         |                |                |                |                |                |                |                |
| <i>Ruflorea deržavinii</i>                               |                |                |                | 1              | 3.4            | 3              | u              |
| <i>Cordaite singularis</i>                               | +              |                |                | .2             | 3.4            |                |                |
| <i>Samaropsis triquetra</i>                              |                |                |                | u              | 1              |                | u              |
| <i>Samaropsis frigida</i>                                |                |                |                | u              |                | u              |                |
| <i>Sylvella alata</i>                                    |                |                |                | е              |                | е              |                |
| <b>Д. в. союза Phylladodermion</b>                       |                |                |                |                |                |                |                |
| <i>Phylladoderma</i> spp.                                | u              |                |                |                |                | +              |                |
| <i>Nucicarpus</i> sp.                                    |                |                |                |                |                | е              |                |

Кроме того, единично встречаются: *Lepeophyllum* sp. (1<sup>1</sup>), *Nephropsis* sp. (1<sup>1</sup>), *Cordaicladus* sp. (4<sup>1</sup>), *Pecopteris* sp. (7<sup>1</sup>), *Pecopteris helenaeana* (4<sup>1</sup>), *Wattia* sp. (4<sup>1</sup>), *Todites* sp. (4<sup>1</sup>), *Gaussia* sp. ? (9<sup>1</sup>), *Cordaite ensiformis* (1<sup>1</sup>), *Krylovia* sp. (3<sup>1</sup>), *Viatcheslavia vorcutensis* (1<sup>1</sup>), *Ginkgophyllum* sp. (2<sup>1</sup>), *Asterotheca kojimensis* (4<sup>1</sup>), *Samaropsis vorcutana* (4<sup>1</sup>).

данных пришлось отказаться от установления соответствующих парасинтаксонов. Представляется целесообразным привести здесь краткую характеристику выделенных фитоориктоценозов, чтобы наметить закономерности в изменениях флористического состава фитоориктоценозов в пределах воркутской серии и попытаться реконструировать филоценогенетические связи сообществ верхней перми с предшествующей растительностью.

Полученные результаты представлены на табл. 16. Выделены 3 фитоориктоценоза (обозначены на таблице латинскими буквами А, В и

С), каждый из которых характеризуется условным набором диагностических видов.

**Фитоориктоценоз А**, «диагностическими видами» которого являются листья *Ruflorea loriformis* (Neuburg) S. Meyen и семена, по видимому, тех же растений *Samaropsis burundukensis* Neuburg (= *S. postfrigida* Dombrovskaya), известен в единственном захоронении, приуроченном к самым низам печорской серии в адзвинском разрезе. Он дает представление о флористическом составе кордаитовых фитоориктоценозов, предшествовавших ассоциации *Rufloretum obovatae*. В этом фитоориктоценозе, отли-

чающемся обилием прекрасной сохранности остатков, полностью отсутствуют диагностические виды союза *Ruflorion synensis*, а один из главных диагностических видов ассоциации *Ruflorietum obovatae* – *Rufloria obovata* – представлен единичными экземплярами. В то же время, среди листьев кордаитов доминируют *Rufloria loriformis*, которые по микроструктуре имеют типично воркутский облик. Вероятно, многие *Rufloria* sp. воркутского облика в фитоориктоценозах ассоциации *Ruflorietum obovatae* относятся к *Rufloria loriformis*. Интересно отметить наличие единичных остатков *Phylladoderma* sp., притом что фитоориктоценозы союза *Phylladodermion* появляются значительно выше по разрезу в верхах сейдинской свиты (обнажение Ч-40).

**Фитоориктоценоз В** («диагностические виды» – *Rufloria recta* (Neuburg) S. Meyen и *Samaropsis polymorpha* Neuburg – также, по-видимому, листья и семена одного растения), приуроченный к верхам интинской свиты, охватывает фитоориктоценозы, предшествующие по времени фитоориктоценозу А. «Печорского» облика руфлории, в первую очередь *Rufloria obovata*, отсутствуют. Значительный удельный вес в составе фитоориктоценозов имеют типично «воркутские» виды – крупнолистные *Zamiopteris* sp. воркутского облика и др.

**Фитоориктоценоз С** («диагностические виды» – *Rufloria deržavinii* (Neuburg) S. Meyen, *Cordaites singularis* (Neuburg) S. Meyen, *Samaropsis triquetra* Zalesky, *S. frigida* Neuburg и *Sylvella alata* Zalesky) представлен в наших материалах наиболее полно. Захоронения относятся к двум районам Печорского бассейна – гряде Чернышова (адзвинский разрез) и району г. Воркута (см. ниже; рис. 1, 3, 4), что позволяет в какой-то мере представить географическое положение и размеры ареала фитоориктоценоза С. В стратиграфическом плане эти захоронения относятся к рудницкой подсвите лекворкутской свиты и ее аналогам. Таким образом, фитоориктоценоз С показывает состав более древних, чем фитоориктоценоз В кордаитовых фитоориктоценозов. Заслуживает, опять же, внимания наличие в одном захоронении (описание 2<sup>1</sup>, табл. 16) остатков *Phylladoderma* sp. и *Nucicarpus* sp.

Выделяется блок видов [*Zamiopteris* sp. воркутского облика, *Cordaites* sp. воркутского облика, *Pecopteris antriscifolia*, *Sulcinephropsis* sp., *Psygmodiophyllum expansum* (Ad. Brongniart) Zalesky], объединяющих выделенные фитоорикто-

ценоны. Это типичные «воркутские» виды, не встречающиеся или очень редко встречающиеся в отложениях печорской серии. В последнем случае их находки приурочены главным образом к самым ее низам. Их постоянство и обилие несколько снижается при переходе от фитоориктоценоза С ко все более молодым фитоориктоценозам В и А. Аналогичное постепенное «становление» блока диагностических видов союза *Ruflorion synensis* наблюдается при переходе от ассоциации *Ruflorietum obovatae* к ассоциации *Cordaito candalepensis-Ruflorietum synensis*.

