

А.О. ФРОЛОВ*, И.М. МАЩУК*, Л. УРАНБИЛЭГ**

*Институт земной коры СО РАН,
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 128, Россия, frolov88-21@yandex.ru, samaropsis@yandex.ru**Палеонтологический институт МАН,
15160, Улан-Батор, ул. С. Данзанг, 3/1, Монголия, uranbilegl@mas.ac.mn**РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РАЗНООБРАЗИЕ ПАПОРОТНИКОВ РОДА *CONIOPTERIS* (DICKSONIACEAE) В СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ В РАННЕ- И СРЕДНЕЮРСКУЮ ЭПОХИ**

Проведен анализ палеогеографического распространения папоротников рода *Coniopteris* на территории Европы, Центральной Азии и Сибири на протяжении семи веков (с геттангского по батский) ранне- и среднеюрской эпох. Установлено, что в геттангском веке род *Coniopteris* имел широкое распространение от Европы до Южной Сибири. Это может свидетельствовать о его поздне триасовом происхождении. Показано, что в раннеюрскую эпоху центры эволюции рода располагались в Сибирской палеофлористической области: в геттанге и синемюре — в Уральской субпровинции, в плинсбахе и тоаре — в Предъенисейской. Особое внимание уделено распространению *Coniopteris* во время раннеюрского климатического оптимума. Установлено, что в связи с потеплением климата центр эволюции рода сместился на север — в Западную Сибирь, в Предъенисейской и Ангаро-Вилуйской субпровинциях появились мигранты из Европы и Центральной Азии (*Coniopteris burejensis*, *C. maakiana*, *C. murrayana*). Основным путем миграции мог проходить через Тургайский прогиб, связывающий Сибирь и Центральную Азию. Выявлено, что виды *C. kirgisika*, *C. latifolia*, *C. nerifolia*, *C. porcina*, *C. pulcherrima*, *C. spectabilis* и *C. zindanensis* впервые появляются в плинсбахе в Предъенисейской субпровинции, а в Центральную Азию проникают не раньше аалена. Таким образом, данные папоротники не могут рассматриваться в качестве индикаторов раннеюрского потепления на территории Сибирской области, а их появление в аалене в Центральной Азии следует считать свидетельством похолодания. Установлено, что наиболее динамично процессы миграции и вымирания видов *Coniopteris* проявились на севере Сибирской палеофлористической области (Ангаро-Вилуйской субпровинция), где изменения климата сказались наиболее резко.

Ключевые слова: палеофитогеография, центры разнообразия, центры эволюции, миграции, Сибирская область, Евро-Синийская область.

А.О. FROLOV*, I.M. MASHCHUK*, L. URANBILEG**

*Institute of the Earth's Crust, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
664033, Irkutsk, ul. Lermontova, 128, Russia, frolov88-21@yandex.ru, samaropsis@yandex.ru**Institute of Paleontology, Mongolian Academy of Sciences,
15160, Ulaanbaatar, S. Danzan Street, 3/1, Mongolia, uranbilegl@mas.ac.mn**DISTRIBUTION AND DIVERSITY OF *CONIOPTERIS* (DICKSONIACEAE) FERNS IN NORTHERN EURASIA DURING THE EARLY AND MIDDLE JURASSIC**

An analysis is made of the paleogeographical distribution of *Coniopteris* ferns in Europe, Central Asia and Siberia over the course of seven ages (from the Gettangian to the Bathonian) of the Early and Middle Jurassic. It has been established that in the Gettangian the *Coniopteris* had a wide distribution from Europe to Southern Siberia. This may be indicative of its late Triassic origin. It is shown that in the Early Jurassic, the centers of evolution of the genus were located in the Siberian paleofloristic region: in the Hettangian and Sinemurian in the Ural subprovince, and in the Pliensbachian and Toarcian in the Cis-Yenisei subprovince. Particular attention is paid to the distribution of *Coniopteris* during the Early Toarcian climatic optimum. It has been established that due to climate warming, the center of evolution of the genus had shifted toward the north, i. e. to Western Siberia, and migrants from Europe and Central Asia (*Coniopteris burejensis*, *C. maakiana*, and *C. murrayana*) appeared in the Cis-Yenisei and Angara-Vilyui subprovinces. The main migration route could pass through the Turgai trough which connected Siberia and Central Asia. It was revealed that the *C. kirgisika*, *C. latifolia*, *C. nerifolia*, *C. porcina*, *C. pulcherrima*, *C. spectabilis* and *C. zindanensis* species first appear in the Pliensbachian in the Cis-Yenisei subprovince and penetrated into Central Asia no earlier than the Aalenian. Thus these ferns cannot be considered as indicators of the Early Toarcian warming in the territory of the Siberian region, and their appearance in the Aalenian in Central Asia should be regarded as evidence of a cooling. It has been established that

the most dynamic processes of migration and extinction of Coniopteris species manifested themselves in the north of the Siberian paleofloristic region (Angara-Vilyui subprovince) where climate change had the most dramatic effect.

Keywords: paleophytogeography, centers of diversity, centers of evolution, migrations, Siberian region, Euro-Sinian region.

