

АКАДЕМИЯ  
НАУК  
СССР

**Ж**ИЗНЬ НА ДРЕВНИХ  
КОНТИНЕНТАХ,  
ЕЕ СТАНОВЛЕНИЕ  
И РАЗВИТИЕ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ВСЕСОЮЗНОЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

ЖИЗНЬ НА ДРЕВНИХ  
КОНТИНЕНТАХ,  
ЕЕ СТАНОВЛЕНИЕ  
И РАЗВИТИЕ

ТРУДЫ XXIII СЕССИИ  
ВСЕСОЮЗНОГО  
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО  
ОБЩЕСТВА



ЛЕНИНГРАД  
«НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
1981



3580

В сборнике представлены статьи, в которых освещаются различные аспекты жизни на суше и во внутриконтинентальных водоемах в фанерозое. Рассматриваются вопросы выхода растений на сушу, роли климатических факторов в развитии фауны и флоры, делаются попытки корреляции морских и континентальных отложений. Ряд статей посвящен описанию фаун и флор отдельных регионов, а также развитию некоторых таксонов. Во многих статьях затрагиваются вопросы стратиграфии отложений на основании изучения органических остатков. Уделяется внимание и палеогеографическим реконструкциям на основании анализа различных систематических групп. В некоторых статьях разбираются вопросы межконтинентальных связей отдельных таксонов и филогенетических связей различных семейств. Сборник рассчитан на широкий круг геологов, биологов и палеогеографов.

Ответственные редакторы И.В. ВАСИЛЬЕВ, Л.И. ХОЗАЦКИЙ

Ученые секретари Н.С. ГРОМОВА, Н.И. КОМАРОВА

Редакционная коллегия:

Акад. Б.С. СОКОЛОВ (председатель), Е.А. МОДЗАЛЕВСКАЯ (зам. председателя), И.В. ВАСИЛЬЕВ, В.Н. ВЕРЕШАГИН, Л.М. ДОНАКОВА, Н.В. КРУЧИНИНА, Г.Я. КРЫМГОЛЬЦ, А.Н. ОЛЕЙНИКОВ, Д.Л. СТЕПАНОВ, Л.И. ХОЗАЦКИЙ

## ПРЕДИСЛОВИЕ

На XXIII сессии Всесоюзного палеонтологического общества (21-25 марта 1977 г.) обсуждались проблемы жизни в прошлом на континентах, т.е. на суше, в реках и замкнутых (по большей части пресных) водоемах. Этим вопросам посвящена большая часть докладов, в несколько доработанном виде публикуемых в настоящем сборнике трудов сессии.

Некоторые статьи касаются вопросов соотношения жизни на суше и в море и корреляции морских и континентальных отложений. Рассматривается роль климатических и эдафических факторов в становлении и развитии наземной растительности и проблемы вероятных причин выхода растений на сушу. Ряд статей посвящен описанию наиболее важных систематических групп флоры и фауны. В частности, очень важно для понимания развития палеоландшафтов изучение остатков растений, а также некоторых групп насекомых и позвоночных животных.

Значительную часть сборника занимают палеоботанические статьи. Временной диапазон весьма обширен от девона до неогена. В этих статьях рассматривается вопрос о палеофлористическом районировании в девоне, описываются растительные сообщества среднего карбона, приводятся данные о развитии растительности в перми и триасе. Отмечаются особенности эволюции каменноугольной и пермской флор Ангариды. Ряд статей посвящен также вопросам реконструкции растительного покрова в юре, мелу, палеогене и неогене. На основании изучения отпечатков растений, пыльцы, угольных почек и других остатков рассматриваются важнейшие систематические группы растений, от водорослей до покрытосеменных.

В палеозоологических статьях обсуждаются межконтинентальные и филогенетические связи различных групп, а также их роль для палеогеографических реконструкций. Описываются своеобразные органические остатки вендского возраста, систематическое положение которых пока не до конца выяснено.

Публикуемый материал еще раз показывает исключительно важное значение изучения жизни на древних континентах для гео-

логической практики - стратиграфии, корреляции, геологического картирования и палеогеографических построений.

На сессии было заслушано и обсуждено 52 доклада. Часть из них помещены в данном сборнике, а некоторые по разным причинам (в основном в связи с их опубликованием в других изданиях или не представленных в редколлегию данного сборника) в него не вошли.

Редакционная коллегия выражает свою глубокую благодарность секретарю ВПО Е.И.Титовой и библиотекарю Е.И.Ногиной за большую помощь при подготовке сборника к печати.

Б. С. Соколов

ЖИЗНЬ НА ДРЕВНИХ КОНТИНЕНТАХ,  
ЕЕ СТАНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ  
(Вступительное слово)

С тех пор как на прошлой годичной сессии нашего Общества было принято решение посвятить XXIII сессию ВПО проблеме жизни на древних континентах, многие палеонтологи выражали свое недоумение: не слишком ли сужена тема годичного собрания советских палеонтологов. Я этого не считаю и постараюсь сейчас обосновать свое мнение, хотя отлично понимаю, что специалист по палеонтологии позвоночных, палеозоолог и палеоботаник мог бы произнести более убедительную речь, чем такой типично морской палеонтолог, как я. Но я без особого смущения пользуюсь своим правом на первое слово, так как насколько не сомневаюсь, что полная картина обоснования необходимости такой сессии будет лучшим образом дорисована (а точнее сказать — просто нарисована) самими участниками собрания.

Прежде всего тематическая направленность годичных сессий Общества стала для нас традиционной. Она полностью себя оправдала и стала даже поучительной для деятельности ряда других научных обществ страны. Строгая регулярность сессий, концентрация внимания на одной или очень немногих близких научных проблемах общего значения и приуроченность к дням сессий специализированных коллоквиумов по различным вопросам палеонтологии и биостратиграфии — самые характерные научные и организационные черты наших годичных собраний.

Однако если бы мы задались целью выявить преобладающие тенденции в постановке научных проблем, то увидели бы, что в тематике сессий резко доминировали вопросы морской палеонтологии и различные аспекты изучения беспозвоночных, даже если эта тематика обнималась такими общими направлениями, как биогеография, тафономия и экология, периодичность или этапность в эволюционном процессе, биохронология и т.д.

Устойчивость и преобладающее значение этих тенденций легко понять.

Во-первых, во Всесоюзном палеонтологическом обществе основную часть составляют палеонтологи, связанные с решением различных стратиграфических задач, а классическая стратиграфия с ее канонической иерархией основных подразделений от зоны до группы, с ее методами биостратиграфической корреляции, с при-

вычным статусом стратотипов и стандартных стратиграфических границ, — теснейшим образом связана с изучением нормальных морских отложений. С морских разрезов фактически начинаются все отправные посылки теоретической стратиграфии и почти все практические операции в стратиграфической корреляции, всегда в той или иной мере ориентирующиеся на так называемый международный стратиграфический стандарт. Здесь не место анализировать справедливость или несправедливость такого положения вещей, рассматривать существующие научные подходы (а они весьма многообразны) и давать им оценку — это просто факт, с которым сейчас приходится или необходимо считаться.

Во-вторых, практическая деятельность геологов в большей степени связана с морскими отложениями древних платформенных, геосинклинальных и океанических бассейнов, чем с отложениями континентального происхождения, несмотря на выдающееся значение континентальных бассейнов осадконакопления, особенно в среднем и позднем фанерозое. К тому же континентальные отложения, как это ни парадоксально, нередко с трудом распознаются (а иногда и просто отрицаются) среди отложений древнейших геологических эр и даже раннепалеозойских периодов, хотя первые водно-осадочные породы Земли, безусловно связанные с континентальным сносом, датируются возрастом не менее 3,5 млрд лет.

В-третьих, несмотря на исключительное разнообразие органического мира морских бассейнов геологического прошлого (фауна и флора), первостепенное внимание всегда привлекали массовые скелетные остатки беспозвоночных и именно среди беспозвоночных были выявлены группы животных, которые — не будем опять говорить, обоснованно или необоснованно — завоевали наибольшее доверие среди теоретиков и практиков стратиграфии и стратиграфической палеонтологии и нередко возводятся в привилегированный ранг архи- или ортостратиграфических.

Вероятно, можно назвать и другие причины, вызывающие особую активность исследователей-маринистов, и среди них известное место несомненно имеет чисто психологический фактор — установившееся признание лидерства морских палеонтологов в вопросах прикладной (или, как выражаются американцы, — экономической) палеонтологии и вольное или невольное следование других палеонтологов вкусам и интересам большинства. Но стратиграфическая морская палеонтология — а речь идет о ней — не мода, а давнишнее и главное течение в палеонтологии, практическая эффективность которого была ясна всегда, а фундаментальное теоретическое значение все более четко выявляется в наше время, когда понимание целостности эволюционирующей картины мира, от примитивной Земли до ее современной биосферы с ее сложнейшими связями, осознается более чем когда-либо в прошлом. Все это и объясняет возникшую асимметрию в тематике сессий и наш общий „морской уклон“.

Вместе с тем становление палеонтологии как науки, навсегда связанное с именем Ж.Кювье, возникновение самой эволюционной палеонтологии, что мы справедливо связываем с именем блистательного ученого В.О.Ковалевского, формирование наиболее фундаментальных палеобиологических эволюционных концепций (Л. Долло, Г.Осборн, А.Н.Северцев, И.И.Шмальгаузен и мн.др.) берут начало в изучении древнейших обитателей суши — позвоночных. Палеонтология позвоночных неоспоримо сыграла выдающуюся роль в развитии теоретической палеонтологии, самих основ эволюционизма.

Изучение древних наземных беспозвоночных (включая обитателей внутренних водоемов) не привело к столь ярким палеонтологическим обобщениям фундаментального характера, однако место, которое заняли насекомые в развивающейся биоте Земли, поистине изумительно как по количественному эффекту, так и по тому значению, которое насекомые имели в истории развития другого основного живого компонента суши — растительности. Уместно вспомнить, что в этом году исполняется 100 лет со дня рождения нашего выдающегося палеоботаника М.Д.Залесского.

Палеофитология и палеофлористика вносят совершенно исключительный вклад в развитие всей палеонтологии, в понимание путей и закономерностей эволюционного процесса, в палеобиогеографию суши. От палеофитологии отделился целый ряд самостоятельных научных направлений, среди которых особое место занимает палеопалинология, играющая уже свою роль в биостратиграфии континентальных отложений и особенно в корреляции разнофациальных отложений.

Таким образом, наше обращение к палеонтологической тематике, связанное с развитием жизни в континентальных обстановках геологического прошлого, вполне закономерно. Более того: есть все основания думать, что интерес к этой сфере палеонтологических исследований будет разрастаться, поскольку научное и практическое значение континентальных объектов (изучения) палеонтологии отнюдь не исчерпано. Современный уровень наших знаний в области наук о Земле и жизни позволяет поставить в существенной мере новые вопросы перед палеонтологией позвоночных, палеоботаникой, перед экологией и биогеографией древней суши. Принципиальное научное значение ответов на эти вопросы возможно окажется большим, чем мы сейчас предполагаем, так как речь идет об организмах и их сообществах, среда жизни которых всегда характеризовалась специфическим разнообразием условий, а механизм формирования этих условий, по всей вероятности, всегда был более тонким, чем в морях и океанах прошлого.

Полагаю, что теперь нет уже необходимости доказывать, что эволюция органического мира не является каким-то автономным процессом, независимым от физических параметров окружающей среды, что среда жизни вовсе не пассивный фон, на котором разыгрывался драматический спектакль жизни, поставленный приро-

дой по законам, внутренне свойственным только живому. С самого своего возникновения жизнь была открытой системой, доступной преобразующему влиянию внешних воздействий абиотического и биотического происхождения, действовавших на протяжении сотен миллионов и миллиардов лет — и не хаотически, а направленно, со своими тенденциями, ритмом и периодичностью. Кажется вполне естественным, что в условиях континентального режима все эти влияния должны были сказаться на развитии жизни более ярко, чем в условиях моря.

Я не собираюсь затрагивать эту проблему сколько-нибудь полно и сознательно делаю акцент на факторах окружающей среды, а не на имманентных свойствах живой материи, хотя отлично понимаю сложную целостность функционирования как простейших, элементарных живых систем, так и глобальных экологических систем вообще. Наша тема требует известного вычленения этих факторов, и второе замечание: я затрону лишь некоторые сюжеты — выборочно, но думаю, что не составит труда понять, что и почему я опускаю.

Чем же так специфично характеризуется жизнь на древних континентах? Почему оказалось важным остановить наше внимание на ней?

1. Прежде всего я хочу коснуться климата. Климаты прошлого уже давно перестали быть загадкой. Геология, литология, палеонтология, биogeография и другие науки накопили массу фактов, позволяющих судить о древних климатах Земли, климатической зональности, климатической периодичности (цикличности), сезонности. Палеоклиматология не только стала важной историко-геологической дисциплиной, но и приобрела значение в прогнозировании поисков целого ряда полезных ископаемых. Красноцветы, тиллиты, распространение соле- и угленакопления, рифогенные фации, палеофлористическая зональность и различные проявления сезонности в росте скелета ряда беспозвоночных (особенно кораллов, моллюсков) и в растениях — во многих случаях стали важнейшими индикаторами климатов прошлого, их качественных характеристик и тенденций развития.

Трудно преуменьшить значение климата в развитии, распределении и формировании различных типов фаун и флор на протяжении самого позднейшего отрезка геологической истории Земли — голоценового времени по полноте информации о его изменениях. Для нас это своеобразный палеоклиматологический эталон. Но таким же развивающимся, нестабильным был и доголоценовый климат планеты, хотя ход его изменений был и иным, иной была периодичность, что, впрочем, должно рассматриваться в совершенно другом соотношении с геологическим временем.

В климатах прошлого, как и в современных, много региональной специфики, обусловленной чисто земными причинами — тектоникой, геоморфологией, ландшафтными ситуациями, доминирующими направлениями в движении воздушных и водных масс, их тем-

пературным режимом и т.д. Но главная особенность климата — глобальность его общей структуры, универсальность, а не локальность в развитии общих направлений динамики. Те или иные геосторические поясные или региональные тенденции вносят особые сложности в понимание глобальной характеристики климата, и тем не менее вряд ли можно усомниться в ведущем значении общепланетарных явлений, формирующих общий тип климата на том или ином отрезке геологической истории, как и явлений, влекущих его перестройки. Это представляется главным.

В истории развития органического мира этот процесс затрагивает весь биос планеты, но несомненно наиболее ярким образом он проявляется на континенте, а не в океане, хотя, безусловно, может быть выявлен везде. Континентальная среда геологического прошлого тем самым становится наиболее важным объектом в изучении системы: климат—жизнь.

Эта мысль не нова, но мне хочется подчеркнуть ее исключительную важность, так как в среде геологов, оценивающих роль внешних воздействий на эволюцию жизни, еще немало сторонников примата тектоники, а не климата. Самая мощная из новейших развивающихся геотектонических концепций — мобилистическая, — не идущая в сравнение по силе своего воздействия на геологическую мысль ни с одной другой геотектонической концепцией за всю историю геологии, как мне представляется, не может быть сопоставлена с представлениями о ведущей роли климатических факторов, влиявших шире и глубже на весь ход эволюционного процесса. Непрерывно модернизирующиеся варианты глобальной тектоники литосферных плит очень многое черпают для своего обоснования из палеонтологической истории жизни древних континентов, но для самой этой истории влияние климата, его периодичности и зональности оказывается большим, чем влияние тектонических процессов; последние скорее действуют как дополнительный моделирующий фактор. Я заостряю внимание на этом вопросе, так как мы несомненно нуждаемся в дискуссии по нему.

2. Жизнь на Земле не автономна и потому, что она неразрывно связана с физическим состоянием Земли, с ее геофизическими средами и полями, определенным образом зависимыми, в свою очередь, от того места, которое занимает планета в Солнечной системе. Геологическая история магнитного поля Земли не могла не сказаться на ходе развития живого населения планеты, его распределении. Зависимость жизни от теплового поля совершенно очевидна. Гравитация оказала колоссальное влияние на адаптацию животных и растений, на формирование их морфологических типов. Ход изменения силы тяжести в истории Земли остается предметом исследования и различных допущений, однако вряд ли можно отрицать исторические изменения и в этом явлении, а следовательно и связь изменений с развитием живых организмов.

Представляется, что эти и другие геофизические процессы и состояния физических полей Земли также нашли свое наиболее

яркое отражение в биосферном процессе, раскрываемом на примере жизни в условиях древних континентов и низких слоев атмосферы.

3. В настоящее время достаточно глубоко изучена геохимия современного ландшафта. В ней отражаются некоторые общие геохимические закономерности, но более всего привлекает внимание региональная биогеохимическая специализация. Биологические явления оказываются в теснейшей зависимости от геохимических процессов, происходящих в окружающей среде. Геохимия суши влияла на развитие жизни и в прошлом, но мы пока очень мало знаем об этом.

4. В геологическом прошлом никто не понуждал Землю к повышению ее энергетической производительности. Этим теперь с большой настойчивостью занялся человек. Однако с тех пор как в былых биосферах Земли растительный компонент стал играть существенную роль, а особенно с появлением наземной растительности, количество солнечной энергии, поглощаемой и преобразуемой растительным миром, быстро приобрело грандиозные размеры, хотя и этот процесс шел с определенной направленностью, пульсациями и периодичностью, регулируемые эндогенными процессами, происходившими в земной коре, и процессами преобразования этой энергии уже всем органическим миром.

Энергетическая база эволюции, формировавшаяся на суше, по крайней мере, на протяжении большей части фанерозоя, составляла едва ли не основную долю общего энергетического баланса Земли, поглощаемую процессом эволюции. Таким образом, и с этой точки зрения, роль растительных экосистем суши (фитосферы) была огромной.

5. Более сорока лет тому назад один из выдающихся мыслителей нашего естествознания, создатель гелиобиологии, профессор А.Л.Чижевский писал, что наибольшее влияние на физическую и органическую жизнь Земли оказывают радиации, направляющиеся к Земле со всех сторон Вселенной. Они связывают наружные части Земли непосредственно с космической средой, роднят ее с нею, постоянно взаимодействуют с нею, а потому и наружный лик Земли и жизнь, наполняющая его, являются результатом разностороннего взаимодействия космических сил ... Органическая жизнь только там и возможна, где имеется свободный доступ космической радиации, ибо жить — это значит пропускать сквозь себя поток космической энергии в кинетической ее форме.

Теперь современные достижения радиационной генетики позволяют не только по-новому оценить эти идеи, казавшиеся тогда просто мистическими, но и объяснить механизм многих генетических преобразований, влекущих за собой наследуемые изменения в живых системах.

Ни одна биологическая наука не оказала столь мощного воздействия на эволюционную теорию, как палеонтология. Однако далеко не все ее свидетельства, даже безукоризненные по своей

документации, получили удовлетворительное толкование с позиций только одной этой теории. Сюда относятся: сам факт появления (я даже боюсь сказать возникновения) жизни на Земле, условия и механизм возникновения эукариотических организмов, причины вымирания или значительного обновления органического мира у определенных рубежей геологической истории, синхронность или почти синхронность изменений в заведомо разорванных ареалах и в филогенетически не родственных линиях развития и некоторые другие.

Многие биологические явления геологического прошлого, которые мы воспринимаем как одновременные для всей планеты, не всегда оказываются таковыми при строгом рассмотрении датировок, но вместе с тем несомненно существуют определенные и достаточно ограниченные во времени уровни „сгушения“ планетарных событий. Каждый геолог и палеонтолог без труда их перечислит, поскольку они десятками лет не перестают быть объектами дискуссий и соревнования гипотез, пытающихся объяснить эти события.

На протяжении последних тридцати лет и особенно в последние годы (например, в исследованиях по генетике популяций в СО АН СССР) были получены совершенно бесспорные факты синхронных и параллельных изменений в географически отдаленных и несомненно не соприкасавшихся популяциях. Профессор Ф.Г.Добжанский назвал в свое время эти синхронные изменения генофондов популяций „эволюционными осцилляциями“. Это явление не выходит из рамок микроэволюционного процесса, оно еще не получило вполне удовлетворительного объяснения, но само по себе оно кажется родственным тем явлениям в палеонтологической истории (на уровне видов и более высоких таксонов), которые знаменуют крупные (а иногда критические) рубежи в истории развития органического мира.

Кажется, что только внешние по отношению к живым системам события могли синхронно и в одном направлении воздействовать на них. И трудно представить какой-либо другой источник такого эффективного воздействия на органический мир Земли кроме изменений в солнечной радиации и других видов еще более мощного космического излучения, хотя и действующих постоянно, но подверженных резким колебаниям вплоть до „ударных“. Они-то и могли быть источником крупных событий в развитии жизни и, конечно, также и их проявление в условиях континентальных пространств было особенно значительным.

Вероятно, нет необходимости доказывать, что и развитие климатических процессов в геологическом прошлом, и состояния физических полей Земли, и геохимические процессы на ее поверхности, и космическая радиация, как и сама энергетика общего биосферного процесса были теснейшим образом связаны в своем комплексном влиянии на ход развития органического мира Земли и особенно на органический мир континентов, не защищенный водной оболочкой.

Но когда же этот органический мир континентов начал формироваться? Почти безраздельным господством пользуется представление, что жизнь зародилась в океане и лишь потом завоевала континенты с бесконечным разнообразием их экологических ниш.

Мы, действительно, отлично знаем, что самые древнейшие из позвоночных — гетеростраки были редкими обитателями шельфового мелководья не древнее аренига (ранний ордовик), а с девона дальнейший основной путь эволюции позвоночных был связан с сушей и континентальными бассейнами, хотя время от времени и возникали ветви вторичноводных. Морские беспозвоночные нам хорошо известны по своеобразной вендо-эдиакарской фауне позднего докембрия, но наземные моллюски и членистоногие появились значительно позднее — даже не в раннем палеозое. Водная флора также хорошо известна уже в докембрии и в начале палеозоя, но типично наземными мы считаем лишь псилофитовые растения, появившиеся на суше не позже конца силура, хотя лишайникоподобные растения и грибы возможно уже селились по берегам водоемов с самого начала протерозоя.

Однако в этих фактах еще не заключен окончательный ответ — где же впервые появилась жизнь. На сушу вышли заведомо высокоорганизованные существа, физиологическая система которых требовала защиты от жесткой ультрафиолетовой радиации. Эту защиту в условиях наземной жизни создавал лишь озоновый экран, сформировавшийся не ранее ордовика. Более ранние фазы эволюции животных и растений должны были пройти под защитой водной брони, гасившей губительное воздействие ультрафиолетового излучения. Но самовоспроизводящую жизнь на Земле начали простейшие живые системы прокариот, к которым относятся бактерии и цианобиты, необычайно устойчивые по крайней мере к некоторым видам излучения, как показывают эксперименты с взрывами ядерных устройств.

Если это так, то у нас как будто бы нет оснований окончательно отвергнуть гипотезу о появлении прокариотических протобионтов в условиях континентальной среды архея, — там где радиация и вулканизм не могли играть слишком отрицательную роль в сохранении жизненной активности прокариот, физиологически вероятно достаточно пластичных. Академик Л.С.Берг, кажется, был одним из первых, кто защищал у нас гипотезу континентального происхождения жизни; миграция, по его мнению, шла с континента и жизнь позднее приспосабливалась к условиям пресноводных и морских бассейнов.

Я заканчиваю свою речь упоминанием о гипотезе, впервые высказанной тридцать лет тому назад (1947 г.), не потому, что ее поддерживаю, а потому, что мы все еще не можем ее опровергнуть.

РАЗВИТИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ  
НА ТЕРРИТОРИИ АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ СССР  
(ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ)

В конце мезозоя (меловом периоде), по сравнению с предыдущими эпохами, существенно изменился состав флоры и растительности. Появился новый класс растений – покрытосеменные, представление о появлении и развитии которого мы получаем по отпечаткам растений, семенам, спорам и пыльце.

Выявление исторических корней времени возникновения и мест обитания первых покрытосеменных растений, а также выяснение их эволюции и направления путей завоевания ими континентов издавна привлекали внимание палеоботаников и палинологов.

Несмотря на анализ обширного фактического материала, неоднократно проводившийся различными исследователями, единства мнения при решении этих вопросов не было достигнуто.

Ряд палеоботаников считают, например, что первое присутствие покрытосеменных установлено в интервалах времени: конец перми – начало триаса, другие отмечают их наличие в конце юры – начале раннего мела. Наибольшим информативным материалом располагают палинологические исследования, они позволяют более надежно фиксировать появление и развитие этой группы. Но и у палинологов единого мнения по этому вопросу также нет. Некоторые специалисты отмечают присутствие пыльцы покрытосеменных в низах раннего мела, юры и даже карбона, другие – только в верхних слоях нижнего мела: верхнем апте (редко), нерасчлененном апт-альбе, альбе или нерасчлененном альб-сеномане.

Начиная с аптского века пыльца покрытосеменных растений отмечена в отдельных районах. Это обычно пыльца трехбороздно-порового строения, мелких размеров, причем появление ее наблюдается примерно севернее широты 48°.

Что касается пыльцы *Eucomiidites* и *Clavatipollenites*, появляющихся значительно раньше в истории геологической летописи, их родство с покрытосеменными растениями еще далеко недостаточно аргументировано. Более того, среди палинологов существует весьма распространенное мнение о принадлежности первого из указанных таксонов к голосеменным.

В альбский век покрытосеменные растения уже занимали большие площади, так как пыльца их в спорово-пыльцевых комплексах – единично или в небольшом количестве – встречается постоянно почти во всех регионах азиатской части СССР, а также на всей территории СССР и в большинстве зарубежных стран. Морфологически она мало отличается от пыльцы, выявленной из аптских отложений; это также трехбороздная, трехбороздно-поровая пыльца с гладкой и сетчатой структурой и мелкобугорчатой

скульптурой экзины. Вероятнее всего, она сходна с современными платанами, каштанами, бобовыми, ивовыми и др.

Присутствие в альбских комплексах первых несомненных пыльцевых зерен покрытосеменных (*Tricolpites*, *Tricolporo-pollenites*) знаменует собой начало важного этапа в формировании меловой флоры — становление новой группы растительного царства.

В начальных стадиях этого важного преобразования мезозойской флоры покрытосеменные принимают, как правило, весьма незначительное участие в строении растительного покрова и представлены небольшим количеством видов, принадлежащих малому числу таксонов более высокого ранга. Эта мелкая пыльца трехбороздного или трехбороздно-порового строения и со сравнительно простой структурой (гладкой или слабо орнаментированной) экзины. Распространение ее широко, а систематический состав в пределах различных удаленных друг от друга регионов земного шара весьма близок, если не аналогичен.

В процессе эволюции эта группа пополнилась новыми видами с более сложной структурой экзины, обладающей явно выраженной скульптурой поверхности.

В начале позднего мела, в сеномане, в отдельных районах азиатской части СССР площади, занятые покрытосеменными, увеличились, а состав их стал более разнообразным. В комплексах спор и пыльцы появились новые морфологические типы. Это — крупные трехбороздные формы с негладкой скульптурой экзины типа *Fraxinoipollenites*, а также пыльца, относимая ранее к форма-роду *Gothanipollis*, которая после изучения ее морфологии выделена нами в новый род *Kuprianipollis* и отдельные виды древних протейных. Трехбороздная и трехбороздно-поровая пыльца стала более разнообразной. Отдельными исследователями выделены различные ее виды — *Tricolpites explanatus* (Anders.) Drugg, *Tricolporo-pollenites argaleus* Chmura, *T. megaexactus* Norton и др.

Участие в сеноманских комплексах пыльцы покрытосеменных и ее разнообразие не одинаково на всей рассматриваемой территории. Так, в Средней Азии не наблюдается появления новых групп, по сравнению с альбскими. Также не известны они и на севере. Наибольшее разнообразие их отмечается в Тургайской равнине, в Павлодарском Прииртышье, в некоторых районах юга Западной Сибири и Восточного склона Урала.

В туроне, особенно в позднем, покрытосеменные растения завоевали еще большие площади. В это время покрытосеменные, появившиеся в альбе-сеномане, достигают большого разнообразия (указанные выше роды *Kuprianipollis*, *Proteacidites* и другие представлены большим количеством видов).

Кроме того, появилась новая группа растений, пыльца которых относится к стемме *Normapolles* и *Postnormapolles*. Расселение этой группы не свойственно всей территории советской части Азии. В комплексах турона Средней Азии она отсутствует,

так же как и на севере и Дальнем Востоке. Кроме того, к турону приурочено появление пыльцы ниссоидного типа формальных родов *Holkopollenites*, *Margocolporites* и др. Для туронских комплексов Средней Азии характерно присутствие пыльцы *Tricolpites striatellus*.

О флоре и растительности коньякского века имеются данные лишь по Южному Сахалину и Анадырско-Камчатскому региону, где установлены спорово-пыльцевые комплексы из морских отложений датированных фауной аммонитов. Состав их существенно не отличается от верхнетуронских.

В сантонский и кампанский века наблюдается расцвет своеобразной поздне меловой флоры покрытосеменных. Это флора, судя по палинологическим данным, была представлена пылью видов, которые существовали в сеномане и туроне и, кроме того, к ним добавляется пыльца новых таксонов. Это - ряд видов стеммы *Normapolles* (*Oculopollis principalis*, *Trudopollis pompeckji*, *T.hemimechanicus* и др.) и форма-родов *Aquilapollenites*, *Mancicorpus*; постоянно присутствует пыльца родов *Kuprianipollis*, *Symplocacites* и т.д. и единично появляется пыльца, которая является постоянным компонентом палеоцен-эоценовых комплексов - *Platycarya*, *Hamamelidaceae*, *Araliaceae* и др.

Для этого времени характерна четкая дифференциация флоры. Е.Д.Заклинская, З.К.Пономаренко и другие отмечают, что г.сподствующие в это время растения с пылью *Normapolles* были распространены севернее широты  $40^{\circ}$  и до  $80^{\circ}$  в.д. К востоку от  $80^{\circ}$  в.д. были широко развиты протейные, растения с пылью типа *Aquilapollenites*, *Mancicorpus* и др.

В районах восточной части Западно-Сибирской низменности, Павлодарского Прииртышья и Тургайской равнины наблюдаются представители и тех и других групп. На территории Средней Азии состав покрытосеменных не отличается разнообразием.

Палинологические данные из маастрихтских отложений несколько ограничены, поскольку часто морские фации не содержат спор и пыльцы. На основании имеющихся данных можно сказать, что пыльца ряда таксонов, широко развитая в нижележащих слоях, здесь имела уже ограниченное распространение (это *Kuprianipollis*, *Proteacidites*, *Aquilapollenites* и др.). Но здесь появляются представители родов, которые пользовались широким распространением в палеогене.

Палинологические данные о датском ярусе очень ограничены; отдельные комплексы известны лишь в некоторых районах (Тургайская равнина, Южный Сахалин). Состав их близок к маастрихтским. Представители господствующих родов верхнемеловой флоры существовали и в палеоцене. На рубеже мела и палеогена изменился видовой состав родов поздне меловых покрытосеменных. Многие роды, господствовавшие в позднем мелу, в это время вымерли.

На западе советской части Азии в палеоцене господствовали определенные виды пыльцы стеммы *Normapolles*. На Дальнем Востоке отмечены представители родов *Myrica*, *Ulmoideipites*, *Magnolia*, *Anacolosidites* и др. Единично отмечена пыльца *Mancicorpus* и *Aquilapollenites*.

На территории Средней Азии покрытосеменные имели подчиненное значение, здесь господствовали преимущественно ксерофитные растения (пыльца *Classopollis*), а из покрытосеменных здесь известны представители семейств *Myricaceae*, *Onagraceae*, *Caprifoliaceae*, *Triatriopollenites*, *Anacolosidites* и др.

Эоценовая эпоха для большинства регионов азиатской части СССР характеризуется господством покрытосеменных растений, состав которых полностью изменился, по сравнению с палеоценом.

В это время была развита субтропическая растительность, состоявшая преимущественно из каштанов, каштанопсисов, аралиевых и др. На севере Восточной Сибири помимо пыльцы *Castanea*, *Tricolporopollenites* значительное место занимает пыльца *Ulmoideipites*, *Hamamelidaceae*, *Tiliaceae*, *Psilapollenites* и др. На территории Средней Азии была развита своеобразная растительность, состоящая из пальм, гаммелидовых и растений с пыльцой, относящейся к формальному роду *Pokrovskaja*. Эта растительность была наиболее ксерофитной.

Конец позднего эоцена знаменовался переходным типом флоры от субтропической к умеренной широколиственной, которые господствовали на всей территории Азии в олигоценовую эпоху. На рубеже палеогена и неогена произошло зарождение современных покрытосеменных, которые к концу неогенового периода приобрели современный облик.

В.С. Бочкарев, Н.К. Глушко, С.И. Пуртова,  
Ю.Ф. Широков, Л.Н. Шейко,  
Н.С. Бочкарева, Т.С. Безрукова

#### РОЛЬ КЛИМАТИЧЕСКИХ И ЭДАФИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В СТАНОВЛЕНИИ И РАЗВИТИИ НАЗЕМНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (НА ПРИМЕРЕ ЮРЫ И РАННЕГО МЕЛА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

Большое разнообразие растительных ассоциаций, которые были развиты на территории Западно-Сибирской равнины и в смежных районах, их распространение в значительной степени определяются климатическими и эдафическими условиями, которые получили дополнительное освещение в связи с огромным фактическим материалом, полученным в последние годы главным образом при нефтегазопромысловых работах. Надо оговориться, что наши построения основаны на данных палинологии, а восстановление ассоциаций — на методе актуализма.

3580

Как показатели климата прошлого используются геохимические, минералогические и литолого-фациальные признаки горных пород. Эти признаки являются массовыми и непосредственно отражают основные черты древних климатов. Каждому типу климата свойствен особый тип выветривания, отличающийся по степени и глубине разложения коренных пород, интенсивности распада минеральных соединений, по характеру накопления элювия и осадочных толщ. Литогенетические признаки горных пород позволили установить, что на территории Западной Сибири в ранне-среднеюрское время имели место умеренно-карбонатная (морская) и мезомиктовая угленосная (континентальная) формации. В позднеюрское время в результате обширной трансгрессии на большей части Западно-Сибирской равнины накапливались морские осадки. Различается несколько формаций: формация черных битуминозных аргиллитов, терригенно-известковая (терригенно-известково-мезомиктовая и терригенно-известково-олигомиктовая субформации) и терригенно-полимиктовая пестроцветная формация. В раннемеловое время (берриас-валанжин) продолжается накопление осадков тех же формаций, что и в позднеюрское. К концу валанжина в пределах Западно-Сибирской равнины сложились три основные структурно-фациальные зоны, размещение которых определяли различия в условиях седиментации. В северо-западной части равнины господствовали условия морской среды, восточная часть представляла территорию, временами затопляемую морем. Здесь накапливались преимущественно континентальные осадки опресненных бассейнов или мелководно-морские осадки. На юге равнины господствовали лагунно-континентальные и континентальные условия. Здесь нижнемеловая сероцветная формация в нижней части постепенно переходит в породы терригенно-мезомиктовой пестроцветной и бокситоносной формаций. Анализ формационных признаков дает основание предположить, что на севере Западной Сибири климат был влажным и теплым на протяжении всей юры и валанжина. Значительная, хотя и не полная - нет солей, гипсов, - аридизация климата на юге Западной Сибири началась уже в первой половине поздней юры. В позднеюрское и ранненеокомское время на юге Западной Сибири господствовал жаркий засушливый климат.

Формации готерив-барремского комплекса относятся в основном к формациям гумидного теплового климата; на юге и юго-востоке Западной Сибири в это время продолжал еще существовать жаркий и засушливый климат.

Огромные размеры рассматриваемого региона, условия различных формаций обусловили существование ряда фаций в юрско-неокомское время, что выразилось наличием осадков целого ряда свит. Осадки ранне-среднеюрской эпохи сформировались в свиты: яныманьинскую и тольинскую - в Полярном и Приполярном Зауралье, галкинскую - в среднем и южном Зауралье, глушинскую - в Кулундинском районе, тюменскую - на большей территории равнины, макаровскую и итатскую - на юго-востоке.



Для территории Западно-Сибирской равнины по данным палинологических исследований в ранней-средней юре можно установить следующие растительные ассоциации: 1) гинкгово-хвойные леса с участием беннетитов и цикадовых; 2) папоротниковые заросли; 3) сфагновые болота.

Каждая из приведенных ассоциаций занимала определенную экологическую нишу, соответствующую определенным условиям. Гинкгово-хвойные леса с примесью беннетитовых росли, вероятно, на приподнятых и более сухих участках. В их составе на северо-западе, западе и юго-западе большая доля принадлежала древним хвойным с небольшим участием ногоплодниковых; возможно этот состав частично обусловлен аллохтонным характером спорово-пыльцевых комплексов.

Беннетитовых и цикадовых в этих районах сравнительно немного, в то время как на юго-востоке они многочисленны. Возможно, что здесь они образовывали самостоятельные заросли. Подлесок в таких лесах составляли плауны, селягинеллы и некрупные папоротники. На озерно-аллювиальных равнинах были распространены папоротниковые заросли, в составе которых наряду с кониоптерисами и осмундовыми большую роль играли древние растения: диптериевые, матониевые, мараттиевые, а также папоротники, продуцировавшие споры *Duplexisporites anogrammensis*, *Campotriletes tenellus*, *C. cerebriformis* и др.

Обширные участки на северо-западе и юго-востоке занимали болота, заселенные древними представителями сфагновых мхов, плаунами и некоторыми папоротниками.

За пределами ранне-среднеюрского седиментационного бассейна Западной Сибири с его автохтонной растительностью, далеко на юге и на юго-западе (Алтай, Центральный Казахстан, Тургай и восточный склон Урала) в области плато и денудационных равнин возникли крупные грабен-озера, в осадках которых палинологическим методом установлены преимущественно хвойные и другие растения, произраставшие на скальном грунте за пределами этих озер и болот и не встречающиеся в виде вегетативных отпечатков в этих же отложениях. Местами эти различия в составе растительности выражаются лишь в количественных соотношениях.

Небольшое потепление климата в тоарский век привело к более широкому распространению на северо-западе и западе плиты папоротниковых зарослей, в основном за счет кониоптерисов и осмундовых. Продолжают еще существование и древние папоротники, такие как матонии, диптериевые и др. На юго-востоке плиты это потепление сказывалось еще больше, что вызвало появление в этом районе зарослей хейролепидиевых (пыльца *Classopollis*).

В среднеюрскую эпоху палеогеографическая обстановка на территории Западно-Сибирской равнины была близкой к раннеюрской. На западе и юге, вследствие тектонических опусканий, значительно расширились области аккумуляции и зарождаются новые речные долины. Области сноса нивелируются и их высоты понижаются, в

результате чего на аккумулятивных равнинах, по сравнению с нижнеюрской эпохой, возрастает роль глинистых осадков.

Море затопило наиболее пониженные места Западно-Сибирской плиты (северо-восток). Увеличились площади аллювиальных равнин с озерами и болотами. В связи с этим в растительных фитоценозах господствующее положение приобрели папоротники. Состав их стал богаче за счет развития рода *Coniopteris*. В хвойных лесах сократилось участие древних форм. В сочетании с *Coniopteris* встречались осмундовые, диксониевые, в пониженных местах — плауны, селягинеллы, хвощи, редко — глейхениевые. Коегде произрастали представители хвойных, иногда гинкговые. Такие заросли папоротников занимали все свободные от лесов пространства. На наиболее увлажненных участках и на морских побережьях осмундовые образовывали монодоминантные заросли. В Шаимском районе, очевидно, существовали иные, чем на всей территории, климатические условия, вызвавшие к жизни влаголюбивые травянистые папоротники рода глейхения, которые широкое развитие получили начиная с раннемеловой эпохи. Существуют сфагновые болота со значительным участием осмундовых.

Распространение хвойных лесов в течение описываемого времени еще более сократилось по сравнению с раннеюрской эпохой. На севере и северо-западе возвышенные равнины были покрыты хвойными лесами из представителей сосновых с некоторым участием (особенно в раннемеловое время) сциадопитис, иногда с примесью ногоплодниковых. Более сырые и светлые места в этих лесах, вероятно, занимали гинкговые. На юге и северо-востоке Западно-Сибирской равнины вместо сциадопитис появляются хейролепидиевые, хотя общий состав лесов остается прежним. В редких случаях лесами были заняты приподнятые участки аллювиальных равнин. Подлесок состоял из папоротников кониоптерис, птеридиевых, осмундовых. Травяной покров образовывали плауны и селягинеллевые, редко глейхениевые.

Различия геоботанических областей в ранней-средней юре носили скорее количественный, чем качественный характер, поскольку все основные элементы флоры: папоротники, хвощовые, хвойные, гинкговые и цикадофиты всюду были представлены преимущественно одними и теми же родами. Это относительноеобразие ранне-среднеюрской растительности, несомненно, было связано с малой дифференциацией и контрастностью климата.

По однотипной растительности, существовавшей в среднеюрскую эпоху, трудно выделить какие-либо провинции. Нам лишь представляется интересным своеобразие растительной ассоциации, существовавшей в районе Полярного и Приполярного Урала, где установлена повышенная угленосность в средней юре. Климатические условия здесь, очевидно, были несколько отличными от условий остальной территории. Отличие заключается в более влажном и, возможно, более теплом климате.

Достаточно четкое разграничение провинций начинается с позднеюрской эпохи. В конце батского времени появляются первые, еще незначительные отличия в составе растительных сообществ на юге и на севере. На северо-западе появляются сциадопитисы, сменявшиеся к югу и юго-востоку хейролепидиевыми.

Появление хейролепидиевых и сокращение ареала хвойных лесов, произраставших чаще всего в условиях влажного и умеренно-теплого климата, можно рассматривать как показатели некоторого потепления и осушения климата. В северных районах Западно-Сибирской равнины хейролепидиевых немного, так как здесь влияние аридного пояса почти не сказалось (рис.1).

В позднеюрское время по окраинам Западно-Сибирской равнины формируются пестроцветные осадки: коскульская свита, юконская толща и другие, а большая часть территории занята морем, где отлагались темно-серые, почти черные аргиллиты, алевролиты зеленовато-серые, серые с прослоями ракушняка в западной части. Часто осадки содержат глауконит; в верхней части верхней юры многие отложения битуминозны. Пестроцветность континентальных осадков, известковистость морских говорят о теплом и жарком климате в это время.

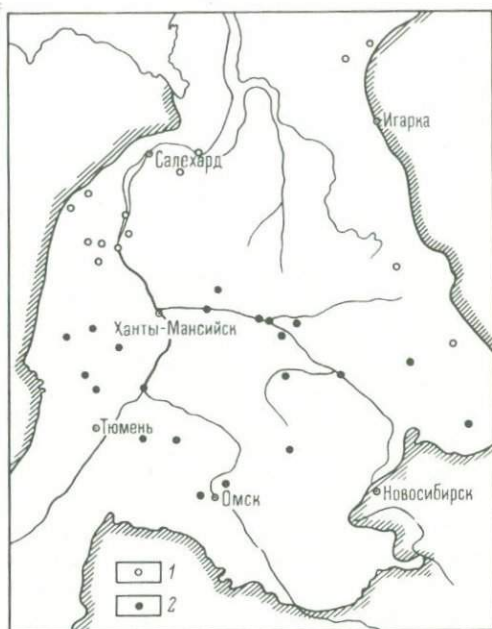
На территории Западно-Сибирской равнины развивается растительность двух ботанико-географических провинций: Индо-Европейской и Сибирской [1, 2].

Начиная с келловей все более существенную роль приобретают хейролепидиевые (пыльца *Classopollis*). Наиболее обширные заросли их были на юге, юго-западе и юго-востоке. Папоротники росли по долинам рек, хвойные и гинкговые занимали незначительные площади. Территория входила в состав Индо-Европейской области.

На северо-западе хейролепидиевых менее 10% в комплексах, тогда как на юге Березовского района их количество достигает 30-50% в комплексе и еще более - до 88% - в Шаимском районе, в среднем и южном Зауралье [3]. На северо-западе их частично заменили *Sciadopitys* и хвойные - предки сосновых. Больше было здесь и папоротников. Только в Зауралье (в основном на Сев. Сосьве) отмечаются локальные заросли папоротников из семейства диксониевых (споры их определены как *Dicksonia jatrice* Rovn.). На северо-востоке аридность климата сказалась незначительно, поэтому и изменений в составе растительности меньше. Большую роль по-прежнему играли хвойные - представители древних сосновых, папоротники, среди которых\* появляются *Gleichenia*, *Lygodium*, „молодые“ селягинеллы, а основной фон составляют *Coniopteris*, в меньшей мере - *Osmunda* и другие типично юрские представители. Хейролепидиевых на северо-востоке было мало. Северо-западное и северо-восточное побережья позднеюрского моря входили в состав Сибирской флористической области. Наиболее ярко приведенные выше типы растительности выражены в оксфордское и кимериджское время, в волжском веке

Рис.1. Схема распространения пыльцы *Classopollis* в позднеюрских отложениях Западно-Сибирской равнины.

Содержание *Classopollis*: 1 - более 50%;  
2 - менее 50%.



чаще встречаются „молодые“ представители флоры, намечается плавная смена юрской растительности меловой.

В раннемеловое (берриас-валанжинское) время создается довольно сложная палеогеографическая обстановка. Как отмечалось ранее, намечавшаяся в позднеюрскую эпоху обширная морская трансгрессия продолжалась и в берриас-валанжинское время. С другой стороны, на юге плиты сохраняется пояс семиаридного климата. Эти два фактора оказывали существенное влияние на условия осадконакопления и сказались на составе флоры и ботанико-географической зональности всей исследуемой территории. Почти вся Западно-Сибирская равнина остается покрытой морем, и наземные растительные сообщества существовали лишь на ее окраинных частях. Лишь к концу позднего валанжина начинается обмеление и некоторое отступление моря с востока.

Осадки нижней части неокома входят в состав ярротинской, ахской, фроловской, мегионской, куломзинской, тарской, илекской, елогуйской, юрацкой, суходудинской свит. Верхняя часть неокома представлена осадками, составляющими свиты: леушинскую, северососьвинскую, фроловскую, черкашинскую, вартовскую, карбанскую, киялинскую, илекскую, юрацкую, малохетскую.

Многочисленные палинологические данные указывают, что основным типом растительности в берриас-валанжинское время был лесной. Здесь выделяются хвойные леса из представителей сосновых и древних хвойных, хвойные леса с участием подокарпусов, леса из хвойных с участием древовидных папоротников и гинкго.

По берегам обширного морского бассейна в южной половине равнины в зоне влияния аридного климата широкое развитие имели чешуелистные хвойные брахифиллум и пагиофиллум, пыльца которых доминирует в спорово-пыльцевых комплексах. К этому времени они, вероятно, покрывали не только склоны возвышенностей, но и были развиты по берегам моря, потеснив папоротники и другие влаголюбивые растения, господствовавшие еще в ранне-среднеюрское время.

Расположенная на юге низменная денудационная равнина была покрыта редкими хвойными (сосновые) с участием подокарповых и подлеском из папоротников и цикадофитов по пониженным местам. Заметное участие в лесных формациях этой территории принимали гинкговые, селившиеся, вероятно, на аллювиальных почвах по речным долинам. Отсутствие углей и пестроцветный характер осадков указывают на отсутствие густого растительного покрова.

На пониженных участках прибрежной зоны в северо-западной и западной частях, а также к северу от широтного отрезка Оби вдоль восточного побережья, где аридизация влияла меньше или вовсе не сказывалась, чешуелистные хвойные брахифиллум и пагиофиллум встречаются редко или совсем отсутствуют. Их место занимают заросли глейхениевых папоротников с участием осмундовых на северо-западе и западе равнины и осмундовых с редкими включениями глейхений — на северо-востоке. На возвышенной Уральской суше существовали лесные формации, состоявшие из разнообразных голосеменных с незначительной примесью папоротников, представленных в основном кониоптерисами, редкими циатеевыми, схизейными и некоторыми другими папоротниками.

В Усть-Енисейском районе фиксируются папоротниковые заросли, в составе которых заметную роль играли схизейные и диксониевые, входившие, вероятно, также в подлесок и травяной покров хвойных лесов, развитых на примыкавших с востока возвышенных участках суши. Распространение папоротниковых ассоциаций связано с существованием здесь влажного и теплого климата, благоприятного для их развития. Таким образом, состав флоры в рассматриваемое время подтверждает существование двух палеофлористических областей, обусловленных климатом: Сибирской и Индо-Европейской, сформировавшихся еще в позднеюрское время [1, 2]. Граница между ними улавливается по широтному течению р.Оби. Состав флоры (по палинологическим данным) района Широкого Приобья носит смешанный характер, что связано с наличием двух источников сноса, находившихся в разных климатических зонах.

Начавшееся в валанжине обмеление и частичное отступление моря с востока продолжается и в готеривском веке. Море не только мелеет, но и смещается далеко на запад. В барреме его площадь сокращается до минимальных размеров. Сильно расширяется площадь континентального осадконакопления, в связи с чем палеоландшафтная обстановка на Западно-Сибирской плите резко меняет-

ся. Климат в готерив-барремское время существенно смягчается по сравнению с предшествовавшей эпохой. Северная граница субтропического семигумидного климата проходила примерно по 60° северной широты. К северу от нее климат был субтропическим гумидным. Такое положение климатической зональности, показанное коллективом авторов [4], практически совпадает с проведением границ палеофлористической зональности по В.А.Вахрамееву [1, 2].

В поздненеокомское время, когда вышедшие из-под моря обширные территории быстро заселялись наземной растительностью, существовало особенно большое разнообразие фациальных условий, что нашло свое выражение в большом количестве свит и большом разнообразии растительных ассоциаций.

Исследование спорово-пыльцевых комплексов показывает, что различные почвы древних ландшафтных зон имели специфические элементы, отражающие своеобразие различных ассоциаций. Спорово-пыльцевые комплексы прибрежно-континентальных и континентальных осадков верхнего готерива-баррема имеют свои особенности, показывающие, что состав флоры и характер растительности тесно связаны с климатическими и почвенно-ландшафтными условиями. Эти же факторы сказались и на характере осадков. На юге и юго-востоке плиты, где в течение всего неокома господствовал жаркий засушливый климат, отлагались пестроцветные с преобладанием красноцветов осадки киялинской свиты, содержащие обедненные спорово-пыльцевые комплексы. С продвижением на север все меньше и меньше сказывалась аридизация и климат становился более гумидным. Здесь отлагались зеленоцветные осадки, сменяясь далее на севере сероцветными. Показателем гумидности климата является присутствие в осадках (верхняя подсвита вартовской свиты) обугленных растительных остатков и линз угля [5]. В спорово-пыльцевых комплексах также намечаются различия, которые сводятся к постепенному сокращению представителей засухоустойчивых растений (пыльца *Classopollis*) и обогащению влаголюбивыми элементами (споры папоротников, сфагновых мхов). На рис.2 для некоторых районов Западно-Сибирской равнины приведен состав спорово-пыльцевых комплексов с наиболее характерными чертами, которые отражают главным образом специфику условий произрастания материнских растений, а также, но в меньшей степени, условия формирования комплексов.

С учетом древнего ландшафта и состава спорово-пыльцевых комплексов рисуется следующая картина растительности этого времени. Папоротники становятся более многочисленными и разнообразными и играют лесообразующую роль. Основным типом растительности остаются леса, но состав их существенно меняется. Широко распространены в готерив-барреме схизейные. Появляется новый тип темнохвойных лесов, состоящих из ели с участием кедра, подокарпуса и сосны с незначительной примесью таксодиевых. На более открытых и освещенных участках развиваются гинкговые леса. В готериве заросли хвойных брахифиллум и пагиофил-



дум на юге равнины еще сохраняются, в то время как в барреме они встречаются реже.

На окружавших Западно-Сибирскую плиту возвышенностях и денудационных равнинах, а также на водораздельных пространствах озерно-аллювиальной равнины были распространены в основном хвойные леса с участием древовидных папоротников в первом ярусе и более мелких — во втором.

Расположенная на востоке обширная озерно-аллювиальная равнина с многочисленными открытыми и заболоченными водоемами была покрыта папоротниковыми, хвойно-папоротниковыми и хвойно-гинкговыми лесами. О значительной заболоченности этой территории свидетельствуют многочисленные заросли осмундовых, произраставших как по морским побережьям, так и вокруг внутриконтинентальных водоемов. Часто в таких зарослях существенную роль

---

Рис. 2. Состав спорово-пыльцевых комплексов готерив-баррема некоторых районов Западно-Сибирской равнины.

1 — спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием спор сем. *Gleicheniaceae* со значительным участием *Schizaeaceae*; 2 — спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием спор сем. *Gleicheniaceae*; 3 — спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием спор сем. *Schizaeaceae* и *Leiotriletes* и значительным участием *Gleicheniaceae*; 4 — спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием или пыльцы (сем. *Pinaceae*, *Classopollis*) или спор (*Leiotriletes*, *Gleicheniaceae*); 5 — спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием спор группы *Leiotriletes* и сем. *Schizaeaceae*; 6 — спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием *Leiotriletes* и *Gleicheniaceae*; 7 — спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием спор сем. *Schizaeaceae* или группы *Leiotriletes*. Много пыльцы *Ginkgo*, *Pinaceae*, *Classopollis*; 8 — спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием или спор (*Leiotriletes* с участием *Gleicheniaceae*, *Schizaeaceae*) или пыльцы (*Pinaceae*, *Ginkgo*, *Classopollis*); 9 — спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием спор (*Leiotriletes* и *Schizaeaceae*). Много пыльцы *Ginkgo*, *Pinaceae* с участием *Classopollis*; 10 — спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием пыльцы голосеменных; 11 — спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием спор сем. *Schizaeaceae* и *Leiotriletes*. Много пыльцы *Ginkgo* и *Pinaceae*; 12 — спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием спор *Leiotriletes* и значительным участием спор сем. *Schizaeaceae*. Много пыльцы *Pinaceae* и *Ginkgo*; 13 — пестроцветная толща с преобладанием зеленоцветов; 14 — пестроцветная толща с преобладанием красноцветов; 15 — сероцветная толща; 16 — подцветы (I — верхняя, II — средняя, III — нижняя).

