

## Фитосоциологический подход к изучению древних растительных сообществ. 1. Общие основы

И.А. Игнатьев

*Геологический институт РАН, 119017 Москва, Пыжевский пер. 7  
ignatievia@ginras.ru*

Рассмотрены основные принципы и техника метода классификации растительности по Ж. Браун-Бланке применительно к ископаемому материалу. Проанализировано выделение ископаемых синтаксонов разного ранга и их диагностических видов.

### Введение

Метод Браун-Бланке – один из самых влиятельных современных подходов к классификации растительности – был разработан в 1910–30-х годах выдающимся швейцарским геоботаником Ж. Браун-Бланке (основополагающая итоговая работа – [Braun-Blanquet, 1964]). Содержательный очерк истории развития, основных идей и техники метода см. в [Миркин, Наумова, 2012].

С начала 1950-х метод Ж. Браун-Бланке все шире распространялся в Европе, а затем в США, Японии, Советском Союзе и других странах, существенно потеснив в итоге другие подходы.

Бурное развитие «браун-бланкизма» нашло отражение даже в областях, на первый взгляд достаточно удаленных от геоботаники, флористики и ботанической географии. В том числе в палеоботанике, вызвав к жизни несколько попыток применить метод Браун-Бланке для классификации древних растительных сообществ [Dräger, 1964; Retallack, 1977; Игнатьев, 1991, 1992а, б; Ignatiev, 1992; и др.]. Некоторые авторы использовали отдельные атрибуты метода Браун-Бланке, в том числе его удобную номенклатуру таксонов растительных сообществ (синтаксонов) для обозначения реконструированных ими палеофитоценозов [Красилов, 1972; и др.]. Эти первые опыты не получили, однако, заметного резонанса.

Такая реакция палеоботанического сообщества, впрочем, не удивляет. Палеоботаника – типичная «малая наука», характеризующаяся не только небольшим числом работающих специалистов, но и четким разделением «сфер влияния» между ними, фактическим отсутствием незави-

симой проверки полученных результатов [Мейен, 2009а]. Палеоботаническое знание, темы и исследовательские подходы передаются во многом непосредственно от учителя к ученику, в поколениях тесно связанных друг с другом специалистов. Все это определяет высокий уровень идейно-тематической раздробленности и исследовательский консерватизм. К сказанному следует добавить известные трудности овладения техникой метода Браун-Бланке.

Не обошлось, конечно, без интриг со стороны противников метода, стремившихся в начале 1990-х закрыть страницы «Палеонтологического журнала» и некоторых других изданий для палеоботанических статей «браун-бланкистской» направленности.

К тому же руководство геологических организаций, в первую очередь академических учреждений, в которых трудятся многие российские палеоботаники, не проявило интереса к этой тематике и связанным с ней перспективам решения проблем стратиграфии и палеофитогеографии.

Между тем метод Ж. Браун-Бланке является одним из наиболее мощных и наглядных воплощений сравнительного метода в биологии. Одна из базовых компонент метода – техника обработки фитоценологических таблиц, ручная или компьютерная, – является высокоэффективным инструментом сравнения и иерархизации любых региональных и локальных списков таксонов, причем не только наземных растений, но и других организмов.

Эта эффективность позволила, в частности, получить фундаментальные новые результаты в

области палеофитогеографии фанерозоя. Традиционно, начиная с работ основоположников палеофитогеографии, географическое распространение ископаемых растений анализировалось интуитивно. Иерархизация и характеристика древних ботанико-географических единиц осуществлялись на основе распространения отдельных ископаемых таксонов, которым, опять же во многом интуитивно, придавался тот или иной хориономический «вес» [Вахрамеев и др., 1970; Vakhrameev et al., 1978; и др.].

Ситуация начала меняться лишь в последнее десятилетие в связи с работами Ю.В. Мосейчик [2004, 2010, 2012, 2014а, б; и др.]. Примененная в ее пионерских исследованиях техника метода Браун-Бланке дала возможность не только существенно уточнить схемы палеофлористического районирования для эпох раннего карбона, но и в итоге получить принципиально новые представления о ранних этапах палеозойского флорогенеза. Последние оказались связаны не только и не столько с региональной дифференциацией растительности, как предполагалось ранее [Вахрамеев и др., 1970; Мейен, 1987б; Vakhrameev et al., 1978; и др.]. Основным, по-видимому, являлся обратный процесс становления многоуровневой организации растительного покрова, связанный с образованием все более крупных палеофитохорий вследствие экогенетической экспансии, прежде всего древних голосеменных растений [Мосейчик, 2012, 2013, 2014а, б; и др.].

С помощью модифицированной техники метода Браун-Бланке тем же автором были получены первые объективные схемы палеофлористического районирования для раннего карбона, легшие в основу региональных флорогенетиче-

ских моделей [Мосейчик, 2010, 2012, 2014а, б, 2016]. Эти модели (*сценарии*, по терминологии С.В. Мейена), в свою очередь, позволили существенно детализировать глобальную модель флорогенеза, предложенную С.В. Мейеном [1987б; Мосейчик, 2015].

\* \* \*

Указанные выше попытки применения метода Браун-Бланке в палеогеоботанике выявили ряд проблем концептуального характера, затрудняющих рецепцию метода. Например, критики указывали, что в фитоориктоценозах смешаны остатки растений весьма разнородных палеофитоценозов (например, наземных и водных), а потому фитоориктоценозы в принципе несопоставимы с материнскими растительными сообществами. Утверждалось, что метод Браун-Бланке, по-видимому, даже менее других подходов пригоден для классификации древних растительных сообществ. Прежде всего потому, что требует знания всего или большей части их таксономического состава, тогда как разница между таксономическим составом фитоориктоценозов и их материнских сообществ, по всей видимости, такова, что на ископаемом материале вообще нельзя выделять ископаемые синтаксоны (*палеосинтаксоны*) даже высокого ранга.

Так ли это? И что вообще представляет собой объект исследования палеогеоботаники? Каковы его свойства и как изучать их? Ответ на эти и связанные с ними вопросы требует, во всяком случае, специального рассмотрения. Цель настоящей статьи – дать в этом контексте очерк основных идей и техники метода Браун-Бланке применительно к ископаемому материалу.

### Метод Браун-Бланке: природа и принципы

Метод Браун-Бланке, если отвлечься пока от технической его стороны, является, по существу, одним из вариантов так называемого *конгрегационного анализа*, лежащего в основе традиционной систематики растений и животных (подробнее об этом анализе см. [Смирнов, 1969; Мейен, 2009б]). Он состоит в выделении наиболее дробных, характерных для изучаемой территории типов фитоценозов и видов, позволяющих объединять эти типы во все более крупные соподчиненные единицы («конгрегации») – так называемые *фитоценоны*. В дальнейшем система соподчиненных единиц преобразуется в иерархическую систему таксонов растительных сообществ (*синтаксонов*). В принципе, такая система может быть и неиерархической.