ВВЕДЕНИЕ

Палеофитогеография представляет собой важный инструмент палеоклиматических исследований, а распространение древних растений помогает устанавливать былое единство разобщенных территорий. Данная работа посвящена биогеографии папоротников рода *Coniopteris* (Dicksoniaceae), остатки которых широко распространены в нижнем и среднем отделах юрской системы Европы, Центральной Азии и Сибири. Результаты палеофлористического районирования Евразии показали, что распространение *Coniopteris* связано с потеплением климата в раннем тоаре (~183 млн л. назад) [1, 2].

В статье предлагается детально (по векам) проследить распространение данного рода и динамику его разнообразия в ранне- и среднеюрскую эпохи. В это время в Евразии существовали две палеофлористические области: Евро-Синийская (ЕСО) и Сибирская (СО) (рис. 1). Первая располагалась в поясе субтропического климата и охватывала Европу, юг европейской России, Центральную Азию и Южный Китай. Она включала Европейскую (ЕП), Среднеазиатскую (СП) и Восточно-Азиатскую провинции [1].

СО располагалась в поясе умеренно теплого климата и включала Западно-Сибирскую и Северо-Китайскую провинции. Последняя охватывала Северный и Северо-Восточный Китай и северную часть

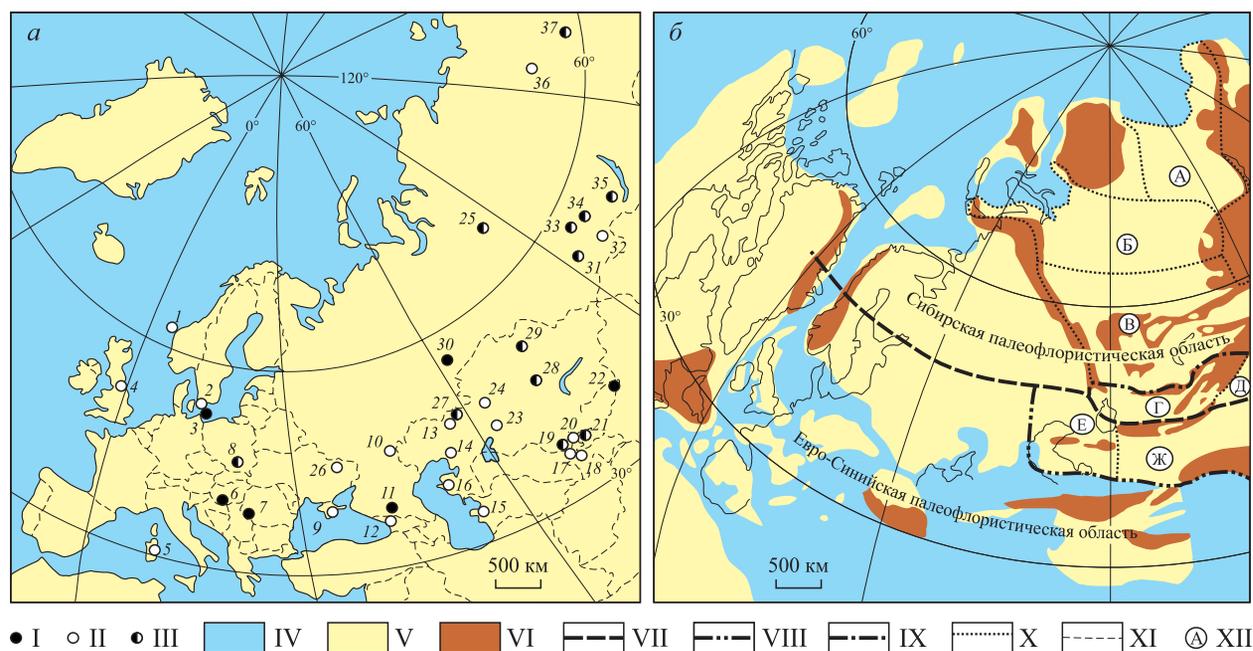


Рис. 1. Местонахождения рода *Coniopteris* (а) и палеофитогеографическое районирование Евразии в ранне- и среднеюрскую эпохи (б) [2].

Местонахождения *Coniopteris*: I — в нижнем отделе юрской системы; II — в среднем отделе юрской системы; III — в нижнем и среднем отделах юрской системы. IV — морские акватории; V — сухопутные равнины; VI — горы и плато. Границы между фитохориями: VII — СО и ЕСО, VIII — ЕП и СП, IX — Западно-Сибирской и Северо-Китайской провинциями, X — границы субпровинций; XI — политические границы, XII — субпровинции: А — Ангаро-Вилойская, Б — Предьенейская, В — Уральская, Г — Ферганская, Д — Ордоская, Е — Закаспийская, Ж — Гиссарская. 1 — Северное море; 2 — Сконе; 3 — о. Борнхольм; 4 — осадочный бассейн Кливленд; 5 — о. Сардиния; 6 — горы Мечек; 7 — угольный бассейн Резит; 8 — Краковская область; 9 — Горный Крым; 10 — Доно-Медведицкие поднятия; 11 — Баксан; 12 — Ткварчели; 13 — р. Илек; 14 — Прикаспийская низменность; 15 — Туаркыр; 16 — Мангышлак; 17 — Гиссарский хребет; 18 — Фан-Ягноб; 19 — Каратау; 20 — Ангрэн; 21 — Ферганская впадина; 22 — Иссык-Кульская впадина; 23 — Южный Тургай; 24 — Северный Тургай; 25 — Западно-Сибирская низменность; угольные бассейны: 26 — Донецкий, 27 — Орский, 28 — Карагандинский, 29 — Майкубенский, 30 — Челябинский, 31 — Кузнецкий, 32 — Улугхемский, 33 — Ачинский, 34 — Канский, 35 — Иркутский, 36 — Ленский, 37 — Южно-Якутский.

