

УДК 561.017:551.763

КРАСИЛОВ В. А.

**ЭВОЛЮЦИЯ ФЛОРЫ В МЕЛОВОМ ПЕРИОДЕ
И НУЖЕН ЛИ КАЙНОФИТ?**

Хронологическое совпадение эволюционных событий в животном и растительном мире имело место как в середине, так и в конце мелового периода и объясняется воздействием на биоту таких факторов, как изменение климата, эвксинизация и последующее развитие психросферы. Позднемеловые растительные группировки не имеют прямых аналогов среди современных. Появление смешанных лесов арктотретичного облика в конце мела знаменует начало эры новой жизни (кайнозой) в мире растений.

В прошлом в любом учебнике исторической геологии можно было прочесть, что этапы эволюции животных и растений не совпадают («закон Потонье») и что для растительного мира нужна своя периодизация, отличная от периодизации, разработанной палеозоологами. Эти убеждения легли в основу выделения «палеофита», «мезофита» и «кайнофита». Я привожу эти названия в кавычках, так как считаю их этимологически неудачными и, по существу, ненужными [6]. Но проблема, конечно, не в названиях, а в возможности периодизации геологической истории по эволюции экологических систем, в которые входят как животные, так и растения.

Я выступил с критикой «закона Потонье» [5] и затем в ряде работ пытался показать, что главные эволюционные события (в частности, на рубеже мела и палеогена) в мире животных и в мире растений совпадают. Только о совпадении событий и можно судить объективно, тогда как оценка их ранга — знаменуют ли они наступление новой эры, периода или эпохи — в значительной степени субъективна. Тем не менее эта оценка должна отражать современный уровень знаний об эволюционных событиях.

В недавно опубликованной статье [4] В. А. Вахрамеев настаивает на сохранении классического варианта границы «мезофита» и «кайнофита» в середине мелового периода, т. е. в соответствии с законом Потонье, хотя сам закон отвергается. Так как середина мела — понятие достаточно расплывчатое (в «средний мел» включают интервал от апта до турона), то возникают вопросы, где же конкретно проходит граница растительных эр и какие события определяют ее? В. А. Вахрамеев не дает прямых указаний на этот счет, но поскольку он наиболее подробно обсуждает вопрос о возрастании роли цветковых в тафоценозах, затем указывает, что надо принимать в расчет не только доминирование, но и скорость эволюции и наконец приводит данные о вымирании голосеменных, можно заключить, что эти три события, т. е. увеличение численности и разнообразия цветковых (1), ускорение их эволюции (2) и вымирание юрско-раннемеловых голосеменных (3), и знаменуют начало новой эры. Рассмотрим их немного подробнее.

Я высказал предположение [14], что цветковые появились в начале мела в цикадофитово-хвойных кустарниковых формациях и позднее проникли во влажные хвойные леса. Вплоть до альба они очень редки. Альбское похолодание привело к вымиранию многих теплолюбивых цикадофитов, и покрытосеменные заняли их место. С этим связано заметное увеличение численности покрытосеменных. В течение позднемеловой эпохи среди них все еще преобладали кустарники и невысокие деревья, росшие по берегам рек и в подлеске коренных хвойных лесов. В. А. Вахрамеев, по-видимому, согласен с такой реконструкцией, так как он пишет о появлении цветковых в цикадофитовых кустарниковых сообществах, их постепенном проникновении в мезофильные леса и о глобальном похолодании в альбе.

Поскольку в среднемиловых флорах покрытосеменные распределены очень неравномерно, датировать начало их доминирования довольно сложно. Я склонен отнести его не к середине, а к концу мела, но в таком спорном вопросе лучше опереться на мнение третьего лица. Дж. Дойл, обобщивший мировые данные по микрофоссилиям и пыльце, пришел к выводу, что покрытосеменные начали «доминировать в большинстве наземных экосистем с середины позднего мела, около 80 миллионов лет назад» [12, с. 365]. Эта дата даже несколько ближе к концу, чем к середине позднемеловой эпохи.

