ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1969 № 3

УДК 56.074.6

В. А. КРАСИЛОВ

ТИПЫ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКИХ СУКЦЕССИЙ И ИХ ПРИЧИНЫ

Предлагается различать палеосукцессии тафогенные, связанные с изменениями в ходе процессов транспортировки и захоронения растительного материала, и ценогенные, обусловленные эволюцией и миграцией флор. К тафогенным относятся палеосукцессии, связанные с избирательным характером захоронения, обусловленные различной транспортабельностью и прочностью остатков растений. Литификационные палеосукцессии определяются постседиментационными процессами.

Ценогенные палеосукцессии, связанные с эволюционными процессами, предложено называть мутационными. Миграционные палеосукцессии, вызванные изменениями в распространении сообществ, по определяющему эти изменения фактору делятся на топогенные (обусловленные развитием рельефа), эдафогенные и климатогенные. Кроме того, выделяются фенологические палеосукцессии, связанные с сезонными явлениями.

В наши дни разработка детальной стратиграфии требует в дополнение к традиционным методам углубленных палеоэкологических исследований. Особенно важно выяснение причин смен палеофлористических комплексов во времени и пространстве. Эти смены мы называем палеосукцессиями (как будет показано далее, они далеко не всегда отвечают сукцессиям сообществ). Известно, что каждый слой с остатками растений сменяется в разрезе слоем, который: а) не содержит растений; б) содержит преимущественно другие растения; в) содержит преимущественно те же растения, но в иных количественных соотношениях; г) содержит преимущественно те же растения, но их остатки имеют иную сохранность, частоту встречаемости или ориентировку по отношению к элементам слоистости. Необходимо отделить изменения палеофлористических комплексов, отвечающие реальным сукцессиям древней растительности, от тех, которые связаны в основном с условиями захоронения, установить, отражают ли они эволюционное развитие флоры или лишь миграционные процессы, выяснить, имеют ли причины сукцессий локальное или общее значение и в какой мере их можно использовать для биостратиграфической корреляции. Мы различаем два основных типа палеосукцессий — тафогенный и ценогенный.

I. ТАФОГЕННЫЕ ПАЛЕОСУКЦЕССИИ

К этому типу относятся палеосукцессии, обусловленные в основном изменением условий захоронения. Связь ископаемых растений с определенными фациями может быть первичной (для растений, захороненных in situ) или вторичной. Общеизвестные примеры первого явления —

стигмариевые слои в палеозойских угленосных толщах, юрские «Equisetites-beds» (Harris, 1952) и др. Остатки плавающих водных растений часто рассматривают как погребенные in situ, хотя это едва ли отвечает действительности: те из них, которые обитают в пойменных водоемах, переносятся полыми водами (для Trapa, например, это один из способов размножения) и захороняются аллохтонно в русловых фациях (Сукачев, Соколовская и Банникова, 1968). Вторичная связь с фациями особенно очевидна для спор и пыльцы, которые ведут себя как седиментационные частицы (Groot, 1966) и сортируются транспортирующей средой в соответствии с удельным весом и отношением поверхности к объему. Связь споровых комплексов с фациями отражена в «петрографическом законе для спор» Р. Потонье: «Каждому компоненту полосчатого угля, каждой разновидности данного компонента и вообще каждому колебанию фаций в отложениях, содержащих спороморфы, отвечает один единственный палинокоинум» (Potonié, 1952, стр. 30). Это правило было обнаружено первоначально при изучении углей: еще Г. Потонье показал, что кеннель и дюрит содержат аллохтонные споры, а витрит и клярит — главным образом гипоавтохтонные (т. е. продуцируемые растениями, произраставшими в непосредственной близости от места захоронения). Смена палинологических комплексов (палинокоинумов) в полосчатом угле — пример тафогенной палеосукцессии.

Трудно установить, кто первый выделил автохтонные и аллохтонные комплексы макроостатков, однако уже в работах, относящихся к середине прошлого века (например, Weber, 1852), такое разграничение выступает вполне отчетливо.

В аллювиальных толщах ритмическая смена фаций в разрезе и соответствующая ей тафогенная сукцессия находит наиболее естественное объяснение в гидродинамических особенностях потока (Шанцер, 1951). Миграция русла приводит к ритмическому чередованию в разрезе грубозернистых осадков стрежневой части русла, прирусловых отмелей, русловых валов и тонкозернистых осадков стариц, пойменных озер и болот. Соответственно чередуются два основных типа палеофлористических комплексов — гипоавтохтонный, отвечающий растительности поймы, и аллохтонный, включающий остатки рипарийных (обитающих по берегам водотоков) видов и растительность склонов. Для выявления этих комплексов необходим тщательный тафономический анализ. Методика такого анализа разработана школами Р. Потонье (связь комплексов с фациями) и Р. Чени (количественный анализ комплексов); мы намерены рассмотреть ее в специальной работе, здесь же ограничимся только немногими примерами. Тафогенная сукцессия отчетливо устанавливается в нижнемеловых отложениях Приморья. Возле с. Константиновка к угольным пластам приурочены обильные остатки листьев Cladophlebis frigida и Nilssoniopteris rhitidorachis, а также стебли и семена, вероятно принадлежащие последнему растению. В процессе комплексной мацерации обнаружены многочисленные мелкие фрагменты веточек Athrotaxites berryi и листья Cephalotaxus. Эти хвойные, видимо, росли на относительно сухих участках болота или в обрамлявшем его лесу. В целом комплекс гипоавтохтонный, хотя и не монотопный (термин И. А. Ильинской), так как здесь несомненно представлены растения различных биотопов. Мы вообще сомневаемся в существовании монотопных комплексов, особенно если учитывать не только крупномерные, но и более мелкие остатки (споры, семена и др.). Совсем иной комплекс содержится в песчаниках, слагающих нижнюю часть угленосного ритма. К ним приурочено известное местонахождение крупных жестких листьев Zamiophyllum ivanovii, а также Zamiophyllum buchia-

num, Subzamites и Nilssonia. Аллохтонный характер комплекса подчеркивается отсутствием папоротников.

В разрезе верхнего мела Сахалина возле пос. Мгачи содержатся комплексы нескольких типов:

1. Автохтонный, состоящий из Hepaticites yabei: вероятно, слоевища этого вида, подобно многим современным водным печеночникам, интенсивно росли на обнажившихся участках илистого дна и захоронялись in situ.

2. Субавтохтонный, связанный с углистыми алевролитами и аргиллитами, насчитывающий 20 видов, причем около 80% из 1000 экз. приходится на долю Sequoia (побеги и стробилы), Trochodendroides, Sassafras, Protophyllocladus и Araucarites.

3. Субавтохтонный того же типа, что и предыдущий, но с преобладанием Bauhinia.

4. Аллохтонный, связанный с песчаниками и бедными гумусовым веществом озерными алевролитами, состоящий из крупных, прочных листьев Platanaceae, Nilssonia, Protophyllocladus, Gleichenites и побегов Elatocladus.

5. Аллохтонный (?), состоящий почти исключительно из розеток и изолированных листьев водного растения Quereuxia, изобилующих в отдельных прослоях алевролитов.