Центральной Азии [3]. В составе данной провинции различают Ферганскую и Ордосскую субпровинции. Ферганская (ФС) объединяла территории Ферганской, Иссyk-Кульской впадин и хр. Каратау. Западно-Сибирская провинция разделена на Уральскую (УС), Предьенисейскую (ПС) и Ангаро-Вилуйскую субпровинции (АВС). УС охватывала территории Тургайского, Челябинского, Майкубенского, Карагандинского угольных бассейнов, Киндерлыкской и Алакольской впадин. ПС объединяла территории Западной Сибири, Кузнецкого, Улугхемского, Ачинского и Канского угольных бассейнов. АВС простиралась от Иркутского бассейна на юге до Ленского и Южно-Якутского бассейнов — на севере. При описании распространения рода *Coniopteris* мы оперировали указанными выше фитохориями [2].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Род *Coniopteris* характеризовался максимальным в семействе диксониевых (Dicksoniaceae) разнообразием и насчитывал в ранне- и среднеюрскую эпохи 37 видов. Широкое распространение рода в Европе, Центральной Азии и Сибири (см. рис. 1) делает его благоприятным объектом для биогеографического исследования. Данные о составе рода для каждой фитохории были распределены по семи временным срезам, соответствующим векам (с геттанга по бат). В исследование включены виды, изученные лично авторами статьи или хорошо описанные, изображенные и имеющие надежную привязку к ярусам (см. таблицу).

Топографической основой исследования послужили палеогеографические карты юрского периода [4], по которым отрисованы карты-схемы для семи веков, пригодные для изображения ареалов растений. Теоретической основой исследования стали фундаментальные работы по био-, фито- и палеобиогеографии [5, 6]. С применением точечного метода составлялись карты распространения ископаемого материала. Кроме присутствия вида (при наличии информации) учитывалась частота его находок. Затем проводилась реконструкция ареала вида, отображаемая посредством заливки тем или иным цветом. Она наносилась исходя из представления о целостности первичного ареала и того, что его расширение, связанное с расселением вида, совершается без нарушения этой целостности. Случаи дизъюнктивного распространения рассматривались как явление вторичное, возникающее вследствие локального вымирания соответствующих популяций [6]. Нанесение заливки в тех регионах, где фактических данных недостаточно, допускалось в случаях, когда присутствие здесь данного вида установлено в смежных веках. Отсутствие находок вида в какой-либо части его ареала на протяжении нескольких веков интерпретировалось как локальное вымирание.

Карты распространения рода *Coniopteris* (рис. 2) составлялись путем объединения ареалов видов. Для каждой фитохории строились графики динамики разнообразия рода, на которых, кроме общего количества видов, отражено количество вымерших и появившихся (рис. 3, а). Пространственная и временная локализация пиков разнообразия, отраженных на графиках, позволила выявить центры видового разнообразия. Отдельное место занял вопрос, каким образом формировались пики разнообразия: путем автохтонного видообразования или миграции видов из других фитохорий? Для этого строились графики, отражающие происхождение видов *Coniopteris* (см. рис. 3, б). Сопоставляя между собой данные графики (см. рис. 3), можно расшифровать природу динамики видового разнообразия. Фитохория или ее часть, в пределах которой выявлен пик разнообразия автохтонных видов, принимается в качестве центра эволюции рода. Пики видового разнообразия, образованные за счет появления аллохтонных элементов, указывают на флористические связи между фитохориями.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В первой половине раннеюрской эпохи (геттанг–синемюр) ареал папоротников рода *Coniopteris* охватывал ЕП ЕСО, ФС, УС и ПС СО. В это время он отсутствовал на севере СО (в АВС). В геттанге и синемюре в составе рода *Coniopteris* насчитывалось шесть видов, из которых *C. hymenophylloides* отличался широким распространением. Его находки известны от Восточной Европы до Южной Сибири (см. рис. 2, а). Оставшиеся пять видов — это эндемики: *C. murrayana* обитал в пределах современного угольного бассейна Резит (Румыния), *C. simplex* — в Ферганской впадине, *C. maakiana*, *C. burejensis*, *C. quinquiloba* — Майкубенской впадине. Наибольшее количество эндемиков приходится на Майкубенскую впадину — центр разнообразия рода и, возможно, центр его эволюции (см. рис. 2, а, б). Все указанные выше эндемики, за исключением *C. quinquiloba*, в последующие века расширили свои ареалы (см. таблицу).

