ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 1997, № 2, с. 3–12

УДК 561.581

СИНГЕНЕЗ КСЕРОМОРФНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ПОЗДНЕМ ПАЛЕОЗОЕ–РАННЕМ КАЙНОЗОЕ

© 1997 г. В. А. Красилов

Палеонтологический институт РАН

Поступила в редакцию 01.08.96 г.

Рассмотрены методические и терминологические аспекты реконструкции растительных сообществ прошлого. Кратко охарактеризованы сменяющие друг друга в течение позднего палеозоя – раннего кайнозоя типы ксероморфных растительных сообществ: конифероидно-пельтаспермовые, беннетито-брахифилловые и дебейо-дриофилловые. Эти типы сообществ последовательно занимали одни и те же фациальные области, образуя сингенетическую серию. Их ксероморфизм в большей степени отражает физиологическую адаптацию к гелофитным и литоральным местообитаниям, чем засушливые климатические условия. Смена ксероморфных сообществ соответствует общей модели сингенеза (Красилов, 1992).

ВВЕДЕНИЕ

В связи с возросшим интересом к естественным и антропогенным экологическим процессам, развивающимся в течение длительных промежутков времени, особое значение приобретает реконструкция изменений биотических сообществ на протяжении геологических периодов, исчисляемых десятками миллионов лет. В настоящей работе предпринят анализ закономерностей эволюции ксероморфных растительных сообществ, возникших в конце палеозоя и непрерывно развивавшихся в течение мезозоя и раннего кайнозоя (их позднекайнозойская история тесно связана с современной растительностью средиземноморского типа и находится за пределами данного анализа). Наш выбор пал на ксероморфные сообщества в силу их относительно полной палеонтологической летописи, большого палеоклиматического значения и той особой роли, которую они играли в эволюции высших растений.

Ксероморфный облик имеют растительные сообщества внутриконтинентальных областей с летнесухим климатом, а также прибрежно-литоральные кустарниковые сообщества и редколесье. Ксероморфизм развивается у болотных растений (гелофитов), кальцефилов, псаммофитов и других жизненных форм как внутриконтинентальных, так и прибрежных местообитаний, причем отличить одни от других по морфологическим особенностям не всегда возможно. В фитоценологии литорали нередко рассматриваются как своего рода лаборатории по выработке ксероморфных жизненных форм, которые затем расселяются во внутриконтинентальные области (Ильин, 1947).

Для мезозойских и палеоценовых сообществ использованы реконструкции, выполненные автором по материалам из юры Донецкого бассейна, юры–нижнего мела Буреинского бассейна, нижнего мела Буреинского бассейна, нижнего мела Приморья, Забайкалья и Монголии, верхнего мела Сахалина, альба – сеномана Крыма, маастрихта–палеоцена Зее-Буреинской впадины, Сихотэ-Алиня и Малых Курил (Красилов, 1967; 1972а, б; 1976; 1979; 1984; Красилов и др., 1987; Krassilov, 1982а). В этих исследованиях, проведенных по описанной ниже схеме, удалось с высокой степенью достоверности установить положение ксероморфных сообществ в пространственных и эволюционных рядах, охватывающих длительные этапы эволюции растительности. Для палеозойских тафофлор мы располагаем только общими сведениями тафономического и палеоэкологического характера, позволяющими высказать лишь предварительные соображения о составе ксероморфных сообществ.

Работа поддержана РФФИ, проект № 95-04-11863.

МЕТОДИКА И ТЕРМИНОЛОГИЯ

После опубликования методической работы автора по палеоэкологии наземных растений (Красилов, 1972а) накоплен определенный опыт реконструкции растительных сообществ прошлого, заставляющий внести уточнения в предложенную ранее методику этих работ и соответствующую терминологию. В первую очередь необходимо подчеркнуть значение бассейнового подхода. Исходным материалом палеоэкологических реконструкций служит стратиграфическая последовательность слоев с растительными

остатками и их фациальная приуроченность. При этом в качестве геологической основы выступает седиментационный бассейн, т.е. область аккумуляции осадочного материала в пределах гидрографического бассейна.

Отметим, что в современных экологических работах все более широко применяется бассейновый подход, при котором гидрографический бассейн рассматривается как целостная ландшафтная система, определяющая развитие природных и антропогенных процессов. Растительность бассейна представляет собой динамичную систему зрелых и стадийных сообществ, фитоценотических рядов и мозаик, от которой зависит распределение и фациальная приуроченность растительных остатков. В связи с этим кажется правомерным внедрение бассейнового подхода в практику палеоэкологических исследований. Бассейновый подход, в частности, позволяет уточнить такие фундаментальные понятия палеоэкологии, как тафофлора, комплекс, палеокатена и др. В их основе лежит терминология, разработанная Ф. Клементсом (Clements, 1916), Г. Дюрье (Du Rietz, 1921), Ж. Браун-Бланке (Braun–Blanquet, 1932), В.Н. Сукачевым (1964) и другими исследователями (см. Красилов, 1972а). Приведенные ниже определения отражают позицию автора в отношении семантики часто употребляемых, но неоднозначно понимаемых терминов.

Клисерия (clisere): хронологическая последовательность климаксных сообществ, сменяющих друг друга в пределах ландшафтно-фациальной области.

Комплекс растительных остатков (КРС, палинокомплекс, ПК для палиноморф): совокупность видов ископаемых растений, обнаруженных в одном стратиграфическом подразделении. Элементарный комплекс растительных остатков относится к единичному слою или поверхности напластования.

Палеокатена: пространственная последовательность растительных сообществ в направлении от области осадконакопления (проксимальное звено) к области сноса (дистальные звенья).

Палеосукцессия: последовательность комплексов растительных остатков в геологическом разрезе.

Растительное сообщество (фитоценоз): дискретная единица растительного покрова с характерным спектром жизненных форм, представленных устойчивым сочетанием видов. Растительное сообщество прошлого (палеофитоценоз) представляет собой реконструированную на основе анализа комплексов ископаемых растений единицу растительности прошлого, предположительно обладавшую свойствами растительного сообщества.

