

С. В. Мейен

Теоретические основы
палеоботанических исследований
(неизданные главы к “Основам палеоботаники”)

Москва
2009

УДК 56.581
ББК 26.323
М 48

С.В. Мейен

Теоретические основы палеоботанических исследований (неизданные главы к «Основам палеоботаники» [М., Недра, 1987]) / отв. ред. И.А. Игнатъев, Ю.В. Мосейчик. – М.: ГЕОС, 2009. – 108 с.

ISBN 978-5-89118-442-8

Основу книги составляют теоретические главы, не вошедшие в русское издание известного руководства С.В. Мейена «Основы палеоботаники» (1987). Они посвящены вопросам типологии и номенклатуры ископаемых растений, палеоэкологии растений, взаимосвязи палеоботаники с другими научными дисциплинами – стратиграфией, литологией, палеоклиматологией, тектоникой, морфологией растений, эволюционным учением и философией науки.

Книга рассчитана на стратиграфов, палеонтологов, биологов, сотрудников научно-исследовательских и производственных организаций, преподавателей и студентов по специальностям «ботаника», «эволюционное учение», «историческая геология» и «палеонтология».

ББК26.323

© С.В. Мейен (наследники), 2009
© И.А. Игнатъев, Ю.В. Мосейчик,
составление, предисловие, 2009
© ГЕОС, 2009

Предисловие

В 1987 году в издательстве «Недра» вышла в свет капитальная сводка С.В. Мейена «Основы палеоботаники» [Мейен, 1987в]. Почти одновременно издательство «Chapman and Hall» опубликовало ее английский вариант [Meуen, 1987]. В русское издание из-за жесткого ограничения издательством объема книги не вошли главы, посвященные принципам типологии и номенклатуры ископаемых растений (гл. 2 английского издания), палеоэкологии растений (гл. 6 английского издания) и взаимосвязи палеоботаники с другими разделами естествознания (гл. 8 английского издания). Остальной текст русского издания тоже был несколько сокращен, в том числе, за счет обширного списка литературы, который был ограничен 50 названиями (в английском издании их свыше 1000).

Автор надеялся вскоре выпустить второе, полное русское издание книги, но безвременная кончина в 1987 году не позволила осуществиться его планам. В тот же год русский текст теоретических глав «Основ...» удалось лишь депонировать в ВИНТИ, благодаря усилиям вдовы автора М.А. Мейен и одного из его ближайших учеников И.А. Игнатьева, подготовившего текст рукописи.

За годы, прошедшие после выхода первого и единственного русского издания «Основ...», в палеоботанике произошли весьма существенные изменения, а его тираж давно стал библиографической редкостью. В соответствии с предсмертной волей автора, встает вопрос о подготовке второго, исправленного и дополненного русского издания.

Такая подготовка, очевидно, займет годы. Однако уже сейчас, в качестве первого шага, научной школой С.В. Мейена предпринято переиздание на русском языке теоретических глав, не вошедших в русское издание.

* * *

В основу настоящей книги положен машинописный текст указанных глав с рукописными вставками автора, с которого делался английский перевод книги. Эта машинопись входит в состав рукописи планировавшегося автором 2-го полного русского издания «Основ...» и хранится в научном архиве С.В. Мейена.

Текст машинописи сверен с английским изданием «Основ...» на предмет внесенных автором дополнений, которые полностью восстановлены в настоящем издании. Их перевод на русский язык осуществлен составителями. Им же принадлежит русский перевод двух разделов главы 1 настоящего издания (о своеобразии таксономии и номенклатуры ископаемых растений, ансамбль-родах и ансамбль-видах), представленных только в английской версии.

В необходимых местах текст приведен в соответствие с современными нормами пунктуации.

Название книги «Теоретические основы палеоботанических исследований» (неизданные главы к «Основам палеоботаники» [М.: Недра, 1987]) предложено составителями.

Главу о взаимосвязи палеоботаники с другими разделами естествознания из-за большого объема и разнородности содержания составители сочли целесообразным разделить на три самостоятельные главы: о взаимосвязи палеоботаники с геологическими дисциплинами, эволюционным учением и морфологией растений.

* * *

Составители и научные редакторы книги признательны А.В. Гоманькову (Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург) и М.В. Дуранте (Геологический институт РАН, Москва) за поддержку при подготовке настоящего издания, а также издательству ГЕОС, его осуществившему.

И.А. Игнатьев, Ю.В. Мосейчик

Глава 1

Принципы типологии и номенклатуры ископаемых растений

Паратаксоны и эвтаксоны

То, что ископаемые растения можно классифицировать и называть наравне с современными, было осознано еще отцами палеоботаники Э.Ф. фон Шлотгеймом, К.М. фон Штернбергом и Ад.Броньяром. Однако тогда же стало ясно, что типология ископаемых растений, а с ней и номенклатура их, нуждаются в самостоятельных принципах. Когда Ад.Броньяр ввел роды *Cladophlebis*, *Pecopteris*, *Neuropteris*, *Odontopteris*, *Taeniopteris* и некоторые другие, он придал им статус таких формальных группировок, соотношение которых с естественными родами неопределенно. Такие формальные группировки позже были названы *паратаксонами*. Правда, сам термин «паратаксон» был введен в палеозоологии для группировок родового ранга, используемых в систематике конодонтов, аптихов, анаптихов и других дисперсных частей животных. Целесообразно использовать тот же термин в палеоботанике для формальных группировок любого ранга, не только родов. Так, паратаксонами можно считать такие надродовые единицы, как антeturмы, турмы, субтурмы и инфра-турмы в палинологии. Тогда таксоны современных растений и приравняемые к ним по статусу таксоны ископаемых растений можно называть *эвтаксонами*. Главное различие между эвтаксонами и паратаксонами состоит в следующем. Эвтаксоны могут выделяться по любым признакам целого организма. Выбор признаков зависит от исследователя и от имеющихся в его распоряжении технических средств. При выделении паратаксонов можно использовать лишь те признаки, которые сохранились на дисперсных частях. Чем ниже вес этих признаков в системе эвтаксонов, тем дальше будут получаемые паратаксоны от эвтаксонов и тем ближе к морфологическим понятиям. В самом деле, в морфологии мы различаем листья простые, перистые, пальчатые, с перистым и пальчатым, открытым и сетчатым жилкованием. Такой паратаксон, как род *Taeniopteris*, объединяет любые простые листья с перистым открытым жилкованием. Ясно, что этот паратаксон ближе к морфологической единице, чем к какому-либо эвтаксону. Другие паратаксоны из-за более сложной комбинации и своеобразия используемых признаков сближаются с эвтаксонами. Это в особенности касается паратаксонов, выделяемых по изолированным фруктификациям. Такие паратаксоны часто трактуются как эвтаксоны, что принципиально неверно, так как без знания других частей мы не можем устанавливать эвтаксоны.

Система эвтаксонов нередко именуется *естественной* и противопоставляется *формальной* системе паратаксонов. Оба термина – естественная и формальная – не вполне удачны этимологически и по-разному определяются в литературе. Первоначально понятие естественной системы было введено в ботанике в противовес искусственной системе Линнея, в которой роды распределялись в семейства по немногим признакам цветка. Вес каждого признака строго фиксировался, т.е. его изменчивость в рамках данного таксона не допускалась. В естественной системе, пионером создания которой был А.Жюссье, был принят принцип, позже названный Е.С. Смирновым [Smirnov, 1925] *конгрегационным* (см. также [Hennip 1950; Meyen, 1984a]). Вес признаков заранее не определяется, а выявляется в ходе таксономического исследования. Построение системы начинается с таксонов низшего ранга, которые постепенно объединяются во все более крупные конгрегации по всему наблюдаемому комплексу признаков. Лишь после того, как система конгрегаций установлена, иерархия конгрегаций преобразуется в иерархию таксономических категорий различного ранга. Тогда можно сказать, какие признаки целесообразно использовать для характеристики таксонов и какой вес имеет данный признак той или иной части получившейся системы.

Получаемая таким образом система приобретает статус привилегированной (базовой) системы, лежащей в основе любых иных классификаций растений (или иных организмов). Каждое растение занимает в этой системе лишь одно место и получает единственное биномиальное название. Возможны и иные классификации растений (например, по формам роста, хозяйственному использованию и т.п.), но во всех этих классификациях, как качества операциональных единиц выступают таксоны естественно (привилегированной) системы.

Различие между естественной и искусственной системами было прекрасно разъяснено еще в начале прошлого века (1819) К.Бэрром (см. [Бэрр 1959]). Если переложить его объяснения на современный язык, то можно сказать, что естественная система соединяет организмы в группы по максимальному числу сходств, фиксирует многосторонние связи между организмами и таксонами в общем признаковом пространстве. В то же время искусственную систему можно считать информационно-поисковой. Она выполняет функции ключа для определения организмов.

Итак, в неботанике мы имеем дело с эвтаксонами, которые распределены в единственной естественной системе по всему комплексу признаков. Параллельно существуют (в виде определенных ключей) многочисленные искусственные, информационно-поисковые системы. Паратаксоны используются в ботанике только для несовершенных грибов, у которых часто неизвестно соответствие несовершенных и совершенных стадий. В палеоботанике также есть эвтаксоны, включенные в естественную систему вместе с эвтаксонами современных растений. Кроме того, есть паратаксоны, которые частью также входят в естественную систему, а частью остаются вне ее. В последнем случае они могут существовать изолированно, а могут быть организованы в независимую от естественной си-

тому паратаксонов разного ранга. Важно то, что паратаксоны гетерогенны по способу своего выделения. Некоторые паратаксоны выделяются с помощью конгрегационного принципа и в этом отношении приближаются к эвтаксонам. Другие паратаксоны выделяются по фиксированному числу признаков, каждому из которых придается неизменный вес. Эти паратаксоны по принципам выделения сравнимы с таксонами искусственной системы Линнея.

Обратимся теперь к конкретным примерам. При описании хвойных юрской флоры Йоркшира Т.Гаррис [Harris, 1979] попытался установить прижизненную связь разных частей. Некоторые из описанных им родов (*Marskea*, *Elatides* и др.) получили статус эвтаксонов и были отнесены к семействам естественной системы. Одновременно Т.Гаррис решил навести порядок в родовой классификации вегетативных побегов мезозойских хвойных. В литературе фигурирует более ста родов для таких остатков. Некоторые из этих родов были описаны по небольшому числу макроморфологических признаков и выделялись безотносительно к их положению в системе эвтаксонов хвойных (например, *Elatocladus*). Другие роды сближались с определенными эвтаксонами и их выделение в качестве самостоятельных было продиктовано лишь осторожностью, которая проявлялась, скажем, во введении суффикса *-ites*, добавлявшегося к родовому названию современного рода (например, *Pinites*, *Abietites*). Третьи роды были описаны с привлечением эпидермальных признаков, по которым определялся и объем, и систематическое положение рода. Например, Р.Флорин [Florin, 1958] описал таким образом род *Bartholinodendron* и отнес его к тиссовым.

Т.Гаррис предложил относить к эвтаксонам только такие мезозойские хвойные, у которых известно сочетание вегетативных побегов и фруктификаций. Для вегетативных побегов он предложил использовать лишь небольшое число родов, система которых была представлена в виде определительского ключа (он воспроизведен в [Мейен, 1987в, с. 240–242]). Это типичная искусственная система. Виды одного рода в этой системе могут принадлежать разным семействам. Например, виды рода *Brachyphyllum* могут относиться к араукариевым и хейролепидиевым.

При описании эвтаксонов Гаррис сохранял номенклатурную самостоятельность паратаксонов. Описание эвтаксона приобрело такой вид. Сначала описывались паратаксоны, введенные для фруктификаций и приближающиеся по статусу к эвтаксонам. Для мужских и женских фруктификаций принимались разные родовые названия. Далее описывались вегетативные побеги, помещенные в один из родов упомянутой искусственной системы. Эта процедура, наиболее четко выраженная в монографиях Т.Гарриса по юрской флоре Йоркшира, использовалась более или менее последовательно и другими палеоботаниками, начиная с Ад.Броньяра. Следуя этой процедуре, С.Гранд-Эри [Grand'Eury, 1877] использовал разные родовые названия для ассоциирующих листьев (*Cordaites*), фруктификаций (*Cordaianthus*), облиственных побегов с листовыми рубцами (*Cordaicladus*) и семян (*Cordaicarpus*) кордаитантовых.

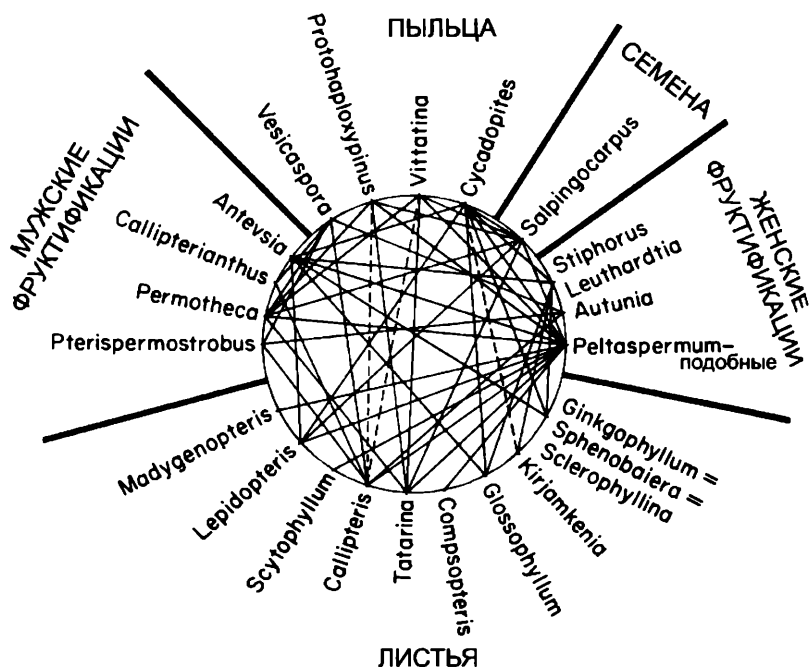


Рис. 1. Неоднозначное соответствие между родами (паратаксонами), установленными для различных органов (семейство *Peltaspermataceae* и близкие к нему роды)

Установление прижизненной связи разных частей нередко служило соблазном для объединения соответствующих разных паратаксонов. По этой причине родовое название *Cordaites* стали использовать не только для дисперсных листьев, но и для фрагментов петрифицированных стволов. Это же название *Cordaites* стали употреблять и для целых реконструированных растений. Пыльца, сейчас помещаемая в род *Classopollis* первоначально описывалась под родовым названием *Brachyphyllum*, поскольку она была найдена в микростробилах, ассоциирующих с облиственными побегами рода *Brachyphyllum*. Высказывалось мнение, что палеоботаника должна стремиться к единственной системе этаксонов, включающей и современные, и ископаемые растения. Поэтому принятие самостоятельных паратаксонов для разных частей одних и тех же растений рассматривалось как вынужденная, но временная процедура.

Однако опыт таксономических исследований в палеоботанике свидетельствует об ином. Распространение названия паратаксонов на дисперсные части, относящиеся к разным морфологическим категориям, как пра-

вило, порождает путаницу, имеющую следствием фитогеографические, стратиграфические и филогенетические ошибки. Например, родовое название *Bennettites* применялось к дисперсной пыльце из верхнего палеозоя Сибири [Медведева, 1960], из чего можно было заключить, что беннеттиты появились в Сибири раньше, чем где бы то ни было. В списках миоспор из перми севера Русской платформы [Зоричева, Седова, 1954] фигурируют названия *Lepidodendron* и *Angiopteris*, из чего можно сделать явно ошибочный вывод о составе материнской флоры.

Палеоботаники уже неоднократно сталкивались с тем, что один и тот же паратаксон может входить в прижизненные сочетания с разными паратаксонами, относящимися к одной и той же морфологической категории. Выше уже приводился пример с родом *Brachyphyllum*, разные виды которого сочетаются с женскими фруктификациями *Araucarites* (*Araucariaceae*) и *Hirmeriella* (*Cheirolepidiaceae*). Паратаксон миоспор *Calamospora* сочетается со стробилами *Calamostachyaceae* (*Calamostachys*, *Palaeostachya*, *Pendulostachys* и др.), *Bowmaniales* и *Noeggerathiales*. Листья паратаксона *Cordaites* сочетались с фруктификациями *Cordaitanthus*, *Gothania*, *Vojnovskya* и *Kuznetskia*. Ризофорам паратаксона *Stigmaria* соответствуют паратаксоны стволов *Lepidodendron* и *Sigillaria*. Таким образом, между паратаксонами и эвтаксонами, а также между паратаксонами, отвечающими частям разных морфологических категорий, нет взаимнооднозначного соответствия (рис. 1).

Разумеется, более детальные исследования могут приводить к более точным и более выдерживающимся соответствиям. Например, уточнение диагностики родов одномешковой пыльцы показало, что род *Felixipollenites* соответствует роду *Gothania*, установленному для фруктификаций кордаитантовых [Millay, Taylor, 1974]. Микростробилы *Androstrobus* пока известны в сочетании с полиспермами только одного рода *Beania*. Однако и в таких случаях невозможно дать гарантию, что в будущем мы не столкнемся с иными прижизненными сочетаниями частей, соответствующих иным паратаксонам. С неожиданными сочетаниями паратаксонов приходится сталкиваться очень часто. Когда М.Д. Залесский в 1911 году устанавливал род *Callixylon*, долго считавшийся девонским представителем *Cordaitales*, он не мог себе представить, что эти пикноксилические стволы голосеменного типа ассоциировали с папоротниковидными вайями *Archaeopteris* [Beck, 1960]. Никто не думал, что стволы рода *Poroxylon*, также отнесенные к *Cordaitales*, ассоциировали не с листьями типа *Cordaites*, а с папоротниковидными семяносными вайями *Dicksonites* [Rothwell, 1980].

Таксоны и признаки

Нельзя сказать, чтобы палеоботаника извлекла должный урок из подобных неожиданных открытий. Палеоботаники продолжают верить в привычные корреляции признаков и в выдержанность некоторых призна-

ков в пределах крупных таксонов, хотя для того и другого часто нет рациональных оснований. Эта вера сейчас особенно характерна в отношении миоспор разных растений и листьев голосеменных и покрытосеменных. Мелкая квазидисаккатная пыльца, встречаемая в пермских отложениях и относимая к роду *Vitreisporites*, до сих пор часто называется пыльцой кейтониевых, хотя показано, что такую же пыльцу продуцировали растения с кладоспермами *Sporophyllites*, принадлежащими *Peltaspermales* а не *Caytoniales*. Листья палеогеновых и верхнемеловых покрытосеменных относятся к современным родам без учета того, что в прошлом соцветия листьев определенного типа и фруктификаций могли быть иными чем сейчас (см. пример с *Fagopsis* в [Мейен, 1987в, с. 270]).

В противоположность «привычным корреляциям» и постулату о выдержанности признаков в пределах таксона следует выдвинуть противоположные постулаты, утверждающие (1) *отсутствие жестких корреляций между признаками*, (2) *возможность невыдержанности любого признака в таксоне* (т.е. потенциальный полиморфизм любого признака в таксоне), (3) *возможность параллелизма между признаками разных таксонов*. Справедливость этих трех постулатов ясно следует из знакомства с современными растениями. Именно поэтому в свое время при построении системы растений пришлось обратиться к конгрегационному принципу, отказавшись от искусственной системы Линнея. Сейчас под эти три постулата можно подвести и общее теоретическое обоснование. Оно заключается в том, что в признаковом пространстве растений есть свои регулярности, которые не находятся во взаимнооднозначном соответствии с распределением эвтаксонов в естественной системе растений.

Применительно к морфологии растений эти регулярности подробно рассматривались автором в специальных статьях [Meуen, 1970, 1973a, 1978b; Мейен, 1978]. К собственно морфологическим аспектам представлений автора мы еще вернемся в главе 5, а сейчас нас будут интересовать лишь таксономические следствия упомянутых регулярностей. Сравнение отдельных признаков, и наделенных этими признаками частей (*меронов*) у наиболее полно изученных современных и ископаемых эвтаксонов показывает, что полиморфизм каждого мерона канализован. Это значит, что преобразования меронов в разных эвтаксонах подчинены повторяющимся правилам преобразования. С другой стороны диапазон полиморфизма меронов в эвтаксонах не предопределен и может варьировать в зависимости от того, с каким представителем таксона и с каким этапом его эволюции мы имеем дело.

Это распределение признаков и соответствующих им типов меронов лучше всего изучено на листьях высших растений [Кренке, 1933–1935; Meуen, 1973a; Seybold, 1927]. Листовая пластинка расчленяется по определенным правилам, повторяющимся в разных группах высших растений. Поэтому не удивительно, что мы находим листья, очень сходные по типу расчленения, в разных частях системы. Если жилкование таких листьев несложное, то мы получаем эпиморфологически неразличимые формы. Поэтому неслучайно палеоботаники сначала относили к одному роду

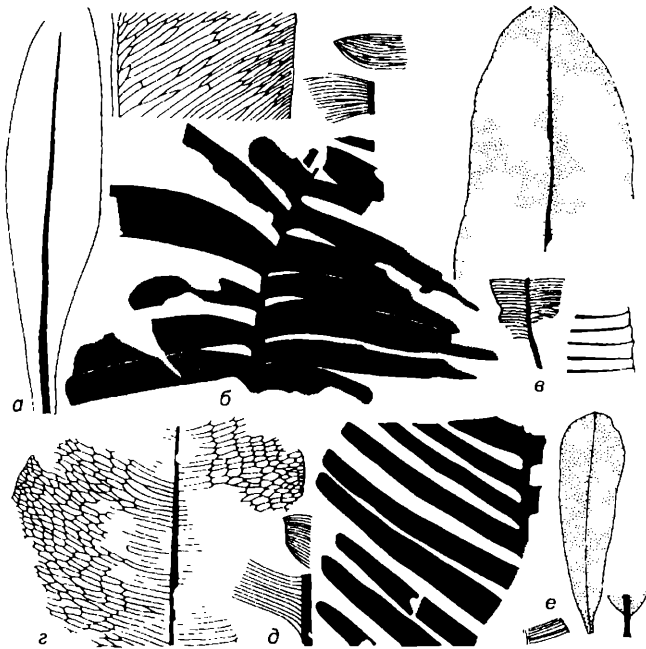


Рис. 2. Параллелизм в строении листьев позднепалеозойских арбериевых (*Arberiales*) Гондваны (а-в) и северных мезозойских цикадовых (*Cycadales*) (г-е): а - *Glossopteris indica* Schimper; б - *Pteronillsonia gopalii* Pant et Mehra; в - *Rhabdotaenia danaeoides* (Royle) Pant; *Anthrophyopsis crassinervis* Nathorst (Т.Гарриц первоначально отнес этот вид прямо к *Glossopteris*), д - *Pseudo-ctenis herriesii* Harris; е - *Taeniopteris* sp. По С.В. Мейену [Mejen, 1984а]; фигуры с изменениями по [Chandra, Surange, 1979] (а), [Pant, Mehra, 1963] (б); [Pant, Verma, 1963] (в); [Harris, 1932] (г), [Harris, 1964] (д, е)

Danaeopsis листья триасовых папоротников Европы, триасовых умкомазиевых Гондваны (теперь *Dicroidium*) и верхнепермских пельтаспермовых Ангариды (теперь *Compsopteris*). Если взять все известные виды *Dicroidium*, то мы увидим переход от простоперистых листьев к дваждыперистым. Такой же переход наблюдается у ангарских *Compsopteris*, *Comia* и *Callipteris*.

Как проявляется привычная корреляция и постулат о выдержанности признаков, хорошо видно на примере арбериевых (глоссоптерид). Большинство арбериевых имеют простые листья с сетчатым жилкованием (типа *Glossopteris* и *Gangamopteris*). Когда в верхнем палеозое Гондваны нашли перистые листья с открытым жилкованием, то их отнесли к цикадофитам, не представляя себе, что такие листья могут быть у арбериевых.

ному таксону любого ранга и должен иметь единственное видовое и родовое название.

У ископаемых растений дисперсные части, даже принадлежавшие одному индивидууму, когда их прижизненные связи неизвестны, могут быть отнесены к разным таксонам одного и того же ранга, и иметь разные родовые и/или видовые названия.

Пример: *Stigmaria* Ad.Brongniart, *Lepidodendron* Sternberg, *Lepidostrobus* Ad.Brongniart.

2) У современных растений все индивидуумы одного вида принадлежат одному роду, все виды одного рода – одному семейству.

У ископаемых растений различные экземпляры одного вида могут принадлежать, а могут и не принадлежать одному роду, если последний был установлен для целых растений. Разные виды одного рода могут рассматриваться как принадлежащие разным семействам.

Примеры: *Pecopteris arborescens* (Schlotheim) Ad.Brongniart принадлежит *Marattiaceae*, *P. feminaeformis* Schlotheim – *Zygopteridales*; соотношение с более высокими таксонами *P. tajmyrensis* Schvedov неизвестно. Экземпляры *Stigmaria ficoides* (Sternberg) Ad.Brongniart принадлежат родам, установленным для целых растений, относящимся к *Sigillariaceae*, *Lepidosagraceae* и, возможно, другим семействам.

3) Любое современное растение принадлежит к полной последовательности таксонов, указанных в статье 3 Международного кодекса ботанической номенклатуры (виду, роду, семейству, порядку, классу, отделу, царству).

Ископаемые растения, получая название, должны быть отнесены к виду и роду; более высокие таксоны могут быть опущены.

Пример: систематическое положение *Yavorskyia mungatica* Radczenko неизвестно, за исключением принадлежности к высшим растениям; это растение часто рассматривают как проблематичный цикадофит, хотя равным образом это может быть и папоротник.

4) У современных растений различные степени сохранности не могут служить единственным основанием для установления отдельных таксонов.

У ископаемых растений виды и роды могут устанавливаться для разных степеней сохранности.

Примеры: *Lepidodendron* Sternberg vs. *Aspidiaria* Presl, *Bergeria* Presl, *Knorria* Sternberg; *Taeniopteris* Ad.Brongniart vs. *Doratophyllum* Harris (или *Nilssoniopteris* Nathorst).

5) У современных растений разные онтогенетические стадии одного жизненного цикла в общем случае не могут послужить основанием для установления нескольких независимых таксонов.

У ископаемых растений это вполне возможно.

Примеры: род *Eddyia* Beck может оказаться проростком растений, взрослые ветви которых принадлежат *Archaeopteris* Dawson. Самостоятельная номенклатура для семян, микроспор и мегаспор, и ассоциирующих ветвей также является примером этого.

Любой ископаемый род, даже наиболее полно изученный, отвечает актуально или потенциально, по крайней мере одному из перечисленных пунктов, так как ни в одном случае в ископаемом состоянии мы не найдем все части, принадлежащие одному растению, и некоторые из этих частей могут быть невольно отнесены к отдельному таксону и, следовательно, получить независимый номенклатурный статус. Это в особенности относится к самостоятельной палинологической номенклатуре, да когда систематическая принадлежность мiosпор известна (см. выше). Нередко мы с уверенностью относим некоторый род к определенному семейству или порядку, но дальнейшие исследования могут открыть другие виды, которые отвечают диагнозу этого рода, но принадлежат другому семейству или порядку. Возможно, например, что древнейшие семена, отнесенные к *Archaeosperma* Pettitt and Beck, окажутся принадлежащими растениям с вайями *Archaeopteris*, хотя *Archaeopteris* обычно рассматривается как прогимноспермовое. Следует отметить, что эти семена ассоциируют с *A. hibernica* (Forbes) Dawson, типовым видом *Archaeopteris* Dawson.

Разграничительные линии между «орган-» и «форм-родами», или временными и ископаемыми растениями, как они обсуждались в литературе и отражены в различных прежних изданиях Международного кодекса ботанической номенклатуры, соответствуют нескольким или одному из перечисленных пунктов. Отобразить все эти отличия в отдельных номенклатурных правилах невозможно, поскольку каждый род актуально или потенциально может соответствовать всем пунктам или какой-либо их комбинации. Степень приближения таксономии ископаемых растений к таксономии растений современных является предметом субъективной таксономической оценки.

Двойная (бифациальная) система ископаемых растений

Лишь очень небольшое число родов ископаемых высших растений установлено по комплексу разных частей и приближается к эвтаксонам. Подавляющее большинство родов, и тем более видов, можно квалифицировать как паратаксоны, в разной степени приближающиеся к эвтаксонам. Интеграция всех этих таксонов в единую естественную систему явно не возможна. Для некоторых родов наименьшим надродовым таксоном, объединяющим все виды данного рода, являются высшие растения в целом (*Taeniopteris*, *Pecopteris*, *Sphenopteris*), семенные растения в целом (*Samaropsis*) и т.д. Поэтому общую систему ископаемых растений целесообразно строить следующим образом. Вымершие эвтаксоны и наиболее полно изученные паратаксоны входят в естественную (привилегированную, базовую) систему вместе с современными растениями. Те из паратаксонов, которые можно условно сблизить с определенными надродовыми эвтак-

сонами, включаются в них в качестве *сателлитных* [Мейен, 1978; Thomas, Brack-Hanes, 1984]. Например, род *Podozamites* введен для листьев, которые могут принадлежать разным семействам хвойных. Однако некоторые виды *Podozamites* принадлежат семейству Voltziaceae. Можно считать *Podozamites* сателлитным родом этого семейства. Разные виды *Brachyphyllum* принадлежат семействам Araucariaceae и Cheirolepidiaceae. Не исключено, что в составе *Brachyphyllum* есть виды, принадлежащие и иным семействам хвойных. Поэтому можно считать *Brachyphyllum* сателлитным родом порядка Pinales.

Есть роды, которые нельзя считать сателлитными по отношению к какому-либо надродовому таксону. Это многие роды миоспор и некоторые роды, установленные по макроостаткам (*Taeniopteris*, *Ginkgo-phyllum*, *Glottophyllum* и др.). Для них должна быть введена единая искусственная информационно-поисковая система. Впрочем, в эту искусственную систему могут быть включены и все вообще паратаксоны ископаемых растений.

В настоящее время автором подготавливается первый вариант общей системы всех родов ископаемых высших растений, установленных по макроостаткам. Она состоит из двух частей и алфавитного указателя. Первую часть составляет обычная естественная система, в которой каждый надродовой таксой помимо обычного названия получает буквенно-цифровой символ, начинающийся с N (от natural). Вторая часть включает группировки родов, соответствующие морфологическим категориям, их наиболее общим разновидностям и типам сохранности остатков. Эти группировки иерархизированы и по общему смыслу соответствуют палеонтологическим антетурмам, турмам, субтурмам и инфратурмам. Каждая группировка получает очень краткий диагноз, а вместо названия буквенно-цифровой индекс, начинающийся с F (от form-system). Все группировки этой части системы – это надродовые паратаксоны. Сюда можно отнести и некоторые ранее описанные надродовые паратаксоны, ошибочно считавшиеся эвтаксонами. Таковы порядки Calamitales и Cordaitales, семейства Phyllothesaceae и Anachoropteridaceae и др. Типовой материал этих паратаксонов описан по вегетативным частям, ассоциация которых с фруктификациями неизвестна или неопределенна. Поэтому систематизация этих паратаксонов по органам размножения и выбор названий для выделяемых по органам размножения новых таксонов в соответствии с принципами типификации и приоритета оказываются невозможными [Meuser, 1971a, 1976, 1978a]. Например, род *Cordaites*, являющийся типовым для порядка Cordaitales, установлен по вегетативным листьям, представленным остатками, сохранившимися в форме отпечатков и фитолейм. С этими листьями ассоциируют фруктификации, по которым можно выделить, по крайней мере, два самостоятельных семейства. По правилам номенклатуры один род (как эвтаксон) не может одновременно принадлежать двум надродовым таксонам. Поэтому род *Cordaites* надо разделить на два рода и оставить в семействе Cordaitaceae только те виды, которые ассоциируют со свойственными этому семейству фруктификациям. Одна-

ко мы не можем этого сделать. Нельзя достоверно сказать даже то, с какими фруктификациями ассоциировали листья типового вида *C. borealis* (Sternberg) Unger. Поэтому автором было предложено [Мейер, 1978a] исключить из системы надродовых эвтаксонов ископаемых растений те, типовые роды которых установлены для таких вегетативных частей, которые вполне могут быть свойственны разным надродовым эвтаксонам, установленным с учетом строения фруктификаций. Соответствующие переименования порядков могут быть сделаны легко, так как названия не охраняются приоритетом. Названия семейств сохраняют приоритет и не могут быть упразднены, но нам ничто не мешает придать тем же семействам смысл паратаксонов. Например, семейство *Phyllotheaceae* можно считать паратаксоном, включающим все роды, установленные по вегетативным побегам членистостебельных и имеющие цилиндрические или конические листовые влагалища (*Phyllothea*, *Phyllopitys*, *Arenulina* и др.). Название *Cordaitaceae* может быть сохранено для паратаксона, объединяющего простые листья с открытым веерным или параллельным жилкованием (*Cordaites*, *Glottophyllum*, *Poacordaites* и др.).

Поскольку задача этой части системы чисто информационно-поисковая, главное чтобы эта система была удобной. Ради удобства можно пренебречь требованиями логической строгости. Так, некоторые роды могут попадать одновременно в разные паратаксоны (например, если они были установлены по вегетативным побегам с фруктификациями). Некоторые паратаксоны могут частично соответствовать эвтаксонам.