С плинсбаха по тоар ареал рода расширился и занял ЕП и СП ЕСО и все субпровинции СО (см. рис. 2, в, г). Его разнообразие возросло до 22 видов. Причем, продолжили существовать все виды, ко-

Распространение представителей рода *Coniopteris* в Европе, Центральной Азии и Сибири в ранне- и среднеюрскую эпохи

Вид	Век						
	Геттанг	Синемюр	Плинсбах	Тоар	Аален	Байос	Бат
<i>C. acutipinnulata</i> Tesl.	—	—	—	—	—	Е	Е
<i>C. bella</i> Harris	—	—	—	—	Е	Е	Е
<i>C. burejensis</i> (Zal.) Sew.	У	У	У	У, П, А	Е, У, П, А	П, А	П, А
<i>C. caspica</i> Kiritch.	—	—	—	—	—	С	С
<i>C. concinna</i> (Heer) Chen, Li et Ren	—	—	—	—	С	С	С
<i>C. depensis</i> E. Leb.	—	—	—	П	П, А	П	П
<i>C. embensis</i> Pryn.	—	—	—	—	Ф, У, П	С, Ф, П	С, П
<i>C. fursenkoi</i> Pryn.	—	—	—	У	Е, С, Ф, У, П, А	С, Ф, У, П	С, У, П
<i>C. hymenophylloides</i> (Brongn.) Sew.	Е, У, П	Е, Ф, У, П	Е, Ф, У, П	Е, С, У, П, А	Е, С, Ф, У, П, А	Е, С, Ф, У, П, А	Е, С, У, П, А
<i>C. iniensis</i> Bistr.	—	—	П	П	—	—	—
<i>C. irkutensis</i> Pryn. emend. Kiritch.	—	—	—	А	А	—	—
<i>C. isfarensis</i> Brick	—	—	—	—	Ф, У	Ф	—
<i>C. jurensis</i> (Golova) Tesl.	—	—	—	—	П	П	П
<i>C. kalinoviensis</i> Bistr.	—	—	—	—	—	П	П
<i>C. kirgisika</i> Brick	—	—	П	П	У, Ф	Ф	—
<i>C. kumbelensis</i> Brick	—	—	—	—	Ф	Ф	—
<i>C. latifolia</i> Brick	—	—	П	П	Ф, У, П, А	С, Ф, П	С, П
<i>C. latilobus</i> Bistr.	—	—	—	—	—	П	П
<i>C. lobata</i> (Oldham) Halle	—	—	—	СА	С, Ф	С, Ф, У, П	Е, С, П
<i>C. maakiana</i> (Heer) Pryn. emend. Kiritch. et Trav.	У	У	У, П	У, П, А	П, А	П, А	П
<i>C. margaretae</i> Harris	—	—	П	П, А	С, П, А	Е, П	—
<i>C. murrayana</i> (Brongn.) Brongn.	Е	Е	Е	Е, П, А	Е, У, П, А	Е, У, П, А	Е, У, П
<i>C. nerifolia</i> Genkina	—	—	—	У, П	С, У, П	Е, С, Ф, У, П	Е, С, У, П
<i>C. obrutschewii</i> (Krasser) Pryn.	—	—	—	—	—	П	—
<i>C. perpolita</i> Aksarin	—	—	—	—	—	П	—
<i>C. porcina</i> Brick	—	—	П	У, П	С, Ф, У, П	С, Ф, У, П	С, У, П
<i>C. pulcherrima</i> Brick	—	—	—	П	С, Ф, У	Ф	Ф
<i>C. quinquiloba</i> (Phill.) Sew.	—	У	У	У	С, Ф, У	С	—
<i>C. sachsii</i> Tesl.	—	—	—	П	П, А	—	—
<i>C. sibirica</i> Pryn.	—	—	—	—	П	П	—
<i>C. simplex</i> (L. et H.) Harris	Ф	Ф, У	Ф, У, П	С, У, П	Е, С, Ф, У, П	Е, С, Ф, У, П	Е, С, У, П
<i>C. snigirevskiae</i> Tesl.	—	—	П	П, А	П	П	П
<i>C. spectabilis</i> Brick	—	—	П	П, А	С, Ф, У, П, А	С, Ф, П	С, П
<i>C. tomiensis</i> Bistr.	—	—	П	П	П	—	—
<i>C. vialovae</i> Tur.-Ket.	—	—	—	—	С	С, У, Ф, П	С, П
<i>C. vsevolodii</i> E. Leb.	—	—	—	—	П	П	П
<i>C. zindanensis</i> Brick	—	—	П	У, П	С, Ф	С, Ф	С

Примечание. Буквами обозначены провинции ЕСО: Е – Европейская, С – Среднеазиатская; субпровинции СО: Ф – Ферганская, У – Уральская, П – Предъенисейская, А – Ангаро-Виллюйская. Прочерк – в данный век указанный вид *Coniopteris* отсутствовал.

