

Заметки по фитогеографии палеозоя¹

С.В. Мейен

География признаков

Для палеофлористических построений обычно используются неполноценные таксоны: мы редко можем указать все необходимые части тех растений, которые считаются наиболее характерными для той или иной фитохории. Как не раз отмечалось в литературе, роды ископаемых растений ближе к морфологическим, чем к таксономическим категориям современных растений. Тем не менее, эти роды основаны на широком комплексе признаков. Помимо этого можно использовать для выделения фитохорий распределение в пространстве более узких комплексов признаков, часто интерпретируемых как единичный признак. К их числу относится, например, сетчатое жилкование или присутствие дорзальных желобков. Систематического анализа имеющихся материалов с этой точки зрения не предпринималось, хотя кое-что сделано С.В. Мейеном [Вахрамеев и др., 1970; Vakhrameev et al., 1978].

Сейчас мы ограничимся рассмотрением лишь двух упомянутых признаков (дорзальных желобков и анастомозов).

Дорзальные желобки, то есть узкие вместилища устьиц, пробегающие на нижней стороне листа, известны у еврамерийских лепидофитов (сигиллярий и лепидодендронов) и различных ангарских голосеменных. Интересно, что у ангарских лепидофитов до сих пор не установлено листьев с дорзальными желобками. Если удавалось изучить эпидермальное строение листьев ангарских лепидофитов карбона, то оказывалось, что устьица разбросаны по всей поверхности листовой пластинки (неясно, были ли эти листья амфистомными или гипостомными).

Эпидермальное строение листьев пермских лепидофитов Ангариды почти не изучено, можно что-то сказать только о листьях *Viatcheslavia*. Судя по немногочисленным репликам, устьица у вьчеславий были сконцентрированы в двух правильно очерченных полосах, пробежавших по обе стороны от средней жилки на нижней стороне листа. Детали строения и самих полос, и устьиц в них неизвестны. По-видимому, так же были устроены листья верхнепермских сигнакулярий (роды *Viatcheslavia* и *Signacularia*, возможно, являются синонимами [Meуen, 1976]).

Для карбоновых и пермских голосеменных Ангариды весьма характерны дорзальные желобки, причем известны они у растений, родство которых сомнительно. Можно полагать, что ангарские голосеменные с дорзальными желобками принадлежат разным порядкам. Это видно из общей морфологии листьев. Дорзальными желобками обладают, прежде всего, листья *Ruffloria* и предположительно принадлежавшие тем же растениям чешуи подрода *Sulcinephropsis*. Эти растения принадлежат к числу доминант или субдоминант ангарской флоры. В среднем – верхнем карбоне Тунгусского бассейна встречен один экземпляр *Entsovia* – рода, особенно характерного для кунгура – казани, Русской платформы и Приуралья. Систематическое положение *Entsovia* неизвестно, но едва ли можно предполагать их принадлежность к кордаитам, поскольку у них принципиально иной тип жилкования – жилки параллельные и направляются в верхушку, в края они не выходят. Судя по хвойным, гинкговым и чекановскиевым, такое следование жилок – весьма консервативный таксономический признак.

Третий род с дорзальными желобками – *Slivkovia*, известный в верхней перми Печорского бассейна и Южного Урала. Это растение имеет чешуевидные листья, внешне сходные с листьями хвойных. По-видимому, семенные чешуи *Slivkovia* были организованы примерно так же,

¹ Печатается с незначительными изменениями по машинописи с рукописной правкой автора, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена. Рукопись датирована 30 июня – 1 июля 1979 г. Список литературы и комментарии составлены редколлегией настоящего издания. Сноски без пометки (Ред.) принадлежат автору (Ред.).

как у хвойных: несли семя (одно?) на верхней стороне чешуи в специальном углублении.

Особняком стоит растение, описанное Л.А. ФEFIЛОВОЙ [1976] из соликамских отложений Среднего Приуралья как *Entsovia lorata*. Здесь осталось только две пары желобков, каждая из которых располагается у края лентовидного листа. Это растение недавно обнаружено Г.Г. Смоллер (личное сообщение) в перми Печорского Приуралья. По-видимому, этот вид надо в дальнейшем выделить в самостоятельный род.

Тенденция к концентрации устьиц в желобках обнаруживается и у других ангарских растений. М.Д. Залесский [1918] выделил в род *Glossopteropsis* листья, сходные с *Zamiopteris*, но имеющие нечто вроде дорзальных желобков. Нечеткие желобки наблюдаются и у некоторых *Angaropteridium* и *Paragondwanidium*.

