УДК 551.24

ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД КОРРЕЛЯЦИИ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ТОЛЩ

В. А. Красилов

Содержание. Изменения климата синхронны в глобальном масштабе, что обусловливает их значение для стратиграфии. В отдельных регионах они исследуются путем выделения ценозон (комплекс-зон). Межрегиональная корреляция осуществляется сопоставлением клисерий. Основные методы интерпретации клисерий — экстраполяция, статистика жизненных форм, изучение структуры древних сообществ, хроноклин и т. д. Изменения климата определяют направленность эволюции как наземных, так и морских экосистем, поэтому на основе клисерий возможна корреляция континентальных и морских отложений.

Чтобы удовлетворить нужды геологической практики наших дней, необходимо повысить детальность и точность стратиграфических по-Обобщив результаты многочисленных исследований. строений. В. В. Меннер [12] показал принципиальную возможность выделения по пелагическим организмам очень дробных подразделений планетарного значения. По его мнению, такая дробная корреляция еще не означает истинной синхронизации, которая должна быть обоснована абсолютной геохронологией и палеомагнитологией (хотя сами эти методы пока не достаточно точны). Настоящая статья посвящена одному методу универсальной синхронизации — палеоклиматическому, основанному на палеоэкологических исследованиях. Успешно няемый в четвертичной геологии [14], этот метод может приобрести первостепенное значение и для более древних отложений, что потребует критического пересмотра его теоретических основ и разработки новых технических приемов. Автор попытался в конспективной форме изложить основные приемы палеоклиматической корреляции, ограничившись минимальным числом примеров и ссылок.

Общие положения

Задача стратиграфии состоит в датировке событий геологической истории и изучении ее этапности. Решение этой задачи основывается на исследовании процессов, которые в идеале должны быть: 1) глобальными по масштабу, 2) необратимыми и 3) каузально связанными с этапностью. Эволюция отдельных групп организмов отвечает только второму и третьему условию, абсолютная геохронология — первому и второму. Время, по-видимому, нельзя рассматривать как причину

этапности, так как нет доказательств, что изменение геологических и биоценотических систем происходит в результате «естественного старения». Инверсии магнитного поля отвечают лишь первому условию. Хотя некоторые авторы [35] считают инверсии причиной вымираний, их связь с этапностью развития биоса пока гипотетична.

Изменения климата отражают сложное взаимодействие геологических и астрономических факторов [21, 44 и др.]. Нередко говорят о глобальных и локальных изменениях, что не совсем точно: любое локальное изменение (поднятие или опускание участков суши, направления течений и т. д.) более или менее глубоко воздействует на всю планетарную систему циркуляции атмосферы [21]. Поэтому правильнее говорить о большем или меньшем глобальном эффекте. Изменение отдельных характеристик климата (среднегодовой температуры или годовой суммы атмосферных осадков) обратимо, однако точное дублирование всех характеристик статистически маловероятно и эволюция климата в целом необратима (ситуация здесь аналогична необратимости эволюции организмов). К. Раункиер [41, 42] показал, решающий фактор распределения организмов на земной поверхности это изменение продолжительности зимы от полюса к экватору от 100% дней в году до 0%. Г. Бейли [19] разработал теорию эффективной температуры, основанную на том же принципе. Количество тепла определяет энергетический уровень экосистем, их продуктивность и дифференциацию. Изменения климата отражаются не только на распределении видов с различными адаптациями к температурному и водному режиму, но и на общей направленности эволюции экосистем: при потеплении насыщение за счет формообразования и иммиграции, дифференциация и дробление экологических ниш, тенденция к узкой специализации; при похолодании — упрощение структуры, вымирание, преобладание «генералистов» над «специалистами» [11, 49]. Чередование этих процессов, по-видимому, служит основной причиной этапности. Таким эволюция климата отвечает трем условиям, о которых говорилось выше.

По подсчетам Дж. Огдена, замещение ели сосной или дубом около $10\,000$ лет назад, предполагающее миграцию на расстояние около $360\,\kappa$ м, состоялось в течение $170{-}1160$ лет (в стратиграфическом интервале мощностью $10{-}60\,$ см) и отвечает катастрофически резкому изменению климата, отразившемуся также на пелагической фауне фораминифер [39]. Это один из примеров вполне реальных катастроф, а также каузального подхода к интерпретации стратиграфического рубежа.