Сингенез: историческое развитие биотических сообществ (иногда используемый в том же смысле термин "ценогенез" следует ограничить его приоритетной областью – эмбриологией).

Спектр ископаемых растений (СИР, палиноспектр, ПС в случае палиноморф): количественное распределение видов в комплексе ископаемых растений.

Тафофлора: совокупность комплексов ископаемых растений в пределах седиментационного бассейна.

Ценосерия (sere): последовательность стадий развития сообщества от пионерных через сериальные к зрелым (климаксным).

В классификации растительных сообществ прошлого основное значение имеют количественно доминирующие виды, определяющие общий облик (физиономию) сообщества. Названия реконструированных сообществ в работах автора произведены от основы родовых названий доминирующих видов прибавлением суффикса -etum для основных единиц и -ion для единиц более высоких рангов. Формальное соответствие названиям ассоциаций и союзов геоботанической классификации современной растительности не означает обязательного соответствия этим синтаксонам по критериям выделения и объему. Речь идет лишь о практически удобной номенклатуре, позволяющей формализовать палеоэкологические описания, которым придается синтаксономический смысл. Они содержат диагноз палеофитоценоза и данные о типовом местонахождении.

Выделяемые по доминантам подразделения обычно соответствуют более крупным единицам, чем ассоциации современной растительности, в классификации которой, наряду с экологическими доминантами, все большую роль играют детерминанты – стенобионтные виды, характеризующие определенный тип местообитаний. При этом более детальная реконструкция может быть выполнена для растительных сообществ, располагавшихся в пределах или вблизи области осадконакопления (проксимальных), тогда как удаленные (дистальные) сообщества реконструируются лишь в самых общих чертах.

Поступление растительного материала в область осадконакопления контролируется тектоническими, геоморфологическими и климатическими условиями в пределах бассейна осадконакопления. От этих условий зависит соотношение автохтонных (гипоавтохтонных) и аллохтонных компонентов как тафофлоры в целом, так и единичного КИР, нередко происходящих из более чем одного растительного сообщества.

Реконструкция растительных сообществ начинается с изучения элементарных СИР и их фациальной приуроченности. СИР может рассматриваться как проба растительности в радиусе около

150 м для крупномерных остатков и около 500 м для пыльцевых зерен (эти цифры получены усреднением данных многочисленных сопоставлений субфоссиальных спектров с окружающей растительностью, см. Красилов, 1972а). При этом количественные соотношения в пределах СИР отражают большей частью структуру проксимальных сообществ, доминанты которых, как правило, преобладают в спектрах, несмотря на возможные тафономические искажения. Что же касается доминантов дистальных сообществ, то они могут быть представлены, в зависимости от условий транспортировки и накопления материала, как массовыми, так и единичными остатками. В любом случае единичный СИР может рассматриваться лишь как исходный материал для реконструкции растительных сообществ, предполагающей сравнительный анализ серии одновозрастных и последовательных спектров. Для выделения доминантов растительных сообществ необходимо учитывать наряду с доминированием в единичных спектрах также встречаемость в сериях спектров. Эти две величины входят в комбинированный индекс значения:

$$Iv = D + P = \frac{100di}{M} + \frac{100pi}{M},$$

где D – относительное доминирование, P – относительная встречаемость, di – число местонахождений, в которых доминирует вид i, pi – число местонахождений, в которых встречен вид i, M – общее число местонахождений. У доминантов региональных сообществ индекс значения обычно выше за счет их более частой встречаемости, чем у локально обильных доминантов местных растительных группировок (пример анализа количественных соотношений с помощью индекса значения содержится в работе: Красилов, 1979).

Существенное значение для реконструкции растительности как системы сообществ имеют данные о динамике последних в пределах седиментационного бассейна, в частности, смены комплексов в отложениях регрессивного ряда, отражающие продвижение растительности вслед за отступающей береговой линией, дает представление о ценосерии (примеры регрессивных серий в юрских и раннемеловых отложениях Донбасса, Буреинского бассейна, Приморья и др., см. в работах: Красилов, 1972а, б; 1979; 1984). В то же время увеличение или уменьшение содержания компонентов дистальных сообществ свидетельствует о смещении поясов растительности, образующих катену на склоне седиментационного бассейна, и служит материалом для реконструкции клисерий.

Представления об эволюции растительности складываются на основе сингенетических рядов последовательно замещающих друг друга сообществ. При этом сингенетическая преемственность устанавливается по следующим критериям:

– соответствие спектров жизненных форм, их характерных морфологических особенностей (в частности, ксероморфных признаков в строении листьев, устьичных аппаратов и др.);

– приуроченность к определенной фациальной области;

– филогенетическая преемственность доминирующих видов;

– наличие персистирующих видов, переходящих из одного сообщества в другое с изменением экологического статуса, в частности, переживание доминирующей формы исходного сообщества в качестве реликтовой формы производного сообщества (примеры приведены ниже).

КОНИФЕРОИДНО-ПЕЛЬТАСПЕРМОВЫЕ СООБЩЕСТВА

В палеозойской палеофлористике и палинологии постоянно проводятся различия между предполагаемыми сообществами низменных и водораздельных местообитаний. К первым относят большей частью сообщества папоротников, членистостебельных и плауновидных, ко вторым – птеридоспермов, кордаитов и хвойных. Такое разграничение основано, главным образом, на ксероморфизме палеозойских семенных растений, в особенности пельтаспермов и кониферид. Последняя группа включает как древнейших хвойных, так и близкие к ним по морфологии вегетативных побегов, но филогенетически неродственные формы (традиционное отнесение всех ископаемых побегов с чешуевидными и игловидными листьями к хвойным не имеет серьезных оснований, поскольку подобные побеги встречались у птеридоспермов, кордаитов, гнетовых и, возможно, в других группах голосеменных растений).