Интересно, что среди гондванских растений, по-видимому, нет форм с дорзальными желобками. Лишь у некоторых кордаитоподобных листьев намечается сильное сужение междужильных промежутков в основании листа. Правда, С.М. Архангельский (личное сообщение) имеет еще не описанные листья кордаитового облика как будто с настоящими дорзальными желобками из среднего – верхнего карбона Аргентины. Так или иначе, эта структура не характерна для гондванских растений.

Зато для гондванских голосеменных очень характерны листья с анастомозами. Можно полагать, что все такие листья принадлежат к глоссоптеридам (в любом толковании объема этой группы). Листья, которые формально следует относить к *Glossopteris*, известны и в Ангариде, где они крайне редко встречаются в верхнепермских отложениях. Являются ли эти ангарские растения достаточно близкими родственниками гондванских глоссоптерид или такие листья развились у некоторых ангарских растений параллельно пока неизвестно. Это единственные ангарские растения, у которых есть настоящие анастомозы между боковыми жилками. В остальных случаях жилкование ангарских растений открытое.

Насколько связано распространение разобранных признаков у ангарских и гондванских растений с палеоклиматическими или иными абиотическими факторами, сказать невозможно. Обычно появление дорзальных желобков у растений связывается с ксероморфизмом. Однако это объяснение не приложимо к руфлориям, имеющим обычно очень тонкую кутикулу. Подробнее вопрос об экологическом значении дорзальных желобков у ангарских руфлорий разобран в работах С.В. Мейена [1963, 1967, 1971].

Соотношение тектонических и палеофлористических границ

Самым слабым пунктом современных палеофитогеографических исследований можно считать границы между основными фитохориями. Пожалуй, в настоящее время нет ни одной границы между верхнепалеозойскими фитохориями, которую можно считать удовлетворительно изученной. Линии, которые ограничивают фитохории на нынешних палеофлористических картах по существу являются линиями, проводимыми методами интерполяции между местонахождениями, принадлежащими разным фитохориям. Ясно, что в действительности эти линии должны быть обоснованы более обстоятельно, в том числе фациально-литологическими, палеогеографическими и тектоническими данными. К этому палеофлористика палеозоя пока не готова.

Тем не менее, уже на имеющемся материале можно выделить два главных типа границ, различающихся своей резкостью. В одних случаях мы видим постепенную смену флористических комплексов и возникновение *эктонных фитохорий*. В других случаях создается впечатление о необычайной резкости палеофлористических границ.

Эктонных фитохорий мы знаем очень немного. Возможно, что к ним принадлежит Суб-

ангарская область, которая протягивается вдоль южной периферии Ангарской области. Переходя от Восточного Таймыра (Тунгуссо-Верхоянский округ Ангарской области) на Западный (Таймыро-Кузнецкий округ той же области), мы видим появление некоторых растений, которые обычны в Печорской провинции. В Печорской провинции встречаются многие растения, известные и в Сибири, но к ним добавляются растения, отсутствующие в Сибири, но характерные для Русской платформы (например, *Phylladoderma*). По мере движения через Печорскую провинцию с северо-востока на юго-запад² мы видим увеличение пропорции элементов флоры Русской платформы. Во флоре Русской платформы появляются растения, известные в западноевропейском цехштейне, но отсутствующие в Печорской провинции (особенно важны хвойные *Quadrocladus* и *Pseudowoltzia*). На южной окраине Русской платформы снова увеличивается число сибирских растений, прежде всего – кордаитов. В Южной Башкирии и в Оренбургской области известны смешанные комплексы сульцивных кор-

² В сетке современных широт (Ред.).

даитов и *Tatarina*, то есть типично сибирско-печорских и типично субангарских растений. Смешанные комплексы флоры известны по всей Субангарской области.

Совершенно иное соотношение наблюдается на других границах палеофлористических областей. Хотя мы не видим достаточно хорошей последовательности близко расположенных местонахождений, можно предполагать, что эти границы чрезвычайно резкие. Так, в южной и юго-западной Монголии мы видим типично ангарские комплексы верхнепермской флоры, относящиеся к Дальневосточной провинции Ангарской области. Менее чем в 500 км юго-восточнее мы оказываемся среди местонахождений типично катазиатской флоры. При этом в монгольских местонахождениях есть лишь совершенно ничтожная примесь катазиатских или предположительно катазиатских растений. Столь же малое или еще меньшее количество ангарских растений указывается из катазиатских местонахождений. Таким образом, на очень коротком расстоянии происходит практически полная смена флористических комплексов.

Граница между ангарской и катазиатской флорами на Дальнем Востоке (Мейен в: [Вахрамеев и др., 1978]; [Дуранте., 1971, 1976]) еще более резкая. По-видимому, здесь ширина зоны перехода между двумя флорами сокращается до нескольких десятков километров [Зимица, 1977].