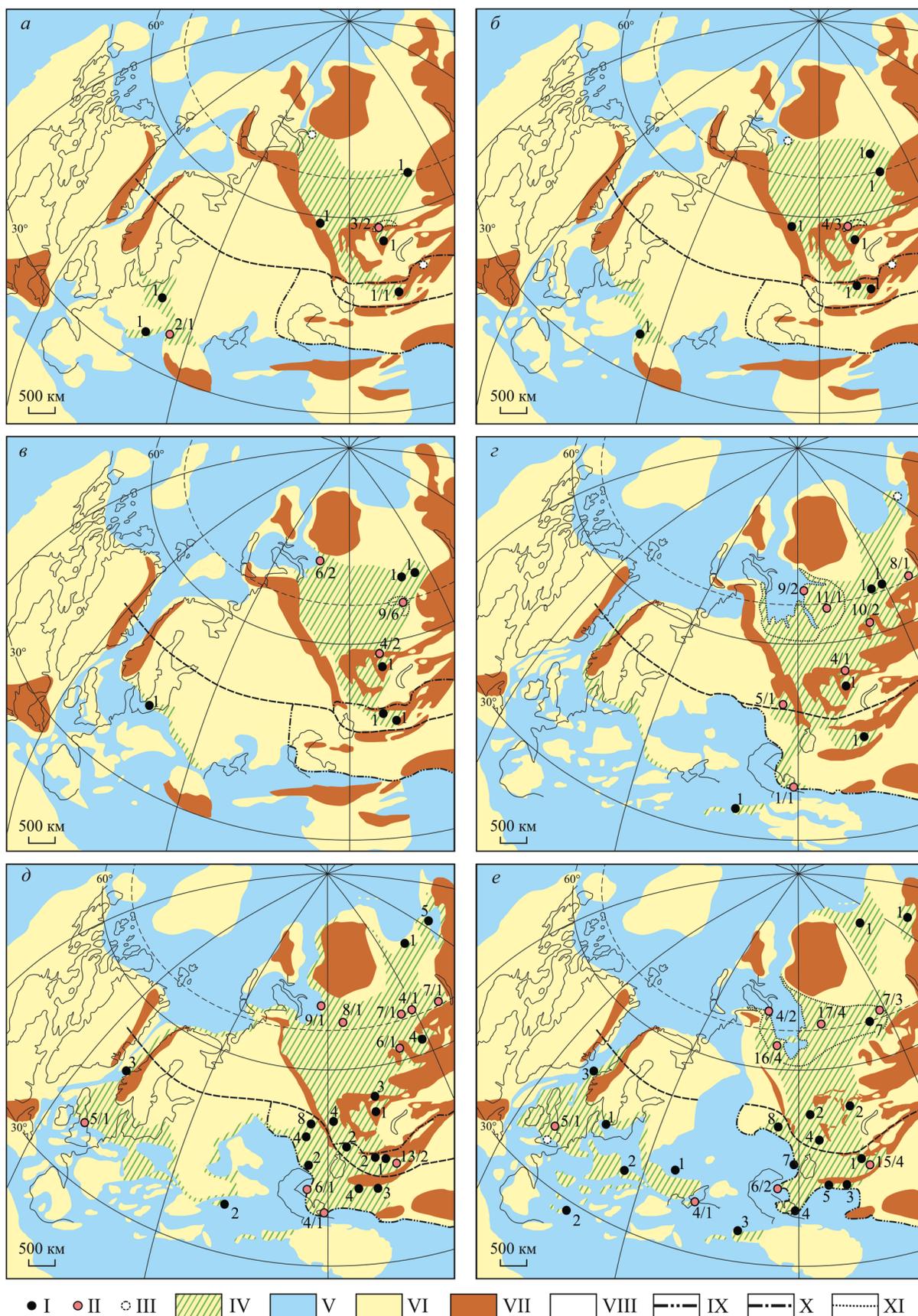


Рис. 2. Ареал рода *Coniopteris* в Европе, Центральной Азии и Сибири в геттанге (а), синемюре (б), плинсбах (в), тоаре (г), аалене (д), байосе–бате (е).

I — вид присутствует, II — вид представлен многочисленными находками, III — вид определен в открытой номенклатуре, IV — реконструкция ареала рода, V — морские акватории; VI — сухопутные равнины; VII — горы и плато. Границы между фитохориями: VIII — СО и ЕСО, IX — ЕП и СП, X — Западно-Сибирской и Северо-Китайской провинциями. XI — границы центров эволюции рода. Арабскими цифрами обозначено количество видов в каждом местонахождении; дроби: в числителе — общее количество видов, в знаменателе — количество эндемиков.

торые были известны до этого времени. Среди них *C. hymenophylloides* имел самое широкое распространение: от нынешнего о. Борнхольм (Дания) до Ангаро-Вилуйского прогиба. В ЕП род был представлен двумя видами: *C. hymenophylloides* и *C. murrayana*, но их ареалы несколько сократились, что связано с трансгрессией моря, охватившей значительные пространства суши, ранее занимаемые этими видами.

В плинсбахе максимальное разнообразие рода (12 видов) наблюдалось в ПС СО (см. рис. 3). Многие виды имели автохтонное происхождение: *C. porcina*, *C. zindanensis* — эндемики Западно-Сибирской равнины, *C. iniensis*, *C. kirgisika*, *C. latifolia*, *C. margaretae*, *C. snigirevskae*, *C. tomiensis* — эндемики Кузнецкого бассейна. Центром эволюции рода являлся Кузнецкий бассейн (см. рис. 2, в).

В тоаре произошло потепление климата, сказавшееся на распространении видов *Coniopteris*. Многие папоротники мигрировали в северном направлении вслед за потеплением. Так, ПС и АВС достигли выходцы из Европы (*C. murrayana*), Урала и Ферганы (*C. burejensis*, *C. maakiana*). В АВС проникли западно-сибирские виды: *C. margaretae*, *C. snigirevskae* и *C. spectabilis*. Увеличение разнообразия в УС (8 видов) и АВС (9 видов) обусловлено появлением мигрантов (см. рис. 3). Возникшие в тоаре эндемики *C. depensis*, *C. pulcherrima*, *C. sachsii* приурочены к Западной Сибири — центру эволюции рода (см. рис. 2, г).