Ценозоны

Еще в конце XVII в. появились первые сообщения о находках остатков древесных растений севернее современной границы леса в Европе. В 1842 г. И. Стеенструп [46] предложил схему смены типов леса на севере Европы за последние несколько тысяч лет, а А. Гризебах [34] интепретировал ее как отражение постгляциального потепления. Новый этап в изучении этой проблемы связан с развитием спорово-пыльцевого анализа. Л. фон Пост [40] превратил палиностатистику в метод стратиграфической корреляции. Он выделил ряд палинозон, отвечающих последовательным этапам эволюции растительности, и коррелировал их с климатическими периодами шкалы Блита—Сернандера. Предполагалось, что изменения климата оказывают широкое и синхронное влияние на растительность и, следовательно, палинозоны имеют хроно-

стратиграфический смысл. Е. Кашинг [25] и Р. Уэст [50] приравнивают палинозоны Л. Поста к ценозам, или комплекс-зонам (assemblagezone) современной американской стратиграфической номенклатуры. При этом подчеркивается, что палинозоны — не хронозоны, а биостратиграфические единицы — отложения локального или регионального распространения, характеризующиеся определенным пыльцевым спектрегионального ром. Они не отражают никаких экологических и климатических представлений. Вследствие различной реакции растительности на изменения климата границы палинозон асинхронны. Следующие соображения подкрепляют эту концепцию: 1) некоторые эпизоды развития ледника не находят отражения в палинозонах; 2) последовательность пыльцы тех или иных деревьев может отражать различия в темпах миграции, а не колебания климата; 3) радиоуглеродные датировки палинозоны в разных районах оказываются различными. Можно возразить, что: 1) лишь очень кратковременные гляциальные эпизоды, возможно, не связанные с изменением термального режима, не влияют на растительность; 2) приведенный пример из работы Дж. Огдена свидетельствует об очень значительных скоростях миграции при благоприятных климатических изменениях; практически этот фактор едва ли имеет серьезное значение; 3) точность радиоуглеродных датировок не превышает ±1000 лет [39], а границы палинозон на диаграмме Кашинга колеблются в интервале 1000—3000 лет. Палинозоны, описанные Е. Кашингом и Р. Уэстом, удается связать с определенными растительности, а их сукцессию — с эволюцией климата. Таким зом, нет оснований для пересмотра первоначальной палеоэкологической концепции палинозоны (и вообще ценозоны). В этой связи вспомнить предостережение К. Фэгри и И. Иверсена: «У палинологов разных стран была тенденция рассматривать кривые палинологических диаграмм как феномены рег se, как своего рода руководящие ископаемые и использовать их независимо от их ботанического смысла. Нужно ли говорить, что такая процедура рано или поздно приведет к несопоставимым результатам» [29, стр. 112].

Ценозону можно определить как отложения, образовавшиеся время существования определенного биогеоценоза на данной территории. Если за это время произошло изменение биотопа (например, смещение с возвышенностей в низины), отразившееся на захоронении, то ценозону можно подразделить на экозоны, отвечающие моментам стабилизации биотопа [7, 10]. Такая трактовка ценозоны предполагает возможность достоверной реконструкции древнего биоценоза (фитоценоза), что в свою очередь зависит от правильного определения доминирующих родов. Анализ поверхностных проб показывает, что такие доминанты, как лиственница в лиственничной тайге, тополь в тугайных акация в африканской саванне, лавровые в субтропических лесах Laurilignosa, как правило, выпадают из палиноценозов [3, 20, 48]. Однако основные доминанты северных лесов (большей частью анемофильные деревья) распознаются хорошо. Все же считается желательным подтверждение результатов палинологического анализа (в особенности при определении границы леса, разграничении лесотундры, паркового леса, тундры возле границы леса и т. д.) данными по макрофоссилиям.

В докайнозойской палеоэкологии мы сталкиваемся с иной ситуацией: здесь анализ доминирования предполагает не только интерпретацию количественных соотношений, но и реконструкцию жизненной формы. Палеогеновую и более древнюю пыльцу обычно относят к формальным родам. Пыльцы таких важнейших доминантов мезозойских лесов,

как Nilssonia, Czekanowskia, Phoenicopsis, Sphenobaiera, Podozamites и т. д., мы не знаем. Поэтому палиностатистика в большинстве случаев не дает ясного представления о структуре фитоценозов. Статистика макрофоссилий дает более обнадеживающие результаты. Разумеется, и здесь определение жизненной формы не всегда достоверно, а количественные соотношения искажены за счет больших различий в размерах листьев, их транспортабельности, сочетания в одном захоронении простых и сложных листьев и т. д. [22]. Искажения, впрочем, не больше тех, которые вносят различия в продуктивности, транспортабельности и устойчивости пыльцевых зерен. Во всяком случае, как показывает анализ субфоссильных захоронений листьев, основные доминанты распознаются [9, 22], но в пределах ограниченной территории — приблизительно в радиусе до 30—50 м. Более точное представление о встречаемости тех или иных видов дает анализ нескольких выборок из одного слоя.

За единицу подсчета, вероятно, следует принять объект, который «природа считает единицей», как выражался K. Раункиер. Он заметил, что листочки сложных листьев равны по размерам простым листьям той же климатической зоны. Следовательно, природа «рассматривает» как единицу не сложный лист, а листочек (аналогично не лист Taxodium, а конечный побег и т. д.).

