

УДК 551.781.4/782.1:561(235.47)

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОСТАВА МИКРО- И МАКРОФЛОРИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ ЭОЦЕНА–МИОЦЕНА ВОСТОЧНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

© 2003 г. Д. А. Лопатина

*Институт литосферы окраинных и внутренних морей РАН, Москва*

Поступила в редакцию 6.06.01.

Приведена сравнительная характеристика комплексов спор и пыльцы и отпечатков растений из семи местонахождений флоры Восточного Сихотэ-Алиня – Сонье (поздний эоцен), Буй, Светловодная (поздний эоцен – ранний олигоцен), Амгу (поздний олигоцен – ранний миоцен), Демби, Великая Кема (вторая половина раннего миоцена – начало среднего миоцена) и Ботчи (конец среднего миоцена – поздний миоцен). Установлено, что комплексы микро- и макрофлор демонстрируют достаточно высокую степень сходства на родовом и семейственном уровнях. Общими, как правило, являются следующие роды: *Ginkgo*, *Pinus*, *Picea*, *Tsuga*, *Sciadopitys*, *Thuja*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Carua*, *Fagus*, *Quercus*, *Acer*, *Rhus*. Различия качественного и количественного состава комплексов обусловлены биологическими особенностями растений, различиями в характере фоссилизации микро- и макроостатков, географическими условиями конкретной территории, литогенетическими условиями, различиями в генезисе комплексов, а также недостаточной изученностью морфологии спор и пыльцы некоторых родов.

*Ключевые слова.* Микрофлора, макрофлора, комплексный флористический анализ.

### ВВЕДЕНИЕ

Биостратиграфическое расчленение кайнозойских континентальных отложений Дальнего Востока основывается исключительно на палеоботанических данных (изучении отпечатков листьев, плодов и семян растений, а также спор и пыльцы). Анализ макрофлоры позволяет установить флористический состав фитоценозов, которые были распространены в районе формирования флороносных отложений, т.е. восстановить локальные, обычно интразональные растительные ассоциации. Споры и пыльца распространяются ветром на значительные расстояния, поэтому палинологические комплексы отражают состав растительности, произраставшей на достаточно удаленных расстояниях от мест захоронений макрофлоры, что позволяет интерпретировать зональный тип растительности. Некоторый элемент аллохтонности, безусловно, присутствует и в комплексах макрофлоры, однако расстояние, с которого приносятся макроостатки растений, значительно меньше расстояния, преодолеваемого пыльцой отдельных родов (у некоторых родов – до нескольких сотен километров).

Известно, что споровая и пыльцевая продуктивность различается у разных видов и родов растений. В результате многочисленных исследований (Заклинская, Гричук, 1948; Кабайлене, 1969; Кондратене, 1976 и др.) было установлено, что

состав “пыльцевого дождя” не соответствует составу спорово-пыльцевых спектров (т. е. количественный и качественный состав субфоссильных спорово-пыльцевых спектров не отражает адекватно состав растительности), и определена степень неравенства в их составе. Первостепенное влияние на формирование спорово-пыльцевых спектров современных отложений оказывают биологические факторы (способ опыления растения, способность переноса водой и ветром, морфология пыльцевых зерен, их удельный вес, химический состав оболочек) и физико-географические условия конкретной территории. Разумеется, состав субфоссильных спектров также не соответствует составу ископаемых, так как с течением времени происходит дальнейшее разрушение палинологических остатков. В значительной мере это определяется степенью сохранности оболочек, зависящей от их химического состава, генезиса отложений и скорости осадконакопления. В результате состав ископаемых спорово-пыльцевых спектров обычно не соответствует составу ископаемой макрофлоры. Известно, что вероятность захоронения макроостатков растений связана с условиями их обитания. Как правило, комплексы ископаемой флоры отражают гидрофильную и мезофильную растительность низин (болот, побережий озер и рек) и низкогорий. Кроме того, в комплексах макрофлоры обычно преобладают листья деревьев, тогда как остатки

трав чаще разрушаются на месте и не переходят в ископаемое состояние. Таким образом, важное значение при палеоботанических исследованиях приобретает комплексный анализ крупномерных отпечатков растений и палинологических остатков. Сочетание двух методов исследования позволяет наиболее полно восстановить состав ископаемой флоры, что имеет значение для более точной датировки, стратиграфического расчленения разрезов, климатических и палеогеографических реконструкций.

Подобный подход с объединением двух палеоботанических методов применялся М.А. Ахметьевым (1973а) при изучении миоценовых отложений р. Ботчи на Дальнем Востоке, В.П. Никитиным, И.А. Ильиной и А.Ф. Фрадковой при изучении миоценовых отложений разреза Мамонтовой Горы на р. Алдан (Миоцен..., 1977), А.Ф. Фрадковой (1983) при исследовании неогеновых разрезов Северо-Востока Азии, Р.З. Генкиной и Е.Н. Дубровской (1979, 1984) при изучении юрских отложений восточных районов Средней Азии.