играют глейхениевые. Вероятно, в эти же фитоценозы входили немногочисленные таксодиевые. Развитие растительности неокома в целом происходит постепенно и однонаправленно, что, вероятно, обусловлено некоторой стабилизацией климатических условий. В течение длительного времени состав флоры остается почти постоянным, но наблюдаются значительные изменения в составе растительных сообществ. Широко распространенные в валанжинке хвойные леса с незначительным участием папоротников через хвойно-папоротниковые леса, господствовавшие в готеривском веке, переходят в папоротниковые, получившие наибольший расцвет в барремском веке. Барремское время на Западно-Сибирской равнине характеризуется пышным расцветом и бурным видообразованием почти всех родов схизейных, особенно лигодиум.

Граница между Индо-Европейской и Сибирской палеофлористическими областями в течение всего неокома остается постоянной и на рассматриваемой территории проходит несколько севернее широтного течения Оби.

Существование этих областей в первую очередь отражает климатическую зональность, существовавшую в этот отрезок времени. Безусловно существенную роль играл и состав почв, которые служили средой минерального питания растений. Однако в сравнении с климатической зональностью влияние почв сглаживается, и наиболее существенным фактором остается климатический, который доминирует, оказывая влияние на характер почв (краснозем, чернозем и др.).

#### Л и т е р а т у р а

1. Вахрамеев В.А. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени. М., 1964, с.133-169.
2. Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заключинская Е.Д., Мейен С.В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М., 1970, с.251-281.
3. Бочкарев В.С., Шатров В.П. О юрских отложениях Южного Зауралья. - В кн.: Материалы по стратиграфии мезозойских и кайнозойских отложений Западной Сибири. М., 1968, с.63-72.
4. Гольберт А.В., Маркова Л.Г., Полякова И.Д., Сакс В.Н., Тесленко Ю.В. Палеоландшафты Западной Сибири в юре, мелу и палеогене. М., 1968, с.117.
5. Аргентовский Л.Ю., Брадучан Ю.В., Булыникова А.А., Ясович Г.С. Стратиграфия юрских и меловых отложений. Меловая система. Нижний отдел. - В кн.: Стратиграфо-палеонтологическая основа детальной корреляции нефтегазоносных отложений Западно-Сибирской низменности. Тюмень, 1972, с.61.

ИСТОРИЯ РОДА *TILIA* L.

Семейство *Tiliaceae* Juss., входящее в порядок *Malvales*, по своему распространению делится на две несоизмеримые части. Большинство из составляющих его 45–50 современных родов и 350–400 видов обитает в тропических и субтропических областях Азии, Северной и Южной Америки, Африки и Австралии. И лишь один род (*Tilia* L. – липа) занимает ареал в пределах северных умеренных широт, доходя иногда до 61–62° с.ш.

При изучении истории любого рода всегда ставятся следующие основные вопросы: 1) где он сформировался; 2) его предки; 3) когда он возник и 4) как расселялся и преобразовывался.

О месте возникновения рода *Tilia* могут быть высказаны три точки зрения: а) Ю.-В. Китай, поскольку в настоящее время именно там обитают виды, имеющие древние, архаические признаки; б) Арктика, так как там найдены наиболее древние ископаемые остатки лип; в) срединная часть Евразии, откуда могли во все стороны расселяться различные группы лип.

В результате сопоставления сравнительно – морфологических, палеоботанических и некоторых других данных, предположение о Ю.-В. Китае как о родине липы не должно быть принято, в основном в связи с тем, что не всегда правильна предпосылка о том, что родина какого-либо рода находится там, где в настоящее время обитают наиболее древние его представители. Вероятнее объяснить это явление сохранением в данном регионе с древних времен прежних физико-географических условий, способствовавших выживанию примитивных форм. Именно подобное явление и имеет место в Ю.-В. Китае.

Арктика также едва ли может быть принята за центр происхождения лип, так как имеются данные о нахождении их остатков в отложениях, близких к меловым, в местах, весьма отдаленных от Арктики. Последнее обстоятельство свидетельствует о том, что вообще едва ли можно говорить о каком-то ограниченном регионе, как о месте возникновения рода *Tilia* L. К тому времени, относительно которого впервые появляются палеоботанические свидетельства о существовании этого рода, он уже существовал на огромных пространствах Евразии и Сев. Америки. Заметим, кстати, что едва ли возможно говорить и о центре происхождения покрытосеменных вообще.

У рода *Tilia* L. кроме географического имеется также важнейший морфологический признак, существенно отличающий его от всех остальных родов семейства. Это – наличие прицветного листа (или брактеи) при соцветии (соплодии), служащего для анатомического распространения плодов. Такая четкая отграниченность рода от других родов семейства весьма затрудняет установление

его ближайших родственников и предков. Наличие лепестков с ресничатыми волосками и пучков волосков у основания тычинок у представителей одной из секций *Tilia* (*Trichophilyra*) указывает на родственные связи их с родами *Luhea* Willd., *Schoutenia* Korth, и некоторыми видами *Grewia* L. По продолговато-яйцевидной форме листьев, по краю редко выемчато-зубчатых *T. croizatii* Chun et Wong весьма напоминает некоторых представителей рода *Columbia* Pers. Интересно отметить, что до сих пор не обнаружено вымерших лип с листьями подобной формы. Вероятнее всего, это обусловлено тем, что отпечатки таких листьев относятся палеоботаниками к другим родам. В частности, среди некоторых палеоботаников укоренилось мнение, что листья липы должны быть обязательно зубчатыми. По-видимому, им еще мало известны такие виды с цельнокрайними листьями, как *T. mofungensis* Chun, et Wong, и *T. obscura* Hand.-Mazz. из Ю.-В. Китая.

В результате сравнительного анализа можно сделать вывод, что ни один из существующих в настоящее время родов сем. *Tilia*-сеае не может считаться предком липы. Можно говорить лишь о большей или меньшей их близости и об общности происхождения от какой-то общей предковой формы, имевшей, вероятно, суммарные признаки. Не исключена возможность и того, что предком липы был не один род (*Pratilia*), а несколько родов (а может быть и видов близких родов), т.е., иначе говоря, нельзя отвергать и возможность полифилетического происхождения рода.

Прежде чем перейти к вопросу о времени возникновения рода *Tilia* и его эволюции, следует сделать несколько замечаний о структуре рода.

Род *Tilia*, насчитывающий в настоящее время около 50 современных видов, расчленяется на 5 секций (рис.1): *Trichophilyra* Jg. Vassil. (Ю.-В. Азия), *Lindnera* Reichb. (Евразия), *Eriophilyra* Jg. Vassil. (Сев. Америка), *Tilia* (Европа), *Paratilia* Jg. Vassil. (Евразия).

Основными отличительными признаками секций являются: для *Trichophilyra* и *Lindnera* - войлочные опушения нижней стороны листьев, состоящие из мелких звездчатых волосков. У секции *Trichophilyra*, кроме того, лепестки с ресничатыми волосками и пучки волосков у основания тычинок; для *Eriophilyra* - оттянутые зубцы листьев и опушенный в нижней части столбик; для *Tilia* - ресничатые волоски в углах жилок и ребристые плоды; для *Paratilia* - бородки извитых волосков\* в углах жилок и гладкие плоды.

На основании данных палеоботаники выявлено также около 50 вымерших видов *Tilia*. К сожалению, палеоботанические сведения часто обрывочны и случайны. Совершенно достоверными определениями могут быть лишь определения прицветных листьев. Описания же лип по листьям не всегда достаточно точны, и поэтому нередко исследователи относят к роду *Tilia* остатки, принадлежа-

шие другим родам и даже семействам, и наоборот: иногда относятся к другим родам остатки, принадлежащие липе. Почти в равной степени то же относится к определениям по плодам и пыльце.

Первым видом липы, описанным по ископаемым остаткам из третичных известняков Силезии, был *T. permutabilis* Goepf [2]. Еще ранее, в 1803 и 1845 гг., были сообщения о находках остатков лип (*T. arborea* Fonicus и *T. prisca* A. Br.), но они не были действительно (валидно) опубликованы.

Известные вымершие виды можно, правда, с большой осторожностью, отнести к известным теперь уже нам секциям. Так, по совокупности признаков к секции *Trichophilyra* относятся *T. dohjiensis* Pilar, *T. grandidentata* Jakub., *T. saviana* Massal., *T. vindobonensis* Stur., к секции *Lindnera* — *T. cretacea* Hollick, *T. speciosissima* Knowlt., *T. gigantea* Ett., *T. scharffana* Ludwig., к секции *Eriophilyra* — *T. weedii* Knowlt., *T. sergievskiana* Golbunov, *T. packsoniana* Berry, *T. irtyschensis* Grub., *T. alascana* Heer, *T. coulonii* (Heer) Laur., *T. expansa* Sap., *T. populifolia* Lesq., к секции *Tilia*, включающей тип рода (*T. europaea* L.), — *T. longebracteata* Andrae, *T. malungrenii* Heer, *T. praegrandidifolia* Menzel., к секции *Paratilia* — *T. crassipites* Woodh., *T. mastajana* Massal., *T. sachalinensis* Heer, *T. zephyri* Ett., *T. permutabilis* Goepf., *T. antiqua* Newb., *T. passeriana* Massal., *T. milleri* Ett., *T. distans* Nath., *T. lignitum* Ett., *T. praeparvifolia* Menzel.

Время возникновения рода может определяться по наиболее древним ископаемым остаткам. Мы не склонны соглашаться с Шимпером [5], считавшим, что липы даже в палеоценовое время в Европе еще не было, а из семейства *Tiliaceae* обнаружены лишь некоторые представители рода *Grewiopsis*, в частности довольно сходный с липой вид *Grewiopsis tiliacea* Sap. Желая подчеркнуть его близость к роду *Tilia*, Г.Салорта и дал ему это видовое название. В эоцене, по Шимперу, появляются другие роды семейства: *Dombeyopsis*, *Apeibopsis*, *Fracastoria*. Даже в олигоценное время, по мнению Шимпера, в Европе еще не было липы, а были распространены виды тех же родов, что и в эоцене. Но на границе олигоцена и миоцена сразу появляется большое число видов липы. И что самое интересное: среди них были представители самых различных групп. Например, *T. praegrandidifolia* Menzel является представителем секции *Tilia*, *T. lignitum* входит в подсекцию *Brevipetiolatae* секции *Paratilia*, *T. gigantea* Ett. — в подсекцию *Ebarbulatae* секции *Lindnera*, а *T. coulonii* (Heer) Laur. — в секцию *Eriophilyra*.

Из этого краткого перечня видно, что, по мнению Шимпера, в миоцене внезапно появились представители всех основных современных групп рода *Tilia*. Мы не можем с этим согласиться и считаем, что О.Геер был прав, датируя находку *T. alascana*

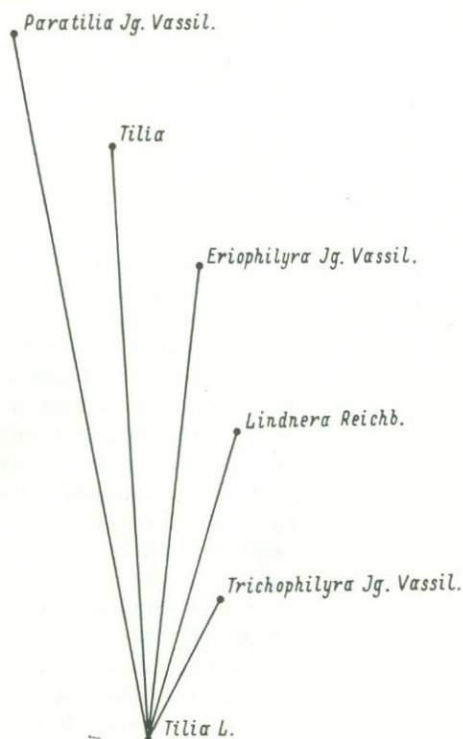


Рис.1. Секции рода *Tilia* L.

Heer как палеоценовую или эоценовую. Во всяком случае даже одно присутствие в миоцене основных современных групп указывает на более раннее происхождение рода *Tilia*, а находка в палеоцене-эоцене довольно филогенетически продвинутого вида — *T. alascana* Heer, входящего, по-видимому, в секцию *Eriophilyra*, может служить указанием на то, что род *Tilia* возник еще в меловом периоде. Подтверждением этого являются, например, следующие факты: находки пыльцы липы в меловых (маастрихских) отложениях Западно-Сибирской низменности [1]; находки остатков *T. cretacea* Hollick в верхнемеловых отложениях Аляски. Указание Мак-Кина [3] на появление представителей сем. *Tiliaceae* в Новой Зеландии еще в раннем мелу свидетельствует о чрезвычайно широком их распространении уже в то время и также может служить косвенным доказательством возможности происхождения рода *Tilia* из позднего мела. По этому поводу Мак-Во [4] писал: «Хорошо установлено, что умеренные леса (включая такие породы, как *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Fagus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Platanus*, *Prunus*, *Quercus*, *Tilia* и *Ulmus*) росли вплоть до Аляски в течение позднего мела и эоцена».

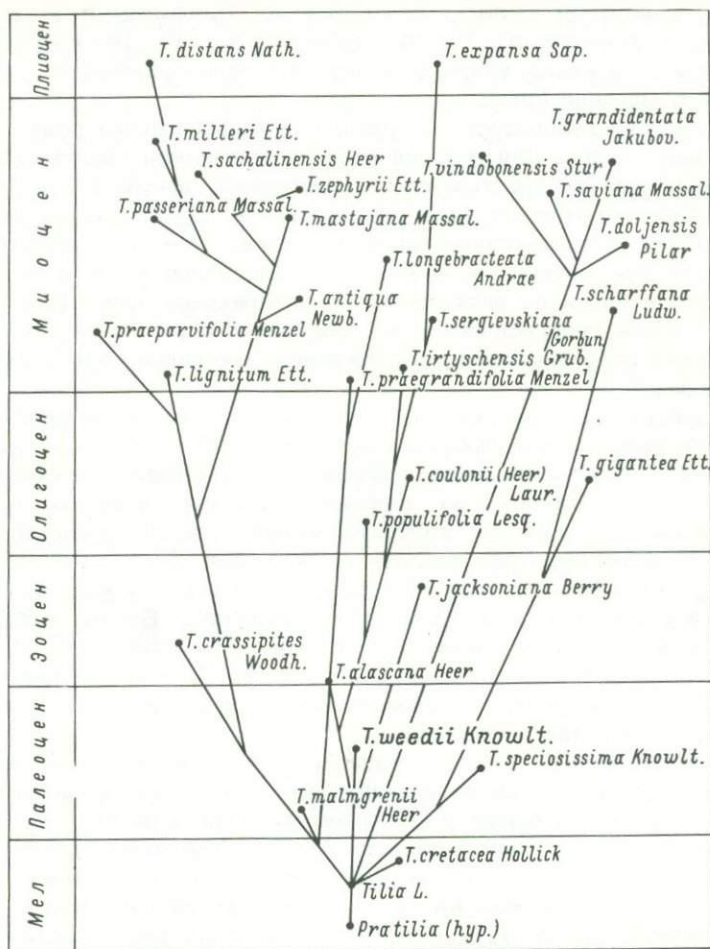


Рис. 2. Распространение видов рода *Tilia* L. во времени.

Таким образом, можно констатировать, что род *Tilia* возник в меловом периоде, а в раннем палеогене, когда сформировались основные ныне существующие секции рода, был широко распространен по всей Голарктике и достиг большого видового разнообразия.

Возникнув в мелу, род *Tilia* L. всегда входил в состав широколиственных лесов, играя то подчиненную, то важную (вплоть до доминантной) роль в сложении фитоценозов. В начале своего развития его эволюция шла относительно медленно (рис. 2). Если пока известен лишь один меловой достоверный вид — *T. cretacea* Hollick, а в палеоцене и эоцене к нему прибавилось по 2–3

вида (*T. speciosissima*, *T. weedii* и *T. malmgrenii* – в палеоцене и *T. alascana*, *T. crassipites* и *T. jacksoniana* – в эоцене), то видно, какую вспышку дает видообразование в олигоцене и в миоцене (рис. 2).

Ранее уже говорилось о распространении секции рода *Tilia* по земному шару. Для истории рода весьма важен следующий факт. Если 4 секции распространены в настоящее время в Евразии, то в Сев. Америке обитает лишь одна секция – *Eriophylra*. Этот факт может служить свидетельством того, что род представлял собой на заре своего возникновения одно целое и очень рано был разобшен в связи с расхождением материковых глыб. Или, иначе говоря, такое географическое распространение рода может служить еще одним подтверждением расхождения материков (плит) в меловое время.

Подтверждает это положение еще и то, что в палеоцене Сев. Америки найдены остатки *T. speciosissima* Knowlt., принадлежащей к секции *Lindnera*, обитающей в настоящее время в Евразии (от Зап. Европы до Дальнего Востока) и являющейся, по всем данным, одной из наиболее древних секций рода. В то же время в палеогене Азии найдены остатки лип (*T. sergievskiana* Gorb., *T. irtyschensis* Grub.), которые можно было бы отнести к американской секции *Eriophylra*. Более того, на Кавказе в настоящее время обитает вид *T. ledelourii* Borb., носящий некоторые черты американских лип. Все это свидетельствует о единстве рода, с одной стороны, и раннем его географическом разобшении – с другой.

Таким образом, расцвет рода приходится на конец палеогена – начало неогена, когда он достигал 80° с.ш. Затем, в связи с явлениями горообразования и континентализации климата, на обширных пространствах Азии липа вымерла. Хиатус в ее распространении протягивается от реликтовых местонахождений близ Красноярска и в Кузнецком Алатау до Зее-Буреинского района. Для хода эволюции рода *Tilia* интересен еще такой факт, подтверждающий теорию „неспециализированных“ Кона. Две современные секции – *Tilia* и *Lindnera* – отличаются друг от друга тем, что у первой ребристые плоды, а у второй – войлочно-опушенные листья. И вот у одного современного вида из Южного и Восточного Китая – *T. chinensis* совмещены оба этих признака – ребристые плоды и войлочно-опушенные листья. Таким образом, из всего сказанного можно сделать вывод, что род *Tilia* L., берущий свое начало в позднем мелу, пережил сложную историю, расселившись на громадных пространствах и претерпев значительные изменения. Он достаточно хорошо изучен палеоботанически и поэтому может служить целям стратиграфии. Являясь неотъемлемым элементом широколиственных лесов мела – раннего палеогена, он был важным компонентом тургайских флор, и в настоящее время, приспособившись к суровым условиям бореальных лесов, занимает еще важное место в экономике природы.

Одним из выводов, вытекающих из данной работы, является еще одно свидетельство, теперь на основании изучения истории рода *Tilia*, об отсутствии широких миграций. Уже на границе мела и палеогена этот род, так же как и многие другие, был широко распространен по Лавразии, а затем он либо преобразовывался *in situ*, либо какие-то его группы вымирали, не выдержав наступления суровых физико-географических условий, но не перемещались на большие расстояния по лику земли.

#### Л и т е р а т у р а

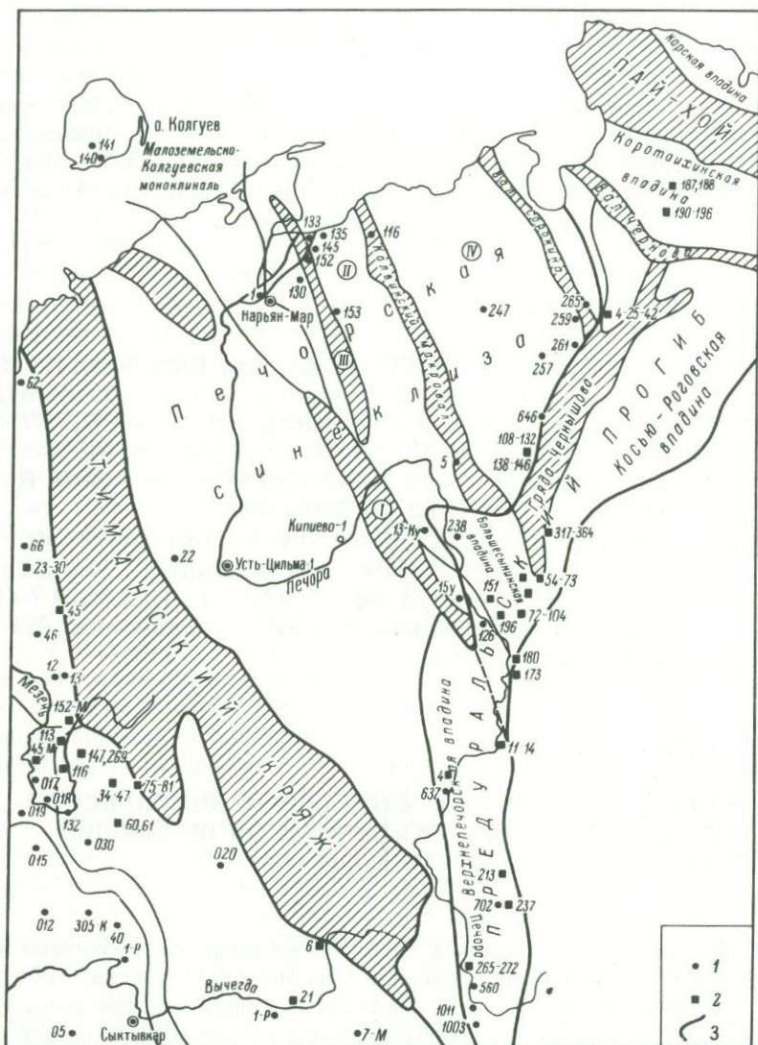
1. Палеопалинология. - Тр. ВСЕГЕИ, нов.сер., 1966, вып.141, 352 с.
2. G o e p p e r t H.R. Beiträge zur Tertiärflora Schlesien. - Palaeontographica, 1852, 2, S.257-286.
3. Mac Q u e e n D.R. Flowering plants in New Zealand's fossil flora. - New Zealand Science Review, 1951, 9, N 11-12, p.188-189.
4. Mac V a u g h R. Suggestea phylogeny of *Prunus serotina* and other wide-ranging Phylads in North America. - Brittonia, 1952. 7. N 5. p.317-346.
5. S c h i m p e r W.Ph. Traité de paléontologie végétale. III, 1874. 896 p.

Л. М. Б а р ю х и н а

#### ОСОБЕННОСТИ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫХ КОМПЛЕКСОВ ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ ТИМАНО-ПЕЧОРСКОЙ ПРОВИНЦИИ И ИХ СВЯЗЬ С ПАЛЕОЛАНДШАФТАМИ

При анализе миоспоровых спектров из разрезов различных районов Тимано-Уральской провинции (см.рисунок) удалось наметить ряд особенностей, которые необходимо учитывать при корреляции отложений. В каждом стратиграфическом подразделении перми миоспоры составляют в основном общий систематический комплекс, но на всей территории миоспоры распределяются неравномерно, количественный состав их не одинаков и зависит от климатической и палеогеографической обстановок.

Поднятие на Урале, начавшееся в артинском веке, продолжалось в течение всей верхней перми и в начале триаса. Об этом свидетельствует накопление грубого терригенного материала в наиболее восточной зоне Предуральяского прогиба. В это время на месте современного Урала простиралась суша, с которой сносился растительный материал. Западнее Урала располагался водный бассейн, который, по данным В.И.Чалышева [1] спорадически (уфимский век) либо постоянно (казанский век) имел связь с открытым мо-



Обзорная карта района исследований с основными структурными элементами по пермским отложениям (по Г.Ф.Буданову, 1974–1975 гг. и Н.А.Горнштейн, В.А.Горшковой, Э.Д.Добрида, 1965 г.).

1 – скважины; 2 – естественные обнажения; 3 – границы Урала, Предуралья, Печорской синеклизы, Тиманского кряжа. Римскими цифрами в кружках в Печорской синеклизе показаны структурные элементы: I – Печоро-Кожвинский мегавал; II – Денисовский прогиб; III – Шапкино-Юрьяхинский мегавал; IV – Хорейверская впадина.

рем, находившимся севернее. По-видимому, наиболее глубоководные участки были в районе Печорской синеклизы.

В татарское время исследуемая территория периодически испытывала тенденцию к воздыманию и представляла собой в большинстве районов сушу, в пределах которой татарские осадки либо не отлагались, либо подвергались размыву. Связь с северным бассейном периодически происходила на небольших участках в районе о-ва Колгуев, Хорейверской впадины и вала Сорокина.

На территории, примыкающей к Уралу, в условиях влажного климата накапливались сероцветные угленосные осадки. В пределах Ижма-Печорской впадины существовал бассейн, не имеющий стока, в котором отлагались в основном красноцветные породы. Завершился татарский век общим поднятием и более или менее глубоким размывом пермских отложений.

Климат в отдельных районах описываемой территории был довольно различным. Западные и южные районы этого региона входили в зону аридного климата, а северо-восточные — в зону умеренно гумидного климата. Это определяло накопление больших масс растительного материала и образование углей в северо-восточных регионах. Пограничная полоса в Приуралье между климатическими зонами по данным литологии, палинологии и отпечаткам листьев [1] проходила примерно между следующими линиями: устье р.Адзвы — г.Инта на севере и верховья р.Большой Сыни — г. Печора на юге.

На прилегающей с востока суше (предгорья Урала) климатические условия благоприятствовали развитию растительного покрова, хотя и не везде в равной степени. Так, в юго-западной части рассматриваемого региона (р.Ильч, верховья р.Печоры) в низах красноцветных уфимских отложений спорово-пыльцевой комплекс имеет преобладание в видовом отношении от кунгурского [5]. Ребристая пыльца виттатин составляет на юге четверть всего комплекса, причем количество ее, как правило, больше там, где существовали солончатоводные бассейны. Продолжает господствовать пыльца *Azonalites* (29%). Разнообразно представлены пыльцевые зерна одномешковых типа кордаитовых. Выше по разрезу в те отдельные моменты, когда отлагались сероцветы, видимо, возникли благоприятные условия для развития растений, продуцирующих споры лепидофитовых и неизвестных нам папоротниковых. В остальных породах отмечается в обилии пыльца двухмешковых, одномешковых и азоналетесов.

В шешминское время в южных районах рассматриваемого региона, где отлагались красноцветные породы, условия для произрастания и захоронения были мало благоприятные, но видовой состав комплекса заметно изменился. Основной фон стали составлять двухмешковые пыльцевые зерна. Надо полагать, изменился и внешний облик спорных растений. Об этом свидетельствуют более мелкие размеры обнаруженных здесь спор и преобладание среди них форм с шиповатой структурой экзины.

В казанских отложениях, которые на юге представлены сероцветными породами, комплексы характеризуются преобладанием пыльцы при значительном участии спор (в среднем 18%); среди последних преобладают гладкие и шиповатые формы, а среди пыльцы — двухмешковые *Astriatiti* — 21% (1–35%), *Striatiti* — 27% (2–30%) и пыльца *Azonalites* — 15% (2–30%). Значительный процент составляют и виттатины 5–7%. Остальные группы играют второстепенную роль.

В татарских отложениях, представленных комплексом красноцветно-пестроцветных пород, в спорово-пыльцевом комплексе отмечается: спор в среднем 8%, двухмешковых *Astriatiti* — 55%, *Striatiti* — 12%. Увеличивается содержание одномешковых *Lebachiacites* и *Caytonipollenites* до 16%. Несколько меньше виттатин, в среднем до 5%.

На севере и в северо-восточных районах, где были гумидные условия в самом начале уфимского века, вместо виттатин, встречаемых на юге в большом количестве, обнаружена пыльца одномешковых (до 37%) и однобороздных (14%). Прослойками отмечаются споры. Выше по разрезу в комплексе преобладают споры с большим видовым разнообразием, чем на юге. Здесь обнаружены споры мхов, членистостебельных, папоротников и папоротниковидных; меньше, чем на юге, спор лелидофитовых. Пыльцевые зерна немногочисленны. Это в основном пыльца двухмешковых, однобороздных и одномешковых. Единично встречаются виттатины и ребристые двухмешковые.

В шешминское время на севере Предуральяского прогиба обнаружены в основном двухмешковые, однобороздные и одномешковые. Прослойками встречаются споронасыщенные спектры, состоящие из членистостебельных мхов и папоротниковидных с шиповатой и мелкогранулированной структурой экзины. Правда, на всей территории миоспоры, как правило, отличаются мелкими размерами и плохой сохранностью. Видимо, условия в этот период как в Западном Прикамье, так и в Урало-Тиманской провинции были малоблагоприятны для их произрастания. В то же время, в отличие от нижележащих комплексов, здесь присутствуют как палеозойские, так и мезозойского облика формы. Видимо, в этот период происходили резкие климатические изменения, способствовавшие такому видообразованию.

В казанское время, в отличие от южных комплексов, на севере уменьшается содержание пыльцы *Striatiti* (до 12% вместо 27%), виттатин (до 3% против 7%) и, наоборот, увеличивается видовое разнообразие и количество встречаемости одномешковых типа кордаитовых (до 8% вместо 3%) и спор (до 64% против 18%).

В татарский век так же, как и в казанский, уменьшается встречаемость ребристых форм, а увеличивается содержание пыльцевых зерен однобороздных типа кейтониевых и азоналетесов.

Западнее Предуральяского прогиба в районе вала Сорокина, т.е. на стыке платформы и прогиба, миоспоровые комплексы уфимских

и татарских отложений отличаются от комплексов смежных районов лучшей сохранностью и большим разнообразием видового состава.

По мере движения на юго-запад, в сторону „глубинных“ районов (центральная и юго-западная части Печорской синеклизы, восточная часть Тиманской гряды) существовала растительность, близкая по видовому составу к западно-притиманской. Об этом говорят находки миоспор в низах уфимских отложений района р.Тобьш, которые отличаются повышенным содержанием виттатин и стриатных. Вышележащие шешминские и казанско-татарские отложения, как правило, немые, а если где и встречаются миоспоры (скв.Кипиево-1, Ксва-1), то они представлены в основном крупными двухмешковыми пыльцевыми зёрнами, плохой сохранности.

Характерной чертой уфимских комплексов западнее Тиманского кряжа, по данным Н.А.Колода [4], является преобладание стриатной пыльцы *Vittatina* и *Striatiti*, которые составляют в комплексе 50% и более. Выше, в Казанских отложениях обнаружено более 60% стриатной пыльцы, при преобладании форм с воздушными мешками. Отмечается также большое количество пыльцы неопределённой систематической принадлежности (азоналетес). Татарское время в Притиманье также характеризуется доминированием ребристой пыльцы, нередко составляющей полностью весь комплекс.

Чем же объясняются такие различия в комплексах? Одной из причин этого является разница в составе растительных сообществ, произраставших в разных фитоценозах, что связано, конечно, с геологической историей территории.

Кроме того, из обрисованной картины видно, что наибольшие отличия между Западно-Притиманским районом и всеми остальными районами обусловлены тем, что на месте Тиманской гряды в отличие от Западного Притиманья были условия, неблагоприятные для развития растительности. Существовал как бы барьер между этими регионами. Растительность в них находилась в резко отличных климатических зонах и, конечно, поэтому была существенно различной.

Другой причиной различия комплексов является различие в морфологическом строении миоспор и в различии их транспортабельности. Содержание тех или иных групп миоспор довольно закономерно. Так, количество спор и пыльцы неопределённой систематической принадлежности и однобороздных от Урала на запад закономерно уменьшается к центральным, наиболее удалённым от берегов частям бассейнов. Напротив, пыльца таких групп, как одномешковых, двухмешковых и *Striatiti*, обладающая воздушными мешками, а потому наиболее транспортабельная, уносилась на более дальние расстояния и поэтому преобладает в районах, наиболее удалённых от берегов бассейна.

При анализе процентного состава спорово-пыльцевых комплексов в пермских отложениях Малоземельско-Колгуевской моноклинали отсчитается максимальное содержание спор и пыльцы неопре-

деленной систематической принадлежности и виттатин в районе о-ва Колгуев, несколько уменьшается процент содержания спор в низовьях р.Печоры и бассейна р.Шапкиной. В то же время южнее, в скв.Кипиево-1, миоспоровые комплексы состоят большей частью из двухмешковых ребристых и нерребристых форм. Это указывает на то, что где-то на севере, ближе к о-ву Колгуев, была суша, откуда сносился растительный материал. Подтверждением этой гипотезы является и нахождение в уфимских и нижнетриасовых отложениях мегаспор. В районе о-ва Колгуев мегаспоры составляют примерно 15-20% от общего количества миоспоровых комплексов, в низовьях Печоры - 5-10%, а в районе Кипиево они не обнаружены.

На этой гипотетической суше растительность, по-видимому, была несколько отличной от приуральской, так как в комплексах, обнаруженных на о-ве Колгуев и в низовьях Печоры, наблюдается наличие эндемичных видов, значительно большее содержание ребристых форм и пыльцевых зерен типа кордаитовых.

Следует также отметить и тот факт, что в позднеатарское время на всей территории Севера и Северо-Востока европейской части СССР обнаружены прослойки, содержащие спектры с повышенным количеством пыльцевых зерен типа кейтониевых. Эти прослойки являются как бы маркирующими для северных районов, по ним можно провести сопоставление на далеком расстоянии (от о-ва Колгуев до Северного Урала и южнее Верхнепечорской впадины). Причем наблюдается такая закономерность: если в районе о-ва Колгуев пыльцевых зерен *Caytonipollenites* встречается до 46%, то на Гряде Чернышева их до 69%, а южнее, в районе Большесынинской и Верхнепечорской впадин, постепенно количество их уменьшается до 30%. На западе в белощельском горизонте среднего течения р.Мезени они, по описанию В.А.Молина [3], составляют 25%, а на Северной Двине, в северодвинской свите, по данным Н.А.Колода, - более 20%.

Далее на юг, в районе Костромской области, в татарских отложениях пыльцевых зерен *Caytonipollenites* встречается уже от 0.7 до 6.3% [2], а в Оренбургском Приуралье они единичны. Как видно из всего изложенного, основной расцвет растений, продуцирующих пыльцу *Caytonipollenites*, в татарское время был на северо-востоке европейской части СССР.

При прослеживании изменений процентного содержания миоспоровых групп в комплексах всей территории отмечено, что они довольно закономерны. Количество спор и пыльцы неопределенной систематической принадлежности и виттатин в уфимских и казанских спорово-пыльцевых комплексах закономерно уменьшается к центральному, наиболее удаленному от берегов частям бассейна.

В приуральских районах по спорам и почти по всем группам пыльцы устанавливается ясно выраженное изменение в содержании их количества также и в широтном направлении, а именно: на север и северо-восток увеличивается содержание спор и пыльцы не-

определенной систематической принадлежности и одномешковых типа кордаитовых; к югу, наоборот, увеличивается количество виттатин и *Striatiti*.

Таким образом, состав спорово-пыльцевых комплексов различных районов определялся, с одной стороны, составом растительных сообществ, а с другой стороны – положением районов относительно суши.

Следует еще указать и на тот факт, что на протяжении всех рассматриваемых веков перми и триаса на Севере европейской части СССР устойчиво существовало несколько фитогеографических подразделений – фитохорий [1].

Регион, расположенный между Тиманом и Балтийским щитом, характеризовался обилием ребристой пыльцы и тяготел к Еврамерийской флористической области, а район между Тиманом и Уралом по обилию спор *Spinosisporites*, *Stenozonotriletes*, *Raistrickia*, *Nigosporites*, *Neoraistrickia* и пыльцы типа кордаитовых входил в Ангарскую область. Но в этом регионе комплексы еще обогащены ребристой пыльцой, что дало нам возможность рассматривать его как Печорскую провинцию этой области. Сопоставление миоспор Печорской провинции с комплексами других территорий Ангарской области указывает на некоторое сходство комплексов бассейна Печоры и Кузнечского бассейна. Комплексы верхней перми Пригиманского района Еврамерийской области близки к миоспоровым комплексам уфимского, казанского и татарского ярусов стратотипических разрезов в бассейнах рр. Камы, Шешмы, Сок, Северной Двины.

Печорская провинция приурочена к большому треугольнику со сторонами Тиман–Урал–Печорское море. Южнее угла, где соединяются Урал и Тиман, и западнее Урала и Тиманской гряды все восточные и центральные районы европейской части СССР относились к Еврамерийской палеофлористической области, а граница между областями проходила вдоль Тиманского кряжа.

Обобщая результаты спорово-пыльцевого анализа исследуемой территории, можно сказать, что в каждом стратиграфическом подразделении перми миоспоры распределяются неравномерно: количественный состав их зависит от географического положения. Выявление связи состава спорово-пыльцевого комплекса с палеогеографическими условиями позволяет избежать ошибки при корреляции удаленных и разнофациальных разрезов.

#### Л и т е р а т у р а

1. В а р ю х и н а Л.М., К о л о д а Н.А. и др. Биогеографическое районирование Европейского Севера СССР. Л., 1975, 303с.
2. К ю н т ц е л ь М.К. Палинологическая характеристика верхнепермских и нижнетриасовых отложений бассейна р.Ветлуги и Волго-Вятского междуречья в пределах Костромской области. – В кн.: Сборник статей по геологии и гидрогеологии, вып.4. М., 1965, с.75–80.

3. М о л и н В.А. Спорово-пыльцевые комплексы белозелских слоев татарского яруса перми бассейна р.Мезени. – В кн.: Материалы по геологии Коми АССР. Сыктывкар, 1962, с.47–49.
4. М о л и н В.А., К о л о д а Н.П. Верхнепермские спорово-пыльцевые комплексы севера Русской платформы. Л., 1972.100с.
5. Ч а л ы ш е в В.И., В а р ю х и н а Л.М. Биостратиграфия верхней перми Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1968. 253 с.

М.А. В о р о н о в а

## РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ СССР НА РУБЕЖЕ РАННЕГО И ПОЗДНЕГО МЕЛА

Флора середины мелового периода представляет собой один из интереснейших этапов в развитии растительного царства. Именно к этому времени относится зарождение новой кайнофитной флоры, которая в удивительно малый отрезок геологического времени завоевала просторы мирового континента. Такая резкая смена систематического состава в середине мелового периода послужила основанием некоторым исследователям, в том числе Г.П.Радченко [5], для предложения разделить меловую систему на две самостоятельные системы.

Палинологические исследования, проведенные автором [2, 3] на территории Украины и прилегающих регионов, дают наиболее полное представление о систематическом составе древних флор, о смене растительных ассоциаций и этапности их развития.

В аптский век на территории платформенной части Украины в основном преобладали континентальные условия [1]. Украинский кристаллический массив представлял собой возвышенное, вероятно, достаточно расчлененное речными долинами пространство. Со всех сторон его обрамляли пониженные участки суши, в большинстве своем являющиеся аккумулятивными равнинами. В пределах Днепровско-Донецкой впадины эти равнины также отличались дифференциацией форм рельефа, там были болотные и озерные котловины, долины водных артерий и локальные положительные структуры. Более однообразен с низкими абсолютными отметками рельеф равнин Причерноморья, особенно на юге впадины.

Состав и количественное соотношение компонентов спорово-пыльцевых комплексов апта Днепровско-Донецкой впадины, Причерноморья, Украинского массива, отрогов Воронежского поднятия в известной степени отражают неоднородный характер рельефа суши. К возвышенным территориям Украинского массива тяготеют комплексы, в составе которых значительное место принадлежит пыльце голосеменных растений, в основном хвойных, гинкговых, подокар-

повых. Споры папоротниковых известны в подчиненных количествах. Комплексы же, изученные из отложений аккумулятивных равнин, отличаются количественным превосходством и видовым разнообразием спор, в основном глейхениевых, схизейных, циатейных, диксониевых, осмундовых, плауновых и других, указывающих на широкое распространение обильно увлажненных почв и болот. Пыльцевые зерна голосеменных растений в этих комплексах содержатся в значительно меньших количествах.

Среди раннемеловых комплексов аптские являются первыми, среди которых встречаются пока еще единичные пыльцевые зерна покрытосеменных растений. Систематическая принадлежность этих зерен еще не установлена, и они фигурируют обычно под формальными названиями.

Интересна закономерность, прослеженная нами совместно с Ю.В.Тесленко (1973 г.), находок пыльцы покрытосеменных растений в зависимости от приуроченности комплексов к тем или иным формам аптского рельефа платформенной части Украины. Постоянно присутствуют пыльцевые зерна покрытосеменных в комплексах из отложений по окраинам Украинского кристаллического массива, Приазовского массива и в слоях, непосредственно примыкающих к локальным структурам Днепровско-Донецкой впадины. Иная картина прослеживается в комплексах, изученных из аптских образований, которые сформировались в межструктурных и низменных пространствах. В них наряду с почти полным преобладанием спор папоротникообразных растений не фиксируется пыльца покрытосеменных растений.

Полученные нами данные еще раз подтверждают точку зрения о приуроченности древнейших покрытосеменных растений к возвышенным формам рельефа.

В альбский век на территории платформенной части Украины [1] несколько сократились площади водораздельных пространств, образовались морские мелководные бассейны. Тенденция к общему погружению изучаемой территории сказалась в формировании мелководного морского бассейна в большей части Днепровско-Донецкой впадины и в Причерноморье, которые соединялись между собой узким проливом.

Спорово-пыльцевые комплексы из отложений, сформировавшихся вблизи повышенных участков суши, состоят из пыльцы, продуцировавшейся хвойно-подскарово-гинкговыми лесами. На этом фоне выступает уже более многочисленная пыльца древнейших покрытосеменных растений. Споры папоротникообразных представлены в меньших количествах, среди которых доминантами по-прежнему являлись глейхениевые, отмечались также схизейные, диксониевые, диптериевые, циатейные, кочедыжниковые и другие. Подобным разнообразием папоротникообразных отмечаются комплексы, выделенные из отложений, сформировавшихся в пределах пониженных форм рельефа и озерно-аллювиальных равнин с более увлажненными почвами.

В альбском веке покрытосеменные растения, также как и в аптском, были приурочены к возвышенным местам обитания. Однако, по сравнению с аптским веком, они уже проникали в пониженные озерно-аллювиальные равнины, где, вероятно, занимали более повышенные микроформы рельефа. Следует отметить, что в альбских отложениях уже не фиксируются комплексы с отсутствием пыльцы покрытосеменных растений. Процесс развития древнейших покрытосеменных продолжался.

Сеноманский век на территории Украины, как и по всей Восточно-Европейской платформе, ознаменовался обширной морской трансгрессией. В виде островов возвышалась суша Украинского щита, Приазовского массива, отдельных положительных структур Днепровско-Донецкой впадины.

Растительный мир этого времени (как водораздельных пространств, так и низменных аккумулятивных равнин) резко изменил свой облик. На фоне хвойно-подокарпово-беннеттитовых лесов и зарослей папоротникообразных значительные участки занимали покрытосеменные растения. Они присутствовали не только на водораздельных пространствах, но и спустились в более низкие места обитания, в аллювиально-озерные равнины. Покрытосеменные растения стали приобретать все большее значение на фоне сокращающегося общего количества папоротникообразных и голосеменных растений; они начали проникать в различные экологические ниши.

Первое появление покрытосеменных растений в аптское время, постоянное их участие в альбских палинокомплексах и, наконец, значительное количественное их участие в сеноманской флоре — этот постепенный марш кайнофитной флоры на земном шаре, конечно, объясняется резкими изменениями прежде всего климатических условий.

В свете представлений теории глобального перемещения материков в середине мелового периода определились в основном все современные очертания континентов. К этому времени проявились фазы орогенеза, в том числе и на юге Евразии, отмечена вулканическая деятельность в Крыму и других регионах. На Восточно-Европейскую платформу с юга наступают воды Тетиса. Отмечаются также морские трансгрессии из бореальных областей. Эти могучие факторы естественно повлияли на изменение климатических условий.

По данным В.М.Синицина [6], к этому времени отмечается повышение уровня Мирового океана, количество углекислоты и атмосферных вод уменьшилось, в связи с чем уменьшается облачность и повышается инсоляция [7]. Климат изменяется в сторону умеренно-континентально-аридного. На свободных водораздельных пространствах начинают свое развитие покрытосеменные растения с уже высокоорганизованной водопроводящей сосудистой системой и развитой поверхностью листа. Древнейшие покрытосеменные развивались в недрах предшествующей флоры, совершенствовались,

приспосабливаясь к новым условиям, ставшим губительными для типичных папоротниковых растений мезофита.

Кроме того, в альбское время морская трансгрессия покрывает все основные аккумулятивные равнины, на которых ранее пышно произрастали папоротникообразные. Тогда они оставались только на склонах в притененных частях с влажной почвой. Таких мест, вероятно, оставалось не так уж много и, естественно, они уже не могли занимать ведущее место в альбской флоре. Картина в сенноманский век еще более разительная. Суша выступает над уровнем моря в виде островов, которые покрыты главным образом лесами из хвойных, гинкговых, покритосеменных, последние становятся более совершенными, многочисленными, разнообразными. Папоротникообразные принимают умеренное участие в общем составе растительного покрова.

Крупные тектонические изменения середины мелового периода привели к значительному увеличению поверхности мирового океана, что способствовало постоянному притоку воды на континент; уменьшение облачности и повышение соляности способствовали энергичному протеканию реакции фотосинтеза. Вероятно, создавшиеся благоприятные условия способствовали активному развитию покритосеменных растений — основного компонента кайнофитной флоры.

#### Л и т е р а т у р а

1. Атлас палеогеографических карт Української і Молдавської РСР. Киев, 1960.
2. Воронова М.А. Палинологическое обоснование стратиграфического расчленения нижнемеловых отложений Днепровско-Донецкой впадины. Киев, 1971. 156 с.
3. Воронова М.А., Тесленко Ю.В. Умови розповсюдження найдавніших покритонасінних на платформеній частині України. — В кн.: Викопні фауна і флора, вип.1, Киев, 1973, с.70-79.
4. Дубянский О.А., Воронова М.А. та ін. Матеріали до стратиграфичного розчленування крейдових відкладів Воронежської області. — Тектоніка і стратиграфія, 1975, № 9, с.71-76.
5. Радченко Г.П. Ярусы провинциальных стратиграфических шкал для континентальных отложений к корреляции последних с морскими отложениями. — В кн.: Геологическое строение СССР, вып.5, М., 1969, с.46-62.
6. Синицин В.М. Введение в палеоклиматологию. Л., 1967. 232 с.
7. Тесленко Ю.В. Некоторые аспекты эволюции наземных растений. — Геология и геофизика, 1967, № 11, с.58-64.

## К ВОПРОСУ ОБ ОСОБЕННОСТЯХ И ТЕМПАХ ЭВОЛЮЦИИ КАМЕННОУГОЛЬНОЙ И ПЕРМСКОЙ ФЛОР АНГАРИДЫ

В настоящее время степень изученности каменноугольной и пермской флоры Ангариды позволяет рассматривать особенности и темпы ее эволюции. Прежде чем остановиться на этом вопросе, необходимо ознакомиться с четырьмя типами экосистем: открытой, полузамкнутой, замкнутой и сложной, что, по-видимому, значительно поможет решить поставленную задачу (рис.1).

1. **Открытая неустойчивая экосистема.** Развитие и распространение флоры происходит в пространстве, слабо окруженном палеоботаническими барьерами, причем эти барьеры не влияют на ее распространение. Типичным примером открытой неустойчивой экосистемы является развитие турнейской флоры Ангариды.

2. **Полузамкнутая среднеустойчивая экосистема.** Развитие и распространение флоры происходит в пространстве, в значительной степени окруженном палеоботаническими барьерами. Естественно, что на пути распространения флоры при этом встречается много различных преград. В геологии этот случай известен под названием „перекидных мостов“. Типичным примером этой экосистемы является развитие средне-позднекаменноугольной флоры Ангариды.

3. **Замкнутая устойчивая экосистема.** Развитие и распространение флоры происходит в пространстве, со всех сторон окруженном палеоботаническими барьерами. Типичным примером является развитие раннепермской флоры Ангариды.

4. **Сложная экосистема,** состоящая из подэкосистем различной устойчивости. Она распадалась на подэкосистемы по мере того как рассматриваемые палеоботанические барьеры (пороги) определенным образом изменялись во времени. Типичным примером сложной экосистемы является развитие позднепермской флоры Ангариды. По-видимому, такого же типа экосистемы имели место в нижнем палеозое и в мезозое.

Далее мы рассмотрим, в какой степени эти экосистемы дают возможность понять некоторые особенности и темпы эволюции каменноугольных и пермских флор Ангариды.

Для открытой экосистемы ведущим принципом является мобильность или изменчивость флоры (большая скорость распространения, большая продуцируемость, множество филумов с краткими этапами их развития, небольшие размеры популяций, высокий полиморфизм). С точки зрения современной генетики это можно объяснить повышенной степенью мутагенеза неустойчивых групп растений. Неустойчивые роды флоры, преобладающие в открытой экосистеме, дли-

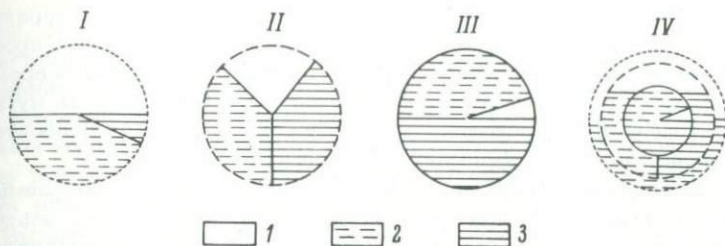


Рис.1. Основные типы экосистем каменноугольной и пермской флоры Ангариды: I – открытая; II – полузамкнутая; III – замкнутая; IV – сложная. Группы флоры: 1 – неустойчивая, 2 – среднеустойчивая, 3 – устойчивая.

тельное время являются эволюционно-пластичными, так как они, с одной стороны, чутко реагируют на любые мелкие климатические изменения, а с другой, – имеют значительные возможности освоения новых экологических ниш в исключительно богатых фитоценозах. Воздействие среды в каждой новой экологической нише сильно отражается на любом фенотипе.

Говоря о мобильности или изменчивости в геологии, мы часто забываем об устойчивости экосистем.

В полузамкнутой экосистеме, по-видимому, в равной степени имеют место как мобильность, так и устойчивость. В сложной экосистеме мобильность и устойчивость находятся в равновесии в зависимости от устойчивости подэкосистемы. Так, чем подэкосистема менее устойчива, тем более возрастает значение мобильных групп (родов). В подэкосистемах сложной экосистемы распределение устойчивых таксонов зависит от устойчивости подэкосистем. Чем меньше влияют на распространение форм различные барьеры, тем шире распространены типичные руководящие формы. При большом влиянии барьеров сильно сокращается их распространение и уменьшается стратиграфическое значение в пределах области (замкнутой экосистемы). Из этого следует, что чем более узкое стратиграфическое значение имеет та или иная форма, тем больше влияют на ее распространение климатические, фациальные и другие условия, т.е. эти растения становятся стенохорами.

Далее, исходя из фактического материала, мы рассмотрим развитие экосистем Ангариды в каменноугольный и пермский периоды.

Развитие раннекаменноугольной флоры, особенно турнейской, происходило в открытой неустойчивой экосистеме. Большим разнообразием раннекаменноугольная флора не отличалась, поскольку все древнейшие флоры вообще имели довольно однообразный состав. Раннекаменноугольная флора сохраняла еще относительное единство в своем систематическом составе и экологическом облике, и черты различия в ней намечались дивергентно, по мере ее расселения, особенно при проникновении ее в районы с иными климати-

ческими условиями [1, 5]. Это не противоречит общим теоретическим представлениям о том, что суммарный эволюционный процесс развития неустойчивых таксонов в течение длительного времени (век, эпоха) в открытой экосистеме складывается из суммы мутационных изменений. Поскольку абиотическая среда была относительно постоянная, темп эволюции был невысок.

Начиная со среднего карбона, намечается интенсивное замыкание ангарской экосистемы. Среднекаменноугольная эпоха является тем рубежом, после которого преобладающим стало терригенное осадконакопление. Довольно резкая смена режима осадконакопления, безусловно, связана с общей перестройкой тектонического плана, изменения расположения морей и возникновения как крупных, так и мелких областей размыва [4, 2].

Условий, благоприятных для значительного углеобразования, не было, хотя в позднекаменноугольную эпоху отмечается значительная регрессия. Поэтому развитие ангарской флоры в средне- и позднекаменноугольные эпохи, по нашему мнению, происходило в полузамкнутой экосистеме. В пределах Ангарского материка в это время возникают такие специфические роды, как *Angaridium*, *Angaropteridium*, *Koretrophylites*, *Rufloria*. Тем не менее еще некоторые представители средне- и позднекаменноугольной флоры Ангариды имеют сходство с типичными каменноугольными еврамерийскими видами [1, 3, 5, 6]. В ранней перми, особенно во второй ее половине, сходные с еврамерийскими представителями роды и виды практически исчезают, и ангарская флора этого времени является совершенно изолированной, таким образом, экосистема является устойчивой и замкнутой. Естественно, что в этой устойчивой экосистеме наиболее широко распространены наиболее устойчивые таксоны. Таким образом, возникновение кордаитовой тайги связано с длительной борьбой за существование в трудных экологических (холодно-влажных) условиях. Древесные кордаитовые формации часто называют „мощными“. Их „мощность“ могла выработаться только в борьбе с суровыми экологическими условиями. Поэтому группу важнейших родов, входящих в эту формацию, мы называем устойчивой.

Раннепермские кордаитовые леса в совершенстве приспособились к этим неблагоприятным условиям, которые практически не смогли выдержать „травяные сообщества“. Несмотря на длительные трудные экологические условия, большие размеры деревьев и тесная связь их между собой содействовали процветанию кордаитового леса. Эта связь, по-видимому, осуществлялась через корни и подстилку, так как известно, что кордаитовые и глоссоптериды были первыми листопадными деревьями. Характерная особенность кордаитового леса заключалась в том, что при сравнительно небольшом потреблении солнечной энергии этот лес давал большой прирост продуцируемой фитомассы, что способствовало большим скоплениям торфяника по западным окраинам Ангариды. Поэтому нижнепермские угли сложены крупными фрагментами растительных

тканей, главным образом остатками листьев кордаитовых, тесно прилегающих друг к другу. Накопление их происходило в спокойной обстановке в условиях лесного болота. В центре Ангарского материка отмечалось кордаитовое редколесье, а на границе с Евразийским материком — аридная зона, что значительно мешало скоплению торфяников. Таким образом, раннепермский ангарский лес можно рассматривать как единую динамическую устойчивую систему. Вышеизложенные наблюдения подтверждают теоретические выводы И.И.Шмальгаузена о том, что приспособительные признаки в ходе эволюции начинают развиваться все более автономно и независимо от внешних факторов становятся наследственными [8].