При описании ценозон Е. Кашинг указывает стратотип, процентное содержание индекс-родов, характер границ, мощность и абсолютный возраст в стратотипе и других разрезах. Р. Уэст делит палинозоны (или пыльцевые комплекс-зоны — ПКЗ) на локальные (Л) и региональные (Р). В название он вводит также район распространения, например «береза — лещина Р (Западная Шотландия) ПКЗ». Автор [10] использовал для обозначения раннемеловых ценозон принятый в фитоценологии способ образования названий сообществ, например Pino-Baieretum (от *Pinus* и *Baiera*). Полное название с указанием яруса (нижний мел, баррем) и района должно выглядеть так: Pino-Baieretum Сг₁ bar Р (Буреинский бассейн).

В связи с контрастностью климата и отчетливой дифференциацией растительности антропогена ценозоны здесь прослеживаются на сравнительно небольших территориях. Во время существования более гомогенной третичной растительности они, по-видимому, имели более широкое распространение. Многие палеоботаники вслед за Дж. Гарднером [31] полагали, что арктическая «миоценовая» флора в действительности относится к эоцену. Иначе говоря, в высоких широтах уже в эоцене сложились те растительные группировки, которые в конце олигоцена распространились далеко к югу. В этом случае широкая палеоэкологическая корреляция невозможна, так как возраст одной и той же ценозоны изменяется от эоцена в Аляске до миоцена в Орегоне. Однако еще А. Энглер [28] указал на ряд трудностей, с которыми сталкивается гипотеза Гарднера, а новейшие исследования [53] показали ее ошибочность. Хотя палеогеновые флоры Арктики, по-видимому, имели более умеренный облик, чем одновозрастные им флоры средних широт, здесь не может быть и речи о сообществах (и соответственно ценозонах), тождественных миоценовым. Выше мы говорили, что несмотря на некоторые расхождения радиоуглеродных датировок, отложения ценозон можно считать синхронными. Очевидно, это справедливо и для более древних ценозон. Некоторые раннемеловые ценозоны, выделенные в Буреинском бассейне, прослеживаются и в Ленском бассейне [10], причем их синхронность подтверждается независимыми способами корреляции. Таким образом, возможно выделение ценозон очень широкого распространения, но глобальная климатическая корреляция осуществима лишь на основе клисерий.

Клисерии

Клисерией (clisere) Ф. Клементс [24] назвал вызванную изменениями климата смену климаксов (т. е. наиболее устойчивых в данных условиях растительных группировок). Первую реконструкцию третичной клисерии, насколько мне известно, предложил Г. Гепперт [32] в 1955 г.: субтропики с пальмами, протейными, хлебным деревом в эоцене, умеренные широколиственные и хвойные в сочетании с субтропическими формами в миоцене, элиминация субтропических и экспансия платанов в плиоцене. Практическое использование третичных клисерий для целей стратиграфии мы находим в работах Д. Аксельрода. автор писал о среднеплиоценовых флорах запада Северной Америки: «Сомнения относительно их одновозрастности вполне естественны для традиционно мыслящего стратиграфа, так как установлен лишь один общий для них всех вид» (Populus pliotremuloides Axelrod). Однако и в современных флорах Великих Долин, Большого бассейна и Калифорнии почти нет общих видов деревьев. Одновозрастность вытекает из «понимания клисерии — временной сукцессии растительности в данном регионе, вызванной изменением климата» [16, стр. 131]. Локальные флоры, характеризующие наиболее теплый и сухой эпизод в пределах плиоценовой клисерии, относятся к среднему плиоцену. Кратко рассмотрим основные методы климатологической интерпретации тафофлор и, следовательно, построения клисерий.

- 1. Экстраполяция оценка климатических условий прошлого по современным условиям обитания близких таксономически растений (аутэкологический вариант) или аналогичных сообществ (синэкологический вариант). Эта группа методов включает:
- а) индикаторный метод Й. Иверсена [37]. По данным метеорологических станций наносят современную границу термосферы вида (определяемую средними температурами января и июля). На том же графике отмечают станции, в районе которых вид встречен в ископаемом состоянии, и по отклонениям от первой кривой судят об изменении климата (подробности читатель найдет в работе Й. Иверсена);
- б) метод Л. Шафера [47] проводятся изолинии, отвечающие определенной частоте совместной встречаемости нескольких видов для наших дней и для какого-то периода голоцена. Принимается, что климатические условия площадей, ограниченных этими изолиниями, совпадали:
- в) метод М. П. Гричук [4] предполагает построение двух графиков, где оси x и y представляют в первом случае средние температуры января и июля, а во втором длительность безморозного периода и годовую сумму осадков;
- г) метод Д. Аксельрода и Г. Бейли [18] заключается в определении двух показателей, наиболее важных для растительности, э ф ф е ктивной температуры (комбинирующей среднегодовую температуру и разницу температур января и июля) и равномерности (equability), определяемой наиболее низкими температурами и числом часов в году, когда температура падает ниже нуля;
- д) метод Н. Фудзи [30] построение диаграмм в виде треугольников, вершины которых отвечают 100% количественного участия холодолюбивых, умеренных и субтропических родов.