К сожалению, никаких конкретных данных о скорости эволюции цветковых не существует. Можно предположить, что она была наибольшей на начальных этапах, так как к альбу развились уже достаточно сложные репродуктивные структуры [2], общий план которых в дальнейшем уже почти не менялся. В позднемеловую эпоху скорость эволюции, наверное, была достаточно высокой, но, по-видимому, меньшей, чем в палеоцене, когда появилось множество доживших до наших дней преимущественно тропических семейств.

О вымирании голосеменных можно говорить более конкретно, поэтому остановлюсь на этом вопросе немного подробнее. В. А. Вахрамеев отмечает, что он расходится с В. А. Красиловым в оценке масштаба изменения голосеменных при переходе от раннего мела к позднему и приводит следующие данные.

1. Почти все беннеттитовые вымирают. Исключение составляет только *Pterophyllum*, сохранившийся в северной части Тихоокеанского пояса.

2. Вымерли древние цикадовые из группы *Stenis* = *Pseudoctenis*, сократился ареал нильссоний.

3. Исчезают чекановскиевые — *Czekanowskia* в конце раннего мела, *Phoenicopsis* в туроне.

4. Гинкговые (кроме гинкго) вымирают и лишь на Северо-Востоке СССР и в Гренландии доживают до турона.

5. Изменяется состав хвойных.

Районы, где вымирающие группы удерживались в сеномане и туроне, т. е. Восток СССР и Гренландию, В. А. Вахрамеев считает рефугиумами. К этим сведениям необходимы некоторые комментарии:

1. Кроме *Pterophyllum* из верхнего мела известны *Pseudocycas*, подтвержденный кутикулой (Гренландия), *Zamites* (серии Нанаймо, кампан Канады, Изуми, сенон Японии), *Zamiophyllum* (Оараи, маастрихт — даний, Япония), *Dictyozamites* (петрозуйевская свита, сеноман Приморья), *Otozamites* (коркинская серия, сеноман Приморья, серия Кудзи, сантон — кампан, Япония). Кроме того, *Pseudocycas* без кутикулы описан из свиты Данвеган Канады и других мест [7, 9, 10, 15, 16, 19, 20]. Мы видим, что родовой состав беннеттитовых по сравнению с ранним мелом почти не сократился.

2. Находки *Stenis* в верхнем мелу можно поставить под сомнение из-за разногласий в определении возраста вулканогенных толщ Северо-Востока СССР, но *Pseudoctenis* обильно представлен во флоре Нанаймо (кампан) Канады [9]. Ареал позднемеловых нильссоний включал Восток СССР, Японию, Центральную Европу, Гренландию и Канаду. Кроме того, из верхнего мела Японии описан *Zamiopsis* — характерный элемент мезозойского цикадофитового комплекса [20].

3. *Czekanowskia* с типичным для этого рода строением кутикулы описан из свиты Омичидани (турон — нижний сенон), Япония [13].

4. Древние гинкговые мезозойского облика в позднем мелу представлены *Sphenobaiera* (гребенкинская флора, верхний сенон бассейна р. Анадырь) и *Baiera* (гинтеровская свита бухты Угольной, свита Данвеган в Канаде) [3, 8, 10].

5. Хвойные, продуцировавшие пыльцу *Classopollis*, а также *Podozamites* еще обычны вплоть до турона.

Отмечу также, что кейтониевые, типично мезозойская группа, доживают до сенона. Большая часть находок древних голосеменных, как справедливо отмечает В. А. Вахрамеев, приурочена к верхнемеловым отложениям

Востока СССР и Гренландии. Это, однако, еще не означает, что здесь находились рефугиумы: для огромной территории Востока СССР, пересекающей по крайней мере три климатические зоны мелового периода, подобное предположение маловероятно. Стоит обратить внимание на то обстоятельство, что именно в этих двух регионах поздне меловые флоры изучены с применением кутикулярного анализа [6, 16, 19], который особенно важен для определения голосеменных.