Эти пять типов далеко не исчерпывают всего многообразия установленных в позднемеловой флоре Сахалина ориктоценозов, но в данном разрезе они в основном определяют характер тафогенной сукцессии.

Еще один пример — чередование субавтохтонных и аллохтонных комплексов в цагаянских отложениях р. Буреи. Первые представлены здесь ассоциацией Glyptostrobus — Trochodendroides, вторые — несколькими типами, из которых наиболее отчетливую связь с русловыми фациями (грубозернистыми песчаниками) обнаруживает ассоциация Grewiopsis («Viburnum» nordenskioldii) — Trochodendroides.

Иными причинами обусловлена тафогенная сукцессия при чередовании морских и континентальных отложений. Спорово-пыльцевые комплексы дельтовых отложений отвечают элементам растительности всего дренажного бассейна (Groot, 1966), тогда как в континентальных водоемах постоянно преобладает субавтохтонный компонет. Споровый дождь над шельфом, по многим наблюдениям, состоит в основном из миоспор растений, занимающих возвышенности. Этим, вероятно, объясняется обилие пыльцы Florinites в морском карбоне (Chaloner, 1958; Neves, 1958) при незначительном ее содержании в угольных пластах. В одном из первых палеоэкологических исследований, посвященных наземным растениям, подробно описан аллохтонный комплекс («drifted plant beds»), отражающий состав растительности склонов (в основном гинкговые) в дельтовых среднеюрских отложениях Йоркшира (Black, 1929). В. Готан и О. Гимм выделили в палеозойской флоре Центральной Европы углеобразующие (субавтохтонные) комплексы с пекоптеридами, каламитами, Sphenophyllum и другими и неуглеобразующие (аллохтонные) с каллиптеридами и Walchia (Gothan und Gimm, 1930). В. Реми указывает находки последнего комплекса совместно с морскими моллюсками (Remy, 1953). В палеозое Северной Америки доминантами плакорной растительности были Walchia, Dichophyllum и Taeniopteris (Cridland and Morris, 1963). Эти растения обычно находят в морских отложениях, где их остатки захоронялись, когда море подступало к склонам возвышенностей. Такие же условия захоронения описаны для хвойного Cheirolepis из лейаса Англии (Harris, 1957). Т. Гаррис полагает, что остатки растительности склонов обычно теряются в массе остат-

ков дельтовых растений и становятся более заметными только когда море затопляет прибрежную равнину (Harris, 1952). Таким образом, тафогенная сукцессия при чередовании прибрежно-морских и континентальных фаций в ряде случаев определяется разным соотношением аллохтонных и гипоавтохтонных захоронений. С. Н. Наумова считает возможным разграничение комплексов трансгрессивной и регрессивной части разреза прибрежно-морских осадков. Первые включают в основном миоспоры прибрежных растений, вторые (ландшафтно-фитоценологические) дают более полное представление о составе растительности (см. Жижченко, 1968). Эта закономерность, установленная при изучении девонских миоспор, едва ли имеет всеобщее значение.

Крупные перестройки растительности нередко сопровождаются изменением гипсометрического уровня обитания сообществ. При этом сообщества возвышенностей, известные в предыдущий период из редких аллохтонных захоронений, занимают низины и поставляют материал для автохтонных захоронений. Здесь мы имеем переход тафогенной палеосукцессии в ценогенную, анализ которого приобретает первостепенное значение для стратиграфии. Такой переход, вероятно, сопровождал развитие ксерофитных сообществ перми (Cridland and Morris, 1963) и распространение первых цветковых растений. С другой стороны, тафогенные палеосукцессии нередко «симулируют» ценогенные. Например, позднемеловые — палеогеновые отложения Зее-Буреинской впадины содержат несколько горизонтов с флорой. Флора Буреинского Цагаяна, о которой мы уже говорили, имеет позднемеловой возраст (Криштофович и Байковская, 1966). Вышележащая угленосная толща содержит флору в целом еще цагаянского облика, а в надугленосных отложениях, в 7—12 *м* выше верхнего пласта угля обнаружена райчихинская «ксерофитная» флора. Т. Н. Байковская (1956) относила флору угленосной толщи к датскому ярусу позднего мела, а райчихинскую — к палеогену, объясняя резкую смену комплексов изменением климата и наличием разделяющего их скрытого перерыва в осадконакоплении. Во время полевых исследований, проведенных нами совместно с В. В. Федотовым, возникла иная интерпретация этой сукцессии: в глинах, образующих кровлю верхнего пласта угля, содержится субавтохтонный комплекс с Woodwardia и другими папоротниками. Райчихинская флора, приуроченная к очень тонким глинистым прослойкам в песчаной толще, состоит в основном из рипарийных растений: обилие листьев Salix создает впечатление «узколистности» флоры, многочисленны также листья и плоды Ulmaceae. Таким образом, сукцессия здесь в значительной степени носит тафогенный характер.

Избирательные тафогенные палеосукцессии. К этому типу относятся сукцессии, связанные не с различием в исходном материале, а с дифференциацией остатков при переносе. Растения и их органы (исключая сперматозоиды споровых и низших голосеменных) не обладают способностью к активному передвижению. Они перемещаются пассивно: а) под действием специальных механизмов для рассеивания (элатеры, скручивающиеся створки спорангиев, перистом мхов, «взрывное» вскрывание плода) и б) ветром и реками (во взвешенном состоянии и путем перекатывания), поверхностным стоком дождевых вод, оползнями, береговыми и дрейфовыми морскими течениями, суспензионными потоками, айсбергами, животными. Различная способность органов к перемещению этими средствами показана на многочисленных примерах в сводке Н. Ридли (Ridley, 1930). Так, 60% плодов и семян растений Британских островов сразу же тонут в воде или плавают не более нескольких дней, 25% плавают месяц и более, 15% — более шести месяцев.

Дальность переноса зависит от отношения веса органа к объему, поверхности к объему, наличия специальных приспособлений для полета (выросты, опушенность), плавания (выросты, воздушные камеры), заякоривания (бугорчатая, папиллозная, ребристая поверхность), защиты от гниения под действием морской воды (механическая прочность, полированная поверхность некоторых плодов, распространяемых течениями), прикрепления к животным. Эти приспособления, как и другие признаки, подвержены эволюционным изменениям. Например, палеозойские мегаспоры благодаря крупным размерам (до 11 *мм*), наличию экваториального пояса анастомозирующих волосков, увеличивавших поверхность и задерживавших пузырьки воздуха (Triletes ramosus Arnold), якореобразному тетрадному рубцу (Lagenicula) были лучше современных приспособлены к переносу водой (Potonie, 1953). Сортировка при переносе сильно сказывается на составе пыльцевых комплексов: например, количество пыльцы Pinus постоянно оказывается сильно завышенным (по сравнению с ролью этого хвойного в растительном покрове) в связи с ее летучестью (Пьявченко, 1968) и плавучестью (Nichols, 1967). Напротив, иногда отмечается полное отсутствие в некоторых пробах пыльцы доминантов растительного покрова, если их способность к переносу невелика (Agathis и Libocedrus в донных пробах возле берегов Новой Зеландии: Коренева, 1964; Larix в поверхностных пробах лиственничной тайги Якутии: Шахова и Колпаков, 1966).