Следует учитывать, что толерантность видов изменяется как в пространстве, так и во времени. Это ограничивает возможности экстраполяции. В третичных флорах мы находим необычное смешение умеренных и тропических элементов, что, по мнению Аксельрода и Бейли, объяс-

няется большей равномерностью климата.

2. Статистика жизненных форм. Под жизненной формой понимают как облик, так и совокупность адаптивных признаков растений. О. Друде, К Раункиер и другие авторы считали таксоны высшего ранга (покрытосеменные, хвойные, папоротники и т. д.) одновременно высшими категориями системы жизненных форм. Внутри них классификация строилась по физиономическим признакам и (или) по фундаментальным (в первую очередь климатическим) адаптациям. Отметим, что с климатом связаны признаки не только вегетативной, но и репродуктивной сферы (например, анемофилия преобладает в умеренном климате, энтомофилия — в тропическом и т. д.). Соединяя точки с одинаковым спектром жизненных форм, К. Раункиер [41] получал биохоры — изолинии, приблизительно параллельные изотермам. Он говорил фанерофитов, гемикриптофитов и хамефитов. Попытки анализа спектра жизненных форм предпринимались и для третичных флор. Выясняя климатологическое значение, скажем, папоротников, Раункиер вычислял отношение цветковых фанерофитов к папоротникам для всей флоры земного шара и для данной конкретной флоры. Отношение второй величины к первой составляет папоротниковый индекс данной флоры. Этот прием применим для флор любого возраста.

К. Раункиер [41] выделил шесть основных классов листьев — лептофилл (длиной до 25 мм; сстальные классы получены умножением этой цифры на 9), нанофилл, микрофилл, мезофилл, макрофилл и мегафилл (листочки сложного листа здесь приравниваются к листьям) — и показал их связь с климатом. И. Бейли и Е. Синнот [19] обратили внимание на корреляцию края листа с климатом. Сейчас этому вопросу посвящено очень много работ как по современным, так и по ископаемым флорам. Д. Аксельрод и Г. Бейли [18] обобщили эти данные следующим обра-

30M:

Қлимат	Характер листьев			
Тропический	крупные до очень крупных, цельнокрайние			
Субтропический	крупные, преобладают цельнокрайние			
Умеренный	средние, много зубчатых, лопастных и пальчатых,			
•	встречаются цельные			
Холодно-умеренный	мелкие, в северном полушарии— зубчатые, в южном— — цельнокрайние			
Холодный	в северном полушарии — игловидные, мелкие зубчатые, иногда цельнокрайние; в южном полушарии — мелкие, цельнокрайние			

В тропиках преобладает перистое жилкование (до 85% видов, хотя листья лиан обычно с пальчатым жилкованием), сеть жилок с мелкими ячейками, без слепо оканчивающихся жилок, часто есть капельное острие (у 76% листьев в лесах Панамы), листья обычно толстые [26].

Все эти признаки (особенно характер края) использовались при реконструкции кайнозойских клисерий. Для мезозойских тафофлор Э. Дорф [26] указывает такие признаки, как кольца прироста, толщина стеблей хвощей, размеры листьев папоротников, рассеченность листьев гинкговых. Показателем сухого климата он считает погруженность и

защищенность устьиц, что не совсем точно. Из эпидермальных признаков наиболее четкую корреляцию с водным режимом проявляют размеры клеток, число устьиц на единицу поверхности и количество устьиц на верхней сторсне листа [43]. Ксероморфизму листьев посвящена большая литература. Мелколистность, кожистые, механически укрепленные листья, густая сеть жилок со склеренхимной обкладкой, утолщенные стенки клеток, сокращение межклетников, сильное развитие палисадной паренхимы — обычные признаки водного дефицита.

Ограниченность морфологических критериев связана с неоднозначностью адаптаций (редукция листовой пластинки — приспособление к аридности, альпийским, болотным условиям) и изменением их смысла в ходе эволюции Например, каулифлорию (образование цветков на стволах) нередко считают признаком тропического климата. Однако каулифлория сейчас служит приспособлением к хироптерофилии — опылению летучими мышами, и поэтому встречается в основном в тропиках. Ее адаптивный смысл в прошлом неясен. Необходимо осторожно относиться к признакам периодичности роста, так как автономная

периодичность свойственна многим растениям тропиков [1].

3. Флорогенетический метод. А. Грей [33] впервые показал, что флора атлантических штатов США ближе к восточноазиатской, чем флора западных штатов. Он выдвинул гипотезу, которой восточная часть Северной Америки и Восточная Азия заселены в третичном периоде видами, мигрировавшими с севера, минуя западные районы Северной Америки, где уже тогда были неподходящие для них условия. А. Энглер [28] предположил, что отсутствие восточноазиатских видов на западе США объясняется их вымиранием в конце неогена. Эта точка зрения впоследствии получила общее признание. Д. Аксельрод [17] различает в третичных флорах европейский, восточноазиатский, восточноамериканский и западноамериканский флористические элементы. Элиминация восточноазиатского и восточноамериканского элементов в Европе и на западе Северной Америки связана с редукцией летних осадков и сменой летневлажного климата зимневлажным. Таким образом, изменение соотношения флористических элементов отражает историю климата.