Основные ранги синтаксонов, образование и типификация их названий, условия эффективно и действительно обнаружения, как и другие вопросы номенклатурного характера, регламентируются «Кодексом фитосоциологической номенклатуры» [Баркман и др., 1988], напоминающим «Международный кодекс ботанической номенклатуры» [2009]. Как и другие международные номенклатурные кодексы, «Кодекс фитосоциологической номенклатуры» является добровольной конвенцией специалистов, но никак не юридически обязывающим документом. Следование его положениям целесообразно и желательно, но не обязательно в тех случаях, когда это входит в противоречие с объявленными кодексом целями, в первую очередь с обеспечением номенклатурной стабильности.

Выделяют разное число принципов, лежащих в основе метода Браун-Бланке [Миркин, 1989; Westhoff, Maarel, 1973; и др.], в том числе следующие положения:

1. В качестве основных классификационных признаков рассматриваются виды, видовой состав растительных сообществ. По представлению Ж. Браун-Бланке и его последователей, флористический состав наилучшим образом отражает специфику фитоценозов и их связь со средой. Обилие, «общественность», «жизненность» и другие характеристики видов в сообществах учитываются при классификации, но рассматриваются лишь как модусы признака присутствия соответствующего вида (*флористический принцип*).

2. При этом не все виды имеют одинаковое значение для классификации (*синтаксономическое значение*). Основу диагностики синтаксонов составляют две разновидности видов и их групп (*диагностических видов* и их *блоков*). С одной стороны, для большинства типов сообществ это *виды-индикаторы* формирующего сообщества факторов среды. Обилие таких видов и их жизненная форма не имеют принципиального значения. Вторая разновидность – это мощные *эдификаторы* и тесно связанные с ними виды. (*Принцип неравнозначности признаков*.)

3. При построении системы растительных сообществ (*фитосоциологической системы*) синтаксономическое значение видов и их групп устанавливается *эмпирически*, на основе картины распределения последних по описаниям изучаемых сообществ, показывающей «тяготение» этих видов и групп к определенным типам сообществ (*фитоценонам*). В то же время позволительно опираться на рабочие гипотезы о синтаксономическом значении видов, если имеются данные об их индикаторном значении, эдификаторной роли и т.п., указывающие на такое значение. (*Принцип апостериорного «взвешивания» признаков*.)

4. В силу *континуальности растительного покрова*, в частности «нежесткой» связи между видами в сообществах, некоторые конкретные

фитоценозы являются настолько своеобразными по составу, что «выпадают» из системы регионально-характерных типов сообществ и не могут быть отнесены ни к одному из них. Такие сообщества (так называемые *фитосоциологические смеси* [Миркин, 1989]) не подлежат классификации. Они лишь *синтаксономически интерпретируются*, то есть неформально сближаются с наиболее сходными синтаксонами, распространенными на той же территории. (*Принцип Б.М. Миркина*.)

5. «Нежесткая» связь видов в растительных сообществах приводит к тому, что в классификации фитоценозов оказывается невозможным следовать известному принципу построения естественной системы организмов, согласно которому один и тот же признак должен использоваться для диагностики минимального числа таксонов, в идеале – лишь одного из них [Беклемишев, 1994]. Стремясь к соблюдению этого принципа, геоботаники часто сталкиваются с проблемой *дефицита диагностических видов*, растущего по мере вовлечения в исследование все нового классификационного материала. На практике не всегда удается следовать даже более мягкому требованию, чтобы лишь некоторые синтаксоны (*ассоциации*) характеризовались пусть даже единственным видом, но свойственным исключительно им (удовлетворяли так называемому *догмату характерных видов*). Поэтому при построении фитосоциологической системы допустимо повторно использовать отдельные виды и их группы для диагностики синтаксонов одного или разного ранга, а также опираться при этом на *отсутствие* определенных видов и их групп (*принцип мультилатеральной дифференциации*, или *принцип А. Юрко* [Jurko, 1973]).

По своей природе метод Браун-Бланке является *интуитивно-статистическим* [Миркин, 1989], иными словами, основывается на первоначально интуитивном усмотрении основных типов сообществ исследуемой территории, которые затем анализируются на множестве описаний конкретных участков растительности и получают ее *синтаксономическую характеристику*.

### Некоторые основные понятия и теоретические предпосылки

Древние фитоценозы, как и растительные индивиды, их отдельные части и органы сохраняются в ископаемом состоянии.

Ископаемыми остатками древних растительных сообществ выступают *фитоориктоценозы* – совокупности макроостатков растений, содержащихся в конкретных захоронениях. При этом следует подчеркнуть, что анализ фито-

ориктоценозов неотделим от учета литологических особенностей захоронений и флороносных разрезов, содержащих важную информацию о месте и условиях произрастания материнских сообществ.

Подобно ископаемым остаткам растений, фитоориктоценозы представляют собой остатки отдельных фрагментов древней растительности,

сохраняющие в более или менее измененном виде признаки материнских сообществ.

В фитоориктоценозах и их последовательностях как снизу вверх по разрезу, так и по латерали с большей или меньшей полнотой и степенью измененности (искаженности) сохраняются (отражаются) следующие характеристики:

1. *Флористический состав материнских фитоценозов, представленный ископаемыми видами, изучаемыми традиционной палеоботанической систематикой.*

2. *Первичные пространственные отношения входивших в состав этих сообществ материнских видов растений. Могут сохраняться и латеральные смены древних растительных сообществ.*

Классические примеры подобных фитоориктоценозов дают погребенные леса различного возраста с сохранившейся листовой подстилкой, остатками стволов деревьев и растений травяного яруса. Косвенно на первичные пространственные отношения материнских видов указывает состав автохтонных и гипоавтохтонных захоронений, растительное содержимое которых не подверглось значительному переносу и заметно влиянию дифференциальной сортировки.

Могут наблюдаться и латеральные смены древней растительности, например ископаемого пойменного леса и болотных фитоценозов притеррасных участков поймы, как это видно, в частности, в пермских отложениях разреза по р. Большая Сыня (Печорское Приуралье).

3. *Относительное обилие материнских видов, их фенологические особенности.*

Наличие в разрезе многочисленных автохтонных монодоминантных скоплений определенных дисперсных частей и органов растений, образование ими слоенок или тонких прослоев с большой долей вероятности указывает на высокое обилие соответствующего материнского вида. Сохраняющиеся количественные соотношения остатков в полидоминантных автохтонных захоронениях могут отражать относительное обилие соответствующих материнских растений близ места захоронения.

Известны автохтонные массовые захоронения почечных чешуй, семян или стробилов на фоне других вегетативных остатков, часто встречающихся в совместном захоронении в отсутствие указанных органов, что позволяет рассматривать их как отражение фенологии материнских растений. Такие скопления нередки, в частности, в позднем карбоне Сибири или в перми Печорского бассейна и Приуралья.

4. *Признаки, указывающие на прижизненную (органическую) связь дисперсных органов материнских растений.*

В качестве таковых, кроме нахождения дисперсных макроостатков вегетативных и фертильных органов в непосредственном соединении, можно рассматривать различные косвенные свидетельства. Например, повторяющееся совместное нахождение определенных органов и частей, прежде всего в автохтонных и гипоавтохтонных захоронениях.