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

в районе Кабула и кратко уже упоминавшаяся выше³. От этого местонахождения всего 340 км до местонахождения Варгал в Соляном кряже, где в сопоставимых по возрасту отложениях описан спорово-пыльцевой комплекс со значительным количеством гондванских элементов. Обычно Соляной Кряж по макрофоссилиям и моспорам включается в Гондванское царство.

Для каменноугольных фитохорий труднее подобрать подобные примеры, но один можно привести. Это граница между Казахстанской провинцией Евразийской области и Ангарской областью в визе – среднем карбоне. Казахстанская провинция представлена небольшим числом местонахождений, главное из которых Карагандинский угленосный бассейн. Флора, принципиально не отличающаяся от карагандинской, известна также в Экибастузском бассейне [Майборода, 1969]. В Северном Прибалхашье также есть обедненные комплексы флоры карагандинского типа. В Иртыш-Зайсанской складчатой зоне мы встречаем уже чисто ангарскую, хотя и несколько обедненную флору. Расстояние между ближайшими местонахождениями обеих фитохорий не превышает 400 км. Смешанных евразийско-ангарских комплексов в этом районе мы не видим. Правда, в литературе высказывалось мнение, что в карагандинской флоре есть некоторое количество ангарских элементов, однако более детальные исследования не подтвердили их присутствия. Поэтому флору Казахстанской провинции нельзя считать экотонной.

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

Дифференциация раннекаменноугольных флор, в том числе по палинологическим данным

К сожалению, палинологические данные используются недостаточно для фитогеографическим построений. Тем не менее, они могут быть крайне важны для этих построений, а именно с целью 1) контроля данных по макрофоссилиям и 2) характеристики тех интервалов разреза и тех территорий, по которым данные по макрофоссилиям редки или вовсе отсутствуют. Но даже при наличии хороших комплексов макрофоссилий палинологические материалы могут дать существенное дополнение.

Вопрос о первом проявлении палеофлористической зональности обсуждается в литературе уже много десятилетий. Последние исследования

по ангарским флорам убеждают, что уже в раннем карбоне ангарские флоры отличались от евразийских. К сожалению, установить меру этого различия пока невозможно, так как раннекаменноугольные флоры Ангарида изучены плохо. В их составе указывалось довольно много родов, общих с евразийской флорой: *Cardiopteridium*, *Adiantites*, *Aneimites*, *Triphylopteris*, *Rhodea* (= *Rhodeopteridium*), *Sphenophyllum*,

³ Описание этой флоры см.: *Meyen S.V.* On the Subangara palaeofloristic area of the Permian // Сб. памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (К 90-летию со дня рождения). – М.: ГЕОС, 2002. – С. 234–239 (Ред.).

Sublepidodendron, *Lepidodendropsis* и др. В то же время, в Ангарской флоре не указываются *Sphenopteridium*, *Fryopsis*, *Anisopteris*, *Neuropteris*, *Diplotmema*, *Sigillaria*, *Lepidodendron* и другие роды, типичные для еврамерийской флоры.

Таким образом, из опубликованных списков складывается впечатление, что ангарская флора раннего карбона – лишь обедненная еврамерийская флора. Не исключено, что на определенном таксономическом уровне (например, на уровне порядков) так оно и есть. Однако на уровне родов степень эндемичности ангарской флоры довольно высока уже в турнейское время. В самых низах турне, правда, указываются *Cyclostigma* и *Protolepidodendropsis*. Однако родовая общность этих растений с еврамерийскими пока не подтверждена данными по органам размножения (см. подробнее [Meуen, 1976]).

Судя по палинологическим данным, существенная общность наиболее ранних карбоновых флор Ангарской и Еврамерийской областей вполне вероятна. Однако до сих пор эти данные очень обрывочны. Уже в турнейских отложениях Ангарида в большом количестве встречаются лепидофиты, принадлежащие заведомо эндемичным родам (к каким семействам и порядкам они относятся, пока неясно) *Ursodendron*, *Angarophloios*, может быть, *Lophiodendron* и *Tomiodendron*.

Соответствующий анализ раннекаменноугольных флор Гондваны еще предстоит провести. Главная трудность здесь – в недостатке данных. Заведомо раннекаменноугольные отложения с растительными остатками известны только в Австралии (они указывались также в Южной Африке и Южной Америке, но возраст вмещающих толщ остается неопределенным⁴). Эта австралийская флора с *Lepidodendron* описана давно, но нуждается в ревизии. Во всяком случае, присутствие в ней еврамерийских родов не доказано. В этом отношении представляют большой интерес палинологические исследования, выполненные в Австралии прежде всего Дж.Плейфордом [Playford, 1971, 1978; см. также обобщающую статью по палиоистратиграфии Австралии [Kemp et al., 1977]. Раннекаменноугольные комплексы Австралии составляют так называемую «микрофлору *Granulatisporites frustulentus*». Эта микрофлора в более ранних исследованиях Б.Балма [Balme, 1964] именовалась «ликоспоро-

идная микрофлора», поскольку ее доминирующий элемент *Granulatisporites frustulentus* морфологически близок к *Lycospora*. В этой микрофлоре выделяются два комплекса. Комплекс с *Retispora lepidophyta* охватывает самые верхи девона и нижнюю часть турне. В ней известен вид *R. lepidophyta* (= *Hymenozonotriletes lepidophytus*), характерный для того же интервала разреза в Западной Европе. Для этого времени говорить об эндемизме гондванской флоры Австралии, видимо, нельзя.