По данным Е. В. Кореневой (1964), проба, взятая в 70 *км* от берега Новой Зеландии, содержит спор 44%, пыльцы хвойных 44%, пыльцы покрытосеменных 12%, а в 200 *км* от берега — спор 57%, пыльцы хвойных 32%, пыльцы покрытосеменных 11%. Глубоководные илы обычно содержат только споры, что объясняется их высокой транспортабельностью и прочностью оболочки. К востоку от острова пробы более насыщенные, чем к западу, что объясняется преобладанием западных ветров. Ясно, что в этих условиях изменение силы или направления ветров может быть причиной сукцессии комплексов миоспор в донных осадках так же, как скорость осадконакопления и морские течения (Traverse and Ginsburg, 1966). При анализе спорово-пыльцевых спектров в дельтовых отложениях Нила обнаружено, что их состав (количество аллохтонной пыльцы) зависит от колебаний дебита воды в Ниле, присоединения к его дренажному бассейну новых водотоков (Soad and Sami, 1967). М. Дэвис (Davis, 1967) также указывает, что изменения в дренажной системе могут изменить состав миоспор, симулируя изменение растительности. Мы ограничились здесь палинологическими примерами, но почти в каждом местонахождении листовой флоры выше или ниже основного флороносного слоя можно встретить слой с той же, но обедненной флорой и явно выраженным преобладанием прочных листьев.

Чередование туфогенных и нормально-осадочных пород в толще с растительными остатками само по себе может быть причиной палеосукцессии. Как показали специальные исследования, проведенные Р. Чени в районе действующего вулкана (Chaney, 1938), извержения способствуют образованию захоронений, в которых растительность отражена более полно, чем в захоронениях другого типа. С. В. Мейен (устное сообщение) объясняет присутствие растений молодого облика в корвунчанской флоре Тунгусского бассейна тем, что она содержится в туфогенных породах, где более вероятно захоронение растений возвышенностей, принадлежавших эволюционно прогрессивным для того времени группам. Те же особенности захоронения в туфах, возможно, являются одной из причин «молодого» облика позднемеловой тахобинской флоры Приморья, содержащей больше представителей Ulmaceae и Betulaceae (ассоции-

рующих здесь с реликтовой Nilssonia), чем приблизительно одновозрастные флоры других районов, связанные с нормально-осадочными породами.

Литификационные палеосукцессии, также относящиеся к типу тафогенных, связаны с изменением состава погребенных растительных комплексов в ходе диагенеза.

Немаловажный вопрос о причинах отсутствия остатков растений, кажется, впервые специально рассмотрен в статье Г. Браш (Brush, 1966). Однако еще в 1916 г. один из основоположников палинологии Леннарт фон Пост пояснил, что торф, аэрируемый во время образования (лесной торф, торф из корней Carex и др.), содержит лишь редкую пыльцу, наиболее стойкую по отношению к окислительным процессам, тогда как в озерной гиттии и сфагновом торфе пыльца сохраняется гораздо лучше (Post, 1967). Установлено, что оболочки миоспор разрушаются не только при окислительных, но и при восстановительных процессах. Кроме того, большое количество погребенных миоспор уничтожается бентосом — илоядами, проникающими на несколько десятков сантиметров в глубь осадка, и др. Переотложение осадков течениями, перемешивание под действием выделяющихся газов, придонного льда, животных существенно отражается на составе комплексов и может быть одной из причин палеосукцессии (Nichols, 1967).

Таким же образом постседиментационные процессы влияют на состав комплексов, состоящих из крупномерных фитолейм. Нередко в породах встречаются уже отмацерированные кутикулы. Т. Гаррис полагает, что такие кутикулы подверглись переотложению (Harris, 1965—1966). Возможно также, что они окислены грунтовыми водами. Различная устойчивость растительных тканей по отношению к естественной мацерации хорошо видна на примере фитолейм из верхнеюрских отложений р. Буреи, обнаруженных в тонком слое алевролита (Красилов, 1967а). Наиболее многочисленны здесь следующие остатки:

1. Листостебельные мохообразные — светло-желтые, прозрачные.
2. Слоевища печеночника — темно-коричневые, слабо просвечивающие.
3. Спорангии осмундового папоротника — черные или темно-коричневые, непрозрачные или слабо просвечивающие.
4. Спорангии циатейного папоротника — черные, непрозрачные.
5. Перышки осмундового папоротника — светло-коричневые или желтые, прозрачные.
6. Побеги и листья Elatides — обычно черные, непрозрачные, реже только кутикула — бесцветная или светло-желтая, прозрачная.

При большей интенсивности или длительности окислительных процессов из этого комплекса, видимо, были бы исключены фитолеймы листостебельного мохообразного и перышки осмундового папоротника. Различную сохранность фитолейм Elatides можно объяснить различным состоянием остатков до захоронения. Высохшие и свежие листья обладают неодинаковой устойчивостью. Мы заметили также, что поражение грибами влияет на устойчивость тканей.

При разрушении фитолеймы растительные остатки (в том числе споры и пыльца) сохраняются в минерализованном или инкрустированном виде. Заметим, что так называемые отпечатки обычно представляют собой не механический оттиск на породе, а инкрустацию — результат химического взаимодействия погребенного растения с иловыми или грунтовыми водами. Нетрудно убедиться, что «отпечатки», как правило, отличаются от окружающей породы по структуре и (или) цвету. Неинкрустированные остатки после разрушения фитолеймы обычно не остав-

ляют никакого следа в породе. Инкрустирующим (или минерализующим) материалом служат кремнезем, кальцит, доломит, соединения железа и марганца, каолин и, вероятно, другие глинистые минералы. Растительные остатки, неравномерно распределенные в донных осадках морских и пресноводных водоемов, изменяют состав иловых вод, вызывают миграцию многих элементов, причем обогащенный органическим веществом слой превращается в «ловушку» для Fe, Mn и некоторых других элементов (Севастьянов, 1968). Избирательный характер фоссилизации здесь зависит как от состава осадков и иловых вод, так и от состава, консистенции и общей массы погребенных остатков. Здесь важно подчеркнуть один момент: при равных прочих условиях каждое растение имеет больше шансов подвергнуться инкрустации и сохраниться в слое, богатом растительными остатками, чем в слое, бедном ими.

Случайные палеосукцессии. Известно, что комплекс ископаемых растений — выборка из материнской популяции, далеко не полно отражающая ее состав, причем захоронение тех или иных растений в немалой степени результат случайности. Поэтому нельзя не учитывать, что сукцессия комплексов (особенно не очень богатых) может быть связана не только с действием различных тафономических и биологических процессов, но и со случайным характером захоронения.

II. ЦЕНОГЕННЫЕ ПАЛЕОСУКЦЕССИИ

Сюда относятся палеосукцессии, отвечающие: а) сезонным явлениям; б) появлению новых групп в ходе эволюции растительного мира; в) перегруппировке или изменению пространственного размещения сообществ. Соответственно мы выделяем палеосукцессии фенологические, мутационные и миграционные (два последних термина используются приблизительно в том же значении в фациальном анализе).