Другой вариант флорогенетического метода заключается в подсчете содержания местных (живущих сейчас на данной территории), экзотических и вымерших (или формальных) родов. В Северной Америке значение первой группы уменьшается от позднего мела к эоцену и непрерывно возрастает, начиная с олигоцена, тогда как вторая группа кульминирует в раннем олигоцене и затем неуклонно сокращается [51].

4. Фитоценологические критерии. В тропических лесах видов больше, а размеры популяций меньше, чем в умеренных. Поэтому индекс видового разнообразия

$$lpha = rac{\mbox{число видов}}{\mbox{число экземпляров}} imes 100$$

имеет определенный климатологический смысл. Тропические дождевые леса чаще полидоминантны в отличие от моно- и олигодоминантных умеренных лесов. Этот признак характеризует индекс пестроты сложения [5]

$$K = \frac{{}^{\text{число доминантов}}}{{}^{\text{число видов}}}.$$

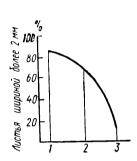
Родовой коэффициент, равный числу родов, выраженному в процентах от числа видов, характеризует историю флоры (в соответствии

с указанием А. Энглера о богатстве родами флор, развивавшихся в геологически спокойных условиях). Его связь с климатом не вполне ясна. Разнообразие тафоценозов в фациально однотипных захоронениях также отражает пестроту сложения растительного покрова. Для его характеристики предлагается индекс

$$m = \frac{\text{число тафоценозов с разными доминантами}}{\text{общее число захоронений}} \times 100.$$

Применение этих индексов показано на примере раннемеловой флоры Приморья [6].

5. Динамические критерии. К этой группе относятся индикаторы климатических изменений, которые выявляются по смещению



Клинальное Рис. 1. изменение ширины Pseudotorelлистьев lia angutifolia Dolud. в разрезе мезозойских отложений р. Буреи: нижняя часть талынжанской свиты; 2 — средняя часть той же свиты; 3 дубликанская свита

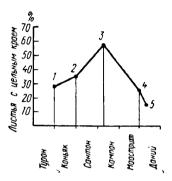


Рис. 2. Изменение содержания цельнокрайних листьев в разрезах меловых отложений Сахалина: 1 — горизонт рудника Половинка; 2 — горизонт Мгачей; 3 — жонкьерская свита; 4 — верхняя часть краеноярковской свиты; 5 — туфогенная толща бошняковской свиты

изофлор [23], границ флористических провинций, широтной или вертикальной (с возвышенностей — в низины) миграцией растительных группировок. Более частный случай — интерпретация клинальной изменчивости. Сейчас уже широко известным термином Дж. Хаксли [36] обозначил однонаправленную географическую изменчивость, связанную с изменением условий. Отмечалось, что некоторые ортогенетические ряды, описанные палеонтологами, можно интерпретировать как последовательную смену экотипов одной географической клины. Иначе говоря, здесь возникает клина во времени (хроноклина). Ряд примеров можно почерпнуть из работ Д. Аксельрода [15, 16]. Миоценовый Populus eotremuloides Axelrod сменяется в плиоцене относительно мелколистным P. alexandri Knowlton. При этом миоценовые листья аналогичны листьям современного P. trichocarpa в северной части его ареала, а плиоценовые — листьям того же вида в более аридной южной части ареала. Таким образом, можно предположить, что P. eotrimuloides и P. alexandri — экотипы, образующие хроноклину в связи с аридизацией климата. Тот же фактор, вероятно, ответствен за хроноклину, показанную на рис. 1. Мезозойская Pseudotorellia angustifolia Dolud., представленная сотнями экземпляров в средней и верхней частях талынжанской свиты и в вышележащей дубликанской свите, обнаруживает последовательную редукцию листовой пластинки вверх по разрезу.

Из перечисленных методов экстраполяция применима лишь для кайнозойских флор. По результатам интерпретации конкретной клисерии при помощи экстраполяции можно построить кривую, показывающую изменение среднегодовых температур, эффективных температур и т. д. Такие графики затем служат основой стратиграфической корреляции. Иначе обстоит дело с докайнозойскими клисериями. Здесь приходится ограничиться построением графиков, показывающих изменение той или иной характеристики, связанной с климатом, без количественной оценки климатических изменений.