В замкнутой устойчивой экосистеме развитие раннепермской кордаитовой тайги шло очень медленным темпом, так как ареал этой тайги был очень большим [3] и довольно постоянным и обладал высокой степенью „помехоустойчивости“. Поэтому их внутренние причины, их внутренние характеристики, их внутренние противоречия являются более существенными, чем внешние противоречия, внешние причины (рис.2).

Время, в течение которого тайга достигает устойчивости, весьма велико и исчисляется многими миллионами лет.

Таким образом, устойчивость в замкнутой экосистеме автором представляется как

$$U = ft, r^2,$$

где  $U$  — биологическая устойчивость ареала;  $t$  — время существования ареала;  $r^2$  — площадь ареала (рис.2).

Данные палеонтологии позволяют предполагать, что степень мутагенеза особи обратно пропорциональна размерам ареала и линейно зависит от времени.

Позднепермская эпоха характеризуется сильной климатической и палеоботанической дифференциацией. Используя данные по палеоботаническому районированию, предложенные С.В.Мейеном [3], Г.П.Радченко, Н.Г.Вербицкой, С.Г.Гореловой, М.В.Дуранте, В.Г.Зиминой и нами, мы предлагаем позднепермскую ангарскую сложную экосистему разделить на три подэкосистемы: первую — устойчивую, вторую — среднеустойчивую и третью — неустойчивую.

Какие геологические события сильно повлияли на изменения позднепермской флоры в пределах рассматриваемых подэкосистем?

Наиболее важным геологическим событием явилось сокращение „тайги“ в пределах Ангарского материка: на западе и на севере это выразилось в наступлении пустынь и полупустынь Северного полушария. Другим событием было наступление уфимско-казанской трансгрессии, которая шла с востока и захватывала огромные пространства в Енисейско-Хатангском прогибе Таймырской складчатой области и проникала в Тунгусскую синеклизу и в Норильско-Харалахский прогиб Сибирской платформы и т.д. Следующим событием явилось появление на равнинных территориях по краю Ангарского материка таких довольно высоких гор, как Тарейский, Хантайско-

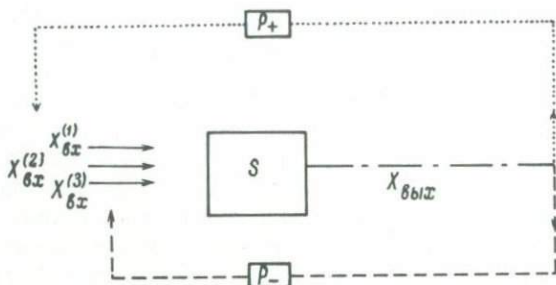


Рис.2. Схема обратной связи в замкнутой экосистеме.

$S$  - экосистема (замкнутая),  $P$  - регулятор,  $x_{\delta x}^{(1)}$  - входная величина, связанная с изменением температуры,  $x_{\delta x}^{(2)}$  - входная величина, связанная с изменением влажности,  $x_{\delta x}^{(3)}$  - входная величина, связанная с изменением  $\text{CO}_2$  в атмосфере,  $x_{\delta_{\text{вых}}}$  - выходная величина, связанная с устойчивостью тайги.

Рыбинский, Курейско-Летнинский валы и другие [2, 4]. Эти изменения сказались и на углеобразовании. Пояс позднепермского угленакопления сократился и сместился к центру Ангарского материка.

Своеобразной особенностью верхнепермских углей является замещение угольной массы породой. Замещения указывают на существование потоков во время накопления торфяников, которые значительно препятствовали накоплению органического материала, откладывая терригенные примеси. О переносе накапливающихся растительных остатков свидетельствует также значительное количество атритового материала в угольной массе.

С тектонической активизацией связано и проявление вулканической деятельности, которая сильно повлияла на расцвет неустойчивых групп. Таким образом, все эти события привели к сокращению площади кордаитовой тайги, а в ряде случаев даже к разрыву ее ареала. Поэтому устойчивость кордаитовой позднепермской "тайги", по сравнению с раннепермской, резко уменьшилась. Особенно это хорошо видно на примере изучения позднепермской тайги в Норильском районе и на Западном Таймыре. Так, в пределах Норильско-Хараелахского прогиба в шмидтинское время отмечается сильная ботанико-географическая дифференциация. В центральной части этого прогиба в наиболее "мористых" фациях сохраняются только устойчивые и среднеустойчивые группы важнейших родов растений, представленные кордаитовыми, членистостебельными и реже папоротниками и птеридоспермами с сильно расчлененной листовой пластинкой (*Angaridium*, *Katangiella*). Причем морфологически они мало отличаются от раннепермских представителей этих групп.

На западном склоне Хантайско-Рыбинского вала появились первые представители *Comia* и *Callipteris* (неустойчивая группа важнейших родов растений). Появление их сопровождало сокращению границ кордаитовой „тайги“, которая сокращалась под воздействием затоплений и возникновения более сухих территорий на западных склонах позднепермских поднятий. Устойчивость позднепермской кордаитовой „тайги“ резко уменьшилась, о чем свидетельствует то обстоятельство, что в более увлажненных участках их вытесняют членистостебельные, а в более засушливых — *Comia* и *Callipteris*. Эти новые ксерофитные формы (*Comia* и *Callipteris*), возникавшие под влиянием изменений обстановки, получили широкие возможности занять обширные пространства, к условиям жизни которых не были приспособлены кордаитовые и членистостебельные в пределах этой неустойчивой подэко-системы.

В качестве примера можно привести следующий материал. По направлению от центра к краю Ангарского материка позднепермские кордаитовые леса постепенно переходили в птеридоспермокордаитовые леса. Причем наибольшие рощи птеридоспермов (*Comia* и *Callipteris*) произрастали на западных склонах Хантайско-Рыбинского и Тарейского валов. При этом нельзя забывать, что северный полюс в позднепермскую эпоху был расположен на севере Верхоянья или в районе Охотского моря [7]. В кайерканское и амбарнинское время отмечается резкое увеличение ареала этих растений, что сопровождалось значительной переработкой их организации. И они из типичных ксерофитов становятся позднее более эврифаціальными и эврибионтными и заполняют практически все экологические ниши. Влажный климат и прохладные условия дали возможность сохраниться более длительное время кордаитовой „тайге“ только в более устойчивых подэко-системах.

Все эти геологические события привели к значительному сокращению кордаитовой „тайги“, а в ряде случаев даже к разрыву ее ареала, а следовательно, к резкому уменьшению устойчивости кордаитовой „тайги“. Байкурское, шмидтинское и кузнецкое время Н.Г.Вербицкой, Н.П.Ильяхиной и автором рассматриваются как время перехода устойчивой экосистемы в сложную.

Таким образом, в сложной экосистеме значительно возрастает влияние изоляции, которая является одним из элементов, влияющих на темпы эволюции. Теоретические расчеты [8] показывают, что наиболее высокими темпами эволюции должны характеризоваться роды и виды, ареалы которых полуизолированы или временами полностью изолированы один от другого.<sup>1</sup> Именно такая ситуация характерна для истории развития позднепермской ангарской флоры — неустойчивой подэко-системы сложной экосистемы. На границе пер-

<sup>1</sup> Это происходит не в связи с изоляцией как таковой, а в связи с тем, что они находятся в разных условиях. — Прим.ред.

ми и триаса, и особенно в триасе, происходит резкое уничтожение кордаитовых (наиболее устойчивой группы), а также многих родов членистостебельных — менее устойчивых групп, что связано, по-видимому, с разрывами их ареалов. С этих позиций легко объяснить биоценотические кризисы, происходящие на границе перми и триаса, связанные с крайней интенсивностью тектонических и вулканических процессов и резкими изменениями положения климатических зон на поверхности Земли [2-4]. Тем самым можно объяснить и наиболее резкую смену сложной позднепермской экосистемы более открытой и менее устойчивой триасовой экосистемой.

Относительную скорость этих событий можно сравнивать только с процессами, происходившими в современную эпоху в результате активного воздействия человека на природные биоценозы и ландшафты в целом (бурные катастрофы, по А.А.Любишеву).

### Л и т е р а т у р а

1. А н а н ь е в В.А. Специфика изучения плауновидных Ангарской области. — В кн.: Материалы по стратиграфии и палеогеографии Тунгусского угленосного бассейна. Томск, 1974, с.194-202.
2. Г р а м б е р г И.С. Палеогидрохимия терригенных толщ (на примере верхнепалеозойских отложений севера Средней Сибири) Л., 1973. 171 с.
3. В а х р а м е е в В.А., Д о б р у с к и н а И.А., З а к л и н с к а я Е.Д., М е й е н С.В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М., 1970. 424 с.
4. П о г р е б и ц к и й Ю.Е. Палеотектонический анализ Таймырской складчатой системы. Л., 1971. 248 с.
5. Р а д ч е н к о Г.П. Морфолого-анатомические особенности некоторых раннекаменноугольных растительных типов Кузнецкой провинции. — В кн.: Сборник памяти А.И.Криштофовича. М., 1957, с.33-54.
6. С у х о в С.В. Семена позднепалеозойских растений Средней Сибири. Л., 1969. 196 с.
7. У с т р и ц к и й В.И., С т е п а н о в Д.Л. Палеобиогеография и климат Евразии в перми. Межд. геол. конгресс, XXV сессия. Палеонтология, морская геология (докл. советских геологов). М., 1976, с.103-109.
8. Ш м а л ь г а у з е н И.И. Факторы эволюции (Теория стабилизирующего отбора). М., 1968. 451 с.

## КОРРЕЛЯЦИЯ МОРСКИХ И КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ СРЕДНЕ-ВЕРХНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОЧНОГО КАЗАХСТАНА

Расчленение и корреляция морских и континентальных отложений является весьма важной и наименее разработанной проблемой стратиграфии. Известные в настоящее время методы синхронизации часто бывают мало приемлемыми в условиях огромного разнообразия фаций. В комплексных биостратиграфических и литологических исследованиях в геологической практике Восточного Казахстана широко используются данные палинологии, показавшие несомненные преимущества перед другими методами. Распределение остатков животных и растений по вертикали и латерали крайне неравномерно, что затрудняет внутри- и межрегиональную корреляцию. Стратиграфическая ценность спор и пыльцы обусловлена изменчивостью в вертикальном направлении, незначительной изменчивостью по горизонтали, широким географическим распространением, относительной независимостью от литофаций, приуроченностью как к морским, так и к континентальным образованиям.

Восточный Казахстан включает Зайсанскую складчатую систему, Чингиз-Тарбагатайский мегантиклинорий и частично Джунгаро-Балхашскую складчатую область. По особенностям геологического развития и литофациальным отличиям в пределах трех рассматриваемых регионов на современной стадии изученности различными исследователями выделяется 10-12 структурно-формационных зон: Северо-Балхашская, Западно-Чингизская, Восточно-Чингизская, Жарма-Саурская, Кояндинско-Аркалинская, Чарская, Калба-Нарымская, Иртышская, Рудно-Алтайская и Белоубинско-Южноалтайская. В стратиграфических схемах девонских, каменноугольных и пермских отложений, принятых на Втором Межведомственном стратиграфическом совещании в 1971 г. в Алма-Ате [4], насчитывается 117 местных стратиграфических подразделений. Каталог ископаемой фауны и флоры Восточного Казахстана, созданный на перфокартном массиве, включает свыше 800 местонахождений, характеризуется многоаспектностью поиска и значительно ускоряет корреляцию выделенных стратиграфических единиц.

Средне-верхнепалеозойские осадки исследованного района представлены полифациальным комплексом пород морского (геосинклинального, платформенного и субплатформенного типа), лагунного и континентального происхождения.

Сложность параллелизации разновозрастных отложений наглядно вырисовывается из сравнения мощностей ярусов при прослеживании разрезов с юго-запада на северо-восток рассматриваемой территории. Эти мощности различаются не только в десятки, но иногда и в сотни раз. Так, фаменский ярус в Чингиз-Тарбагатайском ме-

гантиклинории, представленный морским субплатформенным типом пород, в непрерывных разрезах с каменноугольными образованиями имеет мощность 25–150 м, а на Рудном Алтае (Зайсанская складчатая система) мощность фаменского яруса в морских геосинклинальных фациях возрастает до 3500 м.

Сопоставление более обосновано для таких стратиграфических единиц, в которых найдены совместно остатки животных, отпечатки листьев растений, споры и пыльца.

Спорово-пыльцевые комплексы и отпечатки листьев из одних и тех же местонахождений обычно однозначно датируют возраст.

Данные палинологии обычно согласуются с возрастной датировкой ассоциирующей фауны, но в ряде случаев указывают на более поздний возраст, что свидетельствует о большей консервативности животного мира, по сравнению с растительным. Например, в отложениях бухгарминской свиты найдены остатки позднетурнейских *Caninia cylindrica multiseptata* Cor., *C. camphylloides* Volk., *Fenestella triangularis* Nekh., *F. quadrula* Nekh., *F. longa* Nekh., *Marginatia buringtonensis* (Hall), *Imbrexia tornacensis* (Kon.), *Martiniella washkurica* (Fred.), а также встречены споры подгруппы *Trematozonotriletes* Naum., *Trilobozonotriletes* Naum., характерные для визейского яруса.

Микрофоссилии в рассматриваемом регионе обнаружены в широком спектре пород: углисто-глинистых, глинистых, кремнисто-глинистых, в известковистых алевролитах, алевропелитах, алевропесчаниках, полимиктовых, вулканомиктовых и известковистых песчаниках, туфопесчаниках, туфогравелитах, туфоконгломератах, вулканомиктовых и полимиктовых гравелитах, песчанистых и алевритистых известняках, известняках, туфах кислого и средне-основного состава. Значительное развитие регионального метаморфизма в ряде изученных районов отрицательно сказывается на сохранности макрофоссилий и в меньшей степени влияет на сохранность спор. На большом фактическом материале из среднепалеозойских отложений Рудного Алтая установлено, что породы, испытавшие региональный метаморфизм, содержат 70–80% спор хорошей сохранности. Метаморфизованные породы из зоны низких ступеней контактового метаморфизма содержат лишь 33% споровых оболочек хорошей сохранности.

В раннем девоне Северо-Балхашской, Жарма-Саурской, Чарской и Белоубинско-Южноалтайской структурно-формационных зон были развиты нормально-морские, терригенные, карбонатные и вулканогенно-терригенные осадки с многочисленными остатками брахиопод, позволяющих выделять две региональные стратиграфические единицы: прибалхашский горизонт (с *Leptostrophia rotunda* Bubl.) и сарджальский горизонт (с *Protoleptostrophia explanata* Sow.), параллелизуемые с жединским, зигенским и эмским ярусами Рейнской провинции [1]. В Западно-Чингизской и Восточно-Чингизской зонах формировались преимущест-

венно вулканогенные континентальные осадки с раннедевонской *Zosterophyllum* sp.

Раннедевонские комплексы спор сохраняют свои особенности на всей территории Восточного Казахстана, несмотря на различную палеогеографическую обстановку. Это очень примитивные, мелкие, довольно однообразные в видовом отношении комплексы микрофоссилий, большую часть которых составляет группа акритарх. Исключение представляет раннедевонский комплекс Северного Прибалхашья, содержащий подобный комплекс спор без участия акритарх, но имеющий в составе огромное количество колониальных микроводорослей. Основным отличием раннедевонских микрофоссилий от силурийских является трехлучевая шель прорастания, присущая более высокоорганизованным девонским растениям. Преобладающими видами являются *Leiotriletes trivialis* Naum., *L. atavus* Naum., *Acanthotriletes denticulatus* Naum., *Trachytriletes minor* Naum., *Retusotriletes medius* Naum., *R. simplex* Naum. Характерно значительное участие формы *Emphanisporites rotata* Mc Gregor. Раннедевонские споровые комплексы из Восточного Казахстана параллелизуются с одновозрастными комплексами Прибалтики, Северного Урала и Канады.

Средний девон наиболее широко представлен морскими фациями и лишь в Западно-Чингизской, Восточно-Чингизской и Жарминской зонах известны континентальные осадки. Среднедевонские отложения содержат богатые комплексы растительных микрофоссилий, контролируемых макрофоссилиями в стратотипических разрезах. Среднедевонские комплексы спор значительно обновляются по сравнению с раннедевонскими. В раннеэйфельских комплексах процентное содержание групп *Leiotriletes* Naum. возрастает с 20 до 60-70%. Подгруппа *Hymenozonotriletes* Naum. с прозрачным периспорием составляет 10-17%. Разнообразны акритархи (10-15%) с шиповатыми скульптурными украшениями.

Наиболее представительны позднеэйфельские и раннеживетские комплексы спор, сопоставляемые с одновозрастными ассоциациями Русской платформы, Урала и Кузбасса. Среди позднеэйфельских микрофоссилий различаются два комплекса: ранний и поздний. Раннему позднеэйфельскому палинокомплексу свойственна подгруппа *Retusotriletes* Naum. (30%), имеющая в отличие от раннеэйфельских форм совершенно четкие ареалы. Типичными представителями являются *Retusotriletes gibberosus* Naum., *R. sterlibaschevensis* Tschibr., *R. antiquus* Naum. Характерны споры подгруппы *Hymenozonotriletes* Naum. с очень узкой оторочкой (*H. endemicus* Tschibr., *H. melanidus* Tschibr., *H. spinulosus* Naum.). В комплексе отмечается гетероспоровость: наряду с крупными встречаются мелкие споры. Поздний позднеэйфельский комплекс спор отличается их мелкими размерами. Основными элементами палинологического спектра являются виды подгрупп *Camarozonotriletes* Na-

um, и Diatomozonotriletes Naum. формы подгруппы Archaeozonotriletes Naum., доминирующие в более молодых живетских комплексах, составляют лишь 6%.

Среди девонской таофлоры наиболее разнообразным в количественном отношении является живетский комплекс с *Teniostrada dubia* Kräus. et Weyl., *Protolepidodendron scharianum* Krejci, *Lepidodendropsis kazachstanica* Senk., *Glyptophyton granulare* Krysh. Живетские комплексы содержат многообразные по видовому и родовому составу сложноскульптурованные споры. Индикаторами комплексов является подгруппа *Archaeozonotriletes* Naum., охватывающая в раннеживетском комплексе 70-80%, в позднеживетском - 50-60%. В верхах разреза безоторочковая бугорчатая подгруппа *Lophotriletes* Naum. возрастает до 30-37%.

Верхний девон Восточного Казахстана представлен морскими, прибрежно-морскими и континентальными отложениями. Франские осадки содержат разнообразнейшие комплексы спор папоротников, плаунов, мхов. В низах разреза доминируют виды подгруппы *Archaeozonotriletes* Naum. (40%): *Archaeozonotriletes variabilis* Naum., *A. micromanifestus* Naum., имеющие ассиметричное расположение периспория. Подгруппа *Hymenozonotriletes* Naum. составляет 14-15% в раннефранском комплексе, а в среднефранском увеличивается до 40%. В среднефранском комплексе появляются виды подгруппы *Archaeotriletes* Naum. с огромными выростами на экзине (*A. hamulus* Naum., *A. fidus* Naum.). Своеобразие комплексу придает пыльца кордаитоподобных *Archaeoperisaccus elongatus* Naum., *Perisaccus domanicus* Naum., известных на Печоре и Тимане.

Верхняя часть содержит крупные споры *Hymenozonotriletes subdeliquescens* Tschibr. (10-20%).

Фаменские комплексы резко отличаются в таксономическом отношении от франских, своеобразны и изменчивы в горизонтальном направлении. Обычно это мелкие формы, чаще простой скульптуры. Характерны споры подгрупп *Lophozonotriletes* Naum., *Hymenozonotriletes* Naum., составляющие 20-25%.

Основными компонентами (42-57%) фаменских ассоциаций являются безоторочковые виды с бугорчатой и шиповатой скульптурой. Руководящую роль в верхах разреза приобретает вид *Hymenozonotriletes lepidophytus* Kedo.

В верхнедевонских отложениях Восточного Казахстана встречены единичные находки археоптерисовой флоры. \*

Переходные девон-каменноугольные образования в морских и прибрежно-морских фациях содержат остатки брахиопод, мшанок, двустворок, рогоз, аммоноидей, трилобитов, растений. Наиболее представлен разрез пограничных слоев в стратотиде тарханской свиты у с.Тарханки (Рудно-Алтайская структурно-формационная зона). Изменение комплексов спор на границе девона-карбона в

Рудном Алтае происходит постепенно, без резкого изменения. Как в Арденно-Рейнской провинции и Юго-Восточной Англии [5, 6], в тарханской свите и ее аналогах отмечается совместное нахождение *Hymenozonotriletes lepidophytus Kedo* и его разновидностей с *Hymenozonotriletes pusillites Kedo*. Это отличает Рудный Алтай от Припятской впадины, центральных, северо-западных и северных районов Русской платформы [2], где виды *Hymenozonotriletes lepidophytus Kedo* и *Hymenozonotriletes pusillites Kedo* сменяют друг друга на границе девона и карбона.

Изменение состава флоры во времени позволяет различать три комплекса: ранне-, средне- и позднекаменноугольный. Одновременно происходит и дифференциация растительности. По данным палинологических исследований возможно со значительно большей детальностью производить биостратиграфическое расчленение нижнекаменноугольных отложений, в которых выделяются раннетурнейский, познетурнейский, ранне-средневизейский, поздневизейский-серпуховский палинокомплексы.

В среднем-позднем карбоне континентальный режим господствовал на большей части изученной территории и лишь в центре Зайсанской складчатой системы в среднем карбоне сохранился морской бассейн. Схема сопоставления среднекаменноугольных отложений Северо-Балхашской, Жарма-Саурской, Кояндинско-Аркарлинской, Чарской и Рудно-Алтайской структурно-формационной зон демонстрируется на таблице.

Для средне-верхнекаменноугольных отложений Северного Прибалхашья отмечаются комплексы растительных микрофоссилий, свойственных Евразийской палеофлористической провинции с отдельными элементами, характерными для Казахстанской провинции.

Основной фон составляют споры папоротников, птеридоспермов, встречается пыльца типа хвойных. По представлениям М.И.Радченко [3] каменноугольная флора Северного Прибалхашья относится к Казахстанской провинции Евразийской палеофлористической области.

Для одновозрастных средне-верхнекаменноугольных образований западной части Зайсанской складчатой системы характерны комплексы спор и пыльцы Казахстанской провинции, а северо-восточной части Зайсанской системы присущи растительные микрофоссилии Тунгусской палеофлористической провинции. Каменноугольная флора Зайсанской системы рассматривается М.И.Радченко в составе единой Ангарской палеофлористической области. Весьма примечательно, что палинокомплексы из среднекаменноугольных морских фаций с фауной брахиопод и аммоноидей содержат большее количество пыльцы (типа *Monosaccata*) по сравнению с одновозрастными комплексами трилетних спор из континентальных образований с мазуровским комплексом растений: *Neuropteris izylensis* (Tzchirk.) Neub., *Angaridium potaninii* (Schmalh.) Zal., *Noeggerathopsis theodorii* Tschirk.

Сопоставление среднекаменноугольных отложений

Единая стратиграфическая шкала				Структурно-формационная зона				
				Северо-Балхашская	Жарма-Саурская	Кояндинско-Аркарлинская	Чарская	Рудно-Алтайская
сис-тема	от-дел	ярус	зо-на					
Каменноугольная	Средний	Московский	Зона Gastriferas	Керегетасская свита	Саркульская свита	Кокпектинская свита	Буконьская свита	Малоубинская свита
				Андезитовые порфириды, их туфы; песчаники	Туфы и лавы андезитовых и дацитовых порфиритов	Конгломераты, песчаники, алевролиты, известняки	Конгломераты, песчаники, угли	Аргиллиты, песчаники, угли
		Башкирский	Зона Reticularas	Флора: <i>Noeggerathiopsis theodorii</i> Tschirk, et Zal.	Флора: <i>Angaropteridium grandifoliatum</i> Zal.	Фауна: <i>Gigantoprodactus edelburgensis</i> (Phill.), <i>Balakhonia insinuata</i> (Girty)	Флора: <i>Elatocladus kassagatschica</i> (Tschirk.) Krysh, Noeggerathiopsis theodorii Tschirk, et Zal.	Флора: <i>Cardioneura sibirica</i> Zal., <i>Noeggerathiopsis theodorii</i> Tschirk, et Zal.
				Споры: <i>Trematozonotriletes commutatus</i> (Waltz) Naum.	Споры: <i>Leiotriletes inermis</i> (Waltz) Isch., <i>Lycospora pusilla</i> (Ibr.) S.W.B.	Флора: <i>Angaropteridium grandifoliatum</i> Zal.	Споры: <i>Dictyotriletes cancellatus</i> (Luber) Naum.	Споры: <i>Lycospora pusilla</i> (Ibr.) S.W.B.
			1500 м	1300 м	2500 м	2000 м	600 м	

Ярким примером достоинств палинологических исследований является то, что в ряде стратиграфических единиц, не содержащих других фоссилий, были обнаружены растительные микрофоссилии. Раннедевонские споры на Рудном Алтае были установлены в отложениях, условно отнесенных к ордовику. По фауне наиболее древними девонскими осадками считались среднедевонские. Лишь спустя десять лет в условно ордовикских образованиях были обнаружены остатки раннедевонских животных, что подтвердило данные по спорам. Позднекаменноугольные и раннепермские палинокомплексы с обильной пылью кордаитов, гинкговых, беннетитов, протохвойных на Рудном Алтае выделены в отложениях, ранее считавшихся „немыми“.

Палинологические исследования в ряде случаев значительно дополняют сведения о составе флоры. Так, в малоульбинской свите среднего карбона Рудного Алтая обнаружено значительное разнообразие спор каламитов, кордаитов и папоротников (60 видов, принадлежащих 14 подгруппам), тогда как состав флоры по макрофоссилиям тех же порядков значительно беднее (16 видов, относящихся к 13 родам).

#### Л и т е р а т у р а

1. Б у б л и ч е н к о Н.Л. Казахстанская геосинклинальная область. - В кн.: Девонская система. Кн.1. М., 1973, с.462-516.
2. К е д о Г.И., Г о л у б ц о в В.К. Палинологический критерий для определения границы девона и карбона в Припятской впадине. - В кн.: Палинологические исследования в Белоруссии и других районах СССР. Минск, 1971, с.5-34.
3. Р а д ч е н к о М.И. Каменноугольная флора Казахстана. Тезисы докладов VIII Международного конгресса по стратиграфии и геологии карбона, М., 1975, с.265-266.
4. Решения Межведомственного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем докембрия и палеозоя Восточного Казахстана 1971 г. Л., 1976. 97 с., 26 схем.
5. S t r e e l M. Critères palynologiques pour une stratigraphie détaillée du Tria dans les bassins Ardenno-Rhénang.-Ann.Soc.Geol., 1965-1966, t. 89, Bull.3, p.65-96.
6. S t r e e l M. Correlations palynologiques entre les sédiments de transition dévonien dinantien dans les bassins Ardenno-Rhénans. Compte Rendu 6-e Congres Intern. Strat. Geol. Carbonif. Schfield, 1967, 1969, vol.1, p.3-18.

РАЗВИТИЕ МЕЛОВЫХ ХАРОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ  
В ОЗЕРНЫХ БАССЕЙНАХ ЮГА СССР

Меловой период представляет собой этап пышного расцвета харовых водорослей. Периоды расцвета харофитов в истории их развития связаны, вероятно, с периодами широкого распространения на древних континентах обширных озер и опресненных лагун. В нашей стране раннемеловые харофиты известны из Средней Азии [2, 3, 4, 5, 6], Крыма [10], позднемеловые — из Казахстана [7, 8] и впервые были обнаружены в Закавказье (сборы Х. Алиюлы, В. Акопяна).

## Р а н н и й м е л

Остатки раннемеловых харофитов широко распространены в красноцветных Средней Азии. Они сосредоточены в глинах, обогащенных карбонатом кальция. Стратиграфически приурочены к аптскому и альбскому ярусам и известны в Ферганской, Таджикской, Алайской депрессиях и частично Кызыл-Кумах [3, 4, 5, 6]. В более низких стратиграфических уровнях мела в Средней Азии остатки харофитов встречаются редко и имеют плохую сохранность. Стратиграфическое положение красноцветных нижнемеловых отложений в Ферганской впадине определяется подстилающими пестроцветными и угленосными юрскими отложениями и перекрывающими нижнетуронскими морскими отложениями, так называемыми устричными слоями.

Наиболее полно охарактеризованы находками харовых водорослей разрезы Юго-Восточной Ферганы. В качестве примера рассмотрим разрез у пос. Наукат, здесь снизу вверх отложения представлены следующим образом (рис. 1):

Х о д ж и а б а д с к а я с в и т а (=нижняя часть муянской для Юго-Западной Ферганы = нижнечангетская подсвита для Восточной Ферганы и Алайской долины = альмурадская и кызылташская свиты для Таджикской депрессии) — условно валанжинский и готеривский ярусы общей стратиграфической шкалы. Гравелиты, переходящие по простиранию в песчаники и конгломераты. Гравелиты и пески характерны для отложений зоны подводной террасы, на которой в озерах накапливается грубообломочный материал. Конгломераты являются, вероятно, конусами выноса рек. Остатки харовых водорослей здесь не были обнаружены.

Х о д ж а о с м а н с к а я с в и т а (=верхняя часть муянской свиты в Западной Фергане = среднечангетская свита в Восточной Фергане и Алайской долине = окузбулакская и калигрекская свиты в Таджикской депрессии) — условно аптский ярус общей стратиграфической шкалы. Известковистые красноцветные глины с

прослоями глин, алевролитов голубовато-зеленого цвета и светлых известняков. Остатки харовых водорослей распространены по разрезу равномерно, но особенно много их было обнаружено под слоем известняка. Комплекс харовых водорослей следующий: *Flabellochara harrisii* (Peck) Gramb., *Clypeator jiuquanensis* (Wang Shui) Gramb., *Atopochara trivolvris* Peck, *A. longa* Kyansep-Rom., *Mesochara voluta* (Peck) Shaikin, *M. tarica* Kyansep-Rom.

Видом-доминантом является *Flabellochara harrisii*. Судя по литологическому составу отложений, характеру и распространению в них остатков харовых водорослей, можно предположить, что породы отлагались в спокойной заиленной части озерной литорали, где харовые водоросли образовывали сплошные заросли. Кроме остатков харофитов, здесь были найдены раковины остракод и гастропод. По биологическому типу озеро могло быть мезотрофным. Воды были теплыми, обогащенными карбонатом кальция. Отложения с приведенным комплексом харовых водорослей обнаружены в Восточной Ферганае, Алайской долине, Таджикской депрессии. Остатки харовых водорослей не были встречены в Западной Ферганае и Кызыл-Кумах [5].

**Араванская свита.** Преимущественно представлена грубозернистыми песками, в меньшей степени глинами. Остатки харовых водорослей встречаются только в верхней глинистой части разреза и имеют плохую сохранность, здесь встречен вид *Atopochara trivolvris* Peck. Это, вероятно, отложения зоны подвижной литорали.

**Наукатская свита** (= дяканская свита Юго-Западной Ферганы). Светлые известняки с прослоями красноцветных и зеленовато-серых глин. Остатки харовых водорослей встречаются в большом количестве и представлены одним видом — *Atopochara trivolvris* Peck. Под распространенными здесь „харовыми дугами“ накапливались отложения известняка. По биологическому типу это могло быть мезотрофное озеро, сходное с современным Нижним Боденским озером в Швейцарии. В Восточной Ферганае отложения с харофитами не встречены, здесь распространены грубообломочные отложения.

**Абширская свита.** Гипсы с прослоями красноцветных глин. Здесь остатки харовых водорослей не были обнаружены. Вероятно, это — отложения бессточного озерного бассейна с повышенной минерализацией вод, сходного с современным Аральским морем.

В наукатское и абширское время озерный бассейн располагался в западной, юго-западной и частично юго-восточной частях Ферганской впадины. По краевым частям этого озерного бассейна существовали изолированные бессточные лагуны, в которых происходило накопление гипсов. В восточной части Ферганской впадины в это время существовала обширная аллювиально-озерная равнина.



Кызылпиляльская свита (мигбатманская свита Таджикской депрессии) – условно альбский ярус общей стратиграфической шкалы. Известковистые красноцветные глины с прослоями глин и алевролитов голубовато-зеленого цвета. Остатки харовых водорослей многочисленны и равномерно распространены в отложениях, но особенно большие скопления их сосредоточены под прослоями известняков. Комплекс харовых водорослей представлен следующими видами: *Atopochara trivolvris* Peck, *A. longa* Kyansep-Rom., *Flabellochara harrisii* (Peck) Gramb., *F. asiatica* Kyansep-Rom. Видом-доминантом является *Atopochara trivolvris* Peck. Кроме того, здесь встречаются остатки синезеленых водорослей в виде округлых стяжений с концентрическим внутренним строением. Харовые водоросли образовывали в кызылпиляльское время обширные заросли. По биологическому типу водоем был мезотрофным с элементами эвтрофикации, о чем свидетельствуют находки остатков синезеленых водорослей.

Калачинская свита (=слои с *Plicatotrigonoides simakovi* = токубайская свита) сопоставляется с сеноманским ярусом общей стратиграфической шкалы. Красноцветные пески и песчаники, переходящие по простиранию в конгломераты. В песчаниках были обнаружены раковины пресноводных пластинчатожаберных [9]. В Западной Фергане у пос. Исфара и в Восточной Фергане на р. Куршаб остатки харофитов плохой сохранности были встречены в верхней части свиты в глинистых прослоях. Выше залегают сероцветные глины с морской фауной, сопоставляемые с нижнетуронским подъярусом общей стратиграфической шкалы.

### П о з д н и й м е л

Позднемеловые харофиты были обнаружены в Закавказье, в Юго-Западной Армении, в 1.5 км к юго-востоку от селения Гюлистан (сборы Х.Алиюлы, В.Акопяна, 1967, 1968 гг.). Остатки харовых водорослей сосредоточены в красноцветных породах, мощность которых 250–300 м. Подстиляется и перекрывается красноцветная толща породами с морской фауной. Изучение морской фауны из подстилающих пород позволило сопоставить эти отложения с нижнетуронским подъярусом, а изучение морской фауны из перекрывающих

---

тишная зона литорали, 1 – конгломераты, 2 – пески и песчаники, 3 – алевролиты, 4 – переслаивание алевролитов с глинами, 5 – глины красноцветные, 6 – глины с примесью алевролитового материала, 7 – глины зеленовато-серые, 8 – известняки, 9 – мергели, 10 – онколиты, 11 – гипсы, 12 – харофиты.

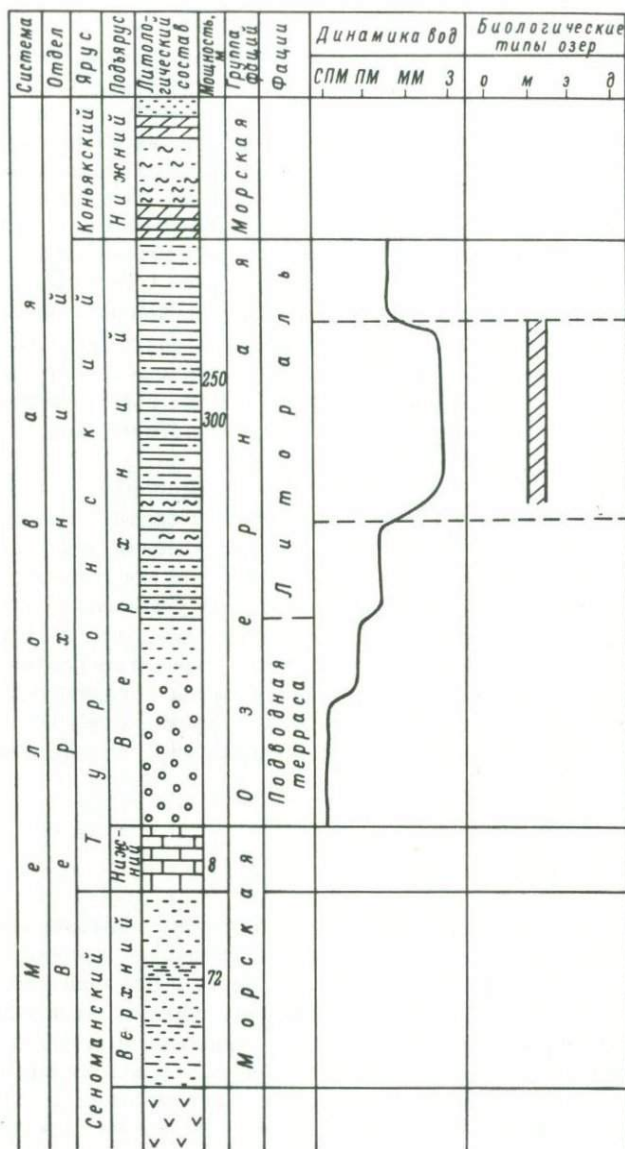


Рис.2. Разрез красноцветных отложений у сел.Гулистан (Закавказье), по данным В.Акопяна,

Условные обозначения см. на рис.1.

отложений позволило отнести их к нижнеконьянскому подъярису. Таким образом, красноцветная толща, содержащая остатки харофитов, сопоставляется с верхним туроном общей стратиграфической шкалы [1].

Разрез красноцветных отложений у сел. Гюлистан [1] представлен следующим образом (рис. 2).

Начинается разрез конгломератами, которые могут рассматриваться как отложения конуса выноса в зону подводной террасы. Вверх по разрезу они переходят в пески и песчаники зоны подвижной литорали. Верхняя половина красноцветной толщи представлена алевритами и глинистыми алевритами, в которых равномерно распространены остатки харофитов. Среди харофитов определен вид *Atopochara multivolis* Peck, который впервые обнаружен в СССР. Вид *A. multivolis* Peck представлен огромным количеством утрикул. Кроме него, определены новые харофиты семейства *Raskyellaceae* Grambast. Захоронение харофитов происходило в месте их произрастания, о чем свидетельствует хорошая сохранность и совместное нахождение крупных утрикул *A. multivolis* Peck и мелких гиригонитов семейства *Raskyellaceae* Grambast. Отложения с остатками харофитов, вероятно, образовались в обширной опресненной лагуне, в спокойной заиленной части литорали.

## В ы в о д ы

1. Наибольшие скопления остатков меловых харофитов приурочены к красноцветным толщам.

2. В развитии раннемеловых озерных бассейнов Ферганы и позднетуронского бассейна Закавказья наблюдается цикличность, которая сказывается в том, что грубообломочные отложения подводных террас, лишенные остатков харофитов, сменяются глинисто-известковистыми отложениями спокойной заиленной литорали, где они присутствуют.

3. Наибольшие скопления остатков харовых водорослей в отложениях связаны с периодами тектонически спокойного развития водоема.

4. Нахождение огромного количества остатков харофитов в раннемеловых отложениях Средней Азии и позднетуронских отложениях Закавказья позволяют предположить наличие в то время опресненных водоемов с обширными зарослями харофитов, так называемыми „харовыми лугами“.

5. В аптских и альбских водоемах Ферганской впадины встречаются виды харовых водорослей, имеющие широкое географическое распространение. Вид *Atopochara trivolis* Peck известен из неокома-апта в Северной Америке, апта в Южной Европе (Венгрии, Румынии), апта и альба в Центральной Азии (Китай, Монголия), Средней Азии, Казахстане, Сирии, Северной Аф-

рике (Алжир). Вид *Flabellochara harrisi* (Peck) Grambast известен из апта и альба в Южной Европе, Северной Америке, Средней Азии. Вид *Glypeator jiuquanensis* (Wang Shui) Grambast известен из мела в Центральной Азии (Китай), апта и альба в Средней Азии. Вид *Mesochara voluta* (Peck) Shaikin известен для поздней юры и раннего мела в Северной Америке, Монголии, Молдавии, Крыму.

Остатки позднемелового вида *Atopochara multivolvis* Peck известны из сеноман-туронских отложений Северной Америки и из верхнесеноманских отложений Испании.

Таким образом, изучение остатков харофитов может быть использовано для стратиграфии континентальных отложений.

Кроме того, изучение древних харофитов дает некоторые сведения о характере водоемов, в которых они произрастали, а именно: а) о биологическом типе водоема, т.е. его трофности; б) о сравнительно высокой температуре вод; в) о повышенной карбонатности вод; г) о  $P_{H_2}$  от 7 до 9.

#### Л и т е р а т у р а

1. А к о п я н В.Т. Биостратиграфия верхнемеловых отложений Армянской ССР. Ереван, 1978. 276 с.
2. Г р а м м М.Н., П р е о б р а ж е н с к и й А.К. Остатки оригинальных харофитов из нижнемеловых отложений Южного Узбекистана. - ДАН УзССР, 1953, № 1, с.27-29.
3. К я н с е п - Р о м а ш к и н а Н.П. Раннемеловые харофиты Северной Ферганы. - ДАН СССР, 1967, т. 177, № 2, с. 408-410.
4. К я н с е п - Р о м а ш к и н а Н.П. Некоторые раннемеловые харофиты Ферганской и Таджикской депрессий. - В кн.: Континентальные образования Восточных районов Средней Азии и Казахстана. Л., 1969, с.52-68.
5. К я н с е п - Р о м а ш к и н а Н.П. Значение харовых водорослей для стратиграфии мезозойских отложений Ферганы и их палеолимнологических реконструкций. - В кн.: Проблемы исследования древних озер Евразии. Л., 1974, с.21-37.
6. К я н с е п - Р о м а ш к и н а Н.П. История озер и развитие харофитов в Ферганской впадине в раннемеловое время. 1У Всесоюзный симпозиум по истории озер. История озер в мезозое, палеогене, неогене. Л., 1975, с.50-55.
7. Н и к о л ь с к а я В.Д. Находка меловых харофитов в Кызыл-Кумах. - В кн.: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Т.1У. Алма-Ата, 1963, с.218-222.
8. Н и к о л ь с к а я В.Д. Харовые водоросли из мезокайнозоя Северо-Западного Казахстана. Мезокайнозойская фауна и флора Северо-Западного Казахстана. - В кн.: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Т.VII, Алма-Ата, 1977, с.178-189.

9. Пояркова З.Н. Стратиграфия меловых отложений Южной Киргизии. Фрунзе, 1969. 209 с.
10. Проснякова Л.В., Шайкин И.М. Первая находка харофитов в нижнемеловых отложениях равнинного Крыма. — Палеонтологический сборник, 1969, № 6, вып.1, с.71-74.

В.В. Кораллова

#### ПАЛЕОГЕНОВАЯ ФЛОРА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО КРЫЛА ПРИЧЕРНОМОРСКОЙ ВПАДИНЫ

Континентальные фации палеогенового возраста в Северном Причерноморье приурочены к южным отрогам Украинского и Азовского кристаллических щитов, а к югу они сменяются морскими отложениями, уходящими в Северный Крым.

Континентальные отложения имеют большее распространение в Приазовской части и выявлены вдоль побережья Азовского моря (с.Чкалово — г.Жданов), в бассейне р.Молочной и заходят в Конкско-Ялыинскую впадину [1]. Палинологически они были изучены на площади Белозерского железорудного месторождения, в бассейне р.Молочной, севернее г.Токмака и в радиусе 3-8 км от г.Орехова в южном и восточном направлениях.

Наибольшую площадь распространения они имели в среднем эоцене и прослежены в виде локальных участков западнее указанных районов до верховьев р.Ингула в депрессиях кристаллического массива.

Литоология континентальных отложений разнообразна, представлены они песками, глинами, вторичными каолинами, бурыми углями; чаще всего углефицированы, содержат растительные остатки. Их образование происходило в течение палеоэоцена, эоцена и раннего олигоцена. Мощная морская трансгрессия в позднем эоцене перекрыла все континентальные отложения, а болотный ландшафт сохранялся лишь периодически в южной части Конкско-Ялыинской впадины в позднем эоцене-раннем олигоцене.

В палеоэоцене за пределами моря, в Молочанской депрессии, существовал лагунный ландшафт: фации мелкого моря периодически сменяются континентальными с озерами и болотами, в которых происходило угленакопление. Такие же ландшафты сохранялись и в северной части Белозерского месторождения. Вся остальная часть Северного Причерноморья представляла низменную равнину, слабо дренируемую реками, а основной сток, вероятно, происходил по руслу Прамолочной с Украинского и Азовского массивов. Климатические условия характеризовались переменной влажностью, поскольку одновременно с угленакоплением отлагались опоквидные породы, формирование которых связано с субтропическим аридным климатом, повышенной соленостью вод, слабым речным стоком [8].

В раннем эоцене процесс аридизации, по-видимому, продолжался и вместе с регрессией моря отрицательно сказался на формировании континентальных осадков.

Среднеэоценовое время ознаменовалось большой трансгрессией моря, но в Молочанской депрессии и севернее Белозерского месторождения сохранялся континентальный режим, при котором происходила аккумуляция озерно-болотных и речных осадков, местами временно затопляемых морем и превращенных в лагуну. По сравнению с палеоэоценом, площадь таких ландшафтов значительно расширяется. Широкое распространение угленосных отложений, вплоть до имеющих промышленное значение, свидетельствует о теплом влажном климате. Присутствие в углях остатков листьев, стеблей, плодов указывает на захоронение их в условиях временно пересыхающих озер. Это подтверждается также накоплением глин, песчаных и карбонатных, образующихся в аридной области.

В позднем эоцене происходит максимальная трансгрессия моря, затопившая южный склон шита и, далее, перекрыв в понижениях континентальные фации среднего эоцена, распространилась на шите до Кривого Рога. В Молочанской депрессии озерно-болотные фации отсутствуют, в ряде пунктов наблюдается перерыв в осадконакоплении и лишь в Конкско-Ялынской впадине в какой-то момент вновь возникли болотные фации и угленакпление.

Эпоха раннего олигоцена ознаменовалась новой трансгрессией моря, не менее широкой, чем в позднем эоцене. Литологический состав пород указывает на равномерно влажный климат, близкий субтропическому, когда происходит интенсивное выветривание с образованием глин и песков. Несмотря на существование заболоченных территорий, процесс углеобразования прекратился, что указывает на похолодание, уменьшение влажности и континентализацию климата. Лишь севернее г.Токмака (с.Сладкая Балка) выделяется толща углистых песков (1.9 м) раннеолигоценового возраста.

На территории Причерноморской впадины вся континентальная толща палеогена стала доступной для изучения благодаря геологосъемочным работам. Богатство и разнообразие палеогеновой флоры удалось выявить при изучении континентальных и субконтинентальных отложений в восточной части Северного Причерноморья, в бассейне р.Молочной и на Белозерском месторождении. Их возраст был обоснован палинологически на основании сравнения комплексов спор и пыльцы с эталонными, установленными для Северного Причерноморья из датированных по фауне морских отложений [3, 7].

На Белозерском месторождении в разрезе скв.35 (с.Тимашевка) на породах верхнего мела залегает пачка континентальных отложений (15.3 м), перекрывающаяся сверху эоценовыми отложениями. Ее разрез можно представить в следующем виде:

1. Глина темно-серая, обогащенная углистым веществом - 259,6-262 м.

2. Глина темно-серая с зеленоватым оттенком, песчаная, содержит хорошо окатанные включения гравия и кварца - 262-263 м.

3. Песок грубозернистый, буровато-серый, кварцевый, в верхней части с углистыми включениями - 263-264.7 м
4. Глина темно-серая, углистая - 264.7-265.2 м
5. Песок темно-серый, глинистый в верхней части, внизу без примеси глинистых частиц - 265.2-265.8 м

Палеопалинологический анализ этих пород показал, что нижнепалеоценовый комплекс спор и пыльцы характеризует слои 4 и 5, а слои 1, 2 и 3 содержат верхнепалеоценовый комплекс [3].

Рядом с этой скважиной, примерно на той же глубине вскрыты верхнепалеоценовые и среднеэоценовые континентальные отложения (скв.4 и/г - Промплощадка, скв.275 - с.Ново-Ивановка и др.), а в разрезе скв.401 (с.Волковка) палеоцен представлен опоками и глауконитовыми песками, переходящими во вторичные каолины и углистые глины среднего эоцена (217.8-233 м).

Из этих глин выделен спорово-пыльцевой комплекс, в котором господствует пыльца покрытосеменных (до 80%). Отмечается многообразие видов пыльцы *Myrica* (*M. exigna* Sauer, *M. carolinensisformis* Gladk., *M. hartwegiformis* Boitz., *M. sp. sp.*), составляющей около 20%. Второе место принадлежит трехборздно-поровым, преимущественно *Castanea* и *Castanopsis* (до 15%) и в меньшей степени - *Euphorbiaceae*, *Theaceae* и др. В небольшом количестве встречается пыльца жестколистных субтропических растений (*Palmae*, *Myrtaceae*, *Cec sp.*, *Moraceae*, *Sapotaceae*) и мезофильных и гигрофильных пород, приуроченных к поймам рек, где много влаги и в воздухе и в почве (*Engelhardtia*, *Platycarya*, *Betula*, *Nyssa*). В составе формальных таксонов встречено несколько видов *Trudopollis*, *Triporo-pollenites*, *Triatrio-pollenites*.

По сравнению с эталонным комплексом среднего эоцена в описываемом повышено содержание пыльцы *Myrica* и *Moraceae* и менее разнообразен состав пыльцы формальных таксонов.

Разновозрастная континентальная толща выделяется также на Ореховском буроугольном месторождении. В толще вторичных каолинов с остатками обугленной древесины (скв.15363 - г.Орехов) содержится богатый комплекс спор и пыльцы с абсолютным преобладанием формальных таксонов: *Triatrio-pollenites* (*T. coryphaeus*, *T. roboratus*, *T. excelsus*, *T. plicatus*), реже встречается *Nudopollis* (*N. thiergarti*, *N. endangulatus* и др.), *Trudopollis* (*T. ferus*, *T. menneri*) и др. Учитывая такой состав спектров, возраст вмещающих их отложений можно определить как поздний палеоцен.

Выше по разрезу в толще углистых пород на глубине 33-54 м содержится богатый комплекс спор и пыльцы с преобладанием покрытосеменных, наполовину состоящих из пыльцы формальных таксонов. Видовой состав их отличается от комплекса из нижележащего горизонта. Довольно разнообразно представлена пыльца трехпоровая (*Triatrio-pollenites*, *Triporo-pollenites*), трех-

бороздная и трехборозднопоровая по формальной системе. Пыльца естественных родов принадлежит растениям тропиков и субтропиков (*Palmae*, *Myrica*, *Morus*, *Nyssa*, *Proteaceae*, *Myrtaceae*, *Plex*, *Sapotaceae*) с небольшой примесью арктотретичных родов и постоянно встречающимся сем. *Ericaceae*. Отнесение этого комплекса к среднеэоценовому может быть оправдано присутствием трехпоровой пыльцы формальных и естественных таксонов (не только субтропических, но и представителей *Betulaceae*). Условия местообитания отрицательно отразились на существовании *Castanea* и *Castanopsis*, встречающихся в спектрах единично, но в то же время иногда выделяется много *Ericaceae*, не характерных для эталонного комплекса.

На площади Больше-Токмакского марганцеворудного месторождения и в бассейне р. Молочной континентальные отложения также разновозрастны и по мiosпорам могут быть датированы от раннего палеоцена до раннего олигоцена. Мощность морских палеогенских отложений здесь сокращается, иногда они переслаиваются с континентальными (верхний палеоцен, средний эоцен) в районе Мелитополя.

В разрезе скв. 164 (с. Ново-Васильевка) вскрыта пачка углистых глин (5 м), залегающая между отложениями верхнего мела и песчаниками среднего эоцена. Палеопалинологический анализ этой толщи свидетельствует о высоком содержании пыльцы формальных таксонов, представленных *Nudopollis endangulatus* Pf. - 9,5%, *N. terminalis* Pf. - 3%, *N. thiergarti* (R. Pot.) Pf. - 1%, *Trudopollis menneri* (Martyn.) Zakl. - 2%, *T. ferus* Kor. - 5,3%, *T. hemiperfectus* Pf. - 3,6%, *T. conector* Pf. - 2,5%, *T. rector* Pf. - 5,3%, *Extratropopollenites spumoides* Pf. - 1,3%, *E. pseudogranifer* Pf. - 2,6%, а также представителей *Myrtaceae* - 3,6%, *Moraceae* - 6,2%, *Quercus sparsa* Mart. - ед., *Myrica carolinensisiformis* Glad. - ед., которые указывают на раннепалеоценовое время ее формирования. В этом же районе находится разрез скв. 167 (г. Мелитополь), в которой наблюдается переслаивание морских и континентальных отложений верхнего палеоцена, причем в залегающих между двумя прослоями углистых глин опоках содержатся верхнепалеоценовые фораминиферы [6]. Комплекс спор и пыльцы из углистых глин также характеризуется высоким содержанием пыльцы формальных таксонов, принадлежащих *Trudopollis menneri* (Martyn.) Zakl. - 1,5%, *Pompeckjoidaepollenites* sp. sp. - 2,4%, *Nudopollis terminalis* Pf. - 0,8%, *Tripopollenites coryphaeus* (R. Pot.) Pf. - 2,9%, *T. robustus* Pf. - 5,4%, а также появляется трехборозднопоровая пыльца *Rhoipites cingulum* (R. Pot.) R. Pot. - 10%, *R. villensis* (Th. et Pf.) R. Pot. - 4,4%, *T. microhenrici* (R. Pot.) R. Pot. - 4,4%, *R. euphorii* (Th. et Pf.) R. Pot. - 3,4%. Пыльца естественных так-

сонов, по сравнению с нижним палеоценом, более разнообразна (*Myrica* sp., *Engelhardtia* sp., *Castanea* sp., *Quercus sparsa* Mart., *Myrtaceae*, *Nyssa* sp.), среди покрытосеменных, а участие голосеменных и споровых в комплексе невелико, и они не имеют здесь стратиграфического значения.

В этом же районе континентальные отложения, представленные серыми каолинистыми песками и глинами с углистыми включениями и прослоями бурого угля, составляют нижнюю часть симферопольского яруса, а верхняя часть представлена морскими отложениями.