Эти две части системы дополняются алфавитным списком всех родов, в котором для каждого рода указан индекс с буквами F и N. С помощью приведенной системы легко выбрать группу родов, к которым могут принадлежать изучаемые растительные остатки, выбрать роды, с которыми надо сравнить вновь устанавливаемый или ранее известный род, а также получить перечень эвтаксонов, к которым может принадлежать растительный остаток данного облика. Это становится возможным благодаря тому, что части N и F этой системы связаны через указатель родов.

Работа над этой двучленной системой показала существование огромного количества плохо охарактеризованных и, частью, излишних родов. Так, для вегетативных побегов хвойных введено более 100 родов, из которых большая часть может быть упразднена. Вполне можно упразднить и многие роды, введенные для вегетативных папоротниковидных листьев. Из более чем 4700 описанных к настоящему времени родов более 1000 очерчены достаточно хорошо и могут быть использованы в существенных оговорках. В целом, родовая систематика ископаемых растений вполне заслуживает прозвища «Авгиевы конюшни». Было бы важно очистить эти конюшни путем систематического пересмотра всех описанных родов. Однако трудно предполагать, что кто-то возьмется выполнять эту огромную работу. Поэтому сейчас важнее препятствовать дальнейшему появлению плохо описанных и неясно очерченных родов.

Причины инфляции родовых названий

Есть растения, к которым могут быть отнесены несколько родовых названий, причем в соотношениях между соответствующими родами очень трудно разобраться. Такова группа родов, включающая *Schizostachys*, *Zygopteris*, *Biscalitheca*, *Monoscalitheca*, *Nemejcopteris*. Это яркий пример инфляции родовой таксономии и номенклатуры. Можно указать несколько причин инфляции. Главная из них – невозможность или нежелание выбрать из литературы все те роды, от которых надо отграничить вновь выделяемый род. Поиск в литературе сравнимых родов невероятно трудоемок. Уже имеющиеся справочники [Bougeau, 1964–1975; Němejč, 1959–1975; Основы палеонтологии, 1963а, 1963б; Seward, 1898–1919] покрывают лишь часть описанных родов и обычно не включают плохо описанные неясные роды. Кроме того, в них учитываются преимущественно те роды, которые удалось хотя бы провизорно связать с естественной системой. Большое количество родов описывается во флористических региональных работах. Даже если эти роды попадают в справочники типа «Fossilium catalogus» или «Index of generic names», палеоботаник не может выбрать из них именно те роды, с которыми надо сравнивать вновь устанавливаемый род. Для этого нужна описанная выше и достаточно детальная бифациальная система высших растений. Комбинируя данные, предоставляемые частями F и N этой системы, можно провести отбор нужных родов. Отсутствие такой системы – главная техническая причина инфляции родов.

Три другие причины связаны с ошибками в таксономическом мышлении палеоботаников. Главное здесь – смешение принципов выделения эвтаксонов и паратаксонов разной степени формальности. Даже если наблюдаемые на имеющихся образцах признаки недостаточны для выделения эвтаксонов, палеоботаники домысливают принадлежность изучаемого растения к определенному эвтаксону, привлекают соображения, которые осмысленны при выделении только эвтаксонов (например, возрастную и географическую приуроченность образцов). В результате возникает путаница. Например, единственная разница между форм-родами *Pecopteris* и *Cladophlebis* это то, что к первому мы относим палеозойские вайи, а ко второму – мезозойские. Правда, для *Cladophlebis* считается характерной изогнутость перышек и нередко зубчатый край. Но эти признаки свойственны лишь части видов *Cladophlebis* и отмечаются среди видов *Pecopteris*. Разграничение обоих родов совершенно условно на материале из триаса и верхов перми. До сих пор принято относить к разным форм-родам стерильные побеги палеозойских (*Walchia*, *Paranocladus*, *Ullmannia* и др.) и мезо-кайнозойских (*Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, *Cyparissidium*, *Geinitzia* и др.) хвойных, хотя каких-либо отличий в диагнозах параллельных палеозойских и мезозойских родов найти нельзя. Совершенно невоз-

можно понять чем, кроме географической приуроченности, отличает гондванская *Stellotheca* (= *Lelstotheca*) от северной *Annularia*.

Разумеется, при желании можно найти какие-то признаки отличия, но чтобы подкрепить самостоятельность выделяемого рода. Когда читаешь подобное обоснование рода, то невозможно отделаться от впечатления, что здесь логика таксономии была нарушена: сначала принимается решение о выделении или сохранении рода, а лишь затем подбирается оправдание этому действию. Иначе невозможно понять, зачем потребовалось выделять род *Stellotheca* от *Annularia* или сохранять род *Bergiopteris*, хотя ничем не отличается от *Angaropteridium*.

Иногда сохранение или выделение типичных форм-родов связано с особой географической и стратиграфической приуроченностью материала. Географический и стратиграфический критерии обычно прямо не фигурируют при выделении или сохранении родов и выражаются в том, что сравнение ведется лишь с родами определенной географической и стратиграфической приуроченности.

Следующий источник инфляции родов заключается в смешении двух обстоятельств: (1) высокой вероятности принадлежности данных остатков особому роду и (2) целесообразности самого выделения рода. Так, можно быть вполне уверенным в том, что древнейшие платиспермические семена из верхнего девона, выделенные в особый род *Spermolithus*, принадлежат особому эвтаксону родового ранга. Однако невозможно указать, чем отличается *Spermolithus* от *Samaropsis*. Правда, для изложения истории голосеменных удобно оставлять самостоятельным род *Spermolithus*.

Из других источников излишнего умножения числа родов укажем только один, а именно нарушение конгрегационного принципа в систематике и произвольное возведение единичных признаков в ранг родовых при анализе общего распределения веса признаков в данной группе растений близких групп. В этом отношении характерна ситуация с родами *Platygomelaseae*, продуцировавшими споры типа *Aratrisporites*. Роды *Annalepis*, *Tomiostrobus*, *Skiliiostrobus* и *Cylostrobus* отличаются мелкими признаками спорофиллов, которым не придается родового значения у других плауновидных. Важно, что все эти роды монотипные, а те отличия, которые упоминались при их обосновании, даже не рассматривались как возможные видовые признаки.

Проблема вида в палеоботанике

Что такое вид и каким образом следует его выделять, интенсивно обсуждалось в неботанической литературе. В палеоботанике проблема вида обсуждалась очень мало и, главным образом, в отношении отдельных групп растений. Между тем эта проблема заслуживает более тщательного обсуждения, поскольку инфляция видов не менее сильна, чем родов. Некоторые роды (*Sphenophyllum*, *Pecopteris*, *Sphenopteris*, *Cladophlebis* и др.)

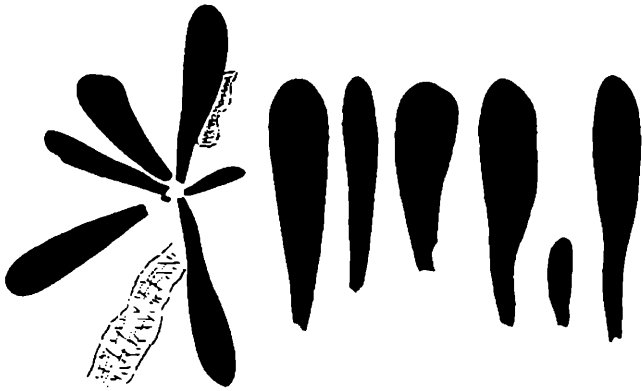


Рис. 3. *Cordaites gorelovae* S.Meyen; изменчивость очертаний листьев в пределах одной розетки, соответствующая различиям между несколькими видами, установленными по дисперсным листьям. С изменениями по [Мейен, 1966]

охватывают сотни видов, в которых крайне трудно ориентироваться и число которых явно избыточно. Например, из более, чем 100 видов рода *Phyllothesca* менее 20 заслуживают признания [Meyen, 1971b].

Косвенно на избыточность видов указывают и списки локальных флор. Иногда из одного слоя или небольшого интервала разреза указываются десятки видов одного рода (например, *Pecopteris* в стефане Евразийской области), что очень подозрительно с геоботанической точки зрения, поскольку у папоротников столь высокое видовое разнообразие одного рода в сообществе или на небольшой территории слишком необычно.

Вопрос об объеме вида в конечном счете сводится к оценке внутривидовой изменчивости, ее допустимых пределов. Располагая лишь дисперсными частями и не имея возможности привлечь биологические критерии вида, палеоботаник вынужден искать иные способы установления диапазона внутривидовой изменчивости. Эти способы таковы.

1) *Метод монотонных выборок*. Если мы видим в одном слое, и тем более на одной плоскости напластования, постепенные переходы между различными морфологическими вариантами одних и тех же частей, то весьма вероятно, что это – внутривидовая изменчивость. Очевидно, отнесение этих разных вариантов к одному виду необходимо подкрепить изучением остатков всеми доступными методами, прежде всего, микроструктурными. Опираясь на метод монотонных выборок вместе с наблюдением листьев в прикреплении (рис. 3), автор предложил видовую систематику листьев *Rufstoria* и *Cordaites* Ангариды [Мейен, 1966]. При этом выяснилось, что листья, ранее относившиеся к разным видам и даже родам (*Ru-*



Рис. 4. *Rhipidopteris praecursoria* S.Meyen; изменчивость листьев, большинство которых происходит из одного слоя. Длина линейки – 1 см. С изменениями по [Meyen, 1979]

floria и *Crassinervia*), могут быть уверенно отнесены к одному виду. На рис. 4 показана внутривидовая изменчивость ваий *Rhipidopteris praecursoria*. Листья на большей части фигур этого рисунка собраны в одно слое, имеют идентичное строение кутикулы и одинаковые специфические смоляные тельца.

2) Изучение множественных органов *in situ* (в органической связи). Это наиболее надежный способ изучения внутривидовой изменчивости. Таким образом может изучаться изменчивость мiosпор в спорангии прикрепленных к побегам листьев, разных участков петрифицированных стеблей (для установления изменчивости петрифицированных тканей) т.п. Давно известен значительный полиморфизм спор и пыльцы в спорангиях некоторых видов ([Harris, 1973; Maheshwari, Meyen, 1975; Pant, Bhapagar, 1971–1973; Schweitzer, 1960; Сладков, 1967] и др.). Листья *Cordaites*, найденные в прикреплении к одной ветке (рис. 3; [Мейен, 1960; рис. 31, табл. XXV, фиг. 1–6]), ранее относились бы к 6 видам. Наблюдение веток в прикреплении к стеблям показало, что *Phyllothea turnaeni* Gorelova и *Koretrophyllites multicostatus* Radczenko вероятно принадлежат одному виду [Meyen, 1971b]. В одном стволе *Callixylon* высота и ширина сердцевинных лучей сильно меняются от периферии к центру [Lemoigne et al. 1983], причем некоторые из вариантов относились к разным видам. Очень существенные изменения в анатомическом строении вдоль одного ствола обнаружены у *Lepidodendron* [Eggert, 1961], *Calamites* [Eggert,

1962], *Psaronius* [Morgan, 1959], *Cladoxylon* [Bertrand, 1935], *Medullosa* [Delevogyas, 1955] и других растений.

3) *Метод маркеров.* Метод монотопных выборок можно подкрепить поиском и прослеживанием отдельных характерных признаков, появление которых сразу у нескольких видов данного рода маловероятно. Например, в татариновой флоре весьма обычны листья *Phylladoderma* subgen. *Aequilotmia*. Только в одном из местонахождений были найдены листья с очень характерными крупными трихоподиями. Трудно предполагать, чтобы этот весьма редкий признак, известный лишь в одном местонахождении, был бы свойственен сразу нескольким видам рода. Если так, то изменчивость всех прочих признаков у листьев с трихоподиями (степень кутинизации разных сторон, контрастность папилл на клетках и др.) может считаться внутривидовой.

4) *Изучение географически и стратиграфически изолированных популяций.* В татариновой флоре листья *Cordaitea* известны лишь в одном местонахождении. Они довольно разнообразны, но их изменчивость вполне соответствует таковой *C. clericii* Zalessky, изученной методом монотопных выборок в Печорском и Тунгусском бассейнах. Кроме того, эти листья сопровождаются одним видом семян (*Samaropsis irregularis* Neuburg). С такими же семенами *C. clericii* ассоциирует в Сибири. Изолированное стратиграфическое и географическое положение слоя с этими листьями подкрепляет их отнесение, несмотря на их разнообразие, к одному виду. То же можно сказать об ассоциирующих семенах.

5) *Обращение к близким современным и ископаемым таксонам, у которых внутривидовая изменчивость хорошо изучена.*

6) *Математические методы обработки материала (дискриминантный анализ и др.).*

Имеются и другие случаи, когда по тем или иным соображениям можно отнести остатки к одному виду (анализ остатков в копролитах монофагов, пыльцы в микропиле семян, наличие характерных эпифильных грибов и др.). Очевидно, чем полнее комплекс применяемых методов, тем надежнее таксономический вывод. Ознакомление с теми случаями, когда осознанно применялись перечисленные методы, показывает, что диапазон внутривидовой изменчивости может быть очень большим и палеоботаники его сильно недооценивают. В палеоботанике широко распространена практика, когда мельчайшие различия экземпляров, даже собранных в одном слое, служат установлению новых видов, не сопровождаемому попытками проанализировать диапазон внутривидовой изменчивости. Этим «сплиттерам» (splitters) противостоят «ламперы» (lumpers), готовые что угодно объединить в один вид. Обсуждать в общей форме, поступают ли правильное сплиттеры или ламперы, бессмысленно. И дробление, и объединение видов должны быть подкреплены перечисленными или иными методами, четко объяснены и хорошо иллюстрированы. Только тогда можно осмысленно обсуждать принятые таксономические решения. Пренебрежение этими очевидными нормами и породило инфляцию видов в палеоботанике.

Кладистические методы

На палеоботаническую систематику кладистические методы не оказали никакого влияния. Статьи, в которых эти методы применяются к палеоботаническому материалу [Doyle et al., 1982; Miller, 1982; Stein et al., 1984], интересны с точки зрения анализа филогенетических отношений между некоторыми таксонами и не содержат таксономических выводов. Несомненное достижение кладистики — это организация филогенетической процедуры таким образом, чтобы учет признаков и их анализ были более полными и эксплицитными. Важно и то, что при этом строятся альтернативные филогенетические схемы. Однако, по сравнению с теми прежними филогенетическими представлениями, которые разрабатывались достаточно тщательно (например, [Banks, 1968; Skog, Banks, 1971]), кладистический анализ не дал ничего нового, кроме некоторых терминов, полезность которых не очевидна, и способов графического представления альтернативных филогенетических схем. В целом можно согласиться со скептической оценкой кладистического бума, которую дал Л.П. Татаринов [1984].

Как классический филогенетический анализ, так и кладистика во всех ее вариантах, не дают возможности произвести окончательный выбор между конкурирующими системами надродовых таксонов. Вероятно, этот выбор принципиально невозможен, и мы должны смириться с этим. Тем не менее, как давно смирились с невозможностью построить вечный двигатель. Можно предполагать, что разнообразие организмов и наши познавательные способности контролируются некоторыми законами-ограничениями (подобно законам термодинамики в случае вечного двигателя), делающими невозможной окончательное построение как всей системы организмов, так и любого ее фрагмента.

Очевидно, что полнота системы недостижима хотя бы из-за того, что мы не можем преодолеть многие аспекты неполноты геологической летописи. Но даже если бы мы знали необходимый минимум вымерших форм, перед нами будет всегда стоять проблема интерпретации разнообразия растений в терминах систематики. Главные трудности здесь — это выделение веса признаков и определение ранга таксонов. То и другое в конечном счете связано с тем, какой диапазон изменений по тому или иному признаку допускается для данного таксона или данной таксономической категории. Никаких априорных допущений на этот счет не может быть, и решается путем анализа конкретного материала, сильно зависит от размера выборок, а также от того, на какие правила морфологического выведения признаков опирается исследователь. Последнее обстоятельство особенно важно. Мы можем считать структуры А и В различными настолько, что не существует способа морфологического выведения В от А или наоборот. Тогда различиям между таксонами, обладающими признаками А и В, придается высокий ранг. Например, при всем сходстве ископаемых

листьев гинкговых и лептострбовых, они были отнесены к разным порядкам и даже классам, поскольку казалось, что морфологическая дистанция между ассоциирующими женскими фруктификациями очень велика. Казалось, что не существует морфологических преобразований, которые могут связывать двустворчатые капсулы *Leptostrobus* и семеносные органы *Ginkgo* с их парными семенами, снабженными воротничками. Так же оценивалась степень морфологических отличий *Taxus* и прочих хвойных. Вовлечение в анализ более широкого круга голосеменных показало, что морфологические преобразования, связывающие *Leptostrobus* с *Ginkgo* или *Taxus* с прочими хвойными, не столь уж сложны, они вполне мыслимы у близко родственных голосеменных [Meulen, 1984a]. Соответственно оказалось возможным сблизить Ginkgoales и Leptostrobales в рамках одного класса Ginkgoopsida и поместить *Taxus* в порядок Pinales.

Происходящее в систематике непрерывное повышение рангов надродовых таксонов и увеличение числа порядков, классов и даже отделов можно связать именно с такими допущениями о невозможности морфологического выведения определенных типов органов друг из друга. Отчасти это происходит из-за канонизации модусов морфологических преобразований, предусмотренных теломной теорией (см. гл. 5), которая допускает лишь градуалистские преобразования и практически не рассматривает возможность нарушения топологии органов в ходе преобразований (т.е. абсолютизируются два критерия гомологичности – критерий положения и критерий переходных форм). Из-за этого искусственно преувеличиваются морфологические хиатусы между таксонами, а ранг таксонов соответственно неоправданно повышается.

Глава 2

Палеоэкология растений

Палеоэкологии растений посвящена специальная монография В.А. Красиловой [1972; Krassilov, 1975]. Поэтому ниже лишь кратко резюмированы некоторые наиболее важные аспекты палеоэкологических исследований в палеоботанике. Короткий, но очень информативный обзор палеоэкологических исследований составлен Э.Скоттом и М.Коллинсоном [Scott, Collinson, 1983].

Если первоначально экология формировалась как наука об условиях и образе жизни организмов, то теперь она практически превратилась в общее учение об экосистемах. Издавна экология подразделяется на *аутоэкологию*, изучающую условия жизни представителей отдельных таксонов, и *синэкологию*, изучающую природные ассоциации организмов от элементарных сообществ до биосферы включительно. Синэкология растений синоним геоботаники («социологии растений»).

Интересы палеоэкологии растений те же: реконструировать ауто- и синэкологию ископаемых растений, изучая как их остатки, так и захоронения. Изучение захоронений составляет отдельную дисциплину – *тафономию*, которая составляет часть палеоэкологии. Некоторым аналогом тафономии в экологии можно считать изучение чистой продуктивности современных сообществ. Конечная цель палеоэкологии растений – реконструкция растительной компоненты биосферы в прошлом.

В монографии В.А. Красиловой палеоэкология растений состоит из разделов, изучающих (1) захоронение, (2) жизненные формы и (3) растительность. Ниже структура палеоэкологии растений принята в ином виде: 1) учение о захоронении (тафономия); 2) морфофункциональный анализ, когда экология представителей какого-либо таксона восстанавливается по морфолого-анатомическим признакам; 3) палеогеоботаника, то есть реконструкция жизненных форм, растительных сообществ и абиотических условий их обитания; 4) взаимодействие растений с другими живыми компонентами экосистемы (грибами, насекомыми, четвероногими и др.).

Тафономия

Предметом тафономии служат (1) сохранность ископаемых организмов (тафономия индивидов, или *аутоаутоаутономия*) и (2) структура, классификация и генезис захоронения (*синтафономия*). Под захоронением понимают «слой или часть слоя с остатками растений или животных. Захоронение – основная единица тафономической классификации. «Сово-

купность остатков растений (или других организмов. С.М.), содержащихся в захоронении, называется тафоценозом» [Красилов, 1972, с. 70]. При изучении структуры захоронений палеоботаники отмечают их форму (слой, линза, конкреция и т.п.), количество, распределение и ориентировку растительных остатков, степень их сохранности, мощность и состав флороносного слоя (рис. 5). Захоронения классифицируют по этим, непосредственно наблюдаемым, а также таким реконструированным признакам, как принадлежность захоронения к определенным палеогеографическим условиям (паралическим, лимническим; дельтовым, озерным, речным; пойменным, русловым, старичным; и др.). Тафоценозы также классифицируются по-разному. К числу наблюдаемых признаков относятся размерность остатков (макро-, мезо-, микрофоссилии), их принадлежность определенным органам (миоспорам, мегаспорам, семенам, листьям, стволам и пр.) или определенным таксонам, характер фоссилизации остатков, степень их фрагментарности. Тафоценозы с резко доминирующим одним видом называют *монодоминантными*, с немногими доминирующими видами – *олигодоминантными*, со многими такими видами – *полидоминантными*. По размерам, степени фрагментарности, ориентировке и систематическому составу остатков, параллельно учитывая и литолого-генетические признаки вмещающих осадков, судят о том, испытали ли остатки перенос до захоронения. *Автохтонными* захоронениями и тафоценозами называют такие, в которых растения захоронены в прижизненном положении. Это остатки корневищ, ризофоров и корней (например, стигмариевые почвы), ископаемые древостои [Давиташвили, Захарьева-Ковачева, 1975], некоторые растения (например, моховидные), замурованные в травертинах, и др. Если части растений испытали незначительный перенос, захоронения и тафоценозы называются *гипоавтохтонными*. Это захоронения в торфяниках или на дне водоема вблизи материнского сообщества. В автохтонных и гипоавтохтонных тафоценозах отражено, хотя и не полностью, первичное сообщество растений. В *аллохтонных* захоронениях (тафоценозах) растительные остатки испытали перенос, достаточно значительный для того, чтобы первичные сообщества отразились в них не только обедненными, но и смешанными. Особняком стоят тафоценозы, образованные переотложенными растительными остатками. С такими тафоценозами часто имеют дело палинологи. Иногда весь палинологический комплекс оказывается переотложенным.

В ходе эволюции растений менялись и состав тафоценозов, и сами захоронения. Постепенное завоевание суши растениями уменьшало скорость эрозионных процессов, вело к формированию устойчивых речных долин, расширяло области стабильного континентального осадконакопления. Захоронения силура – начала девона большей частью приурочены к прибрежно-морским толщам, возможно накапливавшимся в маршах. Однако еще в силуре и далее в нижнем девоне появляются и все шире распространяются внутриконтинентальные захоронения в аллювиальных толщах. В верхах верхнего девона и в нижнем карбоне появляются сначала паралические, а затем лимнические захоронения, ассоциирующие с уг-

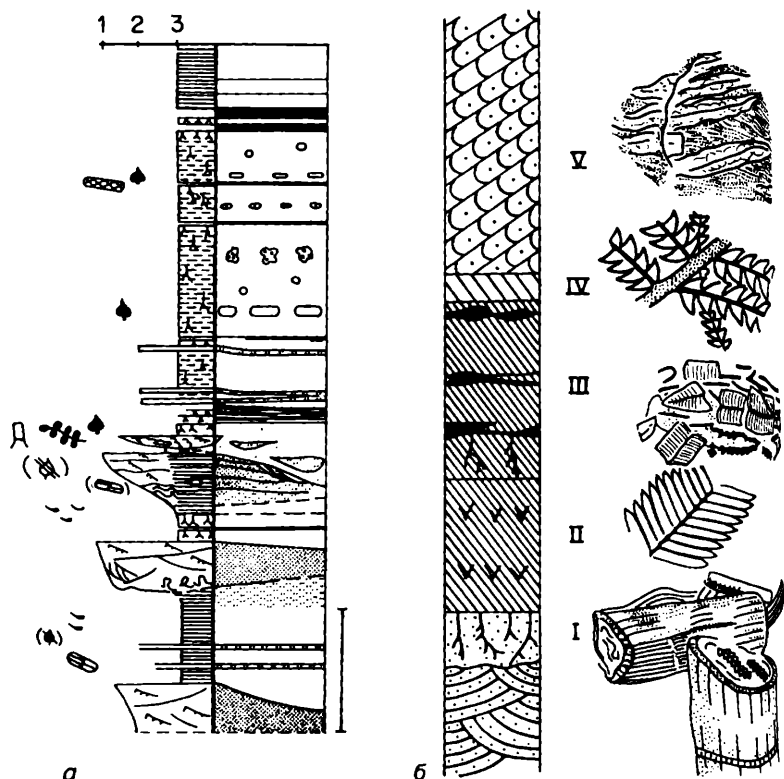


Рис. 5. Распределение растительных остатков в захоронениях и типы захоронения: а - средний карбон (вестфал В) Йоркшира, в нижней части колонки озерные и дельтовые отложения, в верхней - пойменные и болотные; разные типы растительных остатков показаны слева; (1) песчаники, (2) алевролиты, (3) аргиллиты; длина колонки 5 м, б юрские наддельтовые отложения Донецкого бассейна: (I) железистый песчаник с *Equisetites*; (II) записованная глина с *Ptilophyllum*; (III) углистая глина с *Pityophyllum*, *Elatides* и *Taeniopteris*; (IV) белая глина с *Todites*. С изменениями по [Красилов, 1972] (б); [Scott, 1978] (а)

леносными формациями. Одновременно появляются захоронения на месте зарослей мангрового типа. В карбоне с развитием сезонной листопадности появились массовые захоронения листьев, называемые листовыми кровлями. В целом, начиная с карбона разнообразие типов захоронения и их фазонозов существенно не увеличивалось. Однако представительность тафоценозов могла меняться, поскольку способность к захоронению

разных групп растений неодинакова (обзор данных по современному накоплению растительных остатков см. [Collinson, 1983]). Так, экспериментально показано, что покрытосеменные в целом разлагаются в воде гораздо быстрее, чем голосеменные [Калугина, 1974], а поэтому захоронение их в осадке менее вероятно. Необызвествленные талломы водорослей разлагаются гораздо быстрее, чем высшие растения.

Морфофункциональный анализ

Морфофункциональный анализ нацелен на реконструкцию физиологии и аутоэкологии растений. Ясно, что о функциях ископаемых растений можно судить лишь путем их сравнения с современными (принцип актуализма). К сожалению, поставить во взаимнооднозначное соответствие типы структур и типы функций в общем случае нельзя. Каждый тип органов, тканей, клеток ставится в соответствие более, чем с одним типом функций. Это явление, называемое *мультифункциональностью*, сильно затрудняет установление функционального смысла морфологических структур. Все же иногда этот смысл достаточно очевиден. Таково уменьшение числа или исчезновение устьиц на погруженных частях водных и полуводных растений. Но даже кажущиеся очевидными морфофункциональные интерпретации со временем становятся недостаточными. Например, присутствие крупных воздухоносных полостей в корнях, стеблях и листьях характерно для растений сильно увлажненных и водных местобитаний. Однако такие же полости известны и у растений, не переносящих избыточного увлажнения. Разные экологические факторы вызывают у растений сходный ответ. Так, сильное развитие кутикулы, погружение устьиц, уменьшение листовой пластинки, густое опушение, то есть признаки, называемые ксероморфными, вызываются не только сухостью среды, но также увеличением яркости света и недостатком азотистого питания. Именно с этими факторами, а также с физиологической сухостью (неподходящим химическим составом воды) связывают ксероморфность многих болотных растений.

Большинству конкретных признаков, наблюдаемых у растений и используемых в систематике, вовсе не удастся дать функциональной интерпретации. Известно, что лист исполняет фотосинтетическую функцию, но остается непонятным физиологический и экологический смысл огромного разнообразия очертаний листовых пластинок. Увеличение листовой пластинки в целом скоррелировано с ростом среднегодовых температур и влажности, но эта общая тенденция осложнена массой исключений и трудностью отделить один фактор от другого [Dolph, Dilcher, 1979]. Сейчас процент растений с цельнокрайними листьями гораздо выше в тропических дождевых лесах, чем в лесах умеренного климата, где край листа чаще зубчатый. В позднем палеозое соотношение было обратным.

Можно назвать лишь ограниченное количество структурных признаков с достаточно ясной экологической приуроченностью. К их числу относятся стволы без слоев прироста в древесине, которые свойственны деревьям, живущим в климате со слабыми сезонными колебаниями температуры и влажности. Многолетние стволы с небольшим количеством древесины (маноксилические) не выносят снижения температуры ниже нуля и свойственны растениям безморозного климата. Несмотря на то что перечисленные выше ксероморфные признаки свойственны и многим растениям увлажненных местообитаний, иногда большинство растений целой флоры обладают такими признаками, и тогда можно заключить об аридном или семиаридном климате, в котором жила эта флора. Наоборот, отсутствие или редкость ксероморфных признаков свидетельствует об увлажненности или местообитания, или климата территории.

Когда экологические требования данного таксона хорошо известны по современным представителям, палеоботаники экстраполируют эти требования в прошлое. Поэтому, получив в разрезе Исландии от миоцена до антропогена последовательность родов, сравнимую с той, которую можно наблюдать в современном растительном покрове при следовании с юга на север, можно было заключить о снижении среднегодовых температур [Ахметьев и др., 1978]. Такие выводы тем рискованнее, чем с более древними отложениями мы имеем дело. До наших дней порой доживают лишь узкоспециализированные виды таксона. Кроме того, в ходе эволюции могут меняться экологические предпочтения растений одного таксона. Об этом, в частности, свидетельствует явление *внетропического перемещения* (см. [Мейен, 1987б, с. 378]). Даже в неогене представители доживших до наших дней родов могли иметь иные, чем сейчас, экологические предпочтения. Например, *Liquidambar*, *Platanus* и *Liriodendron* сейчас живут в широколиственных лесах, а в неогене были характерны для хвойных лесов [Wolfe, 1981].

Экологическая амплитуда каждого таксона ограничена, и все же у нас нет возможности судить об этих ограничениях иначе, чем просто сопоставляя нынешний ареал таксона с распределением на площади различных экологических факторов. Зная признаки растения, и пытаясь только к ним указать его потребности в количественных параметрах, мы обречены на неудачу. По-видимому, невозможно было бы предсказать, изучая облик современных видов *Selaginella*, что одни виды этого рода заселят дождевые леса, а другие — пустыни. Из изучения морфолого-анатомических признаков тростника (*Phragmites communis*) невозможно вывести, что эти растения способны жить от устья Северной Двины до устья Ганга. Современный род *Taxodium* населяет низинные болота и леса возвышенностей, что никак не следует из его признаков.

Палеоботаники нередко пренебрегали перечисленными трудностями морфофункционального анализа и слишком прямолинейно интерпретировали те или иные признаки без учета их мультифункциональности. Например, увидев у растения толстую кутикулу и глубоко погруженные устьица, палеоботаники заключали, что данное растение — ксерофит. Об

наружив крючкообразные выросты на стебле, они заключали, что перед ними лазающее растение. Установив, что предпыльца некоторых тригонкарповых по размерам не соответствует пыльце ветроопыляемых растений, они делали вывод об энтомофилии этих растений.

Такого рода заключения совершенно необязательно ошибочны, но они плохо обоснованы, так как не принята во внимание мультифункциональность признаков. Учет последней означает не просто перечисление прочих возможных функций того или иного признака, а вовлечение в анализ данных по другим растениям того же тафоценоза, всего комплекса тафономических и вообще палеоэкологических наблюдений. Как ни парадоксально, получить правдоподобную и подтверждающуюся независимыми фактами реконструкцию целой палеоэкосистемы легче, чем восстановить экологические требования отдельно взятого растения. Составив представление о палеоэкосистеме в целом, мы можем выдвинуть и более обоснованные, поддающиеся проверке гипотезы об экологии входящих в нее растений. Таким образом, мы должны рассмотреть принципы реконструкции палеоэкосистем в их палеоботанической составляющей.

Палеогеоботаника

Той части экологии (как учения об экосистемах), которая интересуется растительной составляющей экосистем, соответствует геоботаника. Объектом геоботаники являются растительные сообщества вплоть до растительного покрова Земли в целом. Соответственно объектами палеогеоботаники можно считать, с одной стороны, тафоценозы и их комплексы, а с другой – те первичные сообщества растений, которые дали начало тафоценозам. В конечном счете палеогеоботаника призвана восстановить историю растительности Земли – структуру и смену растительных сообществ, их закономерности и конкретную историю.

Основными понятиями геоботаники служат жизненная форма, сообщество и растительность.

Понятие *жизненной формы* относится к числу оживленно дебатированных (см. обзор [Серебрякова, 1972]). Его легче раскрыть, рассматривая параллельно с другими общими понятиями. Для этого удобно отталкиваться не от растительного, а от животного мира. Чтобы дать достаточно полное представление о животном населении участка Земли, достаточно дать список таксонов, количество особей в каждом из них и распределение особей на участке. Дополнительные сведения об облике представителей таксона обычно не нужны, если только они не представлены, скажем, угнетенными формами. У растений один и тот же вид, не говоря о таксонах более высокого ранга, может быть представлен разными модификациями, повторяющимися в других таксонах. Для характеристики растительного покрова бывает важнее знать эту модификацию, чем точную таксономическую принадлежность растений. Так, если ограничиться ука-

занием, что в растительном покрове доминирует сибирский кедр (*Pinus sibirica*), то нельзя понять, идет ли речь о высокоствольном древостое или низком кедровом стланнике. Такое совмещение в таксоне разных модификаций внешнего облика свойственно многим растениям, и каждая модификация, повторяющаяся в разных таксонах и связанная с определенными экологическими факторами, называется жизненной формой. Большинство видов свойственна единственная жизненная форма, но в пределах рода или семейства часто обнаруживается несколько жизненных форм.

