

В. А. Красилов
РОЛЬ БЕРИНГИЙСКИХ СВЯЗЕЙ В ФОРМИРОВАНИИ
КАЙНОЗОЙСКОЙ ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ
И СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Берингии принадлежит исключительная роль в теории формирования арктической и, в конечном счете, современной голарктической флоры. Многие авторы считают ее не только важнейшим миграционным трактом, связывающим, по существу, все континенты, но и флорогенетическим центром, откуда новые растительные формации распространялись к югу вследствие общего похолодания.

Идея формирования биоты средних широт северного полушария путем "миграционных волн" с севера восходит к Ж. Бюфону. В XIX веке известный ботаник Аза Грей положил начало сравнительному анализу современных флор Восточной Азии и Северной Америки. Он пришел к выводу, что флора восточной части Северной Америки наиболее близка к азиатской и имеет общее с нею происхождение, в то время как флора западной части этого континента обнаруживает ряд существенных отличий. Грей полагал, что флоры восточных частей Азии и Северной Америки происходят из одного арктического центра. Мигрируя к югу, они вынуждены были отгибать территорию западных штатов, где уже тогда сложились неблагоприятные для них условия.

Теория арктического центра получила активную поддержку палеоботаников. С. Гарднер выдвинул предположение, что ископаемые арктические флоры, которые первооткрыватель О. Геер считал миоценовыми (вследствие сходства с миоценовой флорой Швейцарии и других европейских стран), в действительности имеют эоценовый возраст. Иначе говоря, в Арктике уже к эоцену сложились растительные формации, которые в неогене заняли средние широты. Это предположение согласовывалось с популярной идеей похолодания, прогрессирующего с эоцена (а по мнению таких авторов, как К. Раункиер, с карбона) до наших дней.

Первым высказал критические замечания в адрес гипотезы Гарднера А. Энглер (Engler, 1879–1882). Он пересмотрел также теорию Грея и показал, что флористические различия между западными и восточными районами Северной Америки более позднего происхождения и объясняются дивергенцией относительно гомогенной флоры под влиянием дифференциации климата. Тем не менее А. Энглер в целом принимал концепцию арктического происхождения неогеновой и современной флоры Голарктики. Эта концепция не вызывала серьезных возражений и в первой половине двадцатого века, составляя основу флорогенетических построений А.Н. Криштофовича, Р. Чени и других исследователей. Правда, Чени существенно модифицировал ее, постулируя близкое сходство эоценовой растительности арктических низменностей с того же возраста горной растительностью средних широт. По Р. Чени, эквиваленты миоценовой флоры Орегона в эоцене обитали не только в Арктике, как полагал Гарднер, но и в горах того же Орегона. Следовательно, продвижение арктических формаций к югу осуществлялось главным образом путем вертикальных миграций с возвышенностей в низины (Chaney, 1936).

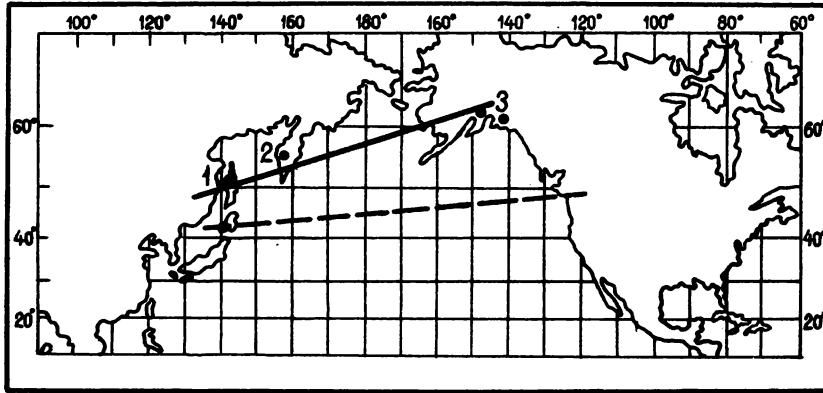
Р. Чени и Аксельрод сформулировали понятие геофлоры (и, в частности, арктической геофлоры) – крупнейшей единицы растительного покрова, сохранявшей основные черты своей структуры в течение многих миллионов