Строение края листа — важный индикатор не только для кайнозойских, но и для меловых тафофлор. Однако поскольку систематика меловых двудольных пока слабо изучена и нередко одно и то же растение фигурирует в списках под несколькими родовыми названиями, то количественное участие листьев с цельным краем — более объективный показатель, чем содержание родов с цельнокрайними листьями. В табл. 1 и на рис. 2 показано распределение листьев с цельным и зубчатым краем в четырех последовательных меловых тафофлорах Сахалина. Флора р. Половинки (и другие тафоценозы из того же горизонта) дати-

Таблица 1 Количество листьев основных родов двудольных в коллециях из последовательных стратиграфических подразделений верхнего мела Сахалина

стратиграфических подр	разделении	верхнего	мела Саха	алина			
	Комплекс						
Род	флора р. Половин- ки, турон— коньяк	флора Мгачей, сантон	жонкьер- ский, кам- пан	краснояр- ковский, маастрихт	бошняков- ский, даний		
Край цельный							
Araliaephyllum	15 — — — — 1	140 30 18 4 — 5	8 2 25 — 70		20 - 11 1		
Всего листьев	34	179	105	6	32		
Край нецельный	1						
Celastrinites Celastrophyllum Corylites Debeya Menispermites Myriciphyllum Platanites Protophyllum «Rulac» Trochodendroides		1 80 4 45 - 55 - 110	20 	 8 -10	10 		
Всего листьев	124	474	180	24	205		
краем в %	28	35	58	25	15		

руется по находкам морских моллюсков поздним туроном — коньяком, флора Мгачей — сантоном, жонкьерская флора — кампаном, красноярковская (верхняя часть красноярковской свиты) — маастрихтом, бошняковская — данием. Отметим, что списки гиляцкой (Половинка и Мгачи) и жонкьерской флор почти тождественны, и ранее полагали, что эти флоры вообще неразличимы. Палеоэкологический анализ позволяет выявить различия, связанные с изменением климата, и уточнить объем жонкьерской свиты в ряде разрезов.

Статистические приемы К. Раункиера вполне применимы для мезозойских и более древних флор. На рис. З показано изменение цикадофитового индекса (ЦИ) в разрезе верхнеюрских — нижнемеловых отложений Буреинского бассейна. Индекс вычислен на основе табл. 2,

Таблица 2 Распространение основных родов голосеменных в верхней юре— нижнем мелу рек Буреи и Тырмы

Род		Ская Дубликан- ская чагдомын- ская чемчукин- ская зазанов- ский тырмин-						
		дубликан- ская	солоний-	чагдомын- ская	чемчукин- ская	азанов- ский	тырмин- ский	
Sagenopteris . Pterophyllum Bureja Pseudocycas Nilssoniopteris . Neozamites Ctenis Heilungia Nilssonia Ginkgoites Baiera Baierella Sphenobaiera Eretmophyllum Pseudotorellia Phoenicopsis Czekanowskia Hartzia Podozamites Elatides Athrotaxopsis Pityocladus Torreya Florinia	1+1111++11+++1++1+1	1+1++1++1+11+11+11	++1++1+++++1+1+11+11+11	1111+11+11+11+11+11+11	++11++1++1++1++1++1++1+	1++1+1+1+111++1+11++1	1 4 4 4 1 4 1 4 4 1 1	
Всего родов	10 3 90	13 6 138	16 6 111	7 2 84	15 5 99	12 5 126	11 5 135	

показывающей распределение родов голосеменных по свитам.

$$\underline{U} \mathcal{U} = \frac{b_1}{a_1} : \frac{b}{a} \times 100,$$

где a — общее число родов голосеменных, b — общее число родов цикадофитов, a_1 и b_1 — те же показатели для свиты 1.

Поскольку в мезозойских флорах низких широт больше цикадофитов, чем в высоких, изменение цикадофитового индекса указывает на потепление в дубликанское время, прогрессирующее похолодание в ургальское и чагдомынское и затем некоторое потепление в чемчукинское время. Такой ход событий подтверждается сменой доминирующих видов гинкговых и чекановскиевых [10]. В табл. 2 включены два комплекса — азановский и тырминский, стратиграфическое положение которых не совсем ясно. Цикадофитовый индекс показывает, что оба комплекса, вероятно, одновозрастны и относятся к дубликанской свите. Примечательно, что Pseudotorellia angustifolia Dolud. в этих комплексах представлена наиболее узколистной формой, отвечающей заключительной стадии хроноклины (см. рис. 1). Кроме того, в дубликанском, азановском и тырминском комплексах присутствует описанный В. А. Вахрамеевым [2] руководящий вид Eboracia kataevensis Vachr., а также еще несколько общих видов папоротников.

В раннемеловых флорах р. Буреи и Приморья очень мало общих видов и корреляция практически возможна лишь на основе сопоставления клисерий. Попытка корреляции по вертикальным миграциям, связанным с похолоданиями, предпринята в моей предыдущей работе [10]. Кривые на рис. З показывают изменение цикадофитового индекса в сводных разрезах этих районов. Сопоставление клисерий показывает, что чагдомынская и чемчукинская свиты р. Буреи соответствуют всей угленосной толше р. Суйфун (уссурийская и липовецкая свиты), а не ее нижней части, как полагали ранее.