В настоящей работе приводятся результаты изучения спор и пыльцы, выделенных автором из образцов с отпечатками растений из семи местонахождений флоры Прибрежного базальтового пояса Восточного Сихотэ-Алиня. Возраст местонахождений охватывает интервал от позднего эоцена до позднего миоцена. Проводится детальное сравнение спорово-пыльцевых комплексов (СПК) с комплексами макроостатков и анализируются причины сходства и различий их качественного и количественного состава на родовом уровне.

## ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Для исследования были выбраны местонахождения флоры Сонье, Буй, Демби на побережье Татарского пролива между бухтами Сонье и Демби, реками Светловодная, Амгу, Ботчи и пос. Великая Кема (рис. 1). Отпечатки растений из всех местонахождений изучены М.А. Ахметьевым (Ахметьев, 1965, 1973а,б, 1974, 1988; Ахметьев, Шевырева, 1989; Ахметьев, Викулин, 1995; Ахметьев, Манчестер, 2000). Для местонахождений Амгу и Великая Кема дополнительно использованы данные Р.С. Климовой (Рыбалко и др., 1980). В более ранних публикациях автора, посвященных изучению спор и пыльцы из разрезов р. Амгу, Сонье, Буй, Демби и Великой Кемы (Лопатина, 1999, 2001а,б), определен возраст отложений при помощи обоих методов и проведена региональная корреляция выделенных спорово-пыльцевых комплексов (СПК). Определения возраста флороносных отложений по результатам спорово-пыльцевого анализа и изучения отпечатков растений совпадают: Сонье – поздний эоцен; Буй, Светловодная – поздний эоцен – ранний олигоцен; Амгу – поздний олигоцен – ранний миоцен;

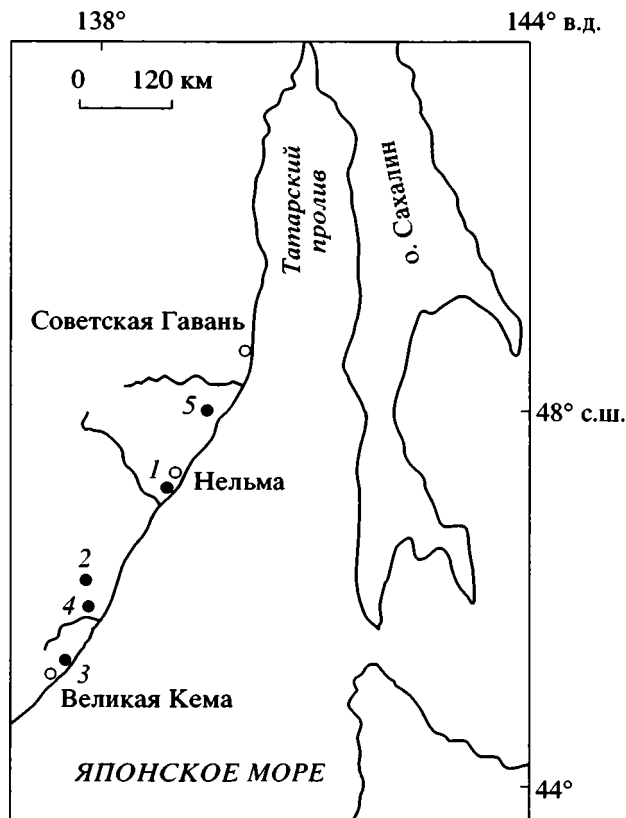


Рис. 1. Расположение изученных разрезов.

1 – Сонье – Буй – Демби; 2 – Светловодная; 3 – Великая Кема; 4 – Амгу; 5 – Ботчи.

Демби, Великая Кема – вторая половина раннего – начало среднего миоцена, Ботчи – конец среднего – поздний миоцен.

Необходимо отметить, что на формирование растительности изучаемой территории в позднем палеогене – миоцене огромное влияние оказывала активная вулканическая деятельность. В пределах Прибрежного вулканического пояса большая часть местонахождений флоры приурочена к осадкам стариц и небольших подпруженных озер, расположенных в пределах вулканических полей. Подобные озерные бассейны А.В. Олейников (1977) подразделяет на два типа. К первому типу относятся озера, приуроченные к крупным грабенам и занимавшие площадь до нескольких десятков квадратных километров (местонахождение р. Амгу). Флороносные отложения местонахождений Сонье, Буй, Демби, Светловодная и Великая Кема накапливались в озерах другого типа. Эти озера были короткоживущими, возникали в результате подпруживания мелких рек или ручьев лавовыми потоками или обвалами, их площадь, по видимому, не превышала несколько квадратных километров. Накопление флороносных озерных отложений разреза р. Ботчи происходило вдали

Количественное содержание родов и семейств в комплексах микро- и макрофлор из изученных разрезов Восточного Сихотэ-Алиня

Содержание родов	Сонье	Буй	Светло-водная	Амгу	Демби	Великая Кема	Ботчи
Общее количество	72	83	68	61	70	72	69
Число родов, установленных по спорам и пыльце	60	76	62	46	41	56	46
Число родов, установленных по отпечаткам	33	21	17	40	50	38	43
Число родов, установленных двумя методами	22	15	11	22	21	23	17
Содержание семейств							
Общее количество	46	52	43	34	39	45	42
Число семейств, установленных по спорам и пыльце	36	47	38	25	26	35	29
Число семейств, установленных по отпечаткам	21	16	15	24	25	24	27
Число семейств, установленных двумя методами	14	11	9	15	12	12	11