5. *Признаки, указывающие на условия произрастания материнских видов и палеофитоценозов, их приуроченность к определенным элементам палеорельефа.*

Литологические особенности пород, содержащих фитоориктоценозы, обычно с высокой долей вероятности указывают на обстановку захоронения и косвенно – на вероятные условия произрастания материнских растений и их сообществ. Например, автохтонные угольные пласты чаще всего принадлежат низинным торфяникам. В аллювиальных толщах в пойменных осадках можно различить остатки растительности прирусловой, центральной и притеррасной поймы [Игнатьев Д., Игнатьев И., 2001; и др.].

6. *Признаки сукцессионных изменений материнских растительных сообществ.*

Характерным примером является распределение растительных макроостатков в угольных пластах нижнего карбона Подмосковского бассейна, весьма вероятно связанное с фазами развития материнских торфяников и соответствующими стадиями болотной сукцессии [Мосейчик, 2002, 2009]. Ранее аналогичные смены были установлены по дисперсным спорам в некоторых угольных пластах карбона Великобритании [Смит, 1968].

Очевидно, в геологической летописи представлены далеко не все типы древних фитоценозов, не говоря уже о конкретных участках древнего растительного покрова. В ископаемом состоянии сохраняются, прежде всего, остатки растительности, произраставшей непосредственно на берегах водоемов и водотоков, в которых происходило захоронение частей и органов растений.

\* \* \*

Подобно растительным организмам, древние фитоценозы нельзя изучать в том виде, в каком они существовали когда-то. Такие сообщества и их типы – предмет более или менее сложной исторической реконструкции, в большей или меньшей степени преодолевающей неполноту сохранности, свойственную ископаемому материалу.

Важной чертой таких реконструкций является *типологическая ретроекция*: мысленно мы относим к прошлому (*проецируем* на него) закономерности современного растительного покрова, которые, как можно предполагать, *инвариантны относительно времени (хроноинвариантны)*, иначе говоря, действительны и для прошедших эпох. Такая мысленная проекция позволяет связать эмпирический материал, получаемый в ходе непосредственного изучения исторических свидетельств, в частности остатков древних растений и фитоценозов, со структурными и динамическими отношениями, которые на ископаемом материале прямо установить нельзя.

В ходе исследования такие реконструкции могут быть скорректированы, верифицированы или фальсифицированы по результатам дальнейшего изучения исторических свидетельств. В этом суть *принципа актуализма* (настоящее – ключ к познанию прошлого, но лишь ключ, а не результат исторического изучения).

\* \* \*

Среди хроноинвариантных общих моделей, описывающих свойства растительного покрова, наиболее важна *концепция континуума*. По этой концепции, растительный покров представляет собой не атомизированную совокупность, сложенную целостными фитоценозами-квазиорганизмами, а *континуум*, в котором можно выделить лишь более или менее ясно выраженные типы сообществ. Формирование этих типов обусловлено, прежде всего, факторами среды и историко-географическими причинами и лишь в небольшой степени – морфолого-физиологическими особенностями и взаимовлиянием самих растений. Виды, характеризующие указанные типы, не жестко связаны между собой (т.е. их совокупности обладают лишь *статистической устойчивостью*), а протекающие в растительном покрове динамические (в том числе сукцессионные) процессы носят слабо детерминированный, стохастический характер (подробнее см. [Миркин, 1985, 1989; Миркин, Наумова, 1998, 2012; Миркин и др., 2001; Миркин, Розенберг, 1978; и др.]).

Концепция континуума рассматривается нами как основная актуалистическая предпосылка изучения разнообразия древних растительных

сообществ. Хроноинвариантность этого геоботанического обобщения вытекает, прежде всего, из его почти универсальности. Оно может быть отнесено фактически ко всем современным наземным растениям, типам их сообществ и ценообразующим факторам среды на разных уровнях организации растительного покрова. При этом есть все основания предполагать, что по крайней мере с конца девона – начала карбона и донныне основные ценообразующие факторы среды разного масштаба – от локальных до глобальных, а также экофизиологические свойства растений, связанные с основными типами их морфологической организации, принципиально не отличались от современных. То же касается географических барьеров различного типа. Взаимное расположение, очертания и рельеф древних материков менялись, но в геологических масштабах времени – в течение миллионов лет. Смены гляциоэра термозрама, крупные материковые оледенения могли приводить к заметным смещениям в положении термических поясов и природных зон, но общая биогеографическая структура планеты оставалась все той же.

Из предполагаемой (постулируемой, принимаемой в качестве презумпции) континуальности древнего растительного покрова следует, что любой адекватный метод его изучения, претендующий на универсальность, может быть только *интуитивно-статистическим*, подобно методу Браун-Бланке. Иными словами, он должен основываться на изучении массового материала, который позволил бы выявить и привести в систему сохранившиеся в геологической летописи типы древних фитоценозов. Любые, в том числе самые полные *частные* (=основанные на изучении одного или немногих захоронений) палеогеоботанические реконструкции для этой цели *принципиально недостаточны*. В частности, такие реконструкции могут относиться к упоминавшимся выше «фитосоциологическим смесям» – атипичным участкам древнего растительного покрова. Но и в том случае, когда такая реконструкция относится к «типичным» сообществам, на статистически непредставительном материале, лежащем в ее основе, ни *a priori*, ни *a posteriori* нельзя установить, а тем более полноценно охарактеризовать соответствующий тип древних фитоценозов.

### О «двойной» (тафоценотической) природе фитоориктоценозов

Как уже указывалось, ископаемыми остатками древних растительных сообществ являются *фитоориктоценозы*. Во многих отношениях они относятся к своим материнским сообществам так же, как ископаемые растительные остатки к

древним растениям, которым они принадлежали. Действительно:

1. *Древние растения представлены в ископаемом состоянии преимущественно остатка-*

ми своих дисперсных частей и органов, прижизненное соотношение между которыми не всегда известно.

Древние растительные сообщества (*палеофитоценозы*) остаются в геологической летописи в виде разрозненных фитоориктоценозов, взаимоотношения которых между собой и с исходными сообществами также не всегда могут быть установлены.

2. У ископаемых растительных остатков сохраняются в сильно измененном и даже искаженном виде лишь некоторые признаки материнских растений. Причем нередко признаки, далеко не самые важные в биологическом и систематическом отношении. На них могут «накладываться» признаки небιологической природы, связанные с процессами переноса, захоронения и фоссилизации (полное разрушение некоторых биологических структур, характерные заполнения полостей, разного рода минеральные замещения биологических структур и др.).

В фитоориктоценозах также отражены в измененном виде лишь некоторые признаки древних растительных сообществ, далеко не всегда существенные (см. выше).

3. В захоронение чаще всего попадает лишь часть растений, преимущественно обитателей водных и околоводных биотопов, располагавшихся поблизости от водоемов и водотоков, в которых происходило захоронение.

То же можно сказать о фитоориктоценозах.

Из концепции континуума, спроецированной на палеоботанический материал, вытекает, что массовым материалом для анализа фитоценотического разнообразия древнего растительного покрова могут служить лишь локализованные во времени и в пространстве *множественные* фитоориктоценозы.