Повышение роли пельтаспермов и кониферид в пермском периоде обычно рассматривается как свидетельство возросшей сухости глобального климата, особенно резко выраженной в пределах евромерийской и субангарской областей. На территории последней в поздней перми была распространена ксероморфная татариновая флора, которой соответствует виттатиновый комплекс стриатной пыльцы. Известно, что стриатную пыльцу продуцировали ксероморфные пельтаспермы и хвойные. Поэтому в палинологических работах стриатная пыльца рассматривается как показатель относительного сухого климата. Хотя эти представления прочно укоренились в палеоботанической литературе, они, по-видимому, нуждаются в существенном пересмотре. В отношении предполагаемых доминантов водораздель-

ных пространств засушливого климата необходимо отметить следующее.

1. Среди кордаитов выделяют гигрофильную группу Cordaixylon с придаточными корнями (Rothwell, Wagner, 1984) и относительно мезофильную Mesoxylon без них (Trivett, Rothwell, 1985), причем, судя по находкам в угольных почках, последние также входили в состав водно-болотного комплекса или проксимальных речнодолинных сообществ. Листья тех и других относятся к формальному роду Cordaites, но у гигрофильных кордаитов они более ксероморфны по микроструктурным признакам. Еще более ксероморфны внешне сходные с ними листья Rufloria, принадлежащие войновскиевым – доминирующей группе палеозойских растений Сибири и Приуралья. Для руфлорий характерен такой микроструктурный признак ксероморфной организации, как погруженные устьичные желобки (Мейен, 1966). В Кузнецком бассейне скопления руфлорий приурочены к угленосным фациям, тогда как в Приуралье они доминируют в прибрежноморских фациях (Наугольных, 1996).

2. Вальхиевые, обычно относимые к хвойным, в действительности ближе к гигрофильной группе кордаитов (те и другие продуцировали морфологически почти идентичную предпыльцу, отличающуюся от пыльцы мезофильных кордаитов и настоящих хвойных). Поскольку гигрофильные кордаиты имели, наряду с широкими лентовидными, также игольчатые листья, развитые в проксимальных частях гетеробластических побегов, то вальхиевых можно рассматривать как их наиболее ксероморфный вариант, сохранивший только последний тип листьев. Ксероморфизм этой в целом гигрофильной группы не имеет отношения к сухости климата.

3. Проведенное в последние годы изучение пермских кониферид Альпийского пояса (Clement-Westerhof, 1987; Kerp, 1996) показало, что их остатки, включая хорошо сохранившиеся ветвящиеся побеги и шишки, доминируют в морских карбонатных отложениях, что может указывать на литоральные местообитания соответствующих растительных сообществ. По тафономическим особенностям эти местонахождения мало отличаются от массовых скоплений побегов и чешуевидных листьев мезозойских брахифиллов (см. ниже).

4. Пельтаспермовые комплексы приурочены преимущественно к болотным и литоральным фациям, образуя в них крупные скопления фитолейм и кутикул. Так, в известном местонахождении триасовых фитолейм в линзе карбонатных глин над угольным пластом Богословского месторождения Восточного Урала (Принада, 1940; Владимирович, 1965; Krassilov, 1995) хорошо сохранившиеся листья Scytophyllum vulgare (табл. I, фиг. 5, 6) составляют более 80% СИР. Такого типа скопления кутикул образуются в условиях эстуарного режима с придонным дефицитом кислорода. Комплексы дисперсных кутикул нередко трактуются как аллохтонные в силу значительной фрагментарности растительного материала. В действительности, однако, дробление растительных остатков здесь происходит в результате многократного перемешивания осадка в волноприбойной зоне или переотложения турбидными потоками. Сами остатки могут быть как аллохтонными, так и гипоавтохтонными, но последние численно преобладают. Поскольку эстуарный режим (приток глубинных вод, отток поверхностных: Berger, 1970) исключает сколько-нибудь значительный принос терригенного материала реками, т.е. все основания полагать, что пельтаспермовая растительность покрывала берега заболоченного водоема.

5. Стриатные пыльцевые зерна нескольких морфологических типов были недавно обнаружены в кишечнике трех видов пермских насекомых (Расницын, Красилов, 1996; Rasnitsyn, Krassilov, 1996). Крупные, хорошо сохранившиеся насекомые из отрядов Hyporerlida и Grylloblattida едва ли могли выдержать длительную транспортировку. Не совершали они и дальних перелетов. Остается допустить, что эти насекомые питались пыльцой растений прибрежных растительных группировок.

Данные о взаимодействии растений и насекомых в пермских биоценозах позволили предположить, что распространение стриатной структуры пыльцевых зерен среди голосеменных растений, принадлежащих различным порядкам, происходило путем горизонтального переноса гена, ответственного за этот признак. Насекомые, питавшиеся этой пыльцой, могли играть роль переносчика микроорганизмов, трансдуцирующих генетический материал (аналогичную роль играют насекомые, распространяющие вирусные заболевания растений в современных биоценозах). Функционально стриатное строение связано с регуляцией объема пыльцевых зерен, которая имеет немаловажное значение при переносе последних насекомыми вне зависимости от климатических условий.

БЕННЕТИТО-БРАХИФИЛЛОВЫЕ СООБЩЕСТВА

В раннемезозойских ксероморфных сообществах пельтаспермовые еще играли доминирующую роль, как в уже упоминавшемся комплексе Богословского месторождения (см. выше). В конце триаса их значение падает, и лишь один род Pacypteris сохраняет высокую встречаемость в позднемезозойских тафофлорах средних широт, нигде не выступая в качестве доминанта. Т.М. Гаррис

(Harris, 1964) показал, что находки Pachypteris приурочены преимущественно к прибрежно-морским фациям. На этом основании он предложил реконструкцию Pachypteris как литорального, возможно, мангрового кустарника. Это род, таким образом, служит связующим звеном между конифероидно-пельтаспермовыми сообществами перми и триаса и заместившими их позднемезозойскими ксероморфными сообществами. В последних повсеместно доминируют растения с чешуевидными листьями, побеги которых относят к формальным родам Brachyphyllum, Pagiophyllum, Cheirolepis, Pseudofrenelopsis и др. Они образуют сборную группу брахифиллов, включающую хвойных из различных семейств (вольциевые, араукариевые, таксодиевые и др.), а также морфологически сходных с ними гирмерелловых. Последних в прошлом также причисляли к хвойным, однако, по строению семенных купул и пыльцевых зерен (Classopollis) они ближе к гнетофитам (Krassilov, 1982b). Сходство листовых признаков брахифиллов из различных таксономических групп, по-видимому, имеет конвергентный характер. Такого рода конвергенция вообще характерна для ксероморфных сообществ.