На протяжении среднеюрской эпохи (аален–байос) разнообразие рода *Coniopteris* увеличилось и достигло максимума (см. рис. 3). В аалене максимумы разнообразия *Coniopteris*, наблюдаемые в ЕП (6 видов) и СП (13 видов) ЕСО, в ФС (14 видов) и УС (13 видов) СО, были связаны с похолоданием климата, приведшим к миграции видов с севера на юг. Так, ЕП и СП достигли выходцы из ФС (*C. simplex*) и УС (*C. burejensis*, *C. fursenkoi*, *C. quinquiloba*). Кроме них в СП, ФС и УП появились мигранты из ПС: *C. margaretae*, *C. nerifolia*, *C. porcina*, *C. pulcherrima*, *C. spectabilis*, *C. zindanensis*. В ПС в каждом бассейне существовал свой эндемичный вид: *C. vsevolodii* — в Западной Сибири, *C. tomiensis* — в Кузнецком, *C. jurensis* — в Ачинском, *C. sibirica* — в Канском бассейнах. Однако центры эволюции рода здесь не выделяются. В АВС, несмотря на похолодание, разнообразие рода достигло 11 видов (см. рис. 3) за счет западносибирских мигрантов: *C. depensis*, *C. sachsii* и *C. spectabilis*. Виды *C. hymenophylloides*, *C. burejensis*, *C. maakiana*, *C. latifolia* и *C. fursenkoi* впервые достигли приполярных районов субпровинции. Миграция видов сибирского происхождения на север говорит, что ааленское похолодание не препятствовало их расселению. Однако отсутствие Евро-Синийских видов указывает на вероятное существование климатического барьера.

В байосе повсеместно наблюдалось обновление состава рода *Coniopteris* за счет появления новых видов и вымирания прежних (см. рис. 3). Во второй половине раннего байоса произошло кратковременное потепление климата [7, 8], которое сказалось на распространении кониоптерисов в УС. Исчезли западносибирские виды *C. burejensis*, *C. embensis*, *C. isfarensis*, *C. kirgisika*, *C. latifolia*, *C. pulcherrima*, *C. quinquiloba*, *C. spectabilis*. На смену им из ЕСО пришли *C. lobata* и *C. vialovae*.

Во второй половине байоса климат изменился в сторону похолодания [7]. В это время в ЕСО на смену вымершим *C. fursenkoi*, *C. burejensis* и *C. pulcherrima* пришли *C. embensis*, *C. latifolia*, *C. margaretae* и *C. nerifolia* — мигранты из ПС. В СО так же произошло вымирание кониоптерисов (см. рис. 3). Ареалы ранее распространенных видов *C. kirgisika*, *C. pulcherrima*, *C. isfarensis* сократились, приобрели реликтовый характер и были сосредоточены в Ферганской впадине, ставшей центром разнообразия рода (см. рис. 2, е). В АВС вымерли выходцы из ПС и УС: *C. depensis*, *C. fursenkoi*, *C. latifolia*, *C. margaretae*, *C. sachsii*, *C. spectabilis*. Наблюдаемое здесь резкое снижение разнообразия с 11 до 4 видов (см. рис. 3) обусловлено прохладным климатом [1]. *Coniopteris burejensis*, *C. hymenophylloides*, *C. maakiana*, *C. murrayana* имели устойчивость к сезонным понижениям температуры, свойственным приполярным бассейнам Сибири. Только в ПС *Coniopteris* достиг своего расцвета — 23 вида (см. рис. 3). Такое разнообразие не встречается ни в одной из рассматриваемых фитохорий. Эти изменения связаны с появлением автохтонных видов *C. kalinoviensis*, *C. latilobus*, *C. obrutschewii*, *C. perpolita* и