от действующих вулканов и не испытывало их влияния. Во всех просмотренных палинологических препаратах отмечены колонии ботриококковых водорослей и *Ovoidites* sp. – аналогов современных зигнемовых водорослей рода *Spirogyra*, являющихся показателями пресноводных условий осадконакопления.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили 55 образцов с отпечатками растений из коллекций ископаемой флоры семи местонахождений Восточного Сихотэ-Алиня, предоставленные М.А. Ахметьевым. Из коллекций флоры Амгу и Ботчи было отобрано для спорово-пыльцевого анализа по десять образцов, Буй – восемь, Сонье, Демби и Великая Кема – по семь, Светловодная – шесть. Образцы были обработаны в лаборатории палеофлористики ГИН РАН и лаборатории биостратиграфии ИЛ РАН с применением сепарационного метода В.П. Гричука и ацетолитной методики Эртдмана. При просмотре препаратов учитывалась их насыщенность и сохранность палинологических остатков. В одной пробе из местонахождения Светловодная, двух из Амгу и двух из Ботчи содержание палинологических остатков не превышало десяти зерен на препарат, и при анализе они не учитывались.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При сопоставлении состава микро- и макрофлор, проведенном на уровне родов (таблица), видно, что число родов растений, определенных палинологическим методом, как правило, превышает количество таковых, установленных по отпечаткам. Это обусловлено обсуждавшимися выше различиями в характере накопления и захоронения палинологических и макрофлористических объектов. Число семейств, определенных микрофлористическим методом, приблизительно равно

или несколько превышает число семейств, определенных по отпечаткам. Количество родов, установленных двумя методами одновременно, составляет от 11 до 23 в каждом из разрезов, семейств от 9 до 15.

В отношении видовых определений следует отметить, что ископаемые макроостатки некоторых родов растений (например, *Acer*, *Carpinus*) обладают четкими видоспецифическими морфологическими признаками, тогда как их пыльца из-за плохой сохранности обычно определяется до рода. И, напротив, пыльца некоторых растений, например *Tsuga*, имеет четко выраженные морфологические признаки, позволяющие определять по ним несколько видов в СПК (восемь видов в СПК Ботчи), тогда как по семенам и шишкам это растение определяется лишь до рода. Установить генетическую связь ископаемых спор или пыльцы и вегетативных частей растений можно лишь при извлечении пыльцы из фертильных органов. Подобные исследования проводились В.А. Красиловым (1966). Однако иногда предположительную идентификацию микро- и макроостатков можно проводить аналитически. Например, установленная в СПК флоры бухты Буй Н.И. Запорожец, а впоследствии и автором, пыльца березовых, обладающая признаками одновременно *Carpinus* и *Corylus*, может относиться к описанному в составе этой флоры М.А. Ахметьевым и С.Р. Манчестером (2000) виду *Palaeocarpinus sikhotealinensis*, также обладающему признаками как граба, так и орешника.

## ХАРАКТЕРИСТИКА КАЧЕСТВЕННОГО И КОЛИЧЕСТВЕННОГО СОСТАВА КОМПЛЕКСОВ МИКРО- И МАКРОФЛОРЫ

Кратко остановимся на характеристике качественного и количественного состава СПК и комплексов макрофлоры по каждому из местонахождений (рис. 2–8). В СПК Сонье (рис. 2) обращает