**Адреса местонахождений** (табл. 16):

1<sup>1</sup> – Печорский бассейн, г. Воркута (рис. 1, 4), правый берег р. Воркута напротив пос. Рудник, обнажение 37, породы пакета N; воркутская серия, рудницкая подсвита лекворкутской свиты; нижняя пермь, кунгурский или уфимский ярус; коллекция 4736, образцы 1–97;

3<sup>1</sup> – там же, р. Адзья (правый приток р. Уса – рис. 1, 3), левый берег в 90 км выше устья, обнажение Ч-32, в 10 м ниже подошвы угольного пласта 112; коллекция 4735, образцы 3–22;

6<sup>1</sup> – там же, слой 149; коллекция 4735, образцы 23–59;

4<sup>1</sup> – там же, обнажение Ч-41, слой 280; самые низы печорской серии; предположительно уфимский ярус верхней перми; коллекция 4735, образцы 68–101, 161; описание дополнено определениями С.К. Пухонто – *Cordaites singularis*, *Todites* sp., *Astherotheca kojimensis* Fefilova, *Samaropsis vorcutana* Neuburg, *Wattia* sp.;

2<sup>1</sup> – там же, обнажение Ч-38, слой 16; аналоги рудницкой подсвиты лекворкутской свиты; кунгурский или уфимский ярус перми; коллекция 4735, образцы 127–160;

7<sup>1</sup> – там же, Интинское месторождение (рис. 1, 2), шахта 9, кровля угольного пласта X; воркутская серия, интинская свита, пакет N; предположительно уфимский ярус; коллекция 3090, образцы 163–188;

9<sup>1</sup> – там же, отвалы шахты 9, породы кровли угольного пласта X; коллекция 3030, образцы 100–174.

Нумерация обнажений в описаниях 3<sup>1</sup>, 6<sup>1</sup>, 4<sup>1</sup> и 2<sup>1</sup> та же, что в описаниях ассоциации *Peltaspermo-Callipteretum adzvensis* (см. выше). То же относится к нумерации слоев в этих описаниях, за исключением описания 2<sup>1</sup>, где последняя дана по неопубликованному полевому описанию А.М. Ануфриева (1984 г.). В описании 1<sup>1</sup> номер обнажения дан по Т.Н. Пономареву [1938].

## Заключительные замечания

В заключение я хотел бы привлечь внимание читателей к нескольким важным теоретическим выводам из изложенного.

1. Древние растительные сообщества являются объектом не одних только умозрительных реконструкций. Подобно растительным индивидам и таксонам растений они сохраняются в ископаемом состоянии.

Остатками древних растительных сообществ являются фитоориктоценозы, прежде всего автотонные и гипавтотонные, состав которых отражает первичные пространственные отношения, относительное обилие, органические (прижизненные) и ценотические связи материнских растений.

Несмотря на весьма значительные потери информации, фитоориктоценозы не являются своего рода *lusus naturae*, продуктами деятельности тафономических факторов, нередко обедняющих и искажающих их флористический состав. Даже наиболее обедненные фитоориктоценозы, подвергшиеся глубокой избирательной сортировке, все равно отражают состав исходных сообществ.

Континуальная природа древней растительности, отсутствие резких переходов между типами палеоценозов, размытость ценотических границ, по всей видимости, отражаются во флористическом составе фитоориктоценозов, порождая своего рода «фитоориктоценотический континуум» («размытость» основных типов фитоориктоценозов), увеличивают выбраковку «нетипичных» описаний, но при этом не делают невозможной ценотически и экологически осмысленную типизацию фитоориктоценозов.

К тому же, континуальность древнего растительного покрова, по всей вероятности, не оставалась постоянной на протяжении геологического времени. Как писал С.В. Мейен [2003, с. 126] в письме к Б.М. Миркину от 19 июня 1986 года, «вроде бы получается, что чем древнее фитохория, тем более дискретны 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».

\* \* \*

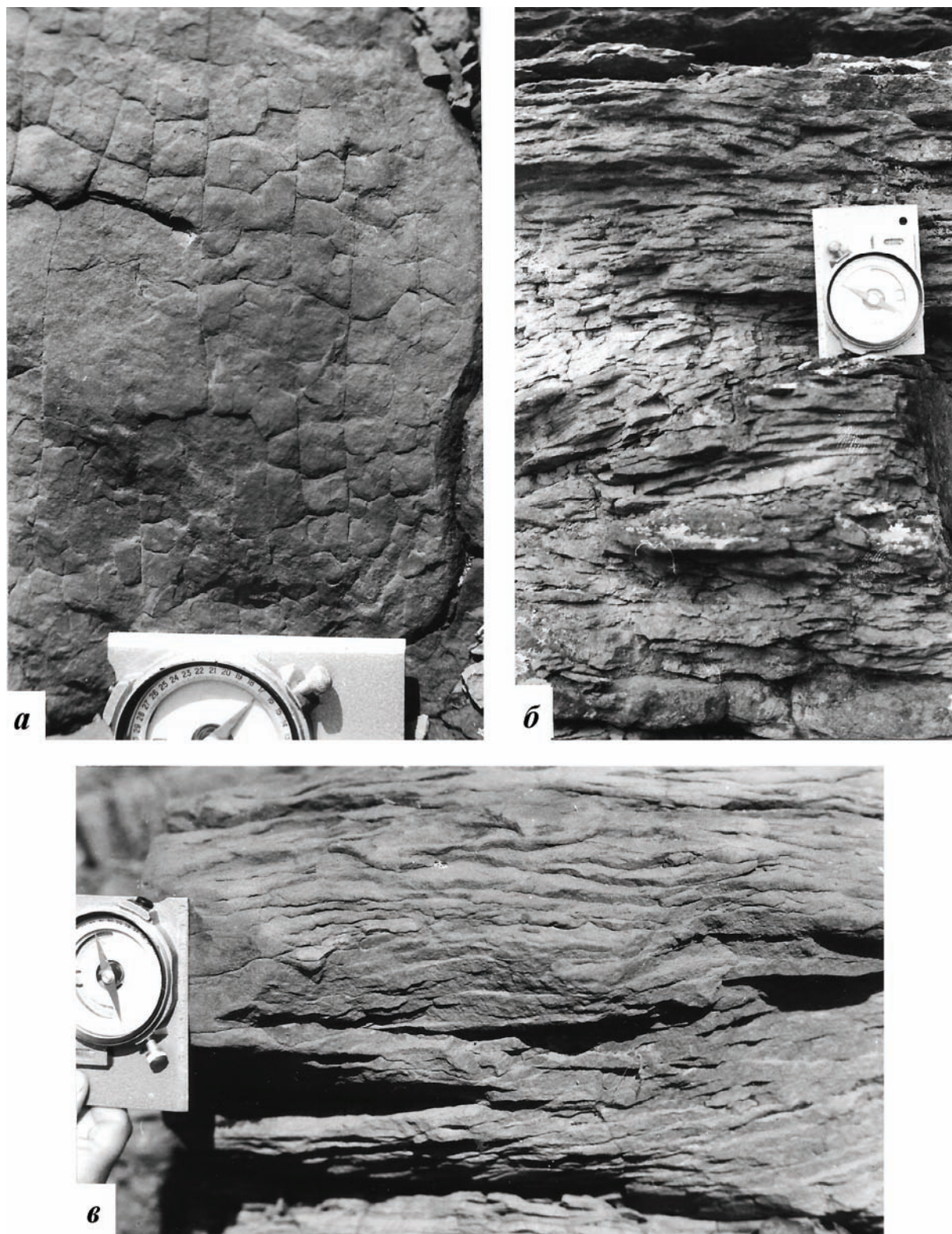
Ярким примером сказанного является описанная выше субассоциация *Cordaito candalepen-*

*sis-Ruflorietum synensis rhipidopsetosum ginkgoides*, сохранившаяся во множественных фитоориктоценозах из слоя 20 обнажения № 62 В.И. Чалышева в разрезе по р. Большая Сыня. Этот слой представляет собой пачку переслаивания волнисто-, косоволнисто- и горизонтально-слоистых зелено-серых мелкозернистых песчаников и алевролитов, формировавшихся в условиях приречной поймы (рис. 4). Мощность пачки составляет около 7 метров.