Севернее широты Мелитополя морские песчаники с глауконитом и опоками нижнего палеоцена переходят в мощную толщу песчаников с включением каолина и растительных остатков континентального происхождения. Нижняя часть этих отложений по миоспорам датируется еще ранним палеоценом, в средней части споры и пыльца отсутствуют и появляются лишь в верхних горизонтах, что свидетельствует о среднеэоценовом возрасте вмещающих отложений. Преобладающей группой является трехборозднопоровая пыльца, принадлежащая *Castanea crenataeformis* Samig., *Castanopsis pseudocingulum* (R. Pot.) Boitz., *Rhoipites villensis* (Th. et Pf.) R. Pot. и трехпоровая естественных и формальных родов: *Corylus* sp., *Carya* sp., *Moraceae*, *Triporopollenites robustus* Pf., *Triatrio-pollenites coryphaeus* (R. Pot.) Pf., *T. plicatus* (R. Pot.) Pf. Так же, как и в спектрах на Белозерском месторождении, в небольшом количестве выделяется пыльца жестколистных субтропических растений (*Ilex* sp., *Myrica* sp., *Palmae*). Иногда наблюдается повышенное содержание пыльцы *Engelhardtia* sp., *Platycarya* sp., *Hamelis* sp., *Quercus* sp., *Nyssa* sp., *Ilex* sp.

Наконец, континентальные фации, представленные углистыми глинами с растительными остатками (0,6 м), слагают основание олигоцена, покоящееся на мергелистых глинах верхнего эоцена севернее г.Токмака (скв.1418). Выделенный комплекс спор и пыльцы аналогичен стратотипическому [3, 5], он содержит в массовом количестве пыльцу *Taxodiaceae* с небольшой примесью арктотретичных и субтропических родов: *Betula* sp., *Alnus* sp., *Corylus* sp., *Carpinus* sp., *Juglans* sp., *Rhus* sp., *Ilex* sp., *Myrtaceae*.

Таким образом, континентальный режим в палеогеновое время в Северном Причерноморье сохранялся в течение палеоцена-раннего олигоцена, причем наибольшую площадь континентальные отложения занимали в среднем эоцене, заполняя понижения кристаллического фундамента, а в верхнем эоцене мощная трансгрессия перекрыла все континентальные отложения за исключением наиболее удаленных в Ореховской депрессии, сохраняясь там и в раннем олигоцене.

Сопоставление морских и континентальных отложений и датирование возраста последних представляет большой интерес для практических целей и ранее рассматривалось автором [5]. Возможность таких исследований основывается на данных изучения распространения спор и пыльцы в континентальных отложениях и донных осадках современных морей. Как показали палинологические исследования осадков Черного и Азовского морей [2, 9, 11], состав спектров согласуется с характером прибрежной растительности, и по мере удаления от берега не наблюдается существенных изменений в концентрации пыльцы, и флористический состав спектров соответствует растительности прилегающей суши. Изучение распространения спор и пыльцы в континентальных условиях показали, что первоначально значение имеет ветер, а пыльца многих широколиственных оседает в пределах их ареала.

Таким образом, комплекс из морских отложений отличается большим разнообразием спор и пыльцы, поскольку систематический состав его формируется как за счет миоспор, распространенных ветром, так и перенесенных речными потоками с больших площадей и переотложенных в море. Поскольку палеогеновое море на территории Украины было эпиконтинентальным, то выделенные из его отложений споры и пыльца довольно близко отражают состав прибрежной растительности и поэтому вполне оправдано сопоставление морских и континентальных отложений.

В качестве иллюстрации приводим состав верхнепалеоценового и среднеэоценового комплексов спор и пыльцы, выделенных из морских и континентальных отложений, причем отобраны наиболее характерные таксоны (см. таблицу). На данной схеме видно, что в верхнепалеоценовом комплексе остатки характерных и доминирующих таксонов выделяются в двух фациях, и количественное выражение их очень близко. В некоторых случаях в морских отложениях выделяется больше пыльцы *Castanea* sp., *Platycarya* sp., *Myrica* sp., *Rhus* sp., *Nyssa* sp., а пыльца *Proteaceae*, *Theaceae*, *Rosaceae* не обнаружена в континентальных фациях. С другой стороны, некоторые таксоны выделяются только в континентальных фациях. Это наблюдается среди спор папоротникообразных в верхнепалеоценовом комплексе, а в среднеэоценовом и среди покрытосеменных; в морских фациях отсутствует *Myrica carolinensisiformis* Gladk., *Carya* sp., *Betula* sp., *Quercus sparsa* Mart., *Corylopsis* sp., *Santalaceae*, *Extratropipollenites* sp. и др. Здесь же наблюдается более высокий процент содержания некоторых покрытосеменных *Myrica* sp., *Ilex* sp., *Moraceae*, *Ericaceae* и голосеменных *Pinus* s/g *Diploxylon*, *P. s/g* *Haploxylon*.

Иногда в континентальных комплексах наблюдается высокое содержание остатков какого-либо таксона: например, в углистой глине в разрезе скв.72 (Токмакский район) на разной глубине встречаются *Triatriopollenites excelsus* Pf., *Nudopol-*

Т а б л и ц а

Состав остатков спор и пыльцы в морских и континентальных отложениях верхнего палеоцена и среднего эоцена Северо-Восточного Причерноморья

Систематический состав спор и пыльцы	Верхний палеоцен по скв. 203, 167, 15363			Средний эоцен по скв. 7к, 339, 073, 072, 461, 15363		
	10	20	30	10	20	30
<i>Sphagnum</i> sp. . . . .	■					
<i>Lycopodium</i> sp. . . . .	■					
Filicales . . . . .	■					
<i>Dicksonia</i> sp. . . . .	■					
<i>Cyathea</i> sp. . . . .	■					
Polypodiaceae . . . . .	■	■	■	■	■	■
<i>Gleichenia</i> sp. . . . .	■			■		
<i>Lygodium</i> sp. . . . .	■			■		
<i>L. cotidianum</i> (Eolikh.) Bolkh. . . . .	■			■		
Schizaeaceae . . . . .	■			■		
<i>Pinus</i> s/g Haploxyton . . . . .	■	■	■	■	■	■
<i>Pinus</i> s/g Diploxyton . . . . .	■	■	■	■	■	■
Taxodiaceae . . . . .	■			■		
Ginkgoaceae . . . . .	■			■		
Palmae . . . . .	■			■		
<i>Myrica</i> sp. . . . .	■	■	■	■	■	■
<i>M. carolinensiformis</i> Gladk. . . . .	■			■		
<i>Juglans</i> sp. . . . .	■			■		
<i>Carya</i> sp. . . . .	■			■		
<i>Platycarya</i> sp. . . . .	■	■	■	■	■	■
<i>Betula</i> sp. . . . .	■			■		
<i>Corylus</i> sp. . . . .	■	■	■	■	■	■
<i>Quercus</i> sp. . . . .	■			■		
<i>Q. sparsa</i> Mart. . . . .	■			■		
<i>Castanea</i> sp. . . . .	■	■	■	■	■	■
<i>C. crenataeformis</i> Samig. . . . .	■			■		
<i>Castanopsis</i> sp. . . . .	■			■		
<i>C. pseudocingulum</i> (R. Pot.) (Boitz.) . . . . .	■			■		
<i>Ulmus</i> sp. . . . .	■			■		
Moraceae . . . . .	■	■	■	■	■	■
Proteaceae . . . . .	■			■		
Santalaceae . . . . .	■			■		
Menispermaceae . . . . .	■			■		

Содержание остатков миоспор: ■ в континентальных отложениях; □ в морских отложениях.

Т а б л и ц а (продолжение)

Систематический состав спор и пылыы	Верхний па- леоцен по скв. 203, 167, 15363			Средний эо- цен по скв. 7к, 339, 073, 072 461, 15363		
	10	20	30	10	20	30
<i>Hamamelis</i> sp. . . . .						
<i>Corylopsis</i> sp. . . . .						
Rosaceae . . . . .						
Leguminosae . . . . .						
Euphorbiaceae . . . . .						
<i>Rhus</i> sp. . . . .						
<i>Ilex</i> sp. . . . .						
Vitaceae . . . . .						
Theaceae . . . . .						
<i>Begonia</i> sp. . . . .						
<i>Nyssa</i> sp. . . . .						
Myrtaceae . . . . .						
<i>Aralia</i> sp. . . . .						
Ericaceae . . . . .						
Sapotaceae . . . . .						
Sapindaceae . . . . .						
<i>Extratropopollenites</i> sp. . . . .						
<i>E. menneri</i> (Bolsh.) Martyn. . . . .						
<i>E. pseudogranifer</i> Pf. . . . .						
<i>Nudopollis terminalis</i> Pf. . . . .						
<i>N. ornatus</i> Pf. . . . .						
<i>N. thiergartii</i> (R. Pot.) . . . . .						
<i>Trudopollis</i> sp. . . . .						
<i>T. hemiperfectus</i> Pf. . . . .						
<i>T. pompeckji</i> (R. Pot.) Pf. . . . .						
<i>Triatriopollenites arboratus</i> Pf. . . . .						
<i>T. excelsus</i> (R. Pot.) Pf. . . . .						
<i>T. coryphaeus</i> (R. Pot.) Pf. . . . .						
<i>T. picatus</i> (R. Pot.) Pf. . . . .						
<i>Tripoporopollenites robustus</i> Pf. . . . .						
<i>Tricolporopollenites</i> sp. . . . .						
<i>Interporopollenites</i> sp. . . . .						
<i>Subtripoporopollenites</i> sp. . . . .						

*Ilex thieryi* (R. Pot.) Pf., *Ilex* sp., *Nyssa* sp., *Engelhardtia* sp., *Platycarya* sp., а в углях Ореховского месторождения в большом количестве выделяется пыльца *Myricaceae*, *Moraceae*, *Ericaceae*, *Triporopollenites robustus* Pf. Такие комплексы И.М. Покровская [10] считала локальными, поскольку они отражают специфические особенности растительных формаций небольшой территории. Однако состав руководящих таксонов, как правило, сохраняется типичным для данного возраста, что и дает основание для корреляции вмещающих их отложений.

Большое сходство разновозрастных, но разнофациальных толщ по составу содержащихся в них спорово-пыльцевых комплексов свидетельствует о значении палинологического метода как основного при таких исследованиях. Однако при установлении возраста континентальных отложений необходимо учитывать особенности захоронения микроспор, которые отражаются на составе комплекса.

Если спектры из морских отложений являются осредненными, то спектры, выделенные из ранее существовавшего болота или озера, будут отражать, в первую очередь, состав произраставшей в нем и вокруг него растительности и содержать микроспоры растений, занесенных ветром с удаленных пространств. Значение ветра нередко преувеличивают, но его роль действительно возрастает в случае постоянного его направления, особенно в период цветения растений. Такие комплексы отличаются своеобразием таксономического состава, что затрудняет их корреляцию даже в пределах одного региона. Так, на Ореховском месторождении палинологически изучена толща углистых песков и глин мощностью 21 м. Спектры спор и пыльцы 7 образцов в разной степени обогащены остатками микроспор и отличаются между собой по составу таксонов. Кроме того, в каждом спектре выделяется своя группа доминирующих родов, что создает трудности для корреляции. Анализируя систематический состав спектров, можно убедиться в наличии коррелятивных и ключевых таксонов, позволяющих выполнять сопоставления. Спектры верхних горизонтов изученной толщи содержат много пыльцы *Myrica* (разных видов) и *Triporo-pollenites robustus* Pf., далее вниз по разрезу в спектрах увеличивается содержание пыльцы *Morus* sp., *Corylus* sp., *Ericaceae*, *Triatriopollenites coryphaeus* (R. Pot) Pf. и других характерных для эталонного комплекса среднего эоцена. Отличие заключается в единичных находках пыльцы каштаноподобного типа.

Таким образом, комплексы из морских отложений вполне могут быть сопоставлены с локальными комплексами при учете общности систематического состава таксонов и растительных сообществ. Следовательно, флористический состав, установленный для морских отложений всех подразделений палеогена, можно считать идентичным и для континентальных отложений одного региона [4].

1. Б а р а н о в а Н.М. Причорноморська западина та південний схил Українського кристалічного щита. Стратиграфія УРСР (палеоген), Т.1Х, Київ, 1963, с.137-148.
2. И с а г у л о в а Е.З. Палинология Азовского моря. Киев, 1978, 86 с.
3. К о р а л л о в а В.В. Комплексы пыльцы и спор из палеогеновых отложений Причерноморской впадины и их значение для корреляции. - В кн.: Геология и рудоносность юга Украины, вып.1. Днепропетровск, 1968, с.21-28.
4. К о р а л л о в а В.В. К вопросу реконструкции климата и растительности палеогена Украины. - В кн.: Геология и рудоносность юга Украины, вып.3. Днепропетровск, 1970, с.48.
5. К о р а л л о в а В.В. Значение палеопалинологического метода для стратиграфических исследований палеогеновых отложений северного Причерноморья. - В кн.: Геология и рудоносность юга Украины, вып.5. Днепропетровск, 1972, с.13-19.
6. К о н е н к о в а І.Д. Верхньопалеоценові відклади північно-східного Причорномор'я за фауною дрібних форамініфер.- ДАН УССР, 1971, № 3, с.204-206.
7. К о н е н к о в а І.Д., К о р а л л о в а В.В., С о л о в е й І.А. Стратиграфическое расчленение мезо-кайнозойских отложений восточной части Северного Причерноморья по данным фораминифер и миоспор. - В кн.: Стратиграфия кайнозоя Северного Причерноморья и Крыма. Днепропетровск, 1976, с.50-61.
8. Н а л и в к и н Д.В. Учение о фациях. Т.І. М.-Л., 1956. 393 с.
9. П а н о в Д.Г., В р о н с к и й В.А., А л е к с а н д р о в А.Н. Распределение и состав пыльцы в поверхностном слое осадков Азовского моря. - ДАН СССР, 1964, т.155, № 4, с.818-821.
10. П о к р о в с к а я И.М. К методике составления ботанико-географических карт прошлых эпох. - Палеонт.журн., 1964, № 2, с.143-148.
11. Ш а т и л о в а И.И. Пыльца и споры из донных отложений Черного моря. - ДАН СССР, 1968, т.179, № 5, с.1196-1199.

В.И. Л е б е д е в

#### О ВЕРОЯТНЫХ ПРИЧИНАХ ВЫХОДА РАСТЕНИЙ НА СУШУ

Известно, что не менее, чем из 3,5 млрд лет геологической истории Земли и примерно такого же времени после возникновения и развития на ней жизни только за последние 400 млн лет, т.е. начиная с девона, огромная часть пространства Земли, ее суша (сначала

с равнинных ландшафтов) в заметной мере завоевывается растительностью, за которой следует мир насекомых и позвоночных животных. В девоне наземная растительность представлена еще примитивными споровыми формами — псилофитами, которые появились несколько раньше, плауновыми и первыми голосеменными. Прimitивная растительность девона быстро эволюционирует. В карбоне появляются новые группы — калямиты, папоротники; первые хвойные — в перми и т.д. Еще большее разнообразие возникает в мире животных, обитающих в водной среде, а затем и на суше. Конечно, попытки выхода растений на сушу начались миллионов на 30–50 лет раньше в конце ордовика и в силуре, когда быстро увеличивается и разнообразие морской фауны, но даже и в этом случае 6/7 геологического времени существования на Земле жизни, если не считать возможного нахождения бактерий и синезеленых водорослей во влажных областях, суша оставалась „необитаемой“.

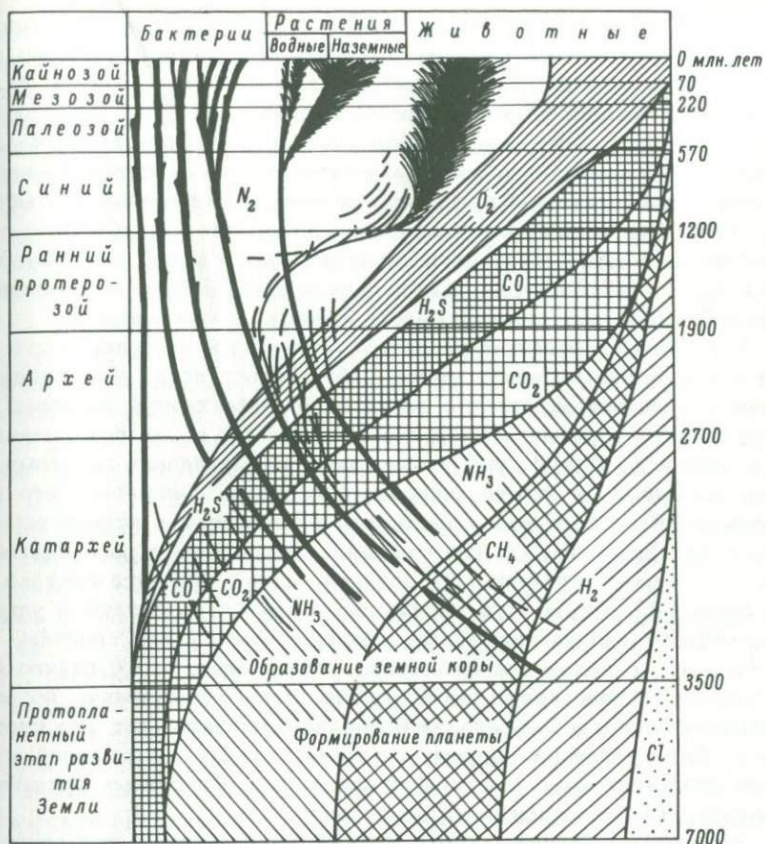
Спрашивается, чем объяснить столь позднее завоевание жизнью суши, весьма медленное ее развитие в водных бассейнах до этого периода и, наоборот, бурное развитие с началом палеозоя в той же водной среде. Ведь известно, что уже в архее, т.е. минимум на два миллиарда лет ранее, наряду с бактериями и синезелеными водорослями существовали и многоклеточные организмы типа медуз, гидроидных полипов [3]. Даже в конце протерозоя наряду с бактериями и синезелеными водорослями развитие органического мира дошло лишь до многоклеточных зеленых и красных водорослей и небольшого числа беспозвоночных — медузы, губки, первые формы археоциат и т.д. Лишь в начале палеозоя — кембрии — широкое развитие получают археоциаты, трилобиты, брахиоподы и другие, а также красные и зеленые водоросли.

На этот вопрос, пожалуй, легче всего ответить, если внимательно прочесть и проанализировать научно-популярную книжку крупного палеонтолога и геолога А.Г.Вологодина „Земля и жизнь“ (1963 и 1976 гг.), дополнив ее сведениями из известной геохимической и другой научной литературы [1], а также учесть недавно установленное явление, что для ряда высших растений углеродным питанием может служить не только двуокись углерода или углекислый газ —  $\text{CO}_2$  (в растворе и обобщенно углекислота), но и моноокись  $\text{CO}$  [11].

Выпишем несколько обобщений А.Г.Вологодина [3]: „Архейская эра представляется важнейшим этапом в истории Земли, когда возникли условия для неизбежного и обязательного происхождения жизни“. „Именно в это время среда была наиболее обогащена сложными углеродными соединениями. Уже первая жизнь, используя запасы сложных углеродных соединений, создавшихся на более раннем химическом этапе истории планеты, израсходовала их настолько, что в последующее время жизнь уже не могла зародиться“ (с.116). „Развитие многоклеточных водорослей произошло более или менее одновременно с появлением в осадках протерозойской эры слоев плотных известняков. Интересная зависимость существует между вспышками вулканизма и количеством растительного во-

дорослевого вещества, создается впечатление, что временами развитие водных растений на Земле ограничивалось содержанием углекислоты в биосфере, что подтверждается сокращением отложения карбонатных отложений вообще" (с.119). „Можно сказать, что они (древнейшие водоросли) и только они, примерно за два миллиарда лет извлекли из биосферы колоссальные количества углекислоты, образовав на ее основе столь же колоссальные количества органических веществ. Водоросли способствовали отложению на дне древнейших морей огромных количеств углекислого кальция и отчасти магния. Можно считать, что в пределах современных континентов водоросли отложили за время протерозоя карбонатные породы общей мощностью более 1000 м" (с.129). „Систематически очищая биосферу от углекислого газа и бикарбонатов... водоросли выделили, за счет кислорода воды, огромное количество свободного кислорода. Этим они существенно изменили свойства среды жизни на Земле, сделав ее пригодной для появления и развития аэробов. За счет денитрифицирующих бактерий и других процессов накапливается азот" (с.130). „К началу палеозойской эры фотосинтезирующие организмы биосферы, а также химические процессы почти полностью исчерпали запасы углекислоты. С этого времени жизнедеятельность фотосинтезирующих, в особенности наземных, оказалась подчиненной периодическим выбросам ювенильной углекислоты из недр Земли при вспышках вулканической деятельности" (с.141). Необходимо отметить, что специальные исследования, выполненные А.Б.Роновым, подтверждают, что в период фанерозоя содержание углекислоты в биосфере при прогрессивном уменьшении в связи с вулканической деятельностью заметно колебалось [9, 7] и в настоящее время достигло одного из самых низких уровней, составляя всего 0,03% объемных. Уменьшение содержания  $\text{CO}_2$  в три раза должно привести практически к исчезновению современной формы жизни на Земле. Однако в связи с деятельностью человечества, сжигающего огромное количество топлива, а позднее смогушего разлагать карбонаты с освобождением  $\text{CO}_2$ , этого не произойдет.

Изложенные представления А.Г.Вологдин иллюстрирует схемой „Эволюция среды и жизни на Земле" (рис. на с.155). В этой схеме имеется один серьезный недостаток. Отсутствует даже указание на несомненное присутствие в первичной атмосфере окиси углерода — СО. Для выполнявшихся А.Г.Вологдиным исследований это понятно, так как СО никак не фиксируется в описанных им процессах. Однако почти в любом известном произведении, где речь идет о составе древней атмосферы Земли или о вулканических газах СО всегда указывается и притом количественно на одном из первых мест [2, 10]. Кроме того, сам субстрат, из которого сформировалось неорганическим путем органическое вещество, на основе чего возникла жизнь, представлял собой смесь СО,  $\text{H}_2$ ,  $\text{NH}_3$ , легко дающую формальдегид —  $\text{CH}_2\text{O}$  и разнообразные амины, указывает на существенную роль в древней атмосфере СО.



Эволюция среды и жизни на Земле. По А.Г.Вологдину (1963 и 1976) с дополнением области монооксида углерода (CO) и разделением растений на водные и наземные.

Итак, учитывая установление Бидвеллом и Фрассером роли CO как заменителя углеродного питания растений обычно получаемого от CO<sub>2</sub> [11], схему Вологдина необходимо исправить, дополнив полосой CO, и внести некоторые другие небольшие изменения (см. рисунок).

Внося необходимые дополнения в схему эволюции среды и жизни на Земле, имея в виду сделать соответствующие выводы, необходимо обратить внимание на различие свойств этих двух источников углеродного питания фотосинтезирующих веществ. Известно, что CO<sub>2</sub> хорошо растворим в воде, в которой он образует карбонаты, а в случае высокой концентрации и бикарбонаты щелочных, щелочноземельных и некоторых других металлов. Поэтому содержание его в воде много выше, чем в воздухе. Кроме того, молекулярный вес его несколько выше, чем у большинства компонен-

тов даже современного воздуха. Те же характеристики СО являются противоположными. СО мало растворим в воде (примерно в 40 раз меньше, чем  $\text{CO}_2$ ), его молярный вес легче  $\text{O}_2$  и равен  $\text{N}_2$  и потому он концентрируется и рассеивается в воздухе. Его состояние весьма устойчиво, и при нормальных температурах он не окисляется свободным кислородом до температур в сотни градусов. Поэтому поставляемый при вулканических извержениях в атмосферу, хотя и во много меньших количествах, чем  $\text{CO}_2$ , СО мог с ходом времени накапливаться в атмосфере и к началу палеозоя, когда  $\text{CO}_2$ , по А.Г.Вологдину, был практически исчерпан, по-видимому, составляя значительную часть объема атмосферы.

В настоящее время общепринято, что жизнь на поверхность воды и тем более на сушу могла выйти только после того, когда сошелся озоновый экран. Но достаточно эффективный озоновый экран, хотя и находился в среднем на высоте, в 2-3 раза меньшей, чем сейчас (7-8 км), уже имелся порядка миллиарда лет тому назад, поскольку и тогда кислород вследствие пониженной его растворимости в воде уже содержался в атмосфере в количестве нескольких процентов, а для создания озонового экрана считается достаточным содержание  $\text{O}_2$  порядка одного процента состава атмосферы [4]. Кроме того, жизнь, возникнув под действием ультрафиолетового излучения, могла приспособиться к его наличию, что, возможно, в архее и имело место, тем более, что и сейчас есть синезеленые водоросли, не боящиеся такого излучения, но после создания озонового экрана за более чем миллиард лет эта способность была утрачена и потому ультрафиолет для современной жизни стал убийственным, как убийственным для облигатных организмов является кислород при содержании более 1%.

Учитывая сказанное выше и то обстоятельство, что основным строительным материалом всего живого и в первую очередь создающих этот строительный материал растений являются углеводы, а важнейшим поставщиком этой основы для фотосинтезирующих организмов является углекислота -  $\text{CO}_2$  или ее заменитель окись углерода - СО, и то обстоятельство, что, действительно, к началу палеозойской эры фотосинтезирующие организмы биосферы, а ранее - химические процессы почти полностью исчерпали запасы углекислоты, и нетрудно прийти к заключению: когда и почему жизнь должна была выйти на сушу и когда и почему интенсифицируется развитие разнообразных ее форм. Часть из этих вопросов уже была освещена [6, 7].

Уже в протерозое наблюдается зависимость между вспышками вулканизма и количеством водорослей, и развитие водных растений временами ограничивалось содержанием углекислоты в биосфере. В палеозое, когда запасы углекислоты были исчерпаны, жизнедеятельность фотосинтезирующих, в особенности наземных растений, оказалась подчиненной периодическим выбросам ювенильной углекислоты из недр Земли при вспышках вулканической деятельности (см. выше с.76). Совершенно ясно, что то время, когда запасы уг-

де кислоты были исчерпаны, точнее когда ее количество в воздухе стало ничтожным, например близким к современному, а в мелководных бассейнах в дни и часы наиболее интенсивного фотосинтеза углекислота (как это имеет место сейчас в современных озерах, особенно в периоды их „цветения“) практически исчезала, растительность должна была либо выработать систему углеродного анабиоза, либо искать какой-то иной выход. Анабиоз – это снижение жизнедеятельности, а вот возможность подняться на поверхность воды и хотя бы частично выйти на воздух (где количество углекислоты хотя и было много меньшим, чем в воде, находящейся в равновесии с тем же воздухом, после прекращения фотосинтеза, но всегда было) представляется действительным выходом. Кроме того, для макрофитов на мелководье в приливо-отливных зонах или временно высыхающих водоемах выход растений в воздух происходил независимо от „воли“ растений. Надо было лишь выработать приспособленность фотосинтетического аппарата к новым условиям получения  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ . Но как только растения поднялись на поверхность водоемов и особенно частично вышли в воздух, используя опорную систему в донных отложениях, так сразу они встретились с новым источником обильного углеродного питания – с  $\text{CO}$ , содержание которого в воде было ничтожным вследствие малой растворимости, но оно там было, так что ядом в воздухе оно стать не могло. Итак, растения, поднявшиеся в воздух, не могли не воспользоваться не совсем обычным, но обильным источником углеродного питания. Нет сомнения, что именно это и произошло, тем более, что  $\text{CO}$  как источник углеродного питания является намного более эффективным, характеризуясь двумя важными преимуществами – энергетической выгодностью и круглосуточностью его поглощения растениями [7].

Элементарная схема современного фотосинтеза такова:



$$[-94.05 + 2 \times (-57.8) + 124.15 \text{ ккал} = -27.7 + 0 + (-57.8 \text{ ккал})],$$

т.е. на образование граммоля ( $\sim 30$  г) простейшего углевода – формальдегида затрачивается 124.1 ккал лучистой энергии.

Если же исходным веществом углеродного питания будет  $\text{CO}$ , то схема фотосинтеза такова:



$$[-26.4 + (-57.8) + 56.6 \text{ ккал} = -27.7 + 0 \text{ ккал}].$$

Следовательно, в случае образования этого же количества формальдегида величина затрачиваемой лучистой энергии снижается до 56.6 ккал, т.е. ее затраты в два с лишним раза меньше.

Но использование  $\text{CO}$  в качестве углеродного питания, как было установлено [11], имеет и еще одно важное преимущество. Оно происходит практически круглые сутки. Суть в том, что если растения используют  $\text{CO}_2$ , то механизм „дыхания“ его таков. Днем, когда поступает лучистая энергия для фотосинтеза, растение поглощает  $\text{CO}_2$  и выделяет  $\text{O}_2$ . Ночью, когда происходят темновые реакции, растения поглощают часть выделенного  $\text{O}_2$  и выделяют  $\text{CO}_2$ , т.е. часть уже ассимилированного углерода вновь покидает растение. Если же растения используют  $\text{CO}$ , то днем наблюдается то же выделение  $\text{O}_2$ , а ночью за счет поглощаемого  $\text{CO}$  образуется и выделяется тот же  $\text{CO}_2$ , но ассимилированный днем углерод остается в растении, отщепляется лишь часть не выброшенного днем кислорода. Очевидно, что такой источник питания может быть более эффективным.

Совершенно естественно, что таким источником питания как  $\text{CO}$  растительность не могла воспользоваться в начале лишь при частичном выходе из воды в воздух, а затем, когда развилась всасывающая корневая система и транспирационный аппарат, т.е. система направленного движения воды и растворов снизу вверх, растения могли выйти на сушу, заселив вначале низинные участки, а в дальнейшем (по мере формирования первичных почв как вместилищ необходимых растениям растворов) шагнули и на настоящую сушу. Не случайно, что растения девона и карбона, да и ряда последующих периодов были сравнительно высокорослыми и древовидными, но отнюдь не низкорослыми травами, появившимися лишь в кайнозойе (60–70 млн лет) после формирования собственно почв. Последние, в виду содержания в них органических веществ, разлагаемых бактериями, начали служить дополнительным источником углеродного питания —  $\text{CO}_2$ , фильтрующегося из почв.

Если необходимость для растений выйти на воздух была обусловлена недостатком углеродного питания в виде растворенного в воде  $\text{CO}_2$ , обычно входящего в растворимые карбонаты и, что особенно важно, бикарбонаты, например,  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ , то стимулом дальнейшего развития с последующим выходом на сушу, несомненно, явилось огромное содержание в атмосфере  $\text{CO}$ , которое наряду с  $\text{CO}_2$  периодически поставлялось вулканизмом. В результате появился новый источник, пополнивший возраставшее содержание в атмосфере кислорода, который теперь мог поступать в воду и из воздуха, пополняя его затраты, шедшие на развитие аэробной животной жизни. Это означало разрыв прямой и необходимой связи присутствия в прямом соседстве фотосинтезирующих водорослей, поставлявших кислород аэробам, вынужденным находиться в „симбиозе“ с водорослями. Ясно, что это обстоятельство не могло не сказаться на интенсификации животной жизни, поскольку животные теперь могли расселяться и там, где им не было конкурентов в виде водорослей за другие общие элементы питания, такие как соединения фосфора, азота и некоторых других из числа микроэлементов.

Кроме того, снижение количества  $\text{CO}_2$  в водных бассейнах, шедшее под воздействием известковых водорослей по схематической реакции:



способствовало понижению растворимости карбонатов и их доступности для животных организмов без прямого содействия фотосинтезирующих растений, что не могло не привести и действительно привело в ордовике к развитию организмов с карбонатным скелетом, да притом таких огромных размеров, как эндоцеросы.

Развитие наземной растительности, использовавшей обильное и почти не поглощаемое водой углеродное питание в виде  $\text{CO}$ , после соответствующего приспособления могло идти весьма интенсивно. И вероятно не случайно, что вскоре после выхода на полусушу и сушу, в карбоне она могла достигнуть рекордной интенсивности, о результатах которой свидетельствуют значительные по масштабам отложения углей. Вместе с тем  $\text{CO}$ , частично перерабатывавшееся, в соответствии со схемой дыхания, в  $\text{CO}_2$  (см. с.80), и притом поставлявшейся вулканизмом в меньшей мере, чем  $\text{CO}_2$ , стало быстро расходоваться и, по-видимому, к мезозою практически исчезло, что, возможно, и послужило причиной дальнейшей эволюции растений, в частности, появления покрытосеменных и животных, для которых позднее  $\text{CO}$  становится ядом. Дальнейшая эволюция растительности состоит в том, что некоторые виды высших растений с суши мигрируют в водные бассейны. А при развитии почв, являющихся источником углекислоты, т.е. местом, где органическое вещество вновь соединяется с кислородом (сгорает) с помощью бактерий, при незначительной концентрации ее в воздухе, возникает низкорослая покрывающая „ковром“ почвы растительность – типичные травы, способные перехватывать значительную часть  $\text{CO}_2$ , фильтрующегося из почв. Происходит это уже в кайнозое.

Итак, можно все сказанное выше резюмировать в нижеследующих положениях. Выход растений на сушу совершился тогда, когда растительность практически использовала запасы, в том числе и частично возобновляемые, углекислоты в биосфере, которая в силу высокой растворимости в значительной мере содержалась в водных бассейнах. Это обстоятельство было стимулом для выхода растений на сушу. Возможность же выхода и последующего быстрого завоевания растениями суши явилась благодаря наличию в атмосфере больших запасов  $\text{CO}$ , которые сравнительно быстро были исчерпаны и, дав вспышку растительному царству, заставили растительность вновь переходить на углекислотное –  $\text{CO}_2$  – питание с соответствующей его эволюцией. Выход растительности на сушу позволил выйти на сушу и некоторым группам животного мира, в частности, способствовал развитию насекомых и т.д. Одновременно сильно изменились и условия в водных бассейнах. Снижение растворимости карбонатов, в силу невозможности перехода их в хорошо

растворимые бикарбонаты, позволило широко использовать их в качестве строительного материала скелетов [5]. Независимость поступления кислорода в воды от водорослей расширила ареалы расселения водной фауны и т.д. и т.п. Все это подчеркивает исключительную роль в эволюции живого мира на Земле углеродного питания. Заметим, что учет этого обстоятельства имеет не только теоретическое, познавательное значение, но и важное практическое в связи с обсуждаемой ныне глобальной проблемой окружающей среды и роли в ней  $\text{CO}_2$  [7].

### Л и т е р а т у р а

1. Биосфера. М., 1972. 183 с.
2. В и н о г р а д о в А.П. Введение в геохимию океана. М., 1967. 414 с.
3. В о л о г д и н А.Г. Земля и жизнь. Эволюция среды и жизни на Земле. М., 1963. 174 с.
4. К л а у д П., Д ж и б о р А. Круговорот кислорода. - В кн.: Биосфера. М., 1972, с.73-90.
5. Л е б е д е в В.И., Л е б е д е в а А.И. О причине относительно раннего появления и одноактного расцвета организмов, строящих свои раковины из фторapatита. - Геохимия, 1965, № 12, с.1404-1409.
6. Л е б е д е в В.И. О вероятной причине выхода растений на сушу. - Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Тезисы докл. XXIII сессии Всес. палеонтол. об-ва (21-25 марта 1977 г.). Л., 1977, с.48-50.
7. Л е б е д е в В.И. О вероятной причине выхода растений на сушу и некоторые вопросы эволюции состава атмосферы, океана и взаимосвязанных изменений форм жизни. - Вестн. ЛГУ, 1977, № 18, с.54-62.
8. Л е б е д е в В.И. О будущем природы и научно-техническом прогрессе. - Вестн. ЛГУ, 1978, № 6, с.22-29.
9. Р о н о в А.Б. Вулканизм, карбонатонакопление, жизнь. - Геохимия, 1976, № 8, с.1252-1277.
10. Х а т ч и с о н Дж. Биосфера. - В кн.: Биосфера. М., 1972, с.9-25.
11. B i d w e l l R.G.S., F r a s s e r D.E. Carbon monoxide uptake and metabolism by leaves. - Canad. J. Bot., 1972, vol.50, p.1435.

К ВОПРОСУ О ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКОМ РАЙОНИРОВАНИИ  
В ДЕВОНЕ ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

Детальное изучение спор и пыльцы из девонских отложений Русской платформы дало возможность накопить некоторый материал о пространственном изменении состава одновозрастных девонских видов спор и пыльцы, что позволяет высказывать предположение о наличии в девоне палеофлористических областей и наметить пути миграции флоры. Кроме того, в девоне по палинологическим данным удалось выделить несколько этапов в развитии флоры.

О возможности существования в девоне палеофлористических областей отмечалось и ранее. Так, например, А.Н. Криштофович [5, с.338] пишет: „В последнее время были сделаны указания, что и в распределении девонской флоры уже наблюдается климатическая зональность...“. С.Н.Наумова (11, с.150) указывает: „...на существование уже в девоне различных условий на северо-востоке и в Центральном девонском поле, что заставляет предполагать существование в девоне местами отличающихся друг от друга ботанико-географических ландшафтов или растительных зон“.

Обргел (16) считает, что в живете проявляется отчетливая географическая дифференциация флор и выделяет две палеофлористические области: Богемскую (Южная Европа, Северная Америка) и Рейнскую (северная часть ФРГ, Бельгия, Англия, Скандинавия, Русская платформа, Казахстан, Сибирь, Шницберген, Китай). Исследования Н.М.Петросян, А.Р.Ананьева и других говорят о существовании в пределах Рейнской области более дробного палеофлористического районирования. Так, например, А.Р.Ананьевым [1] установлено, что из 13 форм в среднем девоне Саяно-Алтайской области лишь две являются общими с одновозрастной флорой Шницбергена. Еще более подробная схема палеофлористического районирования предложена Н.М.Петросян [10], которая выделяет три палеофлористические области (Европейскую, Тунгусскую и Казахстанскую). По мнению Н.М.Петросян, эти области уже существовали с раннего девона.

При реконструкции растительности геологического прошлого по палинологическим данным, и в особенности при осуществлении палеофлористического районирования, на пути палинолога имеется ряд существенных трудностей. Прежде всего это слабая привязка спор и пыльцы к продуцирующим их растениям, тем более, что и сами растения плохо изучены, часто отсутствуют на значительных пространствах и в ряде возрастных интервалов. Но тем не менее „при всей относительности наших знаний о древних флорах, многие наблюдаемые между ними различия достаточно определены“ [6, с.12]. Эти различия хорошо прослеживаются и по материалам палинологических исследований.

Известно, что огромные участки суши, оформившиеся к началу раннего девона, способствовали выходу и приспособлению к жизни растений на суше. Флора раннего девона как в количественном, так и в видовом отношении еще бедна, здесь господствуют псилофитовые. Из спор характерны мелкие, морфологически простые формы круглых и овально-треугольных очертаний из подгрупп *Leiotriletes* Naum., *Trachytriletes* Naum., *Acanthotriletes* Naum., *Dictyotriletes* Naum., принадлежащие псилофитам и архаичным плауновым [8, 9, 18], и споры с радиально-лучистой скульптурой на проксимальной стороне оболочек (*Emphanisporites* McGregor); появляются единичные экземпляры спор из подгруппы *Retusotriletes* Naum. Иногда встречаются акритархи, но развиты они не повсеместно, и для них характерна зональность в пространстве. Так, например, в пределах Русской платформы и Англии развиты морфологически простые псилофиты, тогда как в Западной Европе и Южной Америке (Испания, Франция, Бразилия) — разнообразные скульптурированные и шиповатые оболочки [14]. Кроме того, Е.А. Андреева указывает на различие нижнедевонских споровых комплексов для европейской и азиатской частей СССР [2].

Ю.С. Надлер [7] также отмечает обилие новых видов и разнообразностей в раннедевонских комплексах спор Саяно-Алтайской области.

На различие нижнедевонских споровых комплексов Приуралья и западного склона Северного Урала с комплексами нижнего девона Европы и Северной Америки указывает С.В. Чибрикова [14]. Вместе с тем она отмечает, что нижнедевонские комплексы спор данного региона ближе всего комплексам спор Канады.

Среди среднедевонской флоры выделяют эйфельскую и живетскую. Эйфельская флора до настоящего времени плохо изучена. Имеющиеся находки бедны в видовом отношении и представлены простыми формами. По данным Т.А. Ищенко [4], на юге Донбасса в раннеэйфельское время преобладают псилофиты. Данный комплекс распространен в Волго-Уральской области на Тимане, „а возможно и всей европейской части СССР“ [4, с.26]. В то время как находки отпечатков растений в эйфельских отложениях бедны в видовом отношении, споры содержатся в большом количестве, они обычно средних и крупных размеров, довольно сложно орнаментированы. Много спор из подгрупп *Retusotriletes* Naum., *Hymenozonotriletes* Naum. (принадлежащих древним папоротникообразным — *Acanthotriletes*). Кроме того, в большом количестве присутствуют *Acanthotriletes* Naum., *Lophotriletes* Naum., *Trachytriletes* Naum., *Diatomozonotriletes* Naum., *Camarozonotriletes* Naum., *Pereplecotriletes* Dschark. По данным С.Н. Наумовой, это споры не только псилофитовых, но и древних папоротникообразных; причем, крупные и сложноорнаментированные споры принадлежат крупным папоротникообразным [11].

Эйфельские комплексы спор в пределах Русской платформы имеют много общего, но они существенно отличаются от споровых комплексов Алтае-Саянской области [3], возможно и Казахстана, но палинологические данные по Казахстану весьма ограничены, что затрудняет высказаться более определенно.

Живетская флора Евразии изучена значительно лучше. В ее составе мало псилофитов и много папоротникообразных. Основная часть видов этой флоры распространена на широких пространствах, но вместе с тем для разных поясов Евразии отмечено много и эндемичных видов [4].

Живетские споровые комплексы иные, чем эйфельские. Здесь преобладают споры с бугорчатой и шиповатой скульптурой периспория из подгруппы *Archaeozonotriletes* Naum. Характерны отдельные представители с крупнобугорчатой скульптурой - *Lophozonotriletes* Naum., пленчатым периспорием - *Hymenozonotriletes* Naum., шиповатой скульптурой - *Acanthotriletes* Naum., появляются первые представители подгруппы *Archaeotriletes* Naum. Это - споры типа *Protopteridium* и *Protolepidodendron*, водных папоротников типа *Azolla* [11]. Комплексы спор из живетских отложений, прослеженные на Русской платформе, Тимане и в Саяно-Алтайской области, существенно различаются. Так, например, комплексы спор из живетских отложений западной и центральной части платформы характеризуются преобладанием форм с мелкобугорчатой скульптурой из подгруппы *Archaeozonotriletes* Naum., в то время как в отложениях, развитых на востоке платформы, доминируют виды с шиповатой скульптурой из подгруппы *Archaeozonotriletes* Naum. и *Acanthotriletes* Naum.

Значительно отличается комплекс спор из живетских отложений Саяно-Алтайской области, где преобладают крупнобугорчатые формы из подгруппы *Hymenozonotriletes* Naum., пленчатые - из подгруппы *Hymenozonotriletes* Naum. и значительно участие спор *Archaeotriletes* Naum. [7]. Этот комплекс спор существенно отличается от живетского спорового комплекса Русской платформы.

По имеющимся опубликованным данным живетские споровые комплексы Западной Европы и Шпицбергена [15] имеют мало общего с комплексами Русской платформы. Таким образом, наличие четких, существенных различий в составе споровых комплексов различных районов Евразии и Канады, видимо, можно объяснить принадлежностью их к различным палеофлористическим областям, оформление которых, возможно, началось еще в раннем девоне. Это согласуется и с климатической зональностью, имевшей место в среднем девоне.

Позднедевонская археоптерисовая флора имеет исключительно широкое распространение. Здесь исчезают псилофиты, все другие живетские формы становятся более редкими. Почти обязательным компонентом позднедевонской флоры является *Archaeopte-*

gis, который во многих местонахождениях представлен большим числом видов (Донбасс, Западная Сибирь и др.), а в Казахстане встречен лишь один представитель этого рода.

Позднедевонские споры существенно отличаются от среднедевонских, они имеют сложное морфологическое строение, сложную скульптуру, часто крупных размеров (100–120 мк), характерно присутствие мегаспор размером от 200 до 5000 мк. Характерно преобладание видов из подгрупп *Archaeozonotriletes* Naum., *Archaeotriletes* Naum., *Hymenozonotriletes* Naum., *Lophozonotriletes* Naum. и появление *Archaeoperisaccus*.

Франские споровые комплексы существенно изменяют свой состав в различных регионах. В пределах европейской части СССР комплексы спор из франских отложений в общем сходны, но в то же время имеется и ряд существенных различий, на что и ранее указывала С.Н.Наумова [11]. Это различие прежде всего выражено в отсутствии на востоке европейской части Советского Союза (Волго-Уральский регион) подгруппы *Archaeoperisaccus* и невысоком содержании бугорчатых спор из подгруппы *Lophozonotriletes* Naum.

Видовой состав франского комплекса Саяно-Алтайской области и европейской части Советского Союза различен. Такие же различия наблюдаются и в видовом составе спор Юго-Западного Алтая и Русской платформы [3].

Комплекс спор из франских отложений центра европейской части Советского Союза сходен с комплексом спор из франских отложений Канады [17]. Ряд видов являются общими (*Archaeozonotriletes optivus* Tschibr., *A. subnotatus* Tschibr. и др.). И особенно следует отметить наличие во франских отложениях Канады *Archaeoperisaccus* Naum. Наличие *Archaeoperisaccus* Naum. только во франских отложениях Канады, центральной и западной частей европейской части СССР указывает на общность флор этих двух регионов и еще раз подтверждает наличие палеофлористической зональности во франское время. Эта зональность близка климатической дифференциации франского века [13]; она не была, по-видимому, широтной, и ее расположение было обусловлено положением палеомагнитного экватора, который проходил через восточную часть Русской плиты примерно по меридиану 50° [13]. В фаменское время зональность выражена слабее.

Таким образом, по палинологическим данным можно подтвердить ранее выделенные Н.М.Петросян [10], фитогеографические зоны (Европейскую, Казахстанскую и Тунгусскую) и, кроме того, в пределах Европейской зоны выделить восточную и западную области.

Расселение флоры в пределах платформы шло с севера. Это подтверждается более ранним появлением во франских разрезах Тимана отдельных пленчатых видов спор из подгруппы *Hymenozonotriletes* Naum., большим их видовым разнообразием и более крупными размерами, а также появлением *Archaeoperisaccus*.

risaccus Naum, с раннекейновского времени на Тимане и только с позднесилуковского — в центральных и западных районах платформы.

В развитии флоры по палинологическим данным на протяжении девонского периода могут быть намечены 10 этапов: раннедевонский, ранне-, позднеэфельский, ранне-, позднеживетский, ранне-, средне-, верхне-франский, ранне- и позднефаменский.

#### Л и т е р а т у р а

1. А н а н ь е в А.Р. Важнейшие местонахождения девонской флоры в Саяно-Алтайской горной области. Томск, 1959, 99 с.
2. А н д р е е в а Е.А. Девонские спорово-пыльцевые комплексы СССР. — В кн.: Палинология, Т. II. Л., 1966, с.33-50.
3. Г р и ш и н а Т.С., М и х а й л о в а Н.И. Стратиграфия палеозойских отложений Иртыш-Зайсанской геосинклинали по комплексам растительных микрофоссилий. — В кн.: Палинология протерофита и палеофита. М., 1974, с.60-63.
4. И ш е н к о Т.А. Девонская флора Большого Донбасса. Киев, 1965, 118 с.
5. К р и ш т о ф о в и ч А.Н. Палеоботаника. Л., 1941, 494 с.
6. М е й е н С.В. Понятие о флоре и растительности геологического прошлого. Принципы палеофлористического районирования. — Тр.ГИН АН СССР, 1970, вып.262, с.7-21.
7. Н а д л е р Ю.С. Споры девонских отложений Западной части Саяно-Алтайской горной области. — В кн.: Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М., 1966, с.51-54.
8. Н а д л е р Ю.С. О спорах *Protobarinophyton obrutschewii* Ananiev. — Труды Томск. гос. ун-та, 1966, т.184, с.83-88.
9. Н а д л е р Ю.С. Основные черты девонских споровых комплексов Сибири и этапы эволюции наземной флоры. — В кн.: Палинология протерофита и палеофита. М., 1974, с.53-56.
10. П е т р о с я н Н.М. Этапы развития девонской флоры Тувы и их значение для стратиграфии. Автореф. канд. дис. Л., 1967, 28 с.
11. Н а у м о в а С.Н. Спорово-пыльцевые комплексы верхнего девона Русской платформы и их значение для стратиграфии. — Тр. ИГН АН СССР, сер.геол., 1953, вып.143 (№ 60), 200 с.
12. Р а с к а т о в а Л.Г. Спорово-пыльцевые комплексы среднего и верхнего девона юго-восточной части центрального девонского поля. Воронеж, 1969, 68 с.
13. Т и х и й В.Н. Девонский период. Палеогеография. — В кн.: Палеогеография СССР. Т. 2. М., 1975, с.12-40.
14. Ч и б р и к о в а С.В. Растительные микрофоссилии Южного Урала и Приуралья. М., 1972, 222 с.

15. Allen K.C. Lower and Middle Devonian spores of north and central Westspitsbergen. - *Palaeontol.*, 1965, vol.5., pl.4, p.687-748.
16. Obriel J. Klimatische Florenverteilung in älteren Devon. - *Vestn. Ustred. ustavu geol.*, 1962, 37, N 3, p.223-226.
17. Owens D. Miospores from the middle and early Upper Devonian rocks of Geological. - *Survey of Canada Paper*, 1971, N 70-38, p.157.
18. Potonie R. Synopsis der Spores in situ. Die Sporen der fossilen Fructifikationen (Thallophyta bis Gymnospermophyta) in natürlichen System und in Vergleich mit dem Spores dispersae. - *Beih. Geol. Jb., Hannover*, 1962, H.52, S.204.

Л.А.Панова

#### ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ НА РУБЕЖЕ ПАЛЕОГЕНА И НЕОГЕНА ЮГА СССР (ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ)

Верхнеолигоценые и миоценовые отложения широко развиты на территории Юга СССР, но до настоящего времени их расчленение и корреляция являются предметом дискуссий, особенно активно обсуждается положение границы между этими образованиями [15,17]. При этом привлекается большой палеонтологический материал по различным группам фауны и флоры, в том числе спорам и пыльце [14].

Как известно, палинологический метод имеет ряд преимуществ перед другими палеоботаническими методами. И это в первую очередь объясняется тем, что споры и пыльца прекрасно сохраняются в ископаемом состоянии и встречаются в самых различных по составу и генезису осадках, причем в прибрежно-морских, лагунных и континентальных фациях они встречаются в больших количествах, в морских глубоководных их несколько меньше. Все это позволяет охарактеризовать рассматриваемые отложения комплексом миоспор как по вертикали в разрезе, так и по площади распространения осадков. Поэтому палинологический метод хорошо применим не только для целей биостратиграфии и корреляции разнофациальных отложений, но и для целей палеофлористики и реконструкции растительного покрова прошедших эпох.

Палинологические исследования основных разрезов верхнего олигоцена и нижнего миоцена Причерноморской впадины, Центрального Предкавказья и Северного Устюрта и Северного Приаралья, где эти отложения представлены в непрерывных разрезах и достаточно полно охарактеризованы различными группами ископаемых

организмов, позволили проследить и выявить основные закономерности в изменении флоры и растительности на этом рубеже.

В Причерноморской впадине к верхнему олигоцену, согласно схеме делений палеогеновых отложений, относятся отложения асканийского горизонта, выделенные впервые (как асканийская свита) А.А.Веселовым и М.Ф.Носовским [8] и представленные зеленовато-серыми алевролитистыми глинами с *Nucula comta* Goldf., *Parvicardium abundans* Liver. и *Sphaeroidina variabilis*.

К нижнему миоцену относятся алевролиты и глины с *Cardium levinae* горностаевской свиты и песчано-глинистые образования чернобаевской свиты. Но есть и другие точки зрения на возраст рассматриваемых отложений [7, 18].

В позднем олигоцене (асканийское время), как по нашим данным, так и по материалам других исследователей [13, 14, 23], установлена богатая флора различного систематического состава. В ней доминировали представители голосеменных растений - различные *Taxodiaceae*, *Pinus*, меньше отмечено *Picea*, *Cedrus*, *Tsuga*, *Abies*, единично - *Ginkgo*, *Ephedra*. Из покрытосеменных листопадных и теплоумеренных пород более типичными во флоре являются *Myrica*, различные *Juglandaceae* (в основном *Juglans*, *Carya*, меньше *Platycarya*), *Betulaceae* (*Alnus*, *Corylus*, *Betula*). Из *Fagaceae* наиболее часто отмечены *Quercus* и *Castanea*. Из других мезофильных пород характерны *Ulmus*, *Zelkova*, *Moraceae*, *Acer* и другие, а из субтропических - *Liquidambar*, *Cex*, *Buxus*, *Nyssa*, *Palmae* и др.

Травянистые и споровые растения во флорах существенной роли не играли. Растительность была представлена различного типа лесами - сосновыми, болотными таксодиевыми, хвойно-широколиственными, лиственными с большим участием в них субтропических элементов. Это свидетельствует о том, что климат в позднем олигоцене, по-видимому, был умеренно-теплый, влаголюбивый, близкий к субтропическому.

В раннемиоценовое (горностаевское) время состав флоры несколько изменился. Сократилось участие *Taxodiaceae*, увеличилась роль *Pinus*, более заметно участие *Sciadopitys*, которая очень характерна для раннемиоценовых флор Прибалтики, ГДР и ФРГ. Из других хвойных постоянно присутствие *Podocarpus*, *Picea*, *Tsuga*. Покрытосеменные так же разнообразны, как и во флоре позднего олигодена. Доминируют сережкоцветные - *Juglandaceae* (*Juglans* и *Platycarya*) и *Betulaceae*. Увеличилась роль *Myricaceae*. Состав субтропических растений остался тем же, но изменилось количественное участие отдельных таксонов. Из споровых растений увеличивается участие *Polypodiaceae*, а состав травянистых растений более разнообразен. В растительном покрове раннего миоцена произошла некоторая перестройка. Увеличи-

лись площади сосновых лесов и кустарниковых сообществ восковниковых, сократилась роль субтропических элементов. Шире были развиты хвойно-широколиственные теплоумеренные леса.