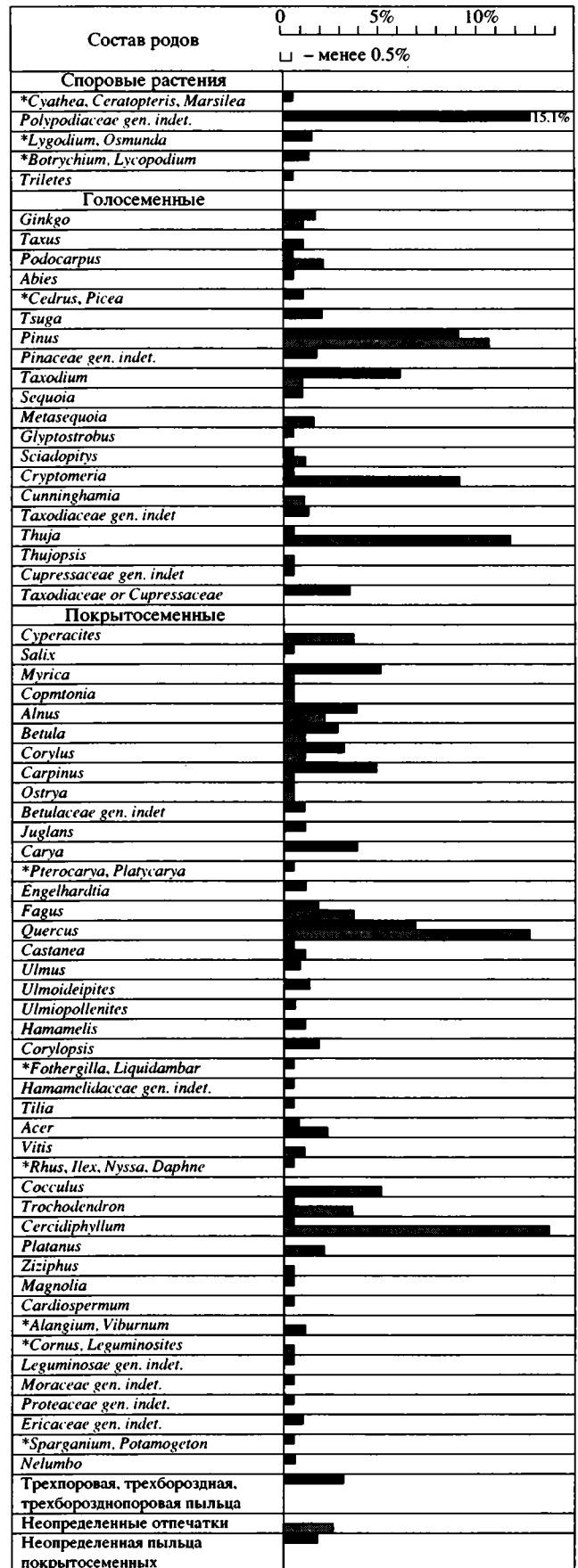
на себя внимание высокое содержание спор (более 20% в отдельных спектрах), главным образом бобовидных Polypodiaceae с гладкой структурой экзины при полном отсутствии отпечатков споровых растений. В группе голосеменных в СПК преобладают Pinus и Taxodium, несколько меньше содержание пыльцы, определенной из-за плохой сохранности как Taxodiaceae or Cupressaceae. В комплексе отпечатков среди голосеменных преобладают таксодиевые (Cupressomera), кипарисовые (Thuja), сосновые (Pinus). При рассмотрении группы покрытосеменных растений видно, что в СПК доминируют представители сем. Betulaceae (Alnus, Betula, Corylus, Carpinus) и Quercus. Среди отпечатков высоким содержанием характеризуются Fagus, Quercus, Cocculus, Trochodendron, Cercidiphyllum, Platanus, тогда как содержание Trochodendron и Cercidiphyllum в СПК не превышает 0.5%, а пыльца Cocculus и Platanus вообще отсутствует.

Во флоре бухты Буй (рис. 3) споровые растения среди отпечатков не обнаружены. В группе голосеменных в СПК заметно содержание Pinus, Taxodium, Taxodiaceae or Cupressaceae, в комплексе отпечатков – Thuja. Среди покрытосеменных в коллекции макрофлоры доминируют роды Tilia, Macaranga, Acer и Phragmites, пыльца которых либо отсутствует в СПК, либо присутствует в незначительном количестве. Отсутствует также пыльца родов Populus, Rosa, Eucommia, Machilus, Alangium, представленных в коллекции отпечатков. Заметным участием в комплексе мегафоссилий отмечены Alnus и Quercus, при этом их процентное содержание в комплексе макрофлоры несколько выше содержания в спорово-пыльцевых спектрах, а содержание Carya, наоборот, значительно ниже.

Как и в коллекциях макрофлоры Сонье и Буй, в коллекции отпечатков растений р. Светловодная споровые растения отсутствуют (рис. 4). В СПК преобладают представители таксодиевых, в несколько меньшем количестве отмечены сосновые. Около половины от общего числа всех отпечатков составляет род Metasequoia, представленный единичными зернами в спорово-пыльцевых спектрах. Заметным содержанием характеризуется Ginkgo. Среди покрытосеменных в коллекции макрофлоры преобладают Zelkova и Cocculus, причем пыльца Zelkova в СПК встречается единично, а Cocculus отсутствует. Доминантами в СПК среди покрытосеменных является род Carya,

Рис. 2. Сравнение родового состава макро- и микрофлор местонахождения Сонье.

Черным цветом показано процентное содержание родов спор и пыльцы; серым – процентное содержание родов отпечатков растений; \* – в графе приведено процентное содержание каждого из родов (к рис. 2–5, 7, 8).