Флороносные отложения содержат по крайней мере три выдержанных по простиранию горизонта железисто-карбонатных конкреций, образовавшихся вокруг пней ископаемых деревьев, сохранившихся в прижизненном положении (рис. 5). В алевролитно-песчаниковых прослоях между вторым и третьим от основания слоя горизонтами «ископаемого леса» наблюдаются отдельные вертикально стоящие стволы деревьев до 15–20 см в диаметре (рис. 6). Таким образом, весь слой 20 буквально «проткнут» пнями деревьев, представляя собой уникальный природный объект. В линзах песчаников, по-видимому, представляющих собой заполнение стариц и мелких протоков, встречаются поваленные стволы деревьев.

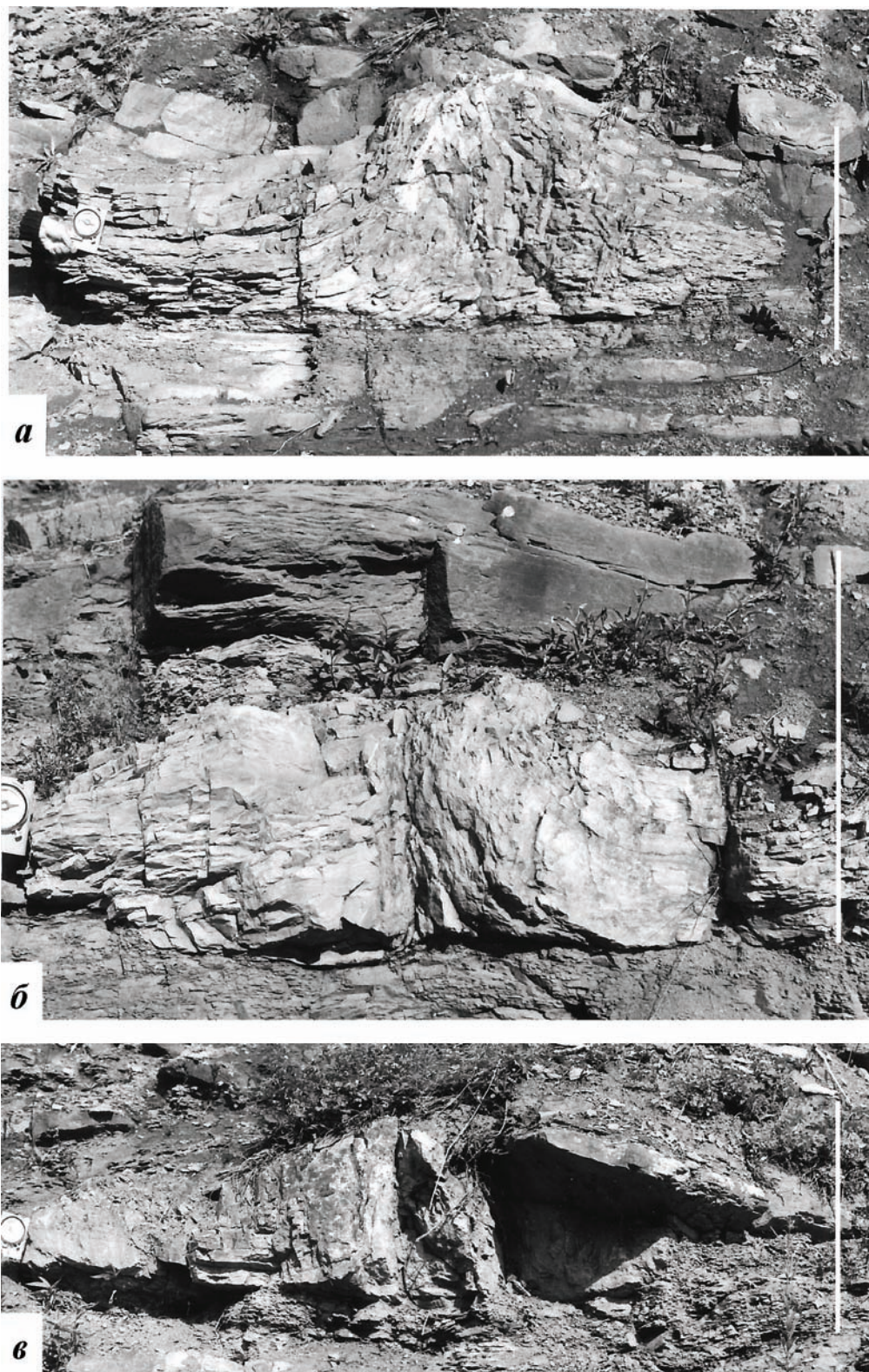
Судя по выдержанности горизонтов конкреций со стволами, рельеф приречной поймы был выровненный, с отдельными мелкими «западинами» между деревьями. В пределах самого нижнего горизонта ископаемого леса расстояние между соседними стволами составляет 0,9–1,5 м. Стволы пикноксилические, разного диаметра и, вероятно, принадлежали нескольким видам растений. Вокруг стволов конкреции пронизаны мелкими корнями, по-видимому, каких-то травянистых форм, возможно – папоротников.