лет. Эти взгляды подверглись критике со стороны С.А. Кейна (Cain, 1944) и Х.Л. Мейсна (Mason, 1947), которые утверждали, что гомогенность арктиотретичной растительности преувеличена, что растительные сообщества изменяются непрерывно (например, современный редвуд имеет мало общего с третичными лесами, где росла секвойя) и что, следовательно, говорить о растительных группировках, устойчивых в течение целых геологических периодов, не имеет смысла. Однако концепция геофлор не предполагает полной тождественности разновозрастных растительных сообществ: они не остаются неизменными, но в течение длительных промежутков времени изменения носят преимущественно флюктуационный характер; на их фоне сохраняются основные структурные элементы, основные доминанты.

В последнее время Дж. Вульф и его коллеги (Wolfe et al., 1966; Wolfe, 1972 и др.) предприняли ревизию концепции арктиотретичной геофлоры с геологических позиций. Существенно уточнен возраст ископаемых флор Арктики. При этом предположение Гарднера об эоценовом возрасте "миоценовых" флор Геера не подтвердилось. Часть из них действительно оказалась миоценовой, как и думал Геер. Другие захоронения имеют палеоценовый (или датско-палеоценовый) возраст. К последним относится флора из классических местонахождений Шпицбергена (мыс Геера, зал. Адвентбей, Кингсбей, "таксодиевый сланец" Грин Харбор и др.), описанная Геером и переизученная А.Г. Натгорстом (Nathorst, 1910-1911), А. Шлемер-Йегер (Schloemer-Jäger, 1958) и С. Манумом (Manum, 1962). Она содержится в светлых песчаниках, залегающих ниже слоев с морской фауной, которую Равн считал позднепалеоценовой - эоценовой. Однако А. Розенкранц и другие исследователи сейчас относят эту фауну к данию - раннему палеоцену (Birkenmajer, 1972). Гренландские местонахождения свиты Агатдал, флору которых описал Б.Е. Кох (Koch, 1963), залегают выше глинистых слоев нижнего дания (свита Кангилия, по Розенкранцу) и, вероятно, имеют позднедатский возраст (Rosenkrantz, 1970). На Аляске флоры Чигник, Чикалун и некоторые другие отнесены к палеоцену (Wolfe, 1972). Дж. Вульф полагает, что они практически не отличаются от палеоценовой флоры серии Форт Юнион Скалистых гор (последняя имеет датский возраст, так как ее нижние слои Кэннонболл в Северной Дакоте содержат морскую фауну раннего дания, но американские авторы обычно включают датский ярус в палеоцен). Эоценовые флоры Аляски также близки к того же возраста флорам средних широт. Отсюда следует, что климатическая зональность в палеогене не была выражена. По Дж. Вульфу, "бесполезно искать в палеоцене теплоумеренный лес, который мог бы считаться прямым предшественником смешанного мезофитного леса" ("It is, in fact, useless to seek in the Paleocene a warmtemperate forest that is a lineal predecessor of the Mixed Mesophytic forest": l.c., p. 227).

Хотя критика концепции арктиотретичной геофлоры в целом справедлива, многие вопросы еще далеко не ясны. В первую очередь это относится к климатической зональности в палеогене. Здесь мы в соответствии с темой статьи ограничимся Северной Пацификой. Р. Браун (Brown, 1962), анализируя состав палеоценовой (датской) флоры Скалистых гор, отмечает, что *Arctocarpus* и *Sinpatotum* были распространены вплоть до центрального Вайоминга, севернее они не встречались. С другой стороны, умеренные гинкго, береза, лещина, клен и калина обычны лишь к северу от границы штатов Колорадо и Вайоминг. Таким образом, уже в пределах западных штатов США намечается климатическая зональность в палеоцене.