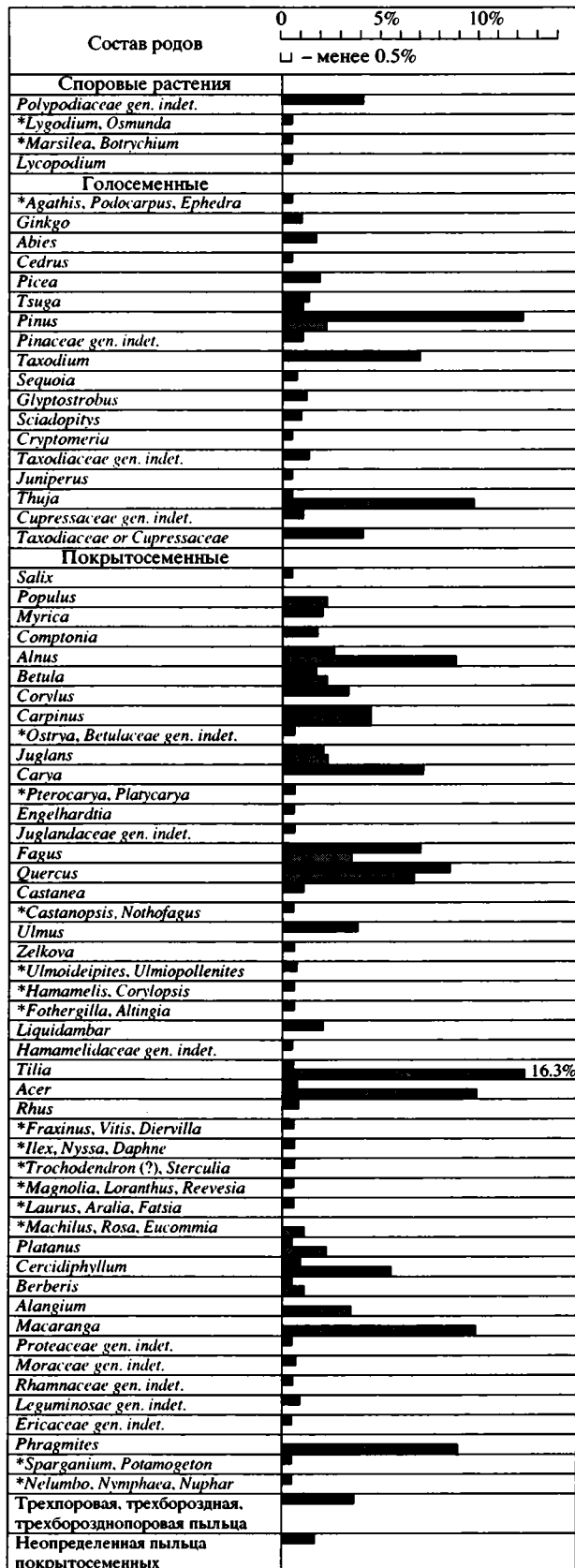


Рис. 3. Сравнение родового состава макро- и микрофлор местонахождения Буй.

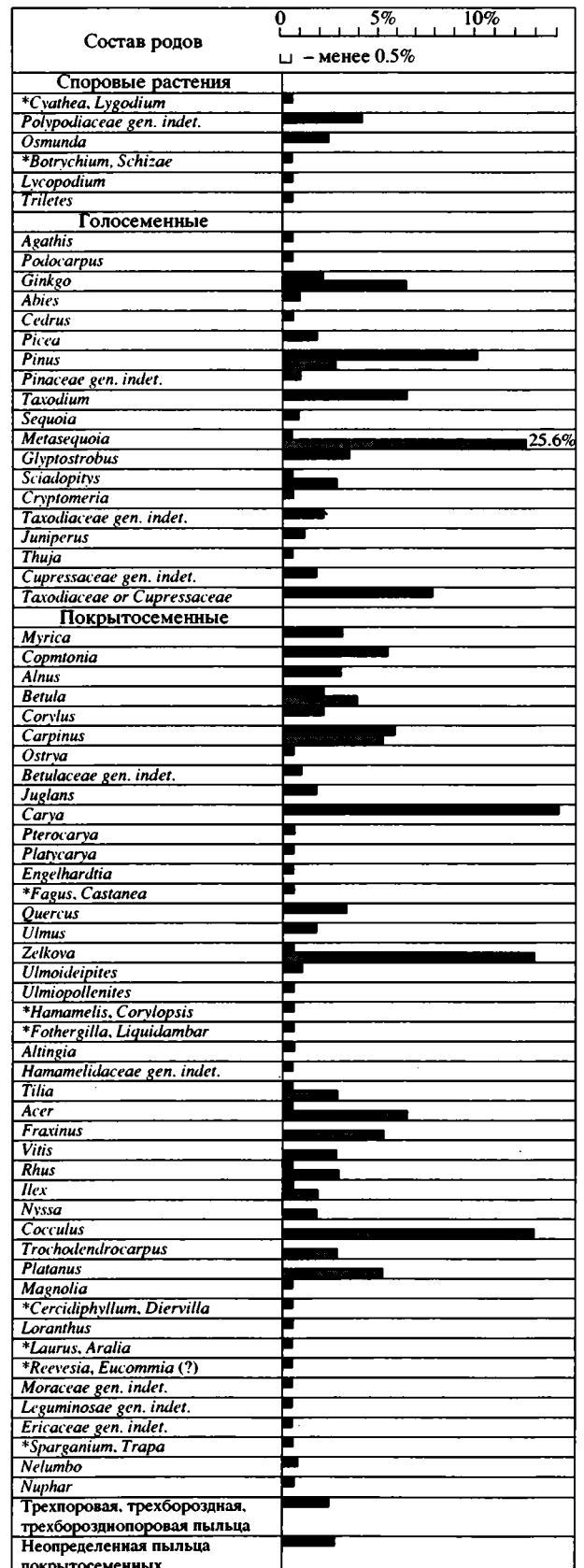


Рис. 4. Сравнение родового состава макро- и микрофлор местонахождения Светловодная.