На плоскостях наслоения, непосредственно под стволами обнаружен однообразный гетеромерный комплекс растительных остатков, представляющий, по-видимому, листовую подстилку ископаемого пойменного леса. Среди растительных остатков преобладают листья кордаитовых *Cordaites candalepensis*, *Rufloria synensis*. В меньших количествах встречаются другие кордаитовые формы – *Cordaites brevis*, *C. clercii*, *Cordaites* spp. печорского облика. Обращают на себя внимание крупные чешуи *Crassinervia* spp., мелкие *Lepeophyllum* spp. Местами многочисленны дисперсные семена *Bardocarpus synensis* (принадлежали растениям с листьями *Rufloria*



**Рис. 4.** Отложения, вмещающие фитоориктоценозы субассоциации *Cordaito candalepensis*-*Ruflorietum synpensis rhipidopsetosum ginkgoides* в опорном разрезе перми по р. Большая Сыня (обнажение № 62 В.И. Чалышева, слой 20). Видно переслаивание волнисто-, косоволнисто- и горизонтально-слоистых зелено-серых мелкозернистых песчаников и алевролитов, формировавшихся в условиях внутренней поймы (фиг. б, в). На фиг. а на плоскости наслоения заметны трещины усыхания. Длина длинной стороны горного компаса 10 см





**Рис. 5.** Железисто-карбонатные конкреции, образовавшиеся вокруг оснований стволов деревьев субассоциации *Cordaito candalepensis*-*Ruflorietum synensis rhipidopsetosum ginkgoides* в опорном разрезе перми по р. Большая Сыня (обнажение № 62 В.И. Чалышева, слой 20). На фиг. а, б видно, что пни были занесены 30-сантиметровым слоем мелкозернистого песчаника. Горизонт пней подстилается тонко-косоволнисто- и тонко-горизонтально-слоистыми алевролитами. Длина линейки 50 см





**Рис 6.** Сохранившиеся *in situ* основания стволов деревьев субассоциации *Cordaito candalepensis*-*Ruflorietum synensis rhipidopsetosum ginkgoides* в опорном разрезе перми по р. Большая Сыня (обнажение № 62 В.И. Чалышева, слой 20). Видно, что корни пней на фиг. б и в уходят в грунт под острым углом, что, возможно, связано с достаточно быстрым заносом пойменными осадками. Корни дерева на фиг. а, напротив, расходятся широко в стороны, образуя надежную плоскую опору. Длина длинной стороны горного компаса 10 см

*synensis*), *B. superus*, *Samaropsis erunakovensis* (вероятно, принадлежали растениям с листьями *Cordaitea candalepensis*), *Sylvella* sp., фруктификации *Suchoviella synensis*, *Pechorostrobus bogovii* (обе принадлежали растениям с листьями *Ruffloria synensis*), *Vojnovskya* sp. и другие формы.

Растительные остатки располагаются между пнями ископаемых деревьев без видимой ориентировки и, по всей видимости, захоронены *in situ* или испытали лишь незначительный перенос. В этой ситуации, несмотря на то, что прижизненная связь между пнями деревьев и листовыми остатками во многих случаях не установлена, невозможно допустить, что древесные остатки, дисперсные листья, фруктификации и семена принадлежали разным древним ценозам.

Все это позволяет достаточно уверенно реконструировать лесное сообщество с древесным ярусом, составленным преимущественно кордаитантовыми растениями с листьями *Cordaitea candalepensis* и *Ruffloria synensis*. Судя по остаткам поваленных стволов и дисперсных ветвей, упомянутые выше ангарские кордаиты были представлены невысокими деревьями с искривленными стволами и длинными, плетевидными ветвями, покрытыми следами прикрепления листьев. Внешне они, насколько можно судить, совсем не напоминали стройные высокоствольные формы «корабельного леса», реконструированные Ф.С. Гранд-Эри [Grand'Eury, 1877] из карбона Франции.

Плотный, сплошной травяной покров, по видимому, отсутствовал и был представлен негустыми локальными зарослями папоротников и местами, возможно, членистостебельных.

2. Массовое изучение ископаемых остатков древних фитоценозов с использованием техники метода классификации растительности по Ж. Браун-Бланке позволяет перейти от интуитивных догадок и умозрительных реконструкций к более содержательному исследованию *реальной эволюции* древних растительных сообществ, *реального филоценогенеза*.

Прежде всего, выясняется, что, вопреки мнению Р.Х. Уиттекера [1980] и его единомышленников, эволюция фитоценозов, если не как высоко интегрированных целостностей, то как более или менее устойчивых динамических типов растительных сообществ, все же имела место в геологическом прошлом.

Эта эволюция может быть описана на языке синтаксономии (парасинтаксономии).

3. Изученные растительные ассоциации из перми Печорского бассейна и Приуралья позво-

ляются подметить некоторые характерные черты этого процесса реальной эволюции сообществ.

Филогенетические события, приводившие к формированию новых синтаксонов, судя по всему, были довольно редки, что отмечал еще А.Н. Криштофович [1946]. Филогенез играл в филоценогенезе далеко не главную роль.

При этом филогенетические новации обычно фиксируются не с момента своего появления, а, по всей вероятности, лишь с того времени, когда соответствующие формы начинают давать заметное количество растительных остатков в захоронениях.

Таксономическая амплитуда таких филоценогенетически значимых новаций невелика – во всех описанных случаях это виды, реже – роды.

Во всех известных случаях формирование новых синтаксонов связано с экогенетической экспансией прежних или вновь образовавшихся форм при благоприятных для этого условиях. При этом ранг вновь формирующихся синтаксонов может быть очень высок (до класса включительно).

Примером «филогенетически обусловленных» синтаксонов в перми Печорского бассейна и Приуралья являются сообщества класса *Phylladodermetea*. Как показано автором [Игнатьев И., 2002], к формированию класса привело приобретение кардиолепидиевыми нового типа диаспор – полузамкнутых многосеменных капсул типа *Cardiolepis*, плавающих с помощью воздушного пузыря, и связанного с этим перехода от барохории к гидрохории. Древнейшие кардиолепидиевые<sup>6</sup>, известные из низов сейдинской свиты печорской серии, судя по всему, располагались на открытых пельтоидах и являлись *типичными барохорами*. А сами растения входили в состав ассоциации *Rufflorietum obovatae* и, возможно, каких-то их предковых синтаксонов.

В Печорском угольном бассейне формирование сообществ класса *Phylladodermetea* привело к важным изменениям в составе болотной растительности. Вблизи границы сейдинской и тальбейской свит печорской серии и их аналогов происходит резкое изменение материнского вещества углей, среди которых начинают преобладать пласты, сложенные остатками кардиолепидиевых, в первую очередь, листьями *Phylladoderma* (так называемые «филладодермовые угли»). До этого в составе вещества углей Печорского бассейна преобладали остатки кордаито-

<sup>6</sup> Сем. *Cardiolepidaceae* в понимании С.В. Мейена [1987].

вых растений. Вновь образовавшиеся филладодермовые заросли формировали низинные торфяники мощностью до 20 и более метров.