В чернобаевское время (вторая половина раннего миоцена) продолжали господствовать различные лесные растительные формации. Во флорах увеличилась роль *Taxodiaceae*, а из широколиственных — *Quercus* и различных *Betulaceae*. Состав древесных субтропических элементов все еще довольно разнообразен, как и травянистых. В растительном покрове появились открытые пространства травянистых ценозов.

В Центральном Предкавказье (разрез по р.Кубани и другие) к верхнему олигоцену и нижнему миоцену относят породы среднего и верхнего майкопа [21], состоящие из ряда свит. Литологически эти отложения представлены глинами, чаще серого цвета различных оттенков с прослоями мелкозернистых песчаников, септарий и остатками фораминифер.

А.К.Богдановичем [4], Л.С.Тер-Григорьянц [22], В.Д.Сомовым [20] и другими было проведено биостратиграфическое расчленение этих отложений и дана корреляция по северному склону Кавказа. Названные исследователи в состав позднего олигоцен (аналоги хатта) включают отложения баталпашинской свиты (возможно и верхней части свиты морозкиной балки) и границу между олигоценом и миоценом проводят в основании алкунского горизонта. Мы придерживаемся этой точки зрения на основании палинологических данных.

В позднем олигоцене (в баталпашинское время) систематический состав флоры характеризовался большим разнообразием слагающих ее компонентов, как по нашим данным, так и по данным других исследователей [9, 12, 19]. Во флоре доминировали представители семейства *Taxodiaceae* и различные виды *Pinus*, меньше принимали участие *Picea*, *Cedrus*, *Podocarpus* и другие хвойные растения. Из других голосеменных растений присутствовали единично *Ginkgo*, *Taxaceae*. Из широколиственных растений характерны отдельные виды *Juglans*, *Pterocarya*, *Carpinus*, *Corylus*, *Betula*, *Quercus*, *Castanea*, *Costanopsis*, *Ulmus*, *Fraxinus*. Споровые (*Polypodiaceae* и др.) и травянистые растения очень незначительны. В целом в растительном покрове были развиты сосновые, болотно-таксодиевые, хвойно-широколиственные и лиственно-мезофильные леса с большим участием субтропических элементов — *Palmae*, *Comptonia*, *Myrica*, *Magnolia*, *Laurus*, *Schinus*, *Platanus*, *Sapotaceae* и др. По систематической структуре данная флора аналогична флоре асканийского времени Причерноморской впадины. Следует отметить, что в позднеолигоценовую эпоху этот регион входил в состав Кавказской провинции Евразийской ботанико-географической области [1], растительность этой провинции отличалась наибольшим участием во флоре субтропических растений.

В раннем миоцене (алкунское, зеленчукское и раннекараджалгинское время) систематический состав флоры изменился незначительно, произошла некоторая перегруппировка. Во флоре увеличилась роль Pinaceae, особенно возросла роль Pinus, Picea, Cedrus. Из широколиственных продолжают доминировать Betula, Corylus, Carpinus, из Juglandaceae возросла роль Platycarya и Engelhardtia меньше Juglans и Carya. Из Fagaceae разнообразные Quercus и Castanea (Pasanja). Продолжал существовать лесной тип растительности с участием различных субтропических пород.

В позднекараджалгинское и ольгинское время (вторая половина раннего миоцена) продолжали существовать различные лесные растительные формации. Во флоре еще больше увеличилась роль Pinaceae (в ряде районов Taxodiaceae), из широколиственных чаще отмечается Pterocarya, Carya, Quercus, Ulmus при довольно разнообразном составе других широколиственных пород. Из субтропических и вечнозеленых растений характерны Palmae, Magnolia, Laurus и др. В растительном покрове увеличилось участие травянистых растений, особенно ксерофитов (Chenopodiaceae и др.).

На Северном Устюрте и в Северном Приаралье к верхнему олигоцену отнесены отложения байгубекского горизонта, выделенные впервые Р.Л. Мерклиным [16]. Байгубекский горизонт позднее был подразделен на нижний подгоризонт, содержащий комплекс моллюсков с Cardium abundans Liver. (по А.И. Коробкову, каратомакский горизонт), и верхний - с Cardium levinae Merkl. (собственно байгубекский). Выше залегают зеленые глины аральского горизонта с комплексом моллюсков с Corbula helmerseni Mikhail.

В последние годы большинством исследователей [6, 15], а также по решению палеогеновой комиссии МСК граница между олигоценом и миоценом принимается по кровле хаттского яруса, т.е. по кровле нижнебайгубекского (каратомакского) горизонта, так как в нем содержится хаттский, а в собственно байгубекском горизонте - аквитанский комплекс моллюсков [15].

В палинологическом отношении рассматриваемые отложения были изучены Е.П. Бойцовой [2, 3], О.Н. Жежель [10] и нами.

В позднем олигоцене (раннебайгубекское или каратомакское (хаттское) время) систематический состав флоры был примерно тот же, что и в рассмотренных регионах, он особенно близок флоре асканийского времени. Доминировали различные Pinaceae (в основном Pinus), меньше Picea, Taxodiaceae (правда, в ряде разрезов количество последней значительно), Tsuga crispa Zakl., единично Podocarpus nageiaformis Zakl., Ginkgo и др. Из широколиственных во флоре преобладали Juglandaceae (Pterocarya,

Carya, Juglans) и Betulaceae (Carpinus, Betula, Alnus), меньше отмечается Fagaceae (Quercus и Fagus). Из других широколиственных характерны Ulmus и Tilia.

Разнообразен состав субтропических растений Myrica, Comptonia, Liquidambar, Magnolia, Rhus, Jlex, Nyssa и др. Травянистые (Gramineae, Leguminosae, Chenopodiaceae и др.) и споровые растения очень малочисленны. Состав флоры свидетельствует о лесном типе растительности. Были широко развиты хвойно-широколиственные и листопадные, мезофильные леса „тургайского типа“ с участием субтропических элементов.

В раннем миоцене (в позднебайгубекское, аквитанское время) во флоре увеличилась роль Pinaceae, в основном Pinus, возросло участие Picea и сократилось количество Taxodiaceae. Из широколиственных элементов наиболее характерными в флоре были Juglans sieboldianiformis Vojc., Juglans sp., Pterocarya sp., Carya, Carpinus, Corylus, Alnus, Quercus. Fagus tenella Pan., Ulmus, Planera и др. Участие травянистых растений в растительном покрове незначительно, но в экологическом отношении они более разнообразны. Систематическая структура флоры свидетельствует о том, что в это время все еще продолжали существовать лесные формации. В отдельных районах увеличилась площадь мезофильных листопадных лесов с Ulmus, Planera, Juglans. В целом данная флора близка флоре позднего олигоцена.

В аральское время продолжала господствовать лесная растительность. В хвойных лесах увеличилось участие Picea и Tsuga, увеличилась площадь болотистых лесов с Taxodiaceae. Широко были развиты лиственные леса из вязов, дубов, ореховых, с участием различных субтропических элементов — Palmae, Liquidambar, Magnolia и др. Широко и разнообразно представлены во флоре степные и луговые элементы — Chenopodiaceae, Sparganium, Artemisia, Compositae и другие, что свидетельствует о наличии открытых пространств в апрельское время и об изменении климата в сторону ксерофитизации.

Таким образом, на протяжении позднего олигоцена и раннего миоцена на рассматриваемой территории состав флор (главным образом, хаттских и аквитанских) изменялся незначительно. Менялось количественное соотношение отдельных таксонов, входящих в состав этих флор, что создавало возможность для динамики растительного покрова и появления новых сообществ на уровне формаций.

О близком сходстве хаттских и аквитанских флор (на примере анализа главным образом флор Казахстана) и об их незначительных отличиях свидетельствуют и данные изучения листовых отпечатков [5, 11].

Анализ палинокомплексов показал, что изменения флоры и растительности происходили в целом синхронно на рассматриваемой территории и на определенных стратиграфических уровнях. Такие изменения флоры и растительности (рубежи) позволяют проводить широкие межрегиональные корреляции при детальном стратиграфическом исследовании.

### Л и т е р а т у р а

1. Атлас литолого-палеогеографических карт СССР. Т. IV. М., 1967.
2. Б о й ц о в а Е.П. Миоспоры и стратиграфия палеогеновых отложений восточной части Западного Казахстана. Автореф. докт. дис. Л., 1972. 35 с.
3. Б о й ц о в а Е.П. Спорово-пыльцевые комплексы из морских и прибрежно-морских отложений палеогена северных и восточных чинков Устюрта. - Тр.ВСЕГЕИ, нов.сер., 1964, вып.102, с.105-111.
4. Б о г д а н о в и ч А.К. Стратиграфическое и фациальное распределение фораминифер в миоцене Западного Предкавказья и вопросы их генезиса. - Тр.КФ ВНИИ, 1965, вып.16, с.43-55.
5. В а с и л ь е в И.В. О флоре и растительности Западной Сибири и Казахстана в палеогене. - Тр.ВСЕГЕИ, 1969, т.130, с.168-178.
6. В е с е л о в А.А. К стратиграфии верхнеолигоценых и нижнемиоценовых отложений Венгрии и их сопоставление с одновозрастными образованиями Юга СССР. - Палеонт. сб. № 8. Львов, 1971, с.62-65.
7. В е с е л о в А.А., К р а е в а Е.Я. Ш е к и н а Н.А. К вопросу о границе палеогена и неогена в Причерноморской впадине. - ДАН СССР, 1969, т.188, № 4, с.881-884.
8. В е с е л о в А.А., Н о с о в с к и й М.Ф. До знахідки палеонтологічно охарактеризованих верхньоолигоценых відкладів у Причерноморській западини. - Доп.АН УРСР, 1962, № 7, с.27-35.
9. Г л а д к о в а А.Н. Флора майкопских отложений Северного Кавказа по данным спорово-пыльцевого анализа. - Тр.ВНИГРИ, нов.сер., 1953, вып.75, с.161-189.
10. Ж е ж е л ь О.Н. Спорово-пыльцевые комплексы из верхнеэоценовых и олигоценых отложений Северного Устюрта и Северного Приаралья и их значение для стратиграфии, Автореф. канд. дис. Л., 1967. 25 с.
11. Ж и л и н С.Г. Третичные флоры Устюрта. М., 1974. 124 с.
12. К о з ь р Л.А. Результаты палинологического анализа отложений майкопской серии некоторых разрезов Центрального и Восточного Предкавказья. - Тр.ВНИИГаз, 1957, вып. XI, с.27-35.

13. К о р а л л о в а В.В. Комплексы спор и пыльцы из палеогеновых отложений Южной Украины и их стратиграфическое значение. Автореф. канд. дис. Л., 1968. 23 с.
14. К о р а л л о в а В.В. К вопросу о характере изменения палинологических спектров в олигоцен-миоценовых отложениях Северного Причерноморья. - В кн.: Стратиграфия кайнозоя Северного Причерноморья и Крыма. Вып.2. Днепропетровск, 1978, с.22-30.
15. К о р о б к о в А.И. Хаттский и аквитанский ярусы и нижняя граница неогена на территории юга СССР. - Изв.АН СССР, сер.геолог., 1974, № 8, с.98-104.
16. М е р к л и н Р.Л. О новом виде кардиид из верхнего олигоцена Приаралья. - Палеонт.журн., 1960, № 1, с.84-87.
17. Н е в е с с к а я Л.А., Б о г д а н о в и ч А.К., В я л о в О.С., Ж и ж ч е н к о Н.П., И л ь и н а Л.Б., Н о с о в с к и й М.Ф., П а р а м о н о в а Н.П. Ярусная шкала неогеновых отложений Юга СССР. - Изв.АН СССР, сер.геол., 1975, № 2, с.104-122.
18. Н о с о в с к и й М.Ф. Палеогеновые отложения Северного Причерноморья (Южная Украина). - В кн.: Геология и рудоносность юга Украины. Вып.3. Днепропетровск, 1970, с.3-18.
19. П о к р о в с к а я И.М. Результаты изучения спорово-пыльцевых комплексов майкопских отложений. - В кн.: Палеонтология и стратиграфия. Л., 1952, с.208-216.
20. С о м о в В.Д. Оligоценовые отложения Северного Кавказа и их аналоги в сопредельных провинциях СССР. - Советская геология, 1969, № 8, с.134-139.
21. Стратиграфия СССР. Палеогеновая система. М., 1975. 520 с.
22. Т е р - Г р и г о р ь я н ц Л.С. О возрасте газоносных хадумских слоев Ставрополя. - В кн.: Геология мезозойских палеогеновых отложений Северо-Восточного Кавказа. Грозный, 1977, с.145-152.
23. Щ е к і н а Н.О. Спорово-пилкові дослідження верхньо-майкопських відкладів півдня України. - Укр.бот. журн., 1970, т.27, № 4, с.508-515.

Г. Ф. С к р и а н а

#### НЕКОТОРЫЕ СВЕДЕНИЯ О РАЗВИТИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЯКУТИИ В ТРИАСЕ (ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ)

В 1971-1975 гг. нами проводились работы по изучению палинологических комплексов из триасовых отложений Северной и Центральной Якутии. На материале более 700 образцов установлено и описано 78 триасовых спектров, полученных в большей мере при исследовании нижнетриасовых отложений, пробуренных скважинами

на территории Вилюйской синеклизы и в меньшей — при исследовании среднего и верхнего триаса, что позволило составить некоторое представление об истории развития растительности [3-7].

Изучение растительности геологического прошлого имеет значение не только для решения вопросов биостратиграфии осадочных толщ, но и служит одним из главных источников наших представлений о древних климатах и ландшафтах. В частности, спорово-пыльцевые комплексы дают возможность судить о растительности в триасовое время, а смена комплексов в разрезе позволяет наметить этапы развития растительного покрова в районе побережья Оленекского залива и Центральной Якутии. По палинологическим данным, возможна попытка воссоздания картины распределения растительных группировок, таксонов растений по их принадлежности к той или иной климатической зоне и определенным отрезкам времени. Изменение спорово-пыльцевых комплексов по разрезу отражает общий ход эволюции растительных ассоциаций. Прослежено, что миоспоровые комплексы триаса изменяются довольно постепенно, поэтому между всеми подразделениями триаса устанавливается вполне отчетливая преемственность. Но вместе с тем замечено, что в Северной и Центральной Якутии в составе палинологических комплексов имеются некоторые различия, объясняемые нами разными физико-географическими условиями этих районов.

Территория современного побережья Оленекского залива в раннем триасе почти вся была покрыта морем. Судя по палинологическим данным, флора окружающих побережий была довольно широко представлена обитателями увлажненных участков суши, таких как каламитовые или хвощевые при подчиненном значении представителей древних хвойных (лобахий), гинкговых, птеридоспермов — реликтов древних представителей флоры.

В Центральной Якутии в триасовое время осадки формировались в морских, прибрежно-морских и лагунных условиях. В нижнем триасе морской бассейн в виде обширного залива распространялся на территории центральной части Приверхоянского прогиба и востока Вилюйской синеклизы, что подтверждается находками фауны [8]; в среднем и верхнем триасе в Вилюйской синеклизе господствовал континентальный режим [1]. В триасовое время здесь, судя по ярко выраженной пестроцветности пород (красные, зеленые, серые), происходили палеогеографические изменения условий осадконакопления. Известно, что пестроцветность осадков может являться признаком аридных условий [2] и субэарального образования осадков пустынного характера. Это подтверждается и палинологическими данными. В нижнетриасовых комплексах (в нижнекельтерской и мономской свитах Средне-Вилюйской площади, скв. 13) среди спор из наиболее типичных ксерофитов отмечено *Pleuroemeia rossica* Neib.

Кроме того, в комплексах находят постоянное место представители каламитовых (*Calamites magnus* Korotk., *Neocalamites* sp.), способных приспосабливаться к газообраз-

ным условиям обитания. В частности, в условиях ксерофитизации у этих растений происходила редукция (сбрасывание листьев и т.д.).

Возвращаясь к находкам пыльцы плеуромей, обращаем внимание на то, что на развитие их в Якутии указывала и Н.И. Сребродольская [9]. О подобных находках флоры Г.Н. Садовниковым в нижнетриасовой кельтерской свите по р. Тонур-Юрэх (Западное Верхоянье) (несколько видов *Neocalamites* и *Paracalamites*, плохой сохранности отпечаток, определенный как *Pleuromeia* (?) sp.) и в нижнетриасовых отложениях рр. Собопол и Юлигер (отпечатки *Araucarites migayi*, A. sp. и *Cladophlebis* sp.) сообщает И.А. Добрутская (1970 г.), но при этом подчеркивает, что находки не представляются убедительными. Нам думается, что сведения по флоре данной территории заслуживают внимания, тем более, что триасовая флора Якутии изучена еще чрезвычайно слабо. При этом интересны и такие сведения, что в отложениях грубых морских песчаников о-ва Русского у Владивостока тоже известны остатки нижнетриасовой флоры *Pleuromeia*, а также обломки *Equisetales*. Эти растения — пустынные типы Европы. Как видно, они произрастали и в районах берегов Тихого океана. Таким образом, очень велика вероятность появления этих растений в раннем триасе и на территории Якутии. Это правомочно и для *Neocalamites* как продукта развития типов еще в пермский период в Ангариде (в частности, в Китае) и на гондване. Палинологические данные тоже показывают, что на территории Центральной Якутии основные элементы триасовой флоры появились в пермском периоде и в дальнейшем получили широкое развитие. В спектрах нижнего триаса распространены древние виды папоротникообразных растений, из голосеменных растений были кейтониевые (прибрежноводные) кордаитовые, беннеттитовые, гингоцикадофитовые. Среди хвойных (*Coniferales*) отмечается пыльца представителей типичных древнейших форм лебахиевых растений. Широко отмечаются также сосновые и подокарповые. Можно предполагать, что растительность в раннетриасовую эпоху в условиях засушливости здесь составляла отдельные оазисы и располагалась по берегам рек и озер.

В среднем и позднем триасе на севере Якутии (район побережья Оленекского залива), как показывают спорово-пыльцевые данные, резких смен растительности, по сравнению с ранним триасом, не произошло; одни элементы флоры получили широкое развитие, а другие испытали спад. Это хорошо видно на диаграмме распределения мiosпор по всему разрезу триаса. Каламитовые и лебахии, получившие максимальный расцвет в раннем триасе, постепенно утрачивают свое доминирующее значение и к позднему триасу — началу юрского периода они сошли почти на нет и встречаются спорадически. Так же ведут себя папоротники из группы бугорчатых, шагреневых и шиповатых. Постепенно увеличивается роль представителей спор *Coniopteris* sp., получивших значи-

тельное развитие в начале юрского периода (максимум их в поздней юре). Обращает на себя внимание присутствие в спорово-пыльцевых спектрах зигоспор десмидиевых водорослей, их наблюдалось очень много в анизийских слоях и меньше — в лединских. Выше по разрезу они отмечались в очень малых количествах (в единицах или долях процентов). Значительная представленность зигоспор десмидиевых водорослей дает основание предполагать, что территория Лено-Оленекского побережья в анизийском и ладинском веках была сильно увлажнена, покрыта озерами и болотами. Это подтверждается и наличием в спектрах групп водорослей, мхов и папоротникообразных, голосеменных и покрытосеменных. К концу триасового периода появились элементы юрской флоры.

На территории Центральной Якутии (Хапчагайское поднятие) в среднетриасовую и позднетриасовую эпохи росли леса, состоящие в большинстве своем из хвойных (*Coniferales*), которые отличались более или менее значительным разнообразием, но в большей части относились к архаическим родам. Хвойные были представлены семействами *Lebachiaceae*, *Araucariaceae*, *Pinaceae*. Из всех ныне живущих растений класса *Coniferales* наиболее древними космополитами являются представители араукариевых (*Florin*, 1937, 1936), пыльца которых отмечена в комплексах триаса (*Pagiophyllum*). В спектрах находят место *Cycadofilicales* (или *Pteridospermae*) папоротникообразных семенных, продуцировавших пыльцевые зерна с характерной ребристостью тела, а также гинкговые и беннеттитовые. Все эти представители составляли лес триаса, а нижний его ярус (кустарники, травы) представлялся папоротниками, приспособленными к разнообразным условиям обитания (*Filicales* типа марадиевых *Danae*, *Dicksoniae*, *Coniopteris*, *Phleboteris*, *Osmundaceae*), плаунами (*Lycopsidea*), хвощами (*Equisetites*) и близко к ним стоящими *Neocalamites* (в меньшей степени). Кордаитовые в лесах этой территории принимали также незначительное участие.

В подавляющем большинстве изученных комплексов триаса споры резко преобладают над пыльцой, что позволяет предполагать о существовании растительных ассоциаций, состоящих в основном из папоротникообразных, среди которых значительное место занимали не древесные формы.

На основании палеонтологического материала представляется, что климат был теплым, засушливым, со значительными температурными колебаниями, что подтверждается присутствием в палинологических комплексах птеридоспермов, у которых в условиях ксерофитизации были развиты защитные оболочки (рубчатость) — признак приспособления к засушливому климату. У растений выработались соответствующие жизненные формы. Например, каламиты, которые создавали формы, устойчивые к температурным колебаниям, засухам: это деревья, сбрасывавшие листья, или кустарники и травы, составившие нижний ярус леса.

## Л и т е р а т у р а

1. Горштейн Д.К. и др. Основные этапы геологического развития и перспективы нефтегазоносности Якутской АССР. М., 1963.
2. Криштофович А.Н. Палеоботаника. Л., 1957.
3. Скрипина Г.Ф. Спорово-пыльцевые комплексы триаса Средне-Вилюйского газоконденсатного месторождения (Центральная Якутия). — В кн.: Палинологическая характеристика палеозойских, мезозойских и кайнозойских отложений Якутии. Якутск, 1971, с.54-61.
4. Скрипина Г.Ф. О возрасте отложений, вскрытых Бырыканской скважиной Р-1. — В кн.: Нефтегазоносность Западной Якутии. Новосибирск, 1973, с.47-49.
5. Скрипина Г.Ф. Сравнительная характеристика нижнего триаса Северной и Центральной Якутии по палинологическим данным. — В кн.: Основные вопросы палинологии перми и триаса СССР. Сыктывкар, 1973, с.40-42.
6. Скрипина Г.Ф. Спорово-пыльцевые комплексы нижнего, среднего триаса и пограничных нижнеюрских слоев на Бырыканской площади. — В кн.: Палинологические материалы к стратиграфии осадочных отложений Якутии. Якутск, 1975, с.9-14.
7. Скрипина Г.Ф. Палинологическая характеристика триасовых и нижнеюрских отложений побережья Оленекского залива. — В кн.: Стратиграфия, палеонтология и литология осадочных формаций Якутии. Якутск, 1975, с.116-150.
8. Пластенов Ю.Л. Стратиграфия мезозойских отложений Вилюйской синеклизы и прилегающих районов Предверхоанского прогиба. — В кн.: Нефтегазоносность Западной Якутии. Новосибирск, 1973, с.34-46.
9. Сребродольская И.Н. Новые данные о распространении и времени существования *Pleuromeia* на территории СССР. — ДАН СССР, 1966, 171, № 3.

О.П. Фисуненко, Н.С. Снигиревская

### ТОРФООБРАЗУЮЩИЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА СРЕДНЕГО КАРБОНА ДОНЕЦКОГО БАССЕЙНА

Существенный интерес к познанию экологии растений карбона возник уже во второй половине прошлого века в связи с интенсивным изучением процессов углеобразования. В результате исследования растительных остатков, заключенных во вмещающих угольные пласты породах, был сделан вывод об участии всех известных для того времени растений карбона в процессе торфонакопления. Эта точка зрения на протяжении многих последующих десятилетий

безоговорочно разделялась подавляющим большинством ученых. М.Д.Залесский в своей известной работе [6], развивая ее, прямо указывает, что „высоким местам была свойственна иная флора, остатки которой лишь случайно могли попасть в область осадконакопления” и что палеоботаникам предстоит решить нелегкую задачу, установив состав растительных группировок, не свойственных заболоченным низинам. Аналогичные выводы мы находим и в работах других исследователей.

Эта традиционная точка зрения и в настоящее время широко популяризуется на страницах учебной литературы и некоторых специальных работ. В частности, в недавно опубликованной книге Л.Ш. Давиташвили, посвященной вопросам эволюции угленакопления в истории Земли [5], развивается представление о первично влаголюбивом характере каменноугольной флоры.\*

Однако уже в начале 30-х годов нашего века, благодаря исследованиям Готана и Гимма [19], стало известно, что на рубеже карбона и перми в седиментационных бассейнах было развито, по крайней мере, два растительных сообщества, одно из которых было представлено преимущественно хвойными, второе — папоротниками. В дальнейшем В.Гавлена, а позже и другие палеоботаники, своими исследованиями подтвердили и дополнили данные Готана и Гимма. Указанные исследования касались преимущественно непродуктивного карбона и перми, однако роль их в познании растительности палеозоя достаточно велика уже потому, что благодаря этим исследованиям была поколеблена ставшая традиционной точка зрения об однородности растительного покрова карбона. Вскоре после выхода в свет труда В.Гавлены появляется ряд работ, посвященных изучению среднекаменноугольных растительных сообществ. Эти исследования интенсивно ведутся в последние десятилетия на территории СССР [13, 14, 15, 17].

Выполненные исследования дали возможность с большой степенью достоверности утверждать, что в среднем карбоне в пределах паралических бассейнов Евразийской области почти повсеместно было развито по крайней мере два различных по своему экологическому облику, составу и строению растительных сообщества: мезо-гигрофильное, представленное преимущественно папоротниками, птеридоспермами и кордаитовыми, распространенное в пределах возвышенных участков седиментационной равнины, и гигрофильное, в составе которого доминировали плауновидные и которое было распространено в наиболее обводненных местах приморской низины. Подавляющее большинство растений, известных из среднекаменноугольных отложений, отражает состав мезо-гигрофильных растительных сообществ, которые, таким образом, в настоящее время наиболее обстоятельно изучены. Что же касается данных о гигрофильных растительных сообществах, то они весьма фрагментарны, так как практически вся информация о них сосредоточена в угольных пластах и прослоях, где макроскопические остатки растений очень редки. Таким образом, вопреки традиционной точке зрения,

о растениях-торфообразователях среднего карбона в настоящее время мы знаем значительно меньше, чем о представителях более высоких и сухих местообитаний. В то же время для развития теории углеобразования знание состава и экологии гигрофильных растительных сообществ представляет существенный интерес.

В последние годы появилась возможность получить более представительные данные, характеризующие гигрофильное растительное сообщество, благодаря дальнейшему развитию эколого-тафономических исследований, углепетрографическому анализу, палинологическим наблюдениям, а также изучению угольных почек.

Данные эколого-тафономических исследований. Как уже отмечалось выше, угольные пласты не содержат материала для выполнения эколого-тафономических исследований в том виде, как это обычно применяется при изучении других ориктоценозов [16]. Но в то же время во многих паралических бассейнах довольно широко распространены отложения заиляющихся болот, представленные в большинстве своем углестыми аргиллитами или алевролитами и залегающие в кровле, почве или внутри угольного пласта. Заключенные в них растительные остатки принадлежали, главным образом, плауновидным. Здесь обычно очень широко представлены отпечатки стволов и ветвей лепидодендронов, сигиллярий, ботродендронов и др. Значительно более редко в отложениях заиляющихся болот встречаются остатки „мелкокустарниковых“ форм папоротников (например, *Zeilleria*) и еще реже - влаголюбивых птеридоспермов (*Mariopteris*, *Eusphenopteris* и др.). Сохранность встреченных здесь остатков растений свидетельствует о их незначительном переносе перед захоронением или погребением в непосредственной близости от места произрастания. Фацции заиляющихся болот в настоящее время изучены во многих районах Донецкого бассейна, и везде в них содержится примерно одинаковый набор остатков растений.

В нижней части угольных пластов встречаются автохтонные остатки растений. В большинстве своем это стволы плауновидных, захороненные иногда в прижизненном положении. В настоящее время известно лишь несколько пунктов, где в угольных пластах встречены фрагментарно сохранившиеся вертикально расположенные стволы: в ряде шахт Селезневского геологического района, разрабатывающих угольный пласт  $K_5$  свиты  $C_2^5$ , в Центральном районе Донбасса (свита  $C_2^6$ ) и т.д.

Важную информацию о составе гигрофильных торфообразующих сообществ несут почвы угольных пластов, где очень широко представлены инситные остатки корневой системы плауновидных (*Stigmara ficoides*). Другие автохтонные остатки растений для этих отложений не характерны. Следует отметить, однако, что, как установлено в настоящее время [2], болотные почвы могли возникать на отложениях самого различного происхождения. Поэтому здесь можно встретить иногда остатки мезогигрофитов и даже

морских животных, захоронение которых предшествовало распространению гиетрофитов.

Приведенными фактами ограничивается информация о составе гиетрофильных растительных сообществ, полученная в результате эколого-тафономических наблюдений. Эта информация позволяет заключить, что в составе гиетрофильных растительных формаций доминировали древовидные ликопсиды, а влаголюбивые птеридоспермы, папоротники и тем более кордаитовые были второстепенными элементами сообщества.

Данные углепетрографических исследований. В настоящее время имеется сравнительно мало данных о гиетрофитах карбона, полученных в результате углепетрографического анализа. Исследования подобного плана сопряжены со значительными трудностями в связи с тем, что анатомическое строение большинства каменноугольных растений в углях еще не достаточно известно, а получить с помощью углепетрографии данные о морфологии различных органов растений с той степенью детальности, как это имеет место при изучении обычных отпечатков растений, практически невозможно.

Попытка увязать морфологические и анатомические таксоны, предпринятая А.В. Лапо [9] на основе изучения фитералов, показала, что этот метод довольно перспективен.

До последнего времени при типизации донбасских углей не учитывалось различие исходного материала по систематической принадлежности растений. Лишь сравнительно недавно такая попытка была предпринята Г.П. Вырвич [4]. В результате исследования донбасских антрацитов было установлено, что в торфонакоплении принимали участие сигиллярии, лепидодендроны, птеридоспермы и кордаиты. На этом основании выделено несколько типов антрацитов: а) антрациты с витренизированной перидермой сигиллярий (витренизированные фрагменты составляют около 25% угля, из них около половины содержат остатки со структурой перидермы сигиллярий); б) антрациты с витренизированной перидермой лепидодендронов (витренизированные фрагменты составляют около 30% угля, из них структурные представляют преимущественно перидерму лепидодендронов); в) антрациты с витренизированной перидермой и рахисами птеридоспермов (витренизированные фрагменты в антрацитах этого типа составляют около 30% всего угля, в большей части их можно установить остатки стеблей птеридоспермов); г) антрациты с витренизированной древесной кордаитов (витренизированные фрагменты составляют около 30% массы угля, большая часть их имеет структуру древесины и коровых тканей кордаитов). Помимо указанных типов выделяются также антрациты со смешанным исходным материалом: сигилляриево-птеридоспермовый, лепидодендрово-птеридоспермовый, лепидодендрово-кордаитовый. В результате выполненных исследований установлено также, что антрациты сигилляриевого и лепидодендрового типов занимают, как правило, нижние части пластов, а по простиранию такие пласты сохраняют постоян-

ство вида по исходному материалу. Большинство же исследованных пластов, по данным Г.П.Вырвич, сложено остатками кордаитов и птеридоспермов, доминирование которых в верхних частях разрезов ряда угольных пластов наблюдала также Н.С.Снигиревская при изучении угольных почек.

В целом в среднем карбоне Донецкого бассейна, в том числе в фациях заливающихся болот, остатки кордаитов встречаются, как правило, очень редко. Было установлено, что в составе гигрофильных растительных сообществ существенную роль играли членистостебельные, остатки которых в болотных отложениях встречаются иногда так же часто, как и остатки лепидофитов. По углепетрографическим данным, в угольных пластах не отмечены остатки папоротников, которые, судя по результатам эколого-тафономических исследований и изучению угольных почек, иногда были распространены в составе торфообразующих сообществ довольно широко. По всей вероятности, это несоответствие вызвано затруднениями в их диагностике по фрагментарным данным и сильно видоизмененным анатомическим остаткам, хотя исследования Г.П.Вырвич, безусловно, показали перспективность углепетрографического метода для изучения состава торфообразующих сообществ.

В результате эколого-тафономических исследований, выполненных в ряде районов Донбасса в самое последнее время, нами было установлено, что в ряде случаев торфообразователями могли быть и мезо-гигрофиты, что, по всей вероятности, было связано с иммиграцией указанных растений в пониженные части приморской равнины, которая могла иметь место при неблагоприятных климатических условиях, исключающих массовое развитие гигрофитов. Например, угольный пласт  $h_3$  в западной части Лутугинского района, по всей вероятности, сложен остатками невроптерид, алетоптерид и эвсфеноптерид, а также каламитов, так как в многочисленных терригенных прослоях в этом пласте встречаются отпечатки только перечисленных выше растений, а стигмариева почва у этого пласта отсутствует. Эти наблюдения хорошо согласуются с данными углепетрографических исследований.

По всей вероятности, в среднем карбоне в Донецком бассейне климат испытывал значительные колебания, в связи с чем влажные периоды сменялись относительно засушливыми. В засушливые периоды лесные формации гигрофитов не получали достаточно широкого развития и в пониженной части приморской равнины распространялись мезо-гигрофиты. В связи с этим вряд ли можно признать удачной классификацию растительных сообществ по их отношению к торфообразованию на антракофильные и антракофобные или *floznahе* и *flozfremde* (близкие и чуждые пласту), так как роль различных сообществ как торфообразователей на протяжении карбона могла изменяться в зависимости от изменения климата. Вероятно, более целесообразно классифицировать сообщества по характеру приспособления к водному режиму (гигрофиты, мезофиты и т.д.), что в свое время было предложено донбасскими палео-

ботаниками [14, 18]. В качестве парадокса отметим, что в настоящее время классификация, предложенная западноевропейскими палеоботаниками, принята рядом исследователей в СССР [3, 7], в то время как за рубежом [20] завоевала признание классификация, предложенная советскими палеоботаниками.

Д а н н ы е п а л и н о л о г и ч е с к и х и с с л е -  
д о в а н и й. Несмотря на хорошую изученность спорово-пыльце-  
вых спектров угольных пластов Донецкого бассейна, палинологиче-  
ские исследования дают сравнительно небольшую информацию о  
составе торфооб, азующих растительных сообществ в связи с недо-  
статочной генетической привязкой спор и пыльцы.

А.М.Лаптева [8], детально исследовавшая в палинологическом  
отношении угольный пласт  $m_3$  (свита  $C_2^7$ ), распространенный в се-  
веро-западной части Донбасса, пришла к выводу о том, что для  
познания автохтонных растительных сообществ большое значение  
имеет изучение миоспор, постоянно присутствующих в комплексах  
и преобладающих по процентному содержанию. По миоспорам можно  
условно выделить три группы растений: гигрофиты, гигромезофиты  
и мезофиты. Широкое распространение гигрофитов было связано с  
начальными стадиями развития торфяника, чему способствовала вы-  
сокая степень обводнения. В дальнейшем снижение обводненности  
благоприятствовало распространению гигромезофитов. А.М.Лаптевой  
введен условный коэффициент "гигрофитности", показывающий отно-  
шение числа миоспор гигрофитов к числу миоспор гигромезофитов.  
От почвы к кровле угольного пласта  $m_3$  этот коэффициент посте-  
пенно изменяется от 3.5 до 0.56.

Небезынтересно отметить, что эти данные хорошо согласуются  
с таковыми, полученными в результате исследования карбоновых  
углей Англии. Смит [11] выделяет следующие фазы формирования  
торфяника: а) ликоспоровую, отвечающую этапу развития преимуще-  
ственно древесной гигрофильной растительности, где доминировали  
плауновидные; б) промежуточную, отвечающую периоду меньшего  
обводнения торфяника; в это время плауновидные становятся более  
редкими, в то же время в ассоциации возрастает число видов; в  
древесной растительности преобладают каламиты, широкое развитие  
получают сфенофиллы; в) денсоспоровую, характеризующуюся рас-  
тительностью, состоящей из небольшого числа видов; в эту фазу  
получают распространение растения, способные существовать на  
кислых торфах с очень низким содержанием минеральных веществ;  
г) трансгрессивную, отвечающую этапу затопления торфяника морем.

Д а н н ы е и с с л е д о в а н и я у г о л ь н ы х  
п о ч е к. Как было установлено [12, 23], доминирующими рас-  
тениями в составе гигрофильных растительных сообществ были  
плауновидные, особенно лепидодендроны, остатки которых в уголь-  
ных почках встречены в виде многочисленных вегетативных побе-  
гов, листьев, репродуктивных органов, стигматий. Наряду с оста-  
тками плауновидных в угольных почках довольно часто встречаются  
фрагменты членистостебельных (каламитов и клинолистников), па-

папоротников (особенно псарониевых), а также медуллоз и лигиноптерид. Изучение угольных почек, несомненно, дает наиболее представительный материал для познания состава торфообразующих растительных сообществ. При этом особое значение приобретает метод количественной обработки данных о соотношении в угольных почках отдельных органов и тканей растений, принадлежащих к различным таксономическим группам, а на этой основе — и о роли разных растений в фитоценозах, разработанный недавно исследователями колболлов [21].

Наблюдения над распределением остатков растений в угольных почках в вертикальных разрезах пластов показывают (угольные пласты  $K_8$ ,  $l_2$ ,  $l_3$ ,  $l_6$ , шахты № 3, 8, 25, Гуково; № 12 Михайловская; № 12, Ольховатка), что наибольшая масса остатков плауновидных, как правило, приурочена к нижней части пластов, в то время как по мере продвижения вверх по пласту комплекс растительных остатков все более обогащается новыми формами, что свидетельствует о расселении в пределах болот вслед за плауновидными папоротников, птеридоспермов, а также кордаитовых.

Следует отметить, что аналогичные наблюдения выполнены в настоящее время и в ряде других каменноугольных паралических бассейнах. В частности, Филлипс и др. [22] реконструировали торфообразующее сообщество для пенсильвания в США. Согласно этой реконструкции, основными доминантами гигрофильного растительного сообщества были лепидодендроны и сигиллярии, располагавшиеся в первом ярусе леса, в подлеске были развиты каламиты (второй ярус), а также папоротники и птеридоспермы (третий ярус).

Сопоставление данных, полученных в результате проведения эколого-тафономических исследований, петрографических наблюдений, изучения спорово-пыльцевой характеристики угольных пластов и растительных остатков, содержащихся в угольных почках, позволяет сделать следующие основные выводы:

1. Торфообразующие среднекаменноугольные гигрофильные сообщества представляли собой лесные формации, основными эдификаторами и доминантами которых были древовидные ликопсиды (преимущественно лепидодендроны и сигиллярии); во втором ярусе этого сообщества преобладали древовидные каламиты, третий ярус составляли влаголюбивые папоротники и птеридоспермы. Эта формация доминировала в начальной стадии образования торфяника и отвечает этапу его наибольшего обводнения.

2. В роли торфообразователей в среднем карбоне могли выступать также представители гигро-мезофильного растительного сообщества. В составе этого сообщества доминировали папоротники, влаголюбивые птеридоспермы и иногда кордаиты, в него входили также членистостебельные и редкие плауновидные. Это сообщество получало развитие в пределах торфяника на заключительной стадии. Не исключена возможность, что состав этого сообщества определяется степенью приспособления к эдафическим условиям — кислым почвам торфяников. Вполне вероятно также, что лесные формации

лепидофитов прекращали свое существование по мере накопления органической массы торфа при отсутствии привноса минерального вещества. Если это так, то процесс распространения и развития лесных формаций лепидофитов был саморегулирующимся процессом. Участие в торфообразовании только гигро-мезофитов было связано, по всей вероятности, с неблагоприятными климатическими условиями.

3. Дальнейшие работы по изучению состава торфообразующих растительных сообществ среднего карбона, имеющие не только теоретическое, но и большое практическое значение (в связи с прогнозом угленосности), должны развиваться комплексно, с изучением углепетрографии, угольных почек, спорово-пыльцевых комплексов и растительных остатков, захороненных в терригенных прослоях внутри угольных пластов и во вмещающих угольные пласты породах.

#### Л и т е р а т у р а

1. А р б е р Е.А.Н. Естественная история угля. М., 1914, 154 с.
2. Атлас литогенетических типов угленосных отложений среднего карбона Донецкого бассейна. М., 1956, 150 с.
3. В а х р а м е е в В.А., Д о б р у с к и н а И.А., З а - к л и н с к а я Е.Д., М е й е н С.В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М., 1970, 427 с.
4. В ы р в и ч Г.П. Петрогенетические типы антрацитов Донецкого бассейна и некоторые закономерности распределения их на площади и в стратиграфическом разрезе. Автореф. канд. дис. Л., 1973. 24 с.
5. Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. Эволюция условий накопления горючих ископаемых в связи с развитием органического мира. М., 1971. 296 с.
6. З а л е с с к и й М.Д. Очерк по вопросу образования угля. Пг., 1914, 135 с.
7. К р а с и л о в В.А. Палеоэкология наземных растений (основные принципы и методы). Владивосток, 1972. 208 с.
8. Л а п т е в а А.М. Детальная стратиграфия, морфология и генезис угольного пласта  $m_3$  в Лисичанском, Алмазно-Марьевском и Селезневском районах Донбасса. Автореф. канд. дис. Ростов-на-Дону, 1971. 25 с.
9. Л а п о А.В. Сравнительная характеристика витренитов карбоновых углей Украины и юрских углей Сибири. Автореф. канд. дис. Л., 1973. 27 с.
10. П о т о н ь е Г. Происхождение угля и других каустобиолитов. М.-Л., 1934. 235 с.
11. С м и т А.Х.В. Условия формирования каменноугольных торфяников. - В кн.: Проблемы палеоклиматологии. М., 1968, с.52-61.

12. С н и г и р е в с к а я Н.С. Анатомическое исследование остатков некоторых среднекаменноугольных растений из угольных почек Донецкого бассейна. Автореф.канд.дис., Л., 1964. 25 с.
13. Ф и с у н е н к о О.П. О некоторых результатах исследования среднекаменноугольной флоры Донецкого бассейна. - Бюлл. научно-техн.инф., 1958, № 9(20), с.2 (Луганск).
14. Ф и с у н е н к о О.П. Закономірності розвитку кам'яновогірної флори і фітостратиграфічне розчленування середнього карбону Донецького басейну. - Геол.журн., 1964, т.ХХІV, вып.3, с.48-61.
15. Ф и с у н е н к о О.П. Закономерности формирования среднекаменноугольной флоры Донецкого бассейна. - В кн.: Вопросы палеогеографического районирования в свете данных палеонтологии. М., 1967, с.107-118.
16. Ф и с у н е н к о О.П. Методика и геологическое значение эколого-тафономических исследований. Автореф.докт. дис. Киев, 1973. 43 с.
17. Ф и с у н е н к о О.П., Ш е г о л е в А.К. Путеводитель палеоботанической экскурсии по Донецкому бассейну. XII Межд. ботан. конгресс. Л., 1975, 25 с.
18. Ш е г о л е в А.К. Дифференциация растительности в позднем карбоне Вестфальской провинции. - В кн.: Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. М., 1964, с.158-170.
19. G o t h a n W., G i m m O. Neuere Beobachtungen und Betrachtungen über die Flora des Rotliegenden in Thüringen. - Arb. Inst. Paläobotan. Petrog. Brennstein, 1930, 2, S.39-74.
20. H a v l e n a V. Die zeitgleichen Floren des europäischen Oberkarbons und die mesophile Flora des Ostrau-Karwiner Steinkohlenreviers. - Rev. Palaeobotan. Palynol., 1971, 12, S.245-270.
21. P h i l l i p s T.L., A v c i n M.J., B e r g g r e n S. Fossil peat from the Illinois basin. - Illinois state geol. surv., 1976. 32p.
22. P h i l l i p s T.L., K u n z A.B. and M i c k i s h D.L. Paleobotany of permineralized peat (coal ball) from the Herrin (n.6) coal member of the Illinois Basin. In: P.H. G i v e n and A.D. C o h e n (eds.): Interdisciplinary studies of peat and coal. - Geol. Soc. Microform Publ., 1977, 7, p.18-49.
23. С н и г и р е в с к а я Н.С. Studies of coal balls of the Donets basin. - Rev. Paleobot. and Palyn., 1972, 14, p.197-204.

ПАЛИНОСТРАТИГРАФИЯ НИЖНЕГО МЕЛА  
СРЕДНЕЙ АЗИИ

Палиностратиграфические исследования на территории Средней Азии были начаты в середине 40-х годов и своего максимума достигли к середине 50-х и в 60-е годы. К настоящему времени спорами и пылью охарактеризован весь разрез нижнего мела практически всей территории Средней Азии, на которой производилось бурение, и где эти отложения выходят на поверхность (см. рисунок).

Обобщение данных спорово-пыльцевого анализа позволило провести палиностратиграфическое расчленение нижнемеловых отложений Средней Азии [2, 5, 6, 7, 11, 12, 13].

Расчленение нижнемеловых отложений Средней Азии, обоснованное аммонитами на уровне ярусов и подъярусов, разработано для берриас-альбских отложений всей территории, а зональное деление верхов баррема-альба дано лишь для отдельных районов. Наиболее дробное и обоснованное расчленение, по сравнению с разновозрастными отложениями других регионов Средней Азии, разработано для Копет-Дага, разрез которого принят Межведомственным стратиграфическим комитетом за основу Унифицированной схемы нижнего мела, и для юго-западных отрогов Гиссарского хребта [9]. Палинологические данные по естественным обнажениям Копет-Дага и Гиссарского хребта, а также Мангышлака и Туаркыра получены в небольшом количестве. Эталонные палинокомплексы получены для нижнего апта (зона *Deshayesites weissii*) на Туаркыре, для верхнего апта (зона *Paraphoplites melchioris*, *Acanthophragmites nolani*, *Hypacanthophragmites jacobi*) в Копет-Даге, Горном Бадхызе, юго-западном Гиссаре и альба (зоны *Douvilleiceras mammillatum*, *Hoplites dentatus*, *Pervinquieria inflata*) на юго-западном Гиссаре (см. рисунок). Наиболее многочисленные спорово-пыльцевые материалы, охватывающие весь разрез нижнего мела, имеются по кернам скважин Западного Узбекистана, Центральной и Восточной Туркмении.

Нижнемеловые отложения на территории Средней Азии представлены разнофациальными типами — от континентальных аллювиальных, озерно-болотных толщ до нормально-морских терригенных и карбонатных. Споры и пыльца выделены из отложений различного генезиса, они объединены в пять палинокомплексов от берриас-валанжина до альба включительно, закономерно сменяют друг друга по разрезу и, как правило, прослеживаются не только на территории Средней Азии, но и на Кавказе и Предкавказье [3, 4, 12, 14].

Каждому установленному комплексу дано двойное латинское название: первое соответствует доминирующему таксону, второе —

характерному. Исключением являются аптские комплексы, названия которым даны по характерным таксонам.

Самый ранний меловой комплекс - *Classopollis classoides* - *Cicatricosisporites tersus* (I) - установлен в юго-западных отрогах Гиссарского хребта в лагунных и морских отложениях альмурадской свиты условно берриас-валанжинского возраста, в Юго-Восточной Туркмении - в морских карбонатно-глинистых отложениях аналогов альмурадской свиты, в Централь-ных Каракумах - в глинистой пачке, относимой Г.А.Габриэлянцем к валанжину, на Устюрте - в шахпахтинской свите, возраст которой трактуется различно [8, 10].

Для этого комплекса характерно преобладание пыльцы голосе-менных *Classopollis*, наличие *Gnetaceaepollenites*, *Phyllocladidites*, *Exesipollenites*, которые в более древних комплексах не встречаются. Среди спор отмечены единич-ные *Cicatricosisporites tersus* (К.-М.) Pocock, *C. australiensis* Cooks., *Trilobosporites trioretic-ulosus* Couper, а также глейхениевые. Комплекс сопоста-вим с палинокомплексами, выделенными из отложений берриас-ва-ланжина Азербайджана, в которых обнаружены *Berriasella pontica* Ret., *Punctaptychus malbosii* Pict. и др. [1] и несколько более условно - с комплексами берриас-валанжи-на Северо-Западного Кавказа (р.Пшеха и р.Кобза), где определе-ны *Berriasella subrichteri* Ret., *Kilianella* sp. и др. [14]. Т.А.Даниленко и С.Б.Смирнова по материалам Кавказа выделили зону *Cicatricosisporites-Classopollis* (см. таб-лицу).

Следующий, более молодой, комплекс *Classopollis classoi- des* - *Concavissimisporites verrucosus* (II) установлен в континентальных субаквальных отложениях кызылташской свиты условно готеривского возраста на юго-западном Гиссаре и в пест-роцветных континентальных и лагунных отложениях Западного Уз-бекистана (XIV продуктивный горизонт), в континентальных поро-дах песчано-алевролитно-глинистой пачки готерива Центральных Каракумов, из итложений айбугирской свиты Устюрта и из пород тригониевой свиты Мангышлака. В этом комплексе по-прежнему господствует *Classopollis*, но значительно возрастает роль *Gnetaceaepollenites* (пять видов), *Phyllocladidites* (три вида), а также постоянны *Exesipollenites tumulus* Balme, *Caytonipollenites pallidus* (Reiss.) Couper, *Pinuspollenites*, *Podocarpidites* и др. Увеличива-ется видовое и родовое разнообразие спор схизейных с такими ха-рактерными для этого комплекса таксонами, как *Concavissi- misporites verrucosus* Delc. et Sprum., *C. gibberu- lus* (К.-М.), *Trilobosporites bernisartensis* Delc. et Sprum., *Klukisporites variegatus* Coup., *Cica- tricosisporites tersus* (К.-М.) Pocock, *C. austra- liensis* Cooks., *Appendicisporites tricostatus*

(Bolch.) Pocosk [7, 10]. Аналогичный комплекс установлен в Азербайджане в морских отложениях, готеривский возраст которых доказан присутствием *Crioceratites nolani* Kl., *C. kiliani* Sim., *Phyllopachyceras eichwaldi* Karak. и др. [4] и на Северном Кавказе в морских отложениях готерива с *Pseudoturmania pseudomalbosi* Saras. et Schond., *Belaerites* sp. [14]. Т. А. Даниленко и С. Б. Смирнова [1] по материалам Кавказа этот комплекс объединили с комплексами баррема и нижнего апта, выделив одну палинозону *Trilobosporites-Concavissimisporites-Gnetaceaepollenites*.

Следующий более молодой комплекс *Classopollis classoides-Cicatricosisporites mediotriatus* (III) выделен в Юго-Восточной Туркмении из морских и лагунных отложений с нижнебарремскими орбитолинами, из отложений, сложенных преимущественно песчаными породами XIII продуктивного горизонта и покрывающей их толщи глин в Бухарском районе; из морских и лагунных отложений окузбулакской свиты юго-западного Гиссара с устрицами *Ostrea eos* Coq. и др.; в Центральных Каракумах - из морской терригенной пачки зеленовато-серых алевролитов, глин и песчаников с прослоями устричников и остракодами баррема; на Устьурте - из сероцветных прослоев верхней части континентальной толщи баррема. Изменение состава доминантных, характерных и сопутствующих таксонов при прослеживании снизу вверх по разрезу этих отложений в некоторых районах Западного Узбекистана, Юго-Восточной и Центральной Туркмении дало возможность установить два палинокомплекса: нижний - *Classopollis classoides - Cicatricosisporites mediotriatus* (III<sub>1</sub>) с преобладанием *Classopollis*, постоянным присутствием *Cicatricosisporites mediotriatus*, периодическим увеличением количества (до 32%) и разнообразия спор глейхениевых *Gleicheniidites umbonatus* (Bolch.) Bolch., *G. rasilis* (Bolch.) Bolch., *Plicifera delicata* (Bolch.) Bolch. и пыльцы гнетовых; и верхний - *Classopollis classoides - Collarisporites aequatorialis* (III<sub>2</sub>), в котором при доминировании *Classopollis* существенна роль *Gnetaceaepollenites* (до 25%) и *Cycadapites* (до 20%) с характерными спорами *Collarisporites aequatorialis* (Krutsch) Fok., *Leptolepidites verrucatus* Couper. Т. А. Даниленко и С. Б. Смирнова на материале Кавказа включили в палинозону *Trilobosporites - Concavissimisporites - Gnetaceaepollenites* спорово-пыльцевые комплексы готерива, баррема и нижнего апта. По результатам наших исследований спор и пыльцы Кавказа [12] следует, что палинокомплекс, выделенный из отложений с *Deshayesites* нижнего апта резко отличается от верхнебарремского зоны *Matheronites ridzewskyi* и тождествен по составу

Т а б л и ц а

Сопоставление палинокомплексов нижнего мела Средней Азии и Восточного Предкавказья

Средняя Азия		Промысловая номенклатура	Восточное Предкавказье (Фокина, Петросьянц)	Кавказ (Даниленко, Смирнова и др., 1976)	Подъярус	Ярус
V	Gleicheniidites laetus-Tricolporopollenites villensis	I	Gleicheniidites laetus-Tricolporopollenites villensis и Tricolpites albiensis	V	в.	K <sub>1</sub> α
	Inaperturopollenites dubius-Stenozonotriletes radiatus	II				
	Inaperturopollenites dubius-Tricolpites albiensis	III		IV	сп.	
IV	Inaperturopollenites, dubius-Gleicheniidites senonicus	IV <sub>1</sub>	Gleicheniidites carinatus-Clavifera triplex	IV	н.	K <sub>1</sub> α
	Gleicheniidites carinatus-Clavifera triplex	IV <sub>2</sub>				
		V		III	в.	
		VI				
	VII		н.			
III	Classopollis classoides-Cicatricosisporites mediostriatus	VIII <sub>1</sub>	Clavifera rudis-Clavifera jachromensis	II	н.	K <sub>1</sub> β
		VIII <sub>2-4</sub>	Classopollis classoides-Trilobosporites bernisartensis			
II	Classopollis classoides-Concavissimisporites verrucosus	IX			в.	K <sub>1</sub> h
		X			н.	
I	Classopollis classoides-Cicatricosisporites tersus	XI	Classopollis-Cicatricosisporites	I		K <sub>1</sub> δ
		XII				K <sub>1</sub> б
		XIII				

и процентным соотношениям основных таксонов верхнеаптскому. Ранее Т.А.Даниленко [3] подчеркивала отличие нижнеаптского комплекса с дегезитами от неокомского. Поэтому объединение нижнеаптского комплекса с барремским и готеривским в одну зону в последней работе вызывает недоумение [1].

