АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТ
БИОЛОГО-ПОЧВЕННЫЙ ИНСТИТУТ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕС

КОМАРОВСКИЕ ЧТЕНИЯ

Выпуск XXV

ВЛАДИВОСТОК
1977

КОМАРОВСКИЕ ЧТЕНИЯ

1977 Вып. XXV

К СТОЛЕТИЮ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМОЙ ФЛОРЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

В. А. Красилов

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Первые сведения об ископаемых растениях Восточной Азии появились в середине XIX века, когда К. Э. Мерклин (Mercklin, 1852) и Г. Гёпперт (Goeppert, 1867) сообщили об ископаемых древесинах из Гижигинска и листьях с р. Тигиль на Камчатке. В 1871 и 1874 гг. О. Геер опубликовал краткие заметки о находках миоценовых растений на Сахалине. Однако начало систематическому изучению дальневосточной ископаемой флоры положили работы О. Геера 1876—1878 гг., в которых описаны коллекции, собранные экспедицией Ф. Б. Шмидта в верхнем и нижнем течении Буреи, по Амуру, в Приморье и на Сахалине.

Геера (1809—1883) нередко называют отцом палеоботаники, отдавая должное его вкладу в развитие этой науки. Мировую известность сорокалетнему Геeру принесли работы по третичной флоре и насекомым Швейцарии. В них он не только систематизировал огромный палеофлористический материал, но и заложил основы палеоэкологии растений — науки о реконструкции жизненных форм, сообществ и условий обитания растительности прошлого. К шестидесяти годам Геер начал свой монументальный труд Flora Fossilis Arctica (1868—1883), куда вошли описания ископаемых флор (в основном позднемезозойских и кайнозойских) Северной Азии, Северной Европы, Гренландии и Аляски. По географическим, стратиграфическим и таксономическим масштабам эта работа, пожалуй, не имеет равных в истории палеоботаники. Доброкачественность описаний и иллюстраций, широта обобщений обеспечили ей долгую жизнь. Открытие богатых флор субтропического и теплоумеренного облика в Гренландии нанесло удар идее неизменности лика Земли и содействовало успеху эволюционизма. Открытие юрской флоры Сибири — «флоры гинкго», заметно отличающейся от европейской, — было первым шагом в развитии палеофитогеографии мезозоя.

Как и всякий много работающий ученый, Геер делал ошибки. Некоторые из них, например отнесение цагаянской флоры к миоцену (см. ниже), можно причислить к категории досадных. Но теперь, когда от триумфов и ошибок Геера нас отделяет сто лет, можно лишь удивляться тому, как часто он бывал прав.

С. В. Константов (1913, 1914) установил палеогеновый возраст цагаянской флоры. Исправление других ошибок Геера выпало на долю А. Н. Криштофовича, его учеников и сотрудников — В. Д. Принады, А. И. Поярковой, Т. Н. Байковской, М. О. Борсук, В. А. Вахрамеева, с именами которых связан новый этап исследования дальневосточных тафофлор. Криштофович начал изучение дальневосточных коллекций в 1910 г. Позже (в 1914 г.) он принял участие в экспедиции на Амур и Буреинский Цагаян. В последующие годы, особенно во время работы во Владивостоке (1917—1924 гг.), выполнил огромный объем геологических и палеоботанических исследований на Сахалине, в Приморье, Амурской области и других районах. Именно здесь Криштофович заложил основы советской палеоботанической школы с ее, ставшей уже традиционной, ориентацией на фитостратиграфию и палеофитогеографию. Палеоботанические материалы, собранные в двадцатые годы, освещены в ряде статей Криштофовича, использованы в его стратиграфических и палеогеографических построениях, практических рекомендациях угольной и нефтяной геологии, однако монографические обработки флор Сахалина и Цагаяна увидели свет уже после его смерти (1953 г.).

Весомый вклад в палеофлористику Дальнего Востока внесла группа московских палеоботаников во главе с В. А. Вахрамеевым. Их исследованиями были охвачены юрские и раннемеловые флоры Амура и Буреи (В. А. Вахрамеев, М. П. Долуденко, И. А. Добрускина, Е. Л. Лебедев), позднемеловые Сахалина и Приохотья (В. А. Вахрамеев, Е. Л. Лебедев), кайнозойские Приморья, Сахалина и Амурской области (М. А. Ахметьев).

В 60-е годы отдельные специалисты и небольшие палеоботанические коллективы появились в академических и производственных учреждениях Владивостока, Хабаровска, Южно-Сахалинска, Магадана и Петропавловска-Камчатского. Большие коллекции сосредоточены в Биолого-почвенном институте ДВНЦ АН СССР, где в 1972 г. организована лаборатория палеоботаники. Ниже я попытаюсь дать представление о современном состоянии изученности дальневосточных флор, открытых Ф. Б. Шмидтом и описанных О. Геером в 1876—1878 гг.

Буреинский бассейн

Геер (1878, Heer, 1876) указывает, что верхнебуреинская коллекция собрана главным образом возле устья р. Умальта.

Некоторые экземпляры, возможно, происходят из других местонахождений. В прошлом верхнебуреинские местонахождения были труднодоступными. Сейчас они оказались в зоне строительства Байкало-Амурской магистрали. Автомобильная дорога от районного центра Чегдомын переходит на правый берег р. Бурея как раз возле классического местонахождения ниже устья р. Умальта. Оно включает ряд флороносных слоев талынжанской свиты — отложений дельты, согласно залегающих на морской толще с фауной нижней части келловейского яруса (около 160 млн. лет назад). Морские нижнекелловейские отложения по мощности значительно превышают талынжанскую свиту, время образования которой едва ли выходит за пределы келловея. Стоит отметить, что многие стратиграфы относят келловей к средней юре, и, таким образом, вывод Геера о среднеюрском возрасте буреинской флоры не лишен оснований.

Геер описал 17 видов: *Dicksonia concinna* Heer, *D. Saportana* Heer, *D. Glehniana* Heer, *D. gracilis* Heer, *Adiantites nympharum* Heer, *Asplenium* (*Diplazium*) *whitbiense* (Brong.), *Equisetum burejense* Heer, *Cycadites gramineus* Heer, *Anomozamites schmidtii* Heer, *A. acutilobus* Heer, *Ctenis orientalis* Heer, *Podozamites lanceolatus* (Lindl. et Hut.), *Baiera longifolia* Brongn., *B. pulchella* Heer, *Ginkgo pusilla* Heer, *G. sibirica* Heer. Позднее М. Д. Залесский (1904) описал из усть-умальтинского местонахождения два вида папоротников — *Dicksonia burejensis* Zal. и *Asplenium whitbiense* (Brongn.). Английский палеоботаник А. Ч. Сьюорд (1912) изучил коллекцию, собранную в том же местонахождении (три вида), а также на правом берегу р. Тырма (14 видов) горным инженером А. И. Хлапониным. Сьюорд предпринял также ревизию определений Геера. Он справедливо указывал, что сфеноптероидные папоротники, отнесенные Геером к нескольким видам *Dicksonia* и *Adiantites*, принадлежат одному виду, но принял для него не одно из законных названий Геера, а предложенное позднее излишнее название Залесского, установив новую комбинацию *Coniopteris burejensis* (Zal.) Sew. К сожалению, сомнительное с точки зрения законов номенклатуры решение Сьюорда было принято большинством палеоботаников: на протяжении 55 лет «*Coniopteris burejensis*» цитируется почти во всех отечественных работах по мезозойской флоре, тогда как названия Геера забыты или сохранены в новых комбинациях (например, «*Coniopteris nympharum*») с незаконным исключением голотипов.