Имеются указания на зональные различия между палеогеновыми флорами южных и северных районов Японии. На восточной окраине СССР крупные палеогеновые захоронения известны в Приморье, на Сахалине, Камчатке и Чукотке. Я попытался определить местоположение палеогеновых изофлор (линий, соединяющих гаофлоры одного экологического типа: Chaney, 1940) по обе стороны северной Пацифики и пришел к выводу, что палеоценовые и эоценовые флоры Юго-Западной Аляски, расположенные на 60° с.ш. или нес-



Раннепалеогеновая (сплошная линия) и мезозойская (пунктир) изофлоры в северной Пацифике. Цифрами обозначены основные местонахождения палеогеновых растений на Северном Сахалине (1), Западной Камчатке (2) и Юго-Западной Аляске (3)

кольцо севернее (Чикалун и основные захоронения Равения) лежат на одной изофлоре с палеоцен-эоценовыми флорами Северного Сахалина (район Александровска, около 50° с.ш.) В каменной свите возле устья р. Огородной (южнее Александровска) мною собрана коллекция растений, в которой доминирует *Dryophyllum curticeense* (Wat.) Sap. et Marion — вид, близкий к известному из среднего Равения Аляски *Dryophyllum pugetensis* Wolfe. Здесь имеются также *Byttneriophyllum* ("Alangium") *tiliaefolium* (указывается из нижнего Равения Аляски) и другие теплолюбивые двудольные в сочетании с *Sequoia langsdorfii* (Brong.) Heer, *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Platanus heeri* Lesq., *Ulmus ex gr. longifolia* Unger и др.

Здесь мы, вероятно, имеем наиболее северное на побережье Азии проявление флор, содержащих значительный процент субтропических растений, так как палеогеновая флора Тигильского района Западной Камчатки (рис.) уже совсем иного облика. Имеющаяся в моем распоряжении коллекция (около 1000 экз.) из этого района собрана геологами Камчатского геологического управления из хулгунской, напанской и снатольской свит, которые датируются соответственно палеоценом, ранним эоценом и средним эоценом-олигоценом (Кленов, 1969). Из хулгунской и напанской свит происходят следующие виды (комплекс снатольской свиты я исключаю из обсуждения, так как ее возраст неясен): *Osmunda sachalinensis* Krysht., *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew., *Sequoia langsdorfii* (Brongn.) Heer, *Pseudolarix* sp., *Elatocladus successivus* (Holl.), *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Platanus ex gr. aceroides* Goepf., *Eucommia serrata* (Newb.) Brown, *Ulmus rhamnifolia* Ward, *Planera microphylla* Newb., *Quercus rectinervis* Bors., *Quercus yulensis* Brown, *Castanea intermedia* Lesq., *Dicotylophyllum flexuosum* (Newb.) Wolfe, *Corylus insignis* Heer, *Corylus jeliseevi* Krysht., *Alnus keferstinii* (Goepf.) Unger, *Alnus aff. cappsii* (Holl.) Wolfe, *Alnus schmalhauseni* Grub., *Alnus* sp., *Myrica* sp., *Carya antiquora* Newb., *Pterocarya* sp., *Viburnum whymperei* Heer, *Viburnum cf. beringianum* Krysht., *Dicotylophyllum alaskanum* (Holl.) Wolfe, *Dillenia microdentata* Holl., *Polulus* sp., *Acer arcticum* Heer, *Cissus marginata* (Lesq.) Brown, *Vitis atwoodii* Holl., *Fraxinus yukonensis* Holl., *Pterospermites undulatus* Knowlton. По количеству отпечатков преобладают *Sequoia*, *Trochodendroides*, *Platanus*, *Dicotylophyllum flexuosum*, *Corylus insignis*, *C. jeliseevii*, *Carya antiquora* и *Acer arcticum* Heer.

В тигильской флоре нет тропических или субтропических родов. Ее основу составляют роды, типичные для арктиотретических лесов. Видов с цельнокрайными листьями нет (они характерны для тропических лесов и редки в умеренной зоне северного полушария). В этом тигильская флора резко контрастирует с расположенными севернее флорами Южной Аляски, для которых Дж.