Классификация растений по жизненным формам сечет обычную систематику растений (виды, роды, семейства и т.д.). С другой стороны именно набором жизненных форм определяется облик растительного покрова территории (лес, луг, кустарниковые заросли и т.д.) и структура сообществ растений. Таким образом, мы приходим к понятию растительности, которое означает размещение таксонов, жизненных форм и сообществ на данной территории. Параллелизм жизненных форм в разных таксонах приводит к тому, что смена таксонов в сообществах может происходить без существенного изменения структуры сообщества и облика растительного покрова.

В палеоботанике жизненные формы реконструируются тремя главными путями. Во-первых, принимается во внимание ассоциация различных дисперсных частей в захоронениях. Если в захоронении встречено по одному типу листьев, женских и мужских фруктификаций такого облика, что их прижизненная связь возможна, а других растительных остатков в захоронении нет, то можно выдвинуть гипотезу, что это – части одних и тех же растений. Т. Гаррис сформулировал общее эмпирическое правило, которое утверждает, что если мы находим в захоронении какие-либо фруктификации (обычно они встречаются реже, чем вегетативные остатки), то среди вегетативных частей, присутствующих в захоронении, должны быть те, с которыми фруктификациям когда-то ассоциировали. Это правило оказалось очень эвристичным. Особенно важна устойчиво повторяющаяся в разрезе и на площади ассоциация частей. Например, микростробилы *Cladostrobus* всегда ассоциируют с листьями *Rufstoria*, и именно это послужило отправной точкой при установлении их прижизненной связи. Установив прижизненную связь дисперсных частей, можно сказать, какого облика были данные растения.

Во-вторых, мы мысленно соединяем разрозненные части, встреченные в захоронении, по специфическим маркерам, указывающим на принадлежность частей одним и тем же растениям. Главное препятствие таких реконструкций – отсутствие надежных маркеров. В «Основах палеоботаники» [Мейен, 1987б, гл. 2] приводились примеры удачных реконструкций (*Pseudosporochnus*, *Archaeopteris*, *Caytonia* и др.). В качестве маркеров там использовались различные признаки эпидермально-кутикулярные, строение вторичной древесины, присутствие своеобразных гнезд склерид в коре и др. Порой удается найти различные части, например фруктификации и вегетативные органы, в непосредственной связи.

Реконструкцию общего облика растений по маркерам редко удается довести до конца. Обычно устанавливается прижизненная связь лишь отдельных частей. Так, мы знаем, что полиспермы *Beania* ассоциировали с микростробилами *Androstrobus* и листьями *Nilssonia*. Была предложена реконструкция лептокаульного (с тонкими ветками) побега, но облик растения в целом так и неизвестен. Случается, для реконструкции привлекаются данные не по одному, а сразу по нескольким видам. Таковы наиболее распространенные реконструкции *Lepidodendron*. У одних видов наблюдали соединение ризофоров со стволами, имевшими листовые подушки типа *Lepidodendron*, а не определенного вида этого рода. Были найдены облиственные побеги со стробилами типа *Lepidostrobus*, но сказать, какие виды *Lepidodendron* несли стробилы определенного вида *Lepidostrobus*, не удавалось. Таким образом, предлагалась реконструкция рода *Lepidodendron* вообще, как будто все виды рода должны были принадлежать единственной древовидной жизненной форме. В действительности известно, что среди видов *Lepidodendron* были лианоподобные формы. Лишь недавно В. Димаикл и Т. Филлипс [DiMichele, 1981; DiMichele, Phillips, 1985] смогли предложить хорошо обоснованные реконструкции для отдельных видов этих растений (см. [Мейен, 1987б, рис. 14, в–д]).

Третий путь реконструкции жизненных форм – использование типологических экстраполяций. Берутся данные о жизненных формах других растений, сравнимых с изучаемым в некоем выбранном отношении, и по образцу этих растений выполняется реконструкция. Например, выполненные еще в прошлом веке реконструкции *Cordaites* в виде стройных высокоствольных деревьев делались по образцу некоторых современных хвойных, хотя с таким же успехом тогда можно было взять другие хвойные или, скажем, гинкго, то есть растения с иного облика кроной. После того, как в корнях кордаитов были найдены воздушные полости, была выдвинута гипотеза, что некоторые кордаиты были мангровыми растениями [Cridland, 1964]. Тогда в качестве актуалистической модели послужили современные роды с ходульными корнями, характерными для мангровых растений [Мейен, 1987б, рис. 58, е]. Многие ископаемые цикадофиты изображались по образцу современных цикадовых толстоствольными (пахикаульными) деревьями с пучком листьев на верхушке. Лишь позже выяснилось, что среди ископаемых цикадофитов гораздо больше лептокаульных форм.

Обращение к моделям, в том числе и актуалистическим, неизбежно хотя бы по той причине, что современные и хорошо изученные ископаемые растения дают возможность достаточно полной классификации жизненных форм. Имея такую классификацию, можно проследить повторяющиеся наборы жизненных форм в разных таксонах, а также такое сочетание признаков, которое свойственно определенной жизненной форме в разных таксонах. Это дает возможность более обоснованно подходить к реконструкциям жизненных форм в вымерших таксонах. Замечено, что висячие фруктификации более характерны для деревьев, чем для кустарников. Поэтому заключили, что упоминавшиеся полиспермы *Beania* свисали с ветвей, принадлежащих деревьям. Указывалось, что листопадные

деревья обычно не превышают 20–30 м в высоту, поскольку в безлистном состоянии у них возникает дефицит водоснабжения верхних веток из-за отсутствия листьев, играющих роль верхних насосов. Поэтому можно предполагать, что листопадные деревья палеозоя и мезозоя тоже не превышали 30 м в высоту. В целом, чем крупнее таксон, тем больше вероятность разнообразия жизненных форм в нем. Так, современные членисто-стебельные представлены единственным родом *Equisetum*, включающим лишь травянистые формы. В карбоне членисто-стебельные были гораздо разнообразнее, и среди них были разные жизненные формы, в том числе древовидные, на что актуалистическая модель (род *Equisetum*) уже не может указать. Зная современные хвойные, было невозможно сделать вывод, что некоторые ископаемые могут быть травянистыми. Более того, отрицалась сама возможность появления травянистых форм у голосеменных. Л.Гроровель-Стамм [Grauvogel-Stamm, 1978] установила, однако, что триасовые хвойные *Aethophyllum* (Voltziaceae; [Мейен, 1987б, рис. 65, к]) были травянистыми.

Особняком стоит еще один способ реконструкции жизненных форм, когда мы исходим из общих представлений о конструкции растительного покрова по различным косвенным признакам (например, по строению палеопочвенных профилей; см. ниже) или, по некоторой аналогии с современными типами растительности, далее судим о доминировании (эдификационной роли) определенной группы по обилию остатков (в том числе, миоспор) и на этом основании приписываем данной группе определенную жизненную форму. Ясно, что в таком исследовании мы идем не от реконструкции жизненных форм к реконструкции растительности, а наоборот.

Классификация жизненных форм посвящена обширная литература. Шире других распространена классификация К.Раункиера, взявшего в основу положение почек возобновления. Выделяются *эпифиты* (не имеют корней в почве), *фанерофиты* (деревья, кустарники, стеблевые суккуленты, травянисто-стеблевые формы и лианы), *хамефиты* (почки возобновления у поверхности земли), *гемикриптофиты* (дернообразующие; почки возобновления на поверхности почвы или сразу под поверхностью), *криптофиты*, или *геофиты* (зимующие почки скрыты в земле), *терофиты* (однолетние растения). Некоторые классификации охватывают также жизненные формы водорослей и грибов. В палеогеоботанике из-за недостатка данных обычно нельзя использовать детальные классификации. Приходится ограничиваться расплывчатыми понятиями дерева, кустарника и травы, говорить о древовидном, кустарниковом или травянистом облике. У палеоботаника нет надежных критериев распознавания терофитов, эпифитов и лиан, чаще всего мы не знаем строения корневой системы.

Сами понятия дерева, кустарника и травянистого растения имеют в палеоботанике неопределенный смысл и означают лишь представление о размере надземной части растения, иногда – сведения о присутствии вторичной древесины в осях. Древовидными называют любые растения с диаметром стволов более 7–10 см. К кустарникам относят растения с бо-

лее тонкими осями и вторичной древесиной в них. Травянистыми считают растения с тонкими осями без вторичной древесины. Неудовлетворительность подобного подхода очевидна. В нем не учитывается сложность самих понятий дерева, кустарника и травы, многочисленность и различное комбинирование критериев, используемых для разделения этих понятий [Гатцук, 1976]. Подобно тому, как в систематике ископаемых растений используются паратаксоны, наряду с эвтаксонами, может быть полезно иметь для жизненных форм ископаемых растений такую классификацию, которая учитывает, прежде всего, доступные палеоботанику признаки. В этом отношении привлекает внимание классификация Э.Шмида ([Schmid, 1963]; цит. по [Серебрякова, 1972, с. 134–136]), делающего упор на степень одревеснения осей и расположение точек роста.

В литературе издавна идет дискуссия об эволюции жизненных форм, особенно у покрытосеменных. Многие ботаники придерживаются убеждения, что эволюция покрытосеменных сопровождалась соматической редукцией от древесных форм к кустарниковым и далее травянистым. Аналогичное явление предполагалось у некоторых папоротников, членистостебельных и плауновидных. Разрешению этих вопросов препятствуют пробелы в наших знаниях не только о жизненных формах вымерших растений, но и о филогенетических связях. Так, предполагалась филогенетическая преемственность между верхнепалеозойскими сигилляриями, триасовыми плевромейями, меловой *Nathorstiana* и современными полушниками. Эта линия иллюстрировала соматическую редукцию у некоторых плауновидных. Находки растений с жизненными формами, как у *Isoetes* в триасе, и карбоновых чалонериевых со своеобразными жизненными формами разрушили все построение.

Все же есть основания предполагать развитие всех высших растений из очень мелких травянистых проптеридофитов. В раннем девоне среди тримерофитовых появились формы до метра до высоты со сложным ветвлением и отчетливой главной осью. Среднедевонские прогимноспермы (с вторичной древесиной) и внешне сходные с ними папоротники выглядели как кустарники или небольшие деревья. Об увеличении растений в девоне можно судить по размерам сохранившихся фрагментов. По замерам, произведенным У.Г. Чалонером и А.Ширин [Chaloner, Sheerin, 1979], в силуре самые толстые оси имеют 0,3 см в диаметре, в нижнем девоне – 7 см, в среднем девоне – около 1 м, в верхнем – около 1,5 м. В нижнем девоне указывались суккуленты с короткими осями, но затем выяснилось, что соответствующие растения (*Mosellophyton*) не принадлежат высшим растениям, а являются водорослями типа *Prototaxites*. В раннем девоне появились формы с довольно толстыми, стелящимися по почве осями, от которых отходили вертикальные оси. Возможно, что в раннем карбоне завершилось становление почти всех основных типов жизненных форм в приведенной выше классификации К.Раункиера. В таких крупных таксонах, как плауновидные, членистостебельные и папоротники, с этого времени устанавливается разнообразие жизненных форм, удерживавшееся в ходе эволюции (транзитивный полиморфизм). Явление соматической ре-

дукции пока прослежено на палеоботаническом материале лишь в отдельных линиях (например, в линии от древовидных прогимноспермов к трисовым хвойным).

Слабое знание жизненных форм ископаемых растений сдерживает реконструкцию сообществ. Анализируя кайнозойские захоронения, содержащие дожившие до наших дней таксоны, палеоботаник может судить о жизненных формах по современным представителям этих таксонов. Соответственно реконструируются сообщества и облик растительности. Спускаясь вглубь геохронологической шкалы, мы теряем возможность для столь прямолинейного приложения принципа актуализма. Правда, некоторые типы сообществ очень устойчивы. С эоцена удерживается сообщество *Taxodium-Nyssa*. Для современных лесов Новой Зеландии характерно сочетание *Agathis* и *Lygodium*, известное и в юрских тафоценозах (см. другие примеры [Красилов, 1972, с. 116–119; Krassilov, 1975]). Однако известны и противоположные случаи (см. выше о *Liquidambar*, *Platanus* и *Liriodendron*). Сравнение современных и сходных с ними ископаемых сообществ, а также актуалистические наблюдения позволяют судить о потере информации при захоронении ([Collinson, 1983] и источники, указанные в этой статье). Так, при изучении одного из озер было показано, что в современных отложениях его центральной части встречаются остатки лишь прибрежных растений, а из них всего 25% видов ([McQueen, 1969] цит. по [Scott, 1979]).

Для реконструкции сообществ и растительности мезозоя и тем более палеозоя приходится поступать следующим образом. Устанавливаются повторяющиеся в разных слоях сочетания таксонов и фациальная принадлежность соответствующих тафоценозов. Изучаются структура тафоценозов, обилие представителей основных таксонов (для этого используются обычные геоботанические методы наблюдений и подсчетов), распределение типов тафоценозов в разрезе и на площади. Были предложены классификации тафоценозов, уже рассматривавшиеся выше. В результате были предложены разные классификации растительности. В одних, принадлежащих О.П. Фисуненко [1965, 1973], А.К. Щеголеву [1965, 1979], В.Гавлене [Havlena, 1971], М.В. Ошурковой [1981; Oshurkova, 1978], К.Дрегерту [Draeger, 1964] и др., делался упор на обводненность биотопа и влаголюбивость растительности. Выделялись гигрофильная растительность заболоченных приморских низин и речных пойм, мезогигрофильная растительность пониженных участков незаболоченных аккумулятивных низин, мезофильная растительность возвышенных и слабоувлажненных областей седиментации, в том числе речных долин, ксерофильная растительность хорошо дренируемых склонов. Другие (например, Э.К. Скотт [Scott, 1977, 1978, 1979; Scott, Collinson, 1983]) классифицировали растительность по реконструируемым геоморфологическим элементам, выделяя растительность болот (верховых и низинных, по В.Гавлене [Havlena, 1971]), разных участков речных и озерных долин, а также возвышенностей, прилегающих к бассейнам осадконакопления (рис. 6, 7). Иногда дело ограничивается выделением «углеобразующей» и

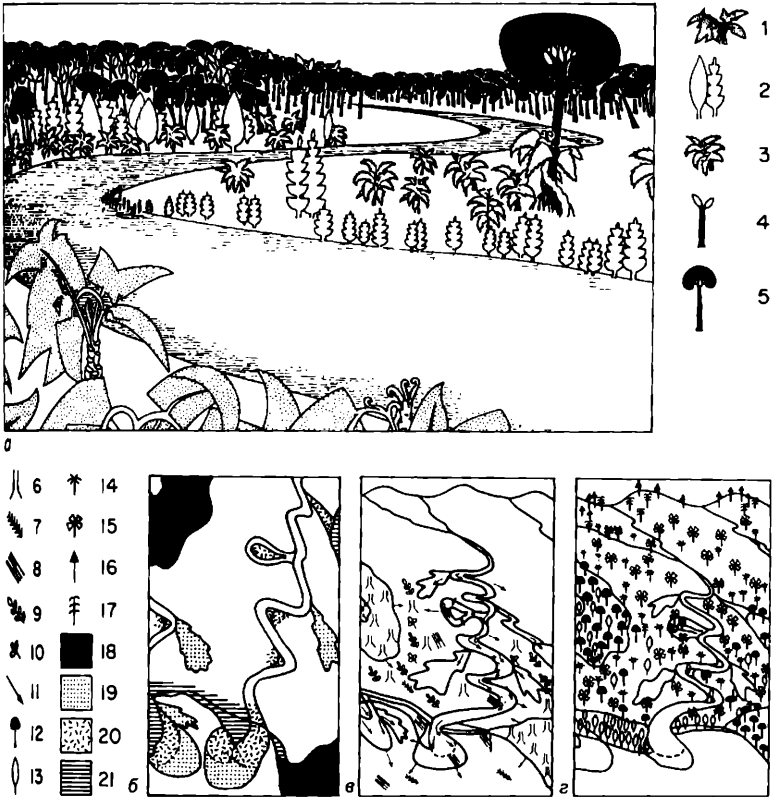


Рис. 6. Реконструкция среднекаменноугольного (вестфал В) ландшафта Северной Англии и Южной Шотландии: а – ландшафт пойменной равнины; б–г – различные элементы реконструкции (б – обстановки осадконакопления; в – распределение растительных остатков (показаны возможные направления, откуда поступал растительный материал); – реконструкция исходных растительных сообществ); 1 – птеридоспермы; 2 – каламостахиевые; 3 – папоротники; 4 – сигиллярии; 5, 6 – лепидодендроны; 7 – облиственные ветви лепидодендронов; 8 – каламостахиевые; 9 – птеридоспермы; 10 – папоротники; 11 – источник растительных остатков; 12 – птеридоспермы; 13 – каламостахиевые; 14 – папоротники; 15 – птеридоспермы; 16 – хвойные; 17 – кордаитановые; 18 – болотные отложения; 19 – ил; 20 – песок; 21 – каламостахиевое («камышовое») болото. С' изменениями по [Scott, 1979]

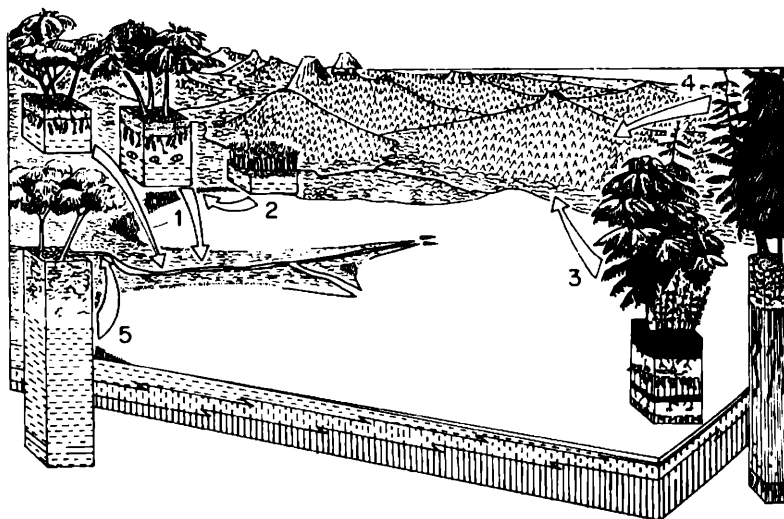


Рис. 7. Реконструкция растительности, почвенных профилей и рельефа окрестностей Сиднея (Австралия) в раннем триасе (нижняя часть формации Ньюпорт): 1 – участки с *Dicroidium*; 2 – луга с *Pleuromeiaceae*; 3 – болотный лес с *Dicroidium* и *Voltziopsis*; 4 – хвойный лес с *Voltziopsis* и хвойными с листьями типа *Brachyphyllum*; 5 – кустарники с листьями типа *Taeniopteris*. С изменениями по [Retallack, 1977]

«неуглеобразующей» растительности. Первой ставятся в соответствие тафоценозы, сопровождающие угольные пласты, а второй – тафоценозы междупластий и неугленосных интервалов разреза. Правда, было показано, что тафоценозы самого угольного пласта и его кровли существенно отличны. Так, в угольных пластах среднего карбона Евразийской области преобладают остатки плауновидных, а в породах кровли – остатки папоротниковидных листьев. Поэтому термин «углеобразующая растительность (сообщество)» для тафоценоза кровли пласта неприемлем. Предлагалось отмечать ассоциированность захоронений с угольными пластами или междупластиями терминами «антракофильное» и «антракофобное» сообщества [Мейен, 1969], не делая дальнейших предположений об отношении растительности к углеобразованию.

Очень полные реконструкции получены Т.Л. Филлипсом и его сотрудниками из изучения растительности пенсильванских болот штата Иллинойс ([DiMichele, Phillips, 1985; DiMichele et al., 1985; Phillips, 1981; Phillips, DiMichele, 1981; Phillips, Peppers, 1984; Phillips et al., 1985] и др.). До этого изучались растительные остатки угольных почек с количественным учетом различных таксонов по правилам, принятым в геоботанике, пре-

водились обширные палинологические и углепетрографические исследования. Оказалось, что основными компонентами болотной торфообразующей растительности были плауновидные, папоротники, тригонокарповые и членистостебельные, реже кордаитантовые. В разных группах были древовидные формы, за счет которых преимущественно шло угленакпление, и которые продуцировали основную массу миоспор. В зависимости от обводненности местообитания менялись и сообщества, и те органы растений, которые слагали торфяную массу. Так, древовидные лепидофиты (*Lepidodendron*, *Lepidophloios*) заселяли обводненные пресные болота, кордаитантовые, тригонокарповые и древовидные папоротники успешнее приспосабливались к физиологической сухости и понижению уровня грунтовых вод, временные марши заселялись чалонериевыми. Наиболее разнообразными были сообщества с *Sigillaria* и *Paralycopodites*, заселявшие наиболее сухие участки болота. Было показано и изменение типов сообществ. Интересные данные о жизни торфов, в которых образовывались угольные почки, можно получить по соотношению ветвей и корней (shoot-root ratio) среди растительных остатков [Raymond, Miller, 1984]. В современных мангровых торфах это соотношение мало (0/100–20/80) и принимает более высокие значения в современных пресноводных торфах (40/60–60/40). Вероятно, эти соотношения могут позволить судить о солености торфов, в которых образовывались угольные почки, где, однако, может наблюдаться необычайно высокое (70/30–100/0) соотношение ветвей и корней. В большинстве случаев соотношение ветвей и корней какого-либо таксона в пределах угольной почки обычно соответствует общему соотношению ветвей и корней в этой почке. Исключение составляет *Medullosa*, которая характеризуется высоким значением соотношения ветвей и корней независимо от остатков других растений в той же почке.

Пока невозможно сказать, как менялись структура сообществ и разнообразие их компонентов в истории наземной растительности. Для ответа на этот вопрос нельзя просто собрать данные по местонахождениям разного возраста. Крупные и наиболее богатые флоры отдельных эпох карбона и более поздних периодов обычно содержат сотни, но не тысячи видов. Если брать отдельные слои и соответствующие им локальные флоры палеозоя и мезозоя, то их разнообразие исчисляется десятками видов. В то же время, сейчас местные флоры намного богаче. Например, в Московской области зарегистрировано более 1300 видов (без учета моховидных), из них на долю споровых и голосеменных приходится около 40 видов. Разнообразие местных флор более южных районов несравненно выше. Причина гораздо меньшего разнообразия палеозойских и мезозойских флор (а значит, и сообществ), вероятно, лежит не только в потере информации, но и в действительной их большей бедности. По-видимому, только с появлением покрытосеменных могли образовываться богатые и разнообразные сообщества.

По последовательности тафоценозов можно проследить сукцессию сообществ в данной точке или более обширном районе. Хотя эти сукцессии могут быть связаны с сугубо местными факторами среды (особенно

если речь идет о комплексах растений в вулканогенных породах, накопление которых может происходить почти мгновенно и полностью нарушать обычные сукцессионные ряды; см. [Burnham, Spicer, 1984; Spicer, 1984]), сравнение сукцессий множества разрезов разных районов позволит расшифровать палеоэкологические перестройки широкого, даже глобального значения. Анализ сукцессий очень перспективен для местной, региональной и глобальной стратиграфии [Красилов, 1977]. В тафоценозах удастся проследить катены – последовательность ассоциаций от уреза воды вверх по склону. О склоновой и даже горной растительности можно судить по захоронениям, образовавшимся на месте (в травертинах и вулканогенных породах; изредка сохраняются осадки речных долин возвышенных мест), или по косвенным данным. Так, У.Г. Чалонер [Chaloner, 1968; Chaloner, Muir, 1968] показал, что при трансгрессиях, заливающих приморские низины, в палинологических комплексах морских осадков начинают доминировать миоспоры растений, населявших склоны. Это явление (*правило Нивса*) отмечалось для палеозойских, мезозойских и кайнозойских толщ. Склоновыми могут быть и те растения, остатки которых встречены в осадках низин, но несут явные следы переноса. При климатических изменениях происходит смещение звеньев склоновой растительности, что мы видим в смене тафоценозов. В частности, при похолодании склоновая растительность спускается в аккумулятивные низины. Это отражается, скажем, в том, что определенные растения переходят вверх по разрезу из аллохтонных захоронений в автохтонные [Красилов, 1972, 1977].

Из-за параллелизма жизненных форм в разных таксонах структура сообществ может удерживаться при смене таксонов. Так, приморские марши и мангры сейчас составлены покрытосеменными, а в мезозое их место занимали хвощи, папоротники и голосеменные, в палеозое – другие членистостебельные, папоротники и голосеменные, а также плауновидные. В перми Ангариды травянистый покров состоял из папоротников и членистостебельных [Гоманьков, Мейен, 1980; Мейен, 1990]. Разумеется, в прошлом были и своеобразные, «вымершие» типы сообществ, да и общий характер самого растительного покрова радикально менялся, особенно в девоне.

В геологической летописи представлены лишь те типы сообществ, компоненты которых могут быть захоронены. О некоторых сообществах можно судить лишь по дисперсным миоспорам и кутикулам, фрагментам древесины и другим остаткам. Трудно выделить аллохтонные компоненты в ассоциации, преимущественно автохтонной или гипавтохтонной. Поэтому приходится искать и косвенные показатели эволюции сообществ путем анализа современных сообществ. Такие возможности убедительно показаны В.В. Плотниковым [1979], который попытался восстановить эволюцию сообществ, учитывая преобладание в прошлом определенных таксономических групп и опираясь на данные о структуре сообществ, обозначаемых этими группами сейчас. Таким путем он выявил примерную продуктивность сообществ и наземной биоты в целом в разные эпохи.

Оказалось, например, что продуктивность раннедевонской суши, населенной проптеридофитами, была не менее чем в 20 раз ниже нынешней.

Для реконструкции растительности, распределенной по элементам ландшафта, ценные данные могут быть получены путем изучения захороненных почв (палеопочв). Полные почвенные профили сохраняются редко, а наиболее древние почвы могут быть иными, чем современные. Тем не менее, изучение палеозойских (начиная с нижнего девона) и более молодых почв убеждает, что по их признакам можно судить о жизненных формах доминирующих растений, структуре растительности, ее распределении в зависимости от седиментационных обстановок (рис. 7), глубине расположения и химическом составе подземных вод, палеоклиматических и палеогеографических условиях, эволюции взаимоотношений рельефа и растительности, времени становления лесной, степной и иных типов растительности и др. (подробнее см. [Remy, 1980; Retallack, 1981, 1983a, 1983b, 1985]). Благодаря прослеживанию палеопочв с остатками подземных частей растений можно точно сопоставлять разрезы, выявлять уровни регрессий в морских отложениях, пропускаемые при обычных литологических исследованиях [Remy, 1980].

Для реконструкции сообществ и экологии отдельных таксонов есть и другие возможности, связанные с использованием непалеоботанического материала. Ценные сведения об условиях жизни растений и их сообществ может дать изучение ассоциирующих животных. По составу водной фауны можно судить о степени эвтрофикации водоемов, в которых жили растения. Н.С. Калугина [1974] показала, что хвощи в ранней и средней юре Прибайкалья населяли олиготрофные водоемы. На это указывают находки личинок веснянок, захороненных вместе с ними. Она же привела интересные соображения о том, что вторжение в водоемы покрытосеменных, дающих большое количество легкоразлагающихся тканей, должно было приводить к эвтрофикации.

Взаимодействие растений и других организмов в палеоэкосистемах

Наконец, надо остановиться на взаимодействии растений и других организмов в палеоэкосистемах. В литературе, посвященной этой теме, чаще всего излагаются различные общие соображения на этот счет – например, воздействие на растения и их сообщества травоядных животных, взаимодействие энтомофильных покрытосеменных с опылителями и т.п. Литература, излагающая результаты конкретных исследований взаимодействия растений с другими организмами, более скудна, но в то же время более интересна ([Красилов, Расницын, 1982; Срепет, 1979; Hughes, Smart, 1967; Scott, Taylor, 1983] и др.). В этом отношении очень информативны исследования копролитов растительноядных животных, содержимого их кишечника, следов жизнедеятельности животных на растениях (погрызы,

ходы), остатков грибов (плодовых тел, гифов) на поверхности растений и внутри них, сопоставление типов цветков с известными из тех же отложений насекомыми. Получаемая при этих исследованиях информация нередко представляет и взаимоотношения растений с другими организмами экосистемы, и другие аспекты экологии растений в неожиданном свете. Так, Э.К. Скотт и Т.Н. Тейлор показали, изучая остатки растений в контролитах, что ассоциация почвенных членистоногих (преимущественно клещей, многоножек и ногохвосток), важность которых для почвенной экосистемы хорошо известна, сложилась еще в карбоне. Захоронение контролитов, переполненных остатками пельтаспермового *Tatarina* [Мейер, 1981], в отложениях с водными животными, ясно указывает на то, что заросли татарины покрывали берега водоемов и, возможно, часто заливались водой.

Взаимодействие растений с другими компонентами экосистем нуждается в обширных специальных исследованиях. Вполне возможно, что смена строматолитовых биогермов водорослевыми на рубеже докембри и фанерозоя отчасти связана с воздействием на строматолитообразующие маты растительноядных животных, но конкретизировать это предположение пока нельзя. Мало изучено в историческом плане взаимодействие зооксантелл и других водорослей с животным населением рифообразующих сообществ. Судя по находкам следов, четвероногие появились еще в среднем девоне и уже тогда должны были влиять на растительность бережий водоемов. Но об этом влиянии не только в девоне, но и в последующие периоды палеозоя и даже мезозоя можно сказать очень мало конкретного. Больше известно о взаимодействии с растениями насекомых и млекопитающих, но и здесь еще предстоит обширные и специально организованные исследования. В еще более далекой перспективе остаются специальные исследования эволюционных преобразований экосистем. Существующие на этот счет весьма интересные представления ([Пианка, 1981; Пономаренко, 1984; McArthur, 1972; Stebbins, 1974] и др.) нуждаются в более детальной проработке и конкретизации.

Глава 3

Взаимосвязь палеоботаники с геологическими дисциплинами

В своих исследованиях палеоботаник использует физические и химические методики, при сборе, изучении и интерпретации данных ему приходится обращаться к разным областям биологии, геологии и физической географии. В палеоботанику проникают математические методы, в том числе моделирование с помощью компьютеров. Палеоботаника связана с археологией, когда изучаются растительные остатки культурных слоев, и астрономией (в дендрохронологии и при обращении к глобальным событиям, возможно связанным с астрономическими причинами). В данной главе пойдет речь не о всех связях палеоботаники с другими дисциплинами, а лишь о наиболее важных приложениях палеоботаники в геологии.

Стратиграфия

По использованию в стратиграфии ископаемые растения в общем не отличаются от других групп организмов. Основной путь использования палеоботанических данных в стратиграфии – это сравнительный анализ распространения таксонов в разрезах. При этом решаются две несколько различные задачи. Одна задача заключается в сопоставлении конкретных разрезов по последовательным уровням появления и (или) доминирования определенных таксонов. Для этого надо, чтобы в каждом из разрезов эта последовательность повторялась. Такое сходство в последовательности уровней называется *гомотаксисом*, а сама повторяющаяся последовательность – *гомотаксальной*. (В литературе бытует неверное представление о гомотаксальности, когда под ней понимают всего лишь сходство в таксономическом составе флор или фаун в разных разрезах.) Когда гомотаксальность установлена, мы получаем возможность сопоставить изучавшиеся разрезы.

Вторая задача – это дальнейшее использование полученной гомотаксальной последовательности. Ей может быть придан статус местной или региональной (в пределе – планетарной) биостратиграфической шкалы, в которой суммированы данные по всем изучавшимся разрезам. Эта шкала может использоваться для построения унифицированных стратиграфических шкал, а также для определения стратиграфического положения таких комплексов организмов, которые каждый в своем районе встречены порознь вне общей последовательности. Например, в нескольких разрезах верхнего палеозоя Кузбасса установлена гомотаксальная последователь-

ность родов и видов растений, по комплексам которых выделены региональные фитостратиграфические горизонты. В Тунгусском бассейне составить достаточно полные разрезы бывает трудно из-за слабой обнаженности, тектонических нарушений и по другим причинам. Поэтому сопоставление отдельных обнажений друг с другом иногда ведется путем сопоставления каждого из них порознь с Кузбассом, сводный разрез которого выступает в роли опорного.

Насколько эффективными могут быть подобные фитостратиграфические исследования, видно на таких примерах. Только по макроостаткам растений (без привлечения данных по миоспорам) в угленосном среднем карбоне Западной Европы выделяется семь последовательных флористических комплексов, при более полных сборах удастся распознать дополнительно несколько подкомплексов. Соответствующее расчленение разреза легло в основу региональной стратиграфической шкалы и успешно используется вот уже более полувека. Для расчленения и корреляции пограничных отложений девона и карбона широко используются комплексы миоспор. Установленные по ним зоны широкого географического распространения не менее дробны, чем зоны по конодонтам и фораминиферам, но обладают тем преимуществом, что их можно распознать и в континентальных, и в прибрежно-морских отложениях.