Как показали проведенные исследования [Игнатьев Д., Игнатьев И., 2001, с. 184], «позднепермская пойменная растительность Большесынинской впадины состояла из двух главных типов сообществ – *кордаитовых лесов*, занимавших более нарушаемые местообитания приречной поймы, и *филладодермовых зарослей*, господствовавших на заболоченных участках удаленной поймы. Возможно, существовал и промежуточный тип, вероятно, кустарниковых сообществ, который тяготел в своем распространении к менее нарушаемому, более обводненному, заболоченным участкам удаленной поймы».

4. Анализ смен состава кордаитовых и филладодермовых сообществ показывает, что в филоценогенезе можно с известной долей условности различать, по меньшей мере, два типа филоценогенетических линий и растительных ассоциаций (рис. 7).

*Экзофилоценогенетические* линии и соответствующие ассоциации складываются при подходящих условиях на основе выходцев из других ассоциаций или рудеральных форм. Их появление в геологической летописи выглядит спонтанным, «скачкообразным» и может трактоваться как *филоценогенетическое новообразование*. *Предковые ассоциации* (путем преобразования состава которых идет формирование новой) у таких линий – отсутствуют. В качестве примеров можно указать описанные выше ассоциации *Phylladodermetum arberi* и *Peltaspermo-Callipterum adzvensis*.

*Эндофилоценогенетические* линии и соответствующие ассоциации возникают в результате постепенного преобразования предковой ассоциации и представляют собой результат смен доминантов и экологических замещений отдельных видов, прежде всего – характерных и диагностических. Развитие эндофилоценогенетических линий выглядит постепенным, предковые и потомковые ассоциации плавно сменяют друг друга во времени на одной и той же территории в сходных условиях среды и осадконакопления.

Примером являются сменяющие друг друга в перми Печорского бассейна и Приуралья ассоциации кордаитовых пойменных лесов *Rufloretum obovatae*, *Cordaito brevis-Rufloretum sylovaensis* и *Cordaito candalepensis-Rufloretum synensis*.

Раз возникнув, экзофилоценогенетические ассоциации могут прекратить свое существование

при неблагоприятных условиях или дать начало потомковым ассоциациям, развивающимся в дальнейшем по эндофилоценогенетическому типу.

Могут ли филоценогенетические последовательности сливаться, давая новые ветви, или дивергировать – остается пока не выясненным.

5. В последовательности сменяющих друг друга ассоциаций, образующих одну филоценогенетическую линию, диагностические виды и их блоки, характеризующие объединяющие эти ассоциации союзы, порядки и классы, складываются постепенно, начиная с наиболее древней из этих ассоциаций, в рамках которой обычно встречаются с невысокими показателями частоты и обилия. В более молодых потомковых ассоциациях эти показатели, как правило, увеличиваются (ср. табл. 10–15).

Формирование новых ассоциаций, субассоциаций и вариантов происходило в основном за счет постепенного выхода на первый план элементов, ранее не занимавших видного места в сообществах.

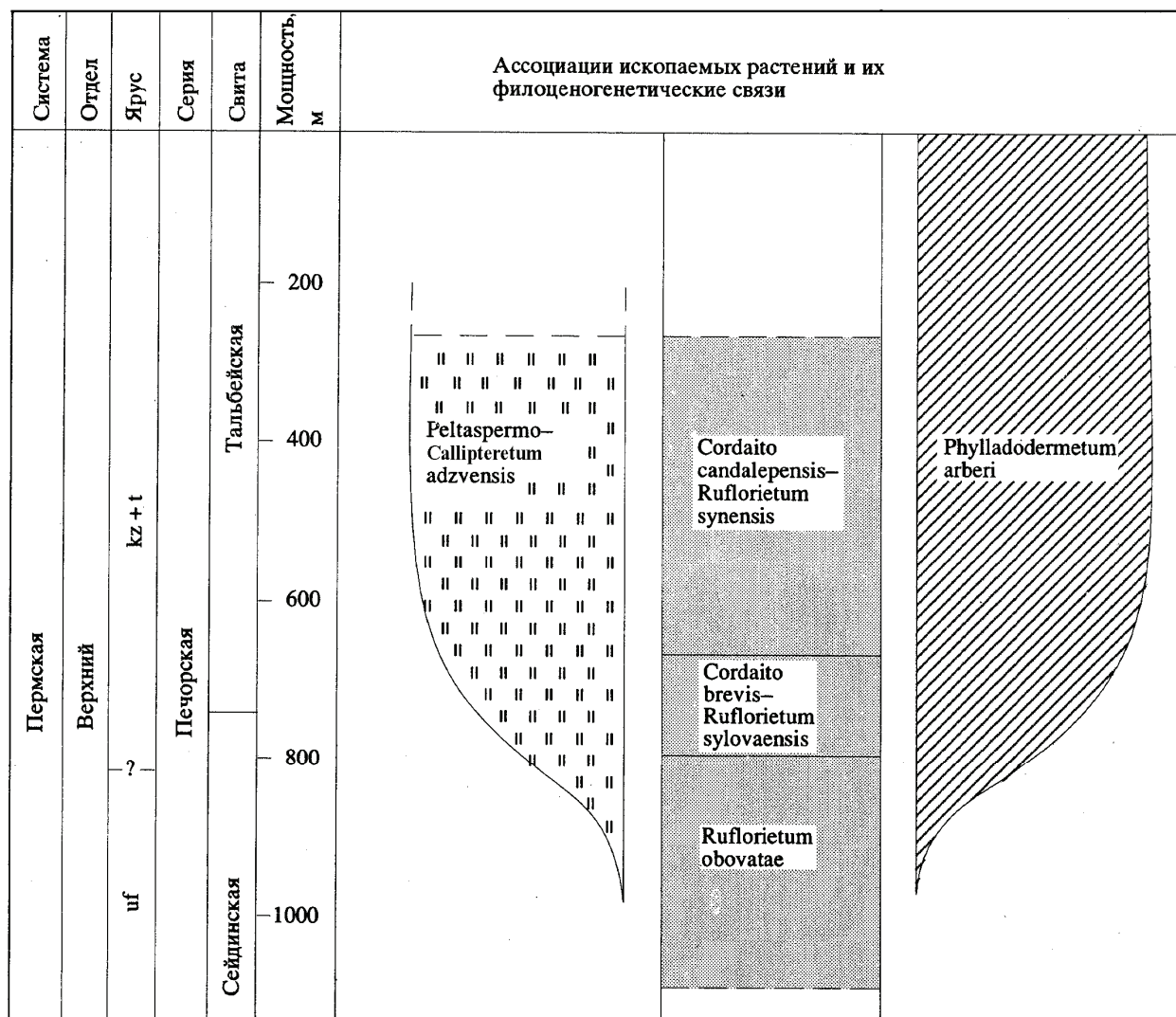
В эволюции пермских растительных сообществ Печорского бассейна и Приуралья, по-видимому, процесс диверсификации видов носил весьма ограниченный характер. Экологические ниши, судя по всему, не были переполнены. Филоценогенез шел, скорее, по Я.П. Лотси [2014], то есть «при постоянстве вида». Последние могли существовать очень долго (см. ниже). Альфа-разнообразие, по современным меркам, было невелико. Экологическим замещениям и «переупаковке» видов в сообществах способствовали процессы нарушений сложившихся биотопов.