А. МУТАЦИОННЫЕ ПАЛЕОСУКЦЕССИИ

Здесь мы можем лишь поставить вопрос о выделении мутационных палеосукцессий, так как при описании захоронений новой группы растений обычно не находят звеньев, связывающих ее с существовавшими ранее группами. Складывается впечатление, что имеет место не мутационная, а миграционная палеосукцессия, что эта новая группа уже прошла длительный путь эволюции, не оставивший следов в геологической летописи по следующим причинам: 1) новая группа сначала была слишком малочисленна; 2) она развивалась на исчезнувших территориях (Арктический бассейн, погрузившиеся части Гондваны, Атлантида и т. д.) или на возвышенностях; 3) ее становление сопровождалось миграцией. Эти причины вполне реальны, но есть еще одна — субъективная — недооценка возможности скачкообразного появления новых групп путем таких распространенных в мире растений явлений, как неотения, удаленная гибридизация, изменение уровня плоидности. Мы полагаем, что с уточнением наших представлений об основных закономерностях эволюционного процесса удастся выявить конкретные палеосукцессии этого типа.

Б. ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ПАЛЕОСУКЦЕССИИ

Причиной палеосукцессий могут быть сезонные ритмы в жизнедеятельности растений: осенний листопад, весеннее цветение и пыльцевой дождь, осенне-зимнее рассеивание семян и плодов. Сезонные явления выражены не только в умеренных, но и в тропических лесах, хотя и в

ослабленном виде (Foggie, 1947). Обычно предполагается, что слой с растительными остатками образовывался в течение длительного времени, но нередки и такие захоронения, возникновение которых целиком относится к одному сезону. Еще О. Геер при изучении миоценовой флоры Швейцарии пытался установить, к какому сезону относятся слои с теми или иными остатками. Так, слои с плодами Podogonia и остатками муравьев он определял как летние (Heer, 1864—1865). В дальнейшем такого рода исследования проводились в основном только при изучении четвертичных ленточных глин (Стелле, 1966; Anderson, 1960). Однако работы, подобные той, которую проделали Маклерой и Р. Андерсон при изучении слоистости олигоценовых озерных отложений Флориссант (McLeroy and Anderson, 1966), убеждают в возможности выявления фенологических палеосукцессий и в более древних отложениях (см. также Мейен, 1967). Годичные ритмы в свите Флориссант образованы чередующимися слоями диатомита и сапропелита. Первые отвечают весеннему максимуму продуктивности диатомей и содержат также много пыльцы хвойных. Вторые — преимущественно осенние образования с обильными остатками листьев и насекомых.

В. МИГРАЦИОННЫЕ ПАЛЕОСУКЦЕССИИ

В. Н. Сукачев (1958) указывает, что изменения растительности и биогеоценоза в целом могут быть следствием изменения одного или нескольких компонентов последнего (т. е. растительности, климата, почвы, животного населения, микроорганизмов). Такие сукцессии называются эндогенными, тогда как внешние по отношению к биогеоценозу воздействия вызывают экзогенные изменения. Однако значение этих терминов не вполне ясно: в некоторых случаях В. Н. Сукачев (1964) называет эндогенными факторами биогенные, а экзогенными — абиогенные, включая и климат, который является компонентом биогеоценоза. Очевидно, наиболее существенным является разграничение сукцессий, отражающих автогенные и индуцированные внешними по отношению к растительности воздействиями процессы (напомним, что в действительности всегда имеет место сложное переплетение этих процессов, и здесь имеется в виду лишь преобладание тех или иных факторов). К первому типу относятся сукцессии, связанные с заполнением свободных ниш (онтогенетические смены по И. К. Пачоскому или автогенетические по В. Н. Сукачеву, 1928) и с изменением среды в ходе жизнедеятельности растений (экогенетические эндодинамические по В. Н. Сукачеву). Нам представляется, что эти сукцессии можно объединить в одну группу автогенных, так как превращение открытого сообщества в закрытое всегда сопровождается изменением среды. Соответственно вторую группу сукцессий можно назвать аллогенными (см. Misra, 1967).

Оценивая значение этих двух типов сукцессий в истории растительности и возможность их отражения в палеосукцессиях, следует учесть, что: 1) при образовании сукцессионной серии «пионерное сообщество — климакс» автогенные явления несомненно играют ведущую роль, но этот процесс протекает относительно быстро и имеет мало шансов сохраниться в геологической летописи, во всяком случае, нам не известно палеосукцессий, которые можно было бы достоверно истолковать как отражение такой серии; 2) роль автогенных процессов в преобразовании относительно устойчивых и долго существующих климаксных сообществ точно не установлена, хотя и предполагается многими исследователями. Р. Потонье развивает теорию, согласно которой растительное сообщество сначала развивается в сторону максимального заполнения пространства

(амплификация). При этом возрастает биотическое давление, вызывая мутации (интерполяция) и, наконец, перегруппировку с образованием нового структурного плана (Potonié, 1951). Отметим, что почти такую же схему В. Н. Сукачев наметил еще в 1928 г. Однако он здесь же указывает, что регрессивные (т. е. приводящие к упрощению структуры) изменения растительности происходят только под воздействием экзодинамических (аллогенных) процессов. Представление о растительном сообществе как о беспредельно саморазвивающейся системе противоречит основным физическим законам развития материальных систем, и, к тому же, его невозможно проверить на практике: ведь растительность всегда подвергается воздействию таких «частных» катастроф, как пожары, наводнения и т. д., не говоря уже об общем изменении климата или рельефа.

Внешние факторы (реальные и гипотетические) можно подразделить на космические (изменение интенсивности солнечной радиации, наклона эклиптики, определяющего сезонность климата, скорости вращения Земли, силы тяжести), геологические (тектогенез, вулканизм, изменение химического состава литосферы, перераспределение суши и моря, дрейф континентов) и биотические: изменение состава атмосферы (Brönnimann, 1966) и почвы в ходе жизнедеятельности организмов, прямое воздействие на растительность животных и человека. Некоторые из этих явлений оказывают столь общее влияние на эволюцию органического мира, что их оценка вне компетенции эколога или палеоэколога, которому обычно приходится иметь дело с изменениями таких компонентов экосистемы, как климат, почва, животное население. Соответственно различают сукцессии климатогенные, эдафогенные и зоогенные (Сукачев, 1928). Кроме того, деятельность человека вызывает антропогенные сукцессии. Нам представляется целесообразным выделить еще топогенные сукцессии, отвечающие изменению рельефа, хотя последнее воздействует на растительность главным образом путем изменения локального климата и почвы. Как будет показано ниже, изучение ископаемых флор позволит установить топогенные, эдафогенные и климатогенные палеосукцессии. Хотя влияние животных на древнюю растительность не вызывает сомнений, мы не нашли достоверных описаний зоогенных палеосукцессий. Известны пока немногочисленные примеры антропогенных палеосукцессий (Jelinek, 1966). В принципе можно обнаружить палеосукцессии, связанные с пожарами, по обилию обломков фюзенизированной древесины, но попытки такого рода (Churchill, 1968) пока не дали результатов.