Ясно, что решение обеих задач невысказанно без хорошо разработанной систематики растений, без точной диагностики тех таксонов, которые образуют гомотаксальную последовательность. Не менее важно и другое. В каждом из частных разрезов, по данным которых составляется сначала гомотаксальная последовательность таксонов, а затем и соответствующая фитостратиграфическая шкала, нужно выявить уровни появления и исчезновения каждого из используемых таксонов. Из-за трудоемкости того и другого нередко предпринимаются попытки обойтись приблизительной систематикой, подменяя точную диагностику таксонов подсчетом количественного участия родов и даже таксонов более высокого ранга. Точно так же вместо детальной послойной характеристики разреза дается суммарная характеристика сразу по целым пачкам, подсвитам и даже свитам. Именно таким образом часто подаются результаты фитостратиграфических исследований, порой таким же образом собирается и первичный материал. Так, для многих районов СССР палинологическая характеристика толщ сводится к перечню родов или надродовых группировок неопределенного объема («пыльца типа хвойной») с указанием их процентного участия в комплексах. Подобные палинологические характеристики служат в лучшем случае целям местной стратиграфии и всегда чреватые стратиграфическими ошибками.

До сих пор речь шла о фитостратиграфических исследованиях в условиях выдержанности гомотаксальных последовательностей по простиранию, то есть в пределах определенной фитоценозы, чаще всего — провинции или округа. Межпровинциальные, а тем более межобластные, корреляции сталкиваются с серьезными трудностями из-за нарушения гомотаксиса в распределении таксонов. Палеоботаники нередко пытались обойти

эти трудности, привлекая для далеких сопоставлений (не только между областями, но и между царствами) единичные общие таксоны. Например, граница карбона и перми в Кузбассе (Ангарское царство) проводилась по появлению рода *Callipteris* по аналогии с Западной Европой (Амеросийское царство). Ясно, что опираться на единичные таксоны при таких корреляциях очень рискованно. Для этого необходимо, во-первых, убедиться, что данный таксон (род или вид) достаточно естественный и не объединяет представителей разных эвтаксонов. Во-вторых, необходимо привлечение каких-либо общих предпосылок, которые оправдывали бы допущение о синхронном появлении данного таксона в разных фитохориях. В противном случае возможны серьезные ошибки. Так, в уже упоминавшемся примере с *Callipteris* была допущена теперь уже очевидная ошибка в сопоставлении разрезов. Она вполне понятна. Хотя ангарские и европейские виды *Callipteris* близкородственны и относятся к одному семейству *Peltaspermataceae*, их принадлежность к одному естественному роду сомнительна. Сейчас принято сопоставлять уровни появления *Callipteris* в Кузнецком и Печорском бассейнах. Судить о родственных отношениях кузнецких и печорских видов пока невозможно, но здесь для корреляции разрезов есть некоторые общие основания. Род *Callipteris* известен лишь по периферии Ангарской области, и можно думать, что его вселение в эту область произошло благодаря климатическим изменениям (потепление и некоторая аридизация). Тогда можно допустить, что появление *Callipteris* на юго-западе и северо-западе области было примерно одновременным.

О степени естественности родов, используемых для стратиграфических корреляций, можно судить лишь после того, как удалось установить прижизненную связь разных органов, обычно относимых к разным родам. Скажем, известно, что европейский вид *Callipteris conferta* ассоциировал с кладоспермами *Autunia*, микроспорокладами *Pterispermotrobus gimmiatus*, пыльцой *Vesicaspora* и семенами *Cyclocarpus*. Печорские и дальневосточные *Callipteris* имели пельтоиды типа *Peltaspermum*. Можно называть совокупности таксонов, соответствующие естественным родам и видам, ансамбль-родами и ансамбль-видами. Ясно, что для стратиграфических сопоставлений надо по возможности опираться на ансамбль-роды и ансамбль-виды, а не на их отдельные компоненты. Отсюда следует, что реконструкция прижизненного сочетания дисперсных частей имеет непосредственное практическое значение.

Выше упоминались общие предпосылки, необходимые для стратиграфических сопоставлений между разными фитохориями. В общем случае речь идет об экосистемных представлениях разной степени конкретности и общности. Осознание и широкое введение этих представлений позволяют гораздо глубже осмыслить стратиграфические проблемы и найти им решение там, где сам по себе анализ распределения таксонов в разрезе бессилён. Лучше всего это видно на примере осмысления местных и региональных событий, зафиксированных в стратиграфических границах, в широком межрегиональном (вплоть до планетарного) контексте.

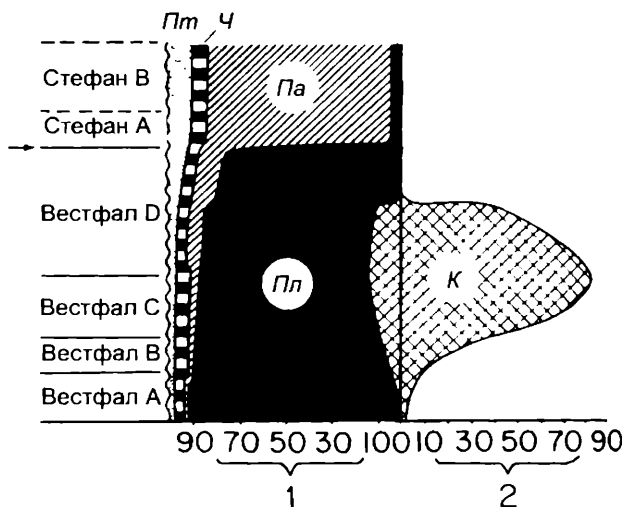


Рис. 8. Климатически обусловленные смены растительности торфяных болот в пермийской области на границе среднего и верхнего карбона (показана стреле). Пт – птеридоспермы, Ч – членистостебельные; Па – папоротники; Пл – плауновы; К – Cordaitanthale., шкала по горизонтали – процентное содержание растений; 1 – общее количественное соотношение разных групп растений; 2 – реальные изменения содержания Cordaitanthale. По [Phillips, 1981]

Обращаясь к этому подходу, мы получаем инструмент для межрегиональных и даже глобальных корреляций. В последние годы появляется все больше данных о том, что многие флористратиграфические границы, резко различающиеся в разных регионах характером своего выражения, являются следами одного глобального климатического эпизода – похолодания или потепления. В главе 5 «Основ палеоботаники» [Мейен, 1987б, с. 300–379] было показано, что с климатическими эпизодами прямо или косвенно связаны смены флористических комплексов на границе девона и карбона, нижнего и среднего карбона (пенсильвания и миссисипия), среднего и верхнего карбона, карбона и перми, перми и триаса, средней и верхней юры, альба и сеномана, мела и палеогена, эоцена и олигоцена, а также границ между другими стандартными стратиграфическими подразделениями. Сообщества растений чутко реагируют на изменения климата (рис. 8–11), которые, как теперь выясняется, были чаще всего внезапными и, кроме того, синхронными в разных частях планеты.

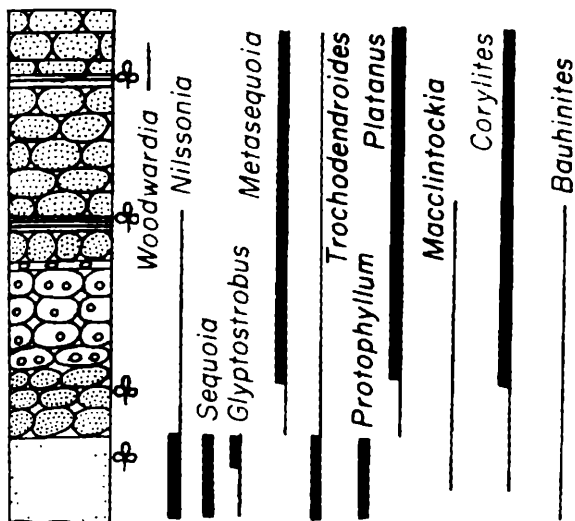


Рис. 9. Интервалы распространения родов и смена доминантов на границе рихта и дания на Южном Сахалине. По [Красилов, 1977]

Тем самым палеоботаника оказывается тесно связанной с решением одной из важнейших стратиграфических задач — усовершенствованием международной стратиграфической шкалы путем выбора наиболее естественных границ между ее подразделениями. Это должны быть четкие, легко и далеко прослеживаемые границы, максимально изохронные по простиранию. Климатогенные границы лучше всего отвечают этим требованиям, и именно изучение комплексов растительных остатков позволяет легче всего обнаружить и проследить такие границы. Если же данные по макроостаткам растений комплексировать с палинологическими, то соответствующие границы можно прослеживать не только в континентальных, но и прибрежно-морских толщах.

Имеется много других возможностей использования палеоботанических материалов для целей стратиграфии. Это синонимизация пластов (в том числе, угольных) по комплексам миоспор и характерным тафоценозам макрофоссилий, выявление почвенных горизонтов в преимущественно морских отложениях и использование таких горизонтов в качестве маркеров. С помощью акритарх и остатков морских водорослей можно, наоборот, выявлять в континентальных толщах следы морских ингрессий и также использовать их в качестве маркеров и т.д.

Литология

Связи палеоботанических и литологических исследований установились еще в прошлом веке, когда начали реконструировать механизм формирования континентальных, особенно угленосных толщ. Можно назвать три основных пути привлечения палеоботанических материалов к решению литологических вопросов.

1) Индикационная роль ископаемых растений, когда по их таксономическому составу или по структуре тафоценозов можно заключать об условиях формирования осадочных толщ. В предыдущем разделе говорилось, что по растительным остаткам можно выявлять морские прослои и почвенные горизонты, а это иногда заставляет полностью пересмотреть сложившиеся представления об условиях формирования больших интервалов разрезов. Например, серия почвенных горизонтов была выявлена В.Ремю [Remy, 1980] по характерным растительным остаткам в девонских отложениях Рейнско-Арденнской области. Толща, вмещающая эти горизонты, считалась нацело морской, и это нашло отражение на палеогеографических картах. Очевидно, что множественность почвенных горизонтов указывает на многократные регрессии, о которых раньше не подозревали. Весь режим осадконакопления толщи предстал в ином свете. Палеоботанические документы могут указать на климатические условия осадконакопления (см. ниже). Площадной анализ тафоценозов дает важнейшую информацию для реконструкции палеоландшафтов (см. гл. 2 настоящего издания; рис. 6–7).

2) Изучение непосредственного участия высших растений (водоросли здесь не рассматриваются) в осадконакоплении, когда они поставляют в осадок органический материал, или диспергированный, или концентрированный. В последнем случае это исходный материал каустобиолитов, прежде всего, угля. Связь палеоботаники с угольной геологией традиционна. О материнских растительных сообществах, давших начало угольным пластам, сначала судили по остаткам растений, встречающихся в подошве и кровле пластов, затем – по минерализованным остаткам в угольных почках или по обугленным остаткам в толще пласта, еще позже – по составу миоспор в пласте. Сейчас анализ исходного растительного материала производится сочетанием всех доступных методов, причем изучается изменение состава растительных остатков по мощности и простирацию пластов. Для изучения исходного материала высокометаморфизованных углей очень эффективен метод ионного травления пришлифовок [Кизильштейн, Шпицглюз, 1984]. Получаемые данные важны для классификации углей и прогнозирования их технологических свойств. Не менее важно и раскрытие общей обстановки угленакпления, знание которой помогает понять изменение свойств угля в разрезе и простирацию как отдельных пластов, так и угленосной толщи в целом.

3) Изучение роли наземных растений как важнейших регуляторов осадконакопления. К сожалению, на этот счет существуют преимущественно общие умозрительные соображения, а конкретные исследования проводились в очень ограниченном масштабе. Мы плохо знаем динамику растительности прошлых эпох, в том числе, динамику освоения суши растениями, взаимодействие рельефа и растительности в прошлом. Есть мнения, что суша была заселена растениями с докембрия. С другой стороны, высказывалось убеждение, что сравнимое с нынешним покрытие суши растительностью установилось лишь в кайнозойе после появления травянистых покрытосеменных. До этого плакоры в аридном и семиаридном климате якобы были без растительного покрова. Обе точки зрения умозрительные и не были предметом исследования.

Суммируя палеоботанические данные, можно указать на некоторые главные аспекты взаимоотношения растительности и седиментации. Прежде всего, отметим крайнюю редкость указаний на заведомо континентальные отложения кембрия и ордовика. Это может быть связано как со своеобразием древнейших континентальных толщ, генезис которых трудно расшифровать, так и с самой редкостью таких толщ. В любом случае можно заключить, что наземная растительность в эти периоды, даже если она существовала, не была развита в достаточной степени, чтобы определить формирование континентальных толщ знакомого нам облика, с хорошо известными аллювиальными, озерными и иными литогенетическими типами пород. Важно, что в нижнепалеозойских палеопочвах нет следов корневых систем [Retallack, 1981]. В силуре известны континентальные отложения с растительными остатками, представленными микрофоссилиями (например, в штате Пенсильвания, США). В верхах силура в прибрежно-морских отложениях начинают встречаться и макрофоссилии. В главе 5 «Основ палеоботаники» [Мейен, 1987в, с. 307–308] говорилось, что экспансия растений на континенты могла привести в конце силура к возврату растений в воду. В девоне наземная растительность была широко распространена, и плотность растительного покрова была достаточно высокой, о чем можно судить по обилию и разнообразию миоспор в морских отложениях. Тем не менее, как уже говорилось, продуктивность наземных проптеридофитовых сообществ была раз в двадцать ниже, чем у современных лесных сообществ. Как это отражалось на твердом и жидком стоке, пока неясно.

Видимо, в самом конце девона растения смогли заселить плакоры, включая склоны долин, в такой степени, чтобы блокировать снос обломочного материала в аккумулятивные низины и дать возможность накопления низкосолевых торфов. Тогда же появилась кустарниковая, а затем и древесная растительность приливно-отливной зоны, иногда прямо сопоставляемая с современными манграми. Формирование пояса этой растительности вдоль побережий в экваториальной зоне должно было сильно сказаться на морском осадконакоплении. Возможно, что появление этого пояса, сдерживавшего береговую абразию, содействовало формированию

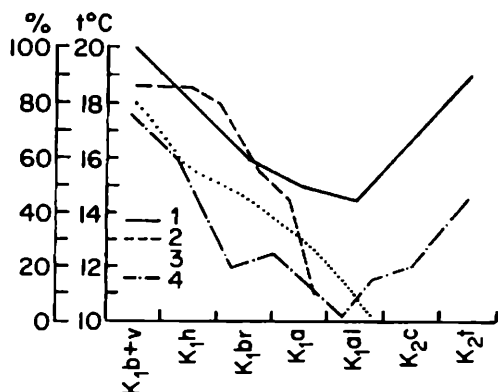


Рис. 10. Корреляция между палеотемпературными данными и содержанием пыли *Classopolis* в меловых отложениях южных районов [бывшего - Ред.] СССР: 1 - палеотемпературные данные Средне-Азиатского моря по данным Н.А. Ясамова; 2 - содержание *Classopolis* в Туркмении и прилегающих районах Узбекистана по данным Н.А. Фокиной; 3 - то же на Юго-Восточном Кавказе по данным С.Б. Куваевой, М.М. Алиева и Р.А. Алиева; 4 - то же в Крыму по данным С.Б. Куваевой и Б.Т. Янина; горизонтальная шкала яруса меловой системы от берриасского до туронского. По [Вахрамеев, 1978]

обширных приморских низин, в которых шло паралическое осадконакопление.

При литологическом анализе морских, особенно карбонатных, толщ широко используются данные о морских водорослях. Соответствующий круг проблем здесь не рассматривается, так как он больше связан не с палеоботаникой в ее традиционных направлениях, а с палеоэкологией морских животных и литолого-петрографическими исследованиями.

Палеоклиматология

О палеоклиматах судят по присутствию характерных растений, составу сообществ и морфолого-анатомическим признакам. Однако некоторые таксоны и морфолого-анатомические признаки могут со временем менять свою климатическую приуроченность. Это проявляется в явлении *внеэкваториального персистирования*, впервые прослеженного в позднем палеозое Северного полушария. Многие морфологические типы, характерные для раннего-среднего карбона экваториального пояса, встречаются в эпохи потеплений в Ангарском царстве. Там они задерживались вплоть до поздней перми. Принципиальная возможность подобных явлений заставляет подходить к палеоклиматическим реконструкциям путем анализа

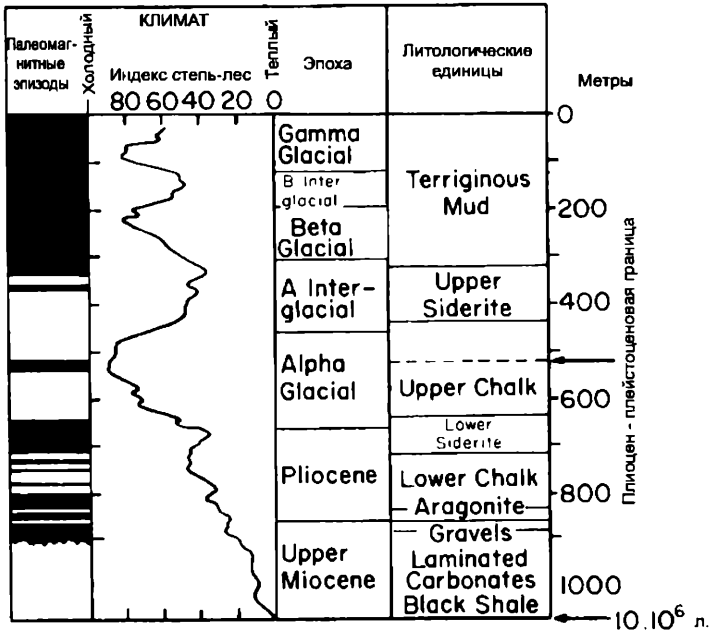


Рис. 11. Изменение индекса степь-лес на фоне палеомагнитных эпизодов, литологических и палеоклиматических единиц в неогеновых и четвертичных отложениях Черного моря. С изменениями по [Traverse, 1982]

не отдельных флор, а всей системы флор за крупные интервалы времени. Приходится не столько давать независимые палеоклиматические характеристики отдельным флорам, сколько сравнивать флоры, последовательно сменяющие одна другую во времени и пространстве, заключая о тенденциях в изменении климата.

Палеоботанику трудно сказать, насколько теплым или холодным, сухим или влажным был климат в количественных параметрах, указывать среднегодовые температуры и среднегодовое количество осадков, но он может говорить, и иногда очень уверенно, о направлениях в изменении климата – похолоданиях и потеплениях, аридизации и гумидизации, увеличении или ослаблении сезонности климата (рис. 10–11). По некоторым признакам можно судить о безморозном климате с высокими среднегодовыми температурами.

Хотя для палеоклиматологии нужны «абсолютные» (метрические) характеристики температуры и влажности, даваемые палеоботаникой относительные (неметрические) характеристики не менее важны. Можно

обнаруживают связь с орографией региона, с горообразованием. Все это частные приложения палеоботаники к отдельным тектоническим построениям. В более общем плане палеоботанические факты вместе со всеми прочими должны включаться в фактический фундамент глобальных историко-геологических реконструкций.

Нередко сходство ископаемых флор по обе стороны от современного океана прямолинейно трактуется как свидетельство раздвижения материков. В действительности это сходство указывает лишь на сухопутные связи между материками, которые могли оставаться на местах. Иное дело, когда ископаемые растения указывают на такое смещение материков по отношению к климатическим зонам, которое нельзя согласовать со стабильностью в положении материков. Было показано, что пояс безморозного климата в позднем палеозое почти целиком помещается в одном полушарии, если принять нынешнее взаимное положение материков. Северная граница этого пояса за время от раннего карбона до середины мела перемещается в полосе шириной в одну—две тысячи километров, причем это перемещение ненаправленное. Южный аналог той же границы за то же время смещается на несколько тысяч километров к югу, опять же при допущении стабильности материков. Известно, что общее расположение климатических границ столь высокого ранга на земном шаре контролируется не местными палеогеографическими, а общими астрономическими факторами (изменение удельного количества солнечной радиации, зависящее от кривизны земной поверхности и создающее общую широтную климатическую зональность). Тогда становится невозможным объяснить разное поведение обеих рассматриваемых границ. Приходится допустить, что происходило не смещение южной границы по отношению к устойчивым материкам, а перемещение самих материков по отношению к относительно устойчивой границе (подробнее см. [Meуen, 1973b]).

На некоторых мобилистских реконструкциях территории, относящиеся к одной фитохории (области, провинции), оказываются разьединенными крупной акваторией или секут все широтные зоны. Так, на некоторых реконструкциях показывали широкий океан Тетис, на южном берегу которого оказывалась субангарская флора Афганистана (верхняя пермь), а остальные местонахождения той же флоры оставались на противоположном берегу. На других реконструкциях Катазиатский материк размещался меридионально, так что его юг попадал в экваториальную зону, а север — в высокие широты. Хотя катазиатские флоры несколько дифференцированы в пространстве, согласовать картину их распределения с предложенной реконструкцией нельзя. Порой тектонические реконструкции хорошо согласуются с палеоботаническими наблюдениями. Существует мнение, что Казахстан до середины среднего карбона был отдельным материком, располагавшимся в низких широтах недалеко от материка, заселенного ангарской флорой. В среднем карбоне оба материка соединились. Еще до выдвижения этой гипотезы на месте Казахстана выделялась самостоятельная Казахстанская провинция, которая именно в среднем карбоне была заселена ангарскими растениями. Сравнение флор по обе стороны от

Атлантического океана в интервале от позднего палеозоя до кайнозоя прекрасно согласуется с представлениями тектонистов о времени заложения и развития Атлантического океана.

Некоторые палеофлористические границы выглядят настолько резкими, что приходится допускать их тектоническое происхождение. На небольшом расстоянии происходит резчайшая смена растительных комплексов в местонахождениях (например, по северо-восточной границе Гондваны на юго-востоке Евразии в позднем палеозое). Правда, приходится учитывать и возможность того, что резкие границы создаются орографическими факторами (подобно северной границе современных крымских субтропиков). Поэтому тектоническая трактовка палеофлористических границ должна подкрепляться анализом всей палеогеографии региона. Например, в юре и мелу Дальнего Востока и Японских островов граница между флорами сибирского и экваториального типа располагалась меридионально и, вероятно, контролировалась не общей климатической зональностью, а расположением орографических барьеров [Kimura, 1980]. Очень показательна история флоры Тибета [Palaeontology of Xizang, 1982]. В перми на севере Тибета известна катазиатская флора, а на юго-гондванская. До раннего эоцена флора севера Тибета та же, что и лежащие к северу экваториальные флоры Азии, и населяла низинные местообитания. Затем устанавливается общность флоры с Гималаями и видно, что Гималаи не препятствовали муссонам Индийского океана проникать далеко на север. Только в антропогене тибетская флора становится высокогорной и обретает современный облик. Расшифровка истории тибетской флоры прямо повлияла на тектонические представления [Шио, Гао, 1984]. Принадлежность флоры южной части Тибета в перми к Гондванке повлекла соответствующие палеогеографические и палеотектонические реконструкции. Оказалось, что структурная граница Гондваны и Лавразии не отмечена тектоническим сгучиванием. Гималайские структуры южнее Тибета надо относить к Гондване, их нельзя считать прямым результатом коллизии Гондваны и Лавразии.

В целом, можно сказать, что некомпетентность палеоботаника в тектонике лишает его возможности понять природу фитохорий, осмыслить их расположение и эволюцию. Тектонист, рассуждающий о судьбах материков и забывающий об имеющихся палеоботанических документах, может в лучшем случае упустить прекрасную возможность независимой проверки своих выводов, а в худшем случае – рискует допустить ошибки, которые сведут на нет всю выполненную работу.

Глава 4

Палеоботаника и эволюционное учение

Вклад палеоботаники в становление и развитие эволюционного учения невелик. В «Происхождении видов» Ч.Дарвин почти не привлекал палеоботанические материалы. Среди палеоботаников почти не было эволюционистов, выдвинувших влиятельные и оригинальные эволюционные концепции. Правда, О.Геер выдвинул теорию перечеканки, которая затем в видоизмененном виде поддерживалась О.Шиндевольфом и несколько напоминает современную концепцию прерывистого равновесия (пунктуализм). Если палеоботаники обращались к эволюционным импликациям, то обычно они оперировали уже имеющимися теоретическими концепциями, разработанными на речентном или палеозоологическом материале. Эволюционная морфология растений многим обязана палеоботаникам А.Потонье, О.Линье, Х.Томасу и В.Циммерману, но фактически это было лишь распространение на растения тех концепций, которые ранее обсуждались детальнее и полнее в отношении животных. То же мы видим и в современной палеоботанической литературе, если она обращается к эволюционным вопросам. Между тем палеоботаника располагает таким фактическим материалом, который может сделать эволюционные дискуссии более конструктивными, служить источником новых эволюционных идей и указывать ограничения концепций, выдвигаемых как универсальные. Ниже мы рассмотрим лишь те вопросы, для обсуждения которых привлечение палеоботанических данных может быть особенно плодотворно.

Пунктуализм (гипотеза прерывистого равновесия) vs. градуализм

Это наиболее популярная тема современных эволюционных дискуссий ([Gould, 1982b; Gould, Eldredge, 1977; Hecht, 1983; Lister, 1984; Stebbins, 1982] и др.). Согласно концепции *пунктуализма*, видообразование – не континуальный (градуалистический), а структурированный процесс, в котором фазы длительного стазиса сменяются фазами быстрых генетических и, соответственно, морфофизиологических перестроек. Дискуссии по поводу пунктуализма идут по нескольким направлениям. Большая часть участников дискуссии пытается проанализировать свой материал в понятиях пунктуализма или градуализма и затем выносит приговор в пользу того или другого. При этом весьма обычен своеобразный таксономический редукционизм: выводу, сделанному по отдельной группе организмов,

придается универсальное значение. Правда, более осторожные участники дискуссии допускают возможность того, что в эволюционном процессе счтаются градуалистская и пунктуалистская компоненты.

В проходящих дискуссиях пунктуализм оказывается в невыгодном положении, так как дискретность в последовательности форм, наблюдаемая в геологическом разрезе, всегда может быть отнесена за счет неполноты геологической летописи. Массовые и быстрые преобразования палеопопуляций могут быть интерпретированы как направленная внешним фактором модификационная изменчивость, не затрагивающая генофонд популяции. Таким образом, градуализм всегда может укрыться в «убежище невежества» (*asylum ignorantiae*).

Чтобы обсуждение концепции пунктуализма в палеоботаническом контексте было более плодотворным, полезно разграничить некоторые аспекты эволюции растений (то же относится к другим организмам). В-первых, необходимо различать морфологический и популяционно-таксономический аспекты преобразований. Можно представить такое морфологическое преобразование, которое в линии предок–потомок будет сальтационным (за одно поколение), но оно будет постепенно распространяться в популяции и еще более постепенно – в пределах всего вида. Тогда с морфологической точки зрения такое новообразование будет пунктуалистским, а с популяционно-таксономической точки зрения – градуалистским. Во-вторых, надо различать реальность, действительное осуществление пунктуалистских преобразований и их действительную суммарную роль в эволюции. В-третьих, необходимо помнить, что недостаток фактов всегда легко восполнить гипотетическими допущениями, которые нетрудно сделать правдоподобными. Поэтому полезно различать нашу способность что-либо описать в понятиях определенной концепции (при богатой семантике концепции на ее языке можно описать что угодно) и нашу способность доказать адекватность описания действительно происходящему в природе. Наша способность в первом отношении очень велика, и именно поэтому К.Поппер пришел к выводу о необходимости ограничить ее с помощью принципа фальсификации.

Обратимся теперь к конкретным палеоботаническим данным.

Если связывать пунктуализм только с видообразованием, то тогда палеоботаника не должна участвовать в дискуссии. Пока нельзя привести ни одного примера, когда палеоботаникам удавалось достоверно продемонстрировать преобразование одного вида в другой. Самое большее, что удавалось сделать, это показать смену в разрезе формальных видов, выделенных по дисперсным органам, а не ансамбль-видов (об этом понятии см. гл. 1 настоящего издания). Однако о распространении некоторых ансамбль-видов данные есть. Наиболее полно реконструированы и детальнее всего прослежены в разрезе ансамбль-виды древовидных плауновидных в карбоне США [DiMichele, 1981]. Оказалось, что, например, ансамбль-вид *Lepidodendron discentricum* Felix emend. DiMichele – *Achlamydocarpon varius* (Baxter) Taylor et Brack-Hanes распространен почти по всему среднему пенсильванию. Таким образом, этот весьма полно рекон-

струированный вид существовал очень долго, не менее 20 млн лет. Примерно таковы же интервалы распространения и других ансамбль-видов плауновидных, выявленных У. Димайклом. Это интервал времени, вполне соизмеримый с длительностью всей предшествующей эволюции плауновидных со стволами *Lepidodendron* и стробилами типа *Flemingites-Achlamydocarpon-Lepidocarpon-Lepidostrobus*. Учитывая незначительность и ненаправленность морфологических изменений, претерпеваемых ансамбль-видами плауновидных за все время их существования, невозможно допустить, что вся эволюция данной группы плауновидных протекала в том же темпе. Очевидно, предшествующие этапы эволюции протекали гораздо быстрее и были сильнее канализованы.

Этот пример с плауновидными имеет значение для всей дискуссии о пунктуализме. Указывалось (например, [Schopf, 1983]), что длительный стазис форм может быть всего лишь артефактом сохранности материала, поскольку преобразования популяций могли не захватывать доступные палеозоологам признаки раковин или иных твердых, легко сохраняющихся частей. Преобразования могли происходить в строении мягких тканей. В случае древовидных плауновидных была возможность наблюдать константность и эпиморфологию и клеточной структуры. Разумеется, теперь можно сослаться на признаки, которые пока не удалось изучить (кариотип, белковый полиморфизм и т.д.), но выдвигание подобных аргументов будет означать лишь попытку спасти градуалистскую гипотезу во что бы то ни стало, даже ценой «убежища невежества».

Можно привести и другие случаи очень широкого стратиграфического диапазона отдельных видов. Однако такие факты нельзя привлекать к обсуждению, пока виды, установленные по отдельным органам, не сведены в ансамбль-виды. Иначе можно допустить серьезную ошибку, возможность которой видна из такого примера. Вид *Dicksonites pluckenettii* (Schl.) Stertz. распространен от вестфала D до нижней перми. В этом интервале вегетативные вайи практически не изменяются (точнее, их изменчивость не упорядочена в стратиграфической последовательности). Однако филоспермы меняются настолько сильно [Мейен, 1987б, рис. 42, и, к], что в будущем вестфальские и стефанские экземпляры, возможно, придется отнести к разным родам. Таким образом, с вестфала D по раннюю пермь персистировал не вид, сравнимый с рецентным видом, а лишь определенный морфологический тип листы. Этот пример хорошо показывает диахронность эволюционных преобразований разных органов.

Можно привести примеры и постепенного направленного преобразования органов в разрезе. В вестфале А-D Рейнско-Рурской области К.-Г. Йостен [Josten, 1962] наблюдал совершенно постепенный переход от *Neuropteris obliqua* (Brongn.) Zeill. (перышки с открытым жилкованием) через *Neuropteris semireticulata* Jost. (перышки с редкими анастомозами) к типичному *Reticulopteris muensteri* (Eichw.) Goth., имеющему сетчатое жилкование. Г. Висшер [Visscher, 1971] описал постепенную смену форм пыльцы *Lueckisporites* в разрезе цехштейна Западной Европы. Дж. Дойл с соавторами [Doyle et al., 1982] показали постепенное изменение пыльцы

Afropollis в нижнем мелу Африки. Эти и подобные им наблюдения можно истолковать как доказательство градуалистской модели. Однако правильное видеть в них свидетельство того, что семофилогения некоторых орхидей не соответствует пунктуалистской модели. Это означает лишь ограниченность пунктуалистской модели, но не ее ошибочность.

С другой стороны, можно указать такие таксономически значимые преобразования растений, которые показывают ограниченность и градуалистской модели. Например, у многих хвойных эпистомные листья, а у предков хвойных (неважно, кордаитантовых или дикранофилловых) листья гипостомные (иногда отдельные устьица встречаются на верхней эпидерме). Среди древних хвойных есть гипостомные (*Swillingtonia*), амфистомные (*Ernestiodendron*, *Lebachia*, *Quadrocladus*) и эпистомные (*Klugrodendron*) формы. Переход от гипо- к амфи- и эпистомным листьям мог происходить достаточно постепенно, то есть общее количество устьиц на определенной стороне листа может меняться градуалистически. Но само по себе появление устьиц, хотя бы единичных, на ранее безустьичной стороне листа не может быть градуалистическим. Важно, что на новом месте появляются вполне оформленные, нормальные устьица. Появление устьиц на новом месте – микросальтация. С морфогенетической точки зрения появление устьица ничуть не проще, чем любого другого органа. Уже отработанная онтогенетическая программа включается на новом месте и производит здесь тот же орган.

Точно такими же микросальтациями происходит и медулляция простелы у девонских плауновидных и прогимноспермов. Здесь не происходит постепенного перемещения паренхимных клеток из коры через толщу метаксилемы в центр стелы. Происходит иное: некоторые клетки вдоль центральной оси ксилемного цилиндра дифференцируются не в трахеиды, а в паренхиму. Происходит сальтационная смена онтогенетической программы.