«*Asplenium whitbiense*» Геера и Залесского Сьюорд переопределил как *Cladophlebis haiburnensis* (Lindl. et Hut.). Просмотр изображений (особенно табл. II, фиг. 10, 10а в работе Сьюорда) не оставляет сомнений в принадлежности этого папоротника характерному для талынжанской свиты виду *Osmunda* (*Raphaelia*) *diamensis* Sew.

В отношении описанных Геером цикадофитов можно, по-ви-

димому, согласиться с Сьюордом в том, что «*Cycadites gramineus*» — это фрагмент листа хвойного *Pityophyllum*, а оба вида «*Anomozamites*» в действительности относятся к *Nilssonia schmidtii* (Heer) Sew. Уточнить определения листьев гинкговых, не имея сведений о строении эпидермиса, практически невозможно. Удивляет, что Геер не обнаружил таких обычных буреинских растений, как *Czekanowskia, Phoenicopsis, Pseudotorellia, Elatides*. Можно, впрочем, предположить, что листья, описанные под названиями *Baiera pulchella* (табл. XXII, фиг. 1а) и *B. longifolia* (табл. XXII, фиг. 1), принадлежат *Phoenicopsis*, а некоторые из «*Pinus nordenskiöldi*» (табл. XXII, фиг. 1; табл. XXIII, фиг. 4е) — *Czekanowskia*.

Таким образом, коллекция, собранная Ф. Б. Шмидтом, содержала два вида папоротников — *Dicksonia concinna* и *Osmunda* (*Raphaelia*) *diamensis*, корневые клубни хвоща, два вида цикадофитов — *Ctenis orientalis* и *Nilssonia schmidtii*, а также *Ginkgoites, Czekanowskia, Phoenicopsis, Pityophyllum* и *Podozamites* — всего около десяти видов.

И. В. Новопокровский проводил геологические исследования по линии Сибирской железной дороги и в 1912 г. изучил коллекцию растений с р. Тырма (угленосная площадь этого района считается южным продолжением Буреинского бассейна). Палеоботаника, по-видимому, не была основным занятием Новопокровского. Тем не менее описанные им 14 видов настолько четко диагносцированы, что сохранились до наших дней в тех же границах, лишь родовые названия были пересмотрены. Основная ценность работы Новопокровского в том, что он впервые описал характерные виды сибирских цикадофитов — *Pseudocycas* (*Dioonites*) *polynovii, Nilssoniopteris* (*Taeniopteris*) *amurensis* и *Sinoctenis* (*Pseudoctenis*) *amurensis*.

А. Н. Криштофович (1914) описал коллекцию, собранную в том же местонахождении С. В. Доктуровским. Он впервые обнаружил здесь *Sagenopteris* и новый род *Enigmatostrobus*.

В. Д. Принада, крупнейший знаток мезозойских флор СССР, приступил к систематическому изучению буреинской флоры в 1934 г. Участвуя в съемочных работах, он обследовал практически все обнажения угленосной толщи по берегам Буреи и ее притоков и собрал богатую коллекцию ископаемых растений. В списке предварительных определений (см. Херасков и др., 1939) значилось 140 видов. Принада выделил четыре фитостратиграфические зоны, названные по характерным видам: 1) *Zamites ponomarevii*, 2) *Hausmannia mansifolia*, 3) *Tyrmia polynovii* и 4) *Coniopteris gracilis*. Принада скончался в 1950 г. Выполненное им монографическое описание буреинских растений осталось незавершенным.

В 1958 г. В. А. Вахрамеев и Е. Л. Лебедев собрали остатки растений из наиболее важных местонахождений на правом берегу р. Бурея и по ее притокам Нимакану, Большому Иореку и

Ургалу. Их сборы легли в основу монографии В. А. Вахрамеева и М. П. Долуденко (1961), содержащей описания шестидесяти видов. Эти виды так распределены между основными таксономическими группами: папоротники — 28 видов, среди них 15 видов форм-родов *Cladophlebis и Sphenopteris;* цикадофиты — 19 видов и «гинкговые» (в то время они еще не были отделены от чекановскиевых) — 13 видов. Совершенно не изученной осталась обширная группа хвойных. М. П. Долуденко впервые описала строение эпидермиса листьев пятнадцати видов буреинских голосеменных и спор из спорангиев нескольких видов папоротников. В. А. Вахрамеев привел также предварительные результаты обработки коллекции с р. Тырма, собранной Ю. Б. Устиновским. Он определил 26 видов. Среди новых флористических элементов по сравнению с обработками Сьюарда, Новопокровского и Криштофовича отметим «*Anemia*» *asiatica* Vachr. и *Klukia exilis* (Phill.) Racib.

Е. Л. Лебедев, изучая мезозойскую флору р. Зея, широко привлекал для сравнения материалы из Буреинского бассейна и уточнил характеристику нескольких видов. Коллекции, собранные в ходе геологической съемки сотрудниками Дальневосточного геологического управления, поступали к М. М. Кошман (Хабаровск). Она описала первые находки покрытосеменных в кындалской свите альбского возраста (Кошман, 1973). Палинологические исследования в Буреинском бассейне выполняли Н. А. Иванчин-Писарева (1939), И. З. Котова (1961), О. В. Шугаевская, В. С. Маркевич и П. И. Битюцкая (1973).

Я провел в Буреинском бассейне четыре полевых сезона (1965, 1966, 1971 и 1973 гг.), собирая остатки растений из открытых Ф. Б. Шмидтом и В. Д. Принадой, а также относительно немногих новых местонахождений возле устья Умальты, в районе Катаевской протоки, ниже Адникана, по Нимакану, Б. Иореку, Ургалу, Чегдомыну, Солони и Тырме. Материал получен также из нескольких буровых скважин. Существенным дополнением в коллекции растений, различимых на поверхности штуфов породы, явились продукты мацерации этих штуфов плавиковой кислотой и смесью Шульце. Так были найдены мохообразные, спорангии папоротников, мелкие семена и др. Особенное внимание было обращено на хорошо сохранившиеся остатки, пригодные для микроскопических исследований и в первую очередь на репродуктивные органы. В дополнение к световой микроскопии был использован сканирующий электронный микроскоп. В 1973 г. я опубликовал список из 116 названий, далеко не исчерпывающий богатства буреинской флоры. Основные результаты изучения отдельных таксономических групп сводятся к следующему.

Мохообразные. Палеоботаника пока не внесла должного вклада в филогению мохообразных. В мезозойских отложениях они не так уж редки, но большинство находок — это

отпечатки слоевищ печеночников Marchantiales или Metzgeriales. Выяснить их строение практически невозможно. Их ценность для филогении соответственно невысока. Захоронения мохообразных в Буреинском бассейне можно без преувеличений назвать уникальными. Здесь найдены не отдельные экземпляры, а множество разнообразных печеночников и мхов, что позволяет говорить о мезозойской бриофлоре. И что еще более важно, остатки этих микроскопических растений прекрасно сохранились (Красилов, 1970; Krassilov, 1973). Описаны шесть новых для науки родов, среди которых наиболее интересны *Cheirorhiza, Laticaulina* и *Tricostium* . Первый род демонстрирует своеобразное сочетание интеркалярного и терминального ветвлений, причем терминальное двух типов — радулоидное и микролепидозиоидное. Листья разных стадий развития позволяют проследить переход от верхушечного роста к равномерному (синхронное деление всех клеток) и групповому, в ходе которого первичная апикальная клетка нередко оказывается сдвинутой на акроскопическую сторону дорсальной лопасти (мадотекоидный тип роста). Амфигастрии, вентральные и даже дорсальные лопасти в ряде случаев замещены однорядными волосками из нескольких клеток или папиллами. Это, возможно, свидетельствует о происхождении листьев печеночников от слизевых папилл.