Вопросу об экологическом значении Classopollis посвящена большая литература. В.А. Вахрамеев (Vakhrameev, 1981) считал эту пыльцу показателем относительно теплого и сухого климата. Другие исследователи связывали ее с галофитными или псаммофитными сообществами (Watson, 1982). Сейчас известно, что в эпохи трансгрессий юрские палинокомплексы с Classopollis были распространены вплоть до Ямала, встречаясь, главным образом, в прибрежно-морских фациях (Ровнина, 1996). Сохранившиеся в вертикальном положении на месте произрастания стволы брахифиллов в прибрежно-морских отложениях (Francis, 1983) служат прямым свидетельством их произрастания вблизи береговой линии. Неоднократно отмечено также увеличение содержания пыльцы Classopollis при переходе от континентальных к морским фациям. По совокупности данных, Classopollietum реконструируется как прибрежно-литоральное сообщество с широким спектром гелофитных и кальцефильных адаптаций, возможно, проникавшее в глубь суши по заболоченным речным долинам и побережьям крупных озер.

Околоводный характер местообитаний беннетито-брахифилловых сообществ в ряде случаев подтверждается анатомическими особенностями составляющих его растений, такими как развитие (табл. I, фиг. 3, 4) аэренхимной ткани в мезофилле с погруженными в нее устьицами (у беннитита Otozamites lacustris: Krassilov, 1982a).

Сходство между палеозойскими и мезозойскими ксероморфными сообществами довершается тем, что в том и другом случае к ним приурочены наиболее сложные для своего времени морфологические типы пыльцевых зерен – стриатная пыльца в палеозое и Classopollis в мезозое. Те и другие извлечены из содержимого желудков крупных насекомых. В случае Classopollis это прямокрылые из доминирующего юрского рода Aboilus (Расницын, Красилов, 1996). Кроме того, в юрских отложениях Каратау (Казахстан) найдены насекомые, питавшиеся листьями брахифилловых растений. По тафономическим соображениям, которые были изложены выше для пермских насекомых, эти находки подтверждают произрастание брахифилловых сообществ в пределах аккумулятивной области.

Сравнительно-морфологические исследования позволяют реконструировать филогенетические связи между отдельными группами палеозойских ксероморфных кониферид и мезозойских брахифиллов, в частности, между Majonica и Hirmerella (Clement-Westerhof, van Konijnenburg – van Cittert, 1987). Эндостриатное строение пояска Classopollis, возможно, указывает на происхождение этого типа пыльцы от позднепалеозойского – раннетриасового стриатного. Эти данные, наряду с экологической преемственностью палеозойских и мезозойских пельтаспермов, свидетельствуют об автохтонном развитии мезозойских брахифилловых сообществ на основе пермских конифероидно-пельтаспермовых.

Смена сообществ в данном случае развивалась постепенно в течение первой половины триасового периода и заключалась главным образом в изменении таксономического состава доминирующих групп при сохранении их физиономических особенностей. Мезозойские доминирующие группы происходят от второстепенных компонентов палеозойских сообществ, которые могли быть растениями пионерных или сериальных стадий. Однако с большей уверенностью об этом можно будет говорить лишь после того, как будет проведен палеоэкологический анализ пермских ксероморфных комплексов.

ЭКСПАНСИЯ BRACHYPHYLLION НА ГРАНИЦЕ ЮРЫ И МЕЛА

Для мезозойских комплексов анализ по приведенной выше схеме показал, что в средней и поздней юре брахифилловые группировки большей частью произрастали вблизи береговой линии морей и в составе озерно-болотной растительности, за папоротниковыми маршами или образуя вместе с последними мозаику околоводных сообществ. Так, в регрессивных сериях талынжанской свиты верховьев р. Буреи и каменской свиты северо-западной окраины Донецкого бассейна верхние горизонты прибрежно-морских отложений содержат остатки папоротников, преимуществен-

но Dicksonia, которых вверх по разрезу сменяют брахифилловые КИР сообщества Elatidetum (один из вариантов Brachyphyllion) с разнообразными беннититовыми. При этом в каменском местонахождении скопления листьев беннитита Ptilophyllum pecten обнаружены в загипсованных глинистых отложениях литоральных фаций. Более поздние стадии ценосерии представлены в первом случае феникопсисовыми, во втором – гинкгофеникопсисовыми комплексами (Красилов, 1972а, б).

На границе юры и мела ситуация существенно меняется, особенно в центральных районах Азии, где проксимальное звено папоротниковых маршей практически выпадает из палеокатены, замещаясь беннетито-брахифилловыми группировками. Эти изменения наиболее четко выражены в мезозойских разрезах Западной Монголии, где смена папоротниковых комплексов брахифилловыми служит основным критерием юрско-меловой границы в континентальных фациях (Krassilov, 1982a). Одновременно происходит сокращение папоротниковых маршей и в разрезах европейского вельда, однако здесь существенную роль играют ксероморфные папоротниковые береговые сообщества с Weichselia. Менее всего юрско-меловая перестройка затронула умеренную зону Евразии, где папоротниковые марши сохранили свое значение и в раннем мелу, изменился лишь видовой состав доминирующих групп (Вахрамеев, Котова, 1980).