Топогенные палеосукцессии. К этому типу относятся сукцессии, имеющие своей основной причиной изменение рельефа. Методика топографического контроля в распределении растительности разработана североамериканской школой палеоэкологов во главе с Р. Чени. Топографическая приуроченность ассоциаций определяется в основном сравнением с близкими рецентными сообществами. Например, сочетание Populus pliotremuloides и P. alexandri с преобладанием первого согласно Чени указывает на высоту произрастания флоры Deschutes Восточного Орегона 3000—3500 футов, поскольку современный аналог второго вида (P. trichocarpa) обитает главным образом на отметках около 2000 футов, выше он ассоциирует с P. tremuloides (3000—3500 футов), причем последний преобладает. Еще выше P. tremuloides растет совместно с хвойными, которых нет в рассматриваемой ископаемой флоре (Chaney, 1959). Д. Аксельрод значительно усовершенствовал методику таких построений, учитывая палеовулканологические данные и расположение захоронения по отношению к центрам вулканической деятельности (флора

Chalk Hills отражает растительность более холодных и влажных северных склонов вулкана), влияние разницы в сезонном распределении осадков (плиоценовый редвуд Невады благодаря летне-влажному климату мог расти на меньшей высоте, чем современный); палеотемпературные данные, полученные при изучении одновозрастной морской фауны [плиоценовая флора Chalk Hills указывает на эффективную температуру (ЭТ) около 12,2° С, плиоценовая фауна — на температуру моря 18° С, температурный градиент в летне-влажном климате составляет около 1,6—1,8° С на 1000 футов; отсюда ЭТ 12,2° С должна быть на высоте 2350—2590 футов: Axelrod, 1962a]. Таким же способом подсчитана высота гор Сьерра Невада в миоцене (Axelrod, 1962b). Миоценовое захоронение (Mohawk flora), находящееся сейчас на высоте 4500 футов, содержит растения, обычно не поднимающиеся выше 1000 футов, и совсем не содержит горных хвойных, которые в аналогичных условиях преобладают уже на отметках 2500—3000 футов. Кроме того, захоронение Denton Creek (современная высота 5200 футов) и Table Mountain (2200 футов) имеют одинаковую флору, что указывает на меньшую расчлененность миоценового рельефа.

Изучено множество примеров топогенной сукцессии. Отчетливо проявляется влияние поднятия Скалистых гор на развитие третичной растительности западных штатов США. Сравнивая олигоценовую флору Bridge Creek и миоценовую Mascall, Чени указывает, что для первой характерны сообщества хорошо дренированных склонов с Metasequoia, для второй — заболоченных долин с Taxodium. Сукцессия объясняется подпруживанием рек в связи с поднятием горной цепи (Chaney, 1952). В дальнейшем возникновение барьера на пути ветров с океана привело к ксерофитизации и смене летне-влажного климата на летне-сухой (Dorf, 1938). Постепенная ксерофитизация флор, распространение степей, изменение состава рипарийных сообществ (смена гумидной ассоциации Platanus, Sequoia, Alnus, Umbellularia и других на семиаридную Platanus, Salix, Fraxinus) прослеживается в миоцене — плиоцене как вверх по разрезу, так и с юга на север (Chaney and Elias, 1936).

Отдельные попытки геоморфологической интерпретации кайнозойских сукцессий имеются и для других районов (Chaney and Hsen-Hsu, 1940; Puri, 1943). С определенными ограничениями этот метод применим и для более древних флор. Например, топографический контроль обнаруживается в распространении раннемеловых хвойных Приморья: остатки Pinaceae приурочены главным образом к тем районам, где по распространению конгломератовых толщ устанавливаются наибольшие поднятия (Красилов, 1967б).

Эдафогенные палеосукцессии относятся к числу наиболее распространенных. Большинство захоронений связано с угленосными отложениями, а ведь именно растительность болот и их окружения наиболее чувствительна к эдафическим условиям. В отечественной и зарубежной литературе имеется множество полезных для палеоэколога детальных описаний болотных сукцессий. Приведем в качестве примера выразительные фотографии болотного леса графства Монрой (Shanks, 1966) с поваленными деревьями Thuja occidentalis, гибнущих при понижении зеркала грунтовых вод и сменяемых цугово-березовым лесом. На обрамляющих болото склонах наблюдается четкое поясное распределение растительности, отвечающее изменению влажности и кислотности почвы, содержания гумуса. Е. Л. Любарский (1967) указывает, что по мере приближения к болоту увеличивается роль длиннокорневищных, вегетативно размножающихся растений, возрастает масса подземных органов, что, вероятно, справедливо и для растительности минувших эпох. В од-

ном из первых детальных палеоэкологических исследований, посвященных буроугольным месторождениям (Thomson, 1949), показано, что характерное чередование темных и светлых слоев («dunkle Bänke» и «helle Schichten») отвечает чередованию лесного торфа с древесиной и листьями мирикоидных и торфа безлесных болот типа «Everglades» Флориды с пыльцой неболотных растений. В нижних горизонтах буроугольной толщи встречаются споры Lygodium, пыльца пальм, Engelhardtia и другие, в верхних преобладает пыльца Sciadopitys. По мнению П. Томсона, эта сукцессия частично связана с изменением климата, но решающее значение имело возрастание олиготрофности болот.

Эдафогенные палеосукцессии устанавливаются в дельтовых отложениях, где захоронены растения мангров, солоноватоводных прибрежных болот и маршей и др. Разнообразие эдафических условий и их быстрое изменение в связи с колебаниями уровня моря, сезонными тропическими ливнями и ураганами (Thom, 1967) являются здесь основной или одной из основных причин сукцессии. Развитие мангров зависит от геологического строения местности (Ridley, 1930; Clark and Hannon, 1967) — один из примеров влияния геологического субстрата на растительность, к сожалению, не учитываемого в палеоэкологических реконструкциях. С дельтовыми отложениями связаны наиболее крупные ископаемые флоры. Среди третичных флор этого типа лучше других изучена флора Англии (Chandler, 1964). Эоценовые Лондонские глины (London Clay) — морские отложения с многочисленными остатками мангровой пальмы Nipa. Выше они сменяются преимущественно континентальными трубковыми глинами (Lower Bagshot). Здесь Nipa, заросли которой занимают внешнюю зону мангров, не встречена, зато имеется папоротник Acrostichum lanzeanum, характерный для солоноватых болот внутренней зоны мангров. Описаны своеобразные захоронения, связанные с прослоями черного алевролита и состоящие из перышек Acrostichum, кутикул тростника, а также многочисленных плодов Scirpus lakensis — растения маршей. В вышележащих морских отложениях (Bournemouth Marine Beds) опять много Nipa, Limnocarpus и Brasenia, образующих заросли в солоноватых водах. М. Чендлер подчеркивала, что сукцессия здесь не связана, как принято думать, с изменением климата.