Подобных «микросальтаций» в эволюции растений было бесчисленное множество (хотя бывают и микроградуалистические процессы – например, в преобразовании кутикулярной орнаментации клеток). Каждая из «микросальтаций» таксономически не значима, но для нас важна не таксономическая оценка феномена, а сама реальность его проявления. Среди современных растений можно найти такие особенности в расположении органов, которые в принципе не могли появиться градуалистически. Это, например, облигатное появление проростков с корешками на краю листьев *Bryophyllum* и родственных ему растений. Р. Левит [Leavitt, 1909] давно обратил внимание на то, что у сложных листьев покрытосеменных отделяющий слой может располагаться одновременно в основании и всего листа, и каждого листочка. Исследование меловых покрытосеменных убеждает, что сложные листья появились позже простых. Нелепо думать, что при переходе от простого листа к сложному отделяющий слой распался, и дочерние слои медленно ползли к основаниям листочков. Не более осмысленно и предположение, что отделяющие слои в основании листочков развивались медленно. Мы знаем, что если у растения уже есть

онтогенетическая программа определенного органа, то в большинстве случаев она будет функционировать на новом месте по принципу «все или ничего».

Возникновение сложного листа и отделяющих слоев в основании листочков – таксономически значимые признаки. Первый из них, вероятно, возникал достаточно постепенно [Hickey, Doyle, 1977], а второй, как показано выше, – скачкообразно. Этот пример убеждает в том, что мы должны не выбирать между пунктуалистской (скачкообразной) и градуалистской моделями, а думать о том, как эти модели совмещаются в реальном процессе эволюции.

В терминах генетики рассмотренные микро- и макроскачки могут быть описаны как гомеотические мутации, возникновение которых связывают с мутациями регуляторных генов. О том, что такое регуляторные гены у высших эукариот, как они функционируют и как осуществляются перестройки в их функционировании, известно очень мало. Кроме того, регуляция формообразования осуществляется и на эпигенетическом уровне (отсюда эквививальность онтогенетических программ и фенотипические модификации). Поэтому пока лучше говорить вообще об онтогенетических регуляциях, не уточняя их механизмов. Соответственно, лучше говорить не о гомеотических мутациях, а о явлениях гомеозиса. Гомеозис чрезвычайно широко распространен у растений, что было очевидно еще в начале XX века [Leavitt, 1909]. В результате гомеозиса чаще всего возникают тераты. Таково появление краевых семян и спорангиев на листьях гинкго [Sprecher, 1907]. Однако в некоторых случаях гомеотические преобразования могут широко распространяться в популяции и приобретать таксономическое значение, лучший пример – уже упоминавшийся краевые проростки на листьях *Bryophyllum* и других Crassulaceae. Такой закрепленный гомеозис приобретает статус гетеротопии, то есть облигатного изменения в положении органа (в данном случае гетеротопия может быть названа скачкообразной; в других случаях гетеротопия могла развиваться градуалистически). Тогда надо попытаться выяснить, какие именно морфологические преобразования в эволюции растений происходили путем скачкообразной гетеротопии. Очевидно, такие случаи будут соответствовать модели пунктуализма. В главе 2 «Основ палеоботаники» [Мейен, 1987б] высказывались предположения о скачкообразных гетеротопиях у многих растений. Скорее всего, именно так появились спорангии на перышках зигоптериевых, синангии и семена на вайях Callistophytales и некоторых других голосеменных. У предков этих растений были безлистные спороклады и полиспермы. Между этими безлистными органами и фертильными вайями (спорофиллами и филлоспермами) не обнаружены переходные формы. Редуцированные перышки, иногда встречающиеся на фертильных органах [Мейен, 1987б, рис. 42, с; 51, г], трудно рассматривать как свидетельство постепенного перехода. Существенно, что безлистные фруктификации и фертильные листья встречаются у близко родственных растений – например, в пределах одного рода *Botryopteris*. Роды *Misalea* и *Nemejcopteris* имеют безлистные микроспороклады, а у близко-

го рода *Corynopteris* спорангии сидят на перышках [Мейен, 1987б, рис. 27, м; 28, в, г]; см. также *Tedelea* и *Senftenbergia*, рис. 29, б, е, к, л).

Если гипотеза о таком преобразовании рассмотренных фруктификаций подтвердится (пока против нее можно выдвинуть лишь одно возражение: мы не знаем переходных форм сейчас, но найдем их в будущем), то придется признать очень важное значение сальтационных гетеротопий и в морфологическом, и в таксономическом аспектах. В морфологическом аспекте сальтационная гетеротопия может приводить к возникновению нового типа органа. Так, листовидный орган с сидящими на нем спорангиями, синангиями, семенами или полиспермами, уже нельзя назвать листом. Это микроспорофилл, филлосперм или фертилигер. Сказанное относится даже к микросальтациям. Например, клетка паренхимы, появившаяся в центре оси, будет компонентом сердцевины. Если она появится у края бокового пучка, то может стать компонентом периферийной петли.

В таксономическом плане сальтационная гетеротопия могла быть ответственна за возникновение новых таксонов высокого ранга (роды, семейства и порядки класса Polypodiopsida, имеющие микроспорофиллы; Callistophytales, Gigantoniales). Ведущие признаки этих таксонов эволюционировали в согласии с пунктуалистской моделью.

С другой стороны, можно привести случаи, когда преобразование таксономически наиболее важных признаков лучше согласуется с градуалистской моделью. В этих случаях градуалистской интерпретации не препятствует даже то, что находки отдельных форм разделены большими стратиграфическими интервалами. Вероятно, очень постепенно происходила утрата листовидности (постгетеротопное преобразование) филлоспермами и микроспорофиллами у поздних Callistophytales и далее у Peltaspermales и их потомков. Если рассматривать не микросальтации отдельных клеток, а процесс медулляции в целом, то он будет скорее градуалистским у примитивных голосеменных.

В эволюции каждой группы и, может быть, каждого органа градуалистские и сальтационные процессы сложно интерферировали, и относительная роль их менялась. Например, у *Arberiales* можно предполагать постепенное перемещение полиспермов на листья и столь же постепенную модификацию фертилигера. Однако в дальнейшем мы видим, что количество эпифильных полиспермов (и микроспорокладов) меняется [Мейен, 1987б, рис. 49, д, ж, о]. Очевидно, эти количественные изменения (как количество лепестков в олигомерных околоцветниках) происходили сальтационно в соответствии с морфогенетическим принципом «все или ничего».

Разумеется, допущение сальтационных преобразований сильно усложняет реконструкцию эволюционного процесса на палеоботаническом материале. Гораздо труднее показать, что какое-то преобразование происходило сальтационно, чем построить мысленную серию никогда не наблюдавшихся переходных форм и описать то же преобразование в градуалистических терминах. С другой стороны, допущение сальтаций, в том

числе сальтационных гетеротопий, открывает возможности выдвижения массы трудно проверяемых гипотез (как это произошло в тектонике после того, как было признано допустимым менять положение континентов и диаметр Земли). Оба эти соображения, однако, потеряют смысл, если удастся убедительно показать, что сальтации (микро- и макро-, с гетеротопией или без нее) – реальный механизм эволюции растений. Тогда придется сальтации классифицировать и изучать их взаимодействие друг с другом и с градуалистическими процессами.

Эволюционное учение и номотетика морфологии. Природа таксона

Этим темам были посвящены специальные статьи автора [Меуен, 1973а, 1978b]. Ниже те же темы рассматриваются более кратко, но в более широком контексте. Под номотетикой морфологии здесь имеется в виду следующее. Многочисленные явления параллелизма в изменчивости растений убеждают в том, что признаковое пространство (поле, каркас) растений не аморфное скопление различных параметров, а отчетливо структурировано. Лучше всего это видно на примере расчленения листьев (рис. 12). Существует лишь очень ограниченное число правил, по которым (порознь и в разных комбинациях) происходит расчленение листа или, наоборот, преобразование расчлененного листа в целый. Главные модусы расчленения – дихотомия, пиннация и пальмация, сочетаясь друг с другом и с второстепенными модусами, дают все разнообразие расчленения листьев высших растений. Образуется паттерн из типов (правил) преобразований, за который эволюция не может вырваться. Эту ситуацию можно сравнить с движением поезда по рельсам, которые не детерминируют направление и скорость движения, но канализируют маршруты.

Это представление о правилах и типах преобразований существенно отличается от обычных представлений о параллелизме. Под параллелизмом можно понимать простое появление отдельных сходных форм в разных таксонах. Например, у папоротников и покрытосеменных могут быть дваждыперистые листья. На такое повторение признаков часто обращают внимание (именно оно описывается законом гомологических рядов в наследственной изменчивости; см. [Вавилов, 1987]), его стараются исключить в кладистическом анализе. Но гораздо важнее то, что и у папоротников, и у покрытосеменных переход от простых листьев к простоперистым и затем дваждыперистым происходит по одним и тем же общим геометрическим правилам. В обеих группах мы видим одинаково упорядоченные ряды (лучше сказать множества) форм. Такие множества форм, связанные одним правилом преобразования, было предложено называть *рефренами* ([Меуен, 1978b]; в статье [Меуен, 1973а] употреблялся термин «повторное полиморфическое множество» – RPS).

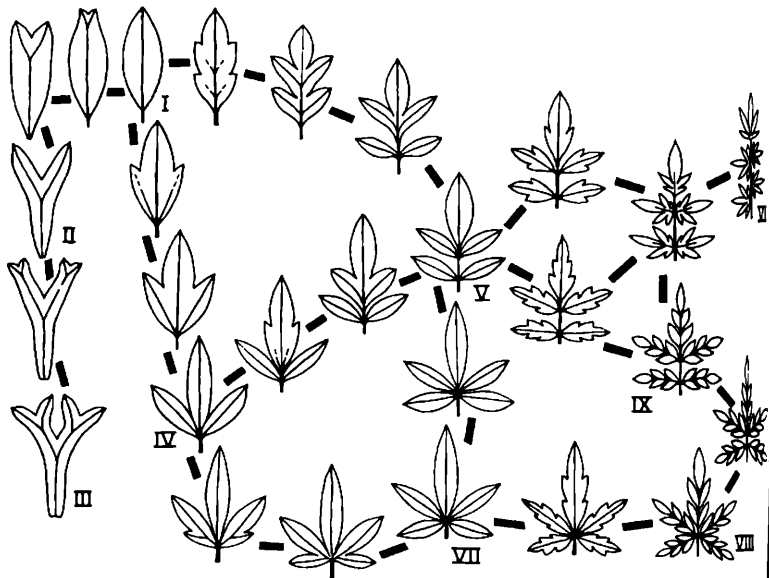


Рис. 12. Схема расчленения листьев (и других уплощенных частей растения); на схеме не показаны расчленение выше 2-го порядка, асимметрия частей и сочетание фуркации с другими модусами расчленения. По [Meуen, 1973a]

В рефренах мы видим единство двух противоположных тенденций полиморфизма и изоморфизма, поскольку разнообразие развертывающихся по инвариантным правилам.

Рефрены более или менее легко выделяются во всех органах высших растений (многочисленные примеры см. [Meуen, 1971a, 1973a, 1978, 1984a]). Частным случаем рефрена можно считать *креод* – устойчивую с тогенетическую траекторию органа [Waddington, 1962]. Такая же траектория в филогении (сеофилогении) называется *филокреод* [Meуen, 1973a].

Именно наличие рефренов, и в частности филокреодов, приводит к выводу о направленности эволюции. Однако лишь в отдельных случаях преобразование органов действительно идет в одном направлении. В большинстве случаев эволюция следует рефренам со сменой направления и с сохранением прежних состояний, сами рефрены реализуются с разной полнотой. Типичный пример смешения двух обстоятельств – самостоятельного наличия рефренов и следования эволюции лишь в одном направлении – видим в работах К. Асама [Asama, 1983], который всю эволюцию редуцирует к ретардации (т.е. к траектории, обратной по отношению к креодной формы).

Полнота рефренов при сравнении двух таксонов будет тем больше, чем сильнее изменчивость сравниваемых признаков, а диапазон измен

ности зависит от размера выборки. Если выборка очень велика, у вариационной кривой признака удлиняются хвосты. При этом часто мы в виде редкой модальности встречаем то состояние признака, которое характерно в норме для другого таксона. Поскольку очень редкие модальности признаков расцениваются как уродства (*тераты*), то оказывается, что уродства в одном таксоне соответствуют нормальным признакам другого, обычно родственного, таксона. Н.П. Кренке [1933–1935] назвал это явление *правилом родственных отклонений* и иллюстрировал его несколькими сотнями примеров. Позже было предложено назвать то же явление *правилом Кренке* [Меуен, 1973а].

Правило Кренке проявляется при сравнении таксонов любого ранга и нередко это служит источником таксономических вопросов. Например, в целом для членистостебельных свойственно мутовчатое расположение листьев, а для плауновидных – геликоидальное. Однако известны тераты *Equisetum* с геликоидальным филлотаксисом. Среди плауновидных типичные мутовки листьев характерны для *Eleutherophyllum* [Мейен, 1987б, рис. 16, к–м], у которого и листья сильно редуцированы до небольших зубцов (как у *Equisetum*). Эти плауновидные были первоначально описаны как *Equisetites*.

Для *Zosterophyllopsida* характерны боковые спорангии, расположенные дисперсно, терминальными стробилами или фертильными зонами. *Renalia* не отличается от типичных зостерофилловых строением спорангиев, но она была помещена в *Rhyniopsida* [Gensel, 1976; Gensel, Andrews, 1984], поскольку спорангии здесь дистальные и не собраны в группы. Однако можно трактовать дистальные спорангии как проявление правила Кренке и поместить *Renalia* в *Zosterophyllopsida*.

Правило Кренке (как и рефрены) выполняется тем лучше, чем крупнее и разнообразнее сравниваемые таксоны, чем тщательнее они изучены и чем полнее их геологическая летопись. Проявления правила Кренке пока еще не систематизированы, но уже собранный материал позволяет заключить, что они широко распространены, из чего выводятся важные следствия. Главное из них – это *статистическая природа различий между таксонами*. При описании и сравнении таксонов и при составлении определительских ключей обычно приходится пренебрегать многообразными редкими отклонениями от нормы. Например, в характеристике *Equisetum* не учитываются редкие случаи образования фертильных зон из-за пролиферации стробилов. Это позволяет четко разграничивать *Equisetaceae* и *Tchernoviaceae*. В действительности различие между обоими семействами по этому признаку статистическое.

Соотношение таксонов и признаков можно отобразить с помощью следующей аналогии. Представим себе признаковое пространство в виде многомерной панели с множеством лампочек, каждая из которых соответствует определенному признаку. Если признак в таксоне есть, лампочка вспыхивает. Она будет вспыхивать с такой же частотой, с какой появляется признак в таксоне. Конвергентным формам будут соответствовать лампочки, повторяющиеся в разных таксонах. Привычному представлению о

таксоне будет соответствовать облако горящих лампочек, из которых одни горят постоянно (облигатные признаки), а другие вспыхивают с разной частотой. Если ввести в эту модель рефрены и все тератологические признаки, то картина таксона изменится. Во-первых, лампочки будут организованы в сложную систему упорядоченных узоров (рефренов). Во-вторых, выяснится, что постоянно горящих лампочек вообще нет, а впечатление о непрерывном горении создается очень высокой частотой вспыхиваний. В-третьих, облако значительно расширится за счет очень редко вспыхивающих лампочек.

Теперь посмотрим на соотношение таксонов в этой модели. Традиционному представлению о переходе от одного таксона к другому будет соответствовать смещение облака по панели, частичная смена лампочек, горящих постоянно, и частичная смена и изменение частот вспыхиваний остальных лампочек, участвующих в облаке. Наборы лампочек в разных таксонах хорошо различаются. При включении в модель (в предлагаемый, а не привычный вариант) правила Кренке переход от одного таксона к другому приобретет совсем иной вид. Если таксоны близки, то конфигурация их облаков будет совпадать, а изменения произойдут лишь в смене частот вспыхивания лампочек. Некоторые лампочки, которые раньше горели почти постоянно, теперь будут вспыхивать очень редко, и наоборот. Сместятся и остальные частоты. Приняв такую частотную модель таксона и перехода от одного таксона к другому, которая полнее учитывает наблюдаемое распределение признаков между таксонами, мы оказываемся перед новыми вопросами. Мы привыкли считать, что в видообразовании происходит образование новых структурных генов, меняются общие генетические потенции. В частотной модели можно предусмотреть эти процессы (смещение облака по панели), но основная роль переходит к изменению частот признаков. Это значит, что меняются не столько генетические потенции, сколько режим работы механизмов их реализации. При этом становится очень трудным установить, когда в облако действительно вошла новая лампочка, а когда произошло лишь резкое повышение частоты вспыхивания лампочки, ранее бывшей в облаке, но вспыхивавшей исключительно редко. Возможно и такое, что включение лампочки было временно блокировано, то есть потенция была спящей.

Предлагаемая модель раньше [Meуen, 1973a] излагалась на другом языке, с помощью другой аналогии (магнитная лента с многочисленными дорожками и флуктуирующая считывающая головка). По существу тогда речь шла о том, что затем стали описывать в литературе как взаимодействие структурных и регуляторных генов. Сами понятия «структурных» и «регуляторных» генов появились в результате тщательных генетических и молекулярно-биологических исследований. Был сделан вывод, что в эволюции многих групп организмов (особенно более высокоорганизованных) большая часть изменений происходит не за счет изменения структурных генов, а за счет перестроек в работе регуляторных генов ([Bachmann, 1983; Britten et al., 1982; Davidson, 1982; Gould, 1982a; Templeton, 1981; Valentine, 1980] и др.). Мы видим, что анализ распределения признаков в

таксонах приводит к близким представлениям, хотя и выраженным на другом языке. Это подкрепляет и послылки, на которых построена предлагаемая частотная модель, а именно широкое распространение (или даже универсальность) рефренов и правила Кренке. Если так, то мы можем опираться на эти предпосылки и на частотную модель и в дальнейших рассуждениях. Появляется возможность глубже разобраться в разных модах эволюции растений.

Дивергенция

Можно выделить две формы дивергенции. Как классическая форма дивергенции выглядит диверсификация пыльцы и листьев раннемеловых покрытосеменных. Из одного исходного типа выводится все последующее разнообразие. Правда, здесь есть осложняющие моменты. За исходный тип пыльцы [Мейен, 19876, рис. 69, г; 71, н] может быть принят либо *Asteropollis*, либо *Clavatipollenites*. Эти роды, впрочем, довольно близки, и общая их организация совпадает. Наиболее древним считается простой лист покрытосеменного, описанный В.А. Вахрамеевым из нижнего мела Сибири [Мейен, 19876, рис. 69, д (№ 17)]. Однако возраст этой находки нуждается в уточнении. В более полно изученном разрезе Атлантического побережья США мы не видим начальных фаз дивергенции листьев.

Вторая форма дивергенции связана с расщеплением синтетических типов. О синтетических типах шла речь в главе 2 «Основ палеоботаники» [Мейен, 19876] при рассмотрении эволюции хвойных и покрытосеменных. Если следовать от современных растений вглубь геохронологической шкалы, то в указанных группах растений можно видеть следующее. Сначала мы встречаем современные виды, затем начинают появляться вымершие виды современных родов. Эти вымершие виды иногда отличаются от современных иной комбинацией признаков, так что у одного вымершего вида мы видим сочетание признаков, встречающихся у современных видов порознь. Это синтетический тип видового уровня. У более древних форм появляются синтетические типы родового уровня, то есть у вымершего рода совмещаются признаки разных современных родов. Еще ниже мы находим синтетические типы уровня семейства.

Казалось бы, синтетические типы можно считать прямыми предками тех таксонов, признаки которых у них комбинируются. Иногда вероятно это так, но встречаются такие наборы синтетических типов (среди хвойных), в которых по-разному комбинируют признаки разных современных таксонов. Вероятно, именно по этой причине возникают противоречия в филогенетических (кладистических) построениях, когда в кладограммах получаются «циклы», которые не удастся разрубить [Doyle et al., 1982; Stein et al., 1984].

Все сказанное хорошо вписывается в частотную модель таксона. Мы рассматривали ее на примере соотношений лишь двух таксонов. Если же представить себе историческое преобразование сразу нескольких таксо-

нов с различными перераспределениями частот разных признаков от предков к потомкам, то как раз и получатся «циклы», поскольку филогенетические линии проводятся по признакам наибольшей частоты, считающимся константными.

Феномен синтетических типов заслуживает очень тщательного анализа. Вполне возможно, что само распределение признаков между синтетическими типами разных уровней окажется препятствием на пути выявления достоверных филогенетических отношений между таксонами, особенно между таксонами более низкого ранга. Переход между ними связан с минимальным количеством новообразований в общих онтогенетических потенциях и происходит преимущественно за счет смены режима механизмов, регулирующих проявление потенций («регуляторных генов»). Чем выше доля таких «регуляторных» признаков, тем меньше возможность указать конкретные филогенетические связи между таксонами. Но поскольку каждый признак может рано или поздно оказаться «регуляторным», то все филогенетические построения по обычным морфологическим признакам в отношении таксонов, для которых особенно характерна «регуляторная» эволюция, могут оказаться принципиально неосуществимыми.

Параллелизм

В эволюционном смысле под параллелизмом понимают независимое прохождение разными таксонами одной и той же морфологической траектории (филокреода). В разных филах мы видим независимый переход от протостелы к сифоностеле или эвстеле, от изоспории к гетероспории и далее к редукции мегаспор в спорангии до одной тетрады или одной мегаспоры. Это классические и наиболее очевидные случаи параллелизма. Ниже будут рассмотрены более сложные случаи. Хотя они не менее обычны, их выявление сложнее и потому их проявление менее привычно. Речь идет о транзитивном полиморфизме (включая итеративное формообразование) и псевдоциклах.

Транзитивным полиморфизмом называется сохранение многообразия (рефрена) определенного органа в истории таксона [Мейен, 1978; Мейен, 1984а]. Наиболее тривиальный пример – сохранение разной степени расчлененности листьев в филогении многих таксонов. Как у пермских, так и триасовых пельтаспермовых наблюдаются простые, простоперистые, дваждыперистые и дихотомические листья [Мейен, 1987б, рис. 44]. При этом нет оснований считать, что тип расчленения выдерживался в частных филогенетических линиях. Пермские простоперистые вайи свойственны части видов рода *Tatarina* (остальные виды имеют цельные или лопастные листья) и родам *Compsopteris* и *Comia*, которые с очевидностью близки к *Callipteris*. Триасовые простоперистые вайи включаются в род *Scytophyllum*, который настолько близок к *Lepidopteris*, что самостоятельность этих родов неопределенна. У тех же пельтаспермовых и в пер-

ми, и в триасе наблюдаются два типа кладоспермов – пельтоиды и пальчатонервные кладоспермы. Опять же нет оснований считать, что тип кладосперма сохранялся в филогении. Оба типа в перми ассоциируют с листьями типа *Callipteris* и входят в одну естественную группу. В триасе эти же типы ассоциируют с листьями *Lepidopteris* и образуют другую естественную группу.

У *Zosterophyllopsida* известны дисперсные спорангии, фертильные зоны и терминальные стробилы. Те же типы расположения спорангиев появляются независимо в разных группах *Lycorodiopsida*. Протостела прогимноспермов может быть разной конфигурации. Те же конфигурации повторяются у протостелических голосеменных. Эти примеры могут быть легко продолжены.

Таким образом, при транзитивном полиморфизме рефрен (полностью или частично) переходит от предка к потомку. Возможно, что новому таксону дал начало вид, у которого не был представлен весь рефрен (но он был весь в потенции). Затем у потомков рефрен проявляется целиком. Это явление близко к тому, что мы видели в случае синтетических типов, и очевидно также может быть отнесено за счет «регуляторной» эволюции.

В палеозоологии давно отмечено явление *итеративного формообразования* (например, повторное появление раковин типа *Pecten* среди двустворок). Можно предполагать, что итеративное формообразование частный случай транзитивного полиморфизма.

Транзитивный полиморфизм вносит те же сложности в филогенетические реконструкции, что и синтетические типы.

Наиболее сложная разновидность параллелизма это образование *псевдоциклов*. Концепция псевдоциклов вырабатывалась на цветках и соцветиях современных покрытосеменных [Gaussen, 1952]. В морфологических рядах соцветий ясно выявляются повторяющиеся преобразования с таким сочетанием усложнения и редукции, что возникает сходство цветка и соцветия [Arber, 1950; Troll, 1928], соцветия первого порядка (например, простого зонтика) и соцветия более высокого порядка (например, зонтиков разных уровней сложности). В результате может возникать настолько высокое сходство органов, что его возникновение за счет псевдоциклов даже не приходит в голову. К псевдоциклам можно отнести преобразования покровов семян [Мейен, 1987б, рис. 39–40]. Если предложенные схемы правильны, то внешнее сходство семян *Eurystoma* и *Pachytesta* – псевдоциклическое (в первом случае внешний покров семени – настоящий интегумент, во втором случае – преобразованная купула).

Объяснений псевдоциклическому сходству пока нет. Попытки связать его с векторизованным отбором совершенно неубедительны (какой фактор отбора может вести структуру по сложной траектории, возвращающейся к прежнему состоянию?). Вероятно, здесь продуктивнее опять же искать причины в онтофилогенетических механизмах – например, в длительном разворачивании коррелятивных взаимодействий, может быть, в инерционности и цикличности морфологических преобразований.

Конвергенция

Под *конвергенцией* принято понимать вторичное возникновение сходства органов, которые у предковых форм были различными. Если опять же обратиться к семенам [Мейен, 1987б, рис. 40], то сходство семян *Ginkgo* и некоторых хвойных – типичная конвергенция. Так же можно квалифицировать сходство листьев некоторых хвойных (*Podozamites*) и *Peltaspermales* (*Phylladoderma*), монокольчатной пыльцы *Ginkgoales* и *Cycadales*. Выше выбраны именно эти примеры конвергенции (а не общеизвестные случаи вроде сходства *Equisetum* и *Hippuris*), поскольку они вводили в заблуждение морфологов и систематиков. Тем не менее, это выражение конвергенции в ее классической форме. Однако, как и в случае предыдущих модусов эволюции, нас будут далее интересовать менее тривиальные проявления конвергенции, а именно дедифференциация органов и ее частные случаи – гамогетеротопия и онтогенетическая интрогрессия.

О дедифференциации органов шла речь при рассмотрении рода *Sashinia*, у которого поразительное сходство вегетативных листьев, брактей, стерильных чешуй пазушного комплекса и даже семяножек явно возникло вторично. Такая дедифференциация органов может быть квалифицирована как *внутриорганизменная конвергенция*.

Гамогетеротопия – это перенос признаков с одного пола на другой [Meуen, 1984b]. Сама возможность гамогетеротопии у растений остается недоказанной. Это явление считается весьма обычным у животных, в том числе птиц и млекопитающих [Шмальгаузен, 1968]. Поэтому вполне можно ожидать его проявление у растений. Как сказано в главе 2 «Основ палеоботаники» [Мейен, 1987б], сходство женских и мужских стробиловидных фруктификаций у *Cordaitanthaceae* и более продвинутых *Rufloipaceae* вероятно возникло в результате переноса общей конструкции сложных полиспермов на микроспорокдады. Нельзя исключать и возможность того, что гинецей покрытосеменных возник в результате обратного переноса признаков мужских мутовчато расположенных микроспорофиллов беннеттитов на женские фруктификации. Если в мутовке микроспорофиллов беннеттитов на места синангиев пересадить семена, то мы получим вполне подходящий образ предковой фруктификации, из которой легко вывести мутовку листовок с адаксиальной ламинарной плацентацией. Разумеется, пока это лишь догадка.

Поскольку гамогетеротопия ведет к вторичному уподоблению ранее различавшихся органов, ее можно считать особой формой конвергенции, которая будет внутриорганизменной у однодомных растений.

Дедифференциация органов и гамогетеротопия могли происходить и сальтационно (вероятно, так произошла гамогетеротопия у *Cordaitanthales*), и путем постепенного перехода, путем *онтогенетической интрогрессии*, то есть установления постепенного перехода между ранее дискретными онтогенетическими программами, в результате чего между раз-

ными органами вторично возникают переходы. Наиболее убедительный пример такой онтогенетической интрогрессии дает род *Kungurodendron* [Мейен, 1987б, рис. 64, 6], у которого постепенный переход от семяножек через стерилизованные семяножки к стерильным чешуям пазушного комплекса явно возник вторично. У всех более древних хвойных, а также у тех кордаитантовых, которые могли быть предками хвойных, семяножки и стерильные чешуи пазушного комплекса – дискретные типы органов.

Установление возможности вторичного возникновения переходов между разными органами может быть важным для эволюционной морфологии растений. Наличие переходов между органами рассматривается как указание на их семофилогенетическую связь. Например, переход между тычинками и лепестками у *Nymphaeaceae* расценивается как доказательство происхождения лепестков от тычинок. В других случаях наблюдаются переходы между лепестками и чашелистиками (тепалиями, элементами обертки), которые, в свою очередь, могут быть связаны переходами с вегетативными листьями. Отсюда можно заключить, что лепестки возникали у разных покрытосеменных за счет разных органов, то есть лепесток как семофилогенетическая категория имеет полифилетическое происхождение. Возможность онтогенетической интрогрессии ставит под сомнение все эти рассуждения. Впрочем, они сомнительны и с точки зрения тех данных, которые сейчас имеются о меловых цветках. Ни у одного из меловых цветков нет даже намека на переходы между перечисленными органами: тычинки, лепестки, чашелистики (тепалии) – отчетливо дискретные органы.

Нет необходимости пояснять, что рассмотренные типы конвергенции вполне вписываются во все те же регуляторные механизмы эволюции. На генетическом языке это означает, что для таких преобразований не нужны новые структурные гены.

Мозаичная структура растений

Все приведенные выше типы эволюционных модусов иллюстрировались отдельными органами и отдельными аспектами их преобразований. Если бы мы взяли остальные структуры тех же растений, то могли бы увидеть там проявления иных модусов. Для такого несогласованного преобразования разных органов и разных аспектов их строения предлагался термин *мозаичная эволюция*. Чем слабее корреляция частей организмов, тем более мозаично протекает эволюция. Независимо эволюционирующие компоненты организмов называют блоками [Мужчинкин, 1978]. Наличие достаточно автономных блоков дает возможность растениям осуществлять сальтационные гетеротопии без нарушения остальных черт организации, менять количество одинаковых органов (олигомеризацию и полимеризацию).

В ботанической литературе термин «мозаичная эволюция» употребляется редко. Чаще вместо этого употребляют термин *гетеробатмия*, ко-

торый был предложен А.Л. Тахтаджяном для обозначения неодинаковой эволюционной продвинутой (степени специализации) разных частей одного растения. Между тем, для того, чтобы говорить о гетеробатмии надо знать филогенетическую последовательность таксонов, иметь недвусмысленный кодекс примитивности признаков, уметь различать первичную примитивность признаков от реверсий и псевдоциклического возникновения состояний признаков, внешне сходных с примитивными, устранять те исходные состояния, которые сохраняются в силу транзитивного полиморфизма, и т.п. Словом, необходимо выполнить требования, которые слишком трудны на практике. Поскольку эти требования обычно не выполняются, то приходится с подозрением относиться ко многим обычно приводимым примерам гетеробатмии. Иногда на ошибочность употребления термина «гетеробатмия» указывают данные палеоботаники. Например, к гетеробатмии относят сочетание вторичной древесины, образованной лишь лестничными трахеидами (якобы примитивный признак), считающимися продвинутыми признаками у цикадовых и некоторых покрытосеменных. Ч.Бек [Beck, 1970] обратил внимание на допущенную здесь ошибку. У прогимноспермов, являющихся предками всех семенных растений, вторичная древесина сложена трахеидами с округлыми, а не лестничными окаймленными порами (лестничные трахеиды есть только в метаксилеме). Это значит, что распространение лестничных трахеид на вторичную древесину – вторично возникший признак. Это – типичная гетеротопия на уровне клеточной структуры растения. Соответственно, нельзя говорить о гетеробатмии по причине вторичного появления этого признака.

Правило Копа, неотения

Правило Копа, согласно которому новые таксоны высокого ранга берут начало от наименее специализированных представителей предковой группы, нашло широкую поддержку среди зоологов. Правда, как отметил Э.И. Воробьева [1980], этому правилу противоречит весьма важный для человечества эволюционный эпизод, а именно происхождение наземных позвоночных: амфибии произошли от наиболее специализированных рыб – рипидистий. Предками млекопитающих также были высокоспециализированные рептилии. Уже этих примеров достаточно, чтобы отвергнуть правило Копа. Тем не менее оно проникло в ботанику и проявилось в том, что предков чуть ли не всех крупных таксонов, даже если они появляются довольно поздно в геологической летописи, стали искать среди наиболее примитивных растений. Например, предки покрытосеменных разыскивались среди палеозойских птеридоспермов, предки тиссовых – среди раннекаменноугольных голосеменных и т.д. Сейчас мы видим, что для всего этого нет необходимости. За редкими исключениями, у растений не видно очевидных тупиков специализации, поскольку у растений есть эффективные способы деспециализации (например, дедифференци-

ция, реактивация латентных потенциалов и др.). Одним из способов преодоления специализации считается неотения. Палеонтологический материал пока не дал сколько-нибудь очевидных случаев проявления неотении, до сих пор все примеры неотении приводились на рецентном материале, не подкрепленном обращением к конкретным ископаемым растениям. Правда, Б.Стидд [Stidd, 1980] предположил неотеническое происхождение микроспорофиллов беннеттитов из микроспорофиллов медуллезовых. Филогенетическая связь обоих порядков весьма вероятна, но пока не подкреплена находками переходных таксонов. Таким образом, роль неотении в эволюции высших растений пока еще совершенно неясна.