СРЕДНЕМЕЛОВАЯ ПЕРЕСТРОЙКА КСЕРОМОРФНЫХ СООБЩЕСТВ

В середине мелового периода происходит коренная перестройка ксероморфных сообществ. Брахифиллы и беннетитовые утрачивают доминирующее значение, сохраняясь в качестве второстепенных элементов в позднемеловых сообществах, занимавших ту же фациальную зону. На первый план выдвигаются жестколистные покрытосеменные типа Debeya и Dryophyllum, морфологически связанные с листовыми морфотипами раннемеловых покрытосеменных Sapindopsis, Myricaephyllum и др. и, по-видимому, возникшие в результате автохтонного развития последних. Для них характерны узкие цельные, глубоко пальчаторассеченные или сложно-пальчатые листовые пластинки со взаимными переходами, толстая кутикула и погруженные устьичные аппараты сложного строения, с перистомным кутиновым кольцом, сходные с устьицами ксероморфных голосеменных (табл. I, фиг. 1, 2).

Типичные местонахождения позднемеловой ксероморфной растительности происходят из морских карбонатных отложений сеномана Северного Крыма (Красилов, 1984), где жестколистным покрытосеменным сопутствуют еще довольно многочисленные брахифиллы и даже раннемезозойского облика пельтаспермовые. Такого типа комплексы широко распространены в верхнемеловых отложениях Западной Европы, где в их составе развиваются покрытосеменные, продуцировавшие пыльцу морфологической группы Normapolles. По крайней мере часть их, вероятно, имела листья типа Dryophyllum.

Во внутриконтинентальных областях северной Азии ксероморфные комплексы встречаются реже, однако ближе к тихоокеанскому побережью их роль снова возрастает, причем в прибрежно-морских сенонских отложениях восточного побережья Татарского пролива обнаружены крупные скопления кутикул ксероморфного вида Debeya pachyderma (Красилов, 1979). Листья и кутикулы этого или близкого вида содержатся также в островодужном позднемеловом–раннепалеоценовом комплексе Малых Курил (Красилов и др., 1987). Debeyo-Dryophylletum сохраняет значение одного из основных типов растительных сообществ в палеогене Гелинденской флористической области (по А.Н. Криштофовичу, 1955).

Данные о среднемеловой перестройке растительности хорошо согласуются с общей схемой сингенеза путем снятия климаксной фазы под влиянием внешних воздействий, прерывающих ценосерию на промежуточных стадиях ее развития (Красилов, 1992). Климаксные виды при этом вымирают или, как в случае брахифиллов, теряют доминирующее значение. Новая климаксная фаза формируется за счет видов пионерской и сериальных стадий (проангиоспермов и ранних цветковых в случае беннетито-брахифилловых сообществ), которым в период перестройки сообщества свойственны высокие темпы морфологической эволюции и быстрое увеличение разнообразия, подобное вспышке разнообразия покрытосеменных в середине мелового периода.

Прерывание ценосерий, вызвавшее коренную перестройку растительности в середине мелового периода, можно в самом общем плане связать с множественными факторами неустойчивости среды, в основе которых лежит тектоно-магматическая активизация на рубеже альба и сеномана (австроальпийская фаза) и опускание кратонов (Красилов, 1985). Более конкретно устанавливается хронологическая связь между перестройками растительности и крупными вулканическими событиями. Так, смене ксероморфных сообществ на рубеже палеозоя – мезозоя сопутствовал сибирский трапповый магматизм. Фитоценотические события на рубеже юры и мела в Центральной Азии совпали с формированием крупнейшей базальтовой провинции на севере Монголии. И, наконец, среднемеловой перестройке соответствует начало развития грандиозной структуры

Тихоокеанского вулканогенного пояса. Вулканические события подобных масштабов оказывают многостороннее воздействие на растительность, одним из факторов которого могли быть кислотные дожди, вызванные выбросами вулканических газов. Известно, что хвойные леса и околоводная растительность в первую очередь страдают от кислотных дождей. Косвенным указанием на действие этого фактора может служить массовая смертность pH-чувствительных водных насекомых, рыб и других организмов, образующих крупные скопления в тонкослоистых озерных отложениях уже упоминавшегося Байсинского местонахождения и других нижнемеловых разрезов Забайкалья. В ряде разрезов, по данным Е.В. Бугдаевой, устанавливается непосредственная связь между прерыванием развития растительных сообществ на ранней стадии (Czekanowskietum) и проявлениями вулканизма.

Со среднемеловой перестройкой ксероморфных сообществ связан ряд эволюционных событий в истории наземных насекомых и позвоночных. В частности, упадок беннетитов сопровождался переходом связанных с ними насекомых на замещавшие их виды ранних цветковых. Появление в середине мела крупных одиночных цветков, похожих на предцветки беннетитов, могло быть следствием этих событий. В то же время замещение крупнолистных беннетитов мелколистными обильноветвящимися цветковыми означало резкое уменьшение продуцируемой сообществом листовой массы по отношению к массе побегов. Подобное изменение не могло не повлиять на характер питания и строение жевательного аппарата растительноядных динозавров, среди которых в это время появляются формы с мощно развитыми зубными батареями (Krassilov, 1981).

АРОГЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ КСЕРОМОРФНЫХ СООБЩЕСТВ

Эволюционное значение ксероморфных сообществ состоит в том, что к ним были приурочены наиболее перспективные в эволюционном отношении группы растений. В палеозое это пельтаспермовые, давшие начало чекановскиевым, нилссониевым и, возможно, другим доминирующим группам мезозойских голосеменных. Наиболее вероятными предками гнетовых и беннетитов были тригонокарповые птеридоспермы, также входившие в состав ксероморфных околоводных сообществ. Еще более важную роль в эволюции растительного мира сыграли мезозойские ксероморфные сообщества, в которых развивались разнообразные проангиоспермы. Происходит формирование новых для того времени морфологических приспособлений для рассеивания купул и семян – зацепок, хохолков, как у Problematospermum (Krassilov, 1973) и др. На этом фоне появились первые цветковые растения.