6. Древние синтаксоны, по всей видимости, могли существовать без существенных изменений внутренней структуры, прежде всего в том, что касается набора диагностических видов, их постоянства и обилия, очень долго. Чему, опять же, по всей видимости, способствовало сохранение основных условий внешней среды. Признаков, указывающих на усиление конкуренции и деятельности «вторичного», на уровне сообществ, естественного отбора, не просматривается. Как, впрочем, нет доказательств существования отбора и на уровне организмов. Естественный отбор – в лучшем случае – весьма сомнительный теоретический конструкт, идеологема, но никак не научный факт.

\* \* \*

Яркие примеры ценолитического долголетия дают описанные в настоящей работе ископаемые





**Рис. 7.** Геологическое распространение ископаемых синтаксонов в перми Печорского угольного бассейна и Приуралья. Мощности свит и условные границы ассоциаций приведены по опорному разрезу по р. Адзьва. Деление на ярусы и отделы дано по традиционной, классической схеме, лежащей в основе геологического картирования территории масштаба 1:200 000

синтаксоны. Например, ассоциация *Cordaito candalepensis-Rufloretum synensis* просуществовала на территории Печорского бассейна и Приуралья в течение второй половины казанского и первой половины татарского времени (рис. 7), то есть предположительно порядка 10–15 млн лет.

Ее непосредственная предковая ассоциация *Cordaito brevis-Rufloretum sylovaensis* просуществовала значительно меньше – в течение большей части нижнеказанского времени – то есть порядка 2 млн лет.

В свою очередь ее непосредственная предковая ассоциация *Rufloretum obovatae* была несколько более долговечной. Время ее существования, по-видимому, охватывало большую часть

уфимского времени и составляло, по приблизительным оценкам, около 2,5 млн лет.

Следует подчеркнуть, что приведенные оценки продолжительности существования синтаксонов являются весьма приблизительными. Положение границ классических ярусов континентальной перми в разрезах Печорского бассейна и Приуралья известно лишь с большой долей условности.

7. Формирование нового типа сообществ, даже никогда не занимавших видного места в растительном покрове, могло приводить к стратиграфически значимым результатам.

Так, формирование описанной выше ассоциации *Peltaspermo-Callipteretum adzvensis* – зарос-

лей травянистых барохорных растений – во многом обусловило возможность проведения границы между воркутской и печорской сериями в Печорском бассейне, традиционно трассируемой по так называемому *первому появлению* остатков рода *Callipteris*.

Поскольку единичные остатки *Callipteris*, *Comia* и некоторых других диагностических видов ассоциации *Peltaspermo-Callipteretum adzvensis* встречаются в отложениях рудницкой подсвиты лекворкутской свиты воркутской серии и даже в более древних слоях, границу воркутской и печорской серий было предложено проводить по *первому массовому* появлению *Callipteris* в основании сейдинской свиты печорской серии [Пухонто, 1998].

В действительности, в адзвинском опорном разрезе, к которому апеллирует та же С.К. Пухонто, первые массовые захоронения *Callipteris* приурочены не к низам сейдинской, а к верхам интинской свиты воркутской серии (к верхней части местной «толщи со стволами»). И именно здесь они приобретают облик, характерный для фитоориктоценозов ассоциации

*Peltaspermo-Callipteretum adzvensis*: автохтонное или гипавтохтонное скопление слабо фрагментированных листовых остатков каллиптерид (дисперсные перья последнего порядка, реже последних двух порядков), с которыми могут ассоциировать остатки фруктификаций типа *Peltaspermum* и мелкие дисперсные семена, сходные с *Nucicarpus*.

В любом случае, проведение границы воркутской и печорской серий по *первому появлению* каллиптерид (или их массовому *первому появлению*) опирается на реальное филоценогенетическое событие – формирование сообществ ассоциации *Peltaspermo-Callipteretum adzvensis*.

7. Геологическая последовательность генетически связанных ископаемых синтаксонов определяет максимальный уровень детализации фитоостратиграфических шкал, основанных на смене комплексов растительных макроостатков. Этот и другие стратиграфические аспекты использования классификации древних растительных сообществ методом Ж. Браун-Бланке будут рассмотрены в третьей, заключительной части настоящей работы.

## Благодарности

Автор глубоко признателен проф. Б.М. Миркину за многостороннюю помощь и моральную поддержку при написании настоящей работы. Освоением метода Ж. Браун-Бланке автор обязан, прежде всего, мудрой опеке, педагогическим талантам и огромному опыту проф. Б.М. Миркина. Это тем более важно, что метод Браун-Бланке лучше всего осваивается не по книгам и руководствам, а передается непосредственно от учителя к ученику «из рук в руки», в ходе совместного изучения материала.

Долг благодарой памяти призывает меня упомянуть здесь имя другого моего покойного учителя, великого палеоботаника С.В. Мейена, с которым мы не раз обсуждали перспективы постановки палеофитоценологических исследований в последний год его безвременной оборвавшейся жизни. Идея применения метода Браун-Бланке для классификации древних растительных сообществ, отраженных в составе фитоориктоценозов, находила у него горячую поддержку. Именно он связал меня со своим другом проф. Б.М. Миркиным.

Автор признателен также коллегам-палеоботаникам, высказавшим ряд ценных замечаний, прежде всего А.В. Гоманькову, М.В. Дуранте (1934–2014) и Е.В. Зырянову.

М.А. Мейен (1935–2004) проявила свойственные ей замечательные терпение, акуратность и мастерство машинистки при подготовке рукописи первой (депонированной) версии настоящей работы. Особенно в том, что касается перепечатки фитоценологических таблиц – адская работа!

И, наконец, особо следует отметить вклад Ю.В. Мосейчик, яркого палеоботаника школы С.В. Мейена и незаурядного редактора, чья мягкая, но непреклонная настойчивость и многообразная помощь сделали так, что настоящая работа появляется в свет.

Ответственность за все ее недостатки несет, естественно, автор.