Модусы филэмбриогенеза

После работ Э.Геккеля и, особенно, А.Н. Северцова [1939] многие эволюционные преобразования у животных стали описываться в терминах ценогенеза, палингенеза, анаболии, архаллаксиса, девиации и др. (подробнее см. [Rемане, 1956; Gould, 1977]). В ботанику эти понятия впервые широко ввел А.Л. Тахтаджян [1954; Takhtajan, 1972]. Однако, как и в случае неотении, привлечь эти понятия для интерпретации палеоботанического материала можно лишь в редких случаях, так как каждое из них требует одновременного знания и филогении таксона, и онтогенеза рассматриваемых органов. Нас сейчас будет интересовать лишь вопрос, в какой мере эволюционные новации связаны с преобразованием ранних онтогенетических стадий. В зоологической литературе широко распространено мнение, что самые важные эволюционные новации происходят путем архаллаксиса, то есть изменения ранних онтогенетических стадий. Однако у организмов с высокой степенью эквивиальности онтогенеза (т.е. когда даже очень сильные отклонения от нормы корректируются в ходе эмбриогенеза) проявления архаллаксиса маловероятны (см. эпигенетическую концепцию эволюции [Шишкин, 1981, 1984]). У растений путем архаллаксиса должны были возникать такие новообразования, как филлоспермы и микроспорофиллы каллистофитовых. Вообще же у растений с недетерминированным ростом и слабо детерминированным общим габитусом классификация модусов филэмбриогенеза в их привычном значении непродуктивна. Основное эволюционное и таксономическое значение здесь имеют стадии онтогенеза не всего растения (например, от проростка до дряхлого дерева), а отдельных блоков – листа, цветка и т.д.

Модусы эволюции и кладистика

О кладистическом анализе кратко шла речь в главе 1 и в настоящей главе (в связи с синтетическими типами и транзитивным полиморфизмом). Кладистика своеобразное явление в биологии (подробнее см. [Wiley, 1981]). Начиная с работ Э.Геккеля, впервые начавшего рисовать

филогенетические деревья, филогенетика была теоретическим стержнем систематики. Была разработана процедура филогенетических реконструкций, выявлены критерии родства и классифицированы типы сходства, не свидетельствующие о родстве. В 1950 году В.Хенниг [Hennig, 1950] удачно резюмировал все сказанное до него, но фактически не ввел в филогенетические исследования ничего нового. 1950-е годы были временем разочарования в филогенетике как основе систематики. Стремление сделать систему организмов более объективной привело к возрождению взглядов М.Адансона, ботаника XVIII века, который предложил использовать большое количество признаков, которым, в отличие от принципов естественной системы А. де Жюссье, придавался априорно равный вес. Метод М.Адансона не мог быть реализован в свое время, поскольку он требовал оперирования с очень большим числом признаков. Однако в 1950-х годах для этого появилась возможность благодаря прогрессу компьютерной техники. Так появилась нумерическая (фенетическая) систематика, претендовавшая на полную объективность своих дендрограмм. В традиционной филогенетической систематике тем временем продолжалась дискуссия по поводу представлений о таксоне. Ортодоксальные филогенетики (В.Хенниг, С.Г. Кирьяков и др.) утверждали, что настоящие таксоны должны отображать *клады* (англ. clades), то есть филогенетические ветви. Менее радикально настроенные филогенетики допускали возможность объединения в один таксон организмов, одинаково продвинутых в определенном отношении, то есть находящихся на определенном эволюционном уровне (*граде*; англ. grade).

В 1966 году книга В.Хеннига в дополненном виде вышла на английском языке и вызвала неожиданно сильный резонанс. Фокус внимания систематиков стал быстро перемещаться от нумерических методов к хенниговскому (фактически же традиционному) кладизму, но опыт работы с компьютерами не прошел даром. Во-первых, он приучил к более полному исчислению признаков и возможных связей между таксонами. Во-вторых, он внес в филогенетику новые семиотические средства – различные диаграммы и матрицы, которые дали возможность эксплицитно представить результаты исследований.

Однако в теоретическом плане эта обновленная кладистика осталась на прежнем уровне. Единственным теоретическим достижением было употребление множества терминов (апоморфия, плезиоморфия, синапморфия, симплезиоморфия и т.п.), но новых методов различения унаследованных (плезиоморфных) и вновь появляющихся (апоморфных) признаков таксонов почти не было предложено.

Для кладистики характерно стремление избавиться от всего гипотетического, в чем явно сказалось влияние позитивизма. Поскольку привлечение палеонтологического материала неизбежно вносит много гипотетического, появилась тенденция (*трансформированный кладизм*) строить систему организмов преимущественно или исключительно по рецентным формам. Большую роль в построении и интерпретации кладограмм играет принцип экономии, который, несомненно, важен как общий регулятивный

инцип в науке, но приложение которого в качестве критерия выбора между конкретными утверждениями может привести к тому, что мы будем приписывать природе свои способы мышления.

Однако главный недостаток кладизма заключается в том, что в его основу не было положено детальное исследование природы таксона и разнообразных модусов эволюции. Выше говорилось о том, что традиционное представление о таксоне должно быть заменено «частотной моделью», из чего следуют и существенные изменения в понимании модусов эволюции, в том числе таких, как дивергенция, конвергенция и параллелизм. Поскольку в кладизме господствует традиционное представление о таксоне, то и указанные три модуса принимаются лишь в их классической форме.

Таким образом, в основе кладизма лежат очень упрощенные представления и о природе таксона, и о соотношении таксонов с признаковым пространством. Поэтому неудивительно, что распространение кладистического подхода не привело к существенному усовершенствованию системы организмов. Как уже говорилось, кладизм пока не оказал никакого влияния на палеоботаническую филогенетику и систематику. Однако уже начинают появляться отдельные палеоботанические кладистические исследования. Если исследования в этом направлении будут развиваться и дальше, то необходимо учесть теоретические упущения кладистики, рассмотренные выше. Особенно важно учитывать транзитивный полиморфизм, синтетические типы и другие явления, связанные с «частотной моделью» таксона.

Адапционизм

В отношении объяснения и самого процесса эволюции, и появления каждой новой структуры в палеоботанике сохраняются идеалы второй половины XIX века. Любой шаг в эволюции считается объясненным, если возникшей структуре приписана специальная функция (экологическая или физиологическая) и указан фактор отбора, который детерминировал переход от прежнего состояния к новому. Это иногда называется установлением «биологического смысла» новообразований. Между тем количество функций и факторов отбора, которые удаётся привлечь к подобным объяснениям, несоизмеримо мало по сравнению с тем разнообразием таксонов и морфологических структур, которые зафиксированы систематикой и морфологией растений. В самом деле, для объяснения разнообразия в строении экзины спор и пыльцы привлекается такой набор функций: 1) гармомегатная (регулирование объема); 2) защита от высыхания; 3) транспортная; 4) обеспечение эффективного прорастания при опылении (включая механизмы узнавания рыльца). Комбинацией этих функций удаётся объяснить специфику лишь отдельных очень общих или, наоборот, мелких специфических признаков. Но в целом, несмотря на обширную литературу и проводившиеся специальные исследования, функциональ-

ный смысл огромного разнообразия спор и пыльцы приходится признать неизвестным. Еще более показательна функциональная интерпретация листьев. С экологическими функциями можно связать лишь некоторые специфические особенности листьев (толстую кутикулу у многих ксерофитов, изопалисадную паренхиму у гелиофитов и др.), но о функциональном смысле морфологически наиболее значимых признаков (формы расчленения пластинок, типы жилкования, строение края, онтогенетические типы устьиц и др.) почти ничего нельзя сказать. При интерпретации фруктификаций учитываются эффективность опыления, оплодотворения, рассеивания диаспор и их прорастания, защита спор и зародышей. Но и здесь разнообразие фруктификаций намного превосходит арсенал функциональных объяснений. То же мы видим и в отношении всех других частей растений. Разумеется, всегда есть возможность найти какие-то фразы, которые будут имитировать функциональное объяснение. Такие произвольные толкования не удовлетворяют критический ум и противоречат современному духу науки. Поэтому издавна предпринимались попытки внести в функциональные интерпретации более строгие доказательства, математические модели и эксперименты. Например, Т.Гивниш [Givnish, 1978] попытался найти функциональный смысл различных по форме листовых пластинок с точки зрения оптимальности их светопоглощения и других функций. К.Никлас [Niklas, 1981, 1983] моделировал формы роста примитивных растений на ЭВМ, чтобы вскрыть адаптивные преимущества разных форм. Он же [Niklas, 1982] на увеличенных копиях различных фруктификаций пробовал понять эффективность их опыления.

Однако функциональным исследованиям сейчас, как и раньше, свойственны следующие фундаментальные недостатки:

1) Каждый орган представлен каким-то множеством форм. Поэтому из функционального анализа должно следовать понимание функций не только этого органа, как такового (так, нет нужды доказывать тривиальные функции, например, что листья фотосинтетические аппараты, а флоэма осуществляет транспорт метаболитов), но и функциональной специфики разнообразных форм. Именно здесь кроется главная загадка.

2) Многие (или все) органы входят в определенные рефрены. Можно показать высокую корреляцию отдельных членов рефрена с определенными экологическими и физиологическими факторами. Но из этого не обязательно следует функциональный смысл того правила, которое связывает компоненты рефрена. Например, допустим, что нам удалось расшифровать функциональный смысл перистого, пальчатого и цельного листа. Но из этого не будет следовать понимание той последовательности заложения, перемещения и редукции синусов и долей, которая наблюдается при изменении типа расчленения листа. Эта последовательность поражает своей упорядоченностью, которая до сих пор не поддавалась даже приблизительному функциональному объяснению. То же можно сказать и про многие другие рефрены.

3) Морфологические тенденции часто бывают встречными. У одних растений идет процесс от А к В, а у других – от В к А. Ясно, что функцио-

нальное объяснение может быть принято только, если оно относится к обеим тенденциям. В противном случае мы приходим к произвольным утверждениям *ad hoc*. Например, образование пельтатных спорангиофоров и прилегающих брактеей у членистостебельных можно связать с функцией защиты спорангиев. Если допускать происхождение Equisetaceae от Calamostachyales, то надо объяснить, почему в этой линии произошла редукция брактеей, так что спорангиофоры вновь стали открытыми (как у примитивных форм типа *Pothocites*). Если сказать, что брактеей препятствовали свободному рассеянию спор, то мы вступим в противоречие с предыдущим объяснением. Точно такая же ситуация складывается с женскими фруктификациями хвойных, у которых брактеей то сильно развиваются, то исчезают, сливаясь с семенной чешуей, но сохраняя самостоятельной васкуляризацию. К этому добавим, что брактеей бывают листоподобными, пленчатыми, деревянистыми, с ровным или мелкозубчатым краем, вильчатыми или игловидными, с устьицами и без них и т.д. Связать все это с весьма простой функцией защиты может только очень изобретательный ум. И становится уж вообще непонятным, почему у некоторых кордаитантовых и хвойных брактеей вообще почти исчезли, оставив пазушный комплекс без всякой защиты.

4) Одна и та же структура часто получает слишком много объяснений, и надо выбирать между ними. Как это сделать, в общем случае неизвестно. Например, воздушные мешки у пыльцы интерпретировались как (1) транспортные средства; (2) выросты, служащие для укрытия дистальной борозды и предотвращения высыхания герминального аппарата; (3) плавательные устройства для движения в нужном направлении в микроплярной жидкости. Какое же из этих объяснений истинно и каким образом можно доказать правильность выбора одного из них? К тому же выбранное объяснение должно удовлетворить предыдущему условию, а именно одновременно объяснить встречную тенденцию – редукцию мешков у многих хвойных (иногда у отдельных родов семейства). Функциональные интерпретации часто выполняются путем установления корреляции между признаком и фактором среды. Г.Л. Стеббинс [Stebbins, 1950] указал, что строение околоцветника коррелятивно связано с количеством влаги в почве. В то же время он присоединяется к общепринятому объяснению строения околоцветника коэволюцией с опылителями. Как же разделить действие этих факторов, показать роль каждого из них?

5) Если мы рассматриваем функцию органа в качестве посредника отбора, то надо еще показать, что отбор по этой функции действительно может происходить с достаточной скоростью. Допустим, что выводы, которые сделал К.Никлас по моделям «фруктификация–пыльца», правильные. Приспособленность к опылению у разных фруктификаций оказалась различной. Однако из этого еще не следует безусловный фактор селекции, так как коэффициент селективности должен быть достаточно высок. Мы знаем, что эффективность не только опыления, но и всего репродуктивного цикла у покрытосеменных несравненно выше, чем у голосеменных. Тем не менее покрытосеменные не смогли вытеснить голосеменных из

лесного древостоя в течение многих миллионов лет. Коэффициент селективности оказался явно недостаточным. Почему же мы должны считать его достаточным, когда речь идет о гораздо меньших различиях между фруктификациями разных лагеностомовых?

б) Функциональная интерпретация происхождения и эволюции морфологических признаков постоянно сталкивается с парадоксом полиморфного отношения формы и функции. Это, с одной стороны, мультифункциональность (исполнение одним органом разных функций), а с другой – функциональный полиморфизм (исполнение одной функции разными органами). Правда, у растений о мультифункциональности можно сказать очень мало (это все – тривиальные утверждения вроде того, что корень исполняет якорную, абсорбционную и иногда запасающую функции). Но функциональный полиморфизм распространен широко. И снова многое здесь загадочно. Например, зачем потребовались редукция листовых пластинок и переход функции фотосинтеза к разрастающимся черешкам (филлодизация) и стеблям (кладодизация)? Для чего потребовались сложные псевдоциклические преобразования, чтобы в конечном счете вернуться к состоянию, мало отличающемуся от прежнего (см. о псевдоциклах выше)? Действительно ли купулярное микропиле тригонокарповых и их потомков имеет преимущества перед интегументальным микропиле более древних форм? Какие селективные факторы привели сложные соцветия (циации) молочайных к имитации мелких одиночных цветков? На эти вопросы не только нет ответов, но мы даже не знаем, где искать вразумительные ответы.

Размышления над этими недочетами функциональных интерпретаций и всей идеологии адапционизма приводят к более общему вопросу: действительно ли функциональное, и следовательно, селекционистское объяснение единственно возможно? Этот вопрос возникал у нескольких морфологов растений, и ответ иногда был отрицательным. Наиболее глубокий анализ и этого вопроса, и возможных ответов на него был дан В.Троллем [Troll, 1937–1939] и А.Арбер [Arber, 1950], работы которых прошли почти незамеченными в палеоботанике. Особенно интересна в этом отношении книга А.Арбер. Детальное рассмотрение всех аспектов сформулированного выше вопроса уведет нас далеко от палеоботаники. Поэтому ниже приводятся лишь некоторые соображения (см. также [Meulen, 1973a]).

Адапционизм появился в биологии тогда, когда протоплазма представлялась бесструктурным гелем, и когда не было ничего известно о механизмах самоорганизации и саморегуляции живых систем. Правда, еще в XIX веке Г.Дриш показал, что явление эквивинальности и родственные ему противоречат представлению об организмах как пассивных объектах действия внешних факторов, но наблюдения и обобщения Дриша полностью противоречили тогдашней умственной моде (хотя эмбриология животных в дальнейшем пошла по пути Дриша и была слабо связана с адапционизмом). Тогдашняя умственная мода находилась в согласии с физикой, особенно термодинамикой. Любое самопроизвольное формообра-

вание, будь то в живой или неживой природе, отвергалось из-за противоречия закону возрастающей энтропии.

С тех пор положение сильно изменилось. Выяснены механизмы самоорганизации на молекулярном уровне, стала очевидной огромная роль регуляторных систем в организмах, многообразие живого оказалось намного более упорядоченным, чем можно было подумать, привлечение аппарата фрактальной геометрии позволило обнаружить инвариантность форм во многих таких случаях, когда в понятиях евклидовых симметричных преобразований мы не наблюдаем никакой инвариантности [Петухов, 1981]. Наконец, неклассическая термодинамика [Prigogine, 1980], синэргетика, теория диссипативных структур и близкие к ним физические концепции показали, что в открытых системах может происходить спонтанная самоорганизация и формообразование при условии лишь поступления энергии (см. также [Wiley, Brooks, 1982, 1983; Brooks, 1983]). От внешней среды требуется лишь неспецифический приток энергии, и открытая система будет структурироваться.

Таким образом, мы приходим к выводу о высокой автономии биологических систем, их способности производить структуры, признаки которых зависят от специфики внешних факторов лишь очень косвенно. Внешние факторы скорее разрешают признаки, чем детерминируют их, то есть они детерминируют появление, но не проявление признаков. Внешние факторы могут работать как реле, переключая имеющиеся программы, но не создавая их. Если же внешние факторы непосредственно воздействуют на программы, то опять же за организмом остается возможность отвечать целым спектром реакций, которые часто бывают неспецифическими. (Например, толщина кутикулы может возрасти в ответ на изменение сухости или инсоляции, на дефицит азота в почве.)

Таким образом, прежний фундамент адаптационизма оказался непрочным. Каждый его камень должен быть проверен на надежность. Изданного не следует необходимость отказа от адаптационистских исследований. Речь идет только о том, что роль адаптации и функции в эволюции остается серьезной проблемой. Адаптационизм нуждается в гораздо более серьезном обосновании, чем это сделано до сих пор. Мы должны быть готовы к тому, что функциональность в принципе непригодна к объяснению всего разнообразия живого и в дальнейшем будет прилагаться к отдельным особенностям организмов. В этом случае обращение к адаптационизму в палеоботанике с ее фрагментарным материалом не будет плодотворным.

Абиотические факторы отбора и макроэволюция растений

В.В. Жерихин и А.П. Расницын [Жерихин, 1979; Жерихин, Расницын, 1980] предположили, что мы неправильно ищем специальные причины, способствующие эволюции. Причина неравномерности темпов эволюции не в

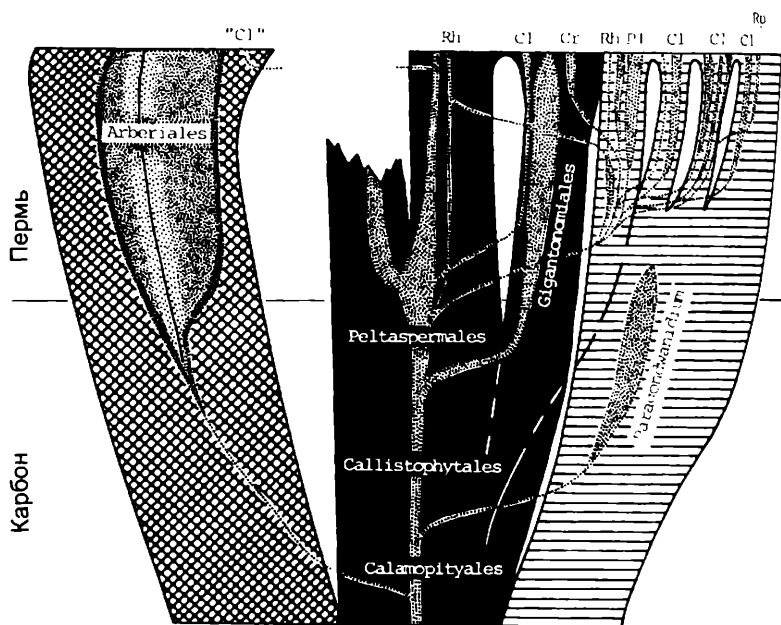


Рис. 13. Филогения и расселение каменноугольных и пермских *Ginkgoopsida* на фоне развития флор (номенклатуру фитохорий см. [Meißen, 1987б, рис. 73]); "Cl" – растения, сходные с *Callipteris*; L – *Lepidopteris*; Rh – *Rhapidopteris* и сходные с ними формы; Cl – *Callipteris-Comia-Compsopteris*; Cr – *Cardiolepidaceae*; Pl – *Peltaspermales* с листьями *tatarina*, *Glossophyllum* и *Lepidopteris*; R_p – *Rhipidopsis*

ускоряющих, а в замедляющих факторах. Эволюция, не сдерживаемая тормозами, должна идти очень быстро. Это утверждение как будто находит подтверждение в палеоботанических данных, которые указывают на то, что сильными тормозами эволюции служат некоторые абиотические факторы отбора, в первую очередь температура. В разделе «Основ палеоботаники» [Мейсен, 1987б], посвященном флорогенезу, отмечено, что от начала карбона до середины мела почти все надродовые таксоны возникли в экваториальном поясе и прилегавших к нему экотонах (рис. 13. [Мейсен, 1987б, рис. 7]). Эта экваториальная колыбель, вероятно, функционирует до наших дней [Чернов, 1984]. Очевидно, во внеэкваториальных областях температурный фактор отбора отсекал почти все филогенетически существенные новообразования. По этой же причине мы видим во внеэкваториальных (особенно, арктических) флорах длительное выживание архаичных форм, преобразование которых не поднималось выше родового уровня. Отношение отбора к новообразованиям хорошо видно при обращении к правилу Кренке. К. Ван Стеенис [Van Steenis, 1969] от-

метил важную закономерность. Те формы, которые появляются как тераты у растений умеренного климата, становятся нормальными таксономическими признаками у родственных растений тропиков (*правило Ван Стениса*). Давно замечено, что при помещении растений в более благоприятные условия, диапазон их изменчивости возрастает за счет удлинения хвостов вариационных кривых [Troll, 1937–1939]. Очевидно, отчасти благодаря этому спектр изменчивости культурных растений намного выше, чем у их диких предков.

Температура среды, вероятно, выступает не как движущий, а как лимитирующий фактор. В истории Земли постоянно чередовались периоды потеплений и похолоданий. Если бы температура была движущим фактором эволюции, то на периоды потеплений приходилось бы большее число вновь появляющихся таксонов. Такой зависимости установить не удастся. Например, на середину гжельского яруса (верхняя часть верхнего карбона) и на тоарский ярус (нижняя юра) не приходится появления таксонов высокого ранга. Вообще пока не намечается такой периодичности появления надродовых таксонов, которую можно было бы связать с глобальными флуктуациями климата. Эпохи, очень близкие по общей климатической обстановке, могут сильно различаться по интенсивности появления таксонов высокого ранга, и наоборот. Например, в течение девона, который нельзя считать периодом климатического стазиса, эволюция прошла путь от примитивнейших проптеридофитов до первых голосеменных, сильно продвинулась эволюция плауновидных, появились членистостебельные и примитивные папоротники. По своим климатическим параметрам и палеогеографической характеристике к девону близок триас, в течение которого успехи эволюции были намного более скромными. С такой крупной климатической перестройкой, как позднекайнозойское оледенение, по времени совпадают лишь мелкие филогенетические новации.

Общее заключение

Выше кратко рассмотрены эволюционные вопросы, для анализа которых палеоботанические данные особенно полезны. К прочим аспектам эволюции мы обращаться не будем. Из сказанного выше можно сделать некоторые общие выводы.

Каждая из биологических дисциплин позволяет осветить определенные аспекты эволюции. При этом бессмысленно обсуждать, чей вклад более важен. Если мы хотим создать универсальную эволюционную теорию, то мы должны позаботиться о том, чтобы она описывала все виды эволюционных процессов и чтобы она была применима ко всем группам организмов. Очевидно, что если не наиболее общие, то какие-то частные виды эволюционных процессов зависят от свойств эволюционирующих организмов. Так, организмы с половым и бесполом размножением, детерминированным и индетерминированным ростом, более или менее сильными филогенетическими регуляциями, стенобионтные и эврибионтные и т.д.

эволюционируют по-разному. В течение геологической истории менялись участники и экологический фон эволюционного процесса. Поэтому важно принимать во внимание свидетельства самых разных групп организмов. Уже одним этим определяется необходимость вовлечения палеоботанических материалов в общее эволюционное учение.

Для освещения эволюционных вопросов у палеоботаники есть свои преимущества и недостатки. К числу преимуществ можно отнести обилие остатков растений (их несравненно больше, чем, например, остатков позвоночных), которые в некоторых случаях сохраняются полнее, чем другие организмы. Главный недостаток палеоботанического материала – это расчленение растений на дисперсные органы. Поэтому для эволюционных исследований следует специально выбирать наиболее подходящие группы растений и не пытаться делать эволюционные выводы на любом материале. Палеоботанике нужны такие же объекты, специально подбираемые для детальных эволюционных исследований, какими служат для генетиков *Drosophila* и *Escherichia coli*.

В специальном изучении нуждаются и свойства геологической летописи. Возможно, мы сильно недооцениваем ее полноту на надродовом таксономическом уровне [Meulen, 1984a]. Невозможность реконструкции филогенетических связей легче всего отнести за счет неполноты летописи. В действительности же могут быть неполными наши коллекции, а также наши знания об уже собранных растениях. В этом смысле показательно, что подавляющее большинство надродовых таксонов, установленных в нашем веке, не было открытием растений, которые ранее вообще не были известны. Представители этих новых таксонов лежали в коллекциях многие годы, но их систематическая принадлежность определялась неправильно. Например, семейство Callistophytaceae было установлено в 1970 году, а порядок Callistophytales – в 1980-м. Однако нерасшифрованные представители каллистофитовых были описаны как папоротники еще Э.Ф. Шлоттеймом в 1820 году (*Filicites pluckenetii*) и Б.Рено в 1879-м как кордаиты (*Poroxylon*). Есть все основания считать, что палеоботаническая летопись не столь уж фрагментарна, чтобы отказаться от широкого использования палеоботанического материала в общих эволюционных исследованиях.

Глава 5

Палеоботаника и морфология растений

Многие понятия и обобщения, касающиеся морфологии растений, рассмотрены в предыдущей главе, поскольку они в равной мере кажутся эволюционной теории. Это рефрены, транзитивный полиморфизм, дифференциация органов и др. Ниже будут разобраны вопросы, более тесно связанные именно с морфологией. Это (1) понятие гомологии и процедура гомологизации в палеоботанике, (2) теломная теория и (3) эволюция некоторых основных органов высших растений.

Гомология

Понятию гомологии посвящена обширная литература (см. обзоры *Lecluse*, 1966; *Remane*, 1956; *Sattler*, 1978; *Voigt*, 1973)). Мнений о том, что такое гомология и как она устанавливается, очень много. Однако все эти мнения в конечном счете сводятся к тому, что гомологизация — это некоторая классификация частей организмов. Гомологичные части — это те части, которые охватываются одним морфологическим понятием — комплексом частей (*мероном*). Критерии же принадлежности частей к одному мерону могут быть различными. Соответственно выбранным критериям различаются виды гомологичности, а в зависимости от того, сколько критериев привлекается при гомологизации, можно различать *полную* и *неполную* гомологии. Абсолютную гомологичность каждая часть имеет лишь с самой собой. Наиболее полно критерии гомологии рассмотрены Ремане [*Remane*, 1956]. Из них основными он считает (1) *критерий происхождения*, (2) *критерий специального качества* и (3) *критерий переходных форм*. Можно назвать следующие особенности применения этих критериев в палеоботанике.

1) Из-за того, что части растений захороняются раздельно, мы не можем применить критерий положения в полной мере. Например, неизвестно, как и к каким органам прикреплялись кистевидные, колосовидные зонтиковидные полиспермы *Ruflogiaceae* [Мейен, 1987в, рис. 59, е-л, п, у]. Поэтому их надежная гомологизация с простыми пазушными или ложными полиспермами *Cordaitanthaceae* невозможна. Прижизненное положение неизвестно для многих катафиллов, которые могут принадлежать вегетативным почкам, циркандру, циркасперму или брактеем.

2) В число специальных качеств входят не только дефинитивные признаки частей, но и признаки онтогенеза. Например, для различения по-

бочных и венечных клеток устьиц (по [Florin, 1931]) надо знать онтогенез устьичного аппарата, для различения некоторых слоев экзины – онтогенез всей спородермы. Иногда удается получить онтогенетические данные путем наблюдения отдельных стадий, суждения об онтогенезе по дефинитивной структуре или по аналогии с другими растениями, но чаще это невозможно.

3) В качестве критериев положения и специального качества используются не только эпиморфологические, но и анатомические признаки, которые могут не сохраниться.

По этим трем причинам палеоботаника нуждается в некоторых собственных морфологических терминах. Ситуация здесь точно та же, что и в палеоботанической таксономии (см. гл. 1 настоящего издания), где помимо таксонов, используются паратаксоны с особыми названиями. В морфологии можно говорить о меронах и *парамеронах*. Для названий парамеронов используются нейтральные термины типа «придаток» (англ. *appendage*), «боковые выросты» (англ. *laterals*), «фруктификация» (англ. *fructification*), «семеносный орган» (англ. *seed-bearing organ*), «темное тельце» (англ. *dark body*) и т.п.

Иного типа трудности гомологизации связаны уже со спецификой не палеоботанического материала, а самих растений, у которых степень интеграции индивида значительно ниже, чем у животных. Это ведет к нарушениям всех трех критериев гомологичности. С нарушением критерия положения мы сталкиваемся при различных *гетеротопиях* [Sattler, 1975], которые во многих случаях, вероятно, возникают как следствие *гомеозиса* [Leavitt, 1909; Meyen, 1984a]. Существенно, что гомеотические преобразования могут вести к нарушению всех трех критериев гомологии, и следовательно, структура, образующаяся в результате, может получить статус нового органа *sui generis*. Например, при гомеотической пересадке семян на листья образуются новые органы – филлоспермы и далее кладоспермы, поскольку они имеют новые «специальные качества», не подчиняются критерию постепенного перехода и в конечном счете могут занять новое положение в теле растения (в архетипе).

С нарушением критерия специального качества мы сталкиваемся при *дедифференциации органов*. Лучший пример дают пермские хвойные *Sashinia* [Мейен, 1987б, рис. 63, ц–щ], у которых вторично уподобляются вегетативные листья, стерильные чешуи пазушного комплекса и даже семяножки.

Наконец, критерий перехода нарушается в тех случаях, когда постепенным переходом вторично связываются заведомо разные и до этого дискретные органы. Именно так обстоит дело у хвойных *Kungurodendron* [Мейен, 1987б, рис. 64, б], где постепенный переход от стерильных чешуй пазушного комплекса к стерилизованным семяножкам и далее к функционирующим семяножкам, несомненно, появился вторично.

Сама возможность вторичного появления переходов между ранее дискретными органами делает рискованными выводы о происхождении одного типа органов от другого на основании переходов между ними. На-

пример, наличие переходов между лепестками и тычинками у современных нимфейных обычно рассматривается как доказательство происхождения лепестков от тычинок путем стерилизации последних. Между тем у древнейших цветков с околоцветником [Basinger, Dilcher, 1984; Dilcher, Crane, 1984] тычинки и лепестки резко различаются, более того, тычинки располагаются на дорсальной стороне лепестков. Нет постепенных переходов между лепестками и тычинками и у всех других меловых цветков. Очевидно, эти переходы возникли у цветковых вторично и не указывают на семофилогенетическую связь этих двух типов органов.

Теломная теория

Под теломной теорией ниже имеется в виду представление о том, что все эпиморфологические структуры высших растений могут быть выведены из первичных цилиндрических осей (*теломов*) и что преобразования теломов в прочие типы органов происходят по небольшому числу правил (*модусов преобразования*). В завершеном виде теломную теорию предложил В.Циммерман [Zimmermann, 1930, 1959, 1966], но многие ее положения были выдвинуты раньше (О.Линьё, А.Потонье и др.).

В основе теломной теории лежат некоторые общие допущения, а именно: (1) общий методологический принцип, что все морфологическое разнообразие высших растений может быть сведено к одной исходной форме и к конечному (и небольшому) числу модусов преобразования; (2) убеждение, что любой последующий (продвинутый) тип органов может быть описан в терминах предшествующих (примитивных) органов (т.е. только наиболее примитивные типы органов трактуются как *sui generis*); (3) представление о том, что все преобразования органов градуалистические; (4) убеждение, что все преобразования растений имеют адаптивный характер. В рамках теломной теории фактически принимаются без ограничений три критерия гомологии, перечисленные в предыдущем разделе.

Говоря о роли теломной теории в морфологии растений, надо ясно разделять (1) судьбу конкретных утверждений В.Циммермана и других «теломистов» по поводу эволюции тех или иных морфологических структур высших растений и (2) внедрение некоторого стиля мышления в морфологию растений. Многие конкретные выводы «теломистов» были подвергнуты суровой критике и не были приняты. Таково, например, представление о том, что оси с боковыми спорангиями во всех случаях произошли от терминальных путем перевершинивания дихотомических осей в терминальными спорангиями. Тем не менее свойственный теломной теории стиль мышления широко распространился и господствует в современной морфологии. В основе этого стиля мышления лежат перечисленные выше четыре общих допущения. Это в конечном счете и определяет все морфологические, а далее и эволюционные представления в современной ботанике и палеоботанике.