Корреляция морских и континентальных отложений

Существует мнение, что поскольку биостратиграфия морских отложений строится на основе эволюции отдельных групп животных, а континентальных — на основе флористических смен, отражающих изменение условий, то этапы в том и другом случае несопоставимы. Единственный выход из положения — это поиски совместных (или интеркалирующих) захоронений остатков морских животных и наземных растений в прибрежных фациях. Флористические комплексы из таких захоронений затем служат эталоном при определении возраста континентальных толщ. Такой способ корреляции в целом оправдал себя, но его возможности все же ограничены в силу следующих обстоятельств. Известно немало богатых захоронений растений в ископаемых дельтах, но крупные скопления растительного материала сосредоточены обычно в фациях дельтовой платформы, где почти нет морской фауны. В отложениях авандельты тафоценозы растений сильно обеднены. С другой стороны, остатки пелагических организмов также довольно редки из-за опреснения. Спорово-пыльцевые спектры из морских отложений сильно отличаются от континентальных из-за искажений, вносимых транспортировкой и коррозией. К. Фэгри и И. Иверсен [29] полагают, что морские пробы вообще неадекватны континентальным. Действительно, из морских отложений редко удается получить флористические комплексы, достаточно представительные, чтобы служить эталонами в детальном стратиграфическом исследовании. По-видимому, следует искать другие пути. Это потребует пересмотра некоторых теоретических положений, Когда говорят, что морская биостратиграфия в отличие от континентальной основывается не на сменах, вызванных изменением условий, а на эволюции, то нередко подразумевают независимость эволюционного процесса от геологических «катастроф», включая и изменения климата.

Предполагается также отсутствие причинной и временной связи между эволюционными эпизодами в разных группах морских организмов. Возражая против такой системы взглядов, У. Мэттью писал: «Я не понимаю, как можно согласовать теорию, что каждая раса животных эволюционирует и расселяется независимо и что общая биотическая и физическая среда не является контролирующим фактором, с самим

Таблица 3

Распространение основных родов голосеменных в нижнем мелу Приморья (ярус указан в случае находок морской фауны)

	Свита				
Род	таухин- ская, берриас	уссурий- ская, старо- сучанская	липовец- кая, северосу- чанская	галенков- ская френ- цевская, ранний альб	
Sagenopteris . Zamiophyllum Zamites . Otozamites . Neozamites . Sphenozamites . Dictyozamites . Pterophyllum . Ptilophyllum . Cycadites . Nilssoniopteris . Doratophyllum . Ctenis . Nilssonia . Ginkgoites . Baiera . Sphenobaiera . Pseudotorellia . Podozamites . Araucariodendron . Ussuriocladus . Podocarpus . Paracmopyle . Cephalotaxus . Torreya . Tomharrisia . Pseudolarix . Athrotaxites . Athrotaxopsis . Elatides . Elatocladus . Brachyphyllum .	++1+11+111111+11+11+11+11+1+1+1+1+1+1+1+		++++11++1++++++11++++1+++++++	+111++++1+111+++++1++11+11+1+++++	
Всего родов	8 4 123	16 6 92	26 10 95	17 6 85	

фактом существования региональных фаун» [38, стр. 26]. В самом деле, существование фаунистических провинций, разделенных климатическими и (или) гидрографическими барьерами, показывает, что изменение условий (барьер) отражается сразу на многих группах организмов. Отсюда следует, что аналогичное изменение условий во времени также

воздействует не на одну отдельно взятую группу фауны, а на экосистему в целом. Гомеостазис экосистемы восстанавливается, как мы уже отмечали, путем упрощения структуры и вымирания видов или же, напротив, усложнения и дифференциации. Это определяет общую для разных групп направленность эволюционного процесса. Таким образом,

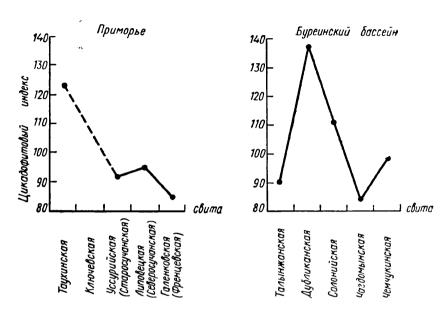


Рис. 3. Изменение цикадофитового индекса в разрезах берриаса — альба Южного Приморья и верхней юры — нижнего мела р. Буреи. Свиты, отвечающие седиментационным мегаритмам, условно показаны как отрезки одинаковой длины на оси абсцисс. Изменение индекса между таухинской и уссурийской свитами показано пунктиром, так как флора ключевской свиты слабо изучена