*Работа выполнена в рамках темы госзадания № 0135-2019-0044 Геологического института РАН.*

## Литература

- Александрова В.Д.* Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. – Л.: Наука, 1969. – 275 с.
- Беклемишев В.Н.* Методология систематики. – 1928. – 271 с. (рукопись).
- Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В.* Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. – М.: Наука, 1970. – 425 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 208).
- Введенский А.И.* Логика, как часть теории познания. – Пгд: Тип. М.М. Стасюлевича, 1917. – 430 с.
- Гаврилин К.В.* Верхнероговское месторождение // *Е.Л. Афанасьев* и др. (ред.). Геология месторождений угля и горючих сланцев СССР. Т. 3. Печорский угольный бассейн и другие месторождения угля Коми АССР и Ненецкого национального округа. – М.: Недра, 1965. – С. 419–422.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.* Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). – М.: Наука, 1986. – 174 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 401).
- Джевоис С.* Основы науки. Трактат о логике и научном методе. Пер. с 2 англ. изд. М.А. Антоновича. – СПб.: Изд. Л.Ф.Пантелеева, 1881. – 713 с.
- Домбровская Х.Р.* Семена пермских растений Печорского угольного бассейна и их стратиграфическое значение // Матер. геол. и полезн. ископ. северо-востока Европ. части СССР. – 1976. – № 8. – С. 28–56.
- Залесский М.Д.* Гондванская флора бассейна реки Печоры. I. Река Адзья // Зап. Уральск. об-ва любителей естествозн. в Екатеринбурге. – 1914. – Т. XXXIII. – С. 55–85.
- Зигварт Х.* Логика. Том 1. Учение о суждении, понятии и выводе. Пер. с 3 нем. изд. И.А. Давыдова. – СПб.: Изд. тов-ва «Общественная польза» и кн. склада «Провинция», 1908. – 481 с.
- Игнатъев Д.А., Игнатъев И.А.* Эволюция растительности и условий осадконакопления в поздней перми Большесынинской впадины Предуралья // Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Москва, 25–26 декабря 2000 г. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 178–186.
- Игнатъев И.А.* Семена из перми Печорского Приуралья (Материалы к ревизии основных таксонов). Часть 2. – М., 1987. – 67 с. (Рукоп. депонир. в ВИНТИ. № 591-B87).
- Игнатъев И.А.* Парасинтаксономия фитоориктоценозов из перми Печорского бассейна и Приуралья методом Браун-Бланке и ее значение для палеогеоботанических и стратиграфических построений. – М., 1991. – 119 с. (Рукоп. депонир. в ВИНТИ. № 564-B91).
- Игнатъев И.А.* Метод Браун-Бланке в палеоботанике // Биол. науки. – 1992а. – № 5. – С. 26–34.
- Игнатъев И.А.* Разнообразие древних растительных сообществ: фитосоциологический подход // Журн. общ. биол. – 1992б. – Т. 53. – № 6. – С. 22–33.
- Игнатъев И.А.* Эволюция растительности и углеобразование в поздней перми Печорского бассейна и Приуралья // Стратигр. Геол. корреляция. – 2002. – Т. 10. – № 4. – С. 20–34.
- Игнатъев И.А.* Фитосоциологический подход к изучению древних растительных сообществ. 1. Общие основы // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2016. – Т. 13. – С. 65–79.
- Игнатъев И.А., Мейен С.В.* *Suchoviella* – новый род руфлориевых из перми Западной Ангариды и основные вопросы систематики и филогении кордаитантовых. – М., 1986. – 57 с. (Рукоп. депонир. в ВИНТИ. № 5632-B86).
- Ильинская И.А.* Ископаемые моноотопные и полиотопные флоры и комплексы // Докл. АН СССР. – 1958. – Т. 119. – № 4. – С. 797–799.
- История угленакопления в Печорском бассейне. – М.; Л.: Наука, 1965. – 245 с.
- Красилов В.А.* Палеоэкология наземных растений (Основные принципы и методы). – Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1972. – 212 с.
- Криштофович А.Н.* Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Матер. по истории флоры и растительности СССР. Вып. II. – Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – С. 21–86.
- Леме Ж.* Основы биогеографии. – М.: Прогресс, 1976. – 309 с.
- Лотси Я.П.* Опыты с видовыми гибридами и сообщения о возможности эволюции при постоянстве вида // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2014. – Т. 9. – С. 43–48.
- Мейен С.В.* Дополнение С.В. Мейена об эпидермальном строении печорских кордаитов // *Нейбург М.Ф.* Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 3. Кордаитовые (Cordaitales), войновские (Vojnovskiales), семена голосеменных неопределенного систематического положения (*semina gymnospermarum incertae sedis*). – М.: Наука, 1965. – С. 39–41.
- Мейен С.В.* Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (Морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). – М.: Наука, 1966. – 184 с.
- Мейен С.В.* *Cardiolidaceae* – новое пермское семейство хвойных Северной Евразии // Палеонтол. журн. – 1977. – № 3. – С. 128–138.
- Мейен С.В.* Следы трав индейских. – М.: Мысль, 1981. – 159 с.
- Мейен С.В.* Голосеменные ангарской флоры // *С.В. Мейен*. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. – М.: Наука, 1992. – С. 120–147.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники. Справочное пособие. – М.: Недра, 1987. – 403 с.