Каноны теломной теории сформировались в значительной мере под влиянием палеоботанических открытий, прежде всего касающихся девонских растений. Теломы вполне сопоставимы с осями проптеридофитов типа *Rhynia*. Изучение других девонских растений в 1920–1930-е годы давало достаточно оснований предполагать, что в морфологической эволюции от растений типа *Rhynia* к более продвинутым девонским растениям главную роль играли (1) *перевершинивание*, (2) *планация*, (3) *изгиб* и (4) *срастание* цилиндрических теломовидных осей, как стерильных, так и несущих терминальные спорангии. Параллельно происходили (5) *редукция частей* и (6) *дифференциация тканей*. Таким образом, эти шесть основных семофилогенетических модусов высших растений не были результатом спекулятивного морфологического выведения, а опирались на эмпирический материал.

Затем оказалось, что в терминах перечисленных модусов можно описать и дальнейшие морфологические преобразования высших растений. С этого момента теломный подход стал не столько способствовать реконструкции семофилогенетических связей между органами, сколько диктовать способы морфологического выведения. В тех случаях, когда палеоботанический материал не давал продиктованных теорией промежуточных форм, такие формы изобретались. В морфологической литературе появились многочисленные изображения различных гипотетических промежуточных форм. Например, не находя среди вымерших голосеменных таких форм, из которых можно вывести цветки покрытосеменных, морфологи сами конструировали предполагаемые предковые фруктификации. Эти гипотетические органы получали и собственные морфологические названия (антоком, гонофилл и др.).

Само по себе конструирование недостающих звеньев в морфологических рядах вполне оправданно, в том числе и с теоретико-познавательной точки зрения. Современная эвристика, следуя идеям Канта, отводит конструктивному воображению ведущую роль в научных открытиях. Гипотетические конструкты иногда затем подтверждались открытием соответствующих реальных форм. Например, О. Линье [Lignier, 1908] успешно предсказал облик девонских риниофитов. Но можно назвать множество гипотетических форм, которые так и не найдены в природе. В этом случае проще всего сослаться на дефектность документов, а не гипотез, как обычно и поступают. Все же по мере накопления документов мы вправе ожидать хотя бы частичного подтверждения гипотез. Если же все вновь обнаруживаемые документы скорее опровергают, чем подтверждают гипотезу, то доверие к ней падает. Приходится сомневаться и в предпосылках, породивших ее.

Прежде всего, возникает вопрос, в какой мере палеоботаническая летопись действительно неполна в отношении основных типов морфологических структур. Вопрос о полноте летописи обычно рассматривается в отношении таксонов. Были приведены данные [Meuyn, 1984a], дающие основания считать, что для голосеменных палеоботаническая летопись полна на уровне семейств. Вполне возможно, что так же обстоит дело в

отношении основных классов морфологических структур. Неясно, можно ли рассчитывать на открытие принципиально иных, чем уже известно сейчас, органов высших растений. В этом отношении показательно, что интенсивные анатомические исследования ископаемых птеридофитов и голосеменных в последние 10–15 лет не привели к открытию существенно новых типов стелярной организации, строения древесины, эпидермы, спор, предпыльцы и пыльцы, спорангиев, семян и других органов. Создается впечатление о заполнении знания анатомического разнообразия в основных чертах для этих растений. Расширение этого знания сейчас происходит преимущественно за счет пересмотра интерпретации ранее известных структур, а не открытия совершенно новых растений с совершенно новыми типами анатомического строения. Например, была установлена эвстелическая структура *Medullosa* и других растений, считавшихся полистелическими. Но само по себе анатомическое строение стеблей *Medullosa* известно уже более ста лет. В том, что эти стебли считались полистелическими, неполнота летописи неповинна.

Филогенетический анализ голосеменных показал [Meyen, 1984a], что для значительной части их органов уже сейчас известны основные способы их преобразований. При этом выявилась реальная возможность таких преобразований, которые раньше вообще не допускались к рассмотрению. Таково, например, вероятное образование листьев типа *Cordaites* из черешков *Lagenostomales* (*филлодизация*). По канонам теломной теории, между листом *Cordaites* и папоротниковидными вайями, свойственными всем примитивным голосеменным, надо располагать длинный ряд промежуточных форм с постепенной редукцией расчленения листовой пластинки. Филлодизация не требует такого длинного ряда, достаточно допустить задержку в развитии всей части вайи выше точки фуркации главного рыхиса.

К другим типам нетривиальных преобразований, вероятно происшедших у голосеменных, относятся *гамогетеротопия* (перенос признаков с пола на пол; см. ниже), *гомеотическая пересадка фруктификаций*, *вторичное сходство между разными органами одного растения* и др.

Перечисленные и некоторые другие преобразования при желании можно описать на языке теломных модусов и каждое из этих преобразований можно гипотетически представить в виде длинной серии гипотетических переходных форм. Однако возникает подозрение, что, поступая таким образом, мы будем скорее подстраивать природу под предвзятые представления, чем формировать представления, адекватные природе.

Теломные модусы можно сравнить с правилами очень простого языка, который достаточен, когда требуется описать нечто столь же простое. Более сложные явления требуют для своего описания и более сложный язык. Если же мы используем простой язык для описания сложных явлений, то мы вынуждены резко увеличивать длину текста. Известно, что любое сообщение можно передать в двоичной системе 0 и 1, но едва ли лингвисты будут настаивать на том, что в любом нашем языке нет ничего, кроме 0 и 1.

Дополнение «языка» (т.е. модусов) теломной теории требует возврата к анализу эмпирического материала. Помимо палеоботанических свидетельств о филогенетических связях между разными органами нужно еще проанализировать, какие преобразования органов осуществляются при мутациях у современных растений, каковы вообще направления изменчивости их органов. Для разных типов органов, для разных уровней продвинутости одного органа может потребоваться свой набор модусов, и совершенно не очевидно, что удастся редуцировать все эти модусы к очень небольшому числу универсальных преобразований. Учитывая сказанное, можно попробовать проанализировать эволюцию разных органов высших растений.

Эволюция органов

С годами морфология растений все более теряет самостоятельность и соединяется, с одной стороны, с систематикой, а с другой – с изучением морфогенеза (онтогенеза). Этот процесс особенно хорошо виден по учебникам, в заголовках которых хотя и стоит слово «морфология», но содержание книг в равной мере относится и к морфологии, и к систематике (например, [Bierhorst, 1971; Sporne, 1965, 1974, 1975]). В результате остается несколько в стороне сквозной (по всей системе) сравнительный анализ отдельных органов, как это было в работах К.Гебеля, В.Тролля, А.Арбер и других представителей классической морфологии. Вероятно, неслучайно в литературе последних десятилетий нет работ, в которых одновременно на рецентном и ископаемом материале был бы проведен сравнительный анализ листа или семени (подобно тому, как недавно была проанализирована стеллярная организация семенных растений – [Beck et al., 1983]).

Здесь невозможно представить детальный анализ подобного типа. Ниже будут кратко резюмированы лишь некоторые палеоботанические данные по отдельным органам. Акцент будет сделан на преобразования, на которые обычно обращают меньше внимания, но которые представляются важными. Кроме того, нас будет интересовать повторность некоторых типов преобразований на разных уровнях морфологической организации (нечто вроде псевдоциклов), а также все аспекты обратимости преобразований. Эволюция многих морфологических признаков рассмотрена в главах 2–4 «Основ палеоботаники» [Мейен, 19876] и мы не будем повторять сказанное там.

Общий габитус.

Документированная эволюция высших растений начинается с очень мелких форм типа *Cooksonia*, имевших несколько сантиметров в длину. У.Чалонер и А.Ширин [Chaloner, Sheerin, 1979] показали последовательное увеличение размера высших растений в течение девона, а К.Никлас [Niklas, 1982] проанализировал стратегию их ветвления. Увеличение раз-

меров происходило за счет первичных тканей, преимущественно коры, а затем за счет вторичных тканей – и коры (у маноксилических форм), и древесины (у пикноксилических форм). П.Гензель и Г.Эндрюс [Gensel, Andrews, 1984] обратили внимание на то, что ветвление наиболее примитивных высших растений (*Cooksonia*, *Zosterophyllum*, *Sawdonia* и др.) происходило в одной плоскости. Это отражено и в эллиптическом контуре стелы (у *Zosterophyllopsida*). Переход к трехмерному ветвлению, вероятно, произошел независимо в линии, соединяющей *Zosterophyllopsida* с *Lycopodiopsida*, и у *Rhyniales*–*Trimerophytales*. Интенсификация трехмерного ветвления наблюдается в разных филогенетических линиях, но тенденция к двумерности ветвления остается. Вторично двумерное (плагиотропное) ветвление боковых веток наблюдается в самых разных группах. Иногда оно захватывает целую древовидную особь (часть *Psaronius* и *Lepidodendron*). Независимо в разных филогенетических линиях возникало и мутвчатое ветвление, которому, вероятно, предшествовало расположение боковых ответвлений ярусами (как у *Pertica quadrifida*; [Мейен, 1987б, рис. 10, а]). Однако только у *Equisetopsida* мутвчатость приобрела значенне облигатного признака для таксона столь высокого ранга.

Интенсификация роста привела к появлению все более крупных форм. Этот процесс сопровождался как усилением, так и редукцией ветвления. В первом случае появились древовидные формы с кроной (в лесах они образовывали полог). Во втором случае образовывались палкоподобные формы с неветвящимися (как у многих плауновидных типа *Tomiodendron* или *Pleuromeia*, некоторых *Phyllothea* и хвойных *Yuccites*) или слабо ветвящимися стволами. Те же две тенденции отмечаются у растений с толстыми ложными стволами. По-видимому, во всех группах, в которых развились древовидные формы, рано или поздно происходил обратный процесс преобразования крупных древовидных форм в мелкие травянистые, сопровождавшийся редукцией вторичных тканей. Это мы видим у *Isoetales*, *Calamostachyales*, *Polypodiales*, *Pinales* (*Aetophyllum*), покрытосеменных.

По мере того, как происходила дифференциация осей на главные и боковые, развивались разные типы филлотаксиса (стеготаксиса). Правильный филлотаксис независимо появился в разных филогенетических линиях. Появление рядов Фибоначчи в филлотаксисе пока прослежено только в линии от прогимноспермов к голосеменным. У последних исходным типом был, вероятно, филлотаксис 2/5 [Beck et al., 1983].

Происхождение *корней* остается полностью неизвестным, а об эволюции корней можно сказать очень немного. Вероятно, становление корней было скоррелировано с возникновением главной воздушной оси. Не исключено, что у тримерофитовых уже были настоящие корни. Совершенно непонятно, почему у растений, имеющих мезархную и эндархную организацию проводящих пучков стеблей, в корнях наблюдается экзархная метаксилема. Возможно, что экзархная организация первичной ксилемы первична для высших растений, и она лишь удержалась в корнях, тогда как в надземных осях произошел переход к мезархной и эндархной

организациям. Не более понятно и образование корневых волосков. У *Rhynia* и *Horneophyton* есть несептированные ризоиды. У более продвинутых растений ризоиды у спорофитов отсутствуют, но сохраняются на гаметофитах.

Стелярная организация

Ч.Бек с соавторами [Beck et al., 1983] недавно опубликовали очень полный обзор стелярной организации семенных растений, но в этой статье, а также в обзоре [Schmid, 1982–1983] резюмированы данные по эволюции стелярной организации высших растений вообще. Очевидно, что исходным типом стелы была гаплостела (нерасчлененная протостела), но неясно, какой тип гаплостелы — центрархный или экзархный — более примитивен. Стратиграфически раньше всего появляется эллиптическая в сечении стела с нечеткими гнездами протоксилемы по периферии. Округлая в сечении стела с центральной протоксилемой появляется позже и, вероятно, только тогда, когда ветвление стало трехмерным. В дальнейшем происходит расчленение стелы и вскоре — ее медулляция. Расчлененная стела (актиностела) испытывает медулляцию и расчленение, в результате чего возникают многопучковая (кладоксилоидная) стела и эвстела (один круг эндархных или мезархных пучков; часть прогимноспермов и все семенные растения). Считалось, что кладоксилеевым и некоторым голосеменным (*Trigonocarpales*, *Pentoxylales*) свойственна полистелия. В главе 2 «Основ палеоботаники» [Мейен, 1987б] уже говорилось, что у *Trigonocarpales* и *Pentoxylales* действительности стелли эвстелические. Вероятно, что у *Cladoxylales* полистелии также нет. Пока неясно, возникла ли свойственная членистостебельным артростела путем фрагментации актиностелы или преобразования кладоксилоидной стелы. В линии от тримерофитовых к папоротникам медулляция протостелы приводит к образованию сначала сифоноксилической (медуллированная протостела), а затем сифоностелической (амфифлойной) организации. Еще позже в этой линии появляются сначала моноциклическая, а затем полициклическая диктиостела с многочисленными листовыми и веточными прорывами. Более детально стелярная организация здесь не рассматривается, так как это достаточно полно сделано в приведенных обзорах и книгах [Stewart, 1983; Taylor, 1981].

Лист

Палеоботанические данные в общем хорошо согласуются с давним представлением о том, что листья плауновидных (микрофиллы) возникли иначе, чем листья других высших растений (см. [Richardson, 1984]). Однако если микрофиллам можно было противопоставить мегафиллы как морфологически единый тип органа, образовавшийся путем планации и срастания теломов, то теперь ситуация усложнилась. Лист как некий тип органа у неплауновидных растений, потомков тримерофитовых, оказывается, во-первых, полифилетическим, и во-вторых, результатом разных

процессов. Конечные пластинчатые перышки Archacopteridales, вероятно, образовались путем уплощения и срастания конечных стерильных осей, наблюдаемых у Protopteridales, но вполне вероятно, что у Noeggerathiales в образовании листа (типа *Megalopteris* и *Lesleya*) принимала участие вся боковая ветвь последнего порядка. У зигоптериевых и ботриоптериевых папоротников образование пластинчатых перышек произошло независимо и гораздо позже [Galtier, 1981]. Для этих двух групп папоротников характерно присутствие филлофоров помимо черешков и стеблей. Если признать филлофоры как органы *sui generis*, независимого морфологического статуса, то возникает вопрос, в какой мере участвовали филлофоры в становлении вайи папоротников, более продвинутых, чем Botryopteridales. Листья (вайи) примитивных голосеменных, вероятно, вполне сопоставимы с вайями Archaeopteridales, но совершенно неочевидно, что можно гомологизировать расчлененную часть вайи *Lyginopteris* и простую листовую пластинку беннеттита *Nilssoniopteris*. Выше говорилось, что листья кордаитантовых могли образоваться за счет филлодизации – преобразования черешков Lagenostomales. Вполне вероятно филлодийное происхождение листьев некоторых Peltaspermales (например, *Phylladoderma*). Не исключено, что филлодизация происходила и у потомков Trigonocarpaceles. Терминальные перышки цикадовых и беннеттитовых, может быть, соответствуют не перышкам, а черешкам последнего порядка у Trigonocarpaceles. Хотя сейчас рано делать такие утверждения с уверенностью, но саму эту возможность стоит обсудить.

У Lagenostomales и Callistophytales можно различить перистые вайи и чешуевидные катафиллы у их основания [Blanc-Louvel, 1966; Rothwell, 1981]. Неясно, можно ли считать катафиллы этих голосеменных листьями. Однако вполне вероятно, что от катафиллов лагеностомовых произошли стерильные чешуи пазушного комплекса кордаитантовых и далее вегетативные листья хвойных [Meyen, 1984a; Rothwell, 1982]. Если вайи и катафиллы лагеностомовых считать органами *sui generis*, то окажется, что листья хвойных не гомологичны листьям кордаитантовых.

Неясен морфологический статус и листьев покрытосеменных. Исходный тип их – простой нерасчлененный лист с плохо упорядоченным перистым жилкованием (см. гл. 2 [Мейен, 19876]). Какую бы группу голосеменных мы ни брали в качестве возможного предка покрытосеменных, у всех из них жилкование было хорошо упорядоченным. Нельзя исключать возможность, что листья покрытосеменных гомологичны каким-то специализированным листовидным органам голосеменных, например, филлодиям. Таким образом, понятие листа оказывается гораздо более сложным, чем совокупность микрофиллов и макрофиллов. Дать полную классификацию листьев по классам гомологичных органов пока невозможно. Сейчас намечаются следующие типы листьев: микрофильные (энантионного происхождения), планационные, катафильные (сами катафиллы и произошедшие от них нормальные вегетативные листья), филлодии, кладодии. Степень внешнего подобия этих разных по происхождению листьев может быть очень велика.

Спорангий

Происхождение спорангия остается загадкой. У Rhyniales, Trimerophytales и Horneophytopsida стенка спорангия очень напоминает внешнюю зону коры вегетативных осей. Вероятно, предшественниками спорангиев были такие верхушки осей, у которых внутренние зоны коры преобразовались в спорогенную ткань. Сохранение колонки стерильной ткани в спорангиях *Horneophyton* наводит на мысль, что первоначально спорогенная ткань окружала стелу и прилегающий к ней слой коры. Позже образовалась сплошная спорангиальная полость. Дальнейшая эволюция спорангиев касается, главным образом, преобразования спор (см. гл. 2 и 3 [Мейен, 19876]), стенки, механизма для раскрытия, ножки и участия в различных агрегатах. В эволюции стенки можно выделить две тенденции: 1) дифференциацию клеток внешнего слоя стенки с образованием специальных механизмов раскрытия (кольцо, стомий и т.д.) и переход к однослойной стенке; эти преобразования происходят у проптеридофитов и в разных группах птеридофитов; 2) сохранение гомогенности стенки, формирование механизмов раскрытия за счет внутренних слоев (эндотеций и др.); эта тенденция отмечается еще у проптеридофитов (эндотециеподобный слой у *Rhynia major* [Remy, 1978]), сильнее выражена у голосеменных и покрытосеменных.

Ножка спорангия, вероятно, еще никогда не была объектом специального сравнительного исследования, за исключением папоротников, где давно отмечена тенденция к образованию тонкой ножки из одного ряда клеток. Ножка как самостоятельный орган выступает уже у *Zosterophyllopsida*, но здесь боковая ножка еще вполне сопоставима с конечными фертильными веточками тех родов, у которых спорангии апикальные (*Renalia*, *Nothia*). У птеридофитов ножка спорангия уже обретает полную морфологическую самостоятельность. Строение спорангиофоров (т.е. ножки) членистостебельных, хвойных и некоторых других высших растений приобретает важное таксономическое значение. Параллельно с усложнением ножки у птеридофитов и голосеменных растений происходит и ее редукция, во многих группах спорангии снова становятся сидячими. Варьирует и васкуляризация ножки. У папоротников ножка деваскуляризуется, васкуляризация сохраняется или исчезает в разных линиях голосеменных. У тригонокарповых и части каллистофитовых васкуляризация распространяется не только на ножку, но и на стенку спорангия (синангия), а затем васкуляризация может снова исчезать.

Фруктификации

У проптеридофитов можно видеть три основных способа агрегации спорангиев: (1) в фертильных зонах в средней части осей, (2) в терминальных стробиловидных структурах, (3) в уплощенных или трехмерных концентрациях ветвящихся осей (спороклады). В дальнейшем к этим трем типам агрегатов добавляется четвертый – на поверхности уплощенных ор-

ганов (спорофиллов). Эти четыре типа агрегации спорангиев затем повторяются в распределении самих агрегатов спорангиев, а далее в распределении семян, полиспермов, цветков и соцветий. Таким образом, речь идет о четырех главных типах архитектоники фруктификаций. В рамках этих главных типов можно заметить столь же повторяющиеся подчиненные типы (например, расположение спорангиев и более продвинутых фруктификаций на одной стороне оси, на нижней или верхней стороне подстилающего листовидного органа и т.д.). Здесь мы сталкиваемся с явлением, напоминающим псевдоциклы. С другой стороны, параллельно с агрегацией происходила и дезагрегация фруктификаций, которые вновь оказываются разбросанными поодиночке по телу растения.

Об агрегации спорангиев у древнейших высших растений (*Cooksonia*, *Steganotheca*) трудно судить. Фертильные зоны, сложенные только спорангиями (без участия брактеев и спорофиллов), известны у *Zosterophyllopsida*, *Drepanophycales* и членистостебельных, а такие же чисто спорангиальные терминальные стробилы – у *Zosterophyllopsida*, *Barinophytopsida* и членистостебельных. Концентрация спороносных веточек с терминальными спорангиями появляется у *Trimerophytales* (*Psilophyton*, *Pertica*) и характерна для *Zygoteridales*, *Botryopteridales*, *Protopteridiales*, *Protopytales*, *Lagenostomales*, *Calamophytales*, *Arberiales* и других групп. Более продвинутая стадия – облигатная ассоциация спорангиев с определенными вегетативными частями, которые в разной степени отличаются от вегетативных листьев, причем степень этого отличия обратима. Такие более или менее специализированные части можно условно разделить на (1) спорофиллы (органы, несущие сидящие спорангии или спорангиофоры); (2) брактеев (уплощенные межспорангиальные органы); (3) различные обертки, включая индустрии (органы, сопровождающие целый агрегат спорангиев); (4) стерильные придатки, сходные по строению со спорангиофорами, но не несущие спорангиев (стерилизованные спорангиофоры; например, у *Calamophyton*).

Спорофиллы, вероятно, образуются за счет гетеротопии – пересадки спорангиев на вегетативные листья. Такую же пересадку могут испытывать и агрегаты спорангиев. Спорофиллы независимо образовывались в разных группах. В большинстве случаев этот процесс, вероятно, происходил сальтационно (за счет гомеозиса). Пока неизвестно ни одного случая постепенного образования спорофиллов. Предполагалось, что у плауновидных спорангий из бокового положения на стебле перешел сначала в пазуху листа и лишь затем на его пластинку. Считалось, что пазушные спорангии свойственны *Drepanophycus* [Мейен, 19876, рис. 13, к], но сейчас возникают сомнения в правильности этого наблюдения (см. гл. 2 [Мейен, 19876]). Пазушное расположение спорангиев у части *Lycopodium*, по-видимому, возникло вторично. Как уже говорилось в главе 2 «Основ палеоботаники» [Мейен, 19876], переход семян и синангиев с безлистных спорофиллов на листья (т.е. образование филлоспермов и микроспорофиллов) у голосеменных, очевидно, также был сальтационным. Однако образование фертилигеров у *Arberiales*, когда на лист переходили целые

полиспермы и микроспороклады, было постепенным. Умножение же числа фертилигеров и микроспороккладов на подстилающем листе, очевидно, было сальтационным.

После пересадки спорангиев пластинки несущих листьев испытывают преобразования и все больше отличаются от вегетативных листьев. С тем же явлением – постгетеротопным преобразованием несущих листьев – мы сталкиваемся при пересадке на листья спороккладов, микроспороккладов, семян и полиспермов. Постгетеротопные преобразования сыграли огромную роль в эволюции фруктификаций. Сюда относится образование специализированных семяподобных спорофиллов у *Lepidocarpaceae*, стробиллярных фруктификаций *Noeggerathiales*, разнообразных капсул и других семенных органов многих голосеменных. Вполне вероятно, что именно с постгетеротопным преобразованием спорофиллов связано появление семени. У *Archaeopteris* отмечена пересадка спорангиев на перышки, которые при этом довольно сильно модифицируются: у них сильнее расчленяется листовая пластинка [Мейен, 1987б, рис. 35, р–т, ф] и некоторые из перышек становятся чашевидными с сильно расчлененным краем [там же, рис. 35, с]. Нетрудно представить, как из такого чашевидного перышка образуется первичный интегумент. Преобразования испытывают и вегетативные листья, оказывающиеся в соседстве со спорангиями или иными фертильными органами. Таким образом возникают брактей, обвертки, межсеменные чешуи; вероятно сюда же относятся лепестки, чашелистики и тепалии.

Различные вегетативные органы, которые сопровождают спорангии, их агрегаты и иные фруктификации могут вторично дедифференцироваться, обретать сходство с вегетативными листьями, а могут (также вторично) исчезать. Вероятно, это исчезновение может быть сальтационным. Так, если *Equisetaceae* происходит от *Calamostachyales*, то можно предположить вторичное исчезновение брактей в стробилах. Переходных форм, показывающих постепенную редукцию брактей, мы не знаем, возможно, брактей исчезли сальтационно. С другой стороны, постгетеротопное преобразование спорофиллов, филлоспермов и подобных им фертильных органов ведет не только к утрате ими листовидности, но и к некоторому возврату к исходному безлистному фертильному побегу. Вероятно, имеет вторичное происхождение тот резкий диморфизм трофо- и спорофиллов у современных лептоспорангиатных папоротников, когда спорофиллы преобразуются в метельчатый орган с сильно редуцированными листовыми пластинками. Такие безлистные спорофиллы близки по общему облику к безлистным спорокладам примитивных *Botryopteridales* и *Zygopteridales*. Очень ярко проявляются утрата листовидного облика мужских и женских фруктификаций и возвращение к облику первично безлистного органа у микроспорофиллов в линии от *Callistophytales* через *Peltaspermales* к *Ginkgoales* и *Caytoniales*. При этом восстанавливается и трехмерное ветвление фруктификаций, свойственное наиболее примитивным голосеменным.

При образовании фертильных листовидных органов обычно имеет большое таксономическое значение, на какую сторону пересаживаются

спорангии, синангии, семена и полиспермы (краевое положение встречается несравненно реже, чем эпи- и гипофильное). У плауновидных спорофиллы всегда эпифильные, у Polypodiopsida – гипофильные, редко краевые, у Archaeopteridales – краевые или эпифильные, у Noeggerathiales – эпифильные; филлоспермы Callistophytales и кладоспермы Peltaspermales несут семена на нижней стороне, фертилигеры Arberiales – эпифильные. Во всех случаях положение фруктификаций очень устойчивое в пределах таксона.

Преобразования фруктификаций и вегетативных частей в значительной мере повторяют друг друга. Это особенно хорошо видно на кладоспермах Peltaspermales, которые, как и листья, могут быть перистыми, перисто-дихотомическими, с перистым и пальчатым жилкованием цельной пластинки, пельтатными [Meуen, 1984a]. Очевидно, кладоспермы сохранили многие морфогенетические потенции листа.

Среди модусов преобразования фруктификаций несколько особняком стоит *пельтация*, то есть образование щитовидных (пельтатных) структур. Пельтация свойственна также вегетативным частям (пельтатные листья некоторых плауновидных, папоротников и покрытосеменных), индузиям и даже трихомам. Вероятно, пельтация осуществляется в разных типах органов и в разных группах растений по-разному. Считается [Zimmermann, 1959], что пельтатные спорангиофоры членистостебельных образовались путем срастания загнутых ножек спорангиофоров, расположенных пучком (правда, проводящий пучок в щитке спорангиофора *Equisetum* ветвится дважды дихотомически [Bierhorst, 1971]). Щитки микроспорофиллов хвойных, вероятно, образовались из дистальной пластинки путем разрастания пятки. Пельтоиды Peltaspermales скорее всего произошли от билатеральных кладоспермов за счет перемещения ножки кладосперма с краевого положения в центральное.

Вскоре после появления гетероспоровости у высших растений (об этом процессе см. гл. 3 [Мейен, 1987б]) образуются и однополые фруктификации (у плауновидных, голосеменных, позже у членистостебельных). Далее семофилогенетические траектории фруктификаций разного пола нередко совпадали. Единую конструкцию микроспорокладов и ветвистых полиспермов, микроспорофиллов и филлоспермов демонстрируют Callistophytales. В линии от Callistophytales через Peltaspermales к Ginkgoales мужские и женские фруктификации испытывают сходные преобразования. В других случаях мужские и женские фруктификации эволюционировали по существенно разным семофилогенетическим траекториям. У некоторых Lepidosauraceae мегаспорофиллы преобразовались в семяподобные органы, но у микроспорофиллов пластинки не приобрели интегументоподобного облика. Очень сильную морфологическую дивергенцию траекторий мужских и женских фруктификаций демонстрируют арбериевые, тригокарповые, беннеттитовые, часть кордаитантовых, все хвойные.

Однако эта дивергенция семофилогенетических траекторий не была полностью необратимой, можно предполагать, что на разных стадиях эво-

люции, у разных групп растений в отношении тех или иных признаков осуществлялось вторичное схождение семофилогенетических программ разных полов. Речь идет о явлении переноса признаков с одного пола на другой, или *гамогетеротопии* [Meulen, 1984b]. Как уже говорилось, явление гамогетеротопии хорошо известно и детально описано у разных групп животных [Шмальгаузен, 1968]. Важно, что высокая интегрированность онтогенеза у птиц и млекопитающих не мешает гамогетеротопии. Онтогенез индивидов растений значительно менее интегрирован, на что указывают многочисленные случаи нарушения растениями всех трех критериев гомологии (см. выше). Поэтому у растений вполне можно ожидать проявление гамогетеротопии. Между тем сама возможность гамогетеротопии у растений не рассматривалась, поэтому при половом диморфизме фруктификаций переходные ряды всегда выполнялись раздельно для каждого пола.

Очевидно, что продемонстрировать каждый конкретный случай гамогетеротопии на палеоботаническом материале чрезвычайно трудно. Однако по крайней мере одна группа кордаитантовые (см. гл. 2 [Мейен, 1987б]) – демонстрирует такие преобразования фруктификаций, которые невозможно понять, не прибегая к допущению гамогетеротопии. Существенно, что гамогетеротопия проявляется здесь как в общей конструкции фруктификаций (*Cordaitanthaceae*, часть *Ruflogiaceae*), так и в замене семян микроспорангиями (часть *Ruflogiaceae*). То, что в процессе гамогетеротопии семена и микроспорангии могут выступать как взаимозаменяемые единицы, открывает одну очень интригующую возможность, а именно: объяснить происхождение карпели покрытосеменных.

При рассмотрении происхождения покрытосеменных обычно строятся переходные ряды раздельно для мужских и женских генеративных органов. Соответственно, предковая структура карпели изыскивается среди женских фруктификаций голосеменных. До сих пор этот поиск не увенчался успехом (см. гл. 2 [Мейен, 1987б]). Неудача может быть объяснена двояко: 1) искомая женская фруктификация голосеменных принадлежала пока еще неизвестной группе; 2) мы не там ищем решение задачи. Первое объяснение вполне вероятно, но нельзя сбрасывать со счетов и второе объяснение. Если допустить возможность гамогетеротопии при образовании карпели, то надо посмотреть, у каких голосеменных микроспорангии расположены на несущих органах так же, как семена у предполагаемых примитивных покрытосеменных. Такими голосеменными являются беннеттиты. Примечательно, что у беннеттитов синангии сидят на верхней стороне микроспорофиллов. Если семена переместятся на место синангиев, то, очевидно, они окажутся тоже на верхней стороне несущего органа. Плодолистики с таким расположением семян считаются наиболее примитивными среди покрытосеменных. Чтобы можно было реконструировать гамогетеротопическое преобразование, надо иметь подтверждение родства анализируемых групп по другим признакам. Покрытосеменные и беннеттиты обнаруживают сходство в строении стеблей (примечательно, что беннеттитовые стебли рода *Notoxylon* первоначально были отнесены к

покрытосеменным), монокольпатной пыльцы и парацитных устьиц. У беннеттитов фруктификации стробиловидные, сопровождаются оберткой из стерильных чешуй. Оба эти признака можно ожидать у примитивных покрытосеменных. Наконец, семена беннеттитов могут быть как уни-, так и битегмическими, с зародышем, развивающимся до опадения семян, то есть опять же как у покрытосеменных.

* * *

Из приведенных материалов по морфологии разных органов высших растений видно, что типы преобразований у них существенно богаче, чем модусы, допускаемые теломной теорией. По достижении определенного уровня морфологической сложности у высших растений проявляются и новые модусы преобразования. Та морфологическая теория, которая придет на место теломной теории, должна быть гораздо менее ригидной и должна допускать широкий круг морфологических преобразований, многие из которых сейчас почти или полностью выпадают из рассмотрения морфологов и систематиков. К числу этих модусов относятся:

1) дедифференциация органов, в том числе возникновение вторичных постепенных переходов между ранее дискретными типами органов;

2) гетеротопия, которая может захватывать самые разные органы и постгетеротопные преобразования органов;

3) параллельное или дивергентное развитие фруктификаций разного пола. В случае дивергентного развития органы каждого пола эволюционируют по разным морфологическим траекториям. Возможно вторичное схождение этих траекторий, то есть гамогетеротопия;

4) помимо планации, может происходить обратный процесс – появление трехмерной структуры вместо уплощенной;

5) симметризация, диссимметризация и асимметризация органов. Установление различных регулярностей вместо неупорядоченных структур (например, рядов Фибоначчи в филло- и стеготаксисе). Смена типа симметрии органа;

6) возникновение новых органов путем наложения онтогенетических программ («гибридных» органов); такие органы принципиально не могут быть описаны в терминах ранее существовавших органов;

7) повторение близких типов преобразований у органов разных уровней организации; установление вторичного сходства органов разных уровней организации. Сюда относятся псевдоциклы, проявляющиеся у фруктификаций, образование листовидных органов за счет черешков (филлодиев) и стеблей (кладодиев), повторение симметричных преобразований у вегетативных органов и фруктификаций и т.д.;

8) олиго- и полимеризация органов;

9) Детерминация роста или отдельных частей или всей особи, а также вторичная индетерминация.

Приведенные (и другие процессы) могут протекать по-разному: 1) сальтационно или градуалистически; 2) с сохранением или нарушением трех принципов гомологии; 3) направленно или калейдоскопически; 4) необратимо или обратимо.