Более молодые аптские и альбские палинокомплексы установлены преимущественно морских отложениях как на керновом материале, так и по естественным обнажениям, содержащим как раковины аммонитов, так и другие органические остатки. В Восточной, Юго-Восточной Туркмении и Приамударьинском районе нижнеаптские аммониты не найдены, и в этих районах отложения нижнего апта выделяются условно. Намного лучше изучены палинокомплексы верхнего апта, установленные из отложений с остатками зональных видов аммонитов. Самым нижним палинокомплексом является комплекс *Gleicheniidites carinatus* - *Clavifera triplex* ( $1Y_{1-2}$ ), обнаруженный в Центральном Каракумах из отложений, верхняя часть которых охарактеризована *Acanthohoplites* aff. *trautscholdi* Sim., Bac. et Sořok., на Устюрте - из нижней песчанистой пачки с остракодами и из верхней глинистой с темными, почти черными глинами с верхнеаптскими *Acanthohoplites*, в юго-западном Гиссаре - из пород калигресского и нижней части каракузского горизонтов (слой *Parahoplites*, зона *Acanthohoplites nolani*) в Горном Бадхызе - из слоев с *Parahoplites* и из отложений зоны *Acanthohoplites holani*, в центральном Копет-Даре - из отложений зоны *Acanthohoplites nolani*. Этот комплекс характеризуется резким увеличением количества и видового разнообразия спор глейхениевых с характерными *Gleicheniidites carinatus* (Bolch.) Bolch., *G. rasilis* (Bolch.) Bolch., *Clavifera triplex* (Bolch.) Bolch. присутствием пыльцы *Classopollis*, резким сокращением *Gnetaceaepollenites* (вплоть до исчезновения) и постоянным присутствием спор *Pilosisporites verus* Delc. et Sprum., *P. trichopapillosus* (Thierg.) Delc. et Sprum. Аналогичный комплекс установлен в отложениях XII продуктивного горизонта Западного Узбекистана, что дало возможность уточнить возраст последнего [2].

Следующий, более молодой, аптский комплекс *Inaperturopollenites dubius* - *Gleicheniidites senonicus* ( $1Y_2$ ) выделен из морских глинистых отложений зоны *Hypacanthopollites jacobi* юго-западных отрогов Гиссара (верхняя часть каракузского горизонта), Юго-Восточной Туркмении и аналогов зоны в Западном Узбекистане. Комплекс отличается от вышеописанного уменьшением количества и разнообразия спор глейхениевых, пыльцы *Classopollis* и увеличением доли *Inaperturopollenites dubius* (R.Pot.) Th. et Pf., *Spha-*

gnumsporites, Т.А.Даниленко и С.Б.Смирнова [1] на материале Кавказа объединили в одну палинозону *Clavifera rudis-C.tuberosa-C.rugata* комплексы гаргаза и клансея, то есть всего верхнего алта.

Самый ранний палинокомплекс альба *Gleicheniidites laetus-Tricolpites albiensis* ( $Y_1$ ) установлен в Центральных Каракумах и Юго-Восточной Туркмении из пачки темно-серых глин и алевролитов с *Leymeriella* sp. нижнего альба; в юго-западном Гиссаре - из отложений зоны *Douvilleiceras mammilatum* нижнего альба; на Устюрте - из нижней алевроглинистой пачки монотонной толщи сероцветных пород с комплексом фораминифер альба, а также из глинистых морских пород XI продуктивного горизонта Бухарского района. Для комплекса характерно увеличение содержания пыльцы голосеменных *Inaperturopollenites dubius* (R.Pot.) Th. et Pf. и спор сизейных преимущественно за счет разнообразия *Cicatricosisporites*, уменьшение видового разнообразия спор глейхениевых и пыльцы хвойных, появление трехборздных и трехборздно-поровых зерен покрытосеменных.

Следующий палинокомплекс альба *Gleicheniidites laetus-Stenozonotriletes radiatus* ( $Y_2$ ) выделен в морских породах зоны *Hoplites dentatus* среднего альба юго-западного Гиссара и в морских отложениях XI продуктивного горизонта Бухарского района. Комплекс отличается увеличением пыльцы *Classopollis*, постоянным присутствием пыльцы покрытосеменных и спор *Stenozonotriletes radiatus* Chlon., *Taurocusporites reduncus* (Bolch.) Stover. и пыльцы голосеменных *Gnetaceaepollenites*, а также отсутствием видов рода *Clavifera* и редкой встречаемостью *Gleicheniidites rasilis* (Bolch.) Bolch. и *G.carinatus* (Bolch.) Bolch.

Самый молодой альбский палинокомплекс *Gleicheniidites laetus-Tricolporopollenites villensis* ( $Y_3$ ) установлен в морских отложениях юго-западного Гиссара с остатками верхнеальбских аммонитов *Pervinquieria inflata* Sow. и на востоке Туркмении в слоях с аммонитами верхнего альба *Semenovites michalskii* Sem. Комплекс характеризуется сокращением содержания и видового разнообразия спор глейхениевых: отмечены лишь *Gleicheniidites* (Ross) Bolch., *G.umbonatus* (Bolch.) Bolch., *Plicifera delicata* (Bolch.) Bolch., увеличением количества спор, характерных для верхнего мела, а именно - *Heliosporites kemensis* (Chlon.) Chlon., *Taurocusporites reduncus* (Bolch.) Stover, *Stenozonotriletes radiatus* Chlon., пыльцы гнетовых и покрытосеменных [10].

Перечисленные нами комплексы альба соотносятся с палинозонами Кавказа, установленными Т.А.Даниленко и С.Б.Смирновой, следующим образом: палинозоне *Cingulatisporites flori-*

Единая стратиграфическая шкала			Региональные стратиграфические подразделения		I. Копетдагский регион	II. Юго-Восточные и Центральные Каракумы	III. Туаркы	IV. Мангышлак								
Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Зона	Местные зоны и слои	Копет-Даг, Бадхыз район Кушки (Фокина, 1961-1971; Петросьянц, 1964-1971)	Район Байрам-Али (Фокина, 1964-1971)	Дарваза, Серный завод, Коюн, Модар, Атасары (Бархатная, 1963-1971; Мархасева, 1963-1966; Петросьянц, 1967-1971; Фокина, 1974)	Бейнау, Туар (Виноградова, 1959-1965)	Таучик, Шаир, Тащибек, Бесокты (Виноградова, 1959-1965)						
Меловый период	Сарыаркский ярус	Альб	Средний	<i>Stoliczkaia dispar</i>	<i>Stoliczkaia dispar</i> u <i>Leptohoplites</i>											
				<i>Stoliczkaia blanheti</i>	<i>Pervinquieria rostrata</i> u <i>canabrigites</i>											
				<i>Mortoniceras inflatum</i>	<i>Pervinquieria inflata</i>											
				<i>Diploceras cristatum</i>	<i>Hysterocheras orbigny</i>											
				<i>Euhoplites lautus</i>	<i>Anahoplites rossicus</i>											
				<i>Hoplites dentatus</i>	<i>Anahoplites daviesi</i>											
				<i>Hoplites dentatus</i>	<i>Anahoplites intermedius</i>											
				<i>Hoplites dentatus</i>	<i>Hoplites dentatus</i>											
				<i>Dauvilleiceras mammillatum</i>	<i>Dauvilleiceras mammillatum</i>											
				<i>Leymeriella tardefurcata</i>	<i>Leymeriella tardefurcata</i>											
				β	Anm	H	<i>Diadochoceras nodosocostatum</i>	<i>Hypocantopoplites jacobii</i>								
							<i>Chelonicerus subnodosocostatum</i>	<i>Acanthohoplites nolani</i>								
							<i>Aconecerus nisus</i>	<i>Acanthohoplites prodromus</i>								
				H	Anm	H	<i>Chelonicerus subnodosocostatum</i>	<i>Parahoplites melchioris</i>								
							<i>Aconecerus nisus</i>	<i>Epicheloniceras subnodosocostatus</i>								
							<i>Deshayesites deshayesi</i>	<i>Dufrenoyia furcata</i>								
				β	Баррем	H	<i>Deshayesites deshayesi</i>	<i>Deshayesites deshayesi</i>								
							<i>Deshayesites deshayesi</i>	<i>Deshayesites weissii</i>								
<i>Deshayesites deshayesi</i>	<i>Deshayesites turkkyricus</i>															
β	Баррем	H	<i>Silesites seranonis</i>	<i>Turkmeniceras turkmenicum</i>												
			<i>Silesites seranonis</i>	<i>Cnou c Colchidites, Jmerites u Heteroceras</i>												
			<i>Silesites seranonis</i>	<i>Cnou c Orbitolina spp.</i>												
β	Баррем	H	<i>Nicklesia pulchella</i>	<i>Cnou c Glosseudesia semistriata</i>												
			<i>Nicklesia pulchella</i>	<i>Cnou c Glosseudesia semistriata</i>												
			<i>Nicklesia pulchella</i>	<i>Cnou c Cyclothyris irregularis</i>												
β	Баррем	H	<i>Pseudothurmannia angulicostata</i>	<i>Cnou c Lima dubisiensis u Buechi crassicolle</i>												
			<i>Subsarynella sayni</i>	<i>Cnou c Cyclothyris irregularis</i>												
			<i>Crioceras duvali</i>	<i>Cnou c Cyclothyris irregularis</i>												
β	Баррем	H	<i>Acanthodiscus radiatus</i>	<i>Cnou c Lima dubisiensis u Buechi crassicolle</i>												
			<i>Sarynoceras verrucosum</i>	<i>Cnou c Lima dubisiensis u Buechi crassicolle</i>												
			<i>Kilianella roubadiana</i>	<i>Cnou c Cyclothyris irregularis</i>												
β	Баррем	H	<i>Berriasella boisierei</i>	<i>Cnou c Arcomytilus couloni</i>												
			<i>Berriasella grandis</i>	<i>Cnou c Arcomytilus couloni</i>												

Схема палинostrатиграфического расчленения нижнемеловых отложений Средней Азии:

1 - *Leiotriletes*, *Lygodiumsporites*; 2 - *Gleicheniidites*, *Ornamentifera*; 3 - *Clavifera*; 4 - *Trilobosporites*, *Pilososporites*; 5 - *Appendicisporites*, *Anemia*, *Ruffordia*, *Cicatricosisporites*; 6 - *Osmundacidites*; 7 - *Taurocusporites*, *Stenozonotriletes radiatus*; 8 -

*Varia sporae*; 9 - *Heliosporites kemensis*; 10 - *Caytonipollenites*; 11 - *Disaccites*; 12 - *Inaperturopollenites australis*, *I. magnus*; 13 - *Inaperturopollenites dubius*; 14 - *Gnetaceapollenites*, *Ephedripites*; 15 - *Classopollis*; 16 - *Cycadopites* (тип *C. nitidus*); 17 - *Leptolepidites*, *Collarisporites*; 18 - *Tricolpites*, *Tricolporopollenites*.

дus - *Corniculatisporites striatus* нижнего и среднего альба Кавказа соответствуют комплексы *Inaperturopollenites dubius* - *Tricolpites albiensis* и *Gleicheniidites laetus* - *Stenozonotriletes radiatus*; палинозоне *Cicatricosisporites genuinus* - *C. cuneiformis* - *Gnetaceapollenites mesozoicus* и *C. minor* верхнего альба Кавказа - палинокомплексы *Gleicheniidites laetus* - *Tricolporopollenites villensis* Средней Азии.

Сопоставление и анализ материала как собственного, так и других исследователей по спорам и пыльце нижнего мела Средней Азии позволило выделить на всей территории Средней Азии пять палинокомплексов от берриас-валанжина до альба включительно и присвоить им латинские наименования. В некоторых, наиболее хорошо изученных районах Юго-Восточной Туркмении и Западного Узбекистана установлено восемь комплексов. Пять комплексов (два - из верхнего апта и три - из альба) выделены из отложений, охарактеризованных остатками аммонитов. Неокомские комплексы отдельных районов Средней Азии охарактеризованы двустворками и микрофауной. Детальное сопоставление палинокомплексов апта и баррема Кавказа и Средней Азии показало неправомочность объединения на Кавказе в одну палинозону комплексов апта, баррема и готерива.

#### Л и т е р а т у р а

1. Алиев М.М., Даниленко Т.А., Смирнова С.Б. Палинозоны раннего мела Кавказа. - В кн.: Применение палинологии в нефтяной геологии. М., 1976, с.27-29.
2. Бархатная И.Н., Фокина Н.И. Спорово-пыльцевые комплексы меловых отложений района Газли. - В кн.: Материалы по региональной стратиграфии СССР. М., 1963, с.220-226.
3. Даниленко Т.А., Мартынюк Л.Н. Спорово-пыльцевые комплексы нижнемеловых отложений Чечено-Ингушской АССР. - Тр.Сев.-Кав.НИИ, 1970, вып.7, с.60-64.
4. Куваева С.Б., Алиев М.М., Алиев Р.А. Нижнемеловые спорово-пыльцевые комплексы Юго-Восточного Кавказа и их стратиграфическое значение. - В кн.: Биостратиграфия и палеогеография мезо-кайнозоя нефтегазоносных областей Юго-Востока СССР. М., 1964, с.42-56.
5. Мархасева З.В. Стратиграфическое значение спор и пыльцы конца раннего и начала позднего мела для территории Центральных Каракумов и Восточной Туркмении. Автореф.канд. дис. Ашхабад, 1966. 22 с.
6. Обоничья Е.М. Спорово-пыльцевые комплексы меловых отложений Центральных Кызылкумов и Южного Приаралья и их стратиграфическое значение. Автореф.канд.дис., М., 1965. 22 с.

7. Палинологическая характеристика юрских и меловых отложений Закаспия и сопредельных территорий Средней Азии. - В кн.: Биостратиграфия и палеонтология мезозоя обрамления Каспийского моря и сопредельных территорий. М., 1965, с.74-124.
8. Радюшкина Т.Т., Лепешкин В.С., Тарасова Л.О. О пограничных слоях юры и мела северной части Туранской плиты. - Тр.ВНИГРИ, 1972, вып.122, с.6-13.
9. Решения Межведомственного стратиграфического совещания по мезозою Средней Азии (Самарканд, 1971 г.). Л., 1977. 47 с.
10. Споры и пыльца юры и раннего мела Средней Азии. М., 1971. 214 с.
11. Тарасова Л.О. Палинологическая характеристика нижнемеловых отложений Восточного Устюрта. - В кн.: Палеонтологический сб., № 4. М., 1972, с.165-168.
12. Фокина Н.И., Гурова А.Д., Петросьянц М.А. Пограничные слои баррема и апта Восточного Предкавказья и их палинологическое обоснование. - Советская геология, 1971, № 6, с.130-136.
13. Швецова Е.М. Спорово-пыльцевые комплексы нижнемеловых отложений Восточного Устюрта. - В кн.: Палинология мезофита. Тр. III Междунар. палин. конф., М., 1973, с.162-165.
14. Ярошенко О.П. Спорово-пыльцевые комплексы юрских и нижнемеловых отложений Северного Кавказа и их стратиграфическое значение. М., 1965. 107 с.

И.Н. Г о л у б

#### СВОЕОБРАЗНЫЕ ОРГАНИЧЕСКИЕ ОСТАТКИ В ОТЛОЖЕНИЯХ ОРШАНСКОЙ ВПАДИНЫ ВЕНДСКОГО ВРЕМЕНИ

При изучении микрофитопланктона из отложений, вскрытых Руднянской скважиной (Смоленская область), в вендской части разреза этой скважины были обнаружены своеобразные микрофоссилии [1]. Они встречаются наряду с различными растительными микроскопическими остатками (акритархами, лентовидной органикой, растительными пленками), характеризующими отложения этого возраста. Указанные микрофоссилии найдены на протяжении примерно 100 м разреза скважины (интервал 652.5-757.3 м) практически во всех образцах, содержащих органические остатки. По устным сообщениям некоторых акритархологов (Е.А. Асеевой, Н.А. Волковой, И.А. Сиверцевой) описываемые здесь микрофоссилии ими также отмечены в ряде скважин Белоруссии, Украины и на юге Онежского полуострова.

Оболочки микрофоссилий из Руднянской скважины, судя по их облику, желто-коричневому цвету, устойчивости к кислотам, состо-

ят из органического вещества. Эти микрофоссилии имеют внутреннюю полость и одноосное трубчатое строение. Характерно для них наличие утолщенного участка или участков, условно названных нами "телами". Части микрофоссилий, находящиеся по обе стороны от тел, обычно имеют лентовидное очертание, они всегда тоньше тел и нередко истончаются по мере удаления от него. На концах эти части обычно повреждены — видны следы обрывов. Обнаружено небольшое число микрофоссилий, у которых один из концов производит впечатление сохранившегося полностью, обычно он имеет хвостообразный облик (табл.1У, фиг.1, 5-6). Поверхность микрофоссилий гладкая или слабо шероховатая. У некоторых форм наблюдается поперечная исчерченность (ребристость?, морщинистость?), которая может быть частой или довольно редкой (морщины на расстоянии друг от друга 5-8 мк). Микрофоссилии с частой поперечной морщинистостью, благодаря мелкой волнистости края, имеют вид гофрированных трубок (табл.У, фиг.3-4, 7). В определенном числе случаев частая поперечная морщинистость, вероятно, является проявлением продольной деформации; в прижизненном состоянии ее могло и не быть. Подобная морщинистость наблюдается как на тонких частях микрофоссилий, так и на их телах, где иногда она охватывает только какую-то часть последних. На табл.У, фиг.3 изображен фрагмент микрофоссилии, одна половина которого гладкая, а другая мелковолнистая. В то же время характер неровности края тела рудняны (как предлагается называть эти образования), показанной на табл.1У, фиг.9, скорее дает основание предположить, что это скульптура оболочки, а не результат ее деформации. Редкая поперечная исчерченность создает впечатление (?) клеточных перегородок, т.е. многоклеточности. Она обычно не сопровождается неровностью края оболочки (табл.У, фиг.1-2, 5-6). Поперечная исчерченность такого типа чаще обнаруживается у микрофоссилий за пределами тел, но у небольшого числа форм она видна и на протяжении тел (табл.У, фиг.6).

В боковом ракурсе описываемые микрофоссилии уплощены, их утолщенные участки (тела) имеют узкоовальный контур. Возможно, что до захоронения данные микропроблематики в поперечном сечении были сферическими. На это указывают находки коротких тел, вероятно, не подвергшихся в процессе захоронения и фоссилизации поперечной деформации; их внутренняя полость округлой формы (табл.1, фиг.4). Строение микрофоссилий в боковом сечении удалось установить благодаря их изучению на теодолитном палеонтологическом столике (ТПС), позволяющем рассматривать объекты в разных плоскостях [2].

Тела микрофоссилий отличаются некоторой усложненностью строения. Стенки их, по-видимому, двухслойны: один из слоев, веретенообразно расширенный, выклинивается к концу тела, другой без изменения толщины прослеживается и за его пределами. Строение стенки тела обычно лучше видно на поврежденных оболочках, у которых иногда наблюдается даже частичное отслоение одного из сло-

ев. Тела микрофоссилий сравнительно интенсивно окрашены. В их экваториальной части нередко имеется округлое отверстие (пиллом?), здесь же у некоторых форм обнаруживается продольная морщинистость. Чаще всего продольная морщинистость присутствует у микрофоссилий с короткими телами, причем наиболее она проявляется в их средней части, где обычно наблюдается максимальное расширение (утолщение) стенки тела. У микрофоссилий с вытянутыми телами продольная морщинистость встречается крайне редко (табл.1У, фиг.3). У тонких форм прослеживается морщинистость не только на верхней, но и на нижней сторонах оболочек (табл.1У, фиг.8). Обычно подобная морщинистость имеет вид мелкой неглубокой складчатости, какого-либо упорядоченного характера она не имеет. Весьма возможно, что это тоже проявление деформации, в данном случае поперечной. У небольшого числа форм продольная морщинистость образует неширокий поясик (табл. 1У, фиг.2), представляющий здесь, вероятно, скульптуру оболочки.

Вполне ясного отчленения тела от тонких частей (типа перегородок) у микрофоссилий не наблюдалось. Переход здесь обычно постепенный – оболочка истончается, осветляется, иногда сужается. В тех случаях, когда разница в толщине и плотности этих участков микрофоссилий значительна, тонкая часть микрофоссилии на границе с телом может поперечно деформироваться, создавая видимость резкого перехода (табл.III, фиг.4). В связи с вероятным отсутствием отчленения тела встает вопрос о его границах и соответственно размерах и форме. В нашем представлении границы тела – это границы веретеновидного расширения (утолщения) его стенок.

Тела микрофоссилий разнообразны по форме, размеру, характеру утолщения стенок. Обнаружены микрофоссилии с вытянутыми трубчатыми телами, у которых ширина относится к длине как 1:4, 1:6 и даже 1:12. У коротких тел длина может быть равной ширине или меньше ее. В таких случаях, в зависимости от очертания боковых стенок (выпуклых или прямых), они имеют боченкообразную или цилиндрическую форму. Длина тел достигает 20–100, редко 200 мк, ширина их колеблется в пределах 8–95 мк. Общий размер изученных микроорганизмов не установлен, поскольку найденные остатки являются, вероятно, лишь большими или меньшими их фрагментами.

Характер утолщения стенок тел в определенной мере зависит от формы самих тел. У коротких тел (боченкообразных или цилиндрических) стенка всегда расширена в экваториальной части, причем это расширение может быть очень большим – почти до полного смыкания стенок. Для удлинённых тел (трубчатых) выявлены следующие типы расширений: у одной группы форм стенки равномерно утолщены на всем протяжении, выклиниваясь непосредственно к концам тел, у другой они наиболее расширены в одной из половин тела. Стенки трубчатых тел сравнительно тонкие (2–4 мк).

Как уже упоминалось, обнаруженные микрофоссилии, вероятно, являются лишь фрагментами каких-то организмов, прижизненный облик которых пока не установлен. Чаще всего они представляют собой одиночные тела, по обе стороны от которых в той или иной степени сохранились более тонкие, обычно лентовидные участки микрофоссилий. В небольшом числе найдены остатки с двумя, а в одном случае с тремя телами (табл.У1, фиг.10). Тела могут находиться на разных расстояниях друг от друга. Иногда они сближены настолько, что практически составляют собой единое целое (табл. У1, фиг.1). Другие несколько раздвинуты, между ними просматривается более тонкое осветленное пространство (табл.У1, фиг.2-4, 6-8). Третьи разошлись уже на значительное расстояние (табл.У1, фиг.5, 7, 9). Часть из таких сдвоенных тел могут, вероятно, рассматриваться как находящиеся на разных стадиях деления. В результате такого деления могли образоваться как одиночные особи, так и цепочки тел, связанных между собой более тонкими участками. В последнем случае фрагменты с хвостобразным окончанием могли быть крайними звеньями этих цепочек. Весьма возможно, что организмы с одиночными телами и с цепочками тел могли существовать одновременно, являясь разными фазами жизненных циклов одних и тех же организмов.

Нами была предпринята попытка классификации обнаруженных микрофоссилий. Своеобразный облик этих микрофоссилий, их морфологическое разнообразие, но в то же время единый план строения дают основание для выделения их в одну группу. Группа названа *Rudnjana* по ее местонахождению. По форме тел и характеру утолщения их стенок в пределах группы выделены 4 формальных рода.

К роду *Kiptophyma* [*kiptos* (греч.) - выпуклый, *phyma* (греч.) - опухоль] отнесены микрофоссилии с телами округлой, боченкообразной формы. Микрофоссилии с цилиндрическими и короткими трубчатыми телами, стенки которых расширены в средней части тел, объединены в род *Omalophyma* [*omalis* (греч.) - плоский]. К роду *Solenophyma* [*solenas* (греч.) - трубка] отнесены рудняны с трубчатыми телами, стенки этих тел утолщены равномерно и выклиниваются лишь непосредственно у их концов. Микрофоссилии с трубчатыми телами с максимальным расширением в одной из его половин выделены в род *Isiophyma* (*isios* - своеобразный). В пределах каждого из перечисленных родов описано несколько видов. За видовые признаки приняты размеры тел, их ширина и высота, определенное своеобразие формы в пределах данного типа формы тел, толщина и плотность оболочки микрофоссилий.

Какова же природа новой группы микропроблематик? Вероятно, это растительные остатки. По своему цвету, виду органического вещества, устойчивости к кислотной обработке они не отличаются от растительных микроостатков, уже известных из отложений венда. Характер строения микрофоссилий, их лентовидность наводит

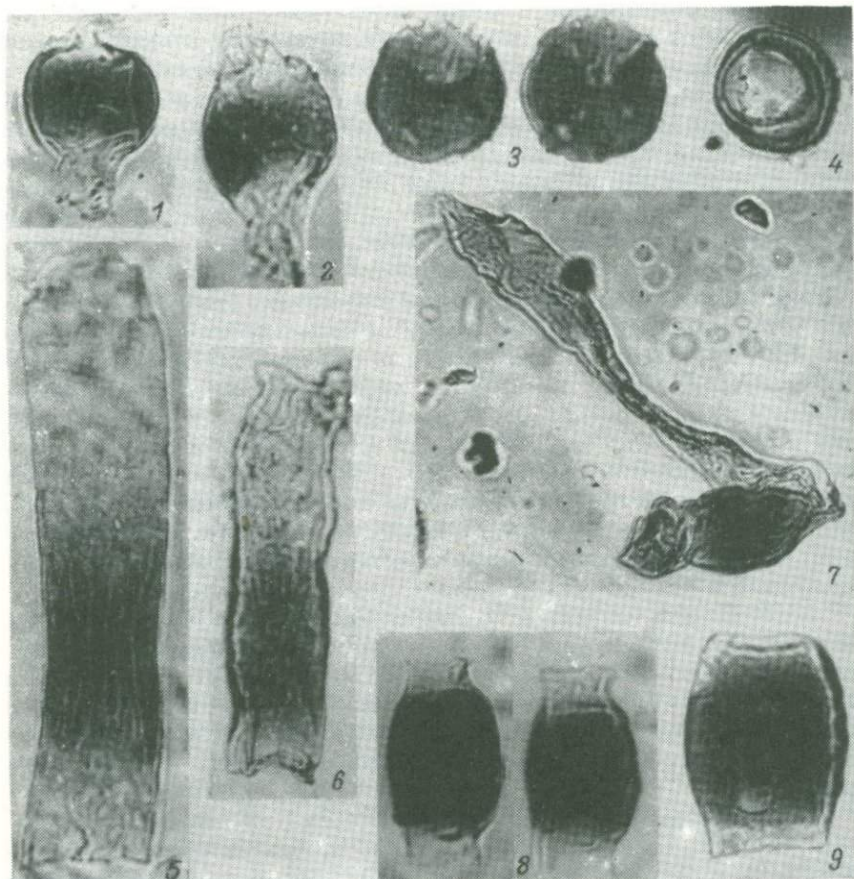


Таблица I<sup>1</sup>

Фиг.1-3. *Kiptophyma brevis* Golub

Обр.Р-163, верхняя часть интервала 747.8-767.3 м, смоленская свита

Фиг.4. Тело рудняны в плане.

Фиг.5-6. *Omalophyma solida* Golub. (там же).

Фиг.7-9. *Kiptophyma ovalis* Golub. (там же).

<sup>1</sup> Сквжина Руднянская (параметрическая) коллекция Н.Я. Тихомировой, сбор 1970 г. Увеличение 700.

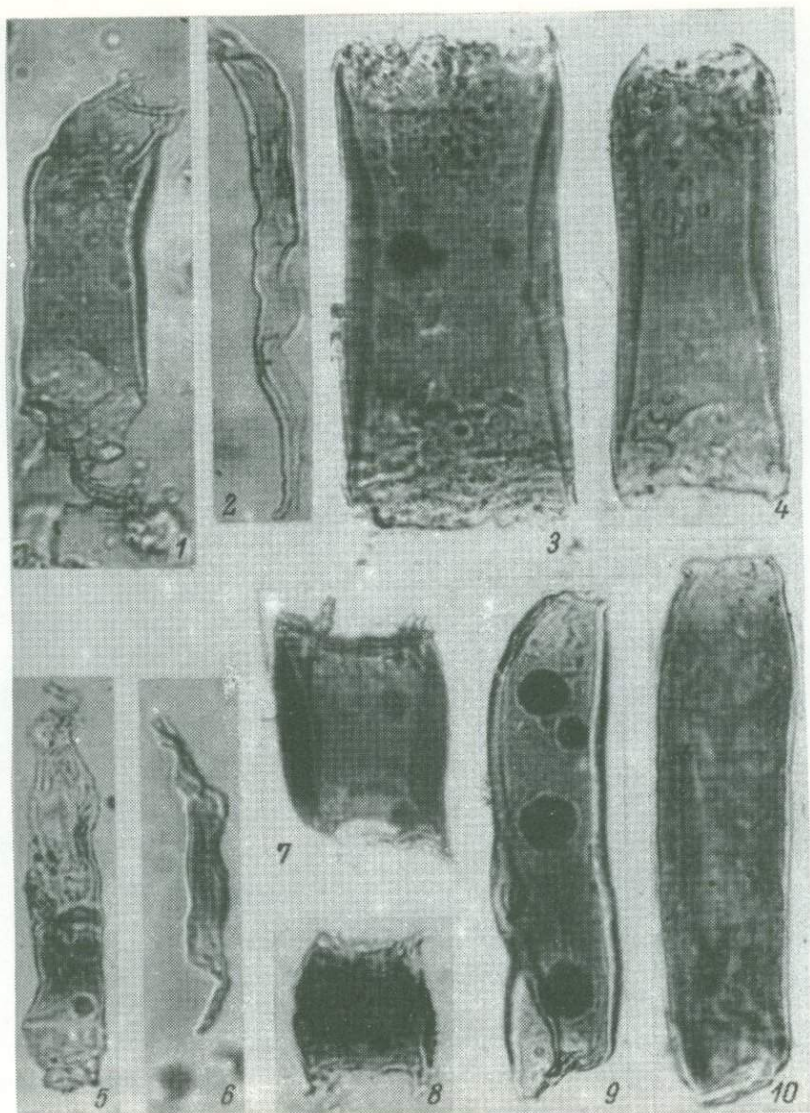


Таблица II.

Фиг.1, 5. *Omolophyma gracilis* Golub

Обр.Р-163, верхняя часть интервала 747.8-767.3 м, смоленская свита.

Фиг.2, 6. *O.angusta* Golub

2 - обр.Р-120, середина интервала 681.0-693.3 м, гдовская свита; 6 - обр. Р-136, верхняя часть интервала 702.0-711.0 м, гдовская свита.

Фиг.3-4. *O. grandis* Golub

Обр. Р-163, верхняя часть интервала 747.8-767.3 м, смоленская свита

Фиг.7-8. *O.quadrata* Golub (там же).

Фиг.9-10. *Solenophyma rudis* Golub (там же).

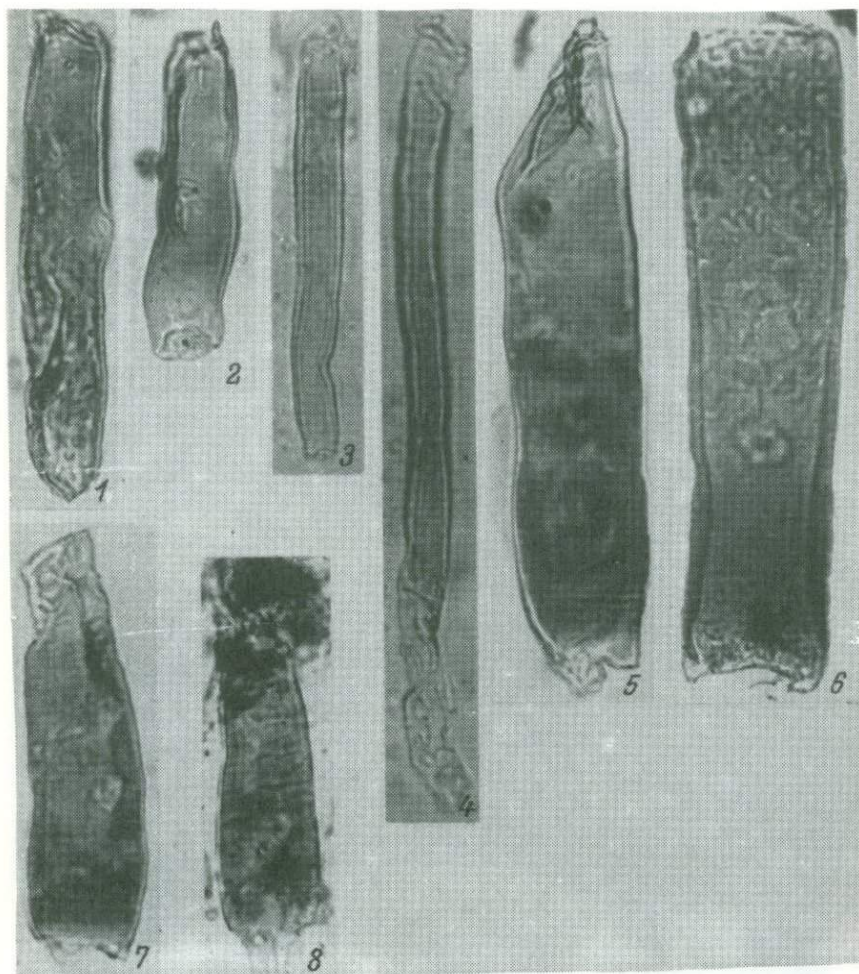


Таблица III

Фиг.1-2. *Solenophyma tenuis* Golub

Обр.163, верхняя часть интервала 747.8-767.3 м, смоленская свита.

Фиг.3-4. *Isiophyma stricta* Golub

3 - обр.101, средняя часть интервала 652.5-669.5 м, гдовская свита; 4 - обр.Р-97, верхняя часть интервала 652.5-669.5 м, гдовская свита.

Фиг.5-6. *I. lata* Golub

Обр.163, верхняя часть интервала, 747.8-767.3 м, смоленская свита.

Фиг.7-8. *I. media* Golub

7 - там же; 8 - обр.Р-147, верхняя часть интервала 724.6-736.0 м, гдовская свита.

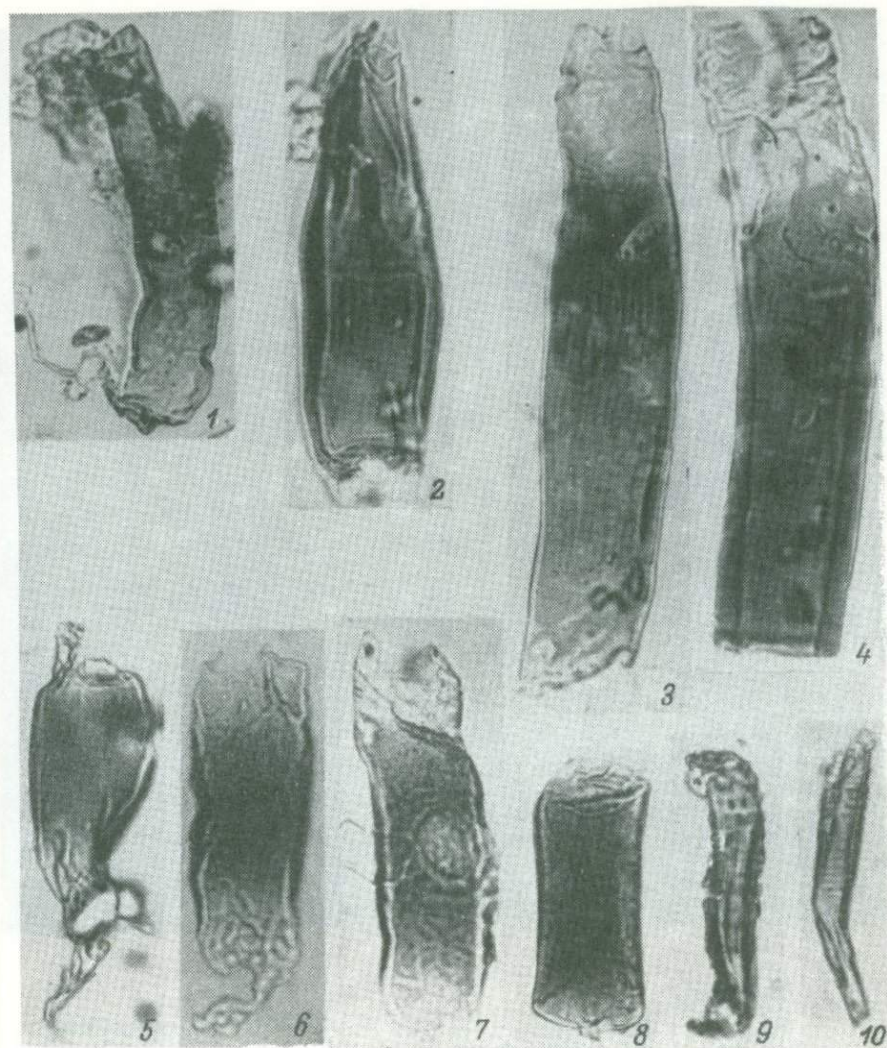


Таблица IV

фиг.1, 5-6. Рудняны с хвостообразным окончанием.

фиг.2. Рудняна с пояском.

фиг.3, 8. Рудняны с продольной морщинистостью.

фиг.4. Обломок *Solenophyllum* sp.

фиг.7. Рудняна с большой экваториальной порой.

фиг.9-10. Рудняны с поперечной исчерченностью (морщинистостью).

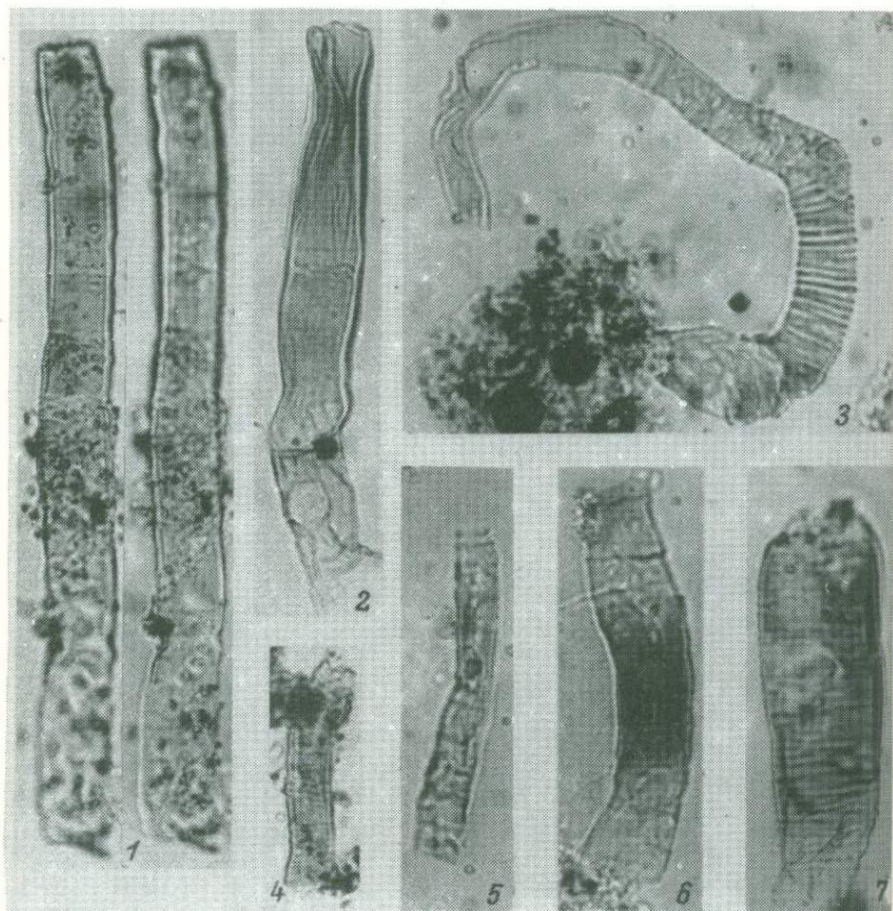


Таблица V

Фиг.1-2, 5-6. Рудняны с редкой поперечной исчерченностью.  
 Фиг.3-4, 7. Рудняны с частой поперечной исчерченностью.

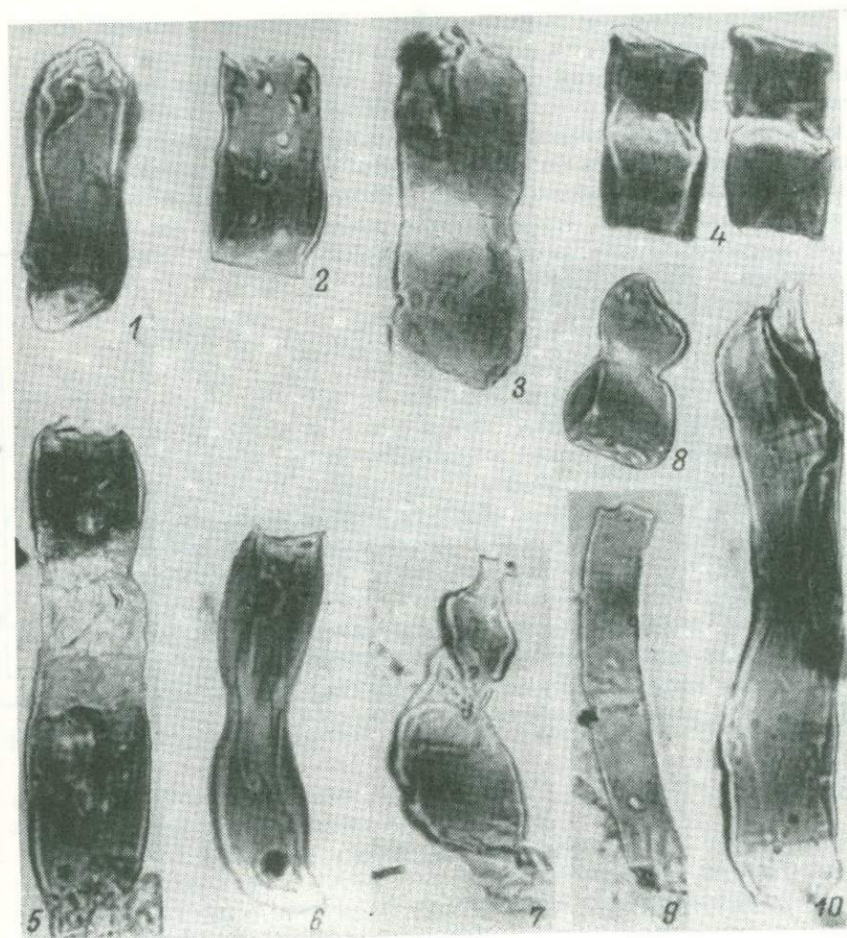


Таблица VI

Фиг.1-9. Рудняны на разных стадиях деления (?).  
Фиг.10. Фрагмент рудняны с тремя телами.

на мысль о возможном сходстве данных организмов с водорослями. В этом же плане могут свидетельствовать экваториальные отверстия микрофоссилий, если предположить, что они аналогичны отверстиям, которые образуются у некоторых водорослей (например, зеленых) для выхода зооспор и гамет. Хорошо прослеживаемая у руднян внутренняя полость возможно как-то сближает их с сифоновыми водорослями, слоевище которых слагается из разных модификаций шнура или трубки. Не исключена принадлежность рассматриваемых микрофоссилий к каким-то вымершим предкам современных водорослей.

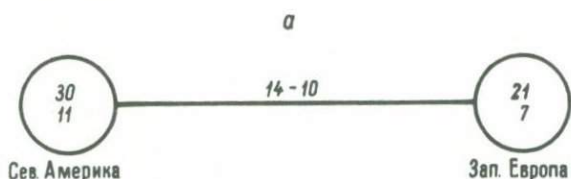
### Л и т е р а т у р а

1. Бессонова В.Я., Синичка А.М. и др. Опорная скважина № 2 Оршанской впадины. — В кн.: Опорные скважины СССР. Минск, 1972, с.7-80.
2. Тимофеев Б.В. Теодолитный палеонтологический столик (новый метод исследования палеонтологического материала). — В кн.: Палеонтологический сборник, № 3, Л., 1962, с.601-607, табл.1-XX.
3. Голуб И.Н. Новая группа проблематичных микрообразований в вендских отложениях Оршанской впадины (Русская платформа). — В кн.: Труды Всесоюзного симпозиума по палеонтологии докембрия и раннего кембрия. Л., 1979, с.147-155.

Н.Н. К а л а н д а д з е, А.С. Р а у т и а н

### МЕЖКОНТИНЕНТАЛЬНЫЕ СВЯЗИ НАЗЕМНЫХ ТЕТРАПОД И РЕШЕНИЕ ПРОБЛЕМЫ ШОТЛАНДСКОЙ ФАУНЫ ЭЛГИН

Изучение истории географического распространения наземных тетрапод показывает, что наиболее стабильным таксономическим уровнем является уровень семейства, который принимался в качестве основного при сравнении фаун. В качестве дополнительного критерия использовалась общность фаун на родовом уровне. За основу нами взята система тетрапод, принятая в „Основах палеонтологии” [7, 9], лишь незначительно дополненная и исправленная по новейшей литературе. Источниками конкретных сведений о таксонах послужили данные ряда сводок [8, 10, 11, 12, 14] с некоторыми дополнениями по последним работам. Связи фаун рассматривались отдельно для каждого отдела стратиграфической шкалы, кроме каменноугольного периода, который за недостатком материала анализировался целиком и только для Сев.Америки и Зап.Европы.



б

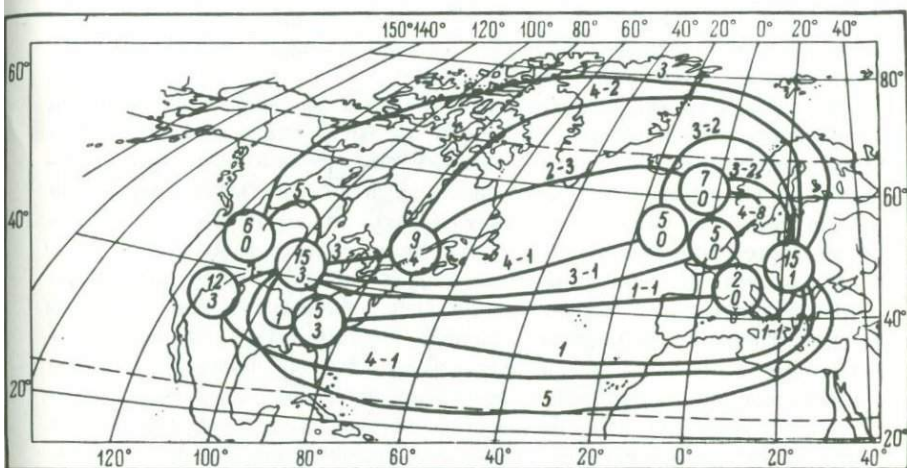


Рис. 1. Связи фаун наземных тетрапод в каменноугольное время.

а - связь, общая для фауны Сев.Америки и Зап.Европы; б - связи локальных фаун Сев.Америки и Зап.Европы.

На рис.1-3 в кружках верхняя цифра обозначает общее число семейств, а нижняя - число эндемичных семейств в фауне. На связях первая цифра - число общих семейств, вторая (если есть) - число общих родов для этих двух фаун.

Показателями общности фаун считались: 1) соотношение числа общих для фаун семейств по сравнению с числом всех семейств в меньшей фауне; 2) эндемизм фауны для каждого отдела стратиграфической шкалы отдельно; 3) наличие и число общих для фаун родов.

По этой методике нами произведено сравнение межконтинентальных связей всех наземных тетрапод с каменноугольного периода до современности, исключая только раннюю и среднюю юру, для которых материал оказался совершенно недостаточным [6].

В настоящей статье представлены материалы по связям фаун в каменноугольное, позднермское и позднетриасовое время. Выбор времени связан с разрешением, в частности, проблемы так называемой фауны Элгин (Шотландия).

Связи фаун Сев.Америки и Зап.Европы в каменноугольное время представляются совершенно несомненными (рис.1, а), однако отсутствие каких-либо других фаун для сравнения вынудило нас рассмотреть связи локальных фаун этих двух регионов. На рис.1, б представлено лишь минимальное количество связей между локальными фаунами Сев.Америки и Зап.Европы. Все связи, которые можно объяснить наличием других, более мощных связей, отброшены. Даже при таком жестком отборе остается совершенно несомненным, что связи локальных фаун внутри Сев.Америки и Зап.Европы во всяком случае не более мощны, чем межконтинентальные связи тех же локальных фаун.

На схемах межконтинентальных связей фаун наземных тетрапод позднепермского и поздне триасового времени нанесены все установленные соотношения между ними, в том числе и заведомо „мнимые“, легко объяснимые другими связями, более мощными. Такой подход позволит читателю самому решить, правы ли авторы в своей интерпретации выявленных соотношений между фаунами.

Единственная связь, касающаяся лишь одного семейства (*Weigeltisauridae*), установленная для позднепермской фауны континентальной Зап.Европы с фауной Мадагаскара (которая включена нами в состав фауны Ю.Африки), учитывая наличие второго эндемичного для Зап.Европы семейства (*Protorosauridae*) заставляет предположить позднепалеозойскую изоляцию фауны Зап.Европы, хотя материал крайне скуден. Позднепермская фауна Сев.Америки также обладает, очевидно, значительной изолированностью. Единственной, необъяснимой через другие связи, является связь ее с фауной Вост.Европы. На первый взгляд, связь Сев.Америки с Вост.Европой в позднепермское время выглядит достаточно реальной: пять общих семейств из восьми в меньшей фауне. Однако три из них связывали эти территории еще в ранней перми, что, возможно, свидетельствует об отсутствии непосредственных контактов этих фаун в позднепермское время, а связывающие их семейства отражают более древние связи. Яркую характеристику перспектив изучения позднепермской фауны Вост.Европы дал Ф.Нопча: „Здесь мы можем надеяться открыть все те типы, которые послужат мостом над пропастью, наблюдаемой между типами, известными из Техаса, и типами из Карру“ [2, 13]. Все остальные позднепермские фауны обладают несомненной общностью на семейственном, а фауны Вост.Европы и Ю.Африки — и на родовом уровнях (рис.2).

Картина связей фаун позднего триаса несомненно свидетельствует о наличии в это время зоогеографического континуума: множество мощных, несводимых к другим связям различных фаун, в том числе и весьма удаленных (рис.3). Выявленная картина в высшей степени важна для всех построений в области исторической зоогеографии суши. Широкие контакты поздне триасовых фаун привели к нивелировке различий более древних фаун наземных тетрапод. С другой стороны, ничего, даже отдаленно напоминающего фаунистическую монотонность позднего триаса, не наблюдается

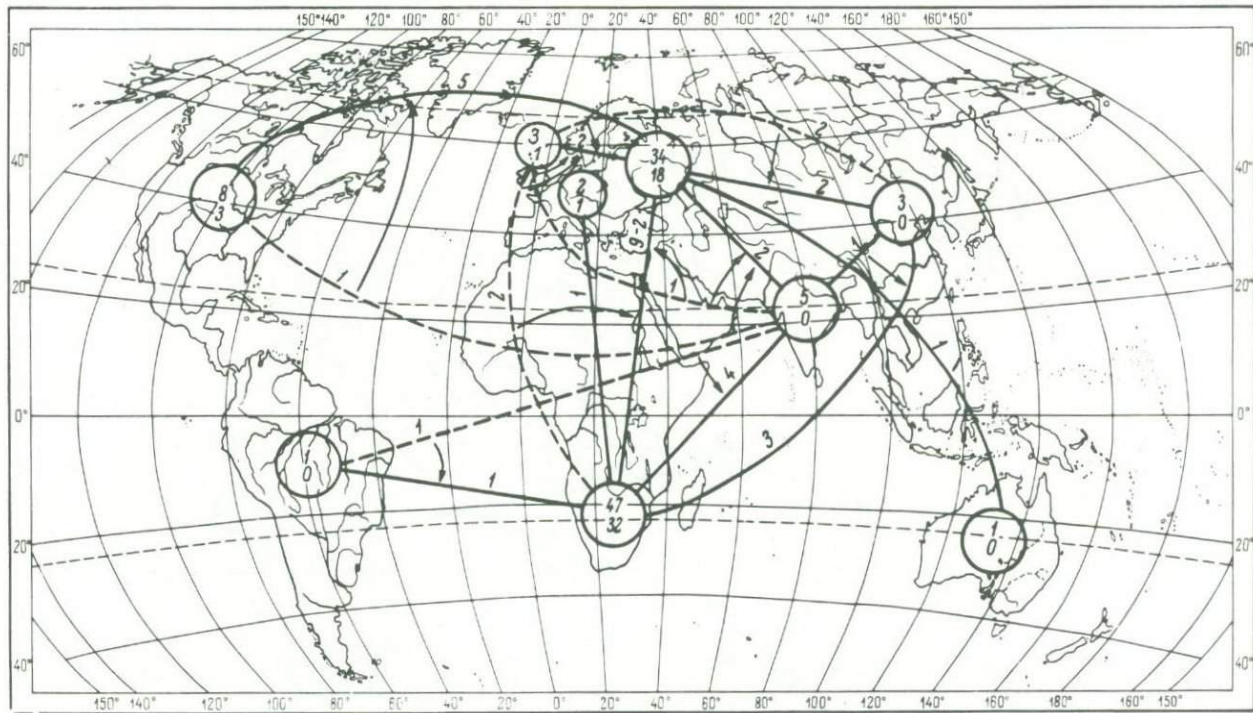


Рис. 2. Связи фаун наземных тетрапод в позднепермское время. Условные обозначения см. на рис. 1.