Мезозойские мангры хуже изучены, более или менее достоверно они установлены в «серых известняках» Венето (Wesley, 1965), где преобладает своеобразный комплекс жестколистных Cycadopteris — Dichopteris, вероятно отражающий растительность солоноватоводных прибрежных болот, и в знаменитой юрской флоре Йоркшира. Гаррис полагает, что растительность мангрового типа здесь представлена комплексом с Pachypteris (растение из той же группы, что и Cycadopteris: Harris, 1952). При этом различная частота встречаемости Pachypteris в последовательных горизонтах дельтовой серии иллюстрируется следующими цифрами: он встречен в 14 захоронениях из 97 (14%) в Lower Deltaic, в двух из 18 (10%) в Sycarham Series, в четырех из 83 (5%) в Gristhorpe Series и в восьми из 45 (18%) в Upper Deltaic (Harris, 1952). Для других растений также установлено, что если они обильны в нижне- и верхнедельтовых отложениях, то редки в свите Гристорп (среднедельтовые отложения) и наоборот. Гаррис не отвергает возможной связи этих изменений с флюктуациями климата, но, по-видимому, считает такую связь маловероятной. Действительно, колебание эдафических (в свите Гристорп, очевидно, меньше всего мангровых растений) и тафономических условий — более вероятная причина сукцессии.

К эдафогенным сукцессиям, вероятно, относится быстрая смена комплексов в верхнеюрском разрезе р. Буреи. Ниже флороносной толщи здесь

встречается морская фауна, а в ее основании, вместе с остатками мхов, плауновидных, циатейных и осмундовых папоротников, Czekanowskia, мы обнаружили ракообразное из отряда Limulida, указывающее на существование солоноватоводных водоемов с мангровой растительностью.

Особенно широко мангровый тип растительности был распространен в палеозойских паралических бассейнах. Эдафогенная сукцессия установлена, например, в угленосной толще Киттаннинг (Habib, Riegel and Spackman, 1966). Здесь установлено несколько палинологических комплексов: комплекс с Densosporites встречается только в той части угольного пласта, которая перекрывается морскими слоями с Mesolobus или солоноватоводными с Lingula и сопоставляется с субфоссильным комплексом побережья Мексиканского залива, содержащим пыльцу Rhizophora mangle и приуроченным к мангровому торфу, погребенному под морскими осадками. Угли с Lycospora перекрываются отложениями с пресноводной фауной и соответствуют растительности расположенных дальше от берега пресноводных болот. Чередование комплексов с Densosporites и с Lycospora установлено во многих угленосных толщах, как в Северной Америке, так и в Европе, причем некоторые исследователи интерпретировали его как результат флюктуаций климата.

Климатогенные сукцессии. Мы видели, что в ряде случаев тафогенные, топогенные и эдафогенные палеосукцессии принимались за показатель изменения климата. Вероятно, нужна специальная методика палеоклиматологической интерпретации комплексов. Наиболее надежным показателем изменения климата является смещение границы между зональными типами растительности. Например, перемещение к северу границы между Сибирской и Индоевропейской палеофлористическими областями (приблизительно отвечающими зонам умеренной и субтропической растительности) в поздней юре (Вахрамеев, 1964) является показателем потепления климата. Аналогичные ботанико-географические построения, указывающие на общее изменение климата, сделаны для третичных флор Северной Америки (Dorf, 1960). Впрочем, даже такой метод не всегда помогает установить характер изменений палеоклимата, выяснить, связаны ли они с широтной зональностью или со сменой континентального климата морским. А. И. Толмачев (1959) считает, что различия между флорами вестфальской и ангарской областей палеозоя объясняются не приуроченностью к различным климатическим зонам — тропической и умеренной, а влиянием морского климата в первой области и континентального во второй (это, впрочем, мало вероятно). Р. Потонье (Potonié, 1953) также связывает с морским климатом многие особенности вестфальской флоры, которые обычно считают индикаторами тропического климата.

При палеоклиматологической интерпретации локальных ископаемых флор применяют различные методы:

1. Палеофенологический метод, связанный с определением сезонности климата путем изучения фенологических ритмов. Показателем достаточно четко выраженной сезонности являются ископаемые древесины с кольцами прироста, а также многолетние побеги вечнозеленых растений, у которых наблюдаются ритмические колебания длины междоузлий и размеров листьев или сегментов сложных листьев. Примеры таких побегов приведены К. Мегдефрау (Mägdefrau, 1956) и Р. Потонье (Potonié, 1953), который попытался использовать изменчивость размеров сегментов одного сложного листа Neuropteris praedentata (правда, очень слабо выраженную) для определения сезонных явлений. Сезонный листопад поставляет массу листового материала и создает благоприятные условия для захоронения. Е. Пламстед (Plumstead, 1958) полагает, что ско-

ления различного размера листьев Glossopteris на поверхности слоя (без остатков ветвей, которые могли бы указывать на действие ураганных ветров) является показателем листопадности этого растения. Однако такое определение листопадности не вполне надежно, так как и не опадающие листья папоротников часто образуют большие скопления в захоронениях. Задача несколько облегчается, если мы имеем дело с растениями, сбрасывающими не отдельные листья, а однолетние побеги (например, Metasequoia). О сезонном листопаде может свидетельствовать также совместное захоронение обильного листового материала и репродуктивных органов, отделение которых также носит сезонный характер. В целом применение палеофенологического метода связано с реконструкцией жизненной формы растения (выявление тропофитов) и с изучением фенологических палеосукцессий (см. выше).

2. Экологический метод, основанный на присутствии растений — индикаторов климата. При этом индикаторное значение определяется: а) их таксономической близостью к современным растениям-индикаторам и б) их морфологическим сходством с последними. Первый метод имеет тот недостаток, что экология таксонов изменяется в ходе эволюции. Кроме того, условия существования реликтов не дают представления о пределах их приспособляемости. Не всегда правильно оценивается индикаторное значение растений. Так, Matoniaceae и Dipteridaceae считают показателями тропического климата, но в тропиках они встречаются на высоте не менее 1000 *м* над уровнем моря (Potonié, 1953). Применение второго метода лимитируется тем, что одни и те же морфологические особенности могут иметь различное назначение (волоски вокруг устьиц в сухом климате снижают транспирацию, а во влажном — препятствуют попаданию капель воды в устьичную ямку). Так называемые ксероморфные (снижающие транспирацию) структуры довольно редки у настоящих ксерофитов, нуждающихся в повышении транспирации для защиты от перегрева (Келлер, 1933). Некоторые признаки, считающиеся типичными для тропических растений, например каулифлория, связаны не столько с высокими температурами, сколько с высокой влажностью дождевого тропического леса (Potonié, 1953).

Необходимо также учитывать эволюционный уровень анализируемых сообществ. Так, известное правило Синнота и Бейли, согласно которому для тропической флоры характерны крупные размеры листьев, сложное строение, цельный край, перистое жилкование, а для умеренной — простое строение, расчлененный край, пальчатое жилкование, может оказаться недействительным для древних флор, где содержание тех или иных морфологических типов будет завышено за счет их большей примитивности (MacGinitie, 1941).

3. Синэкологический метод основан на сопоставлении ископаемой флоры в целом с близкими современными сообществами и определении таких ее характеристик, как видовое разнообразие, определяемое отношением числа видов к числу индивидов или другими индексами разнообразия (Ager, 1963), разнообразие сообществ (отношение числа типов сообществ к общему числу захоронений, при этом к одному типу относятся сообщества с одинаковыми доминантами), количество доминантов (тропические леса обычно полидоминантные, умеренные — моно- или олигодоминантные; индекс доминирования мы определяем как отношение числа доминантов к общему числу захоронений), отношение числа родов к числу видов, соотношение различных жизненных форм. В тропическом лесу на небольшой территории можно встретить множество близких видов одного рода или близких родов одного семейства, что необычно для умеренных флор (Fedorov, 1966).