отсутствующий среди отпечатков, а также представители березовых (*Carpinus*) и мириковых (*Comptonia*). *Carpinus* характеризуется приблизительно одинаковым процентным содержанием как в СПК, так и в комплексе макрофлоры.

Сохранность спор и пыльцы в мацератах из разреза Амгу очень плохая, что во многих случаях значительно затрудняло родовые определения спор и пыльцы. Споровые растения представлены в обоих комплексах незначительно, общим родом для комплексов макро- и микрофлоры является *Osmunda* (рис. 5). Для СПК и комплекса макрофлоры характерно преобладание голосеменных растений. В СПК доминируют *Pinus* и *Taxodium*, а также пыльца, из-за плохой сохранности определенная как *Taxodiaceae gen. indet.* и *Taxodiaceae* or *Cupressaceae*. Макрофлористическим методом установлено преобладание таксодиевых, главным образом, *Metasequoia* и *Glyptostrobus*, в меньшем количестве среди отпечатков определены сосновые. Среди покрытосеменных в СПК заметно содержание *Acer* и *Ulmus*, а также трехборзднопоровой пыльцы, систематическую принадлежность которой установить не удалось. В комплексе отпечатков преобладает *Alnus* (в СПК менее 0.5%) и разнообразные представители кустарниковых родов – *Spirea*, *Sorbus*, *Syringa*, *Lonicera*, *Viburnum* и др.; пыльца которых вообще не встречена. Р.С. Климовой (Рыбалко и др., 1980) из этого местонахождения определен комплекс отпечатков, в целом сопоставимый с комплексом, установленным М.А. Ахметьевым. Большим содержанием в нем характеризуется род *Metasequoia*, а *Glyptostrobus*, преобладающий в сборах М.А. Ахметьева, не установлен. Р.С. Климовой указываются роды *Sequoia*, *Cryptomeria*, *Corylus*, присутствие которых устанавливается и по пыльце (Лопатина, 1999).

В результате спорово-пыльцевого анализа проб из местонахождения Демби было установлено два типа спорово-пыльцевых спектров. Отличительной особенностью спектров I типа является доминирование пыльцы *Fagus* в группе покрытосеменных, составляющей около 30%. Среди голосеменных ведущее положение занимает пыльца сем. *Pinaceae* (около 20%), заметную роль играют *Taxodiaceae* (*Taxodium*). Для спорово-пыльцевых спектров II типа (рис. 6) характерно преобладание пыльцы голосеменных растений, причем наибольший процент приходится на пыльцу сем. *Pinaceae* (*Pinus*, *Picea*, *Abies*). В комплексе отпечатков доминируют *Quercus* и *Fagopsis* среди покрытосеменных, среди голосеменных – *Metasequoia*. Отпечатки сосновых, представленных достаточно разнообразно на родовом уровне, единичны. Как видно из таблицы, число родов, определенных по макроостаткам в этой коллекции, значительно превышает число родов, определенных палинологическим методом. Только по отпечат-