Вульф приводит следующие цифры, характеризующие содержание видов с цельнокрайними листьями: палеоцен – 50%, поздний палеоцен (Чикалун) – около 40%, средний эоцен – 65%, поздний эоцен – 54% с сокращением к концу эпохи до 20%. В других палеогеновых флорах Северо-Востока СССР (Пенжинская губа, оз. Тастах и др.: Криштофович, 1958) есть "Magnolia" и другие листья с цельным краем, но их содержание значительно ниже, чем в палеогене Аляски. Чем же объяснить, что палеогеновые флоры Аляски с субтропическими растениями располагались приблизительно на 10° севернее однотипных флор Восточной Азии и что, следовательно, на Аляске было значительно теплее? Современные геотектонические гипотезы предполагают значительное смещение Аляски в течение кайнозоя. По некоторым реконструкциям (Kienle, 1971, Freedland, Dietz, 1973), Аляска ранее соединялась с островами арктической Канады, служившими источником кластического матерала для ее палеозойских и мезозойских геосинклиналей. Затем Аляска испытала вращение против часовой стрелки, связанное с расширением Канадского бассейна. Не трудно заметить, что эта гипотеза противоречит палеоботаническим данным, так как, располагаясь севернее, Аляска в начале кайнозоя имела бы более холодный климат.

Другие авторы (Jones et al., 1972) постулируют смещение Аляски к северо-западу по трансформным сдвигам. Такое смещение объяснило бы более теплый климат Аляски по сравнению с расположенными в тех же широтах районами Азии. Обратимся, однако, к докайнозойским флорам северной Пацифики. В юре и первой половине мелового периода на севере Азии и Северной Америки были распространены листопадные леса с *Phoenicopsis*. Южнее располагалась область преимущественно хвойных лесов и безлесной растительности с толстоствольными беннеттитами *Cycadeoidea*. Изофлора, ограничивающая с севера область распространения цикадеоидей, протягивается от Северной Японии к границе между США и Канадой (Krassilov, 1972), т.е., пересекая Пацифику с запада на восток, она смещается приблизительно на 5–6° к северу. Таким образом, сдвиг мезозойских изофлор (до предполагаемого дрейфа Аляски) аналогичен палеогеновому. Это можно было бы объяснить смещением к северу всей североамериканской плиты по отношению к Азии. Известно, что цепь Гавайских островов, маркирующая восточный дрейф тихоокеанской плиты, на востоке круго поворачивает к северу, протягиваясь (в виде Императорской гряды) вплоть до Алеутской дуги. Этот изгиб объясняют изменением направления дрейфа тихоокеанской плиты, которая в интервале 60–26 миллионов лет назад двигалась к северу (Jackson et al., 1972). Не исключено, что и североамериканская плита была вовлечена в северный дрейф.

С другой стороны, климатические различия между восточными и западными побережьями океанов существуют и сейчас*. Области максимальных осадков в зоне западного переноса на восточных окраинах континентов располагаются несколько южнее, чем на западных. Засушливые субтропические зоны, как правило, развиваются лишь на западных окраинах (Блютген, 1972). Возможно, что расположение позднемезозойских и кайнозойских изофлор отражает не дрейф континентов, а климатическую асимметрию, усиливавшуюся в течение позднего мезозоя и палеогена в связи с расширением Пацифики.

Приходится признать, что причина климатических различий между азиатской и американской частями Берингии еще не выяснена. Ясно, однако, что Северо-Восточная Азия, где в начале палеогена климат был относительно холодным, могла стать одним из центров формирования арктической геотропической флоры. Подтверждением этому служит "арктический" родовой состав ти-

* Современные изотермы в восточной Пацифике также отклоняются к северу. Однако южная граница хвойных лесов и северная граница тропического леса в Америке расположены южнее, чем в Восточной Азии.

тигельской флоры Камчатки. В то же время она лишена некоторых весьма существенных компонентов арктогетической растительности. Это особенно отчетливо обнаруживается при сопоставлении тигельской флоры с цагайской флорой Амурской области.