Laticaulina и некоторые экземпляры *Cheirorhiza* имеют строение, промежуточное между радиально-симметричным и слоевищным. Они образуют морфологический ряд, параллельный изменчивости каменноугольных печеночников *Hepaticites kidstonii* Walton и *H. lobatus* Walton, изученных Дж. Уолтоном. Это наводит на мысль, что переход от радиальной к слоевищной организации в истории печеночников осуществлялся неоднократно, путем итерации от консервативной линии лиственных форм, сохранившейся до наших дней.

Tricostium papillosum Krassil. интересен в том отношении, что у него проявилась тенденция к образованию дополнительных жилок, не свойственная третичным и современным мхам. По-видимому, в мезозое возникли эволюционные линии мохообразных, оборвавшиеся в конце этой эры.

Членистостебельные. В конце юры от былого разнообразия членистостебельных остался (и сохранился до наших дней) лишь один род *Equisetum*. Его экология, впрочем, была несколько иной, чем сейчас: заросли хвощей (отнюдь не всегда гигантских, подчас не более 1 мм в диаметре) по берегам водоемов экологически замещали камыши и осоки. Хотя экземпляры, описанные Геером, не имеют видовых диагностических признаков, можно предположить, что они принадлежат единственному и весьма обычному буреинскому виду хвощей из группы *Equisetum laterale* Prillips — *E. ferganense* (Sew.). Находки стеблей, узловых диафрагм, стробилов с хорошо сохра-

нившимися спорангиями позволили выполнить довольно полную реконструкцию этого хвоща.

Плауновидные. Мезозойских и более поздних плауновидных принято считать эпигонами древовидных ликопсид палеозоя. Это мнение не вполне справедливо, так как травянистые плауновидные древнее древовидных и в каменноугольном периоде развивались наряду с ними, причем уже тогда возник род *Selaginella* — древнейший из живущих сейчас родов высших растений. Изучение буреинской флоры показало, что разнообразие травянистых ликопсид в позднем мезозое возросло по сравнению с палеозоем и, по-видимому, достигло высшей точки. Как и мохообразные, плауновидные — новый элемент буреинской флоры. В усть-умальтинском местонахождении обнаружен один редкий вид — *Lycopodites macrostomus* Krassil. с хорошо сохранившейся листовой кутикулой. Его отличительная особенность — очень крупные немногочисленные устьица. Еще более интересен тырминский вид, по-видимому, принадлежащий новому роду: Моноподиально ветвящиеся анизофильные побеги с латеральными и дорсальными лигульными листьями напоминают *Selaginella*. Однако спороношения весьма своеобразны. Микростробилы собраны в «соцветия» и расположены двумя рядами в пазухах чешуй, с которыми они срастаются ножкой, так что стробил кажется эпифильным. В микростробиле около двадцати микроспорофиллов с раздвоенной верхушкой. Спорангии защищены загнутой кверху верхушкой спорофилла и сильно развитым абаксиальным выростом (шпорой) следующего спорофилла. Это миниатюрное растение продуцировало большое количество микроспор и немногочисленные папиллозные мегаспоры диаметром 0,15—0,20 мм. В эволюционном плане оно интересно не только как своеобразное направление филогенеза мезозойских ликопсид, но и как замечательный пример параллелизма — независимого развития стробилов в таких филогенетически далеких группах, как плауновидные и хвойные. Параллелизм выразился и в срастании элементарного стробила (семенной чешуи у хвойных) с кроющей чешуей.

Папоротники. Демаркационные линии между семействами папоротников в юре и начале мела еще не вполне определились, и некоторые роды совмещали признаки разных семейств (например, род *Todites* занимает пограничное положение между осмундовыми и схизеевыми). Рискуя разочаровать тех, кто представляет себе мезозойскую растительность по старинным реконструкциям с роскошными древовидными папоротниками на первом плане, замечу, что папоротники того времени были большей частью мельче своих современных родичей. В прошлом веке палеоботаники относили многие мезозойские папоротники к современным родам. Позднее почти все они были распределены по палеоботаническим форм- и орган-родам. В последнее время наметилась встречная тенденция: деталь-

ное изучение спороношений показало, что мезозойские папоротники во многих случаях не имеют существенных отличий от современных и что дифференциация сохранившихся до наших дней родов в таких семействах, как Marattiaceae, Osmundaceae и Dicksoniaceae состоялась еще в юрском периоде. Среди юрских папоротников усть-умальтинского местонахождения наиболее обычны два вида, присутствующие в коллекциях Геера, Залесского, Сьюорда и Вахрамеева. В палеоботанических работах последних лет они чаще всего обозначаются как *Raphaelia diamensis* Sew. и *Coniopteris burejensis* (Zal.) Sew. Оба вида широко распространены в Северной Азии и встречены также в европейских местонахождениях. *Raphaelia diamensis* считают важным для стратиграфии видом, вымирающим на рубеже юры и мела. Это довольно крупный травянистый папоротник с дваждыперистыми листьями. На плитах песчаника сохранились целые розетки листьев, которые осенью, вероятно, ложились на грунт, как у современных папоротников умеренной зоны. Фертильные перья с полностью редуцированной пластинкой. Спорангии шаровидные, около 0,7 мм, с боковой группой утолщенных клеток. Споры тетраэдральные. В целом строение листьев, спорангиев и спор такое же, как у современных видов *Osmunda*. Поэтому я считаю возможным перевести этот мезозойский вид в род *Osmunda*.

У «*Coniopteris burejensis*» пластинка спороносных перьев в различной степени редуцирована, сорусы краевые, с двустворчатым индузием. Внешний индузий относительно толстый и представляет собой слегка видоизмененный край перышка. Внутренняя створка (настоящий индузий) более тонкая. Спорангии с почти вертикальным кольцом из 25—28 клеток. Кольцо не прервано ножкой. Стомиум из 6—7 плоских клеток. Ножка спорангия состоит из 4 рядов клеток. Все эти особенности определенно указывают на принадлежность к современному роду древовидных папоротников *Dicksonia*. Мы, таким образом, имеем основания вернуться к родовому названию, предложенному Геером. Правила номенклатуры требуют также восстановления законного видового названия. Как было отмечено выше, Геер описал этот вид под несколькими названиями. Спороносные экземпляры в его работе названы *Dickonia concinna* Heer. Это название, очевидно, должно быть восстановлено взамен *Coniopteris burejensis*.

В тырминском местонахождении доминируют три вида — «*Anemia*» *asiatica* Vachr. (систематическое положение неясно, наиболее вероятна принадлежность семейству Blechnaceae), *Klukia tyganensis* Krassil. и *Cyathea* (*Alsophila*) *tyrmensis* (Sew.) Krassil. Тырминская *Klukia* — первый азиатский представитель этого вымершего рода Schizaeaceae. Она представляет значительный интерес для фитогеографии. К роду *Cyathea* (*Alsophila*) я отношу папоротник, описанный Сьюордом под

названием *Sphenopteris tyrmensis*. Найдены его спороносные листья с хорошо сохранившимися сорусами.