Наиболее показательны в этом отношении раннемеловые беннетито-брахифилловые сообщества Забайкалья и Монголии. Первые покрытосеменные появились в их составе уже в готериве–раннем барреме, т.е. существенно раньше, чем в сообществах других типов (Вахрамеев, Котова, 1977; Krassilov, 1982a). Эти первые находки происходят из местонахождений, содержащих такие разнообразные формы проангиоспермов, как Baisia, Eoantha, Graminophyllum и др. (Krassilov, Bugdaeva, 1982; Krassilov, 1986). Появление покрытосеменных, следовательно, не было единичным эволюционным событием, а явилось результатом параллельного развития целого комплекса растений, представляющих различные таксономические группы. Подобные комплексы можно с полным основанием назвать арогенными (по аналогии с арогенными популяциями: Синская, 1948), поскольку в них в процессе параллельной эволюции происходило формирование новых типов растений.

Хронологически появление первых покрытосеменных связано с экспансией беннетито-брахифилловых сообществ, в начале мелового периода заместивших папоротниковые марши на обширных пространствах Центральной Азии и в других регионах (см. выше). В процессе экологической экспансии возросло значение пионерных растений, способных осваивать новые биотопы. Как первые покрытосеменные, так и сопутствующие им проангиоспермы были представлены в ксероморфных сообществах по преимуществу травянистыми и мелкими древесными формами, которые обладали очень значительной, по отношению к редуцированной вегетативной сфере, пыльцевой и семенной продуктивностью (имеется в виду обилие пыльцы Classopollis, опушенных купул Baisia и др.). Ведущим фактором их эволюции было ускорение развития, в свою очередь связанное с неустойчивыми условиями среды и пионерными адаптациями.

Отметим в этой связи, что наиболее продуктивные местонахождения проангиоспермовых комплексов приурочены к рифтовым впадинам в пределах экотонной зоны между ксероморфной и мезофильной лесной растительностью (озерные отложения рифтовых бассейнов Забайкалья, Монголии, Северо-Восточного Китая, Кунварра на юге Австралии и др.).

ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

По морфологическим и тафономическим признакам, в частности, по развитию опадающих укороченных побегов и распространению листовых матов, достоверно распознается область

существования листопадной летнезеленой лесной растительности прошлого с доминирующей формацией Phoenicopsion, в мезозое занимавшей северную Евразию, простираясь на юг до 50° с.ш. Здесь проходила ее граница с вечнозеленой (зимнезеленой) растительностью южных областей, в составе которой преобладали совершенно иные жизненные формы, в частности, толстоствольные Cycadeoidea (Krassilov, 1972 и др. работы).

Поскольку широтный температурный градиент в мезозое был значительно более пологим, чем в настоящее время, можно предположить, что эта граница определялась не столько температурными различиями, сколько распределением атмосферных осадков. Последнее в условиях теплой биосферы существенно отличалось от современного. В наши дни существование влажнотропической зоны и обрамляющих ее сухих низкоширотных зон объясняется быстрым охлаждением восходящих воздушных масс над экватором, в результате которого содержащаяся в них влага тут же и проливается в виде тропических ливней. Опускаясь за пределами влажнотропической зоны, охлажденные воздушные массы поглощают влагу, тем самым определяя положение засушливых зон. В безледниковом климате охлаждение восходящих экваториальных воздушных масс происходило медленнее, содержащаяся в них влага удерживалась в атмосферных потоках вплоть до достижения ими внетропических широт, которые, благодаря этому, получали больше осадков. В результате в условиях безледникового климата формировались засушливая экваториальная зона и обрамляющие ее более влажные субтропические зоны.

Распределение мезозойских растительных сообществ в целом подтверждают эту схему. Вплоть до конца мелового периода не обнаруживается признаков влажнотропической растительности, тогда как ксероморфные сообщества были распространены в пределах широкой области между сухими тропиками и умеренными лесными зонами, местами заходя в область последних. Эта область характеризовалась широким развитием красноцветных отложений и карбонатных озерных фаций. Ее влагообеспеченность колебалась в широких пределах. Так, в позднеюрское время в пределах зоны ксероморфной растительности происходило соленакопление, тогда как в мелу здесь были довольно широко распространены угленосные фации, свидетельствующие об относительно высокой влажности. В то же время наиболее богатые ксероморфные комплексы всегда были связаны с карбонатными озерно-лагунными фациями, северная граница которых не выходит за пределы этой зоны.

Распределение ксероморфных сообществ объясняет относительно резкий характер границы между мезозойскими зонами субтропического и умеренного климата, контрастирующий с постепенным, практически неуловимым изменением растительности в пределах самих зон. Смещение этой границы во времени связано, в первую очередь, с перераспределением сезонных осадков и, опосредованно, с изменением среднеглобальной температуры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей статье предпринята попытка реконструкции сингенетического процесса развития ксероморфных сообществ в течение нескольких геологических периодов. Вопреки бытующим представлениям, распространение ксероморфных сообществ не было показателем сухости климата, поскольку ксероморфизм был связан с литоральными и болотными местообитаниями.

Ксероморфные конифероидно-пельтаспермовые, беннетито-брахифилловые и дебейо-дриофилловые сообщества содержали наиболее прогрессивные для своего времени группы растений и сыграли ведущую роль в становлении как доминирующих типов мезозойских голосеменных, так и цветковых растений. Последние появились в составе проангиоспермовых комплексов, параллельно развивавшихся в направлении покрытосемянности. Для ксероморфных сообществ получены прямые свидетельства коэволюции растений и насекомых, сыгравшей существенную роль в развитии биологического разнообразия.

Перестройки ксероморфных сообществ были связаны с внешними воздействиями, в первую очередь с наиболее мощными проявлениями вулканической активности на рубежах перми и триаса, юры и мела, раннего и позднего мела. Эти воздействия приводили к задержке ценосерии на ранних стадиях, снятию климаксной фазы, которая затем формировалась из быстро эволюционирующих в переходные периоды видов пионерных и сериальных стадий. По этой схеме происходило формирование сообществ с жестколистными покрытосеменными на базе беннетито-брахифилловых группировок.