Захоронения цагайской флоры расположены в нижнем течении рек Буреи, Зеи и Архары – левых притоков Амура. Они, по данным автора (Красилов, 1970), имеют датский возраст. Как и в тигельской флоре, здесь доминируют *Sequoia*, *Trochodendroides* и *Platanus*. Однако некоторые цагайские сообщества, почти без изменений переходящие в арктогетическую флору, совсем не представлены в тигельских захоронениях. Сюда относятся: 1) волновые и прибрежные сообщества с *Potamogeton*, *Typha*, *Carex*, *Nelumbo*, *Nymphaeites*, *Limnophobium* и *Quereuxia*; 2) леса с болотным кипарисом и ниссой (*Taxodium Nyssa*), позднее распространившиеся по всей Голарктике; 3) плакорные леса из группы *Tiliatum* с разнообразными хвойными – *Pinus*, *Araucaria*, *Libocedrus* и, возможно, *Podocarpus*.

В первом и втором случаях отличия, вероятно, фациальные, а в последнем – флорогенетические. Отсутствие *Tilia* и ее спутников в тигельской флоре компенсируется разнообразием *Fagaceae* и *Betulaceae*, которые в цагайской флоре не представлены или очень редки.

Таким образом, ни Камчатка, ни Амурская область не могут претендовать на роль основного центра формирования арктогетических лесов: как в тигельской, так и в цагайской флоре недостает некоторых важных компонентов последних. Однако эти флоры в известном смысле дополняют друг друга, и, смешав их, мы получили бы почти полный набор доминирующих арктогетических родов. Вероятно, нечто подобное имело место в действительности. Арктогетический лес обладал более сложной структурой, чем его раннепалеогеновые предшественники, и отличался от них также большей гомогенностью. В процессе его формирования объединялись лесные группировки, происходившие из различных флорогенетических центров.

ЛИТЕРАТУРА.

- Блютген И. 1972. География климатов. 1. М., "Прогресс", 428.
- Кленов Е.П. 1969. Тигельское поднятие. В кн.: "Геология СССР". 31, М., "Недра", 104–125.
- Красилов В.А. 1970. Новые данные о цагайских отложениях и их гаофлоре. – Изв. АН СССР, сер. геол., 12, 97–101.
- Криштофович А.Н. 1958. Ископаемые флоры Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Рарыткин. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 8, палеоботаника, вып. 3, 73–124.
- Birkenmajer K. 1972. Tertiary history of Spitsbergen and continental drift. *Acta geol. polon.*, 22, 2, 194–218.
- Brown R.W. 1962. Paleocene flora of Rocky Mountains and Great Plains. *U.S. Geol. Surv. Profess. Papers*, 375, Washington, 119.
- Cain St. A. 1944. *Foundations of plant geography*. Harper and Brothers, N.-Y. – London, 557.
- Chaney R.W. 1936. Plant distribution as a guide to age determination. *J. Wash. Acad. Sci.*, 26, 8, 313–324.
- Chaney R.W. 1940. Tertiary forests and continental history. *Geol. Soc. Am. Bull.* 51, 469–488.
- Engler A. 1879–1882. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florenggebiete seit der Tertiärperiode. Leipzig.
- Freedland G.L., Dietz R.S. 1973. Rotation history of Alaskan tectonic blocks. *Tectonophysics*, 18, 3–4, 379–389.
- Jackson E.D., Silver E.A., Dalrymple G.B. 1972. Hawaiian–Emperor chain and its relation to Cenozoic circumpacific tectonics. *Geol. Soc. Am. Bull.* 83, 601–618.
- Jones D.L., Irwin W.P., Ovenshine A.T. 1972. Southeastern Alaska – a displaced continental fragment? *U.S. Geol. Surv. Prof. Papers*, 860B, B211–B217.