- Мейен С.В. Письмо Б.М. Миркину от 29 июня 1986 г. // Эволюция флор в палеозое: Сборник научных трудов. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 126.
- Мейен С.В., Гоманьков А.В. Новые данные о систематике филладодерм и их географическом распространении // Докл. АН СССР. – 1971. – Т. 198. – № 3. – С. 182–185.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М., Наука, 1985. – 137 с.
- Миркин Б.М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом. Браун-Бланке – М., 1989. – 128 с. (Итоги науки и техники ВИНТИ. Сер. Ботаника. Т. 9).
- Миркин Б.М., Абрамова Л.М., Ишибирдин А.Р., Рудаков К.М., Саханов М.Т., Соломещ А.И. Синтаксономия рудеральной растительности Башкирии, I. Общая характеристика синтаксономии. Класс *Bidentetea tripartiti*. – М., 1986. – 24 с. (Рукоп. депонир. в ВИНТИ. № 6743-B86).
- 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. Современное состояние основных концепций науки о растительности. – Уфа: АН РБ, Гилея, 2012. – 488 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Краткий энциклопедический словарь науки о растительности. – Уфа: Гилея, Башк. энцикл., 2014. – 288 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Введение в современную науку о растительности. – М.: ГЕОС, 2017. – 280 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Методические указания для практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке. – Уфа: Изд. Башкирского ун-та, 1989а. – 37 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 211 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989б. – 223 с.
- Молин В.А., Вирбицкас А.Б., Зарюхина Л.М., Калашников Н.В., Пухонто С.К., Фефилова Л.А., Гуськов В.А., Канев Г.П. Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна. – Л.: Наука, 1983. – 325 с.
- Муравьев И.С. Стратиграфия и условия формирования пермских отложений Печорского Приуралья. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1972. – 201 с.
- Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Часть 3. Кордаитовые, войновские и семена голосеменных неясного систематического положения. – М.: Изд-во АН СССР, 1965. – 144 с.
- Ошуркова М.В. Детальное расчленение угленосных отложений по палеофитологическим данным. Методические рекомендации. – Л.: ВСЕГЕИ, 1981. – 40 с.
- Пономарев Т.Н. Геологический очерк Воркутского угленосного района Северной области. – Л., М.: ГОНТИ НКПТ СССР, 1938. – 93 с.
- Пухонто С.К. Стратиграфическая и флористическая характеристика пермских отложений угольных месторождений Печорского бассейна. – М.: Научный мир, 1998. – 312 с.
- Радченко Г.П. Критерии и методы палеогеографических реконструкций прежних условий в областях древней суши по палеонтологическим данным // Методы палеогеографических исследований (Сборник первый). – М.: Недра, 1964. – С. 167–183.
- Разумовский С.М. Закономерности динамики биocenозов. – М.: Наука, 1981. – 231 с.
- Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Материалы II рабочего совещания по сравнительной флористике, Неринга, 1983. – Л.: Наука, 1987. – 283 с.
- Трасс Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. – Л.: Наука, 1976. – 252 с.
- Уиттекер Р.Х. Сообщества и экосистемы – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
- Фефилова Л.А. Папоротниковидные перми севера Предуральяского прогиба. – Л.: Наука, 1973. – 192 с.
- Хайцлер Л.Л., Шуреков Н.А. Средне-Адзвинское месторождение // Геология, месторождения угля и горючих сланцев СССР. Т. 3. Печорский угольный бассейн и другие месторождения угля Коми АССР и Ненецкого национального округа. – М.: Недра, 1965. – С. 422–426.
- Чалышев В.И., Варюхина Л.М. Биостратиграфия верхней перми северо-востока Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1968. – 244 с.
- Чалышев В.И., Варюхина Л.М., Молин В.А. Граница перми и триаса в красноцветных отложениях Северного Приуралья – М.; Л.: Наука, 1965. – 119 с.
- Челпанов Г. Учебник логики (для гимназий и самообразования). 6-е изд. – М.: Типо-литография тов-ва К.Н. Кушнерев и К<sup>о</sup>, 1911. – 196 с.
- Чернов А.А. Стратиграфия и тектоника угленосного района р. Адзвы в Печорском крае по исследованиям 1929 г. // Изв. Всес. геол.-развед. объедин. – 1932. – Вып. 51. – С. 1039–1051.
- Шаталкин А.И. Биологическая систематика. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988. – 184 с.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Gröndzuge der Vegetationskunde. 3 Aufl. – Wien; N.Y.: Springer Verlag, 1964. – 865 S.
- Brotzman N.L.Ch. 1974. North American petrified cordaitan ovules. Unpubl. Ph.D. thesis. – Iowa City: University of Iowa. 1974 – 268 p.
- Cuvier G. Éloge historique de Michel Adanson // G. Cuvier. Éloges historiques, précédés de l'éloge de l'auteur par M. Flourans. – Paris: E. Ducrocq, libraire-éditeur, 1860. – P. 69–99.
- Dräqert K. Pflanzensoziologische Untersuchungen in den Mittleren Essener Schichten des nördlichen Ruhrgebietes // Forschungsber. Landes Nordrhein-Westf. – 1964. – Bd. 1363. – S. 1–295.
- Grand'Eury M.F.C. Mémoire sur la flore Carbonifère du département de la Loire et du centre de la France // Mém. Acad. Sci. Inst. Natur. France. – 1877. – Т. 24. – № 1. – P. 1–624.

*Ignatiev I.A., Meyen S.V. Suchoviella* – gen. nov. from the Permian of Angaraland and a review of the systematics of Cordaitanthales // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1989. – Vol. 57. – P. 313–339.

*Jurko A.* Multilaterale Differentiation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften // *Preslia.* – 1973. – Bd. 45. – S. 41–69.

*Meyen S.V.* Some true and alleged Permian conifers of Siberia and Russian platform and their alliance // *Palaeobotanist.* – 1981. – Vol. 28/29. – P. 161–176.

*Meyen S.V.* The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // *Biol. Mem.* – 1982. – Vol. 7(1). – P. 1–109.

*Retallack G.J.* Reconstructing Triassic vegetation of Eastern Australia: a new approach for the biostratigraphy of Gondwanaland // *Alcheringa.* – 1977. – Vol. 1. – № 3. – P. 247–278.

*Retallack G.J.* Two new approaches for reconstructing fossil vegetation with examples from the Triassic of Eastern Australia // *J. Gray, W. Boucot, B.N. Berry* (eds).

*Communities of the Past.* – Stroudsburg: Hutchinson Ross Publ. Co., 1981. – P. 271–295.

*Smirnov E.* The theory of type and the natural system // *Z. Indukt. Vererbungslehre.* – 1925. – Bd. 37. – S. 28–66.

*Vakhrameev V.A., Dobruskina I.A., Meyen S.V., Zaklinskaja E.D.* Paläozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. – Jena: VSB Gustav Fischer Verlag, 1978. – 300 S.

*Westhoff V., Maarel E. van der.* The Braun-Blanquet approach // *Handbook of vegetation science.* Pt. 5. Ordination and classification of vegetation. – The Hague: Dr. W. Junk b. v. Publishers, 1973. – P. 619–726.

*Zalessky M.D.* Observations sur les végétaux permien du bassin de la Petchora. I. // *Bull. Acad. Sci. URSS. Classe des sci. mathémat. et naturelles.* – 1934. – № 2/3. – P. 241–290.

*Zalessky M.D., Tchirkova H.Th.* Flore permienne de l'Oural petchorien et de la chaîne Païhoï. – M.; L.: Edition de l'Acad. Sci. URSS, 1937. – 56 p.

## Phytosociological approach to the study of ancient plant communities. 2. Parasyntaxonomy of Permian phytocoena of the Pechora coal basin and Fore-Urals

*I.A. Ignatiev*

*Geological Institute of RAS, Pyzhevsky per. 7(1), 119017 Moscow, Russia*

The syntaxa of plant communities from the Permian of Pechora coal basin and Fore-Urals are described. The geographical and stratigraphical range of the above-cited syntaxa is traced. The long-term existence of syntaxa, the fall and extinction of syntaxa as a result of crisis abiotic events, the rise of new syntaxa as a result of phylogenetic novations and ecogenetic expansion of the new forms, phylocoenogenetic connections of several syntaxa are established.