не только сукцессии наземных фитоценозов, но и эволюция морских организмов отражает изменение условий, и в первую очередь климата. Этот вывод (разумеется, требующий более развернутой аргументации, для которой нет места в рамках настоящей статьи) может служить теоретическим обоснованием корреляции морских и континентальных толщ путем сопоставления клисерий. Анализируя клисерию меловых тафоценозов Сахалина (рис. 2), я высказал предположение, что туфогенная толща бошняковской свиты имеет датский возраст [8]. Такое решение кажется необоснованным зрения традиционной стратиграфии, так как его трудно сравнением с эталонными комплексами растений из морских датских отложений. Однако если учесть, что вымирание многих групп морских организмов на границе маастрихта и дания связано главным образом с похолоданием [45, 54], что сравнительно однообразный и обедненный состав датской фауны также свидетельствует о похолодании и что изотопная палеотермометрия указывает на падение температур к концу мела [13, 27], то положение бошняковской тафофлоры в клисерии приобретает вполне очевидный стратиграфический смысл. Для правильной интерпретации клисерий следует использовать не один метод, как в наших облегченных примерах, а весь комплекс приемов, описанных выше. Результаты интерпретации нередко противоречивы и несвободны от субъективных оценок (разногласия между американскими палеоэкологами иллюстрируют это положение [18, 51, 52]). По-видимому, корреляция при помощи клисерий возможна лишь в сочетании с традиционными методами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вальтер Г. Растительность земного шара. М., «Прогресс», 1968. 2. Вахрамеев В. А., Долуденко М. П. Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии. «Тр. ГИН АН СССР», 1961, вып. 54.

3. Вронский В. А. Пыльца и споры из донных отложений Аральского моря.

ДАН СССР, т. 195, № 5.

4. Гричук М. П. Опыт реконструкции некоторых элементов климата северного полушария в Атлантический период голоцена. В сб.: «Голоцен». М., «Наука», 1969.

5. Дыренков С. А. Количественная оценка степени сложности строения лес-

ных фитоценозов. «Бот. журн.», 1970, т. 55, № 6.

6. Красилов В. А. Типы палеофлористических сукцессий и их причины. «Палеонтол. журн.», 1969, № 3.

7. Красилов В. А. Палеоэкосистемы. «Изв. АН СССР», сер. геол., 1970, № 4. 8. Красилов В. А. Последний этап развития меловой флоры Сахалина (бош-

няковская флора). В сб.: «Вопр. геологии, геохимии и металлогении сев-западн. сектора Тихоокеанск. пояса». Владивосток, 1970.

9. Красилов В. А. К методике реконструкции древних растительных сообществ. «Бюл. МОИП», отд. геол., 1971, т. 46, № 4.

10. Красилов В. А. Палеоклиматы и корреляция нижнемеловых отложений Дальнего Востока и Северной Якутии. «Геология и геофизика», 1971, № 6.

11. Красилов В. А. О совпадении нижних границ кайнозоя и кайнофита. «Изв. АН СССР», сер. геол., 1972, № 3.

12. Меннер В. В. Пространственное значение стратиграфических подразделений. «Бюл. МОИП», отд. геол., 1971, т. 46, № 2.

13. Фойгт Э. К вопросу о стратиграфической самостоятельности датского яру-

са. «Тр. 21 сес. МГК». М., ИЛ, 1963.

14. Шанцер Е. В. О принципах стратиграфического расчленения четвертичной (антропогеновой) системы. В сб.: «Пробл. периодизации плейстоцена». Л., «Недра». 15. Axelrod D. I. The concept of ecospecies in tertiary paleobotany. «Proc. Nat. Acad. Sci.», 1941, vol. 27, No. 12.

16. Axelrod D. I. Climate and evolution in western North America during Middle Pliocene time. «Evolution», 1948, vol. 2, No. 2.

17. Axelrod D. I. The evolution of flowering plants. «Evolution after Darwin», vol. 1. Univ. Chicago Press, 1960.

18. Axelrod D. I., Bailey H. P. Paleotemperature analysis of Tertiary floras.

«Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.», 1969, vol. 6.

19. Bailey I. W., Sinnot. The climatic distribution of certain types of angio-

sperm leaves. «Amer. Journ. Bot.», 1916, vol. 3.

20. Bonnefille R. Analyse pollinique d'un sédiment récent: vases actuelles de la rivière Aouache (Éphiopie). «Pollen et spores», 1969, vol. 11, π° 1.

21. Brooks C. E. P. Climate through the ages. London, 1949.

22. Chaney R. W. Quantitative studies of the Bridge Creek flora. «Amer. Journ. Sci.», 1924, vol. 8.

23. Chaney R. W. Tertiary forests and continental history, «Bull. Geol. Soc. America», 1940, vol. 51.

24. Clements F. E. Plant succession. «Carn. Inst. Wash. Publ.», 1916, vol. 242. 25. Cushing E. J. Late-Wisconsin pollen stratigraphy and the glacial sequence in Minnesota. «Quatern. paleoecology». New Haven, 1967.

26. Dorf E. Paleobotanical evidence of Mesozoic and Cenozoic climatic changes.

«Proc. North. Amer. Paleontol. Conv.», 1969, pt. D.

27. Emiliani C. Isotopic paleotemperatures. «Science», 1966, vol. 154, No. 3751. 28. Engler A. Versuch einer Entwicklunggeschichte der extratropischen florengebiete der Pflanzenwelt, Th. 1, 1879.

29. Faegri K., Iversen J. Text-book of modern pollen analysis. Copenha-

gen, 1950. 30. Fuji N. Fossil spores and pollen grains from the Neogene deposits in Noto Peninsula, Central Japan. «Trans. Proc. Paleontol. Soc. Japan», 1969, No. 76.