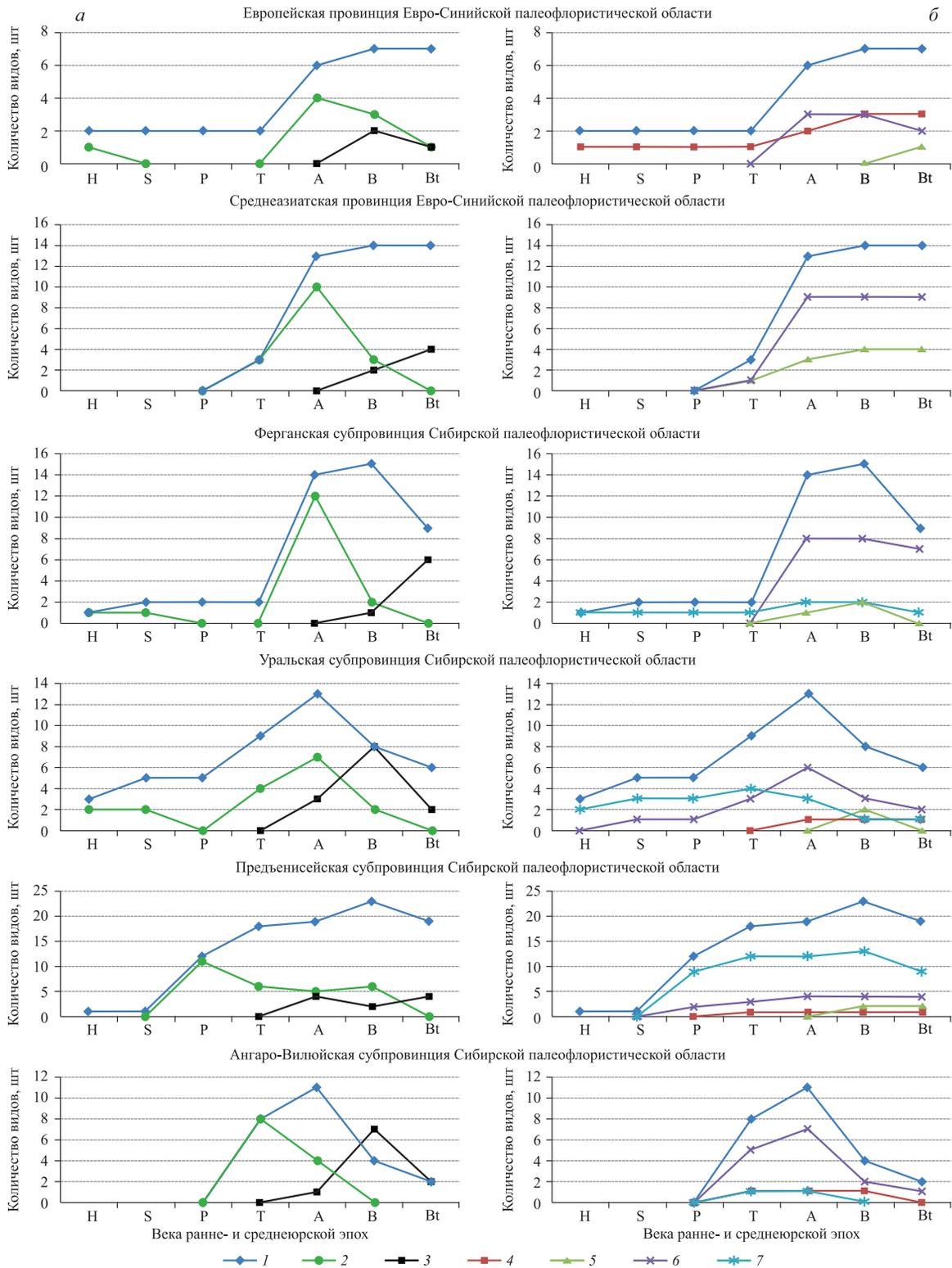


Рис. 3. Графики динамики (а) и генезиса (б) видового разнообразия рода *Coniopteris* в Европе, Центральной Азии и Сибири в ранне- и среднеюрскую эпохи.

Количество видов: 1 — общее, 2 — появившихся, 3 — вымерших; виды, возникшие: 4 — в ЕП ЕСО, 5 — в СП ЕСО, 6 — в СО, 7 — в рассматриваемой субпровинции СО. Века: Н — геттангский, S — синемюрский, P — плинисбахский, T — тоарский, A — ааленский, B — байосский, Bt — батский.

Канском бассейне и Западно-Сибирской низменности. На территории последней располагался центр видового разнообразия (см. рис. 2, e), где обитало 17 видов.

В бате в рассматриваемых фитохориях не было новых (в эволюционном смысле) видов *Coniopteris*, а процесс вымирания усилился (см. рис. 3). Наиболее ярко вымирание проявилось в СП ЕСО и ПС СО. В связи с аридизацией климата в Центральной Азии, начавшейся в бате [1], вымерли *C. kirgisika*, *C. isfarensis*, *C. kumbelensis*, *C. lobata*, *C. embensis*, *C. vialovae*, обитавшие во внутриконтинентальных бассейнах СП. Только в приморских районах СП (Прикаспийская низменность, Мангышлак) разнообразие рода оставалось относительно высоким (6–7 видов). Напротив, в ЕП вымирание было минимальным — исчез один вид *C. margaretae*. На территории СО снижение разнообразия *Coniopteris* связано с похолоданием климата, усиливавшимся в течение раннего–среднего бата [7]. В УС вымерли мигранты из Центральной Азии *C. lobata* и *C. vialovae*, в ПС — *C. margaretae*, *C. sibirica*, *C. obrutschewii* и *C. perpolita*. На приморской равнине Западной Сибири разнообразие рода снизилось несущественно, меньше, чем во внутриконтинентальных районах СП. В АВС вымерли *C. maakiana* и *C. murrayana*, но сохранились *C. burejensis* и *C. hymenophylloides*.