Между тем в современной палеоэкологии растений последние рассматриваются как преимущественно тафогенные образования, в которых исходные сообщества отражаются лишь в редких счастливых случаях, если отражаются вообще [Ferguson, 1985; Raymond, 1987; и др.]. Отсюда исследовательский интерес все больше фокусируется на изучении синтафномии – тафonomических процессов и закономерностей: именно в них видят ключ к познанию древних растительных сообществ [Ferguson, 1985; Gastaldo, 1989; Raymond, 1987; Scheihing, Pfefferkorn, 1984; и др.].

Можно, однако, привести немало доводов в пользу того, что фитоориктоценозы являются тафогенными образованиями не в большей мере, чем остатки растительных индивидуумов, изучаемые палеоботаникой.

Так, наличие на определенной территории и в известном интервале разреза множественных автотонных и гипоавтотонных фитоориктоценозов определенного состава не может быть объяснено одними тафonomическими факторами – их флористический состав и другие биологические признаки (см. выше) приходится связывать с таксономическим разнообразием материнских фитоценозов.

Более того, даже аллохтонные фитоориктоценозы из тех же отложений обычно отличаются лишь обедненностью таксономического состава и выраженной дифференциальной сортировкой остатков.

В географическом аспекте ископаемые растительные остатки также характеризуются выраженной пространственной локализацией, что собственно и позволяет осуществлять палеофитогеографические исследования.

Применение метода Браун-Бланке к ископаемому материалу базируется, в первую очередь, на изучении биологических закономерностей вариации флористического состава фитоориктоценозов.

Следует отметить, что анализ актуопалеоботанических исследований, в которых изучалось соотношение флористического состава материнской растительности и современных растительных танатоценозов, образующихся в различных обстановках осадконакопления, приводит к сделанным выше выводам. И это несмотря на теоретическую позицию их авторов, предпочитающих, по их словам, в угоду научной осторожности, дистанцировать фитоориктоценозы от их материнских сообществ.

Например, установлено, что в пределах основных обстановок осадконакопления существуют условия, в которых образуются танатоценозы, состав которых имеет тенденцию отражать особенности локальной флоры [Burnham, 1989, 1992; Gastaldo, 1989; Scheihing, Pfefferkorn, 1984; и др.]. В географическом аспекте их образование ограничено областью распространения соответствующей современной флоры. Отсюда можно сделать вывод о том, что типы таких танатоценозов, установленные на массовом материале, в большей или меньшей мере отражают соответствующие типы материнских фитоценозов, региональные и локальные особенности их флористического состава.

Указанные типы сообществ дают растительный материал (тафомассу) и для других танатоценозов, характеризующихся большей степенью обеднения и искажения флористического состава исходных сообществ вследствие деятельности тафonomических факторов. Такие танатоценозы

и их типы не передают адекватным образом локальные вариации состава материнской растительности, но могут пусть и весьма неполно отражать ее региональные особенности.

Сказанное дает актуалистическое подтверждение «двойной» (тафоценотической) природы фитоориктоценозов, причем биологическая составляющая остается главной и определяющей. Природные тафоценозы, образованные действием одних тафономических факторов, неизвестны. Как неизвестны и современные природные тафоценозы, в которых были бы смешаны остатки флор разных, пусть даже соседних регионов.

Таким образом, преемственность во времени и пространственные закономерности вариаций

состава фитоориктоценозов, по всей видимости, отражают горизонтальные (зависящие от широтной зональности и градиента континентальности) и вертикальные (определяемые местными условиями – увлажнением, засолением, высотой над уровнем моря и т.д.) изменения древней растительности и основные тренды ее филоценогенеза.

Исходя из сказанного, в основу использования метода Браун-Бланке в палеоботанике кладутся регионально-характерные типы фитоориктоценозов, «ядро» которых составляют автохтонные и гипоавтохтонные захоронения, отражающие состав локальной растительности.

### Техника обработки описаний фитоориктоценозов методом Браун-Бланке

На практике метод Браун-Бланке реализуется чаще всего в форме стандартизованной обработки специальных фитоценологических таблиц, описание которой можно найти в работах В.Д. Александровой [1969], Р. Бекинга [Becking, 1957], Ф. Вестхоффа и Е. ван дер Маареля [Westhoff, Maarel, 1973], Б.М. Миркина с соавторами [1989] и др. В последние десятилетия был разработан ряд компьютерных программ, заменяющих операции с таблицами, но все же наиболее распространенной остается техника ручной обработки таблиц, предполагающая содержательное, творческое участие исследователя на всех этапах, которое нельзя ожидать от машины.

Процедура классификации традиционно разбивается на три этапа: *аналитический*, *синтетический* и *синтаксономический*.

1. *Аналитический этап*. На этой стадии исследователь знакомится с разнообразием фитоориктоценозов исследуемого района и интервала разреза. Если насыщенность разреза растительными остатками невелика, то описываются по возможности все обнаруженные в нем фитоориктоценозы. При очень большой насыщенности возможен так называемый *типический отбор* – визуальное выделение типов фитоориктоценозов и последующее описание наиболее показательных с точки зрения исследователя захоронений. Игнорируются фитоориктоценозы, имеющие явно переходный характер между намеченными типами. Таким путем осуществляется *интуитивная первичная дискретизация* феноменального разнообразия фитоориктоценозов.

Описание фитоориктоценоза должно включать по возможности полный список обнаруженных видов. Новые роды и виды или остатки, определяемые лишь до рода, отмечаются под провизорными названиями или в открытой номенкла-

туре. При этом желательно провести максимально детальное палеоэкологическое описание каждого захоронения (примеры таких описаний и относящиеся сюда понятия и термины см. в [Игнатъев, 1991; Красилов, 1972; Scott, 1977; и др.]).

Для каждого вида указывается его обилие, которое можно оценивать различными способами. Э. Скотт [Scott, 1977] предложил метод, совмещающий известный в палеоэкологии метод «палеонтологического квадрата» и геоботанический метод «точечных площадок» (анализ последнего см. в [Грейг-Смит, 1967, с. 24–25]). На изучаемой плоскости наслоения или поверхности скола нескольких таких сближенных плоскостей расчищается квадратная площадка со стороной 0,5 м. Если провести расчистку невозможно, эта площадка выкладывается из шуфов, извлеченных из захоронения по отдельности. Затем эта площадка накрывается тех же размеров листом прозрачной пленки с нанесенными на нем 100 случайно расположенными точками и производится подсчет видов или пустой поверхности под каждой точкой. Процент точек, в которых зафиксирован вид, принимается за величину его «покрытия».

Для повышения репрезентативности подсчетов делается несколько таких площадок, располагающихся в идеале случайным образом в разных местах захоронения, что не всегда выполнимо.

Полученные данные представляются в баллах специальной шкалы Скотта:

1 – 1–2 экземпляра,	6 – 26–33%,
2 – менее 1%,	7 – 34–50%,
3 – 1–4%,	8 – 51–75%,
4 – 5–10%,	9 – 76–90%,
5 – 11–25%,	10 – 91–100%.

Представляется, однако, что такой метод, основанный на количественном учете остатков, в действительности способен давать лишь весьма приблизительные результаты, по которым можно представить лишь самые общие соотношения обилия видов в захоронениях. Дело в том, что в геоботанике, откуда он был импортирован в палеоэкологию, подобные подсчеты проводятся на предварительно выделенных в растительном покрове визуально-гомогенных участках, а точность величины покрытия при необходимости может быть повышена до желаемой степени за счет увеличения числа точек учета.