Следующий комплекс лучше всего изучен в верхнем визе Западной Австралии и Северных Территорий. Дж.Плейфорд попытался сопоставить этот комплекс с палеофлористическими районами, выделенными Х.Д. Сэлливаном [Sullivan, 1967] по миоспорам в Северном полушарии. Вывод Плейфорда таков: «В настоящее время ясно, что изученная здесь палинологическая флора не подходит ни к одной ассоциации Сэлливана, в первую очередь из-за огромного количества (оставим в стороне просто присутствие) *Granulatisporites frustulentus*, не имеющего параллели ни в одной из них» [Playford, 1971. С. 60].

Можно предполагать, что смена упомянутых двух комплексов примерно приурочена к границе турне и визе. Если так, то можно выдвинуть гипотезу об отделении Гондванской области (царства) от Еврамерийской примерно на этой границе. Правда, приходится учитывать, что, судя по новейшим палеогеографическим мобилистским реконструкциям [Ziegler et al., 1979], Западная Австралия и Северные Территории находились на крайнем севере Гондваны, вблизи побережья Тетиса, вдали от тех районов Гондваны, которые ближе подходили к северным материкам. С другой стороны, эта часть Австралии предполагается сближенной с Катазией. Таким образом, экстраполировать приведенные данные по Австралии на всю Гондвану рискованно или даже недопустимо.

Тем не менее, сам факт того, что в раннем карбоне Гондваны отмечены миоспоровые комплексы, отличающиеся от еврамерийских, несомненно важен. Если указанные австралийские комплексы действительно сменились на границе турне и визе, то окажется, что дифференциация гондванской флоры от Еврамерийской произошла несколько позже, чем отделение ангарской флоры. Исходя из уже цитированных палеогеографических реконструкций континентов [Ziegler et al., 1979] этот факт находит объяснение в более низком широтном расположении Австралии по сравнению с Ангаридой в раннем карбоне.

⁴ Флора, описанная из Южной Африки Э.Пламстед, возможно, является девонской; известная «раннекаменноугольная» флора Перу, описанная В.Й. Йонгмансом, теперь как будто ушла в средний – верхний карбон.

Проблема присутствия прогимноспермов в ангарской флоре

После того как была установлена принадлежность ряда девонских и некоторых раннекаменноугольных еврамерийских растений к прогимноспермам возник вопрос о систематической принадлежности многих внешне папоротниковидных растений, считавшихся или папоротниками, или птеридоспермами. Оказалось, что помимо этих двух групп есть возможность отнесения некоторых из этих растений к прогимноспермам. Именно так произошло с гондванскими и может быть еврамерийскими *Rhacopteris*. При этом выясняется, что в карбоне Гондваны *Rhacopteris*, а тем самым прогимноспермы, являлись одним из главных элементов флоры. Тогда возникает вопрос, не могут ли относиться к прогимноспермам и некоторые ангарские растения. Такая мысль возникает, прежде всего, в отношении группы родов, включающих *Angaridium*, *Paragondwanidium* и *Angaropteridium*. Неоднократные попытки получить кутикулу с этих растений не увенчались успехом. Только в одном случае Л.В. Глуховой (личное сообщение) удалось получить кутикулу *Angaropteridium*, однако устьица на полученных фрагментах кутикулы отсутствовали. Эти три рода нередко встречаются в монодоминантных ассоциациях. В этих случаях в тех же ассоциациях можно встретить различные семена. Давно замечена постоянная ассоциация *Paragondwanidium* и семян *Angarocarpus ungensis*. С другой стороны предполагалось, что фруктификациями *Paragondwanidium* были побеги, выделенные М.Ф. Нейбург в род *Gondwanotheca*. Не исключено (вопреки мнению М.Ф. Нейбург, считавшей эти фруктификации мужскими), что вильчатые придатки *Gondwanotheca* являются семеножками.

При мацерации породы, содержащей большое количество фрагментов *Angaridium*, А.В. Гоманьков обнаружил преобладание одномешковых (или каватных) миоспор, которые внешне могут сравниваться со спорами аневрофитовых прогимноспермов. В то же время трудно предполагать, что *Paragondwanidium* – семенное, а *Angaridium* – прогимносперм. Эти два рода в ангарской флоре связаны постепенными переходами [Мейен, 1971], поэтому можно предполагать их принадлежность к одному порядку. Таким образом, присутствие прогимноспермов в ангарской флоре остается под вопросом.