Принято считать, что род *Coniopteris* становится обычным в Евразии со второй половины раннеюрской эпохи [3, 9]. Однако его широкое распространение, наблюдаемое в геттанге (см. рис. 2, a), говорит о более древнем, вероятно поздне триасовом, происхождении. В ряде публикаций [8–10] присутствие в отложениях нижнего тоара ПС видов *C. kirgisika*, *C. latifolia*, *C. nerifolia*, *C. porcina*, *C. pulcherrima*, *C. spectabilis*, *C. zindanensis*, свойственных Центральной Азии, интерпретируется как свидетельство раннеюрского потепления. Если рассмотреть встречаемость этих видов по векам, окажется, что они впервые появляются в плинсбахе в ПС, а в Центральную Азию проникают не раньше аалена (см. таблицу). Очевидно, присутствие этих видов в Центральной Азии следует считать свидетельством ааленского похолодания. Среди кониоптерисов, известных в Сибири, настоящими выходцами из ЕСО являются *C. murrayana*, *C. simplex* и *C. vialovae* (см. таблицу).

Виды *C. hymenophylloides*, *C. latifolia*, *C. lobata*, *C. porcina*, *C. simplex*, *C. spectabilis* и *C. vialovae* имели обширные ареалы, пересекающие несколько климатических поясов, и обладали широкой экологической пластичностью. Виды *C. acutipinnula*, *C. bella*, *C. caspica*, *C. concinna*, *C. isfarensis* и *C. kumbelensis* обитали исключительно в субтропическом поясе, а *C. depensis*, *C. iniensis*, *C. irkutensis*, *C. jurensis*, *C. kalinoviensis*, *C. latilobus*, *C. sachsii*, *C. maakiana*, *C. obrutschewii*, *C. perpolita*, *C. sibirica*, *C. snigirevskiae*, *C. tomiensis* и *C. vsevolodii* приурочены к поясу высокоширотного умеренно теплого климата.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Род *Coniopteris* характеризуется высоким разнообразием и является одним из хорошо изученных и широко распространенных представителей юрской флоры. Это позволило детально (по векам) реконструировать распространение рода в Европе, Центральной Азии и Сибири, выявить центры видового разнообразия и эволюции, а также увязать миграции ряда видов с изменениями климата.

На протяжении ранне- и среднеюрской эпох центр эволюции рода располагался в СО. В геттанге и синемюре новые виды появились в УС, в плинсбахе–байосе — в ПС. Эти наблюдения позволили пересмотреть роль видов *Coniopteris kirgisika*, *C. latifolia*, *C. nerifolia*, *C. porcina*, *C. pulcherrima*, *C. spectabilis*, *C. zindanensis*, появление которых в Западной Сибири использовалось в качестве индикаторов раннеюрского потепления [8–10]. Данные виды впервые появились в плинсбахе в Западной Сибири и отсутствовали в Центральной Азии. На территорию последней они проникли в аалене. Таким образом, виды *Coniopteris kirgisika*, *C. latifolia*, *C. nerifolia*, *C. porcina*, *C. pulcherrima*, *C. spectabilis* и *C. zindanensis* не могут рассматриваться в качестве индикаторов раннеюрского потепления, а их миграция из Сибири в Центральную Азию была обусловлена ааленским похолоданием.

Предложенный в нашей работе подход к детальному (по векам) палеобиогеографическому изучению представителей юрских флор открывает возможности для совершенствования и уточнения имеющихся схем палеофлористического районирования Евразии в юрском периоде. Подобные исследования актуальны для выявления закономерностей динамики таксономического разнообразия, обнаружения центров эволюции таксонов, реконструкции путей их миграции и установления взаимосвязей эволюционных и миграционных процессов с климатическими и геоморфологическими изменениями.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания Института земной коры СО РАН (121042700218-2) и темы Палеонтологического института МАН (ШУСС-2020/46).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вахрамеев В.А. Юрские и меловые флоры и климаты Земли. — М.: Наука, 1988. — 214 с.
2. Фролов А.О., Машук И.М. Юрская флора и растительность Иркутского угольного бассейна. — Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2018. — 541 с.
3. Киричкова А.И., Костина Е.И., Быстрицкая Л.И. Фитостратиграфия и флора юрских отложений Западной Сибири. — СПб.: Недра, 2005. — 378 с.
4. Scotese C.R. Atlas of Jurassic Paleogeographic Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS // The Jurassic and Triassic, Maps 32–42, Mollweide Projection, PALEOMAP Project, Evanston, IL. — 2014. — Vol. 4. — P. 32–42. DOI: 10.13140/-2.1.4850.4321
5. Макридин В.П., Мейен С.В. Палеобиогеографические исследования. Т. 2: Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. Справ. пособие. — М.: Недра, 1988. — С. 5–31.
6. Толмачёв А.И. Введение в географию растений. — Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1974. — 244 с.
7. Ильина В.И. Палинология юры Сибири. — М.: Наука, 1985. — 237 с.
8. Шурыгин Б.Н., Никитенко Б.Л., Девятов В.П. Ильина В.И., Меледина С.В., Гайдебурова Е.А., Дзюба О.С., Казаков А.М., Могучева Н.К. Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Юрская система. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «ГЕО», 2000. — 480 с.
9. Могучева Н.К. Основные фитостратиграфические границы в юре Западной Сибири // Стратиграфия. Геол. корреляция. — 2014. — Т. 22, № 3. — С. 6–13. DOI: 10.7868/S0869592X14030090
10. Тесленко Ю.В. Климат Западной Сибири в юрском периоде // Тр. Института геологии и геофизики СО АН СССР. — Новосибирск, 1963. — Вып. 20. — С. 81–84.

Поступила в редакцию 16.05.2023

После доработки 25.07.2023

Принята к публикации 11.10.2023