При описании фитоориктоценозов мы, как правило, не можем ни произвести рекогносцировку всего захоронения с целью выделить «типические участки», ни увеличивать произвольно количество точек учета: то и другое жестко ограничивается техническими возможностями вскрытия захоронения в полевых условиях. Вызывает сомнения и единая величина учетной площадки, предлагаемая Э. Скоттом. Ее размер, очевидно, должен зависеть, например, от размерности остатков изучаемых захоронений.

В свое время автором [Игнатьев, 1991] был разработан качественный метод оценки обилия ископаемых видов, позволяющий передать, с одной стороны, общие соотношения обилия видов, а с другой – характер их распространения в захоронении. Предложена следующая шкала обилия:

- u* – 1–2 экземпляра на всю выборку,
- e* – немногочисленные экземпляры, встречающиеся единично или мелкими скоплениями (1–3 экземпляра) на отдельных образцах выборки,
- 1* – скопления из 1–5 экземпляров на многих образцах выборки,
- 2* – скопления до 10 и более экземпляров на отдельных образцах выборки,
- 3* – скопления до 10 и более экземпляров на многих образцах выборки,
- 4* – кровля из остатков на некоторых (.4) или всех (4.) образцах выборки,
- 5* – слой из остатков.

Баллы шкалы могут использоваться по отдельности или в комбинации, соединяемые точкой. Например, балл 1.4 означает, что на большинстве образцов вид встречается небольшими скоплениями, но в отдельных местах образует кровлю. Обычно это доминант или субдоминант захоронения.

Применение этой шкалы предполагает, что захоронение вскрывается до тех пор, пока не перестанут попадаться ранее не находившиеся в

нем виды. Условно принимается, что в этом случае полученная выборка является репрезентативной для выявления состава фитоориктоценоза и оценки обилия отдельных видов.

На аналитическом этапе производится также исключение из списка флористического состава фитоориктоценозов видов, относительно которых есть основания полагать, что их материнские растения произрастали в существенно иных условиях и типах древних фитоценозов, чем те, которым принадлежит основная масса растительных остатков. Это, в первую очередь, касается остатков наземных и водных и полуводных растений. Соответствующие списки обрабатываются отдельно по описанной ниже методике, а сама процедура исключения носит название *разделения фитоориктоценологических смесей*.

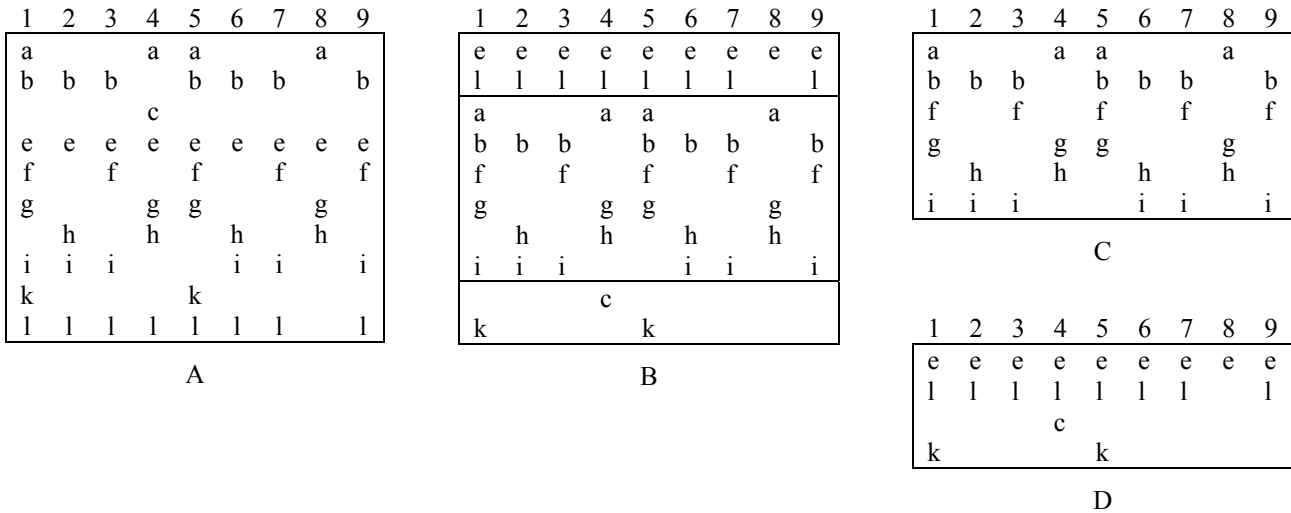
**2. Синтетический этап.** На синтетическом этапе проводится выделение групп сходных описаний фитоориктоценозов – *фитоориктоценозов* и видов, позволяющих объединять их во все более обширные общности (*конгрегации*).

Исходной является так называемая *валовая неупорядоченная таблица*. Ее удобно составлять на миллиметровой бумаге, приняв ширину строк и столбцов в 1 см. По вертикали располагаются виды, а по горизонтали номера обрабатываемых описаний. Если вид в описании отсутствует, в центре квадрата, образующегося на пересечении строки с названием вида и столбца с номером захоронения, ставится точка. Если вид присутствует – указывается его обилие или ставится знак «+», означающий, что вид присутствует, но его обилие по используемой шкале определить затруднительно. Последнее имеет место, например, если вид представлен фрагментами дисперсной кутикулы, выделенными при объемной мацерации, а основная масса видов представлена морфотаксонами.

В одну таблицу не следует включать описания, принадлежность которых существенно различным типам фитоориктоценозов итак очевидна. Общим правилом является, что в пределах помещаемых в одну таблицу описаний видовой состав не должен полностью меняться более одного раза. Не рекомендуется помещать в одной таблице более 70 описаний, иначе таблица становится необозримой [Миркин и др., 1989].

Первоначальный порядок взаимного расположения описаний может быть произвольным. Для удобства дальнейшего анализа иногда целесообразно располагать описания по принципу «флористика, стратиграфия, география», то есть вместе группируются флористически, стратиграфически и географически близкие описания. Возможно расположение по каким-то из этих





**Рис. 1.** Переход от валовой неупорядоченной таблицы (А) к таблице постоянства (В) и разделение последней на активную (С) и пассивную (D) части (по [Миркин, Розенберг, 1978])

В таблице постоянства виды размещены в порядке уменьшения их частоты встречаемости в исследуемой группе описаний. После ее разделения в активной части остаются виды, имеющие среднюю встречаемость; виды с высокой и низкой встречаемостью помещаются в пассивную часть. Латинские буквы обозначают виды, цифры – номера описаний. Буква в столбце означает присутствие вида в соответствующем описании, отсутствие буквы – то, что вид в данном описании не присутствует.

или иным градиентам. Схематически валовая неупорядоченная таблица изображена на рис. 1, А.

От валовой неупорядоченной таблицы переходят к так называемой *таблице постоянства* (рис. 1, В), в которой виды размещаются сверху вниз в порядке уменьшения постоянства. Постоянство вычисляется для каждого вида как процент описаний, в которых вид присутствует, от общего числа описаний.