Все три тырминских вида свойственны южным флорам, находящимся за пределами Сибирской (Арктомезозойской) области. Из них только *Cyathea* изредка встречается в более северных местонахождениях.

Электронно-микроскопическое изучение спор *Klukia* показало исключительную устойчивость их признаков. Довольно крупные тетраэдральные споры имеют выступающий тетрадный рубец и плоские контактные площадки, покрытые папиллами. На дистальной стороне скульптура сетчатая. Практически все признаки спор у дальневосточного и европейских видов совпадают, по спорам они неразличимы. Такая устойчивость указывает на значение признаков спор для систематики Schizaeaceae. Среди мезозойских родов *Klukia* и *Stachyteris* относятся к группе *Lygodium*, тогда как *Ruffordia, Pelletieria* и *Schizaeopsis* ближе к группе *Anemia — Mohria*. Дивергенция этих групп, по-видимому, восходит к началу юрского периода.

Птеридоспермы. Среди интересных находок последних лет особо отмечу *Pachypteris* из тырминского захоронения. Этот своеобразный представитель мезозойских птеридоспермов до сих пор не был известен в Сибирской области. В южных флорах он обычен в прибрежных, возможно, галофильных группировках. Его папоротниковидные листья с кожистой пластинкой, толстой кутикулой и погруженными устьицами на обеих сторонах имели ксероморфный облик.

Цикадофиты. Это искусственное объединение включает вымерших беннеттитовых, бинневых и группу *Ctenis* (последние обычно относят к саговниковым, хотя для этого нет серьезных оснований). Находки цикадофитов в Буреинском бассейне довольно часты, и все же они гораздо менее многочисленны и разнообразны, чем в субтропических мезозойских флорах Европы, Средней Азии и Индии. Было высказано предположение, что сибирские цикадофиты не только менее разнообразны, чем европейские, но и относятся к другим родам. Группа эндемичных сибирских цикадофитов включала *Tyrmia, Bureja, Jacutiella, Heilungia, Aldania* и некоторые другие. Четыре первых рода впервые описаны из Буреинского бассейна. Ревизия этих родов показала, что они синонимичны *Pterophyllum, Pseudocycas, Nilssoniopteris* и *Sinoctenis*, распространенным за пределами Сибирской области (Красилов, 1968 а, б; Krassilov, 1972). По-видимому, цикадофиты — наиболее космополитный элемент мезозойских флор. Они имели практически один и тот же родовой состав как в северном, так и в южном полушарии. Цикадофитам мы обязаны весьма стойким представлением об исключительном однообразии юрской флоры. Действительно, если ориентироваться на эту группу, то юрская флора удивительно однообразна. В других группах провинциальность выражена более резко.

Гинкговые. Сейчас известен лишь один вид *Ginkgo biloba*, сохранившийся главным образом в культуре. Указывая на преобладание гинкговых в юрских флорах Сибири, Геер включил в эту группу, кроме *Ginkgo*, вымершие роды *Baiera*, *Phoenicopsis* и *Czekanowskia*. Хотя английский палеоботаник Т. Гаррис еще в 1951 г. показал, что стробилы *Leptostrobus*, имеющие мало общего с репродуктивными органами гинкго, можно связать с листвой *Czekanowskia*, геровское понимание порядка Ginkgoales в отечественной палеоботанической литературе продержалось вплоть до 1968 г., когда на материале из Буреинского бассейна были отчетливо разграничены две группы — собственно гинкговые и чекановскиевые (Красилов, 1968 а, б). Группа гинкговых и после отделения чекановскиевых оказалась весьма гетерогенной. Я подразделил ее на три семейства — Ginkgoaceae, Karkeniaceae и Pseudotorelliaceae (Krassilov, 1970; Красилов, 1972). Первое типифицируется ныне живущим родом *Ginkgo* L., второе — родом *Karkenia* Archangelsky, первоначально описанным из Южной Америки. Буреинская *Karkenia asiatica* Krassil. — крупный стробил из 100—120 ортотропных семязачатков. Удалось довольно подробно изучить строение семязачатков и женского гаметофита. В носике нуцеллуса часто сохраняются пыльцевые зерна. На одном из препаратов видны пыльцевые зерна, расположенные непосредственно против архегониев. Такое положение они, по-видимому, занимали в момент прорастания. Часть семян содержит зародыши на различных стадиях развития.

Псевдоторелливые имели жесткие ланцетные листья со смоляными ходами, протягивающимися от основания листа до верхушки. Аналогичные каналы обнаружены в кожуре семян этого растения. Крупные семязачатки располагались по одному на короткой ножке и были защищены брактеей, которая у более поздних гинкговых была, вероятно, редуцирована и превратилась в воротничок.

Хвойные. До последнего времени буреинские хвойные были практически не изучены, хотя они относятся к числу доминирующих групп. Здесь встречены некоторые роды, уже известные из европейских местонахождений. Это Torreya — представитель семейства Taxaceae, и вымерший род таксодиевых *Elatides*. Интересна недавняя находка *Araucaria* в тырминском местонахождении — наиболее северная точка распространения араукариевых в юре.

Геер впервые описал *Elatides* из Усть-Балея, но основными сведениями об этом роде мы обязаны европейским находкам, которые изучил Т. Гаррис. Было высказано предположение, что европейская *Elatides* имеет мало общего с азиатской. Оно не оправдалось: единственное существенное отличие буреинского вида от европейского состоит в том, что его семена имеют более развитые крылья. Эпидермальные признаки, строение мужских

и женских стробилов у них практически совпадают. Более интересны буреинские Pinaceae с пучками плоских листьев на брахибластах, двухлопастными шишечными чешуями и крылатыми семенами. Здесь, по-видимому, находился центр распространения этих хвойных, которые могли быть предками *Pseudolarix* и некоторых других современных родов. Их положение в системе еще не вполне ясно.

Проангиоспермы. Эта группа установлена главным образом в результате изучения буреинской флоры. До недавнего времени считали, что в мезозойской флоре вплоть до позднего мела доминировали голосеменные. Однако у части буреинских растений семена находились в сомкнутых капсулах, так что технически они не были голосеменными, хотя их нельзя причислить и к настоящим покрытосеменным. Причем речь идет не о редких растениях, а об основных экологических доминантах — Czekanowskiales и Dirhopalostachyaceae. Третья линия проангиоспермов — Caytoniales — чаще встречается в южных субтропических флорах.

Чекановскиевые были древесными растениями с пучками линейных вильчатых (*Czekanowskia*) или цельных лентовидных (*Phoenicopsis*) листьев на брахибластах. Семязачатки находились в двустворчатых капсулах, собранных в рыхлую кисть (*Leptostrobus*). Позднеюрские *Leptostrobus* из Буреинского бассейна, в отличие от более древних, имели папиллозную кайму по краю капсулы («рыльце»). Их семязачатки мельче, чем у среднеюрских видов.