- Kienle J. 1971. Gravity and magnetic measurements over Bowers Ridge and Shirshov Ridge, Bering Sea. *J. Geophys. Res.* 76, 29, 7138–7152.
- Koch B.E. 1963. Fossil plants from the lower Paleocene of the Agatdalen (Angmartussut) area, Central Nugsuaq peninsula, northwestern Greenland. *Medd. om Groenland*, 172, 120.
- Krassilov V.A. 1972. Phytogeographical classification of Mesozoic floras and their bearing on continental drift. *Nature*, 237, 49–50.
- Manum Sv. 1962. Studies in the Tertiary floras of Ellesmere Island, Greenland and Iceland. *Norsk Polarinst. Skrifter*, 125, 127.
- Mason H.L. 1947. Evolution of certain floristic associations in western North America. *Ecol. Monogr.*, 17, 2, 201–210.
- Nathorst A.G. 1910–1911. Beiträge zur Geologie der Baren-Insel, Spitzbergens und der König Karl Landes. *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala*, 10, 261–416.
- Rosenkrantz A. 1970. Marine Upper Cretaceous and Lowermost Tertiary deposits in West Greenland. *Dansk Geol. Forening*, 19, 4, 406–453.
- Schloemer-Jäger A. 1958. Alttertiäre Pflanzen aus flören der Brögger-Halbinsel Spitzbergens. *Palaeontographica*, 104B, 1–3, 39–103.
- Wolfe J., Hopkins D.M., Leopold E. 1966. Tertiary stratigraphy and paleobotany of the Cook Inlet Region Alaska. *U.S. Geol. Surv. Profess. Papers*, 398-A, A1–A29.
- Wolfe J. 1972. An interpretation of Alaskan Tertiary floras. In A. Graham (ed) *Floristics and paleofloristics of Asia and Eastern North America*. Elsevier Publ. Co., Amsterdam, 201–233.

THE ROLE OF BERING LAND CONNECTIONS
IN THE FORMATION OF THE CENOZOIC FLORAS OF EAST ASIA
AND NORTH AMERICA

V.A. Krassilov

Institute of Biology and Pedology Acad. Sci., USSR, Vladivostok

Southward migrations of biota originating at high latitudes were postulated by Buffon and accepted in relation to Holarctic vegetation by Gray, Gardner, Engler, and other authors. Temperate Neogene vegetation – Arcto-Tertiary geoflora – was believed to have formed by southward as well as upland-lowland migrations of preadapted Eocene plant communities (Chaney, 1936, etc.). In the past decade, the validity of the Arcto-Tertiary geoflora concept has been questioned in view of the recent revision of Arctic fossil plant localities. "Eocene" Arctic floras of Gardner have been dated chiefly as Paleocene or Miocene. It was claimed that Paleocene predecessors of mesophytic Neogene forests never existed, and climatic zonation in Paleocene and Eocene was but poorly developed (Wolfe, 1972, etc.). However climatic zonation was evidenced by distribution of Paleocene plants along the Rocky Mountains (e.g., Arctocarpus and Cinnamomum extended to the south from Central Wyoming whereas Ginkgo, Betula, Corylus and Acer spread to the north of Carolina: Brown, 1962) and even more distinctly in northeastern Asia. Subtropical forests with Lauraceae and Dryophyllum have reached North Sakhalin (about latitude 50°) which was situated on the same isoflora (i.e. the line connecting fossil floras of similar ecological aspects Chaney, 1940) as Chickaloon and Ravenian floras of South Alaska (about latitude 60°). Contemporaneous Tygil flora of West Kamchatka dominated by Metasequoia, Trochodendroides, Betulaceae and Juglandaceae (see floristic list in Russian text) was deprived of tropical elements and also lacked species with entire margined leaves. Late Mesozoic isoflora showed similar but lesser (about 5–6°) displacement to the north striking from North Japan to the U.S.A./ Canada state boundary (Krassilov, 1972).

Paleogene plant distribution contradicted the theory of counterclockwise rotation of Alaska (Kienle, 1971; Freeland, Dietz, 1973). The displacement was probably imposed by northward drift of the North American plate or alternatively by climatic asymmetry of the east and west coasts, which increased from late Mesozoic to Paleogene due to progressive spreading of the Pacific Ocean.

The Tygil flora of Kamchatka is believed to be one of the predecessors of the Arcto-Tertiary forests. However it lacks some important elements of the latter, e.g. Tiliaceae, Leguminosae, etc. These elements occur in other contemporaneous temperate floras, e.g. the Tsagajan flora of the Amur province. The complexity of Arcto-Tertiary forests presumable evolved by integration of plant communities from different florogenic sources.