В практике флористико-социологического направления Браун-Бланке принято различать виды *высокого* (свыше 60%), *среднего* (60–20%) и *низкого* (менее 20%) постоянства. При обработке таблиц с малым количеством описаний может быть целесообразным поднять верхний порог постоянства до 70–80%, а нижний – опустить до 10% [Миркин и др., 1989].

Для составления таблицы постоянства валовая неупорядоченная таблица, после вычисления постоянства видов, разрезается ножницами по строкам, которые затем переклеиваются на какую-либо бумажную основу, например газету, в указанном выше порядке. Такое разрезание и переклеивание имеется в виду и в дальнейшем, когда речь идет о перегруппировке строк и столбцов таблиц, а также их разделении и объединении.

Таблица постоянства разделяется на *активную* (рис. 1, С) и *пассивную* (рис. 1, D) части. В активной части помещаются виды среднего постоянства (средней встречаемости), а в пассив-

ной – высокого и низкого постоянства (высокой и низкой встречаемости).

Разделение таблицы постоянства на активную и пассивную можно совместить с формированием таблицы постоянства и после разрезания валовой неупорядоченной таблицы сразу сформировать активную и пассивную таблицы.

Смысл разделения таблицы постоянства состоит в том, что виды, которыми можно диагностировать намеченные на аналитическом этапе фитоориктоценоны, наиболее вероятно найти именно среди видов средней встречаемости. Виды высокой встречаемости свойственны всем или большинству фитоориктоценонов, а потому могут служить лишь для их объединения в более обширные конгрегации. Виды низкой встречаемости нельзя использовать для диагностики из-за невозможности судить об их «тяготении» к определенным фитоориктоценонам из-за их слишком редких для этого находок.

При формировании активной таблицы целесообразно оставить в ней виды низкой встречаемости, прижизненно связанные с видами среднего постоянства. Это, в первую очередь, касается видов по дисперсным фруктификациям и семенам, которые нередко имеют невысокую встречаемость, во всяком случае – ниже свойственной листьям тех же растений.

Следующим шагом является переупорядочение строк активной таблицы, в результате которого рядом помещаются виды, имеющие сходное



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
a	a	a	a		a	a				c	c			
b	b	b	b		b	b				d	d			
c	c	c	c	c	c	c	c	c	c	e	e	e	e	e
d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	f	f	f	f	f
e	e	e	e	e	e	e	e	e	e					
f	f	f	f	f	f	f	f	f	f					
			g	g	g	g	g	g			p	p	p	p
			h	h	h	h	h	h			q	q	q	q
			i	i	i									
			k	k	k								r	r
													s	s

A<sub>1</sub>

A<sub>2</sub>

A<sub>3</sub>

1	2	3	4	6	7	5	8	9	10	11	12	13	14	15
a	a	a	a	a	a									
b	b	b	b	b	b									
c	c	c	c	c	c	c	c	c	c	c	c			
d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d			
e	e	e	e	e	e	e	e	e	e	e	e	e	e	e
f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f
			g	g	g	g	g	g	g					
			h	h	h	h	h	h	h					
			i	i	i	i	i	i						
			k	k	k	k	k	k						
							n							
							o							
											p	p	p	p
											q	q	q	q
													r	r
													s	s

B

1	2	3	4	6	7	5	8	9	10	11	12	13	14	15
e	e	e	e	e	e	e	e	e	e	e	e	e	e	e
f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f
c	c	c	c	c	c	c	c	c	c	c				
d	d	d	d	d	d	d	d	d	d	d				
a	a	a	a	a										
b	b	b	b	b										
		g	g	g	g	g	g	g	g					
		h	h	h	h	h	h	h	h					
		i	i	i	i	i	i							
		k	k	k	k	k	k							
							n							
							o							
											p	p	p	p
											q	q	q	q
													r	r
													s	s
I	II				III	IV	V	VI	VII	VIII	IX			

C

Рис. 3. Составление обзорной таблицы (C) на основе трех парциальных синтетических таблиц (A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, A<sub>3</sub>) (по [Миркин, Розенберг, 1978])

B – переупорядочение строк обзорной таблицы с целью выделения новых блоков диагностических видов;  
 C – переупорядочение столбцов обзорной таблицы для выделения типов фитоориктоценозов (I–IX).  
 Остальные обозначения см. на рис. 1.

1992а, б) в принципе сходно с той же процедурой в традиционной систематике животных и растений. Отличием является широкое распространение так называемой *синтаксономической коррекции* – изменения диагноза и ранга синтаксонов при отнесении к ним нового материала [Миркин, 1989]. Из-за нежесткой связи признаков сообществ новый материал часто не может быть отнесен к ранее выделенным синтаксонам в строгом соответствии с их диагнозами, демонстрирует при значительном сходстве отсутствие отдельных диагностических видов и их блоков или присутствие других видов. Выделение в этой ситуации новых синтаксонов сделало бы систему необозримой. Поэтому в синтаксономии при определении допускается и часто проводится переработка системы. В этом смысле можно сказать, что в синтаксономии отсутствует четкая грань между определением и установлением новых таксонов (синтаксонов), характерная для традиционной систематики животных и растений. При синтаксономической коррекции соблюдаются принципы типа и приоритета (см.: [Баркман и др., 1988]).

Определению или установлению новых синтаксонов предшествуют определенные операции с таблицами. Исходными данными обычно являются несколько парциальных синтетических таблиц с описаниями сходных фитоориктоценозов, распространенных в разных местах исследуемой территории на протяжении ограниченного интервала разреза (рис. 3, А<sub>1</sub>, А<sub>2</sub>, А<sub>3</sub>). Эти таблицы объединяются в *итоговую синтетическую таблицу*.

При этом проводятся операции, аналогичные тем, которые осуществляются на синтетическом этапе. Вначале проводится перегруппировка строк, в ходе которой рядом размещаются виды со сходным распределением по всей массе описаний (рис. 3, В). В результате выделяются новые блоки видов, претендующих на диагностическое значение. При этом картина распределения видов может более или менее существенно отличаться от той, которую можно было бы построить, располагая лишь частью материала. Так, на рис. 3 единый блок видов cdefgh, выделившийся на парциальной таблице А<sub>2</sub>, после соединения с таблицами А<sub>1</sub> и А<sub>3</sub> «расщепился» на три группы – cd, ef и gh. Соответственно диагностическое значение этих видов будет оцениваться уже иначе.

Затем столбцы перегруппировываются так, чтобы рядом располагались сходные описания (повторное выделение фитоориктоценозов). В итоговой таблице строки еще раз перегруппировываются, чтобы вновь выделившиеся блоки видов, харак-

Номер группы	Блоки, диагностирующие присутствием	Блоки, диагностирующие отсутствием
I	ef, cd, ab	gh, ik
II	ef, cd, ab, gh, ik	no
III	ef, cd, gh, ik	ab, no
IV	ef, cd, ab, gh, ik, no	ab
V	ef, cd, gh	ab, ik, no
VI	ef, cd	gh, pq
VII	ef, cd, pq	rs
VIII	ef, pq	cd, rs
IX	ef, pq, rs	cd

**Рис. 4.** Блоки диагностических видов, характеризующие типы фитоориктоценозов, выделившиеся на обзорной таблице, изображенной на рис. 3, С (по [Миркин, Розенберг, 1978])

Буквенные и цифровые обозначения см. на рис. 1.