Покажем применение некоторых числовых характеристик на примере палеофлористической сукцессии в раннем мелу Приморья:

Комплексы	Числовые характеристики												
	i	s	$s100/i$	g	$g100/s$	t	d	d/t	f	$f100/t$	a	b	a/b
Липовецкий (апт)	2080	94	4,5	63	67,0	15	20	1,3	7	46,6	29	23	1,3
Галенковский (альб)	1200	29	2,4	25	86,2	20	7	0,3	4	20	10	9	1,1

Обозначения: i — число экземпляров, s — число видов, g — число родов, t — число захоронений, d — число доминантов, f — число типов сообществ, a — число видов деревьев, b — число видов кустарников (условно мы считаем все гинкговые, хвойные и двудольные деревьями, беннеттиты — кустарниками).

Таким образом, все числовые характеристики однозначно указывают на более умеренный характер альбского комплекса.

Изменение климата воздействует не только на все элементы экосистемы, но и на процессы захоронения, вызывая как ценогенные, так и тафогенные сукцессии, причем их не всегда удается четко разграничить. Например, в пессимальные периоды продуктивность пыльцы древесных растений снижается, и можно ожидать соответствующего снижения ее количества в торфянике, в действительности же относительное содержание пыльцы здесь увеличивается за счет замедления накопления торфа (Tsukada, 1967).

Здесь обнаруживается условный характер описанного выше подразделения палеосукцессий на типы. Обычно они связаны с действием не одного, а множества взаимодействующих факторов. Однако в ходе палеоэкологического анализа необходимо выделить основную причину палеосукцессии. Для решения этой задачи и предназначена предлагаемая нами классификация.

Автор весьма признателен В. А. Вахрамееву и особенно С. В. Мейену за ряд ценных замечаний, сделанных при просмотре рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Байковская Т. Н. 1956. Верхнемеловые флоры северной Азии. Тр. Ботан. ин-та АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, вып. 2, стр. 49—181.

Вахрамеев В. А. 1964. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени. «Наука», стр. 1—262.

Жижченко Б. П. 1968. Микропалеонтологические методы стратиграфических построений в нефтегазоносных областях. «Недра», стр. 1—273.

Келлер Б. А. 1933. Об анатомическом строении листьев, устойчивых к засухе и жаре. Сов. ботан., № 2, стр. 9—13.

Коренева Е. В. 1964. Споры и пыльца из донных отложений западной части Тихого океана. «Наука», стр. 1—88.

Красилов В. А. 1967а. Комплексная мацерация — перспективный метод палеоботанических исследований. Докл. АН СССР, т. 174, № 5, стр. 1191—1194.

Красилов В. А. 1967б. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. «Наука», стр. 1—248.

Криштофович А. Н. и Байковская Т. Н. 1966. Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области. В кн.: А. Н. Криштофович. Избр. труды, т. 3, «Наука», стр. 184—320.

Любарский Е. Л. 1967. Экология вегетативного размножения высших растений. Изд-во Казанск. ун-та, стр. 1—181.

Мейен С. В. 1967. О некоторых методах восстановления экологии древних растений. В сб.: Вопр. палеогеогр. районирования в свете данных палеонтол. «Недра», стр. 102—106.

Пьявченко Н. И. 1968. Отражение современного состава лесов в рецентных пыльцевых спектрах. Ботан. ж., т. 53, № 2, стр. 174—189.
Севастьянов В. Ф. 1968. Перераспределение химических элементов при окислительно-восстановительных процессах в осадках Средиземного моря. Литология и полезн. ископ., № 1, стр. 3—15.
Стелле В. Л. 1966. Распределение пыльцы и спор в годовых слоях ленточных глин. В сб.: Палинология в геологических исследованиях Прибалтики. Рига, «Зинатне», стр. 102—106.
Сукачев В. Н. 1928. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). «Книга», стр. 1—230.
Сукачев В. Н. 1958. Лесная биогеоценология и ее лесохозяйственное значение. Тр. Ин-та леса АН СССР, стр. 1—15.
Сукачев В. Н. 1964. Основные понятия лесной биогеоценологии. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. «Наука», стр. 1—574.
Сукачев В. Н., Соколовская В. Т. и Банникова И. А. 1968. Новые данные о лихвинской флоре под Москвой. В сб.: История развития растит. покрова центр. областей европейской части СССР в антропогене. «Наука», стр. 22—44.
Толмачев А. И. 1959. Географические закономерности эволюции в недавнем и отдаленном геологическом прошлом (Очерки по биогеографии минувших геологических периодов). В сб.: Вопр. палеобиол. и биостратигр. Госгеолтехиздат, стр. 25—55.
Шанцер Е. В. 1951. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит. Изд-во АН СССР, стр. 1—271.
Шахова О. В. и Колпаков В. В. 1966. Сопоставление спорово-пыльцевых спектров поверхностных проб с растительностью севера Якутии. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. 71, № 6, стр. 92—102.
Ager D. V. 1963. Principles of paleoecology. An introduction to the study of how and where animals and plants lived in the past. Internat. Series in the Earth sci, New York — San Francisko — Toronto — London, p. 1—352.
Anderson R. Y. 1960. Evidence of seasonal lamination. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 71, p. 1816.
Axelrod D. I., 1962a. A. Pliocene Sequoiadendron forest from Western Nevada. Univ. Calif. Publ. in Geol. Sci., vol. 39, № 3, p. 195—268.
Axelrod D. I. 1962b. Post-Pliocene uplift of the Sierra Nevada, California. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 73, № 2, p. 183—198.
Axelrod D. I. 1965. A method for determining the altitudes of Tertiary floras. Palaeobotanist, vol. 14.
Black M. 1929. Drifted plant-beds of the Upper Estuarine series of Yorkshire. Quart. J. Geol. Soc., vol. 85, pt. 4, p. 389—437.
Brönnimann P. 1966. Palaeontologische Überlieferung und Faunenschnitte. Arch. Sci., vol. 19, № 1, p. 1—21.
Brush G. S. 1966. The absence of pollen and spores in some Triassic sediments. J. Paleontol., vol. 40, № 5, p. 1241—1243.
Chaloner W. G. 1958. The Carboniferous upland flora. Geol. Mag., vol. 95, p. 261—262.
Chandler M. E. J. 1964. The Lower Tertiary floras of Southern England. IV. A summary and survey of findings in the light of recent botanical observations. Brit. Museum (Natur. Hist.), Geol., vol. 13, p. 1—151.
Chaney R. W. 1938. The Deschutes flora of Eastern Oregon. Carnegie Inst. Wash., Publ. 476, p. 185—216.
Chaney R. W. 1952. Conifer dominants in the Middle Tertiary of the John Day basin, Oregon. Palaeobotanist, vol. 1, p. 105—115.
Chaney R. W. 1959. Miocene flora of the Columbia Plateau. Carnegie Inst. Wash., Publ. 617, p. 1—229.
Chaney R. W. and Elias M. K. 1936. Late Tertiary floras from High Plains. Carnegie Inst. Wash., Publ. 476, p. 1—72.
Chaney R. W. and Hu Hsen-Hsu. 1940. A Miocene flora from Shantung province, China. Carnegie Inst. Wash., Publ. 507, p. 1—140.
Churchill D. M. 1968. The distribution and prehistory of Eucalyptus diversicolor F. Muell., E. marginata Donn. ex Sm., and E. calophylla R. Br. in relation to rainfall. Austral. J. Bot., vol. 16, № 1, p. 125—151.
Clarke D. L. and Hannon N. J. 1967. The mangrove swamp and salt marsh communities of the Sydney district. I. Vegetation soils and climate. J. Ecol. 55, № 3, p. 753—772.
Cridland A. A. and Morris J. E. 1963. Taeniopteris, Walchia and Dichophyllum in the Pennsylvanian System of Kansas. Univ. Kansas Sci. Bull., vol. 44, № 4, p. 71—85.