В фитогеографическом плане ксероморфные сообщества характеризуют широкую зону преобладания зимних осадков, простиравшуюся в условиях безледникового климата от экватора до 50°–60° с.ш. Смещение границ этой зоны может служить показателем глобальных климатических изменений. В дальнейшем предстоит проследить развитие ксероморфных сообществ в течение кайнозоя вплоть до становления современной растительности средиземноморского типа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахрамеев В.А., Котова И.З. Древние покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отложений Забайкалья // Палеонтол. журн. 1977. № 4. С. 101–109.

Вахрамеев В.А., Котова И.З. Граница юры и мела в свете палинологических данных // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1980. № 2. С. 62–69.

Владимирович В.П. Некоторые представители рода Thinnfeldia из рэта Восточного Урала // Ежег. палеонтол. общ. 1965. Т. 17. С. 238–261.

Ильин М.М. Флоры литоралей и пустынь в их взаимосвязях // Советская ботаника. 1947. № 5. С. 249–267.

Красилов В.А. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М.: Наука, 1967. 264 с.

Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972а. 208 с.

Красилов В.А. Мезозойская флора реки Буреи. М.: Наука, 1972б. 152 с.

Красилов В.А. Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с.

Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 182 с.

Красилов В.А. Альб-сеноманская флора междуречья Качи и Бодрака (Крым) // Бюл. Моск. общ. испыт. природы. 1984. Т. 59. № 4. С. 104–112.

Красилов В.А. Меловой период. Эволюция земной коры и биосферы. М.: Наука, 1985. 240 с.

Красилов В.А. Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. М.: ВНИИприроды, 1992. 174 с.

Красилов В.А., Блохина Н.И., Маркевич В.С., Серова М.Я. Мел – палеоген Малой Курильской гряды. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. 140 с.

Криштофович А.Н. Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода // Вопросы геологии Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 824–844.

Мейен С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии. М.: Наука, 1966. 184 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 150).

Наугольных С.В. Пермские флористические комплексы Кожимского разреза (Печарское Приуралье), их возраст и таксономический состав // Чтения памяти Всеволода Андреевича Вахрамеева. М.: ГЕОС, 1996. С. 49–54.

Принада В.Д. О нахождении на Урале верхнетриасовых растений замечательной сохранности // Сов. бот. 1940. № 4. С. 23–26.

Расницын А.П., Красилов В.А. Первая находка пыльцы в кишечнике нежнепермских насекомых // Палеонтол. журн. 1996. № 3. С. 119–124.

Ровнина Л.В. Пыльца Classopollis в отложениях юры Западной Сибири // Чтения памяти Всеволода Андреевича Вахрамеева. М.: ГЕОС, 1996. С. 61.

Синская Е.Н. Динамика вида. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1948.

Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964.

Berger W.H. Biogenous deep-sea sediments: Fractionation by deep sea ciruculation // Bull. Geol. Soc. Amer. 1970. V. 81. P. 1385–1402.

Braun-Blanquet J. Plant sociology. New York: McGrow – Hill, 1932. 439 p.

Clements F.E. Plant succession // Carnegie Inst. Wash. Publ., 1916. V. 242.

Clement-Westerhof J.A. Aspects of Permian palaeobotany and palynology, 7 // Rev. Palaeobot. Palynol. 1987. V. 41. P. 51–166. V. 52. P. 375–402.

Clement-Westerhof J.A., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. Hirmeriella muensteri: new data on the fertile organs leading to a revised concept of the Cheirolepidiaceae // Rev. Palaeobot. Palynol. 1991. V. 68. P. 147–179.

Du Rietz G.E. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie // Akad. Abhandl. Uppsala. 1921. S. 1–272.

Francis J.E. The dominant conifer of the Jurassic Purbeck Formation, England // Palaeontology. 1983. V. 26. P. 277–294.

Harris T.M. The Yorkshire Jurassic flora. 2. Caytoniales, Cycadales and Pterridosperms. London: Brit. Mus. (Natur. Hist.). 1964. 191 p.

Kerp H. Post–Variscan late Palaeozoic Northern Hemisphere gymnosperms: the onset to the Mesozoic // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. V. 90. P. 263–285.

Krassilov V.A. Phytogeographical classification of Mesozoic floras and their bearing on continental drift // Nature. 1972. V. 237. P. 49.

Krassilov V.A. The Jurassic disseminules with pappus and their bearing on the problem of angiosperm ancestry // Geophytology. 1973. V. 3. P. 1–4.

Krassilov V.A. Changes of Mesozoic vegetation and the extinction of dinosaurs // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1981. V. 34. P. 207–224.

Krassilov V.A. On the ovuliferous organ of Hirmerella // Phyta, D.D. Pant Comm. vol. 1982a. P. 141–144.

Krassilov V.A. Early Cretaceous flora of Mongolia // Palaeontographica B. 1982b. Bd. 181. S. 1–43.

Krassilov V.A. New floral structure from the Lower Cretaceous of Lake Baikal area // Rev. Palaeobot. Palynol. 1986. V. 47. P. 9–16.

Krassilov V.A. Scytophyllum and the origin of angiosperm leaf characters // Paleontol. J. 1995. V. 29. № 1A. P. 63–73.

Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. Achene–like fossils from the Lower Cretaceous of the Lake Baikal area // Rev. Palaeobot. Palynol. 1982. V. 36. P. 279–295.

Rasnitsyn A.P., Krassilov V.A. Pollen in the gut compressions of fossil insects as an evidence of coevolution // Paleontol. Zh. 1996. № 6. P. 626–633.

Rothwell G.W., Warner S. Cordaixylon dumusum n. sp. (Cordaites). 1. Vegetative structures // Bot. Gaz. 1984. V. 145. № 2. P. 275–291.

Trivett M.L., Rothwell G.W. Morphology, systematics and paleoecology of Paleozoic fossil plants: Mesoxylon priari, sp. nov. (Cordaitales) // Syst. Bot. 1985. V. 10. № 2. P. 205–223.