теризующие фитоориктоценозы, располагались сверху вниз в порядке уменьшения постоянства видов и с наименьшим перекрытием (*вторичная диагонализация таблицы*; рис. 3, С). В таблице, изображенной на рис. 3, выделилось, таким образом, 9 фитоориктоценозов (I–IX). Характеризующие их блоки видов, которые можно так или иначе использовать для диагностики новых синтаксонов или определения, показаны на рис. 4.

Выделение синтаксонов (парасинтаксонов) является неформальной процедурой, в которой определяющее значение имеют опыт классификационной деятельности и «такт» исследователя [Миркин, Розенберг, 1978].

Прежде всего, проводится анализ выделившихся типов фитоориктоценозов, задачей которого является выявление наиболее дробных регионально-характерных типов, которые можно рассматривать как отражение в ископаемом состоянии соответствующих типов древних сообществ. Признаками этих типов (фитоориктоценозов) являются отчетливый регионализм в распространении и приуроченность к определенному интервалу разреза, наличие автохтонных и гипоавтохтонных фитоориктоценозов и вообще захоронений, имеющих тенденцию отражать состав локальной флоры, видовое богатство, выраженность доминантов и устойчивость соотношений между ними, преимущественная приуроченность к определенным фациям и др.

Согласно «Кодексу фитосоциологической номенклатуры» [Баркман и др., 1988], главными рангами фитосоциологической системы являются снизу вверх *ассоциация, союз, порядок* и *класс*. По традиции, сложившейся в работах флористико-социологического направления, ассоциации и союзы являются региональными единицами с ограниченными ареалами, отра-

жающими, главным образом, горизонтальные изменения растительности [Миркин, 1989]. При этом ассоциации отражают наиболее дробные регионально-характерные вариации флористического состава сообществ, а союзы – следующий более высокий уровень сходства.

Классы являются крупными эколого-физиономическими единицами, флористическая характеристика которых имеет второстепенное значение.

Порядки выделяются на флористической основе, но, как и классы, отражают преимущественно вертикальные изменения растительности [Миркин, 1989].

В соответствии с этим наиболее дробные регионально-характерные типы фитоориктоценозов, отражающие в ископаемом состоянии соответствующие типы сообществ, выделяются в ранге ассоциаций.

Союзы объединяют группы таких ассоциаций, распространенные в пределах их ареалов. В отличие от современных, ископаемые союзы могут включать не только одновременно существовавшие, но и филоценогенетически связанные ассоциации, сменявшие друг друга во времени.

В основу диагностики ископаемых ассоциаций и союзов кладутся виды, демонстрирующие отчетливый регионализм в своем пространственном распространении, а по стратиграфическому

диапазону – не выходящие или незначительно выходящие за рамки интервала распространения соответствующих парасинтаксонов. При этом целесообразно опираться на комплексы прижизненно связанных формальных видов (*ансамбль-видов* по С.В. Мейену [1987а, 2009]) и морфотаксоны, более адекватно отражающие видовое разнообразие материнских сообществ – виды по фруктификациям и семенам.

Ископаемые классы являются крупными физиономическими единицами. Характеристику порядков составляют наборы родов и ископаемые виды, имеющие в силу морфологической природы относящихся к ним частей или органов растений межрегиональное распространение, как многие виды по листьям и чешуям.

Типы фитоориктоценозов с сильно обедненным и искаженным флористическим составом могут стать материалом для построения формальных систем парасинтаксонов.

Форма различных фитоценологических таблиц и представления результатов синтаксономического анализа приведены в руководстве Б.М. Миркина с соавторами [1989], а применительно к ископаемому материалу – в работе автора [Игнатьев, 1991]. Руководством к образованию названий синтаксонов (парасинтаксонов) помимо «Кодекса» может служить работа К.О. Короткова [1989].

## Заключение

Адаптированный к ископаемому материалу метод Браун-Бланке представляется единственным из предложенных до сих пор подходов, который позволяет реконструировать разнообразие древних растительных сообществ, сохранившихся в геологической летописи. Подчеркнем еще раз, что в силу континуальности растительного покрова это разнообразие принципиально не может быть изучено на основании отдельных, пусть даже очень полно сохранившихся ископаемых остатков отдельных древних фитоценозов. Проблема реконструкции разнообразия древних растительных сообществ – это проблема познания архитектуры этого разнообразия, его *синтаксономической структуры*, выражаясь терминами флористико-социологического направления Ж. Браун-Бланке. Эта структура может быть выявлена только на массовом материале фитоориктоценозов.

Можно указать три главных обстоятельства, ограничивающих возможности применения метода Браун-Бланке к ископаемому материалу:

1. Многие типы сообществ не сохранились в ископаемом состоянии из-за неблагоприятных условий захоронения или отсутствия таковых

(есть основания полагать, что в большинстве случаев мы имеем дело с остатками сообществ пониженных, увлажненных местообитаний, расположенных поблизости от различных водоемов и водотоков [Ferguson, 1985]).

2. Низкая насыщенность разреза захоронениями растительных остатков, не позволяющая получить достаточно массовый материал.

3. Отсутствие в разрезе автохтонных и гипоавтохтонных фитоориктоценозов, отражающих состав локальной флоры.

Последние две черты нередко встречаются вместе, например в толщах, сложенных преимущественно русловыми и прирусловыми фациями. В то же время и в этом случае остается возможность реконструировать синтаксономическую структуру древней растительности на уровне крупных, физиономических (относящихся к облику растительности, господствующим жизненным формам) единиц – *растительных формаций*.

Следует отметить, что, как показывает опыт классификации современной растительности, физиономические классификации оказываются

более подходящими для целей мелкомасштабного картирования растительности (прежде всего, более экономичными), чем флористические [Миркин, 1985].

Наконец, следует подчеркнуть, что использование метода Браун-Бланке для классификации растительных сообществ оказывается наиболее продуктивным, если становится основой деятельности многих специалистов, свободно

обменивающихся полученной информацией. К сожалению, в палеоботанике, в силу общей малочисленности работающих исследователей, это условие вообще едва ли может быть выполнено. Этот недостаток отчасти может быть компенсирован специализацией некоторых ученых в сфере синтаксономии древней растительности (*парасинтаксономии*) тех или иных эпох и регионов.

## Благодарности

Автор признателен Б.М. Миркину (Башкирский государственный университет, Уфа) за помощь в освоении метода Браун-Бланке и многостороннюю поддержку работы в этом направлении.