Литература

- Ахметьев М.А., Братцева Г.М., Гитерман Р.Е., Голубева Л.В. Моисеева А.И.* Стратиграфия и флора позднего кайнозоя Исландии. М.: Наука, 1978. 188 с.
- Бэр К.М.* Об искусственной и естественной классификациях животных и растений // *Анналы биологии.* – 1959. – Т. I. – С. 367–383.
- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. – Л.: Наука, 1987. – 256 с.
- Вахрамеев В.А.* Климаты Северного полушария в меловом периоде // *Палеонтол. журн.* – 1978. – № 2. – С. 3–17.
- Воробьева Э.И.* Филогенетические аспекты палеонтологии // *Журн. общей биол.* 1980. – Т. 41. – С. 507–521.
- Гатицук Л.Е.* Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // *Тр. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Секц. бот.* 1976. Т. 42. – С. 55–130.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.* О соотношении комплексов растительных макро- и микрофоссилий в перми Ангарида // *Палеонтол. журн.* 1980. – №4. С. 114–122.
- Давиташвили Л.Ш. Захарьева-Ковачева К.* Происхождение каменных лесов. – Тбилиси: Мецниереба, 1975. – 195 с.
- Жерихин В.В.* Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // *Н.Н. Смирнов (ред.). Экологическое прогнозирование.* – М.: Наука, 1979. – С. 113–132.
- Жерихин В.В., Расницын А.П.* Биоценотическая регуляция макроэволюционных процессов // *К.Л. Паавер, Т.Я. Сутт (ред.). Микро- и макроэволюция.* – Тарту: Tartu Riiklik Uelikool, 1980. – С. 77–81.
- Зоричева А.И., Седова М.А.* Спорово-пыльцевые комплексы верхнепермских отложений некоторых районов севера европейской части СССР // *Материалы по палинологии и стратиграфии: Сборник статей.* М.: Госгеолтехиздат, 1954. – С. 160–201.
- Катугина Н.С.* Изменение подсемейственного состава хирономид (Diptera, Chironomida) как показатель возможного эвтрофирования водоемов в конце мезозоя // *Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы.* – 1974. – Т. 79. – №6. – С. 45–56.
- Кизильштейн Л.Я., Штицглюз А.Л.* Под микроскопом клеточные структуры современных растений // *Природа.* – 1984. – №6. – С. 77–85.
- Красилов В.А.* О реконструкции вымерших растений // *Палеонтол. журн.* – 1969. – №1. – С. 4–12.
- Красилов В.А.* Палеоэкология наземных растений. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. – 208 с.
- Красилов В.А.* Эволюция и биостратиграфия. – М.: Наука, 1977. – 256 с.
- Красилов В.А., Расницын А.П.* Уникальная находка: пыльца в кишечнике ранне-меловых пилильщиков // *Палеонтол. журн.* – 1982. – №4. С. 83–96.
- Кренке Н.П.* Соматические показатели и факторы формообразования // *Н.П. Кренке (ред.). Феногенетическая изменчивость.* Т. I. – М.: Биол. ин-т им. К.А. Тимирязева, 1933–1935. – С. 11–415.

- Медведева А.М.* Стратиграфическое расчленение нижних горизонтов тунгусской серии методом спорово-пыльцевого анализа. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 92 с.
- Мейен С.В.* Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение и стратиграфическое значение). — М.: Наука, 1966. — 184 с.
- Мейен С.В.* Сравнительно-исторический анализ каменноугольных и пермских флор Евразии // Автореф. дисс. ... докт. геол.-минер. наук. — М., 1969. — 50 с.
- Мейен С.В.* Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. — 1978. Т. 39. — № 4. — С. 495–508.
- Мейен С.В.* Следы трав индейских. — М.: Мысль, 1981. — 159 с.
- Мейен С.В.* Общая палеоботаника (Депонированное приложение к книге: «Основы палеоботаники». М.: Недра, 1987). Рукопись, депонированная в ВИНТИ, №8673–В87. — М., 1987а. — 202 с.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники: Справочное пособие. — М.: Недра, 1987б. 403 с.
- Мейен С.В.* Теоретические проблемы палеоботаники. — М.: Наука, 1990. — 287 с.
- Мужчинкин В.Ф.* Блочность конструкции у млекопитающих на примере семейства ушастых тюленей (Otariidae) // Журн. общ. биол. — 1978. — Т. 39. — №5. С. 777–782.
- Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, папоротники. — М.: Изд-во АН СССР, 1963а. — 698 с.
- Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Изд-во АН СССР, 1963б. — 743 с.
- Ошуркова М.В.* Детальное расчленение угленосных отложений по палеофлористическим данным: Методические рекомендации. — Л.: ВСЕГЕИ, 1981. — 40 с.
- Петухов С.В.* Биомеханика, бионика и симметрия. — М.: Наука, 1981. — 240 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981. — 392 с.
- Плотников В.В.* Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. — 275 с.
- Пономаренко А.Г.* Эволюция экосистем: Основные события // 27-й Международный геологический конгресс. Доклады. Т. 2. — М.: Наука, 1984. — С. 71–74.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. — 610 с.
- Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 1. — М.: ВИНТИ, 1972. — С. 84–169.
- Сладков А.Н.* Введение в спорово-пыльцевой анализ. — М.: Наука, 1967. — 270 с.
- Татаршинов Л.П.* Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн. 1984. — №3. — С. 3–16.
- Тахтаджян А.Л.* Проблемы эволюционной морфологии растений. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. — 214 с.
- Фисуненко О.П.* Закономерности развития каменноугольной флоры и фито-стратиграфическое расчленение среднего карбона Донецкого бассейна // И.И. Горский (ред.). Геология угленосных формаций и стратиграфия карбона СССР. — М.: Наука, 1965. — С. 199–208.

- Фисуненко О.П. Методика и геологическое значение эколого-тафономических исследований (на примере среднего карбона Донбасса) // Автореф. дисс. докт. геол.-минер. наук. – Киев, 1973. – 40 с.
- Чернов Ю.И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами // Ю.И. Чернов (ред.). Фауногенез и филоценогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 154–174.
- Шиоо Шучанг, Гао Янлин. Тектоническая эволюция Тетис-Гималаев в Китае // 27-й Международный геологический конгресс. Доклады. Т. 5. – М.: Наука, 1984. – С. 150–158.
- Шшикин М.А. Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биол. – 1981. Т. 42. – №1. – С. 38–54.
- Шшикин М.А. Онтогенез и естественный отбор // Онтогенез. – 1984. Т. 15. №2. – С. 115–136.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции: Теория стабилизирующего отбора. 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
- Щеголев А.К. Флора на рубеже карбона и перми в Донецком бассейне // И.И. Горский (ред.). Геология угленосных формаций и стратиграфия карбона СССР. – М.: Наука, 1965. – С. 234–244.
- Щеголев А.К. Верхний карбон Северного Кавказа в Зеленчук-Тебердинском междуречье. – Киев: Наукова думка, 1979. – 195 с.
- Arber A. The natural philosophy of plant form. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1950. – XIV+247 pp.
- Asama K. Evolution and phylogeny of vascular plants based on principles of growth retardation. Pt. 7 // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. Ser. C. – 1983. – Vol. 9. – №1. P. 1–21.
- Bachmann K. Evolutionary genetics and the genetic control of morphogenesis in flowering plants // Evol. Biol. – 1983. – Vol. 16. – P. 157–208.
- Banks H.P. The early history of land plants // E.T. Dracke (ed.). Evolution and environment. – New Heaven; L.: Yale Univ. Press, 1968. – P. 73–107.
- Basinger J.F., Dilcher D.L. Ancient dissexual flowers // Science. – 1984. – Vol. 224. – P. 511–513.
- Beck Ch.B. The identity of *Archaeopteris* and *Callixylon* // Brittonia. – 1960. – Vol. 12. – P. 351–368.
- Beck Ch.B. The appearance of gymnosperm structure // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. – 1970. – Vol. 45. – P. 379–400.
- Beck Ch.B., Schmid R., Rothwell G.W. Stelar morphology and primary vascular system of seed plants // Bot. Rev. – 1983. – Vol. 48. – P. 681–815.
- Bertrand P. Contribution à l'étude des Cladoxylées de Saalfeld // Palaeontographica. Abt. B. – 1935. – Bd 80. – S. 101–170.
- Bierhorst D.W. Morphology of vascular plants. – N.Y.: MacMillan, 1971. – 560 p.
- Blanc-Louvel Ch. Étude anatomique comparée des tiges et des pétioles d'une Ptéridospermée du Carbonifère du genre *Lyginopteris* Potonié // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. N. ser. Ser. C: Sci. de la Terre. – 1966. – Vol. 18. – №1. – P. 5–103.

- Boureau Ed.* (ed.). *Traité de paléobotanique*. – Paris: Masson et C^{ie}. T. II. Bryophyta. Psilophyta. Lycophyta. 1967. 845 pp.; T. III. Sphenophyta, Noeggerathiophyta. 1964. 544 pp.; T. IV., f. 1. Filicophyta. 1970. 519 pp.; T. IV, f. 2. Pteridophylla (première partie). 1975. 768 pp.
- Britten B.J., Davidson E.H., Dover G.A., Gallwitz D.F., Garcia-Bellido A., Kafatos F.C., Kauffman S.A., Moritz K., Ohno S., Schmidtke J., Schütz G.* Genomic change and morphological evolution. Group report // *Life Sci. Res. Rep.* – 1982. – №22. – P. 19–39.
- Brooks D.R.* What's going on in evolution? A brief guide to some new ideas in evolutionary theory // *Can. J. Zool.* – 1983. – №61. – P. 2637–2645.
- Burnham R.J., Spicer R.* Preservation of forest litter in volcanoclastic sediments of cl Chichonal, Mexico // *Abstr. of contributed papers and poster session. 2nd Int. Org. Palaeobot. Conf. Edmonton, 1984.* – P. 7.
- Chaloner W.G.* The paleoecology of fossil spores // *Drake E.T. (ed.). Evolution and environment.* – New Heaven; L.: Yale Univ. Press., 1968. – P. 125–138.
- Chaloner W.G., Muir M.* Spores and floras // *D. Murchison, T.S. Westoll (eds.). Coal and coal-bearing strata.* – Edinburgh: Oliver and Boyd, 1968. – P. 127–146.
- Chaloner W.G., Sheerin A.* Devonian macrofloras // *Palaeontol. Spec. Pap.* – 1979. №23. – P. 145–161.
- Chandra S., Surange K.R.* Revision of the Indian species of *Glossopteris* // *B.Sahni Inst. Palaeobot Monogr.* – 1979. – Vol. 2. – P. 1–291.
- Collinson M.E.* Accumulation of fruits and seeds in three small sedimentary environments in Southern England and their palaeoecological implications // *Ann. Bot.* 1983. – №52. – P. 583–592.
- Crepet W.L.* Some aspects of the pollination biology of Middle Eocene angiosperms // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1979. – Vol. 27. – P. 213–238.
- Cridland A.A.* *Amyelon* in American coal-balls // *Palaeontology.* – 1964. Vol. 7. – P. 186–209.
- Davidson E.H.* Evolutionary change in genomic regulatory organization: speculations on the origins of novel biological structure // *Life Sci. Res. Rept.* – 1982. – №22. P. 65–84.
- Delevoryas T.* The Medullosae-structure and relationships // *Palaeontographica. Abt. B.* – 1955. – Bd 97. – S. 114–167.
- Dilcher D.L., Crane P.R.* In pursuit of the first flower // *Nat. Hist.* – 1984. – Vol. 93 (3). – P. 57–60.
- DiMichele W.A.* Arborescent lycopods of Pennsylvanian age coals: *Lepidodendron*, with description of a new species // *Palaeontographica. Abt. B.* 1981. – Bd 175. S. 85–125.
- DiMichele W.A., Phillips T.L.* Arborescent lycopod reproduction and paleoecology in a coal-swamp environment of late Middle Pennsylvanian age (Herrin Coal, Illinois, U.S.A.) // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1985. – Vol. 4. – P. 1–26.
- DiMichele W.A., Phillips T.L., Peppers R.A.* The influence of climate and depositional environment on the distribution and evolution of Pennsylvanian coal-swamp plants // *B.H. Tiffney (ed.). Geological factors and the evolution of plants.* – New Heaven: Yale Univ. Press, 1985. – P. 223–256.

- Dolph G.E., Dilcher D.L.* Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate // *Palaeontographica*. Abt. B. – 1979. – Bd 170. – S. 151–172.
- Doyle J.A., Jardiné S., Doerenkamp A.* *Afropollis*, a new genus of early angiosperm pollen, with notes on the Cretaceous palynostratigraphy and paleoenvironments of Northern Gondwana // *Bull. Cent. Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*. 1982. Vol. 6. – №1. – P. 39–117.
- Draeger K.* Pflanzensociologische Untersuchungen in den Mittleren Essener Schichten des nördlichen Ruhrgebietes // *Forschungsber. Landes Nordrhein-Westf.* 1964. – Bd 1363. – S. 1–295.
- Eggert D.A.* The ontogeny of Carboniferous arborescent Lycopsidea // *Palaeontographica*. Abt. B. – 1961. – Bd 108. – S. 43–92.
- Eggert D.A.* The ontogeny of Carboniferous arborescent Sphenopsida // *Palaeontographica*. Abt. B. – 1962. – Bd 110. – S. 99–127.
- Florin R.* Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaiten // *I. Kgl. Sv. Vetensk.-Akad. Ser. 3.* – 1931. – Bd 10(1). – S. 1–588.
- Florin R.* Die Koniferen des Oberkarbons und des Unteren Perms // *Palaeontographica*. Abt. B. – 1938–1945. – Bd 85. – S. 1–729.
- Florin R.* On Jurassic taxodas and conifers from north-western Europe and eastern Greenland // *Acta Horti Berg.* – 1958. – №17. – S. 257–402.
- Galtier J.* Structure foliaires de fougères et ptéridospermales du Carbonifère inférieur et leur signification évolutive // *Palaeontographica*. Abt. B. – 1981. – Bd 180. – S. 1–38.
- Gaussen H.* L'évolution pseudocyclique // *Ann. biol.* – 1952. – №28. – P. 207–225.
- Gensel P.G.* *Renalia hueberi*, a new plant from the Lower Devonian of Gaspé // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1976. – Vol. 22. – P. 19–37.
- Gensel P.G., Andrews H.N.* Plant life in the Devonian. N.Y. et al.: Praeger Publishers, 1984. – XI+380 pp.
- Givnish T.J.* Ecological aspects of plant morphology: leaf form in relation to environment // *Acta Biotheoretica*. 1978. – №27. – P. 83–142 (suppl.: *Folia Biotheoretica*; №7).
- Gould S.J.* Ontogeny and phylogeny. – Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1977. – XVI+502 pp.
- Gould S.J.* Change in developmental timing as a mechanism of macroevolution // *Life Sci. Res. Rept.* – 1982a. – №22. – P. 333–346.
- Gould S.J.* Punctuated equilibria – a different way of seeing // *New Sci.* 1982b. №1301. – P. 137–141.
- Gould S.J., Eldredge N.* Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // *Paleobiology*. – 1977. – №3. – P. 115–151.
- Grand'Eury C.* Mémoire sur la flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France // *Mém. Acad. Sci., Inst. Natur. France*. 1877. T. 24 (1). P. 1–624.
- Grauvogel-Stamm L.* la flore du grès à *Voltzia* (Buntsandstein supérieure) des Vosges du Nord (France). Morphologie, anatomie, interpretations phylogénique et paléogéographique // *Univ. L.Pasteur de Strasbourg, Inst. Géol.* – 1978. – Mém. 50. – P. 1–225.
- Harris T.M.* The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt. 3. Caytoniales and Bennettitales // *Medd. om Grønl.* – 1932. – Bd 85 (5). – S. 1–133.

- Harris T.M.* The Yorkshire Jurassic flora. II. Caytoniales, Cycadales & Pteridosperms. – London: Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1964. – IX+191 p.
- Harris T.M.* Pollen from fossil cones // *Botanique*. – 1973. – №4. – P. 1–8.
- Harris T.M.* The Yorkshire Jurassic flora. V Coniferales // *Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*. – 1979. – Publ. 803. – P. 1–166.
- Havlena V.* Die zeitgleichen Floren des europäischen Oberkarbons und die mesophile Flora des Ostrau-Karwiner Steinkohlenreviers // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1971. Vol. 12. – P. 245–270.
- Hecht M.K.* Microevolution, developmental processes, paleontology and the origin of vertebrate higher categories // *Colloq. Int. CNRS*. – 1983. – №330. – P. 289–294.
- Hennig W.* Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – Berlin: Dtsch. Zentralverlag, 1950. – 370 S.
- Hickey L.J., Doyle J.A.* Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution // *Bot. Rev.* – 1977. – Vol. 43. – P. 3–104.
- Hughes N.F., Smart J.* Plant-insect relationships in Paleozoic and later time // C.H. Harland et al. (eds.) *The fossil record*. – 1967. – P. 107–115.
- Josten K.-H.* *Neuropteris semireticulata*, eine neue Art als Bindglied zwischen den Gattungen *Neuropteris* und *Reticulopteris* // *Paläontol. Z.* 1962. – Bd 36. S. 33–45.
- Kimura T.* The present status of the Mesozoic land floras of Japan // *Professor Saburo Kanno Memorial Volume*. – 1980. – P. 379–413.
- Krassilov V.A.* Paleocology of terrestrial plants: basic principles and techniques. N.Y.; L.: J.Wiley and Sons, 1975. – 283 pp.
- Leavitt R.G.* A vegetative mutant, and the principle of homoeosis in plants // *Bot. Gaz.* – 1909. – №47. – P. 30–68.
- Lemoigne Y., Iurina A., Snigirevskaya N.* Révision du genre *Callixylon* Zalessky, 1911 (*Archaeopteris*) du Dévonien // *Palaeontographica. Abt. B.* – 1983. – Bd 186. S. 81–120.
- Lignier O.* Essai sur l'évolution morphologique du regne vegetal // *Bull. Soc. Linn. Norm. Ser. 6.* – 1908. – №3. – P. 34–62.
- Lister A.* Evolutionary case histories from the fossil record // *Nature*. – 1984. – №309. – P. 114–115.
- Maheshwari H.K., Meyen S.V.* *Cladostrobus* and the systematics of cordaitalean leaves // *Lethaia*. – 1975. – №8. – P. 103–123.
- McArthur R.H.* Geographical ecology: patterns in the distribution of species. – N.Y. 1972. – 269 pp.
- Meeuse D.D.J.* The homology concept in phytomorphology – some moot points // *Acta bot. neerl.* – 1966. – №15. – P. 451–476.
- Meyen S.V.* Epidermisuntersuchungen an permischen Landpflanzen des Angaragebietes // *Paläontol. Abh. Reihe B.* – 1970. – Bd 3. – S. 523–552.
- Meyen S.V.* Parallelism and its significance for the systematics of fossil plants // *Geophytology*. – 1971a. – №1. – P. 34–47.
- Meyen S.V.* *Phyllotecca*-like plants from the Upper Palaeozoic flora of Angaraland // *Palaeontographica. Abt. B.* – 1971b. – Bd 133. – S. 1–33.
- Meyen S.V.* Plant morphology in its nomothetical aspects // *Bot. Rev.* – 1973a. – №39. – P. 205–260.

- Meyen S.V.* Über die Hypothese der Kontinentaldrift unter dem Aspekt der Paläobotanik von Karbon und Perm // Z. geol. Wiss. Berlin. 1973b. – №1. – S. 415–429.
- Meyen S.V.* Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // Palaeontographica. Abt. B. – 1976. – Bd 157. – S. 112–157.
- Meyen S.V.* An attempt at a radical improvement of suprageneric taxonomy of fossil plants // Phyt. – 1978a. – №1. – P. 76–86.
- Meyen S.V.* Nomothetical plant morphology and the nomothetical theory of evolution: the need for cross-pollination // Acta Biotheoretica. – 1978b. – №27. – P. 21–36 (suppl.: Folia Biotheoretica; №7).
- Meyen S.V.* Permian predecessors of the Mesozoic pteridosperms in Western Angaraland, USSR // Rev. Palaeobot. Palynol. 1979. – Vol. 28. – P. 191–201.
- Meyen S.V.* Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as shown by the fossil record // Bot. Rev. – 1984a. – Vol. 50. – P. 1–111.
- Meyen S.V.* Gamoheterotopy – a probable process in morphological evolution of higher plants // IOP Newsletter. – 1984b. – №25. – P. 4–5.
- Meyen S.V.* Fundamentals of Palaeobotany. – L.; N. Y.: Chapman and Hall, 1987. 432 pp.
- Meyen S.V., Traverse A.* Remove «Form-genus» too! // Taxon. 1981. – №28. P. 595–598.
- Millay M.A., Taylor T.N.* Morphological studies of Paleozoic saccate pollen // Palaeontographica. Abt. B. – 1974. – Bd 147. – S. 75–99.
- Miller C.N.* Current status of Paleozoic Mesozoic conifers // Rev. Palaeobot. Palynol. 1982. – Vol. 37. – P. 99–104.
- Morgan J.* The morphology and anatomy of American species of the genus *Psaronius* // Ill. Biol. Monogr. – 1959. – №27. – P. 1–108.
- Němejc F.* Paleobotanika. – Praha: Nakl. Česk. Akad. Věd. T. I. 1959. 404 s.; T. II. 1963. 529 s.; T. III. 1968. 474 s.; T. IV. 1975. 569 s.
- Niklas K.J.* Simulated wind pollination and airflow around ovules of some early seed plants // Science. – 1981. – №211. – P. 275–277.
- Niklas K.J.* Simulated and empiric wind pollination patterns of conifer ovulate cones (ecology, aerodynamics, wind tunnel, pollen, pine) // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1982. – Vol. 79. – P. 510–514.
- Niklas K.J.* The influence of Palaeozoic ovule and cupule morphologies on wind pollination // Evolution. – 1983. – №37. – P. 148–149.
- Oshurkova M.V.* Paleophytocenogenesis as the basis of a detailed stratigraphy with special reference to the Carboniferous of the Karaganda basin // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1978. – Vol. 25. – P. 181–187.
- Palaeontology of Xizang, Book 5. The series of the Scientific Expedition to the Qinghai-Xizang Plateau. – Beijing: Sci. Press, 1982. – 240 pp.
- Pant D.D., Bhatnagar S.* Intraspecific variation in *Striatites* spores // Paleobotanist. 1971–1973. – Vol. 20. – P. 318–324.
- Pant D.D., Mehra B.* On a cycadophyte leaf, *Pteronilssonsonia gopalii* gen. et sp. nov., from the Lower Gondwanas of India // Palaeontographica. Abt. B. – 1963. – Bd 112. – S. 126–134.

- Pant D.D., Verma B.R.* On the structure of leaves of *Rhabdotaenia* Pant from the Raniganj coalfield, India // *Palaeontology*. – 1963. – Vol. 6. – P. 301–314.
- Phillips T.L.* Stratigraphic occurrences and vegetational patterns of Pennsylvanian pteridosperms in Euramerican coal swamps // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1981. – Vol. 32. – P. 5–26.
- Phillips T.L., DiMichele W.A.* Paleocology of Middle Pennsylvanian age coal swamps in Southern Illinois/Herrin coal member at Sahara mine №6 // K.J. Niklas (ed.). *Paleobotany, Paleocology, and Evolution*. – N.Y.: Praeger, 1981. – P. 231–284.
- Phillips T.L., Peppers R.A.* Changing pattern of Pennsylvanian coal-swamp vegetation and implications of climatic control on coal occurrence // *Int. J. Geol.* 1984. Vol. 3. – P. 205–255.
- Phillips T.L., Peppers R.A., DiMichele W.A.* Stratigraphic and interregional changes in Pennsylvanian coal-swamp vegetation: environmental inferences // *Int. J. Coal Geology*. – 1985. – Vol. 5. – P. 43–109.
- Prigogine I.* From being to becoming: time and complexity in the physical sciences. San Francisco: W.H. Freeman and Co., 1980. – 289 pp.
- Raymond A., Miller D.J.* Shoot-root ratios in Pennsylvanian coal-ball peats // 2nd Int. Org. Paleobot. Conf. Edmonton. Abstr. of contributed papers and poster session. 1984. – P. 35.
- Remane A.* Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichende Anatomie und der Phylogenetik. – Leipzig: Geest and Portig K.G., 1956. – 364 S.
- Remy W.* Der Dehizenszmechanismus der Sporangien von *Rhynia* // *Argumenta Palaeobot.* – 1978. – Vol. 5. – S. 25–30.
- Remy W.* Wechselwirkung von Vegetation und Boden im Paläophytikum // *Festschrift für Gerhard Keller*. – Osnabrück: Wenner, 1980. – P. 43–79.
- Retallack G.J.* Reconstructing Triassic vegetation of Eastern Australasia: a new approach for the biostratigraphy of Gondwanaland // *Alcheringa*. 1977. – №1. P. 247–278.
- Retallack G.J.* Fossil soils: indicators of ancient terrestrial environments // K.J. Niklas (ed.). *Paleobotany, Paleocology, and Evolution*. – N.Y.: Praeger, 1981. – P. 55–102.
- Retallack G.J.* A paleopedological approach to the interpretation of terrestrial sedimentary rocks: the mid-Tertiary fossil soils of Badlands National Park, South Dakota // *Geol. Soc. Amer. Bull.* – 1983a. – Vol. 94. – P. 823–840.
- Retallack G.J.* Paleopedology comes down to Earth // *J. Geol. Educat.* – 1983b. – Vol. 31. – P. 390–392.
- Retallack G.J.* Fossil soils as grounds for interpreting the advent of large plants and animals on land // *Phil. Trans. Roy. Soc. London*. – 1985. – Vol. B309. – P. 105–142.
- Richardson J.B.* Early evolution of leaves // *Nature*. – 1984. – №309. – P. 749–750.
- Rothwell G.W.* The Callistophytales (Pteridospermopsida). II. Reproductive features // *Palaeontographica*. Abt. B. – 1980. – Vol. 173. – S. 85–106.
- Rothwell G.W.* The Callistophytales (Pteridospermopsida): reproductively sophisticated Palaeozoic gymnosperms // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1981. – Vol. 32. – P. 103–121.
- Rothwell G.W.* New interpretation of the earliest conifers // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1982. – Vol. 37. – P. 7–28.
- Sattler R.* Organverschiebungen und Heterotopien bei Blütenpflanzen // *Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. u. Pflanzengeogr.* – 1975. – Bd 95. – S. 256–266.

- Sattler R.* What is theoretical plant morphology? // *Acta Biotheoretica*. 1978. № 27. – P. 5–20. (suppl.: *Folia Biotheoretica*; №7)
- Schopf T.J.M.* Summary of a critical assessment of punctuated equilibria // *Colloq. Int. CNRS*. 1983. – №330. – P. 51–54.
- Schmid R.* The terminology and classification of steles: historical perspective and the outlines of a system // *Bot. Rev.* – 1982–1983. – Vol. 48. – P. 817–931.
- Schweitzer H.-J.* Die Makroflora des niederrheinischen Zechsteins // *Fortschr. Geol. Reinl. Westfal.* 1960. – Bd 6. – S. 1–46.
- Scott A.C.* A review of the ecology of Upper Carboniferous plant assemblages, with new data from Strathclyde // *Palaeontology*. – 1977. – Vol. 20. – P. 447–473.
- Scott A.C.* Sedimentological and ecological control of Westfalian B plant assemblages from West Yorkshire // *Proc. Yorksh. Geol. Assoc.* – 1978. Vol. 41. – Part 4 (33). – P. 461–508.
- Scott A.C.* The ecology of Coal measure floras from Northern Britain // *Proc. Geol. Assoc.* – 1979. – Vol. 90. – P. 97–116.
- Scott A.C., Collinson M.* Investigating fossil plant beds // *Geol. teaching*. 1983. – Vol. 7. – №4. – P. 114–122.
- Scott A.T., Taylor T.N.* Plant/animal interactions during the Upper Carboniferous // *Bot. Rev.* – 1983. – Vol. 49. – P. 259–307.
- Seward A.C.* Fossil Plants. – Cambridge: Cambridge Univ. Press. Vol. I. 1898. 452 pp. Vol. II. 1910. 624 pp.; Vol. III. 1917. 656 pp.; Vol. IV. 1919. 543 pp.
- Seybold A.* Untersuchungen über die Formgestaltung der Blätter der Angiospermen. I // *Bibl. genetica*. – 1927. – Bd 12. – S. 50–53.
- Skog J.E., Banks H.P.* *Ibyka amphikoma* gen. et sp. n., a new protoarticulate precursor from the late Middle Devonian of New York State // *Amer. J. Bot.* – 1973. – Vol. 60. – P. 366–380.
- Smirnov E.* The theory of type and the natural system // *Z. Indukt. Abst. Vererbungslehre*. – 1925. – Bd 37. – S. 28–66.
- Spicer R.A.* Palaeobotanical implications of explosive volcanism: evidence from Mount Saint Helens and El. Chichon // *Abstr. of contributed papers and poster session. 2nd Int. Org. Paleobot. Conf.* – Edmonton, 1984. – P. 40.
- Sporne K.R.* The Morphology of Gymnosperms: the Structure and evolution of Primitive Seed-plants. – London: Hutchinson, 1965. – 216 pp.
- Sporne K.R.* The Morphology of Angiosperms: the Structure and Evolution of Flowering Plants. London: Hutchinson, 1974. 207 p.
- Sporne K.R.* The Morphology of Pteridophytes: the Structure of Ferns and allied Plants. – London: Hutchinson, 1975. – 191 p.
- Sprecher A.* *Le Ginkgo biloba* L. – Genève: Atar, 1907. – 208 pp.
- Stebbins G.L.* Variation and evolution in plants // *Columbia Biol. Ser.* – 1950. Vol. 16. – P. 1–643.
- Stebbins G.L.* Flowering Plants. Evolution above the Species Level. – Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1974. – XVIII+400 p.
- Stebbins G.L.* Perspectives in evolutionary theory // *Evolution*. – 1982. – Vol. 36. – P. 1109–1118.
- Stein W.E., Wight D.C., Beck C.B.* Possible alternatives for the origin of Sphenopsida // *Syst. Bot.* – 1984. – Vol. 9. – P. 102–118.

- Stewart W.N.* Paleobotany and the Evolution of Plants. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1983. – X+405 pp.
- Stidd B.M.* The neotenus origin of the pollen organ of the gymnosperm Cycadeoidea and implications for the origin of higher taxa // Paleobiology. – 1980. Vol. 6. P. 161–167.
- Takhtajan A.L.* Patterns of ontogenetic alterations in the evolution of higher plants // Phytomorphology. – 1972. – Vol. 22. – P. 164–171.
- Taylor T.N.* Paleobotany. An Introduction to Fossil Plant Biology. – N.Y.: McGraw-Hill Book Co., 1981. – XIII+589 p.
- Templeton A.R.* Mechanisms of speciation – a population genetic approach // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1981. – Vol. 12. – P. 23–48.
- Thomas B.A., Brack-Hanes S.D.* A new approach to family groupings in the lycophytes // Taxon. – 1984. – Vol. 33. – P. 247–255.
- Traverse A.* Response of world vegetation to Neogene tectonic and climatic events // Alcheringa. – 1982. – Vol. 6. – P. 197–209.
- Troll W.* Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte // Monogr. Wiss. Bot. Berlin. 1928. – Bd 1. – S. 1–413.
- Troll W.* Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1. Vegetationsorgane. Berlin: Borntraeger, 1937–1939. – 2005 S.
- Valentine J.W.* Determinants of diversity in higher taxonomic categories // Paleobiology. – 1980. – Vol. 6. – P. 444–450.
- Van Steenis C.G.G.J.* Plant speciation in Malesia, with special reference to the theory of nonadaptive salutatory evolution // Biol. J. Linn. Soc. 1969. Vol. 1. P. 97–133.
- Visscher H.* The Permian and Triassic of the kingscourt outlier, Ireland. A palynological investigation related to regional stratigraphical problems in the Permian and Triassic of Western Europe // Geol. Surv. Ireland Spec. Pap. – 1971. – Vol. 1. P. 1–114.
- Voigt W.* Homologie und Typus in der Biologie. – Jena: G.Fischer, 1973. – 132 S.
- Waddington C.H.* New Pattern in Genetics and Development. – N.Y.; L.: Columbia Univ. Press, 1962. – XIV+271 pp.
- Wiley E.O.* Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematic. N.Y.: Wiley, 1981. – XV+439 pp.
- Wiley E.O., Brooks D.R.* Victims of history – a nonequilibrium approach to evolution // Syst. Zool. – 1982. – Bd 31. – S. 1–24.
- Wiley E.O., Brooks D.R.* Nonequilibrium thermodynamics and evolution: a response to Løvtrup // Syst. Zool. – 1983. – Bd 32. – S. 209–219.
- Wolfe J.A.* Palaeoclimatic significance of the Oligocene and Neogene floras of the Northwestern United States // K.J. Niklas (ed.). Paleobotany, Paleoecology, and Evolution. – N.Y.: Praeger, 1981. – P. 79–101.
- Zimmermann W.* Die Phylogenie der Pflanzen. Ein Ueberblick ueber Tatsachen und Probleme. – Jena: Gustav Fischer Verlag, 1930. – 454 S.
- Zimmermann W.* Die Phylogenie der Pflanzen. Ein Ueberblick ueber Tatsachen und Probleme. – Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1959. – XXIV+777 S.
- Zimmermann W.* Die Telomtheorie. – Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1966. – 236 S.