Vakhrameev V.A. Pollen of Classopollis: indicator of Jurassic and Cretaceous climates // Palaeobotanist. 1981. V. 28/29. P. 301–307.

Watson J. 1982. The Cheirolepidiaceae: a short review // Phyta. D.D. Pant. Commem. vol. 1982. P. 265–273.

Syngenesis of Xeromorphic Plant Communities in the Late Paleozoic to Early Cenozoic

V. A. Krassilov

Methods and terminology of the plant communitiy reconstruction are considered. The successive late Paleozoic to early Cenozoic xeromorphic coniferoid-peltasperm, bennettite-brachyphyll and debeyo-dryophyll communities are briefly described. They sequentially replaced each other within the coastal – littoral facies domain forming a continuous syngenetic series. Their xeromorphism was related to the helophyte and littoral habitats rather than arid climates. Xeromorphic communities played a significant evolutionary role as a cradle of new higher taxa, in particular angiosperms. Evolution of xeromorphic communities apparently corresponds to the general model of plant syngenesis (Krassilov, 1992).
Key words: climate, evolution, paleoecology, plant communities, xeromorphism.

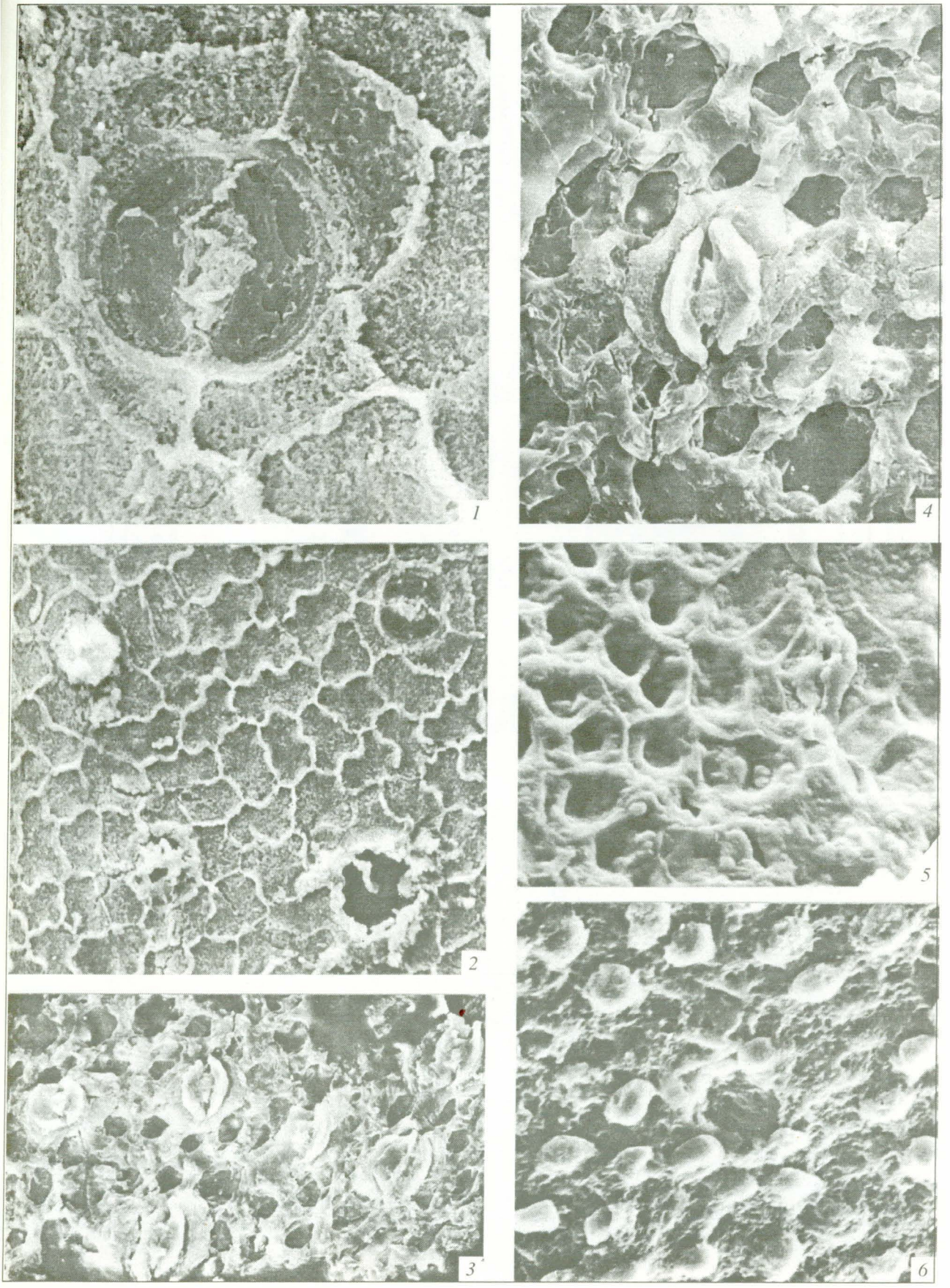
Объяснение к таблице I

Фиг. 1, 2. Debeya cf. pachyderma Krassil., ксероморфный вид двудольных из раннего палеоцена о. Юрий Малой Курильской гряды: устьица и топография эпидермиса с устьицами и основаниями железок; СЭМ, ×1000 и 250.

Фиг. 3, 4. Otozamites lacustris Krassil., ксероморфный беннетит из нижнего мела Монголии: устьичная зона и отдельные устьица, погруженные в мезофилл, СЭМ, ×450 и 1000.

Фиг. 5, 6. Scytophyllum vulgare (Pryn.) Dobruck., ксероморфный пельтасперм из верхнего триаса Богословского месторождения на Восточном Урале: устьица, погруженные в мезофилл и папиллозная поверхность кутикулы, СЭМ, ×400.

Описания видов содержатся в работах (Красилов и др., 1987; Krassilov, 1982a, 1995).


1
4
2
5
3
6