## Литература

- Александрова В.Д.* Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. – Л.: Наука, 1969. – 275 с.
- Баркман Я., Моравец Я., Раушер Г.* Кодекс фито-социологической номенклатуры // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. – 1988. – Т. 93. – № 6. – С. 112–130.
- Беклемишев В.Н.* Методология систематики. – М.: Тов-во научн. изданий КМК, 1994. – 250 с.
- Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В.* Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. – М.: Наука, 1970. – 426 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 208).
- Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. – 359 с.
- Игнатьев И.А.* Парасинтаксономия фитоориктоценозов из перми Печорского бассейна и Приуралья методом Браун-Бланке и ее значение для палеогеоботанических и стратиграфических построений. Часть I. Систематика фитоориктоценозов. – М.: ВИНТИ, 1991. – 119 с. (Деп. в ВИНТИ. № 564-В91).
- Игнатьев И.А.* Метод Браун-Бланке в палеогеоботанике // Биол. науки. – 1992а. – № 5 (341). – С. 26–34.
- Игнатьев И.А.* Разнообразие древних растительных сообществ: фитосоциологический подход // Журн. общ. биол. – 1992б. – Т. 53. – № 6. – С. 22–33.
- Игнатьев Д.А., Игнатьев И.А.* Эволюция растительности и условий осадконакопления в поздней перми Большесынинской впадины Предуральяского краевого прогиба // Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Москва, 25–26 декабря 2000 г. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 178–186.
- Коротков К.О.* Рекомендации по формированию названий синтаксонов. – М.: Ин-т эволюционной морфологии АН СССР, 1989. – 32 с. (Ротапринт).
- Красилов В.А.* Палеоэкология наземных растений (Основные принципы и методы). – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. – 212 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Венский кодекс), принятый Семнадцатым международным ботаническим конгрессом, Вена, Август, июль 2005 г. – М.; СПб.: Тов-во научн. изданий КМК, 2009. – 282 с.
- Мейен С.В.* Общая палеоботаника (Депонированное приложение к книге «Основы палеоботаники». М.: Недра, 1987). – М.: ВИНТИ, 1987а. – 202 с. (Деп. в ВИНТИ. № 8673-В87).
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники: Справочное пособие. – М.: Недра, 1987б. – 404 с.
- Мейен С.В.* М.Ф. Нейбург – 40 лет служения «малой науке» // *Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал. – 2009а. – Т. 1. – С. 55–71.
- Мейен С.В.* Теоретические основы палеоботанических исследований. – М.: ГЕОС, 2009б. – 108 с.
- Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
- Миркин Б.М.* Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Ж. Браун-Бланке // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 9. – М.: ВИНТИ, 1989. – 107 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. – Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. – 488 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.* Методические указания для практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке. – Уфа: Башкирский гос. ун-т, 1989. – 37 с. (Ротапринт).
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.* Современная наука о растительности: Учебник. – М.: Логос, 2001. – 264 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
- Мосейчик Ю.В.* Условия углеобразования и антракофильные растения первой половины визе Подмосковного бассейна // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). – М.: ГЕОС, 2002. – С. 133–135.
- Мосейчик Ю.В.* Особенности палеофлористического районирования суши в раннем карбоне (на примере флор Ангарида) // *М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев* (ред.).

Растительный мир в пространстве и времени: Сб. науч. работ, посвященных 100-летию со дня рождения академика В.В. Меннера. – М.: ГЕОС, 2004. – С. 51–84.

Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольная флора Подмосковского бассейна. Т. I. Состав, экология, эволюция, фитогеографические связи и стратиграфическое значение. – М.: ГЕОС, 2009. – 186 с.

Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольные фитохории Северной Евразии: структура, система, эволюция // *Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал. – 2010. – Т. 2. – С. 1–27.

Мосейчик Ю.В. Ранне- и среднекаменноугольные флоры Китая и Юго-Восточной Азии: происхождение, место в системе фитохорий и эволюция // *Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал. – 2012. – Т. 7. – С. 1–24.

Мосейчик Ю.В. Корни Ангарского царства // Палеоботанический временник. Непериодическое приложение к журналу «*Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал». – 2013. – Вып. 1. – С. 82–87.

Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольные флоры Гондваны: состав, эволюция и географическое разнообразие // *Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал. – 2014а. – Т. 9. – С. 1–20.

Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольные флоры Северной Америки: состав, эволюция и фитогеографическое районирование // *Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал. – 2014б. – Т. 10. – С. 1–25.

Мосейчик Ю.В. География макроэволюции у высших растений: концепция фитоспрединга С.В. Мейена – взгляд 30 лет спустя // Палеоботанический временник. Приложение к журналу «*Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал». – 2015. – Вып. 2. – С. 140–145.

Мосейчик Ю.В. Этапы развития флоры и система макрофлористических зон карбона Ангариды // *Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал. – 2016. – Т. 12. – С. 1–28.

Смирнов Е.С. Таксономический анализ. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969. – 187 с.

Смит А.Х.В. Условия формирования каменноугольных торфяников // Проблемы палеоклиматологии: Труды симпозиума. – М.: Мир, 1968. – С. 52–61.

Becking R.W. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // *Bot. Rev.* – 1957. – Vol. 23. – № 7. – P. 411–488.

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. – Wien; N.Y.: Springer Verlag, 1964. – 865 S.

Burnham R.J. Relationships between standing vegetation and a leaf litter in a paratropical forest: Implications for palaeobotany // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1989. – Vol. 53. – P. 5–32.

Burnham R.J. Patterns in tropical leaf litter and implications for angiosperm palaeobotany // *Res. de comm. VI Conf. Organization Internat. de Paléobotanique.* – Paris, 1992. – P. 32.

Dräger K. Pflanzensoziologische Untersuchungen in den Mittleren Essener Schichten des nördlichen Ruhrgebietes // *Forschungsher. Lardes N. Rhein-Westf.* – 1964. – № 1353. – 295 S.

Ferguson D. The origin of leaf-assemblages – new light on an old problem // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1985. – Vol. 46. – P. 117–188.

Gastaldo R.A. (ed.) Plant taphonomy – organic sedimentary processes // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – Vol. 58 (Spec. issue). – P. 1–94.

Ignatiev I.A. Ancient plant communities diversity: phytosociological approach // *Res. de comm. IV Conf. Organization Internat. Paléobotanique.* – Paris, 1992. – P. 81.

Jurko A. Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften // *Preslia.* – 1973. – Vol. 45. – P. 41–69.

Raymond A. Interpreting ancient swamp communities: Can we see the forest in the peat? // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1987. – Vol. 52. – P. 217–231.

Retallack J.G. Reconstructing Triassic vegetation of eastern Australasia: a new approach for the biostratigraphy of Gondwanaland // *Alcheringa.* – 1977. – Vol. 1. – P. 247–277.

Scheihing M.H., Pfefferkorn H. The taphonomy of land plants in the Orinoco delta: a model for the incorporation of plant parts in clastic sediments of Late Carboniferous age of Euramerica // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1984. – Vol. 41. – P. 205–240.

Scott A.C. A review of the ecology of Upper Carboniferous plant assemblages, with new data from Strathclyde // *Palaeontology.* – 1977. – Vol. 20. – №2. – P. 447–473.

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

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

## Phytosociological approach to the study of ancient plant communities. 1. Basic principles

I.A. Ignatiev

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

The basic principles of the Braun-Blanquet approach as applied to the classification of ancient plant communities are examined. The necessity of intuitive-statistical approach to the study of the palaeophytocoea diversity is argued. The principles of establishment of fossil syntaxa (parasyntaxa) and the problem of the recognition their diagnostic species are analyzed.