в более поздние времена, до современности включительно. Таким образом, зоогеографический континуум в позднем триасе является тем древнейшим стратиграфическим уровнем, с которого начинается развитие новой зоогеографической картины, приведшей в конечном счете к современному пространственному распределению наземных тетрапод.

Интересно сопоставить полученную картину межконтинентальных фаунистических связей с палеогеографическими реконструкциями, основанными на геологических данных. Тесные фаунистические связи Сев.Америки и Зап.Европы в каменноугольное время вполне подтверждают реконструкции А.Вегенера [1], а также Л.П.Зоненшайна и А.М.Городницкого [4]. Однако уже в поздней перми эти связи исчезают, что явно не согласуется с широкими евразийскими контактами на реконструкции Дитца и Холдена [9], особенно учитывая наличие фаунистической связи Сев.Америки и Вост.Европы, в то время как на палеогеографических реконструкциях эти территории связаны лишь через посредство Зап.Европы. Восстановление контактов этих фаун в позднем триасе вполне подтверждает реконструкции Дитца и Холдена [9] по этому региону и находится в противоречии с предположением о наличии морской преграды в конце триаса между Сев.Америкой и Европой [3, 4].

Удивителен широкий контакт Сев. и Ю.Америки в перми, изображенный на палеогеографических реконструкциях [3, 4, 9]. Фаунистические связи этих территорий отсутствуют с ранней перми до среднего триаса, в котором появляется первое и единственное связывающее их семейство — *Stagonolepidae*. В позднетриасовое время межамериканские связи фаун усиливаются, а на реконструкциях [4, 9] эти материки разделены морем.

Не менее парадоксален громадный морской бассейн, разделяющий Гондвану и Лавразию на востоке в перми и триасе [3, 4, 9], учитывая тесные связи фаун наземных тетрапод Ю.Америки, Ю.Африки, Индии, Китая и Вост.Европы в течение всего этого времени. Еще удивительнее островное положение Китая в перми [3, 4] и Индии в триасе [9]. Разрешение рассмотренных противоречий — дело будущего, однако уже и теперь ясна необходимость более широкого привлечения палеонтологических данных для построения глобальных палеогеографических реконструкций.

Одним из практических выводов рассмотренной зоогеографической картины является разрешение проблемы связей фауны Элгин (Шотландия) в конце палеозоя — начале мезозоя (см. таблицу и рис. 4).

В каменноугольное время фауна Элгин является неотъемлемой частью Евразийского зоогеографического района. Широчайшие фаунистические связи Сев.Америки и Зап.Европы в это время с несомненностью указывают на территориальное единство этих ныне разобщенных материков; частью этого материка была Шотландия.

В позднепермское время фауна Элгин связана только с фаунами гондванской зоогеографической области (включая в нее и фауну

## Т а б л и ц а

Список семейств и неэндемичных родов наземных тетрапод фауны Элгин с указанием времени находок этих таксонов в других регионах

Шотландия	Сев. Америка	Ирландия	Англия	Континентальная Европа	Ю. Америка	Вост. Европа	Китай	Индия	Ю. Африка
Loxommiidae . . . . .	C		C	C					
Megacephalus . .	C		C						
Loxomma . . . . .	C		C	C					
Spaticephalus . .	C								
Baphetes . . . . .	C		C						
Anthracosauridae . .	C		C						
Anthracosarus . .	C		C						
Palaeogyrinidae . .									
Pholidogastridae . .									
Cricotidae . . . . .	C	C	C	C					
Pteroplax . . . . .			C						
Pholiderpeton . . .			C						
Urocordylidae . . . .		C		C					
Urocordylus . . . .		C		C					
Adelogyrinidae . . .			C						
Dolichopareias . . .			C						
Pareiasauridae . . . .						P <sub>2</sub>	P <sub>2</sub>		P <sub>2</sub>
Dicynodontidae . . . .						P <sub>2</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>2</sub>
Geikiidae . . . . .									
Procolophonidae . . .	T <sub>3</sub>		T <sub>3</sub>						
Proganochelyidae . . .				T <sub>3</sub>					
Sphenodontidae . . . .			T <sub>3</sub>	T <sub>3</sub>					
Rhynchosauridae . . .			T <sub>3</sub>		T <sub>3</sub>			T <sub>3</sub>	
Ornithosuchidae . . . .	T <sub>3</sub>			T <sub>3</sub>	T <sub>3</sub>				
Scleromochlidae . . . .									
Erpetosuchidae . . . . .									
Stagonolepidae . . . .	T <sub>3</sub>			T <sub>3</sub>	T <sub>3</sub>			T <sub>3</sub>	
Procompsognathidae . .	T <sub>3</sub>			T <sub>3</sub>			T <sub>3</sub>		

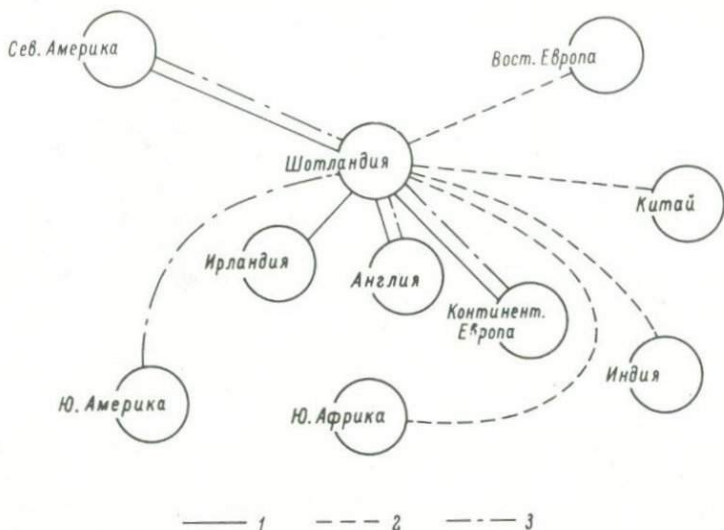


Рис. 4. Схема фаунистических связей шотландской фауны Элгин с фаунами других регионов в каменноугольное (1), позднепермское (2) и поздне триасовое (3) время.

Вост.Европы, гондванский облик которой после классических раскопок В.П.Амалицкого не вызывает сомнений). Симптоматично, что именно в это время отсутствует фаунистический контакт Сев.Америку и Зап.Европы, а из пяти семейств, связывающих Сев.Америку и Вост.Европу, три существовали на этих территориях еще в ранней перми. Очевидно, здесь мы видим последствия изоляции, вероятно, морской, между североамериканским и европейским континентами, причем Шотландия оказалась по восточную сторону от преграды. В раннем триасе мы обнаруживаем два других «осколка» американо-европейского сухопутного моста — Гренландию и Шпицберген, раннетриасовые тетраподы которых также гондванского типа [5]. Как уже говорилось, фауна континентальной Зап.Европы в позднепермское время имеет очевидно островной характер, а контакт шотландской и восточноевропейской фаун осуществлялся, вероятно, через Феноскандию.

В позднем триасе фауна Элгин органически включена в «зоогеографическую Пангею». Об этом свидетельствует восстановление ее связей с фаунами Сев.Америку и Зап.Европы, а также возникновение совершенно новой за весь рассматриваемый диапазон геологического времени связи с фауной Ю.Америку, осуществлявшейся, очевидно, через Сев.Америку.

В целом зоогеография тетраподных фаун в позднем палеозое — раннем мезозое свидетельствует о значительной неустойчивости американо-европейского региона. Картина прерывающихся фауни-

тических связей (в поздней перми), вновь восстанавливающихся (в позднем триасе), хорошо согласуется с представлениями о сменяющихся друг друга трансгрессиях и регрессиях в этом районе. Учитывая, кроме того, значительную монотонность фаунистических связей в гондванском регионе в течение всего анализируемого отрезка геологического времени, нарушаемую лишь появлением новых контактов фаун Сев. и Ю.Америки в средне- и поздне триасовое время, приходится признать, что, вероятно, несмотря на известную динамику зоогеографической картины, мы имеем дело с пангеей в геологическом смысле, отдельные части которой могут изолироваться благодаря трансгрессиям.

#### Л и т е р а т у р а

1. Вегенер А. Происхождение материков и океанов. Берлин, 1923. 158 с.
2. Ефремов И.А. 1954. Фауна наземных позвоночных в пермских медистых песчаниках Западного Приуралья. - Тр.Палеонт. ин-та АН СССР, 1954, т.54, 416 с.
3. Зоненшайн Л.П. Реконструкция палеозойских океанов. - В кн.: Дрейф континентов. М., 1976, с.28-71.
4. Зоненшайн Л.П., Городницкий А.М. Палеоокеаны и движение континентов. - Природа, 1976, № 11, с.74-83.
5. Каландадзе Н.Н. О межконтинентальных связях фаун тетрапод в триасовом периоде. - Палеонт.журн., 1974, № 3, с. 75-86.
6. Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. О связях фаун наземных тетрапод в каменноугольном, пермском и триасовом периодах (предварительные результаты анализа, проблемы и перспективы). Тезисы докл. XXIII сессии ВПО. Л., 1977, с. 33-34.
7. Основы палеонтологии. Млекопитающие. М., 1962. 421 с.
8. Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся птицы. М., 1964. 722 с.
9. Dietz R.S., Holden J.C. Reconstruction of Pangea breakup and dispersion of continents, Permian to present. - J.Geophys. Res., 1970, vol. 75, p.4939-4956.
10. Huene F. Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. Jena, 1956. 716 S.
11. Müller A.H. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 3, Vertebraten, Teil. 1. Fische im weiteren Sinne und Amphibien. Jena, 1966, 638 S.
12. Müller A.H. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 3, Vertebraten, Teil 2. Reptilien und Vögel. Jena, 1968, 657 S.

13. N o p c s a F. 1928. On some fossil reptiles from the copper-bearing permien strata of Russia. - Geol. Hungarica, 1928, ser. Palaeontol., t.I, p.12-30.
14. Z i t t e l K. Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). Abt. 2, Vertebrata. München, Berlin, 1923. 706 S.

Л. А. Н е с о в

#### О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ НЕКОТОРЫХ СЕМЕЙСТВ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ЧЕРЕПАХ АЗИИ

Значительная часть сведений о мезозойских черепахах Северного полушария получена при исследовании остатков, обнаруженных на территории Европы и Северной Америки. В последние десятилетия все больше данных поступает также из Азии, в частности с территории нашей страны и из Монголии. Азиатский массив суши в позднем мезозое был относительно изолированным, одним из самых крупных в Северном полушарии и в то же время весьма разнообразным по условиям [10]. В связи с этим находки в Азии могут дать важные сведения о ходе эволюции настоящих скрытошейных черепахах (Eucryptodira), история которых в значительной степени связана именно с Северным полушарием.

Представители семейства адоцид (Adocidae), вместе с мягкокожими черепахами (Trionychidae) доминировали в комплексах водных черепахах приморских равнин первой половины позднего мела Средней Азии (сеноман-сантон). Наиболее древние адоциды известны из поздней юры Китая и раннего мела Киргизии [9]. Представители этого семейства вместе с другими черепахами, имевшими некоторые плезиоморфные черты (наличие гулярных, интергулярных и полного ряда инфрамаргинальных щитков), раньше обычно включались в состав Dermatemydidae. При этом порой указывалось [11, 12], что дерматемидиды происходят от плевро sternид (Pleurosternidae). Однако на основании изучения черепа раннемелового представителя рода Ferganemys, близкого к Adocus [6, 9], и анализа строения черепов ряда других форм было показано, что „дерматемидиды“ в объеме, принимавшемся ранее, являются безусловно сборной группой и включают в себя Adocidae, Nanhsiungchelyidae, собственно Dermatemydidae (Dermatemys и ряд близких родов), а также многочисленных черепахах неясного положения. Так, оказалось, что у Adocidae (Adocus, Alamosemys, Ferganemys; Shachemys) в отличие от Dermatemydidae (Dermatemys, Baptemys, Agomphus; Mongolemys, Lindholmemyms) был сильно развит канал для arteria stapediais, иное стро-

ение имела передняя часть базисфеноида (основной клиновидной кости), значительно различались эти семейства и по строению панциря [6, 9].

Указанные выше группировки черепах, включавшиеся в состав „дерматемид“ (некоторые из них принадлежат разным надсемействам), столь отделены друг от друга и отличаются такими особенностями, что вряд ли могут происходить от плевростернид, даже если последних принимать только в объеме типового рода семейства — *Pleurosternon* Owen, 1853. Кстати, у *Pleurosternon* отсутствует прецентральный щиток, что в значительной степени препятствует выведению из данного рода „дерматемидид“, у которых, как и у большинства других черепах, этот щиток обычно имеется. Надо отметить, что сами плевростерниды пока еще плохо изучены, для них не известны важнейшие особенности строения черепа, многие формы, относимые к этому семейству, крайне сомнительны. Можно считать, что к плевростернидам [11, 12], как и к „дерматемидидам“, черепахи, вероятно, причисляются лишь на основании симплезиоморфного сходства, использовать которое для выявления естественных групп и филогенетических связей непродуктивно [1].

На возможность возникновения именно адоцид (принимаемых, видимо, в объеме *Adocidae* + *Nanhsiungchelyidae*) от плевростернид указывает В.М.Чхиквадзе [16]. Он приводит ряд черт сходства *Pleurosternidae* и *Adocidae*. Некоторые из них определенно нельзя считать синапоморфными для этих двух групп, как, например, наличие широкого пластрона (в целом характерного для большинства черепах, в том числе древнейших). Это касается и отсутствия фонтанелей в панцире, наличия как гулярных, так и интергулярных щитков, нередко встречающегося у черепах крупного эндопластрона. Контакт второй позвоночной пластинки только со второй реберной наблюдается не так уж часто среди адоцид и плевростернид, нередко такое состояние отмечается и в других, весьма далеких группах черепах. Этот признак следует видимо считать несущественным. В.М.Чхиквадзе сообщает [16], что тазовые кости у архаичных форм *Adocidae* и *Pleurosternidae* сочленяются с ксифипластронами, В.Б.Суханов указывает [12], что таз у плевростернид не сращен с пластроном. Здесь надо отметить, что у *Ferganemys verzilini* — одного из древнейших представителей адоцид из раннего мела Ферганы [7] и других относительно примитивных адоцид из сеномана и турона Кызылкумов на ксифипластронах могут находиться слабые следы прилегания тазовых костей, так же как и у представителей некоторых других групп скрытошейных черепах. Этот признак в данном случае также, видимо, нельзя считать ценным для установления возможных филогенетических связей двух семейств.

У адоцид, в противоречие с тем, что отмечает В.М.Чхиквадзе [16], кожно-роговая борозда идет именно вблизи свободного края пластрона (существенно она отдалена от края брюшного щита у че-

репах другого семейства - *Nanhsiungchelyidae*). Отнюдь не у всех адоцид сильно развиты подпорки панциря, они хотя и бывают длинные, но обычно тонки и направлены не круто вверх. Чертой синапоморфного сходства плевростернид и адоцид с некоторой долей вероятности может являться только мелкоячеистая скульптура наружной поверхности панциря. Однако сходный тип рельефа встречается порой среди бокошейных черепах (*Pleurodira*), лишь несколько более грубый рельеф характерен для нансюнхелиид (*Nanhsiungchelyidae*). Детали указанного ямчатого рельефа панциря связаны по своему положению с более ( *Shachemys*) или менее развитыми каналами (*Adocus*, *Ferganemys*, *Vasilemys*), выходящими на поверхность кости. Сейчас пока нет доказательств того, что такой ямчатый рельеф панциря не мог возникать независимо в разных группах черепах.

Безусловно, поиск апоморфных черт в строении панциря, унаследованных от общих предков, является очень трудным, прежде всего из-за сходства процессов олигомеризации элементов панциря (роговых и костных), происходящих независимо и порой примерно в одно время в разных группах. Это касается, например, потери средних инфрамаргинальных щитков, задних позвоночных пластинок, мезопластронов и т.д. Можно ожидать, что панцирь черепах по мере установления основных генеалогических взаимоотношений известных групп этих рептилий станет важным объектом для изучения причин возникновения параллелизмов в процессе эволюции.

Ценным источником черт сравнения при изучении черепах наряду с панцирем является эндоскелет, прежде всего череп. В строении последнего отражаются долговременно существующие [6] и очень сложные корреляции между скелетом, с одной стороны, и мускулатурой, кровеносной, дыхательной, пищеварительной, нервной системами и органами чувств - с другой. Сложностью и жизненно важной консервативностью этих корреляций и определяется важная роль изучения черепа в установлении связей между крупными группами черепах.

Не отвергая полностью возможности происхождения *Adocidae* от *Pleurosternidae*, укажем, что не исключено возникновение адоцид и от *Plesiochelyidae* или от каких-либо азиатских форм, причисляемых к последнему семейству по причине плезиоморфного сходства с *Plesiochelys* в строении панциря. Так, имеются общие черты в строении базисфеноида у *Ferganemys verzilini*, раннемелового представителя адоцид [6], и *Plesiochelys etalloni* [21] из *Plesiochelyidae*. У *Ferganemys verzilini* спинка седла базисфеноида (*dorsum sellae*) не нависает над турецким седлом (*sella turcica*), у обоих указанных родов есть сагиттальный гребень между *sella turcica* и *dorsum sellae*. Передние отверстия внутренних сонных артерий (*foramina anterius canalis carotici interni*) у *Adocidae* несколько сближены, у *Plesiochelys etalloni* эти отверстия находятся относительно близко

друг от друга. И, наконец, что, впрочем, менее существенно, панцирь многих примитивных адоцид по общему строению сходен в основных своих особенностях с тем, который обычно можно видеть у плезиохелиид. У некоторых черепах, принимаемых за *Plesiochelyidae*, в рельефе панциря имеются мелкие ямки, вытянутые в штрихи [24]. Порой адоциды принимались даже за плезиохелиид. Так, например, древнейший достоверный представитель семейства *Adocidae* из поздней юры [6, 9] впервые был описан [24] как *Plesiochelys tatsuensis*. Косвенно в пользу возможности развития адоцид от плезиохелиид и подобных форм, а не от плевростернид указывает еще тот факт, что некоторые черепахи, ранее причислявшиеся к *Pleurosternidae* [11], например *Kallokibotion*, в том числе формы, отчасти сходные внешне по аналогии с адоцидами (*Glyptops*), оказались после изучения особенностей строения их черепов принадлежащими архаичной крупной ветви эволюции скрытошейных черепах — *Paracryptodira* [20]. Паракриптодиры, как показал Е.Гэфни [20], не только примитивны по отношению к настоящим скрытошейным черепахам (*Eucryptodira*), но и представляют собою ветвь эволюции, стоящую в стороне от эукриптодир. Семейство адоцид по строению черепа, в том числе каналов для внутренних сонных артерий, должно быть причислено именно к *Eucryptodira* и надсемейству *Testudinoidea* [6]. Следует отметить, что для черепах, включаемых в состав *Testudinoidea*, Е.Гэфни [20] не удалось найти общих унаследованных признаков в строении внутренних сонных артерий. Это позволяет ожидать, что данное надсемейство в принимаемом нами объеме (*Adocidae*; *Peishanemydidae*, *Platysternidae*, *Chelydridae*, *Testudinidae*; *Emydidae*) также может оказаться сборной группой.

Большой интерес среди черепах мела заслуживают *Nanhsiungchelyidae*. Древнейшие достоверные остатки этих черепах (*Basilemys* sp.) были найдены в Каракалпакии — в сеномане Ходжакульская, нижнем туроне Челпыка [4], а также в Ходжакуле. К диагностическим чертам *Nanhsiungchelyidae*, в том числе к отличиям от *Adocidae*, следует отнести сильное развитие височной области крыши, значительную вытянутость ростральной части черепа, укорочение ряда отделов передних конечностей при удлинении когтевых фаланг. Это семейство характеризует также наличие реброобразных выростов закривковой пластинки и грубоямчатый рельеф панциря. Накопление данных о строении панцирей у ряда видов из Северной Америки, а также описание черепа, некоторых особенностей строения поясов и конечностей азиатских видов [13, 14, 22, 25] показали уникальный характер строения скелета у этих черепах. Е-Сен-куй [25] для представителя нансюнхелиид из Китая отметил, в частности, необычно сильно вытянутую ростральную часть черепа, длинные когтевые фаланги передних конечностей, короткие предкогтевые фаланги и элементы пястья, запястья. М. Млынарский [22] высказал предположение, что описываемая им

форма из Монголии, обладавшая необычно короткими предкогтевыми фалангами, длинными когтями, а также своеобразно измененной областью пястья и запястья, была приспособлена к обитанию в наземных условиях на относительно мягких грунтах. По мнению В.М. Чхиквадзе [16], черепаха из Китая была специализированным бентофагом, поскольку имела слабую нижнюю челюсть, сильно перекрытую сверху вытянутым вперед костным рьлом и направленные вперед и несколько вниз глазницы. Когтевые фаланги у черепахи из Китая, как считает В.М. Чхиквадзе, были роющего типа. Нам, однако, кажется вероятным, что нансюнхелииды принадлежали особой жизненной форме черепах и держались в основном на дне потоков [9], то есть в реках или в протоках между озерами.

В.Б. Суханов и П. Нармандах [14] ставят вопрос о том, что не могли ли особенности морфологии этих животных определяться их специализацией к рытью и передвижению по дну водоемов, однако эти авторы не касаются возможного характера подвижности воды на местах обитания нансюнхелиид. А между тем укорочение предплечья нансюнхелиид, мощные выступы на фалангах для прикрепления мышц-сгибателей, сокращение длины предкогтевых фаланг и увеличение размеров когтей, возможность выноса дистального конца плеча далеко вперед [14] могут указывать на заякоривающую функцию передних конечностей, удерживавших тело от сноса напором двигавшейся в одном направлении воды. Этому могла содействовать и дорсовентральная уплощенность фаланг, а также относительно дистальное положение бугров для мышц на предплечье, увеличивавшее эффективность действия мускулатуры. Сама мощностность костей предплечья указывает на большую величину передаваемых через них усилий. В целом конечности этих черепах были необыкновенно коротки, предплечье находилось обычно под большим углом по отношению к плечу и имело, судя по строению сочленовых поверхностей, малую амплитуду движения [14]. Все это говорит о весьма значительной величине скорее не динамических (как это можно ожидать при рытье), а статических нагрузок на конечности этих животных. Небольшая высота панциря нансюнхелиид могла содействовать уменьшению лобового сопротивления в набегающей воде потока. Порой развивавшееся клювообразное разрастание передней доли пластрона вниз [14], по нашему мнению, также могло способствовать заякориванию на дне. Значительное удлинение ростральной части черепа [25], на которой, видимо, могли еще находиться мягкие носовые трубочки, как и у современных *Chelus* (*Chelidae*), *Carettochelyidae* и *Trionychidae*, вероятно, содействовало эффективному и скрытому захвату воздуха при достижении головой поверхности воды. Этому могло способствовать и увеличение глубины вырезки на закривковой пластинке у некоторых нансюнхелиид, что, в частности, позволяло тяжелым черепахам, державшимся на дне, поднимать шею к поверхности воды почти вертикально вверх. Отодвигание назад вертлужных ям у нансюнхелиид могло благоприятствовать эффективным толчкам задними

конечностями, выполняемым этими черпаками (аналогично современным *Chelydra*) при подъеме за воздухом к поверхности воды со дна относительно глубоких участков.

Нансюнхелииды, по всей вероятности, могут считаться индикаторами наличия проток между озерами, а также потоков или мелководий с относительно стабильными, однонаправленными течениями на местах своего обитания. Надо отметить, что у *Adocidae*, в частности у раннемелового *Ferganemys*, в отличие от нансюнхелиид пояса и скелет конечностей, в том числе плечевые и бедренные кости, имели строение, вполне типичное для пресноводных форм. Эти черты, а также данные по строению черепа адоцид [6] и нансюнхелиид [25] указывают на совершенно особый характер преобразований, произошедших в ходе эволюции среди *Nanhsiungchelyidae*, и подтверждают филогенетическую обособленность последнего семейства.

Черепahi других семейств — *Cerettochelyidae* и *Trionychidae*, — также существовавшие в позднем мелу на территории Средней и Центральной Азии, принадлежат одному стволу в ранге надсемейства, что принимается большинством исследователей. Это доказывается, в частности, характером гомологии пластинок их брюшных щитов [2, 15, 19]. Древнейший известный вид *Cerettochelyidae* — *Kizylkumemys schultzi* [2, 3] из сеномана и раннего турона Узбекистана (Кызылкумы)<sup>1</sup> и Монголии (Хара-Хутул-Ула) и одна из древнейших форм *Trionychidae* (?*Trionyx* sp.) из альба Ферганы [6] оказались лишь в небольшой степени более сходны, чем современные виды этих групп, и без того, кстати, имеющие много черт сходства. Две указанные формы оказываются ближе друг к другу по значительной ширине чешуйчатой кости (что можно считать примитивным признаком для надсемейства *Trionyochoidea*) и по изгибу вперед гио-гипопластрального шва вперед у медиальной линии пластрона. Это указывает дополнительно как на близость этих семейств, так и на весьма значительную давность времени их дивергенции.

Следует отметить, что в сеномане и туроне Кызылкумов встречаются редкие остатки довольно разнообразных черепax, по некоторым чертам похожих на *Sinemydidae*, *Thalassemydidae* или *Plesiochelyidae* и, судя по строению их панцирей, не принадлежавших к *Macrobaeninae* (*Toxochelyidae*). Можно ожидать, что более широкие поиски остатков таких черепax, обладавших гладкой или морщинистой поверхностью панциря, и тщательное их изучение могут дать много нового для познания эволюции черепax Азии. Одна из этих форм наиболее легко диагностируемая по остаткам в местонахождениях — это черепaxа *Tienfu-*

---

<sup>1</sup> Хвостовая пластинка неопределимого до рода представителя кареттохелиид была найдена автором в нижнемеловых отложениях (альб), датируемых по остаткам морских организмов (урочища Карамуру, Букантау, Кызылкумы).

*cheloides undatus* [5]. Она может принадлежать к семейству *Sinemydidae*, поскольку у нее, как и у известных представителей этого семейства, лежащие сзади краевые пластинки необычно узкие. Кроме того задняя (но не последняя) мостовая и некоторые другие краевые пластинки этой черепахи вклиниваются, как и у синемидид, между концами двух реберных пластинок, в результате чего они имеют необычное соединение сразу с двумя свободными концами ребер. У рода *Tienfucheloides* был, как и у *Sinemydidae*, крестообразный пластрон. В местонахождении Ходжакуль, где остатки этой черепахи наиболее обильны, найден и очень узкий, длинный, но толстый ксифипластрон, имеющий форму, весьма характерную для одноименных пластинок синемидид [23, 24]. Кроме указанных особенностей, род *Tienfucheloides* обладал очень архаичным состоянием в строении эндоскелетных элементов, связанных с панцирем. Так, первое туловищное ребро у этой черепахи необыкновенно длинное, мощное [5], простиравшееся до латерального края первой реберной пластинки, что не характерно для известных автору представителей настоящих скрытошейных черепах — *Eucryptodira*.

Надо сказать, что недавно [17, 18] были предприняты попытки свести черепах-токсохелиид из азиатского подсемейства *Macrobaeninae*, а также ряд форм неясного положения в семейство *Sinemydidae*. Однако у *Toxochelyidae* первое туловищное ребро всегда бывает сильно редуцировано (как у североамериканских и более поздних — европейских форм, так и у многочисленных и разнообразных азиатских видов из подсемейства *Macrobaeninae*). Эндоскелетные элементы, входящие в состав панциря у макробенин, всегда бывают развиты умеренно, задние краевые пластинки длинные (выдаются достаточно далеко назад), концы подпорок пластрона соединяются с II и VIII краевыми пластинками (у синемидид и *Tienfucheloides* взаимоотношение подпорок пластрона и краевых пластинок иное). Все указанные обстоятельства позволяют сближать род *Tienfucheloides* с семейством *Sinemydidae*, которое, по-видимому, является особой группой архаичных черепах Азии, распространенной с поздней юры и до начала позднего мела (турон). Семейство токсохелиид, видимо, является существенно более эволюционно продвинутой группой, стоящей в стороне от синемидид.

#### Л и т е р а т у р а

1. М а й р Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971, 454 с.
2. Н е с о в Л.А. Новый род двукоготных черепах из верхнего мела Каракалпакии. — Палеонт. журн., 1977, № 1, с.103–114.
3. Н е с о в Л.А. О некоторых особенностях строения черепа двух позднемеловых черепах. — Вестн. ЛГУ, 1977, № 21, вып. 4, с.45–48.

4. Н е с о в Л.А. Черепахи и некоторые другие рептилии мела Каракалпакии. – В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докл. IV Всесоюзн.герпетол. конф. Л., 1977, с.157–158.
5. Н е с о в Л.А. Архаичная позднемеловая черепаха из Западного Узбекистана. – Палеонт. журн., 1978, № 4, с.101–105.
6. Н е с о в Л.А. Строение черепа раннемеловой черепахи семейства Adocidae. – В кн.: Герпетологический сборник. Л., 1978, с.75–80.
7. Н е с о в Л.А. и Х о з а ц к и й Л.И. Пресноводная черепаха из раннего мела Ферганы. – В кн.: Ежегодник ВПО. Т.20. Л., 1977, с.248–262.
8. Н е с о в Л.А. и Х о з а ц к и й Л.И. Черепаха раннего мела Киргизии. – В кн.: Ежегодник ВПО. Т.21. Л., 1978, с.267–279.
9. Н е с о в Л.А. и Ю л и н е н В.А. О филогенетических связях и истории распространения некоторых семейств континентальных черепах. – В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Тезисы докл. XXIII сесс. Всесоюзн. Палеонт. об-ва. Л., 1977, с.54–56.
10. С и н и ц ы н В.М. Древние климаты Евразии. Ч.2. Мезозой. Л., 1966, 166 с.
11. С у х а н о в В.Б. Подкласс Testudinata. Тестудинаты. – В кн.: Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.–Л., 1964, с.354–438.
12. С у х а н о в В.Б. Подкласс Testudinata. – В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М., 1978, с.84–102.
13. С у х а н о в В.Б. и Н а р м а н д а х П. Черепахи группы *Basilemys* (*Chelonia*, *Dermatemydidae*) в Азии. – В кн.: Ископаемая фауна и флора Монголии. Тр. Совм. советск.–монг. палеонтол. эксп., вып.2. М., 1975, с.95–100.
14. С у х а н о в В.Б. и Н а р м а н д а х П. Панцирь и конечности *Basilemys orientalis* (*Chelonia*, *Dermatemydidae*). К морфологии и эволюции рода. – В кн.: Фауна, флора и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. Тр. Совм. советск.–монгол. палеонтол. эксп., вып.4, М., 1977, с.57–80.
15. Ч х и к в а д з е В.М. Взаимосвязь формы и функции панциря черепах как показатель направления естественного отбора. – В кн.: Общие вопросы эволюционной палеобиологии, вып.6. Тбилиси, 1973, с.65–77.
16. Ч х и к в а д з е В.М. Объем и систематическое положение ископаемых черепах подотряда *Amphichelydia* Lydekker, 1889. – Сообщ. АН Груз.ССР, 1975, т.78, № 3, с.745–748.
17. Ч х и к в а д з е В.М. Новые данные об ископаемых черепахах Монголии, Китая и Восточного Казахстана. – Сообщ. АН Груз.ССР, 1976, т.82, № 3, с.745–748.
18. Ч х и к в а д з е В.М. Ископаемые черепахи семейства *Sinemysidae*. – Изв. АН Груз.ССР, сер. биол., 1977, т.3, № 3, с.265–270.

19. B a u r C. Osteologische Notizen über Reptilien. Fortsetzung II. Über die Stellung der Trionychidae zu den übrigen Testudinata. - Zool., Anz., 1887, Bd. 10, S.96-102.
20. G a f f n e y E.S. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. - Bull. Amer. Nat. Hist., 1975, vol.155, art.5, p.391-436.
21. G a f f n e y E.S. Cranial morphology of the european Jurassic turtles Portlandemys and Pleisiochelys. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1976, vol.157, art. 6, p.487-543.
22. М і y н а р с к и M. Zangerlia testudimorpha n, sp., a primitive land tortoise from the Upper Cretaceous of Mongolia. - Palaeont. Polon., 1972, N 27, p.85-92.
23. W i m a n C. Schildkröten aus China. - Palaeontol. Sin., (C), 1930, vol.6, fasc.3, p.1-56.
24. Y e n H s i a n g - k' u e i. Fossil turtles in China. - Palaeontol. Sin., 1963, No 150, (n.s.), No 18, p.1-112.
25. Y e n H s i a n g - k' u e i. A new cretaceous turtle of Nanshiung, Northern Kwantung. - Vertebrata Palasiatica, 1966, vol.10, No 2, p.191-200.

Л.Н. П р и т ы к и н а

## ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ И ОСНОВНЫЕ МОМЕНТЫ ФИЛОГЕНЕЗА СТРЕКОЗ

Стрекозы - древнейший и самый обособленный из ныне существующих отрядов насекомых. Геологическая история стрекоз начинается с карбона. Из верхов раннего карбона (намюра) Чехословакии описан древнейший вид отряда - примитивный, сравнительно мелкий, с длиной крыла около 6 см представитель подотряда гигантских стрекоз - Meganisoptera. В позднем карбоне гигантские стрекозы становятся обычны. Два других палеозойских подотряда - Permanisoptera и Protozygoptera, морфо-экологические аналоги современных Anisoptera и Zygoptera, имеют по одному каменноугольному представителю.

В перми стрекозы представлены теми же подотрядами, что и в карбоне, но их разнообразие резко возрастает. Остатки пермских стрекоз найдены в Северной Америке, Европе, Австралии. Известны они на территории СССР. Самые крупные из гигантских стрекоз, с длиной крыла 34-36 см описаны из нижнепермских отложений Северной Америки.

Находки триасовых стрекоз сравнительно немногочисленны: остатки одного вида гигантских стрекоз известны из нижнего триаса Западной Европы, а трех видов *Protozygoptera* и одного вида *Zygoptera* из верхнего триаса Австралии. Особенно богато поздне триасовое местонахождение Джэйлоучо в Средней Азии, где собрано больше 100 отпечатков стрекоз. В этом местонахождении только один вид из 25 принадлежит мезо-кайнозойскому подотряду *Zygoptera*, остальные относятся к древним подотрядам *Meganisoptera* и *Protozygoptera*. В целом поздне триасовая фауна состоит из трех элементов: первый из них представляют семейства древних подотрядов – остатки пермской фауны, вымирающие в конце триаса (*Triadotypidae*, *Kennedyidae*, *Kaltononeuridae*). Второй также является ветвью древнего подотряда *Protozygoptera*, это – семейство *Protomyrmeleonidae*, возникшее в триасе и просуществовавшее до поздней юры. Третий элемент составляет семейство *Triasolestidae* – единственный представитель в триасе мезо-кайнозойского подотряда стрекоз *Zygoptera*. Это семейство к концу триаса вымирает и ни одно из юрских семейств стрекоз не является его потомком. Таким образом, триасовая фауна имеет еще в значительной степени пермский облик.

Первое существенное изменение фауны стрекоз происходит на границе триаса и юры. На смену палеозойским подотрядам приходят в это время подотряды мезо-кайнозойской ветви отряда *Anisoptera*, *Zygoptera* и *Anisozygoptera*. Вместе с тем в захоронениях лейаса начинают встречаться личинки стрекоз *Samarura*. Строение их тела не оставляет сомнений в том, что они вели водный образ жизни. Так в геологической летописи фиксируется важнейшее событие в истории отряда – перенос личиночного развития в водную среду. Оно в значительной степени обусловило дальнейший расцвет мезо-кайнозойской ветви отряда. Юрские стрекозы известны из многих местонахождений Западной Европы, Сибири, Средней Азии, Китая и Антарктики. На территории СССР их остатки собраны не менее чем в 20 точках и в наибольшем количестве в Южной Ферганае. При этом оказалось, что лейасовая фауна Южной Ферганы резко отличается по систематическому составу от поздне триасовой из географически близких местонахождений. Наиболее многочисленны и разнообразны в лейасе примитивные стебельчатокрылые стрекозы. Доминирует среди них семейство *Liasophlebiidae*. Второстепенную роль в сообществах лейаса играют *Karatawiidae* и *Archithemistidae*. Позднее, в фаунах доггера и мальма Ангариды, *Karatawiidae* становятся доминирующей группой.

Самые ранние представители второго мезо-кайнозойского подотряда *Anisoptera*, именно, вымершего семейства *Liasogomphidae* и современного *Gomphidae* найдены в лейасе Западной Европы. Если в лейасе *Anisoptera* уступали в разнообразии примитивным представителям стебельчатокрылых стрекоз,

то к концу юры положение меняется. В мальме Западной Европы большая часть видов принадлежит *Anisoptera*. Одновременно шло распространение подотряда на восток. В верхней юре Казахстана *Anisoptera* почти так же многочисленны, как в Европе, а начиная с раннего мела они появляются в местонахождениях Сибири и Монголии.

В средне- и позднеюрское время происходит дальнейший расцвет мезокайнозойских подотрядов. Например, в одном только местонахождении Каратау в Южном Казахстане на 100 отпечатков стрекоз приходится остатки 29 видов из 14 семейств. В то же время в средней и поздней юре Сибири известно только одно семейство — *Karatawiidae*. Обедненность сибирской фауны обусловлена климатическими причинами: умеренный с сезонными колебаниями климат не способствовал процветанию стрекоз, тяготеющих к областям земного шара с жарким и влажным климатом. В целом на протяжении юрского периода существенных изменений фауны стрекоз не происходит, лишь увеличивается разнообразие групп, появившихся в лейасе. При этом юрская фауна оказывается ближе к меловой, чем к триасовой. Только одно семейство — *Protomyrmeleontidae*, реликтовый представитель палеозойского подотряда *Protozygoptera*, переходит из триаса в юру, в то же время для юры и раннего мела насчитывается 6 общих семейств.

Близкими к позднеюрской фауне являются стрекозы, остатки которых известны из местонахождений переходного от юры к мелу возраста — неоком Забайкалья и Монголии. В их составе обнаружено по одному роду из типичных позднеюрских семейств *Karatawiidae* и *Tarsophlebiidae*. Подотряд *Anisoptera* представлен семействами *Aeshnidae*, *Aeshnidiidae* и *Hemeroscopidae*. *Aeshnidiidae* распространены в юре и мелу до апта и в позднем мелу уже не встречаются. Стрекозы надсемейства *Heterophlebioidea* — раннемеловые эндемики.

Позднемеловые стрекозы найдены на территории СССР, в отрогах хребта Каратау и в Красноярском крае. Они резко отличаются от раннемеловых. Совершенно исчезают из позднемеловых захоронений остатки примитивных стебельчатокрылых стрекоз надсемейства *Heterophlebioidea* с их личинками *Samarura*, а также *Aeshnidiidae* и *Hemeroscopidae*. В туроне впервые появляются *Libellulidae* и *Pseudolestidae*, — первые кайнозойские семейства подотряда *Zygoptera*. В самых поздних меловых фаунах *Zygoptera* становятся разнообразнее и встречаются чаще. Маастрихт-датская фауна Приамурья, например, отличается разнообразием *Calopterygoidea* в том числе характерных для палеогена *Pseudolestidae*.

Третичная фауна стрекоз в общих чертах близка к современной. Присутствуют уже все семейства подотряда *Anisoptera* и многие *Zygoptera*. Наиболее обычны в составе кайнозойских фаун прошлого семейства *Aeshnidae* и *Libellulidae*. При этом палеогеновая фауна стрекоз оказывается ближе к позднемеловой, а

неогеновая к современной – по соотношению в захоронениях подотрядов *Zygoptera* и *Anisoptera*. В первом случае преобладают *Zygoptera*, во втором – *Anisoptera*, в основном *Libellulidae*.

Из 6 семейств *Coenagrionidae* по ископаемым остаткам их представителей известны 3: *Megapodagrionidae*, *Platicnemididae* и *Coenagrionidae*. Из трех семейств *Lestoidea* – 2: *Perilestidae* и *Lestidae*. Надсемейство *Calopterygoidea* представлено 6 семействами и только одно из них имеет современных представителей.

Знание геологической истории отряда, многообразия стрекоз геологического прошлого помогает осветить их филогенез. Первая дивергенция филогенетического дерева отряда происходит в начале карбона и связана с важным моментом эволюции стрекоз – совершенствованием полета. Первичные крылья предковой группы при этом сузились в базальной части, что повлекло за собой сближение жилок. Эта дивергенция осуществлялась в двух направлениях. Так, от основного ствола обособился с одной стороны общий предок трех пермо-карбонных подотрядов: *Meganisoptera* + *Permanisoptera* + *Protozygoptera*, а с другой стороны – предок трех мезо-кайнозойских подотрядов: *Anisoptera* + *Anisozygoptera* + *Zygoptera*.

Вскоре после отделения от общего ствола палеозойская ветвь отряда разделилась на три подотряда, формирование которых определялось следующими экологическими причинами. Более крупные представители предковой группы дали начало подотряду *Meganisoptera*. Их специализация шла в направлении увеличения размеров тела, а полет был менее совершенен, чем у других стрекоз. Об этом говорит строение их крыла, лишённого птеростигмы, узелка и каких-либо поперечных структур в основании, а также отсутствие наклона птероторакса к оси тела. Такой важный фактор в развитии полета, как необходимость спастись от врагов, для гигантских стрекоз не существовал. Они были сами крупными воздушными хищниками. Стрекозы вообще являлись единственными в палеозое крылатыми хищниками, но *Meganisoptera* были среди них самыми сильными и крупными. Поэтому нельзя согласиться с распространенным представлением о том, что гигантские стрекозы были морфо-экологическими аналогами *Aeshnidae*. Последние эволюционировали именно в направлении совершенствования своего полета. Скорее всего, в аналогичном для *Anisoptera* направлении пошла эволюция второго палеозойского подотряда стрекоз – *Permanisoptera*, крыло которых имеет хорошо развитые узелок и птеростигму. Кроме того, на отпечатках *Permanisoptera* видны далеко вынесенные вперед ноги, что связано с большим наклоном птероторакса. Воздействие фактора „бегства от врага“ распространялось на *Permanisoptera* так же, как на *Anisoptera*. Первые вынуждены были спастись от гигантских стрекоз, вторые – от летающих рептилий и птиц, т.е. занимали сходные экологические ниши в биоценозах палеозоя и мезозоя.

Формирование подотряда *Protozygoptera* связано с переходом части предковой группы к обитанию среди густой растительности и питанию сидящими на растениях насекомыми. Необходимость движения в узком пространстве вызвала мельчание насекомого и предъявляла новые требования к свойствам полета (способность к выполнению маневра в ограниченном пространстве). Полет среди густой растительности сопровождался сужением крыльев. Так формировалось крыло стебельчатого типа. Крылья такого строения обеспечивали решение задачи маневрирования в ограниченном пространстве оптимальным способом. Как известно, мелкие *Zygoptera* способны летать боком и даже назад. Важным, кроме того, оказывалось еще одно свойство стебельчатых крыльев – возможность складывания в покое над брюшком.

Длительная эволюция в одном и том же направлении создала столь сходные по форме и жилкованию крылья у палеозойских и мезо–кайнозойских стрекоз, что это побуждало многих исследователей считать *Protozygoptera* предками *Zygoptera*. В действительности же первые имеют ряд синапоморфий с двумя другими палеозойскими подотрядами. Экологически стебельчатокрылые стрекозы более прогрессивны, чем ширококрылые. Они заселяют более укрытые станции и таким образом лучше защищены от хищников и неблагоприятных абиотических воздействий. В перспективности такого пути развития нас убеждает геологическая история отряда, свидетельствующая о большем разнообразии и неоднократном независимом возникновении стебельчатокрылых стрекоз из предковых групп с широким основанием крыла.

Наряду с совершенствованием полета важнейшую роль в становлении мезо–кайнозойской ветви стрекоз сыграл переход личинок к развитию в водной среде – более богатой пищей, и более защищенной от хищников и неблагоприятных абиотических воздействий. В дальнейшем расцвет той или иной группы стрекоз зависит от успешности адаптации личинок к условиям жизни в водоемах различных типов. Об этом говорит само разнообразие морфо–экологических типов личинок при небольшом числе таковых у имаго. Наглядным примером зависимости эволюционной судьбы различных групп стрекоз от личиночных адаптаций может служить резкое изменение состава отряда на уровне семейств в середине мела. В это время происходила перестройка континентальных биоценозов, вызывавшая, в частности, изменения трофического и общего гидрологического режима водоемов. В данную эпоху вымирает доминирующее в юре и раннем мелу надсемейство *Heterophlebioidea*, личинки представителей которого *Samarura* были, по всей видимости, оксифилами с длительным личиночным развитием. Они не смогли приспособиться ни к водному режиму в стоячих водоемах, ни к жизни в текущих водах. В позднем мелу на смену им приходят *Pseudolestidae*, давшие начало двум надсемействам – *Lestoidea* и *Coenagrionoidea*. Именно адаптация личинок к условиям жизни эвтрофных водоемов была основным моментом эволюции этих над-

семейств. Каудальные пластинки (орган локомоции примитивных самарур) преобразовались у них в орган с двоякой функцией: локомоторной и дыхательной. В это же время формируются два самых эволюционно молодых семейства Anisoptera - Cordulegastriidae и Libellulidae.

Низшие Cordulegastroidea раннего мела - Hemeroscopidae совмещают все плезиоморфные черты упомянутых выше семейств и могут считаться их общими предками. При увеличении эвтрофности водоемов некоторые предковые формы с личинками, более требовательными к содержанию кислорода, приспособились к жизни в текущей воде и дали начало небольшому стенотопному семейству Coedulegastriidae. Другая часть предковой группы постепенно приспособлялась к жизни в эвтрофных водоемах и дала начало надсемейству Libelluloidea. Этот процесс сопровождался измельчением стрекоз и сокращением сроков их личиночного развития. Богатая фауна мелких беспозвоночных в эвтрофных водоемах лучше обеспечивала личинок пищей и они быстрее росли. Широкое распространение в современной фауне и в фаунах геологического прошлого (начиная с турона), обилие и разнообразие, способность к массовому размножению говорят о наибольшей перспективности пути эволюционного развития Libelluloidea по сравнению с другими Anisoptera.

Н. В. Толстикова

#### РОЛЬ ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ В ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЯХ

Пресноводные моллюски - одна из наиболее распространенных групп вымерших организмов в континентальных отложениях. Если судить по особенностям их современной экологии, они обнаруживают строгую приуроченность к узким условиям среды. Эти качества моллюсков весьма ценны для реконструкции внутренних водоемов древних ландшафтов. Однако до сих пор существует неоправданное предубеждение о меньшей значимости в этом отношении пресноводных моллюсков по сравнению с морскими. Автору приходилось заниматься как теми, так и другими. Проведенные исследования свидетельствуют о том, что пресноводные моллюски для континентальных фаций представляют такую же информативную ценность, как морские моллюски для морских фаций. К настоящему времени накопился материал по изучению палеозойских, мезозойских, кайнозойских пресноводных моллюсков, который подтверждает возможность их использования в палеобиогеографии. Такие исследования основаны на принципе актуализма, т.е. принимается, что основные законы природы в общем практически неизменны во времени, что

физические процессы едины для современных и геологических явлений. К основным физическим характеристикам среды, которые возможно восстанавливать по моллюскам, относятся, например, соленость того или иного бассейна, его глубина, температурный, динамический и газовый режим, приуроченность к определенным ландшафтным зонам.

I. Соленость бассейнов довольно определенно распознается по систематическому составу моллюсков. В кайнозое к типично пресноводным моллюскам среди двустворок относятся надсемейства *Unionoidea*, *Mullerioidea*, *Pisidioidea*, отчасти *Dreissenoidea*, *Corbiculoidea*, из гастропод: *Viviparoidae*, *Valvatoidea*, большинство семейств *Truncatelloidea*, *Melanopsoidea*, *Lymnaeoidae*.

Как показали наблюдения А.Л.Дулькина [3], на 192 озерах Южного Урала и Зауралья представители разных родов гастропод обитают в диапазоне различных, но достаточно определенных условий солености (табл.1). Большинство пресноводных гастропод приурочено к солености до 2-4‰ и только единичные виды обитают в солоноватоводных условиях. Пресноводные двустворки также живут в свойственном именно для них диапазоне солености: *Anodonta*, *Margaritifera* - 0,1-1‰ *Unio*, *Crassiana* - до 2‰, *Diplodon*, *Contradens* - до 4‰.

II. Климатические условия также определяются по систематическому составу пресноводных моллюсков и морфологии их раковин. Пресноводным двустворкам и гастроподам, как и большинству организмов, свойственна приуроченность различных родов к соответствующим для них климатическим зонам. Так, на территории Евразии Я.И.Старобогатов [7] выделяет две крупные области, характеризующие разные климатические зоны: 1) Сино-Индийская область, охватывающая тропики и субтропики, и 2) Палеоарктическая, характерная для умеренного и холодного климата. Родовой состав своеобразен для каждой зоогеографической области. Типично тропическими и субтропическими являются роды *Contradens*, *Schistodesmus*, *Rectidens*, *Pressidens*, *Elongaria*, *Nasus* и др. Пресноводные моллюски Сино-Индийской области отличаются максимальным разнообразием родов и видов. Палеоарктическая область характеризуется обеднением родového состава, присутствием иных родов: *Unio*, *Crassiana*, *Margaritifera*, *Anodonta*, *Pseudanodonta*, *Pisidioidea* и др.

На хорошо (или слабо) прогреваемые воды отчасти указывают размеры и толщина раковин. Представители одних и тех же родов в теплых водах имеют большие размеры раковин, чем в холодных. При жарком климате толстостенные раковины служат своеобразным термоизолятором и предохраняют моллюсков от перегревания. В условиях ограниченной инсоляции холодного климата быстреегреваются и, следовательно, активизируются моллюски с тонкостенными раковинами. При изменении гумидного климата в сторону его аридизации происходит постепенная смена фаунистических комплек-

Т а б л и ц а 1

Распределение гастропод во внутренних водоемах с разной соленостью (по А.Л. Дулькину, 1961)

Роды	Соленость в ‰			
	0,1-1,0	0,1-4,0	0,1-10	0,1-15
Aplexa . . . . .	+			
Valvata . . . . .	+			
Viviparus . . . . .	+			
Physa . . . . .	+			
Acroloxus . . . . .	+			
Segmentina . . . . .	+			
Amphipeplea . . . . .	+			
Armiger . . . . .	+			
Anisus . . . . .		+		
Coretus . . . . .		+		
Bithynia . . . . .		+		
Gyraulus . . . . .		+		
Lymnaea . . . . .			+	
Radix . . . . .			+	
Galba . . . . .				+
Planorbis . . . . .				+

сов, вытеснение жаберных моллюсков и возрастание роли легочных. При засушливом климате, как правило, резче „линии нарастания“ на раковинах и грубее и отчетливее концентрические кольца крышечек гастропод. Изучение видовой изменчивости современных моллюсков позволило установить, что большая удлиненность раковин конических гастропод свойственна водоемам с резким колебанием уровня его вод [2].

III. Моллюски помогают определить, в какой части бассейна происходило накопление осадка. В прибрежных участках, за пределами волноприбойной зоны, где наблюдается относительное затишье вод, их разнообразие и численность наибольшая. На таких удаленных от берега участках обитают *Unio*, *Anodonta*, *Crassiana*, *Cristaria* преимущественно на глубине 0,5-2 м. В небольших мелководных водоемах береговую зону хорошо оконтуривают большинство легочных гастропод, обитающих на прибрежной растительности [6].

В глубоководных озерах большинство пресноводных моллюсков приурочено к литорали и начальным глубинам сублиторали (до 20-50 м). Примером сублиторальных моллюсков таких озер являются амблемиды и лампсилиты Северной Америки.

Среди лимнеид по способу дыхания и приуроченности к основным биотопам Я.И. Старобогатов [8] выделяет две группы гастропод. Одну группу составляют те лимнеиды, которые имеют воздушное дыхание за счет усиленного развития сети сосудов легкого. Как правило, они обитают на прибрежной растительности и имеют удлиненную раковину с узким устьем (*Lymnaea*, *Galba*, *Aplexa*). В другую группу входят лимнеиды, у которых водное дыхание, осуществляющееся за счет сосудов мантийного края. Они освоили открытые пространства водоемов и обладают сильно вздутой раковиной с уховидным устьем (*Radix*, *Physa*, *Amphipeplea*).

IV. Гидродинамический режим бассейна является одним из основных факторов в распределении моллюсков по биотопам. При быстром течении, которое сопровождается значительным взмучиванием, моллюски очень редки. По данным Л.В. Кривошеиной [5], из 93 видов бассейна верхнего Иртыша к реофилам относится только 17 видов. Остальные 75% являются стагнофилами – обитателями затонов, пойменных озер с замедленным течением. В стоячих водоемах численность и разнообразие моллюсков также падает. Подвижность вод обеспечивает хорошую вентиляцию вод, выравнивание температур, стабильность газового режима, способствует притоку пищевых веществ, удалению продуктов распада и быстрому окислению последних.

В условиях значительной подвижности вод преобладают утяжеленные раковины с сильным замком и крупными мускулами-замыкателями, обеспечивающие хорошую герметизацию раковин (*Margaritiferiidae*, *Schistodesmus*, *Zaisanunio*).

В слабо подвижной среде распространены преимущественно облегченные, относительно тонкостенные раковины, с ослабленным замком и мускулами-аддукторами (*Anodontininae*).

При однонаправленных течениях вод среди двустворок формируются комплексы удлиненных, хорошо обтекаемых раковин, часто с параллельными брюшными и замковыми краями.

При возвратно-поступательном движении вод среди двустворок преобладают слабо удлиненные, чаще округлые, более или менее выпуклые, хорошо обтекаемые раковины. В стоячих и слабо проточных водоемах наблюдаются наиболее равномерно округлые раковины двустворок. Среди гастропод преобладают фитобионты, несколько менее зависящие от подвижности вод, но, как и все моллюски, избегающие повышенную мутность вод.