Семейство диропалостахиевых выделено в результате изучения морфологии установленного В. Д. Принадой на буреинском материале орган-рода *Dirhopalostachys* (Krassilov, 1975). К нему относят кистевидные «соплодия» с парными одногнездными капсулами, которые при созревании вскрывались вдоль брюшного шва. В каждой капсуле развивался один, по-видимому, анатропный семязачаток. Сотни экземпляров *Dirhopalostachys* собраны из нескольких пунктов, особенно обильны они в местонахождении на левом берегу Ургала выше устья Б. Сатанки. В ряде местонахождений эти репродуктивные органы встречены вместе с листьями *Nilssonia*. Сходство некоторых кутикулярных признаков позволяет предположить, что те и другие принадлежали одному растению. Более древние, среднеюрские *Nilssonia* имели репродуктивные органы (*Beania*), внешне сходные с *Dirhopalostachys*, но семязачатки у них располагались открыто на боковых щитках. Капсулы диропалостахиевых, возможно, возникли в результате инволюции этих щитков.

Кейтониевые были открыты раньше других проангиоспермов. Их долгое время считали единственной группой мезозойских растений с семенами в капсулах, которые, судя по находкам копролитов, были съедобными. Строение репродуктивных

органов кейтониевых мы знаем благодаря работам Г. Томаса, Т. Гарриса и М. Рейманович. В Азии до сих пор не было известно хорошо сохранившихся кейтониевых. Лишь в 1971 г. они были найдены в тырминском захоронении. Здесь сохранились собрания тычинок (*Androstrobus*) и семена, пригодные для мацерации. Пыльник кейтониевых состоял из четырех срастшихся пыльцевых мешков, которые при созревании частично разделялись и раскрывались продольной щелью на внутренней стороне. У тырминских экземпляров были обнаружены билатерально-симметричные пыльники. Нарушение радиальной симметрии заслуживает внимания, так как указывает на возможность развития у кейтониевых типичной для покрытосеменных структуры пыльника. Пыльцевые зерна ранее считали двумешковыми, но электронная микроскопия показала, что они одномешковые с обособленными лопастями мешка, как у некоторых палеозойских растений (*Vesicaspora*). У тех и других тело пыльцевого зерна окружено мешком, образующим довольно отчетливо обособленную каппулу и прерванным бороздой на дистальной стороне. Внутренняя стенка мешка скульптирована ребрами, образующими неправильную сетку. На каппуле, как и у палеозойских зерен, заметны реликтовые следы тетрадного рубца.

Для сравнения я препарировал несколько экземпляров кейтонии из классического йоркширского местонахождения. При этом удалось уточнить некоторые детали строения капсул. Было выдвинуто предположение о происхождении кейтониевых от глоссоптерид с преобразованием гнофилла в сомкнутую капсулу.

Таким образом, покрытосемянность независимо возникла по меньшей мере в трех эволюционных линиях, не связанных тесным родством. Это свидетельствует в пользу полифилетического происхождения цветковых растений.

Палеоэкологические исследования в Буреинском бассейне позволили выявить ряд сообществ и установить пространственные и временные отношения между ними (Красилов, 1973а). В поздней юре за папоротниковыми маршами внешней части дельты следовали леса с *Elatides, Czekanowskia, Pseudotorellia*. На склонах доминировали *Stephenophyllum*. Во время климатического оптимума конца юры — начала мела широкое распространение получили кустарниковые цикадофитовые сообщества. Позднее преобладали хвойные леса (*Pityophylletum*), а в барремском и аптском веках — гинкговые леса. Такая структура и последовательность смены растительных сообществ типичны для умеренной климатической зоны. Доминанты мезозойских лесных сообществ р. Бурея были большей частью листопадными деревьями. Тырминские захоронения, расположенные приблизительно в 100 км южнее буреинских, содержат много теплолюбивых растений — *Klukia, Cyathea,*

Pachypteris, Araucaria. Здесь проходила граница умеренной и субтропической зон. Она протягивалась в Приохотье и пересекала Тихий океан, следуя вдоль 50° с. ш.

Таким образом, буреинские захоронения — наиболее представительная выборка мезозойской растительности южных районов Арктомезозойской области. Их изучение внесло существенный вклад в систематику, палеоэкологию и географию мезозойских растений.

Буреинский Цагаян

Низовья р. Бурея не менее богаты местонахождениями древних растений, чем ее верхнее течение, но здесь известны главным образом геологически более молодые флоры. Одна из них — цагаянская — занимает особое место в стратиграфических и флорогенетических построениях как образец растительности в момент перехода от мезозоя к кайнозою.

В 1861 г. Ф. Б. Шмидт обнаружил остатки растений на правом берегу р. Бурея у подножия горы Белой (Цагаян). Открытое им местонахождение, по-видимому, приурочено к крупному оползню пород верхнецагаянской подсвиты, подмываемому рекой. Сейчас известно, что на склоне горы Белой и в устье правого притока Буреи Дармакана флороносные слои обнажены на протяжении 2 км. Часть обнажений находится на территории пионерского лагеря, что несколько затрудняет доступ к ним.

В коллекции Ф. Б. Шмидта О. Геер (Heer, 1878) привел шесть названий, среди них *Betula* sp. — неопределимый стебель и *Diospyros* sp. — по-видимому, диафрагма хвоща. Остальные принадлежат обычным цагаянским видам *Taxodium olrikii* (Heer) Brown, *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry и редкому виду «*Laurus*» *schmidtiana* Heer (скорее всего, лист *Nyssa*).

Более представительную коллекцию из этого местонахождения описал С. В. Константов (1913, 1914). Коллекции геологов Нефтяного института обрабатывала А. И. Пояркова (1939). Обширные материалы, собранные А. Н. Криштофовичем в 1914 г. и впоследствии пополненные Т. Н. Байковской, опубликованы лишь в 1966 г. Я коллектировал цагаянские растения в 1965, 1966 и 1970 гг. В результате изучения этой и просмотра других коллекций у меня сложилось впечатление, что в списках цагаянской флоры один и тот же вид нередко значится под разными названиями и что эти списки следует значительно сократить. Захоронения цагаянских растений большей частью монодоминантные, нередко одновидовые и поставляют огромное количество экземпляров, демонстрирующих широкую изменчивость признаков, причем определенные сочетания фенонов повторяются во всех местонахождениях. Более двух третей всех экземпляров приходится на долю четырех видов — *Taxodium*

olrikii (Heer) Brown, *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, «*Platanus*» *orientalis* Newb. и *Tiliaephyllum tsagajanicum* (Krysht. et Baik.) Krassil. Остаткам листьев часто сопутствуют репродуктивные органы. Подтвердилось предположение Криштофовича о принадлежности соплодий *Trochodendrocarpus* растению с листьями *Trochodendroides*. Парные плоды, раскрывающиеся вдоль брюшного и спинного швов, позволяют сближать этот доминирующий род раннепалеогеновой флоры с семейством гамамелидовых. Его крупные метельчатые соплодия, по-видимому, можно считать прототипом соплодий ряда семейств Hamamelididae.

Буреинский «платан» (морфологические и эпидермальные признаки листьев характерны для этого рода) имел пестичные головки (*Steinhauera*) с признаками *Altingia* и семена, как у *Liquidambar*. Это еще один «синтетический» представитель Hamamelididae.

Остальные виды редки или обильны лишь в единичных захоронениях. Всего цагаянская флора сейчас насчитывает 54 вида из 28 семейств, среди них 37 видов цветковых растений (16 семейств). Новые флористические элементы, открытые за последние годы, — это однодольные *Potamogeton, Hydrocharis, Carex, Limnbiophyllum,* водные двудольные (*Nuphar*), а также *Myrica, Cyclocarya, Papilionaceophyllum*. В большинстве случаев их можно считать самыми древними представителями соответствующих родов и семейств. Они свидетельствуют, в частности, об эволюционном консерватизме однодольных, современные роды которых в основных чертах сформировались уже в начале палеогена.