Тем не менее, можно предполагать филогенетическую связь некоторых ангарских растений с прогимноспермами. Это касается, прежде всего, ангарских руфлорий. Происхождение руфлорий совершенно неясно. Поскольку руфлории составляют наиболее характерную и наиболее распространенную группу ангарской флоры, незнание их происхождения означает и незнание происхождения ангарской флоры в целом.

Руфлории появляются одновременно с кордаитовыми листьями без дорзальных желобков после острогского похолодания. Поэтому, даже если относить листья без желобков к кордаитовым (хотя мы и не знаем их органов размножения), то выводить руфлорий из кордаитов оснований нет. К тому же, судя по верхнепермским руфлориям, связь этих растений с кордаитами маловероятна. У верхнепермских руфлорий слишком своеобразно строение пыльцы (вместо ретикулома на мешке наблюдается ретикулоид). Пыльцу такого типа у других голосеменных мы не знаем. Вывести ретикулоид из ретикулома, видимо, невозможно. Поэтому можно предположить, что эта пыльца должна выводиться из пыльцы предкового типа, еще не обладающей ретикуломом. Такая возможность имеется, если вспомнить о строении пыльцы прогимноспермов. У них отмечается губчатая структура экзины, причем редукция губчатого слоя вполне может приводить к ретикулоиду. У прогимноспермов отмечается и тенденция к образованию мешка (правда, на дистальной стороне; у пыльцы руфлорий – род *Cladaitina* – мешок образуется на проксимальной стороне). У *Archaeopteris* мешка нет, но двуслойное строение пыльцевой мембраны сохраняется. У *Cladaitina* степень отслоения мешка сильно меняется в пределах одного спорангия (это может быть онтогенез, а может быть просто изменчивость). Те зерна, у которых степень отслоения мешка невелика, вполне соответствуют по структуре поверхности зернам спор *Archaeopteris*. Впрочем, все это еще надо подтвердить исследованием всей этой пыльцы на трансмиссионном электронном микроскопе.

По общей организации мужские стробилы руфлорий (род *Cladostrobus*) легко выводятся из фертильных ваий наиболее продвинутых прогимноспермов.

Соотношение пермских флор Евразии и Северной Америки

В литературе недостаточно подчеркивается тот факт, что все описанные североамериканские флоры перми относятся лишь к нижнепермской

части разреза. Из верхней перми известны лишь комплексы миоспор, но и тут нет полной последовательности комплексов, а лишь единичные

пробы. Этот факт недостаточно учитывался, когда в литературе обсуждались соотношения между североамериканскими флорами и разными флорами Евразии. В этой связи следует указать на ошибку в схеме фитогеографического районирования, допущенную С.В. Мейеном [Chaloner, Meyen, 1973; Vakhrameev et al., 1978]. На этой схеме, изображающей флорогению, выделено Северо-Американское царство для поздней перми. Этого явно не следовало делать, поставив на месте североамериканской фитохории знак вопроса на горизонтали, соответствующей поздней перми.

Согласно Ч.Риду и С.Г. Мамаю [Read, Maun, 1964] в перми США можно выделить три флористические зоны (13, 14, 15). Зона 13 соответствует вулфкемпу, то есть ассельскому ярусу и тасгубскому горизонту сакмарского яруса. Зоны 14 и 15 отвечают ленарду, который обычно сопоставляется с артинским ярусом, но, по последним данным Х.Коцура [Kozur, 1978] имеет такие же конодонтовые комплексы, как и кунгур. Основание ленарда Х.Коцур сопоставляет с основанием кунгура. Тогда оказывается, что в США нет растительных остатков в стерлитамакских и артинских отложениях (если таковые имеются). Или, лучше сказать, мы ничего не знаем о стерлитамакских и артинских флорах США.

В Западной Европе хорошо изучены флоры отэна (то есть ассельского яруса) и цехштейна, который, опять же по конодонтам, соответствует верхам казанского и татарскому ярусу. Это значит, что мы можем сравнивать примерно разновозрастные комплексы отэна и вулфкемпа, а далее вверх по разрезу сравнение флор Западной Европы и Северной Америки теряет смысл из-за их разновозрастности. Флоры отэна и вулфкемпа имеют много общего (отличия имеют второстепенный характер). Отличия обеих флор от ангарской и еврамерийской неоднократно излагались в литературе (см. ссылки в: [Chaloner, Meyen, 1973]), так что на их сравнении можно не останавливаться.