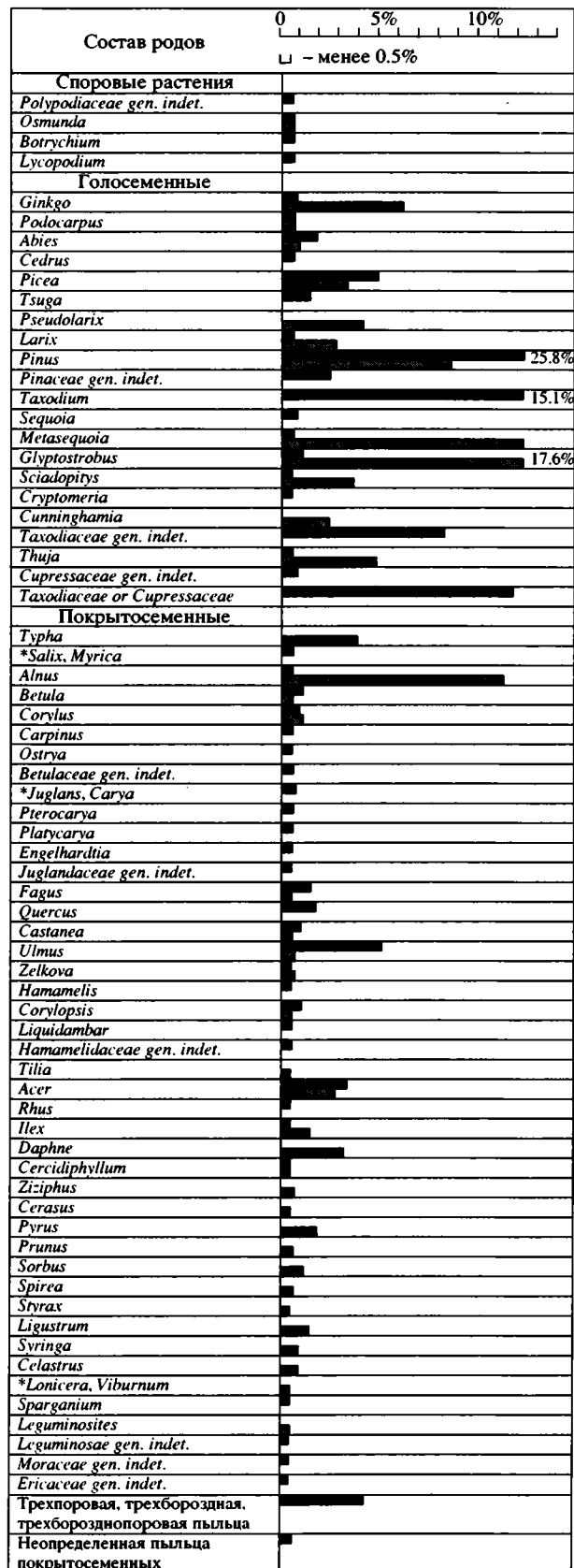
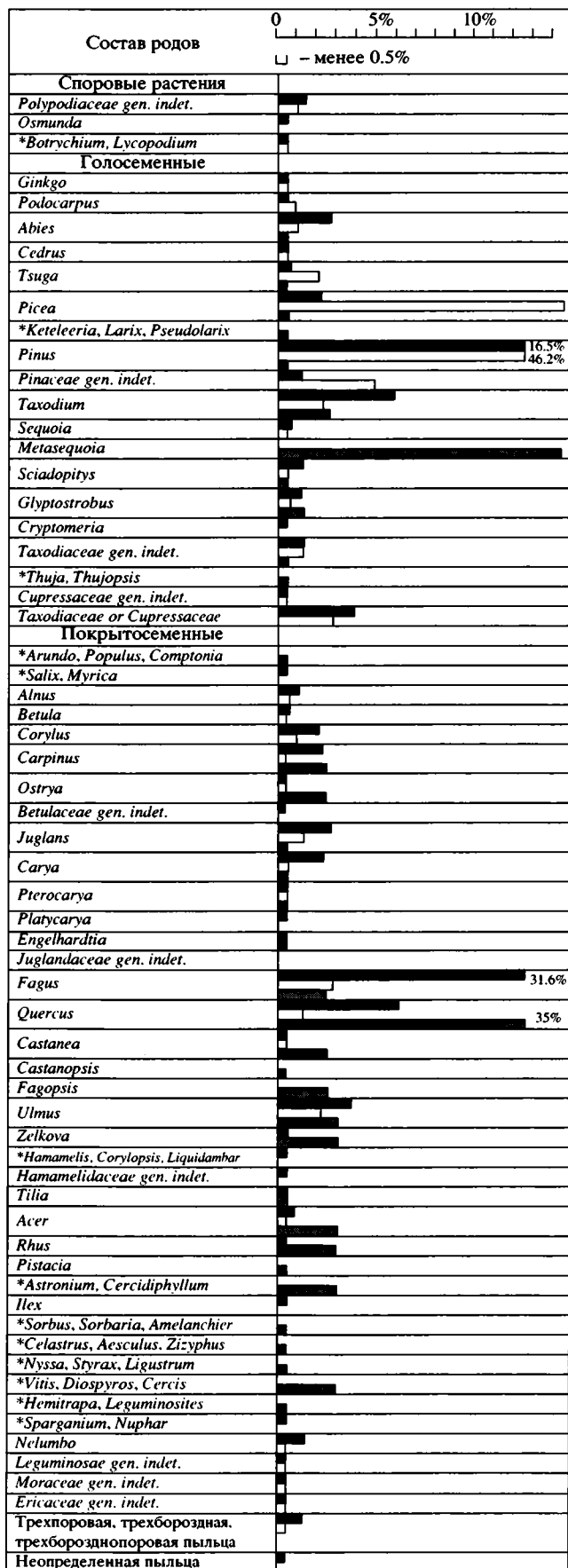


Рис. 5. Сравнение родового состава макро- и микрофлор местонахождения Амгу.



кам определены *Pistacia*, *Astronium*, *Cercidiphyllum*, *Vitis*, *Nyssa*, *Diospyros*, роды сем. *Rosaceae*.

В СПК Великой Кемы преобладает пыльца *Picea* и *Pinus*, причем эти два рода доминируют также в коллекции макрофлоры и характеризуются сопоставимыми значениями процентного содержания для двух комплексов (рис. 7). *Tsuga*, *Taxodium* и *Glyptostrobus* характеризуются заметным содержанием в СПК, тогда как в отпечатках *Tsuga* представлена единичными экземплярами, а два других рода отсутствуют вообще. Содержание пыльцы *Metasequoia* в СПК не превышает 0.5%, тогда как по количеству отпечатков этот род занимает третье место после *Pinus* и *Picea*. Что касается покрытосеменных растений, то здесь отмечена хорошая сопоставимость родов, определенных двумя методами для сем. *Betulaceae*, *Juglandaceae*, *Fagaceae*, *Ulmaceae*. Процентное содержание родов *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Engelhardtia*, *Zelkova* по пыльце несколько меньше содержания их по отпечаткам, а для *Fagus*, *Quercus* и *Ulmus* выявлена обратная закономерность. Роды *Corylus*, *Pterocarya*, *Acer*, *Rhus*, *Cercidiphyllum* характеризуются небольшим (не более 1%) приблизительно одинаковым содержанием в комплексах микро- и макрофлоры. Р.С. Климовой (Рыбалко и др., 1980) определены в единичных отпечатках роды *Glyptostrobus*, *Cryptomeria*, *Potamogeton*, *Pterocarya*, *Carya*, *Castanopsis*, *Cercidiphyllum*, *Vitis*, установленные автором по пыльце. Определен также *Juglans*, однако, число остатков этого рода в коллекции Р.С. Климовой несколько выше – 12 отпечатков.