Среди хвойных интересны находки *Araucaria* и особенно *Podocarpus,* противоречащие теории Р. Флорина о приуроченности подокарповых к южному полушарию вплоть до плиоцена.

После ревизии в цагаянской флоре практически не осталось родов, обитающих сейчас исключительно в тропиках и субтропиках. Цагаянские захоронения отражают летнезеленые леса умеренной зоны — прообраз арктотретичной растительности. Некоторые цагаянские сообщества (например, водных растений) в общих чертах сохранились до наших дней. Формация листопадных троходендроидовых лесов в цагаянское время (около 65 миллионов лет назад) впервые заняла господствующее положение, знаменуя начало кайнозоя — новой эры жизни.

По сравнению с флорами предшествующего и последующего этапов геологической истории цагаянская флора менее разнообразна. Такое обеднение характерно для региональных флор датского века. В дальнейшем, как мне представляется, происходило главным образом объединение флористических элементов, сформировавшихся в различных центрах развития кайнозойской флоры. Сегрегации подверглись лишь хвойные, которые сейчас отчетливо подразделены на северную и южную группы.

Сахалин, пос. Мгачи

В распоряжении Геера кроме небольших коллекций, доставленных Андреа и Фуругельмом, имелись сборы Ф. Б. Шмидта, его сотрудника П. П. Глена и горного инженера А. Кеппена. Основная часть коллекции происходила из Мгачи и Дуэ на Северном Сахалине. Всего Геер (Heer, 1878) приводит 74 названия, в том числе 54 из Мгачи. А. Н. Криштофович (1921), анализируя материалы Геера, пришел к выводу, что одиннадцать видов — *Asplenium Glehnianum* Heer, *Aspidium Meyeri* Heer, *Nilssonia serotina* Heer, *N. pigmaea* Heer, *Ginkgo adiantoides* Heer, *Sequoia sternbergii* Goepp., *Populus arctica* Heer, *Viburnum schmidtianum* Heer, *V. spinulosum* Heer?, *Cissus spectabilis* Heer, *Rhamnus punctatus* Heer — происходят из меловых отложений. Это первые меловые растения, описанные с Сахалина.

А. Н. Криштофович получил коллекцию Н. Н. Тихоновича и П. И. Полевого (1908—1910 гг.) и затем в течение семи полевых сезонов — в 1917, 1918, 1919, 1920, 1925, 1927 и 1929 гг. — проводил геологические и палеоботанические исследования на Сахалине. Он исследовал в общей сложности около 150 захоронений. Правда, они большей частью оказались довольно бедными, но некоторые дали обильный материал. Эти работы пролили свет на развитие растительного мира Восточной Азии в меловом периоде (Kryshtofovich, 1918; Криштофович, 1920, 1927, 1937; Криштофович и Байковская, 1960). В монографии Криштофовича и Байковской приведено 83 названия. Однако разнообразие некоторых групп сильно преувеличено. Так, среди папоротников четыре вида *Gleichenites,* два вида *Pecopteris* и, по-видимому, некоторые *Cladophlebis* конспецифичны *Gleichenites sachalinensis* Krysht. Среди хвойных полиморфный вид *Sequoia reichenbachii* (Gein.) Heer описан по меньшей мере под девятью видовыми названиями, из которых шесть отнесены к *Sequoia,* а остальные к *Agathis* (шишечные чешуи), *Cephalotaxopsis* и *Elatocladus.* Среди цветковых значительных сокращений следует ожидать в группах платанофиллов (*Platanus, Credneria,* шесть видов *Protophyllum*) и *Trochodendroides* — «*Zizyphus*».

В 1963 г. В. А. Вахрамеев и Е. Л. Лебедев собрали остатки растений из мгачинского и других местонахождений. Вахрамеев (1966) произвел корреляцию флороносных слоев с фаунистическими зонами, выделенными В. Н. Верещагиным и его сотрудниками. Он показал, что гиляцкая флора имеет не сеноманский, как полагали ранее, а сенонский возраст, и привел первые сведения о богатых захоронениях растений по р. Августовка.

Я работал на западном побережье Сахалина в 1967, 1970 и (совместно с Т. М. Алексеенко) 1976 гг. Наиболее представительную коллекцию севернее большого шахтерского поселка Мгачи удалось собрать в 1967 г. В береговых обнажениях меж-

ду устьями рек Мангидай и Малый Сартунай выходит несколько флороносных слоев. Самые богатые захоронения меловых растений находятся в 300 м севернее устья ручья Узкого и в 1 км севернее устья М. Сартуная (locus classicus). Приблизительно в 300 м южнее этой последней точки виден разлом, по которому миоценовые отложения надвинуты на меловые. Вблизи разлома обнаружено местонахождение, содержащее большие скопления листьев *Ginkgoites*. В миоценовой толще лишь один слой насыщен растительными остатками. При вторичном посещении берегового разреза в 1976 г. классическое местонахождение меловых растений оказалось практически недоступным из-за оползня.

В коллекции из Мгачи я определил 25 видов, большей частью уже известных по сборам А. Н. Криштофовича. Однако применение микроскопических методов позволило дополнить их характеристику. У печеночника *Hepaticites jimboi* (Krysht.) в просветленных уолтоновских препаратах заметны воздушные камеры. Таким образом, подтвердилась принадлежность его маршанциевым (роду *Marshantites*). Изучено строение спороношений и спор папоротников *Gleichenites sachaleninsis* Krysht. и *Dicksonia mamiyai* Krysht., причем полностью подтвердилось родовое определение Криштофовича. Позднемеловая *Dicksonia* не имеет существенных отличий от своих юрских и раннемеловых предшественников.

В работе 1920 г. А. Н. Криштофович (1920) приводит из Мгачи *Cycas cf. steenstrupii* Heer. В более поздних его работах сведений об этом виде не содержится. Гренландский вид Геера, как показало изучение кутикулы, относится не к саговниковым, а к беннетитам (*Pseudocycas*). Можно было предположить, что и сахалинские экземпляры попадут в эту группу. Однако эпидермальные признаки определенно указывают на их принадлежность роду *Cycas*. Отмечу, что это наиболее древняя находка настоящих саговниковых, позволяющая в первом приближении установить их геологический возраст. Мезозойские цикадофиты, традиционно сближаемые с саговниковыми, в действительности не связаны с ними близким родством.

Среди хвойных новым для сахалинской флоры элементом оказались араукариевые. Их остатки в мгачинском захоронении исключительно обильны, но внешне настолько неприметны, что долгое время оставались неопознанными. Устьица сахалинской араукарии имели крупный кутикулярный вырост у основания — особенность, не известная у других араукариевых. По обилию араукарии уступают лишь основному доминанту сахалинской меловой растительности — секвойе. Морфологические признаки листьев ископаемой секвойи широко варьируют, причем характер изменчивости, вероятно, такой же, как у современной секвойи: преобладание чешуевидных или плоских линейных листьев зависит от эдафических условий. Еще один интересный

вид хвойных — *Protophyllocladus polymorphus* — жил только в позднемеловое время. Его «листья» морфологически неотличимы от филлокладиев современного рода *Phyllocladus* (Podocarpaceae), но по эпидермальным признакам он ближе к кипарисовым. Тенденция к образованию филлокладиев, по-видимому, проявилась параллельно в нескольких группах хвойных.