Наиболее интересно соотношение флоры ленарда (то есть зон 14 и 15) с флорами Ангариды и Катазии. Ясно, что при этом надо брать разновозрастные флоры. Характерными элементами ленардской флоры являются гигантоптериды, хвойные, птеридоспермы (роды *Supaia* и *Glenopteris*), а также некоторые специфические растения вроде *Russelites*, *Sandrewia*, *Tensleya*, *Wattia* и некоторые другие. Присутствие гигантоптерид формально объединяет ленардскую флору с катазиатской. Однако надо учитывать неясность стратиграфического сопоставления ленардской флоры с катазиатскими, выделенными Ли Син-

Сю в 1964 году. Сам Ли Син-Сю [Li, 1964] сопоставлял формацию Сьюпай и сланцы Гермит (в которых содержится ленардская флора) со свитами Шаньси и Шихэцзы, то есть с отложениями, содержащими катазиатскую флору сначала без гигантоптерид (в свите Шаньси), а затем с гигантоптеридами (в свите Шихэцзы). Однако существует мнение [Kozur, 1978], что ленард древнее свиты Чися в Южном Китае, которая обычно сопоставляется со свитой Шаньси (Северного Китая). Тогда окажется, что американские гигантоптериды появились до катазиатских, причем неизвестно, были ли когда-нибудь гигантоптериды одновременно в Катазии и Северной Америке. Сопоставление Ленарда с Нижней Шихэцзы очень мало вероятно. Поэтому так или иначе получается, что убедительных данных об одновременном существовании гигантоптерид на обоих материках нет.

К этому надо добавить, что принадлежность катазиатских и североамериканских гигантоптерид к одной естественной группе невысокого ранга пока ничем не обоснована, кроме некоторых макроморфологических признаков ваий. Органы размножения катазиатских гигантоптерид нацело неизвестны⁵. Что касается американских гигантоптерид, то они ассоциируют в ряде местонахождений с проблематичными растениями, выделенными С.Г. Мамаем в род *Sandrewia*. Сам С.Г. Мамай сравнивал *Sandrewia* с ангарскими родом *Nephropsis*. Думается, однако, что *Sandrewia* вполне может быть фруктификацией пельтаспермового типа. То, что С.Г. Мамай принял за листья, можно интерпретировать как мегаспорангиатные органы, отличающиеся от типичных пельтаспермовых дисков билатеральностью, но сходные в этом отношении с *Peltaspermum thomasi*. Правда, на поверхности этих органов не видно рубцов от опавших семян. Однако надо учитывать, что у несомненных пельтаспермовых дисков из верхней перми Русской платформы отпечатки рубцов от опавших семян тоже видны лишь изредка. Нередко на одном образце можно видеть отпечатки рубцов лишь от немногих семян, а остальные не видны.

⁵ Сейчас такие данные имеются. В частности, у катазиатских гигантоптерид описаны листолюбные женские фруктификации (филлоспермы, в терминологии С.В. Мейена) *Gigantonomia* и микроспорофиллы *Gigantotheca* (подробнее см. [Мейен, 1987, с. 167–169]. Указанные филлоспермы заметно отличаются от *Sandrewia*, оказавшейся сходной с женскими фруктификациями европейских каллиптерид *Autunia*. По мнению С.В. Мейена [там же, с. 169], листья из нижней перми США, часто относимые к *Gigantopteris*, по всей видимости, принадлежат растениям сем. *Peltaspermataceae* (Ped.).

Вернемся, однако, к сравнению североамериканской флоры с прочими флорами перми. Даже если признать принадлежность гигантоптерид Катазии и Северной Америки к одной группе, их разное стратиграфическое положение препятствует использованию этой общности для вывода о прямой связи обоих материков. Здесь пока можно говорить только о возможности флорогенетической связи обеих флор, но не о собственно флористических связях. Если же сравнивать флору Ленарда с флорами Шаньси или более древней флорой Тайюань Китая, то сразу обнаруживается огромная разница между ними. В ленардской флоре основную роль играют (помимо гигантоптерид) хвойные и растения типа *Supaia* – *Glenopteris*. Ни тех, ни других практически нет в Китае.

Сравнение ленардской флоры с флорой Западной Ангариды (Приуралья) более интересно. Здесь мы, возможно, имеем существенную общность. В обеих флорах большую роль играют хвойные. При этом важно, что и в Северной Америке, и в Приуралье есть хвойные с фруктификациями типа *Pseudowaltzia*. Однако в целом хвойные обоих районов изучены плохо. В обеих флорах есть растения, по-видимому, принадлежащие птеридоспермам и нередко имеющие вильчатый рахис. Это *Supaia* и *Glenopteris* в США и растения типа *Sylvia*, *Sylvopteris* и др. в

Приуралье. Если подтвердится принадлежность *Sandrewia* к пельтаспермовым, то появится еще одна общая группа обеих флор, так как в кунгуре Приуралья пельтаспермовые есть [Гоманьков, Мейен, 1979].