Эти уточнения, конечно, не означают, что флора на рубеже раннего и позднего мела не изменилась. Напротив, изменения были очень серьезными, как и изменения фауны. В течение позднего альба — сеномана пришли в упадок цикадофитовые кустарниковые формации и феникопсисовые летнезеленые леса. Их заместили секвойевые леса с лавролистными и платанолистными покрытосеменными. В туроне сформировался типичный поздне меловой комплекс хвойных и покрытосеменных. Однако эти группировки несопоставимы с кайнозойскими и характерны только для позднего мела. Они, как мы видели, включали немало родов, унаследованных от юры и раннего мела. Все эти роды вымерли к концу маастрихта. Тогда же широко распространились смешанные леса аркто третичного облика из *Trochodendroides*, *Metasequoia*, *Taxodium*. Это событие логично считать началом «новой жизни» — кайнозоя в мире растений.

Мнение, что растительный мир мало изменился на рубеже мела и палеогена, настолько укоренилось, что его трудно поколебать с помощью фактов. За рубежом нередко ссылаются на работы американского палеоботаника Л. Хикки, не обнаружившего существенных отличий между поздне меловой и раннепалеоценовой флорами запада США (датский ярус почти во всех странах давно включают в палеоцен). Когда я опубликовал данные о резкой смене флоры на границе маастрихта и дания на Сахалине, Хикки написал мне, что в умеренных широтах так и должно быть, зато в тропиках переход был постепенным. Но в Камеруне раннепалеоценовая флора, как выясняется, имела мало общего с меловой [17].

Не менее спорно утверждение, что вымирание в конце мела затронуло лишь морскую биоту, тогда как наземная, «за исключением динозавров», почти не пострадала. Я не думаю, что о динозаврах можно говорить как об исключении. К тому же вымерли не только они, но и наиболее многочисленные в мелу группы сумчатых [11], а также по крайней мере два подкласса птиц [21]. Обновление энтомофауны в конце раннего мела естественно объяснить появлением цветка. Что же касается маастрихта и дания, то, по словам В. В. Жерихина, «насекомые этого времени изучены недостаточно» [4, с. 136].

Констатации совпадения смен морской и наземной биоты, конечно, недостаточно, надо попытаться объяснить его. Опуская детали, можно так суммировать события середины мелового периода:

1. Широкое распространение аноксии в краевых морях и океанах, по-видимому, связанное с трансгрессиями и сглаживанием климатической зональности [18]. Вымирание групп бентоса, чувствительных к дефициту кислорода. Распространение менее чувствительных иноцерамов.

2. Резкое увеличение фитомассы планктона (начавшееся в апте) и косвенно связанное с аноксией: на дне накапливалось огромное количество органики, которая затем апвеллингом выносилась в приповерхностные воды.

3. Нефтеобразование, обусловленное (1) и (2).

4. Распространение влажных хвойных лесов, которым ровный климат давал преимущество над другими типами растительности. Снижение продуктивности растительности в целом (из-за недостатка CO_2 , поглощаемой фитопланктоном?).

5. Почти полное прекращение углеобразования в связи с (4).

6. Смена лимнофауны, очевидно, в связи с (4), так как озерные беспозвоночные питаются растительным детритом.

В конце мелового периода происходило следующее:

1. Регрессии, похолодание, образование психросферы (развитие океанической циркуляции).

2. Падение продуктивности планктона — фундамента трофической пирамиды — и распространение импульса вымирания по пищевым цепям. Вымирание групп бентоса (иноцерамы), приспособившихся к частичной аноксии.

3. Временное прекращение нефтенакпления в связи с (1) и (2).

4. Повышение продуктивности наземной растительности и возобновление углеобразования: на практике границу мела и палеогена во многих континентальных разрезах проводят по появлению углей или лигнитов.

5. Распространение летнезеленых лесов, вытесняющих другие типы растительности.