Строение эпидермиса сахалинских *Protophyllum* характерно для семейства Altingiaceae, тогда как знаменитая *«Aralia» polevoi* Krysht. с красивыми листьями, напоминающими трезубец, относится к лавровым, хотя ее невозможно включить ни в один из современных родов. Другая «аралия» — *A. tikhonovichii* Krysht. — оказалась представителем вымершей группы цветковых (*Debeya*). Впервые найдены мелкие листья *Laurophyllum* с сохранившейся кутикулой (Krassilov, 1973).

Основываясь на изучении сахалинской флоры, я предложил подразделить меловые покрытосеменные на несколько морфологических групп. Наиболее древние из них — это троходендроидовые, лаврофиллы, платанофиллы, нимфефиллы и протеофиллы. В сеноне к ним присоединяются разнообразные розофиллы (сюда относится сахалинский вид *Myriciphyllum yokogamae* (Krysht.) Krassil. Эта морфологическая классификация, возможно, имеет некоторый филогенетический смысл, так как признаки листьев во многих группах цветковых проявляют значительный эволюционный консерватизм.

В разрезе верхнемеловых отложений Сахалина прослежена смена тафоценозов, отражающая изменение растительности под влиянием климата. В коньякском веке доминировали платанофиллы. В сеноне (собственно флора Мгачи) возросла роль *Trochodendroides* и протеофиллов. На кампанский век приходится климатический оптимум, для сообществ этого времени характерно высокое содержание лаврофиллов и розофиллов. В маастрихте на первый план снова выдвигаются платанофиллы, появляется *Trochodendroides arctica*. На рубеже маастрихтского и датского веков происходит смена основных доминантов: *Metasequoia* и *Corylites* замещают *Sequoia* и *Protophyllum* (Красилов, 1973б).

Таким образом, сахалинские местонахождения дают богатый материал для изучения эволюции позднемеловой растительности. Установленная здесь последовательность смены растительных сообществ прослеживается и в других районах. Сахалинская флора интересна также в фитогеографическом плане как северный форпост хвойно-лавролистных лесов (Красилов, 1975).

В миоценовом местонахождении на берегу Татарского пролива севернее пос. Мгачи доминирует *Fagus antipovii* Heer в сочетании с листьями березовых. Стратиграфически это местонахождение, возможно, соответствует буковым тафоценозам оз. Ханка (см. ниже).

Миоценовые растения в коллекции, описанной Геером, происходят также из окрестностей пос. Дуэ (мыс Хойнджо). В последние годы флору Дуэ изучал М. А. Ахметьев (1975). В лаборатории палеоботаники Биолого-почвенного института также сосредоточены большие коллекции из этого района, но их изучение только начинается. Хотя число известных науке местонахождений и видов со времен Геера значительно возросло, приходится признать, что в разработке систематики миоценовых растений заметного прогресса нет.

Ханка

В коллекции Ф. Б. Шмидта с западного берега оз. Ханка О. Геер (Heer, 1878a) определил *Pinus podosperma* Heer, *Pinus* sp., *Planera ungeri* Ett. и *Acer* sp. В той же работе он приводит описание двенадцати видов из бухты Посьета. Флору бухты Посьета впоследствии описал А. Н. Криштофович (1921). Что же касается ханкайской флоры, то она до последнего времени мало привлекала внимание.

В 1956—1959 гг. Е. П. Денисов собрал остатки растений из ряда миоценовых местонахождений, в том числе и с западного берега Ханки севернее мыса Утес Белоглиняный (пос. Новокачалинск). Т. Н. Байковская (1974) приводит отсюда по сборам Денисова *Sequoia* cf. *affinis* Lesq., *Metasequoia disticha* (Heer) Miki, *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, *Thuja ehrenswardii* Heer, *Quercus miovariabilis* Hu et Chaney, *Fagus palaeocrenata* Okutsu и *Rhus obscura* (Lesq.) MacGinitie (?). В последние годы ханкайскую флору изучала Р. С. Климова.

В 1975 г. В. А. Красилов и Т. М. Алексеенко собрали коллекцию из восьми захоронений, приуроченных к одному флороносному слою, прослеженному в береговых обнажениях на протяжении нескольких километров. Всего в коллекции насчитывается около двадцати видов. Во всех захоронениях доминирует новый вид *Fagus chankaica* Alexeenko, на долю которого приходится около 50% всех листьев. Т. Н. Байковская описала некоторые экземпляры этого вида как *Fagus palaeocrenata*, основную же массу отпечатков она отнесла к *Quercus miovariabilis*. Новый вид бука входит в группу «*grandifolia*», по классификации Т. Танаи (*F. palaeocrenata* включен в группу «*sylvatica*»).

Субдоминантами букового леса, судя по количественному участию, могли быть *Metasequoia, Pinus, Carpinus* и *Acer*. В пойменных сообществах преобладали *Taxodium* и *Salix*. Среди редких видов стоит отметить *Comptonia diforme* (Sternb.) Berry, *Ailanthus confucii* Unger., *Robinia nipponica* Tanai и *Sorbus* sp. Обычный в кайнозойских флорах вид *Zelkova ungeri* Kov. в ханкайских захоронениях очень редок.

Ханкайские тафоценозы отражают особый этап эволюции кайнозойской растительности — развитие долинных буковых ле-

сов, сменивших в конце среднего миоцена каштановые леса (*Castanea miomollissima* Hu et Chaney). На Японских островах буковый пояс сейчас занимает верхнюю часть склонов, располагаясь над каштановым поясом. Можно предположить, что миоценовая растительность Приморья имела такую же структуру и что смена каштановых тафоценозов буковыми обусловлена нисходящей миграцией букового пояса в связи с похолоданием. В позднем миоцене (флора р. Раздольная) буковые леса Приморья постепенно приходят в упадок и к началу плиоцена, по-видимому, исчезают.

Заключение

Изложенное, вероятно, свидетельствует о некотором прогрессе дальневосточной палеоботаники за сто лет. Напомню к тому же, что я не касался исследований, посвященных флорам, открытым в более поздний период (например, меловым и кайнозойским флорам Сихотэ-Алиня, меловым Приохотья и многим другим). Вместе с тем за сто лет можно было, пожалуй, сделать больше. Палеоботанические исследования не были непрерывными, велись малыми силами и на недостаточно высоком техническом уровне. Условия хранения коллекций, особенно во Владивостоке, нельзя признать удовлетворительными. Публикация подготовленных к печати материалов нередко задерживалась на много лет, и к моменту выхода в свет эти материалы заметно устаревали. Качество палеоботанических изданий, особенно книг, изданных офсетным способом, оставляет желать лучшего. Будем надеяться, что следующие сто лет окажутся более продуктивными. Первоочередной задачей следует считать завершение монографической обработки мезозойской флоры р. Бурея (споровые растения, хвойные), позднемеловой Сахалина, миоценовой Южного Приморья и Александровского района Сахалинской области.

ЛИТЕРАТУРА

Ахметьев М. А. Ископаемые флоры стратиграфического разреза неогена среднего Сахалина (Александровский район). — «Сов. геол.», 1976, № 2, с. 130—136.

Байковская Т. М. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л., «Наука», 1974, 136 с.

Вахрамеев В. А. Позднемеловые флоры Тихоокеанского побережья СССР, особенности их состава и стратиграфическое положение. — Изв. АН СССР, сер. геол., 1966, № 3, с. 76—81.