Однако существенные различия обеих флор остаются. В Западной Ангариде в кунгуре большую роль играют руфлории, растения типа *Psygmaephyllum*, растения с листвой гинкгофитового типа (*Mauerites* и т.д.), членистостебельные с сердцевинными отливами типа *Paracalamites*. Всех этих растений нет в США. Наоборот, в США есть гигантоптериды, *Taeniopteris*, *Russelites*, то есть такие типы листвы, которые до сих пор не отмечены в кунгуре Приуралья.

Необходимо отметить, что некоторая общность флор Западной Ангариды и Северной Америки подтверждается и палинологическим анализом. И тут, и там есть много миоспор с двумя мешками и ребристым телом, принадлежащих одним и тем же форм-родам. Однако необходимо помнить, что сама по себе эта общность родов миоспор еще ни о чем не говорит, если она не подкрепляется данными по макрофоссилиям. Хороший пример того, насколько миоспоры могут вводить в заблуждение, если данные по макрофоссилиям не принимаются во внимание, дает сравнительный анализ флор Ангариды и Индии [Мейен, 1973].

Пермская флора Аляски

С.Г. Мамай показал С.В. Мейену (июнь, 1979 г.⁶) небольшую коллекцию растений, собранных на п-ове Аляска. Коллекция небольшая и сохранность растений такова, что применение эи-дермально-кутикулярных методов исключено. По макроморфологическим признакам можно отнести основную часть собранных здесь растений к *Cordaites* и *Zamiopteris*. Последний род до сих пор был известен только в ангарской флоре. Найденные на Аляске замиоптериевые листья больше всего сходны с дальневосточными и печорскими. Кроме того, присутствуют крупноперышковые невроптериды, сравнимые с теми невроптеридами ангарской перми (Западный Таймыр, Печорская провинция), которые обычно относят к роду *Cardioneura* [Шведов, 1961; Залесский, Чиркова, 1938]. Изредка встречаются фрагменты перьев папоротников типа *Pecopteris unita* – *P. niamdensis*. Такие папоротники известны в карбоне – низах перми Евразийской области, а в Ангарской области известны в верхней перми Печорской [Фефилова, 1973] и Дальнево-

сточной [Зимица, 1977] провинций. Они известны и в перми Катазии. Если оценивать комплекс в целом, то больше всего он напоминает флоры Печорской и Дальневосточной провинций, причем, если это сопоставление, верно, то его возраст будет верхи нижней – низы верхней перми (наиболее вероятен уфимский возраст)

До достаточно полного изучения аляскинской флоры преждевременно выдвигать гипотезы о ее фитогеографических связях. Однако показательно, что пермская фауна Аляски принадлежит к бореальному типу с некоторой примесью более южных элементов. То же можно сказать о рассмотренной флоре Аляски. Если учесть, что пермская фауна Аляски ближе всего к тем фаунам, в число которых входит и печорская фауна [Waterhouse, Bonham-Carter, 1975], то аналогия флористических и фаунистических связей Аляски будет еще полнее. Трудно сказать сейчас, связана ли была флора Аляски с Дальневосточной провинцией через миграционные пути вокруг Пацифики или с Печорской провинцией через миграционные пути, направлявшиеся через нынешние арктические острова в Печорскую провинцию.

⁶ Во время поездки С.В. Мейена в США (Ред.).