6. Вымирание крупных животных, связанных с нелесной растительностью, способной к быстрой регенерации после выедания.

7. Вымирание мелких животных, питающихся падалью, вследствие (6).

Разумеется, это лишь сугубо предварительная схема, все положения которой в той или иной степени спорны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вахрамеев В. А. Развитие флор в средней части мелового периода и древние покрытосеменные. — Палеонтол. ж., 1981, № 2, с. 3–14.
2. Вахрамеев В. А., Красилов В. А. Репродуктивные органы цветковых из альба Казахстана. — Палеонтол. ж., 1979, № 1, с. 121–128.
3. Ефимова А. Ф., Терехова Г. П. О возрасте гинтеровской свиты в бухте Угольной. — В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР, 1966, № 19, с. 63–76.
4. Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 198 с.
5. Красилов В. А. О совпадении нижних границ кайнозоя и кайнофита. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1972, № 3, с. 9–15.
6. Красилов В. А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 183 с.
7. Ояма Т. Ископаемые растения из префектуры Ибараки, 4. — Bull. Fac. Liberal Arts Ibaraki Univ. (Natur. Sci.), 1960, № 11, p. 53–73.
8. Филиппова Г. Г. Палеоботаническая характеристика континентальных отложений сеномана среднего течения р. Анадырь. — Докл. АН СССР, 1978, т. 239, № 1, с. 165–168.
9. Bell W. A. Flora of the Upper Cretaceous Vancouver Group of Vancouver Island, British Columbia. — Mem. Geol. Surv. Can., 1957, № 293, p. 1–84.
10. Bell W. A. Upper Cretaceous floras of the Dunvegan, Bad Heart and Milk River Formations of western Canada. — Bull. Geol. Surv. Can., 1965, № 94, p. 1–76.
11. Clemens W. A. Origin and early evolution of Marsupials. — Evolution, 1968, v. 22, № 1, p. 1–18.
12. Douyle J. A. Origin of angiosperms. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1978, v. 9, p. 365–392.
13. Kimura T., Ohana T. *Czekanowskia nipponica* sp. nov. from the Upper Cretaceous Omichidani Formation, Ishikawa Prefecture in the Inner Zone of Central Japan. — Proc. Jap. Acad., v. 54, ser. B, N-10, p. 595–600.
14. Krassilov V. A. (Красилов В. А.) Mesozoic plants and the problem of angiosperms ancestry. — Lethaia, 1973, v. 6, p. 163–178.
15. Matsuo H. Plant fossils from the Izumi Group (Upper Cretaceous) in the Izumi Mountain Range, Kinki District, Japan. — Ann. Sci. Coll. Liberal Arts, Kanazawa Univ., 1966, v. 3, p. 67–74.
16. Nathorst A. G. Paläobotanische Mitteilungen. Pseudocycas, eine neue Cycadophyten-Gattung aus dem Cenomanien Kreideablagerungen Grönlands. — Kgl. sven. Vetenskapsakad. handl., 1907, B. 42, № 5, S. 1–16.
17. Salard-Chenoldaeff M. Palynologie Maastrichtienne et Tertiaire du Cameroun. Resultats botanique. — Rev. Palaeobot. Palynol., 1981, v. 32, p. 401–439.
18. Schlanger S. O., Jenkynns H. C. Cretaceous oceanic anoxic events: causes and consequences. — Geol. en Mijnbouw, 1976, v. 55, № 3, 4, p. 179–184.
19. Seward A. C., Conway V. M. Additional Cretaceous plants from western Greenland. — Kgl. sven. Vetenskapsakad. handl., 1935, B. 35, S. 1–51.
20. Tanai T. Late Cretaceous floras from the Kuji District, northeast Honshu, Japan. — J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., 1979, ser. 6, v. 19, № 1, 2, p. 75–136.
21. Walker C. A. New subclass of birds from the Cretaceous of South America. — Nature, 1981, v. 292, p. 51–53.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР
Владивосток

Поступила в редакцию
16.XI.1981