Davis M. B. 1967. Pollen deposition in lakes as measured by sediment traps. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 78, № 7, p. 849—858.
Dorf E. A. 1938. Late Tertiary floras from Southwestern Idaho. Carnegie Inst. Wash., Publ. 476, p. 73—124.
Dorf E. 1960. Climatic changes of the past and present. Contrib. fr. Museum Paleontol., vol. 13, № 8, p. 181—210.
Fedorov A. A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. J. Ecol., vol. 54, № 1, p. 1—11.
Foggie A. 1947. Some ecological observations on a tropical forest type in the Gold Coast. J. Ecol., vol. 34, p. 88—106.
Gothan W. und Gimm O. 1930. Neuere Beobachtungen und Betrachtungen über die Flora des Rotliegenden von Thüringen. Arb. Inst. Palaeobot. und Petrogr. Brennsteine, Bd. 2, Hf. 1, S. 29—74.
Groot J. J. 1966. Some observations on pollen grains in suspension in the estuary of the Delaware River. Marine Geol., vol. 4, № 6, p. 409—416.
Habib D., Riegel W. and Spackman W. 1966. Relationships of spore and pollen assemblages in the Lower Kittanning coal to overlying faunal facies. J. Paleontol., vol. 40, № 3, p. 756—759.
Harris T. M. 1952. The zonation of the Yorkshire Jurassic flora. Palaeobotanist, vol. 1, p. 207—217.
Harris T. M. 1957. A Liasso-Rhaetic flora in South Wales. Proc. Roy. Soc. London, ser. B, vol. 147, p. 289—308.
Harris T. M. 1965 (1966). Dispersed cuticles. Palaeobotanist, vol. 14, p. 102—105.
Heer O. 1864—1865. Urwelt der Schweiz. T. I—II. Zürich, S. 1—622.
Jelinek A. L. 1966. Correlation of archeological and palynological data. Science, vol. 122, № 3728, p. 1507—1509.
MacGinitie H. D. 1941. A Middle Eocene flora from the Central Sierra Nevada. Carnegie Inst. Wash., Publ. 534, p. 1—178.
Mägdefrau K. 1956. Paläobiologie der Pflanzen. Jena, S. 1—443.
McLeroy C. A. and Anderson R. Y. 1966. Lamination of Oligocene Florissant lake deposits, Colorade. Bull., Geol. Soc. Amer. vol. 77, № 6, p. 605—618.
Misra R. J. 1967. Form, function and factors in ecology. J. Indian bot. soc., vol. 46, № 2—3, p. 143—153.
Neves R. 1958. Upper Carboniferous plant spore assemblages from the Gastrioceras subcrenatum horizon, North Staffordshire. Geol. Mag., vol. 95, p. 1—19.
Nichols H. 1967. The suitability of certain categories of lake sediments for pollen analysis. Pollen et Spores, vol. 9, № 3, p. 615—620.
Plumstead E. P. 1958. The habit of growth of Glossopteridae. Trans. Geol. Soc. S. Africa, vol. 61, p. 81—94.
Post L. von. 1967. Forest tree pollen in South Swedish peat bog deposits. Pollen et Spores, vol. 9, № 3, p. 375—402.
Potonié R. 1951. Die Moorpflanzengesellschaft des Karbons und der Rhythmus ihrer Wandlungen. Paläontol. Zeitschr., Bd. 24, № 3/4, S. 166—183.
Potonié R. 1952. Gesichtspunkte zu einer paläobotanischen Gesellchaftsgeschichte (Soziogenese). Beihefte z. Geol. Jahrb., H. 5, Hannover, S. 1—116.
Potonié R. 1953. Zur Paläobiologie der karbonischen Pflanzenwelt. Ökologische Zeugnisse der Karbonflora zur Kohlenbiogonie. Naturwiss., Jg. 40, Hf. 4, 1953, S. 119—127.
Puri G. S. 1943. The occurence of Woodfordia fruticosa (L.) S. Kuzz. in the Karewa deposits of Kashmir, with remarks on changes of altitude and climate during the Pleistocene. J. Indias Bot. Soc., vol. 22, p. 125—131.
Remy W. 1953. Die Rotliegendflora Thüringens und ihre Stellung im Gesamtbild der Perm-Karbon-Flora. Hallescher Jahrb. für Mitteldeutsche Erdgesch., Bd. 2, Lief. 1, S. 28—31.
Ridley N. H. 1930. The dispersal of plants throughout the world. London, p. 1—600.
Shanks R. E. 1966. An ecological survey of the vegetation of Monroe County, New York. Proc. Rochester Acad. Sci., vol. 11, № 3, p. 105—256.
Soad S. L. and Sami S. 1967. Studies of pollen and spores content of Nile delta deposits (Berenbal region). Pollen et Spores, vol. 9, № 3, p. 467—504.
Thom B. G. 1967. Mangrove ecology and deltaic geomorphology. J. Ecol., vol. 55, № 2, p. 301—343.
Thomson P. W. 1949. Gründsätzliches zur tertiären Pollen-und Sporenmikrostratigraphie aus Grund einer Untersuchung des Hauptflözes der rheinischen Braunkohle in Libar, Neurath, Fortuna und Brühl. Geol. Jahrb., Bd. 65, S. 113—126.
Traverse A. and Ginsburg R. N. 1966. Palynology of the sufrace sediments of Great Bahama Bank, as related to water movement and sedimentation. Marine Geol., vol. 4, № 6, p. 417—459.

Tsukada M. 1967. Pollen succession, absolute pollen frequency and recurrence sufraces in Central Japan. Amer. J. Bot., vol. 54, № 7, p. 821—831.
Weber C. O. 1852. Tertiärflora der Niederrheinischen Braunkohlenformation. Palaeontographica, Bd. 2, Lief. 4, S. 115—234.
Wesley A. 1965. The fossil flora of the Grey Limestones of Veneto, Northern Italy, and its relationships to the other European floras of similar age. Palaebotanist, vol. 14, p. 124—130.

Дальневосточный геологический институт
ДВ филиала им. В. Л. Комарова
Сибирского отделения АН СССР
Владивосток

Статья поступила в редакцию
18 XI 1968