Литература

- Бураго В.И. О флористических связях между западными и восточными частями Ангариды в перми // Палеонтол. журн. – 1976. – №1. С. 94–103.
- Варюхина Л.М., Колода Н.А., Молин В.А. и др. Биогеографическое районирование Европейского севера СССР (Пермь и триас). – Л.: Наука, 1975. – 308 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).
- Гоманьков А.В., Мейен С.В. О представителях семейства Peltaspermataceae из пермских отложений Русской платформы // Палеонтол. журн. – 1979. – №2. – С. 124–138.
- Горелова С.Г. Палеоботаническая характеристика и обоснование границ свит балахонской серии в кемеровском эталонном и других разрезах бассейна // Тр. СНИИГГиМС. – 1973. – Вып. 140. – С. 31–42.
- Дуранте М.В. О позднепермской флоре Монголии и южной границе Ангарской области этого времени // Палеонтол. журн. – 1971. – № 4. – С. 101–112.
- Дуранте М.В. Палеоботаническое обоснование стратиграфии карбона и перми Монголии. – М.: Наука, 1976. – 279 с.
- Залесский М.Д. Палеозойская флора Ангарской серии. Атлас // Тр. Геол. ком. – 1918. – Вып. 174. – С. 5–76.
- Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф. Пермская флора Печорского Урала и хребта Пай-Хоя. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. – 52 с.
- Зимина В.Г. Флора ранней и начала поздней перми Южного Приморья. – М.: Наука, 1977. – 127 с.
- Майборода А.А. О развитии каменноугольной флоры в Центральном Казахстане // Тр. Центр.-Казахстанск. геол. упр. М-ва геол. КазССР. – 1969. – Вып. 3. – С. 74–77.
- Мейен С.В. Об анатомии и номенклатуре листьев ангарских кордаитов // Палеонтол. журн. 1963. – №3. – С. 96–107.
- Мейен С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). – М.: Наука, 1966. – 186 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 150).
- Мейен С.В. О некоторых методах восстановления экологии древних растений // Вопросы палеогеографического районирования в свете данных палеонтологии. – М.: Недра, 1967. – С. 102–106. (Тр. IX сессии ВПО).
- Мейен С.В. Из истории растительных династий. – М.: Наука, 1971. – 221 с.
- Мейен С.В. О соотношении мешковых миоспор верхнего палеозоя Ангариды и индийской части Гондваны // Палеонтол. журн. – 1973. – №3. – С. 108–118.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. Справочное пособие. – М.: Недра, 1987. – 403 с.
- Новик Е.О., Фисуненко О.П. К вопросу о фитогеографии карбона. – Киев, 1979. – 53 с. (Ин-т геол. наук АН УССР. Препринт 79-1).
- Сальменова К.З. Особенности пермской флоры Южного Казахстана и ее связи с соседними флорами // Палеонтол. журн. – 1979. – №4. – С. 119–127.
- Фефилова Л.А. Папоротниковидные перми севера Предуральяского прогиба. – М.: Наука, 1973. – 192 с.
- Фефилова Л.А. Новые пермские растения Предуральяского прогиба // Геол. и полезн. ископ. Северо-Востока Европ. части СССР. Ежегодник, 1975. – Сыктывкар, 1976. – С. 38–45.
- Шведов Н.А. Пермская флора Енисейско-Ленского края // Тр. НИИГА. – 1961. – Вып. 103. – С. 3–151.
- Balme B.E. Palynology of Permian and Triassic strata in the Salt Range and Surghar Range, West Pakistan // B.Kummel, C.Teichert (eds.). Stratigraphic boundary problems: Permian and Triassic of West Pakistan. Univ. of Kansas Dep. of Geol. – 1964. – Spec. Publ. 4. – P. 306–453.
- Chaloner W.G., Meyen S.V. Carboniferous and Permian floras of the Northern continents // A.Hallam (ed.) Atlas of Paleobiogeography. – Amsterdam: Elsevier Publ. Co. – P. 169–186.
- Kemp E.M., Balme B.E., Helby R.J., Kyle R.A., Playford G., Price P.L. Carboniferous and Permian palinostratigraphy in Australia and Antarctica: a review // BMR J. Austr. Geol. Geophys. – 1977. – Vol. 2. – P. 177–208.
- Kozur H. Beiträge zur Stratigraphie des Perms. Teil II. Die Conodonten-Chronologie des Perms // Freiburger Forschungsh. C334. – 1978. – S. 85–161.
- Li X. (Lee H.H.). The succession of Upper Palaeozoic plant assemblages of North China // C.R. 5ème Congr. Int. Strat. Géol. Carb. Vol. 2. – Paris, 1964. – P. 531–537.
- Meyen S.V. Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // Palaeontographica B. – 1976. – Bd 157. – S. 112–157.
- Playford G. Lower Carboniferous spores from the Bonaparte Gulf Basin, Western Australia and Northern Territory // Bull. Commonw. Austral. Dep. Nat. Develop. Bur. Miner. Resour. Geol. and Geophys. – 1971. – №115. – P. 1–105.
- Playford G. Lower Carboniferous spores from the Dubabrook formation, Drummond Basin, Queensland // Palaeontographica B. – 1978. – Bd 167. – S. 105–160.
- Read C.B., Mamay S.H. Upper Paleozoic floral zones and floral provinces of the United States // U.S. Geol. Surv. – 1964. – Prof. Paper 454-K. – P. 1–35.
- Sullivan H.J. Regional differences in Mississippian spore assemblages // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1967. – Vol. 1. – P. 185–192.
- 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.
- Waterhouse J.B., Bonham-Carter G.F. Global distribution and character of Permian biomes based on brachiopod assemblages // Canad. J. Earth. Sci. – 1975. Vol. 12. – №7. – P. 1085–1146.
- Ziegler A.M., Scotese C.R., McKerrow W.S., Johnson M.E., Bambach R.K. Paleozoic paleogeography // Ann. Rev. Earth Planet. Sci. – 1979. – Vol. 7. – P. 473–502.