V. Моллюски являются хорошими индикаторами „прижизненной“ консистенции грунта. Жители илистых, а также илисто-песчаных грунтов – пелофилы – характеризуются тонкими и легкими раковинами, большей частью уплощенными, с широкой площадью опоры, гладкими или с тонкой струйчатостью, способствующей сползанию илистых частиц. Пелофилы поселяются, где грунт уплотненный и нет турбулентного движения вод. Псаммофилы и литофилы (обитатели песчаных и каменистых грунтов) предпочитают участки в зоне волнений, поэтому отличаются морфологическими приспособлениями, способствующими устойчивости моллюска: крупными, тяжелыми, толстостенными раковинами.

Возраст	Серия	Свита		Э к о з о н а	Преобладающие осадки	Разнообразие видов	Соленость, ‰			Климат			Динамика вод		Газовый режим		Глубина		Уровень озера	
		С	ЮЗ				ЮВ	0.1-1	1-3	3-4	Суб-тропический	Тепло-умеренный	Умеренный	Значительная	Умеренная	Слабая	Нормальный	Нарушенный	Литораль	Сублитораль
Миоцен	Аральская	В	Сарыбулакская	Наземные гастроподы	0.0-0.0															
				<i>Rhombuneopsis immutatus</i>	0.0-0.0															
		СР	Зайсанская	<i>Sinanodonta undatula</i> <i>Bithynia zaysanensis</i>	0.0-0.0															
Н	Акжарская	<i>Viviparus</i>	0.0-0.0																	
Олигоцен	Ашутасская	В	Нуринская	<i>Margaritifera martinsoni</i>	0.0-0.0															
		СР	Ошагандинская		0.0-0.0															
	Н	Буранская	<i>Bithynia buranensis</i> <i>Sphaerium proscaldianum</i>	0.0-0.0																
Эоцен	В	Тузакбайская	Кустовская	<i>Rectidens asiaticus</i>	0.0-0.0															
				<i>Parafossarulus kustoides</i>	0.0-0.0															
	СР	Тургангинская	Аксыирская	<i>Conradens compressopsis</i>	0.0-0.0															
				<i>Parafossarulus aksiirensis</i>	0.0-0.0															
	Н	Кер. Чай. Кыз.	<i>Cuneopsis subcapitatus</i>	0.0-0.0																
Палеоцен	Северо-зайсанская	Дюс. Акт.	Обайл.	<i>Zaisanunio clinatus</i>	0.0-0.0															
				Тайж.		0.0-0.0														
		Манр.	Чак.	<i>Bradybaena slavai</i>	0.0-0.0															

Изменение палеогеографической обстановки в палеогене и неогене Зайсанской впадины (по моллюскам).

Т а б л и ц а 2

Экологические данные, отражающие основные черты биотомии ранне-средне миоценовых озер  
Казахстана в аральское время

Время	Признаки	Озера равнин Казахстана	Озера Зайсанской межгорной впадины
Средний миоцен	Систематический состав	гастроподы > двустворки	двустворки > гастроподы
		легочные > жаберные	жаберные > легочные
	Степень родового разнообразия	значительная	ограниченная
	Выдержанность комплексов	межрегиональная	региональная
	Степень эндемизма	ограниченная	заметная
	Массивность раковин	тонкостенные > умеренно толсто- стенные	тонкостенные ≈ умеренно толсто- стенные
	Термофильность	эвритермные, предпочитают повышен- ную инсоляцию	умеренно теплолюбивые < эври- термные
Биотопы	небольшие, слабо проточные водоемы	крупное озеро	
Ранний миоцен	Систематический состав	двустворки ≥ гастроподы	двустворки < гастроподы
		жаберные ≥ легочные	жаберные < легочные
	Степень родового разнообразия	умеренно ограниченная	ограниченная
	Выдержанность комплексов	межрегиональная	региональная
	Степень эндемизма	заметная	заметная
	Массивность раковин	умеренно толстостенные > тонко- стенные	умеренно толстостенные
	Термофильность	умеренно теплолюбивые > эвритерм- ные	умеренно теплолюбивые > эври- термные
Биотопы	крупные проточные неглубокие водоемы	крупное озеро	

VI. Моллюски помогают различать основные черты ландшафтных зон. Изучение пресноводных кайнозойских моллюсков Казахстана в Средней Азии свидетельствует о различии разновозрастных комплексов равнинных озер и озер межгорных впадин. Моллюски равнинных озер распознаются по господству эврибионтных родов, слабому эндемизму, межрегиональному распространению видов. Моллюски крупных озер межгорных впадин отличаются присутствием стенобионтных родов, пониженным обменом видов (табл. 2). В длительно существующих озерах, как Зайсан, преобладают процессы эволюционного развития моллюсков [10].

Моллюски небольших озерных бассейнов межгорных впадин, как например Нарынская впадина, связанных друг с другом общим стоком, характеризуются меньшим разнообразием видов, невысоким эндемизмом и присутствием общих видов как между собой, так и с теми равнинными озерами, куда направлен основной сток.

VII. Последовательная смена комплексов моллюсков во времени позволяет наметить общие тенденции изменения географических условий. Так, на материале Зайсанской впадины [10] в палеогене и миоцене отчетливо наблюдается (см. рисунок):

1) постепенное нарастание аридности и похолодания климата (смена гумидных субтропических комплексов умеренно теплолюбивыми, появление моллюсков, переносящих осушение водоемов).

2) постепенное опреснение озер (смена стенолиминогалинных родов эврибионтными) и нарастание их эвтрофности,

3) перестройка гидрографических путей миграции (в палеогене — общие виды с южными районами, с позднего олигоцена — с северными),

4) относительно выдержанная устойчивость газового режима,

5) непостоянство гидродинамического режима.

VIII. Изменение ареалов пресноводных моллюсков, характера их комплексов, родового разнообразия, путей миграции помогают выявить исторические изменения гидрографической системы в целом. В качестве примера можно привести материалы автора по кайнозою Казахстана и Средней Азии [9].

На основании всего сказанного можно заключить, что пресноводные моллюски в значительной степени помогают уточнять палеогеографические условия и с успехом могут использоваться при палеогеографических реконструкциях в комплексе с литологофациальным анализом. За последние годы автором вместе с литологами [6] изучались моллюски в разных фациальных обстановках. Эти исследования показали, что вещественный состав раковины отражает особенности водоема. В обстановке активного железо-марганцевого рудогенеза (озеро Красное, Карельский перешеек) и приурезового залегания железных болотных руд (озеро Борисовское) в веществе раковин содержание  $Mn$  и  $Ca$  повышается на порядок и выше. При микроструктурном анализе раковины отмечается усиленное разрастание экостракума. В обстановке прибрежного торфооб-

разования (лагуна Куршю-Марес) содержание  $Ba$ ,  $Mn$ ,  $Sr$  в вещественном составе раковин пониженное (для одних и тех же видов моллюсков).

#### Л и т е р а т у р а

1. Б е т е х т и н а О.А. Значение неморских двустворок для палеогеографических реконструкций позднего палеозоя. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Новосибирск, 1973, с.18-31.
2. Б о г а т о в В.В. Изменчивость *Lymnaea stagnalis* в малых водохранилищах. — В кн.: Вопросы экологии животных, вып.2. Калинин, 1975, с.3-10.
3. Д у л ь к и н А.Л. Химизм воды озер Южного Урала и Зауралья и моллюски. — Зоол.журн., 1961, т.40, вып.10, с.1461-1464.
4. И в а н о в а Н.В. Двустворчатые моллюски и условия осадконакопления. М., 1973, 164 с.
5. К р и в о ш е и н а Л.В. Пресноводная малакофауна бассейна верхнего Иртыша. Автореф. канд. дис. Л., 1973, 24 с.
6. М а к е д о н о в А.В., К р и в у л и н а Ю.А., Г о л о в е н о к О.М., Т о л с т и к о в а Н.В. Танатоценозы современных моллюсков как индикаторы условий образования некоторых полезных ископаемых гумидной платформы. — В кн.: Современные задачи палеонтологии и биостратиграфии в развитии минерально-сырьевой базы. Тезисы докл. XXVI сессии ВПО. Свердловск, 1980, с.61-62.
7. С т а р о б о г а т о в Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л., 1970. 371 с.
8. С т а р о б о г а т о в Я.И. Система и филогения *Lymnaeidae*. — В кн.: Проблемы зоологии. Л., 1975.
9. Т о л с т и к о в а Н.В. История озерной малакофауны палеоген-неогена Казахстана и Средней Азии. — В кн.: История озер в мезозое, палеогене и неогене. Л., 1975, с.76-82.
10. Т о л с т и к о в а Н.В. Моллюски древних озер Зайсанской впадины (Юго-Восточный Казахстан, мел, палеоген, миоцен). — В кн.: Ископаемые пресноводные моллюски и их значение для палеолимнологии. Л., 1976, с.51-256.

## О НАПРАВЛЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Органическая эволюция, как и любой процесс всякого развития, всегда характеризуется своей определенной направленностью. Известно, однако, что многие биологи-эволюционисты, в противовес существующим на этот счет телеологическим или механистическим представлениям, вообще не считают возможным признать направленность развития в природе как необходимо ей присущее и закономерное явление. В связи с этим немалый интерес представляет, в частности, позиция, занятая в рассмотрении данной проблемы И.И.Шмальгаузенем [14]. Указывая на то, что признание объективного характера действительно существующих в природе определенных направлений эволюционного процесса несколько не противоречит материалистическим взглядам и учению Дарвина, И.И.Шмальгаузен раскрывает значение и причины самого возникновения такой направленности. Он исходит при этом из того, что пути эволюционного развития всегда определяются конкретными соотношениями между организмом и средой.

Вырабатывающийся у каждого организма в ходе эволюции специфический комплекс приспособительных свойств и особенностей в значительной мере и обуславливает возможности и направление дальнейшего развития. Возрастание степени приспособленности к окружающей среде, специализация организма в данном направлении усугубляет его зависимость от конкретных условий существования, единство с которыми становится для него все более необходимым. Теперь уже следование организма за изменениями этих условий оказывается для него неукоснительным и направленность его эволюции — достаточно строго определенной.

В процессе усиления зависимости организма от окружающей среды степень его лабильности уменьшается и, соответственно, направленность его дальнейшей эволюции оказывается еще более детерминированной. Можно считать, что чем более выражена специализация организма по комплексу наиболее важных для его эволюции признаков и свойств, тем яснее обозначается определенно направленный путь филогенетического развития этого и других организмов, так или иначе связанных между собой ходом своей истории.

Проблема направленности исторического развития организмов находит свое прямое или косвенное отражение во многих общих представлениях, относящихся к теории эволюции [11, 12]. Здесь мы затронем лишь некоторые положения этой проблемы в той мере, в какой они освещают, в частности, отдельные моменты эволюции наземных позвоночных.

Эволюция в целом — процесс противоречивого развития, однако пути эволюции каждой отдельной группы организмов всегда определенно направлены, хотя они не обязательно являются одинаправ-

ленными и часто бывают далеко не прямолинейными. В процессе эволюционного становления той или иной группы организмов всегда выявляется генеральная, или, можно иначе назвать, магистральная линия развития, знаменующая основную тенденцию каждого конкретного филогенеза на путях к прогрессу [5, 14]. В то же время в потоке преимущественно однонаправленно развивающейся какой-нибудь основной группы организмов, на известных этапах их эволюции могут возникать отклонения от названного генерального пути. От главной, прогрессивной, как правило, линии эволюции этой основной группы отделяются боковые ответвления, уводящие таких условно названных нами [12] „рenegатов“ своей группы на дороги частной специализации. Эти частные отклоняющиеся направления, которые можно именовать также индиректными (от лат. *indirectus* — не прямой, косвенный), характеризуются „отказом“ от сложной борьбы за преуспевание, за прогресс на главных эволюционных магистралях. Наибольшее количество подобных отклонений возникает в начальные периоды развития отдельных филогенетических групп, когда уже определившееся новое эволюционное направление еще не успело, однако, достаточно устояться и утвердиться.

Среди наземных позвоночных можно найти множество примеров такого противоречивого направления их исторического развития, когда от главного эволюционного ствола отделялись побочные ветви, отклонявшиеся в сторону от основной прогрессивной линии развития. Это прослеживается, в частности, в эволюции древних птиц. Известно, что само возникновение птиц ознаменовалось развитием способности к полету, что и определило направление выработки соответствующих основных их адаптаций. Однако еще по существу на заре эволюции данного класса позвоночных, в мезозое, среди них возникли, например, так называемые гесперорнисы, которые стали водоплавающими, по существу вторичноводными, и полностью утратили способность к полету, а с ней и крылья. У другой древней вторичноводной группы птиц — пингвинов история пошла по несколько иному пути. Эти птицы также перестали летать, но их бывшие крылья из летных органов преобразовались в ласты. Полностью утратили способность к полету и представители надотряда бегающих птиц, куда относятся страусы и киви, или бескрылы. Пути эволюции всех этих птиц чрезвычайно уклонились от столбовой дороги развития их класса.

Яркими проявлениями обособленной направленности отличается также своеобразная эволюция вторичноводных рептилий и млекопитающих. По своему происхождению эти позвоночные, как и птицы, относятся к первичноназемным животным, но в ходе своей специализации они становились полностью водными (мозазавры, киты, сирены), или в значительной степени связывали свою жизнь в основном с водной средой (крокодилы, морские черепахи, морские ящерицы-амблиринхи, морские выдры, ластоногие). Возникали такие адаптивные формы и среди вымерших зверообразных (проганозавры, ихтиозавры, плезиозавры, плакодонты).

Говоря о закономерной и обязательной направленности, проявляющейся во всяком развитии вообще и в органической природе в особенности, мы не случайно остановились здесь на ряде своеобразных примеров, которые, на первый взгляд, могут создать впечатление как раз отсутствия определенной направленности эволюции затронутых групп позвоночных животных. Действительно, многочисленные ответвления от основного направления эволюции той или иной группы составляют сложный узор эволюционных путей. Все эти зигзаги и отклонения от „генеральной линии“ развития как бы маскируют наличие общей направленности эволюции основной группы. Однако, во-первых, каждое такое отклонение в своих границах сам является по-особому направленным. Во-вторых, как превосходно отметил это еще Ф.Энгельс, свойственное природе и истории диалектическое развитие как поступательное движение „сквозь все зигзаги и сквозь все временные попятные шаги прокладывает себе путь от низшего к высшему“<sup>1</sup>. Таким образом, „избранное“ эволюцией то или иное направление развития каждой группы организмов, если оно оказывается исторически жизненным, в конечном счете неодолимо утверждается творческой ролью естественного отбора и побеждает в своей основе.

Условия существования в наземной среде наложили особый отпечаток на исторические судьбы позвоночных животных, начавших свой великий выход из воды на сушу еще в девоне. Во всем резко отличные от условий жизни в воде, наземные условия направили адаптиациогенез по совершенно новому руслу. Значительно более сложная, разнообразная и изменчивая обстановка жизни на суше, по сравнению с особенностями существования в воде, обусловила и более широкую адаптивную радиацию, а также разнообразие жизненных форм и многоплановую направленность эволюции наземных животных. Именно этими обстоятельствами объясняется и то, что в истории наземных позвоночных чаще проявлялись разнонаправленность их эволюции и отмеченные выше индиректные уклонения от ее основных путей.

Особенности водного и газового режима иные, чем в воде, иные также условия гравитации и барометрического давления, повышенная солнечная радиация и ряд других факторов наземной среды направили историческое формирование морфо-физиологической организации позвоночных по особым путям. В ходе их общей истории закономерно возникали разные модусы и типы эволюционных направлений.

В обзоре разных проявлений закономерной направленности эволюции нельзя не затронуть соотношение таких типов ее направлений, которые В.О.Ковалевским [6] были названы инадаптивной и адаптивной эволюцией. Его представления были особо отмечены уже в наше время и, в частности, Л.Ш.Давиташвили [4] обобщил их в понятие о законе В.О.Ковалевского [2, 6]. Выдающийся русский па-

---

<sup>1</sup> Маркс К. и Энгельс Ф. Соч., т.21, с.301.

леонтолог сформулировал свои положения об этих направлениях эволюции, исследуя характер преобразования скелета конечностей разных парнокопытных. Он специально изучал, в частности, лунчатозубых и бугорчатозубых парнопалых. Закономерно направленная у тех и других редукция числа пальцев и происходившая в связи с этим эволюционным процессом перестройка скелетных элементов запястья и предплюсны приводили к неодинаковому эффекту. У одних парнопалых возникавшие перестройки оказывались с функциональной стороны удачными, в той или иной мере прогрессивными — их В.О. Ковалевский назвал адаптивными, а у других — сходные изменения направлялись по пути, не достаточно совершенному, даже дефектному, хотя они, в общем, также отвечали ходу эволюционных приспособительных преобразований. Для таких случаев В.О.Ковалевский сформулировал понятие об инадаптивной эволюции. Заметим сразу же, что поскольку оба эти направления являются в целом адаптивными, то во избежание тавтологии первый, более совершенный вариант можно называть эуадаптивным (совершенным приспособительным), отличая его от инадаптивного (в принципе также приспособительного, но менее совершенного).

В традиционном толковании разницы между адаптивным (эуадаптивным) и инадаптивным направлениями эволюции основу различий здесь усматривают, как правило, в неодинаковой степени совершенства сравниваемых приспособлений. Разнокачественность последних, разумеется, должна учитываться и определенным образом оцениваться, в связи с чем представляется важным отметить особый критерий оценки этих различий.

Разная степень совершенства двух типов адаптаций должна определяться именно в качественном отношении. Чисто количественные различия между теми или иными сопоставимыми между собой приспособлениями в этом плане недостаточны. Важно то, что в ходе эволюции возникают существенно разные приспособления, качественно различные адаптации, из которых одни, по сравнению с другими, явственно отличаются принципиальными преимуществами прогрессивного порядка — они и должны считаться эуадаптивными. С другой стороны — инадаптивные преобразования организации, обеспечивая лишь частичный успех, в критических ситуациях не выдерживают испытания со стороны естественного отбора и элиминируются. Дело, в конечном счете сводится к тому, насколько те или иные адаптации оказываются устойчивыми по отношению к действию отбора. Не случайно, сам В.О.Ковалевский [6] особо подчеркивал нестойкость в жизненной борьбе инадаптивных форм и указывал на то, что инадаптивным строением конечностей обладали все вымершие селенодонтные (лунчатозубые) и бунодонтные (бугорчатозубые) парнопалые, в то время как у всех нынеживущих форм — конечности адаптивного (эуадаптивного) типа. Это положение подробно анализирует и Л.К.Габуня [2], считающий инадаптивную эволюцию одним из важнейших общих условий вымирания. „Роковой” характер инадаптивных изменений, возникающих в процессе выработки тех или иных

приспособлений определяется, на наш взгляд, тем, что они в самой своей основе, с самого начала оказываются в таком положении, которое уже исключает возможность их дальнейшего формирования в прогрессивном направлении и они неизбежно элиминируются.

Дабы не повторять уже приводившиеся примеры, сошлемся еще на один, касающийся также истории млекопитающих, хотя совершенно очевидно, что закон В.О.Ковалевского имеет всеобщее значение и применим к любой группе организмов. В эволюции панцирных неполнозубых рано дивергировали две параллельные группы – глиптодонтов и настоящих броненосцев. В настоящее время, как известно, сохранились только броненосцы, в то время как глиптодонты вымерли. Причину устранения с арены жизни последних можно усматривать в значительной мере в том, что их панцирь оказался слишком громоздким и при развитии у этих животных гигантизма (также оказавшегося инадаптивным...) стал существенной помехой в общих отправлениях жизненных потребностей. Это и могло оказаться решающим в противостоянии охотившимся за такими неуклюжими панцирниками хищникам. У броненосцев же хорошие защитные качества их панциря сочетались с выработкой в процессе эволюции приспособлений, обеспечивших сохранение необходимой для этих животных степени подвижности. У них панцирь формировался в эволюции как система переднего и заднего щитов, соединенных посередине тела шарнирными элементами. Это позволяет броненосцам достаточно быстро передвигаться по земле, даже зарываться в землю, а при опасности сворачиваться в шар, подобно ежам, что делает их неуязвимыми по отношению к нападающим врагам. Важно подчеркнуть на данном примере то весьма существенное обстоятельство, что разные конструкции панцирей – глиптодонтов и броненосцев, возникли независимо друг от друга, и менее совершенный, инадаптивный панцирь глиптодонтов уже не получил возможности перестроиться в направлении, аналогичном пути эволюции панциря броненосцев.

Во всех случаях сопоставления адаптивных приспособлений как наиболее удачных, качественно совершенных, даже прогрессивных, то есть эуадаптивных, с приспособлениями инадаптивными четко выявляется разная историческая направленность этих неодинаковых вариантов, исключающая возможность существенных, качественных их преобразований в ином направлении. В ходе истории неумолимым арбитром – естественным отбором печальная судьба инадаптивных форм в известном смысле была уже „предопределена“...

В плане сравнительной оценки эуадаптивных и инадаптивных типов следует особо отметить также еще одно важное обстоятельство. Тот или иной тип никогда не определялся лишь одной какой-то чертой организации. Здесь снова уместно обратиться к самому В.О.Ковалевскому [6]. Он отмечает, в частности, что значительные преимущества, которые в направлении своей эволюции приобрели лунчатозубые парнопалые (по сравнению с бугорчатозубыми), определялись не только скоростью преобразования конструкции скелета

конечностей (редукция пальцевых лучей, перестройка запястья и предплюсны), но также и тем, что у них развилась способность пережевывания жвачки (особое строение зубов, желудка), что обусловило значительное совершенствование важных физиологических функций. Это же он подчеркивает и в оценке прогрессивной эволюции непарнопалых, характеризующейся не только особой направленностью развития в ходе филогенеза конечностей, но и переходом от всеядности к специализированному и биологически более выгодному питанию травой. Эти явления и соответствующая их интерпретация лишней раз напоминают о том важнейшем положении, что эволюция как исторический процесс касается организма в целом, а не отдельных его признаков, В.О.Ковалевский хорошо понимал это, чего, к сожалению, нельзя сказать о некоторых современных исследователях, нередко подменяющих эволюцию организмов эволюцией признаков...

Отмеченные выше примеры побочных отклонений отдельных эволюционных ветвей, развивавшихся в стороне от магистрального пути филогении своей основной группы, также могут быть оценены в свете закона В.О.Ковалевского. Совершенно очевидно, что, например, среди птиц такие формы, как гесперорнисы, или, в более поздние времена, нелетающие голуби-дронты представляли собой ин-адаптивные формы и недолговременное их существование не было поэтому случайным.

На палеонтологическом материале феномен направленности эволюции прослеживается весьма наглядно и отчетливо, и наш выдающийся палеонтолог, специально изучавший именно филогению наземных позвоночных, А.А.Борисяк [1] особо подчеркивал, что понятие об эволюционной направленности должно быть поставлено на первое место, ибо оно подтверждается всякой филогенетической ветвью, которую удастся проследить в течение сколько-нибудь продолжительного времени. Очень важным при этом является то, что А.А.Борисяк, обращаясь к установлению основного фактора направленности, указывал на особенности взаимоотношений организма со средой. Но если тот или иной тип морфо-функционального своеобразия организма, его организация, — с одной стороны, и взаимоотношения организма со средой, — с другой, есть лишь предпосылки к определению направленности эволюции, то, как справедливо замечает Г.Х. Шапошников [13], непосредственным механизмом, направляющим эволюцию по определенному руслу, является естественный отбор — основной фактор эволюции.

Итак, следует считать, что филогенетическое развитие характеризуется всегда определенной направленностью. Векторность процесса этого развития представляет собой закономерность и направленность эволюции должна рассматриваться как одно из фундаментальных свойств исторического развития органического мира [3, 7].

Направленно развиваются не только отдельные виды и группы видов (что уже и составляет в собственном смысле филогенез), но также и целые экосистемы. Указывая на то, что их развитие отли-

чается определенной упорядоченностью, Ю.Одум [10] замечает, что процесс этого развития определенным образом направлен и, таким образом, предсказуем. Совершенно очевидно, что это положение имеет особо важный смысл не только в теоретическом, но также и в практическом плане, ибо оно открывает возможности научно-целенаправленного овладения природой и рационального ее использования.

Эволюция, как поступательный процесс развития, характеризуется стадийностью своих состояний. Особо важным моментом при этом следует считать определенную последовательность взаимосвязанных ступеней такого развития. Его предшествующие моменты в значительной мере обуславливают и направляют последующие, в чем проявляется закономерная преемственность состояний на разных этапах. Адаптивная радиация приводит в процессе филогенеза к обособлению разных путей эволюции, но, благодаря преемственности, каждый из них выдерживается затем именно как определенное направление [8]. М.Н.Нарзикулов, в частности, совершенно справедливо замечает по этому поводу, что известная „предначертанность“ эволюционного процесса определяется преемственностью, основанной, в свою очередь, на длительности действия отбора и передаче от поколения к поколению наследственной информации [9].

Направленность эволюции и всякого развития вообще должна рассматриваться как объективная реальность, как обязательное свойство развития, находящее объяснение в свете положений детерминизма. Именно в этом свойстве, пожалуй, с наибольшей ясностью раскрывается всеобщая причинно-следственная обусловленность всех явлений. Эта обусловленность и связь всех явлений и объектов, отвечающая известному ленинскому тезису о необходимости соединения всеобщих принципов развития и единства мира, выражается, в частности, в том, что в процессе развития результаты предшествующих его состояний наследуются в последующих (принцип преемственности), а также благодаря тому, что каждая система объектов включена в сходную с ней по свойствам систему большего порядка. О значении принципа преемственности в едином потоке эволюции говорилось выше. Отметим лишь еще то, что действие этого принципа, обуславливающего направленность развития, относится не только к филогенезу, но и к онтогенезу. По поводу взаимосвязи и взаимозависимости систем, в том числе и систем иерархически соподчиненных, можно сказать, что их направленное развитие в живой природе определяется корреляционными связями и ролью механизма обратной связи. Здесь прежде всего на первый план выступает действенное значение основного закона развития органического мира, выражающегося в единстве организмов с их условиями жизни. Система этих условий, относящихся к среде, окружающей организмы, воздействует на последние и направляет их развитие в качестве системы большего порядка. Смысл и значение данного принципа хорошо понимал и Ч.Дарвин, который неоднократно отмечал, что изменения организмов в том или ином направлении вызы-

ваются условиями и продолжают дальше в том же направлении, пока определенные условия действуют соответствующим образом.

Постановка вопроса о направленности процессов развития в природе еще и по сей день встречается у ряда исследователей немалые сомнения и даже оппозиционные отношения. Причину этого в большинстве случаев составляют опасения возможной телеологической подоплеки трактовки данной проблемы. Однако в действительности эти опасения оказываются напрасными и для последовательного материалиста-диалектика легко устранимыми. Более того, следует иметь в виду, что марксистская философия допускает определенную возможность применения категории цели и пользуется представлениями об объективной направленности в развитии тех или иных событий и явлений.

Биолог должен уметь не только познавать прошлый путь развития организмов, но и предвидеть возможные дальнейшие направления этого развития. Определяет такое направление в каждом случае характер разрешения противоречий между исторически сложившимися требованиями организма к среде и складывающимися на каждом новом этапе развития условиями существования.

Перед биологами-эволюционистами стоит важная задача дальнейшего углубленного раскрытия закономерностей развития в природе, определяющих его направленность. Изучение адаптиациогенеза с учетом современного характера адаптаций той или другой группы организмов и выяснение на основе изучения палеонтологического материала того, что собой представляли такие адаптации в прошлом, позволит раскрыть и сущность их направленного формирования в истории развития.

## Л и т е р а т у р а

1. Б о р и с я к А.А. Проблема филогенеза в палеонтологии. - Изв.АН СССР, отд.биол.наук, 1946, № 6, с.595-614.
2. Г а б у н и я Л.К. Инадаптивная эволюция как одно из важнейших общих условий вымирания млекопитающих. - Тр. Палеонтоин-та АН СССР, 1971, т.130, Современные проблемы палеонтологии, с.32-38.
3. Г и л я р о в М.С. Закономерности и направления филогенеза. - Журнал общей биологии, 1970, т.31, № 2, с.179-188.
4. Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. Эволюционное учение. Том 2. Тбилиси, 1978, 523 с.
5. З а в а д с к и й К.М. К пониманию прогресса в органической природе. - В кн.: Проблемы развития в природе и обществе. М.-Л., 1958, с.79-120.
6. К о в а л е в с к и й В.О. Об остеологии *Hypotamidae*. Собр.научн.трудов, т.III. М., 1960, с.5-22.

7. К р а с н о в Е.В. О направленности эволюции на примере некоторых групп морских беспозвоночных. - В кн.: Материалы эволюционного семинара, т. I, ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1973, с. 7-26.
8. К р е м я н с к и й В.И. О значении различных форм филогенетической преемственности. - Журнал общей биологии, 1940, т. I, № 3, с. 425-448.
9. Н а р з и к у л о в М.Н. Преемственность как принцип развития в органическом мире. - Вопросы философии, 1971, № 12, с. 83-90.
10. О д у м Ю. Основы экологии. М., 1975, 740 с.
11. С у т т Т. Проблема направленности органической эволюции. Таллин, 1977, 139 с.
12. Х о з а ц к и й Л.И. О некоторых сторонах направленности эволюции. - В кн.: Некоторые философские вопросы современного естествознания. Вып. I. Л., 1973, с. 109-122.
13. Ш а п о ш н и к о в Г.Х. Направленность эволюции. - Журнал общей биологии, 1977, т. 38, № 5, с. 649-656.
14. Ш м а л ь г а у з е н И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л., 1940, 231 с.

## РЕЗОЛЮЦИЯ

XXIII СЕССИИ ВСЕСОЮЗНОГО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО  
ОБЩЕСТВА  
(21-25 марта 1977 года)

Многочисленный отряд советских палеонтологов, объединенных в рядах Всесоюзного палеонтологического общества, собрался на свою ежегодную XXIII сессию в знаменательный год, когда советский народ и все прогрессивные силы мира отмечают 60-летие Великой Октябрьской социалистической революции. Это выдающееся событие вдохновляет всех советских людей, в том числе и ученых нашей страны, на достижение новых творческих успехов как в науке, так и в области народнохозяйственной практики.

XXIII сессия ВПО была посвящена теме „Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие“.

Все возрастающий интерес к осадочным образованиям континентального генезиса определяется большим объемом содержащейся в них важной информации об эволюции основных природных процессов и об историческом развитии континентальных фаун и флор. При изучении ископаемых остатков организмов, находимых в континентальных отложениях, решаются вопросы как биологического, так и геолого-географического характера – вопросы эволюционного развития организмов, их систематики, экологии, биогеографии, а также проблемы стратиграфии и генезиса континентальных толщ.

На сессии были заслушаны 51 доклад и сообщения, которые касались главным образом общих вопросов, связанных с заселением организмами суши, предпосылок формирования древнейших наземных биоценозов, основных направлений формирования континентальных флор и фаун, роли климатических и эдафических факторов в генезисе древнейших наземных экосистем. На сессии также обсуждались вопросы палеопалинологии, истории развития региональных флор и растительности; проблемы палеолимнологии в связи с изучением древних биоценозов континентальных бассейнов и биостратиграфии осадочных толщ, пути эволюции наземных беспозвоночных, в особенности представителей энтомофауны, а также происхождение и эволюция отдельных групп позвоночных животных. В ряде докладов специальное внимание было уделено обсуждению общих закономерностей эволюционного процесса в условиях континентальной среды, направленности эволюции, ее темпов, этапности, влияния изоляции и пр.

Важным направлением в обсуждении затронутых на сессии проблем явилось также рассмотрение вопросов корреляции морских и континентальных отложений путем синхронизации этапов развития жизни на суше и в морских бассейнах.

В работе сессии приняло участие более 500 человек из 62 городов, представляющих научные учреждения Академии наук СССР и союзных республик, научно-исследовательские учреждения и производственные геологические организации систем Министерства геологии СССР, а также многие высшие учебные заведения страны. Всего было представлено 145 учреждений. На сессии присутствовали и принимали участие в ее работе палеонтологи Болгарии, ГДР и Польши.

XXIII сессия ВПО приняла следующие решения.

1. Изучение древних континентальных флор и фаун необходимо проводить с целью выявления в первую очередь тех их особенностей, которые характеризуют сообщества организмов именно как экосистемы.

Системный подход к изучению древних сообществ организмов и филогении их отдельных групп требует широкого применения комплексности в процессе как сбора материала, так и его тафономического анализа и научной интерпретации. В ходе комплексного исследования палеонтологического материала, с учетом данных не только его морфологического изучения, но также с привлечением биофациальных, литологических, палеоклиматологических и прочих параметров, необходимо в ряде случаев переосмыслить старые представления о континентально-водном или, наоборот, морском происхождении отдельных групп организмов.

2. При изучении сообществ древних континентальных организмов особое внимание следует обращать на тафономические особенности, поскольку именно континентальные захоронения отличаются наибольшей выборочностью, контролируемой тафономическими факторами. Здесь сохраняются в первую очередь остатки водных или эмфиобиотических организмов или форм, живших поблизости от областей конечной аккумуляции. Поэтому для получения максимально объективного представления о фауне и флоре отдельных периодов геологической истории необходимы направленные поиски „нетипичных“ захоронений, сохраняющих остатки организмов, накапливающиеся вне главных аккумулятивных зон (заполнения трещин и карстовых пустот, вулканогенные туфы, ископаемые смолы и т.д.). Для поисков остатков позвоночных животных это тем более важно потому, что становление и существование многих групп данных животных было первично связано с горными или достаточно возвышенными районами континентов.

3. В изучении истории фаун и флор древних континентов следует особое внимание обращать на возможность выявления тех особенностей, которые обусловлены палеогеографическими и, в частности, палеоклиматологическими факторами.

При палеобиогеографических исследованиях с целью проведения межрегиональных корреляций континентальных отложений необходимо учитывать влияние климатических, ценотических и тафономических факторов на состав и характер тафоценозов. Следует также принимать во внимание нередко весьма быстрые темпы эволюции разных организмов, в частности, наземных позвоночных животных, что делает необходимым сопоставлять соответствующие комплексы организмов в максимально узких возрастных интервалах (применительно к отложениям в масштабе не более яруса и даже подъяруса). Это может быть обеспечено путем надежной синхронизации вмещающих континентальных отложений с морскими, что, в свою очередь, ставит задачу поисков захоронений промежуточного типа сообществ (смешанных захоронений) в основном в прибрежно-морских отложениях.

4. Важное направление в изучении органической жизни на древних континентах составляют палеолимнологические исследования, позволяющие получить представление о закономерностях развития озерных бассейнов, об особенностях климата былых эпох и эволюции гидробионтов во времени. Необходимо всемерно развивать и расширять такое изучение, ибо оно дает возможность прогнозировать последующие изменения современных внутренних бассейнов, а также становление их органического населения. Изучение озерной биоты различных геологических эпох позволит раскрыть последовательность эволюционного процесса в развитии всего органического мира внутренних вод.

5. Следует признать важнейшей задачей советских палеонтологов в связи с разносторонним изучением, в частности, континентальных отложений теснейшим образом увязывать это изучение с определением закономерностей генезиса и накопления полезных ископаемых, а также с изысканием наиболее эффективных средств поиска скопления минерального сырья с использованием палеонтологических данных. Необходимо отметить недостаточность таких работ как в учреждениях АН СССР, так и в организациях Министерства геологии СССР.

6. Следует всемерно усилить исследования в области палеоихнологии, заботясь о накоплении материалов, представляющих следы былого существования и разнообразной жизнедеятельности древних организмов.

7. В свете важнейшей современной проблемы охраны и реконструкции существующих сейчас природных комплексов важно специально изучить реликтовые и исчезающие, а также уже исчезнувшие фауны и флоры в целях, в частности, выяснения причин и закономерностей их исчезновения. Следует обратить особое внимание на выявление и обеспечение охраны уникальных палеонтологических объектов, а также палеофлористических и палеофаунистических памятников природы.

8. Считать необходимым продолжить планомерное изучение становления и развития жизни на древних континентах. С этой целью

целесообразно периодически возвращаться к обсуждению относящихся сюда проблем на последующих сессиях ВПО, а также на региональных симпозиумах по континентальным флорам и фаунам. Весьма важно направить изучение относящихся вопросов на разрешение, в частности, ряда конкретных задач биостратиграфии, в первую очередь на разработку стратиграфической базы для крупномасштабных геологических работ.

9. Учитывая обращение Научно-технического совета Министерства геологии СССР (от 17 июня 1976 г.) к Совету ВПО об усилении работ палеонтологов по обеспечению геологической службы надежной стратиграфической базы, следующую XXIV годовую сессию ВПО посвятить теме: „Современное значение палеонтологии для стратиграфии“.

Участники сессии с удовлетворением отмечают значительный прогресс в издательской деятельности ВПО и благодарят редакторов его изданий.

Участники XXIII сессии ВПО с благодарностью отмечают хорошую подготовку и проведение сессии, что является большой заслугой ее Оргкомитета - З.А.Максимовой, Н.В.Кручининой, Л.В.Мирановой, Е.И.Титовой и В.Н.Ефимовой.

## СО Д Е Р Ж А Н И Е

Предисловие . . . . .	3
Б.С. Соколов. Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие (Вступительное слово) . . . . .	5
Е.П. Бойцова, З.И. Вербицкая, Н.И. Комарова. Развитие покрытосеменных растений на территории азиатской части СССР (по палинологическим данным) . . . . .	13
В.С. Бочкарев, Н.К. Глушко, С.И. Пуртова, Ю.Ф. Широков, Л.Н. Шейко, Н.С. Бочкарева, Т.С. Безрукова. Роль климатических и эдафических факторов в становлении и развитии наземной растительности (на примере юры и раннего мела Западной Сибири) . . . . .	16
И.В. Васильев. История рода <i>Tilia</i> L. . . . .	27
Л.М. Варюхина. Особенности спорово-пыльцевых комплексов поздней перми Тимано-Печорской провинции и их связь с палеоландшафтами . . . . .	33
М.А. Воронова. Растительный покров юго-западной части СССР на рубеже раннего и позднего мела . . . . .	40
Ю.Г. Гор. К вопросу об особенностях и темпах эволюции каменноугольной и пермской флор Ангариды . . . . .	44
Т.С. Гришина, Л.Н. Клеина. Корреляция морских и континентальных средне-верхнепалеозойских отложений Восточного Казахстана . . . . .	51
Н.П. Кянсеп-Ромашкина. Развитие меловых харовых водорослей в озерных бассейнах Юга СССР. . . . .	58
В.В. Кораллова. Палеогеновая флора северо-восточного крыла Причерноморской впадины . . . . .	65
В.И. Лебедев. О вероятных причинах выхода растений на сушу . . . . .	74
Л.Г. Раскатова. К вопросу о палеофлористическом районировании в девоне по палинологическим данным . . . . .	83
Л.А. Панова. Флора и растительность на рубеже палеогена и неогена Юга СССР (по палинологическим данным) . . . . .	88
Г.Ф. Скрипина. Некоторые сведения о развитии растительности Якутии в триасе (по палинологическим данным) . . . . .	94
О.П. Фисуненко, Н.С. Снигиревская. Торфообразующие растительные сообщества среднего карбона Донецкого бассейна . . . . .	98
Н.И. Фокина, М.А. Петросьянц. Палиностратиграфия нижнего мела Средней Азии . . . . .	107
И.Н. Голуб. Своеобразные органические остатки в отложениях Оршанской впадины вендского времени . . . . .	114

Н.Н. К а л а н д а д з е , А.С. Р а у т и а н . Межконтинентальные связи наземных тетрапод и решение проблемы шотландской фауны Элгин . . . . .	124
Л.А. Н е с о в . О филогенетических связях некоторых семейств континентальных черепах Азии . . . . .	133
Л.Н. П р и т ы к и н а . Геологическая история и основные моменты филогенеза стрекоз . . . . .	141
Н.В. Т о л с т и к о в а . Роль пресноводных моллюсков в палеогеографических реконструкциях . . . . .	146
Л.И. Х о з а ц к и й . О направленности эволюции наземных позвоночных . . . . .	154
Резолюция XXIII сессии Всесоюзного палеонтологического общества (21-25 марта 1977 г.) . . . . .	163

ЖИЗНЬ НА ДРЕВНИХ КОНТИНЕНТАХ,  
ЕЕ СТАНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Труды XXIII сессии Всесоюзного  
палеонтологического общества

Утверждено к печати  
Всесоюзным палеонтологическим обществом

Редактор издательства И.Н. И о н и н а  
Художник Д.С. Д а н и л о в  
Технический редактор З.А. С о л о в ь е в а  
Корректоры С.В. Д о б р ы а н с к а я и С.И. С е м и г л а з о в а

ИБ № 20019

Подписано к печати 25.05.81. М-29886. Формат 60 x 90 1/16. Бумага офсетная  
№ 1. Печать офсетная. Печ. л. 11 + 1 вкл. (1/2 печ. л.) = 11,50 усл. печ. л. Уч.-  
изд. л. 12.24. Тираж 2050. Изд. № 7816. Тип. зак. № 623 Цена 1 р. 90 к.

Издательство „Наука“, Ленинградское отделение  
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1

---

Типография № 4 издательства „Наука“  
630077, Новосибирск, 77, Ставистлавского, 25

## РЕФЕРАТЫ

УДК 56 (063)

Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие (Вступительное слово). С о к о л о в Б.С. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с. 5-12.

Эволюция - процесс не автономный, а потому он подвержен влиянию внешних воздействий. Все процессы, происходившие на Земле, были теснейшим образом связаны в своем влиянии на ход развития органического мира. Ставится вопрос о месте возникновения жизни: на континенте или в море.

УДК 561.5 (57)

Развитие покрытосеменных растений на территории азиатской части СССР (по палинологическим данным). Б о й ц о в а Е.П., В е р б и ц к а я З.И., К о м а р о в а Н.И. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.13-16.

В статье на основании изучения комплексов спор и пыльцы рассматривается вопрос о появлении и развитии покрытосеменных растений в азиатской части СССР, составляющих основное разнообразие современного растительного покрова.

УДК [561 : 581.33] : 551.762/763.1 (571.1)

Роль климатических и эдафических факторов в становлении и развитии наземной растительности (на примере юры и раннего мела Западной Сибири). Б о ч к а р е в В.С., Г л у ш к о Н.К., П у р т о в а С.И., Ш и р о к о в а Ю.Ф., Ш е й к о Л.Н., Б о ч к а р е в а Н.С., Б е з р у к о в а Т.С. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.16-26.

Многочисленные палинологические данные показывают, что в юрское и раннемеловое время в Западной Сибири существовало большое количество растительных ассоциаций. Ареалы их распространения определялись климатическими и эдафическими условиями. Аридизация климата, начавшаяся в позднеюрское время, приводит к четкой дифференциации флоры на 2 палеофлористические области: с широким развитием хейролепидиевых в Индо-Европейской и разнообразных папоротниковых ассоциаций - в Сибирской. Лит. - 5 назв., рис. - 2.

УДК 561:551.763/781

История рода *Tilia* L. В а с и л ь е в И.В. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с. 27-33.

Прослеживается история рода *Tilia* L. Рассматриваются вопросы времени и места его формирования, его эволюции, расселения и преобразования. Делается попытка установить предков рода на основании сравнения с близкими родами. Делается вывод об отсутствии широких миграций рода со времени его возникновения на рубеже мела и палеогена, когда он уже был распространен по территории всей Лавразии. Лит. — 5 назв., рис.2.

УДК (561:581.33):551.736.3 (470.5)

Особенности спорово-пыльцевых комплексов поздней перми Тимано-Печерской провинции и их связь с палеоландшафтами. В а р ю х и н а Л.М. — В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с. 33-40.

Пермские отложения на территории Тимано-Печерской провинции представлены разнофациальными толщами пестроцветных и сероцветных пород. В результате палинологических исследований этих отложений удалось выявить основные источники сноса растительного материала, выяснить зависимость состава спорово-пыльцевых комплексов различных районов от палеогеографических условий. Все это позволяет избежать ошибки при корреляции удаленных и разнофациальных разрезов. Лит. — 5 назв., рис. — 1.

УДК 561:551.763.1/3 (47)

Растительный покров юго-западной части СССР на рубеже раннего и позднего мела. В о р о н о в а М.А. — В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с. 40-43.

Платформенная часть Украины в апте имела достаточно неоднородно расчлененный рельеф, возвышенные части которого были покрыты в основном хвойно-гинкгово-подокарповыми лесами, а в аккумулятивных равнинах произрастали папоротникообразные. В этой флоре присутствуют первые представители покрытосеменных растений. В альбский век характер растительности возвышенных участков остается в целом прежним, однако участие в нем покрытосеменных растений заметно возросло. В низинах господствуют глейхениевые, схизейные, циатейные, кочедыжниковые и др. В сеноманский век в растительном покрове при господстве хвойно-подокарпово-беннеттитовых лесов и зарослей папоротниковых значительное участие принимали покрытосеменные растения. Лит. — 7 назв.

УДК 561:551.735/736 (571.5)

К вопросу об особенностях и темпах эволюции каменноугольной и пермской флор Ангариды, Г о р Ю.Г. — В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.44-50.

В статье приводится описание четырех типов экосистем: открытой, полузамкнутой, замкнутой и сложной, что позволяет рассмотреть с новых позиций особенности и темпы эволюции каменноугольной и пермской флор Ангариды.

Доказывается сильное влияние на темпы эволюции пермской „тайги“ таких геологических событий, как наступление полупустынь, наступление уфимско-казанской трансгрессии и появление гор. Лит. - 8 назв., рис. - 2.

УДК (561:581.33):551.735/736 (574.4)

Корреляция морских и континентальных средне-верхнепалеозойских отложений Восточного Казахстана. Гришина Т.С., Клемина Л.Н. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.51-57.

Для корреляции полифациальных морских и континентальных средневерхнепалеозойских отложений использован палинологический метод. Обосновывается преимущество палинологических исследований. Прослеживается дифференциация палинофлоры соответственно зональности древней растительности для карбона Восточного Казахстана. Лит. - 6 назв., табл. - 1.

УДК 561.271:551.763 (47-13+57-13)

Развитие меловых харовых водорослей в озерных бассейнах Юга СССР. Кянсеп-Ромашкина Н.П. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с. 58-65.

Меловой период является этапом пышного расцвета харовых водорослей. Остатки раннемеловых харофитов встречены в красноцветных отложениях Средней Азии. Наибольшие скопления их приурочены к апт-альбским карбонатным глинам. Приведен разрез нижнемеловых отложений в юго-восточной Фергане у пос.Наукат, где выделены снизу вверх: 1 - ходжибадская свита, 2 - хожасманская свита, 3 - араванская свита, 4 - абширская свита, 5 - кызыл-пиляльская свита, 6 - калачинская свита. Лит. - 10 назв., рис. - 2.

УДК 561:551.781 (47)

Палеогеновая флора северо-восточного крыла Причерноморской впадины. Кораллова В.В. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.65-72.

Континентальные палеогеновые отложения в Причерноморской впадине приурочены к ее северной и восточной частям. Представлены они песчано-глинистыми породами или бурыми углями. Палинологические исследования их позволили выявить отложения нижнего и верхнего палеоцена, среднего и верхнего эоцена и раннего олигоцена на площади Белозерского железорудного месторождения и в бассейне р.Молочной. В течение палеогена флора претерпела значительные изменения. Лит. - 11 назв., табл. - 1.

О вероятных причинах выхода растений на сушу. Лебедев В.И. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.74-82.

К началу палеозоя все первичные запасы  $\text{CO}_2$  в водных бассейнах практически были исчерпаны. Это послужило причиной подъема водной растительности на поверхность вод и частичного выхода на воздух. Однако, как только растения вышли на воздух, они встретились с огромным запасом нового углеродного питания в виде  $\text{CO}$ . Развившаяся опорная система растений позволила им выйти на сушу и завоевать ее обширные пространства. За растениями последовал и животный мир. Все это произошло в первой половине палеозоя. Быстрое использование запасов  $\text{CO}$  к концу палеозоя послужило новой причиной быстрой эволюции наземной жизни. Лит. - 11 назв., рис. - 1.

УДК (561:551.734):(561:581.33)

К вопросу о палеофлористическом районировании в девоне по палинологическим данным. Раскатова Л.Г. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.83-88.

В статье рассмотрены вопросы палеофлористического районирования в девоне по палинологическим данным; установлено, что уже в среднем девоне существовали палеофлористические области, оформление которых начиналось еще в раннем девоне. Во франское время палеофлористическая зональность выражена более четко и она близка климатической дифференциации франского века. Зональность, по-видимому, была не широтной и ее расположение было обусловлено положением палеомагнитного экватора, который проходил через восточную часть Русской плиты примерно по меридиану  $50^\circ$ . Лит. - 18 назв.

УДК (561:581.33):551.781/782 (47+57)

Флора и растительность на рубеже палеогена и неогена Юга СССР (по палинологическим данным). Панова Л.А. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.88-94.

Рассмотрена палиофлора позднего олигоцена и раннего миоцена Причерноморской впадины, Центрального Предкавказья, Северного Устюрта и Северного Приаралья. Выделено три типа флор. Флора позднего олигоцена (хатская) по систематической структуре и соотношению слагающих ее компонентов однотипна по всей площади исследования и довольно близка флорам раннего миоцена (аквитанским), хотя и четко отличается от последних. Флора конца раннего миоцена (бурдигальская) - это типично неогеновая флора, в составе которой появились новые виды и роды. Лит. - 23 назв.

УДК 561:551.761 (571.56)

Некоторые сведения о развитии растительности Якутии в триасе (по палинологическим данным). С к р и п и н а Г.Ф. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.94-98.

В статье на основе изучения палинологических комплексов триасовых отложений Северной и Центральной Якутии даются некоторые сведения об истории развития растительности Якутии в триасовое время, что имеет значение для решения вопросов биостратиграфии осадочных толщ и является одним из источников наших представлений о древних климатах и ландшафтах. Лит. - 9 назв.

УДК 561:551.735 (477.6)

Торфообразующие растительные сообщества среднего карбона Донецкого бассейна. Ф и с у н е н к о О.П., С н и г и р е в с к а я Н.С. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.98-106.

Статья содержит результаты комплексного изучения торфообразующих сообществ Донецкого бассейна в среднем карбоне. Эколого-тафономические исследования, углепетрографический и спорово-пыльцевой анализы, а также анатомическое изучение растительных остатков из угольных почек показали, что в среднекарбовых паралических бассейнах Евразийской области было развито по крайней мере два сообщества: мезогидрофильное с преобладающим развитием папоротников, птеродоспермов и ребе кордиантовых и гигрофильное, в котором доминировали древовидные плауновидные. Лит. - 23 назв.

УДК (561:581.33):551.763.1 (575)

Палиоистратиграфия нижнего мела Средней Азии. Ф о к и н а Н.И., П е т р о с ь я н ц М.А. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.107-114.

Обобщены результаты палинологического изучения нижнемеловых отложений различного генезиса от Мангышлака до юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Представленные в статье комплексы верхнего апта и альба рассматриваются в качестве эталонных для территории юга СССР. Проведена корреляция с палиокомплексами нижнего мела Восточного Предкавказья и Кавказа. Четкая обособленность комплексов апта и барема позволила критически подойти к ранее выделенным палиозонам на Кавказе. Подтверждена возможность прямой корреляции комплексов по доминирующим таксонам из отложений одинакового или близкого генезиса. Лит. - 14 назв., рис. - 1, табл. - 1.

УДК 56.016:551.72 (476)

Своеобразные органические остатки в отложениях Оршанской впадины вендского времени. Г о л у б И.Н. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с. 114-124.

Дано описание новой группы микропроблематик, обнаруженной в вендских отложениях Оршанской впадины в св.Руднянской (параметрической). Микрофоссилии органической природы, с внутренней полостью и одноосевым трубчатым строением, с одним или несколькими утолщенными участками - телами. Обнаружены делящиеся формы. Лит. - 3 назв., палеонт. табл. - 6.

УДК 563.6

Межконтинентальные связи наземных тетрапод и решение проблемы шотландской фауны Элгин. К а л а н д а д з е Н.Н., Р а у т и а н А.С. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.124-133.

На основании разработанной автором методики произведено сравнение межконтинентальных связей наземных тетрапод, начиная с каменноугольного периода до настоящего времени. Полученная картина межконтинентальных связей сопоставляется с палеогеографическими реконструкциями, основанными на геологических данных, Лит. -14 назв., рис. - 4, табл. - 1.

УДК 568.13:551.76(57)

О филогенетических связях некоторых семейств континентальных черепах Азии. Н е с о в Л.А. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.133-141.

Приводятся сведения о морфологии и филогенетических связях черепах, существовавших в мезозое на территории Средней и Центральной Азии. Эти сведения весьма важны для установления хода эволюции некоторых групп черепах, история которых связана с Северным полушарием. Лит.-25 назв.

УДК 565.7:551.76

Геологическая история и основные моменты филогенеза стрекоз. П р и т ы к и н а Л.Н. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с.141-146.

Геологическая история стрекоз начинается с карбона. В перми она была представлена теми же подотрядами, что и в карбоне. Находки триасовых стрекоз сравнительно немногочисленны. Существенное изменение фауны стрекоз происходит на границе триаса и юры. Близкими к позднеюрским стрекозам являются стрекозы, остатки которых известны из неокома Забайкалья и Монголии. Позднемеловые стрекозы найдены и на территории СССР. Третичная фауна стрекоз в общих чертах близка к современной.

Роль пресноводных моллюсков в палеогеографических реконструкциях. Г о л с т и к о в а Н.В. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с. 146-153.

В статье рассматриваются эколого-морфологические особенности пресноводных моллюсков. Результаты их изучения дают ценную информацию о среде существования и успешно используются при палеогеографических реконструкциях в комплексе с литологофациальным анализом. Лит. - 10 назв., рис. - 1, табл. - 2.

О направленности эволюции наземных позвоночных. Х о з а ц к и й Л.И. - В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Труды XXIII сессии ВПО. Л., „Наука“, 1981, с. 154-162.

Эволюция органического мира, как и всякое развитие, характеризуется определенной направленностью. Эта направленность является одним из основных свойств, состояний и проявлений эволюционного развития. Палеонтологическая история развития любой группы организмов представляет собой конкретный филогенез, эволюционное направление которого есть реализованная направленность. В завоевании наземными позвоночными суши, и в их адаптивной радиации на ней ярко проявляется закономерная направленность эволюции. Лит. - 14 назв.

1 р. 90 к.

3580



**«НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ  
ОТДЕЛЕНИЕ**