Вахрамеев В. А., Долуденко М. П. Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии. — Труды Геол. ин-та, в. 54. М., Изд-во АН СССР, 1961, 135 с.

Геер О. Юрская флора Иркутской губернии и Амурского края. — Труды Сиб. экспед., физ. отдел, 1878, т. 3, в. 2, с 3—134.

Залесский М. Д. Палеофитологические заметки. — Изв. Геол. ком., 1904, т. 23, с. 181—200.

Иванчин-Писарева Н. А. Материалы к параллелизации угольных пластов Буреинского бассейна по спорам и пыльце. — Труды ВИМС, 1939, в. 143, с. 31—60.

Константов С. В. Несколько представителей флоры миоценовых отложений низовьев р. Буреи. — Изв. Геол. ком., 1913, в. 32, № 2, 3.
Константов С. В. Третичная флора Белогородского обнажения в низовье р. Буреи. — Труды Геол. ком., 1914, в. 113, с. 1—27.
Котова И. З. О границе юры и мела внутри угленосной толщи Буреинского бассейна по данным спорово-пыльцевого анализа. — ДАН СССР, 1961, т. 141, № 3, с. 694—697.
Кошман М. М. Покрытосеменные растения из нижнемеловых отложений Буреинского бассейна. — «Бот. журн.», 1973, т. 58, с. 1142—1146.
Красилов В. А. Czekanowskiales — новая группа голосеменных растений. — ДАН СССР, 1968а, т. 178. № 4, с. 942—945.
Красилов В. А. К изучению ископаемых растений из группы Czekanowskiales — Растения мезозоя. М., «Наука», 1968б, с. 31—40.
Красилов В. А. Таксономическая ревизия рода Tyrmia Prynada. — Ископаемая фауна и флора Дальнего Востока. Владивосток, 1969, с. 95—115.
Красилов В. А. Лиственные печеночники из юры Буреинского бассейна. — «Палеонтол. журн.», 1970, с. 131—142.
Красилов В. А. Мезозойская флора реки Буреи (Ginkgoales и Czekanowskiales). М., «Наука», 1972, 150 с.
Красилов В. А. Материалы по стратиграфии и палеофлористике угленосной толщи Буреинского бассейна. — Ископаемые флоры и фитостратиграфия Дальнего Востока. Владивосток, 1973а, с. 28—51.
Красилов В. А. Новые данные по флоре и фитостратиграфии верхнего мела Сахалина. — Ископаемые флоры и фитостратиграфия Дальнего Востока. Владивосток, 1973б, с. 52—77.
Красилов В. А. Развитие позднемеловой растительности западного Тихоокеанского побережья в связи с изменениями климата и тектогенезом. — Ископаемые флоры Дальнего Востока. Владивосток, 1975, с. 30—42.
Красилов В. А. Цагаянская флора Амурской области. М., «Наука», 1976, 94 с.
Криштофович А. Н. Юрские растения с р. Тырмы Амурской области. — Труды Геол. музея АН, 1914, т. 8, в. 2, с. 79—124.
Криштофович А. Н. О меловой флоре Сахалина. — Изв. Геол. ком., 1920, т. 39, № 3—6, с. 455—501.
Криштофович А. Н. О третичной флоре бухты Посьет, собранной Э. Э. Анертом в 1919 году. — Материалы по геол. и полезн. ископ. Дальнего Востока, 1921, № 11, с. 1—28.
Криштофович А. Н. Два пересечения Камышового хребта в южной части Северного Сахалина в 1925 г. — Материалы по общ. и прикл. геол., 1927, в. 112, с. 73—97.
Криштофович А. Н. Меловая флора Сахалина, Мгач и Половинки. — Труды ДВФ СО АН СССР, сер. геол., 1937, т. 2, с. 1—103.
Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Меловая флора Сахалина. Л., Изд-во АН СССР, 1960, 122 с.
Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области. — Криштофович А. Н. Избранные труды, т. 3. М., «Наука», 1966, с. 184—320.
Новопокровский И. В. Материалы к познанию юрской флоры долины р. Тырмы Амурской области. — Геол. исслед. и разв. работы по линии Сиб. ж. д., 1912, в. 32, с. 1—35.
Нояркова А. И. К изучению ископаемых флор Буреинского и Амурского Цагаяна. — Академику В. Л. Комарову к 70-летию. М., Изд-во АН СССР, 1939, с. 631—682.
Сьюорд А. Ч. Юрские растения из Амурского края. — Труды Геол. ком., нов. сер., 1912 в. 81, с. 1—21.
Хераскова Н. П., Давыдова Т. Н., Крашенинников Г. Ф., Пенинский Д. Д. Геология Буреинского бассейна. — Труды Всесоюз. н.-и. ин-та минер. сырья, 1939, в. 149. М. — Л., ГОНТИ, 173 с.

Шмидт Ф. Б. Предисловие к «Юрской флоре Иркутской губернии и Амурского края». — Труды Сиб. экспед., физ. отдел, 1878, т. 3, в. 2, с. 1—2.
Шугаевская О. В., Маркевич В. С., Битюцкая П. И. Споры с «арса» из угленосной толщи Буреинского бассейна. — Ископаемые флоры и фитостратиграфия Дальнего Востока. Владивосток, 1973, с. 86—97.
Goeppert H. R. Über die Tertiärflora der Polargegenden. — Schles. Ges. vaterl. Kult., 1867, Jaheresber. 44.
Heer O. Om nogle fossile Blade fra Öen Sachalin. — Vet. Med. nat. Foren. Kjobenhaven, 1871, N 23—25.
Heer O. Om nogra fossila vëxter fran ön Sachalin. — Kungl. vet. Akad. förhandl., 1874, N 10.
Heer O. Beiträge zur Jura — Flora Ostsibiriens und des Amurlandes. Mém. l'Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb., 1876, t. 22, N 12, p. 1—122.
Heer O. Beiträge zur fossilen Flora Sibiriens und des Amurlandes. — Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb., 1878, t. 25, «Flora fossilis arctica», vol. 5, N 2, S. 1—58.
Krassilov V. A. (Красилов В. А.). Approach to the classification of mesozoic «Ginkgoalean» plants from Siberia. — Palaeobotanist, 1970, N 1, p. 12—19.
Krassilov V. A. (Красилов В. А.). On the Siberian «endemic» cycadophytes with some phytogeographical implications. — In: Symposium on Morphol. and Stratigr. Palaeobotany, Lucknow, 1972. p. 28—33.
Krassilov V. A. (Красилов В. А.). Cuticular structure of Cretaceous angiosperms from the Far East of the USSR. — Palaeontographica, 1973, Bd. 142., Abt. B., Lfg. 4—6, p. 105—116.
Krassilov V. A. (Красилов В. А.). Dirhopalostachyaceae — a new family of proangiosperms and its bearing on the problem of angiosperm ancestry. — Palaeontographica, 1975, Bd. 153, Lfg. 1—3, p. 100—110.
Kryshtofovich A. N. (Криштофович А. Н.). On the Cretaceous flora of Russian Sakhalin. — Jour. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 1918, vol. 40, Art. 8.
Mercklin C. E. (Мерклин К. Э.). Über fossilen Holz und Bernstein in Braunkohle aus Gishig'nsk. — Bull. phys.-math. cl. Acad. Imp. St.-Pétersb., 1852, vol. 2, N 6.