Во флоре Ботчи содержание отдельных родов споровых растений, как правило, не превышает 0.5% для обоих комплексов (рис. 8). Из *Polypodiaceae* в комплексе отпечатков отмечен род *Woodisia*, споры определяются как *Polypodiaceae gen. indet.* В СПК преобладает пыльца голосеменных растений, составляя в среднем порядка 90%. Доминируют сосновые (в порядке убывания): *Picea*, *Pinus*, *Tsuga*, *Abies*. Таксодиевые занимают подчиненное положение, преобладает *Taxodium*, меньше содержание пыльцы, определенной как *Taxodiaceae gen. indet.* и *Taxodiaceae or Cupressaceae*. Содержание покрытосеменных в СПК незначительно (в среднем около 10%); заметно содержание родов сем. *Betulaceae*, а также *Fagus*, *Quercus*, *Ulmus*. В коллекции отпечатков, напротив, доминируют роды покрытосеменных растений, главным образом березовые (*Alnus*, *Carpinus*). Содержание голосеменных около 18%, при этом боль-

Рис. 6. Сравнение родового состава макро- и микрофлор местонахождения Демби. Залито – процентное содержание родов спор и пыльцы в СПК I типа; не залито – процентное содержание родов спор и пыльцы в СПК II типа; серым цветом показано процентное содержание родов отпечатков растений.

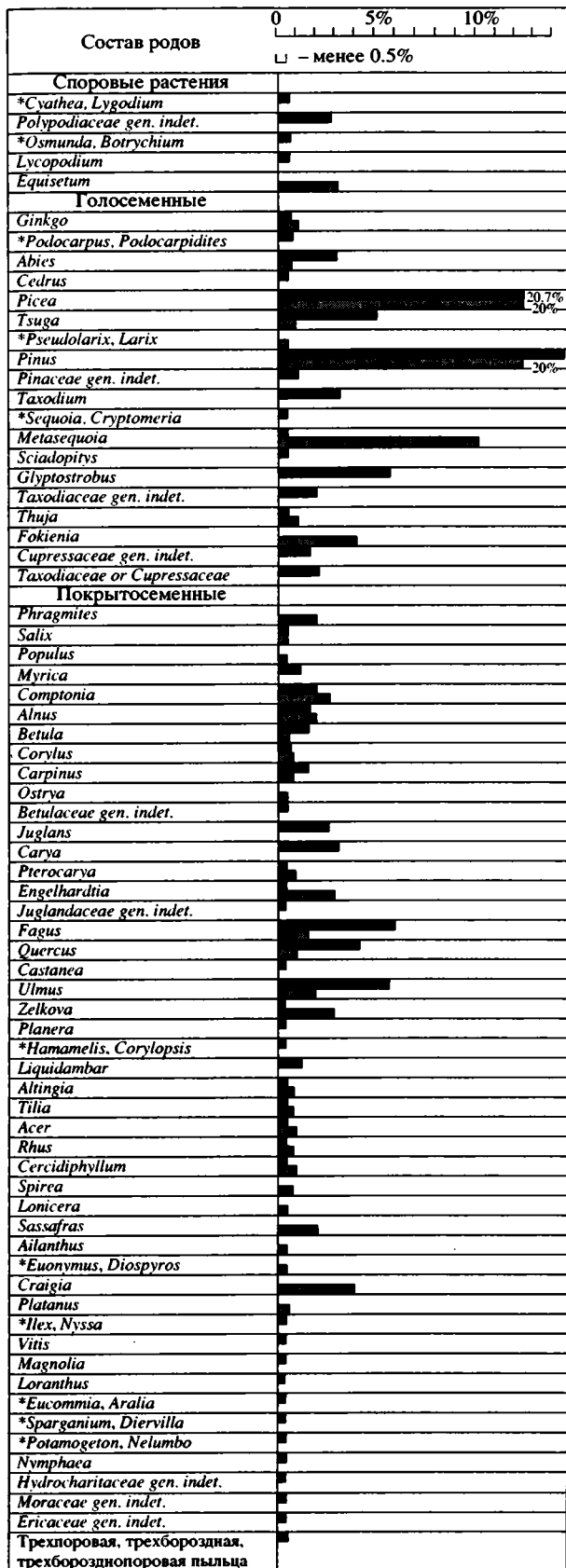


Рис. 7. Сравнение родового состава макро- и микрофлор местонахождения Великая Кема.

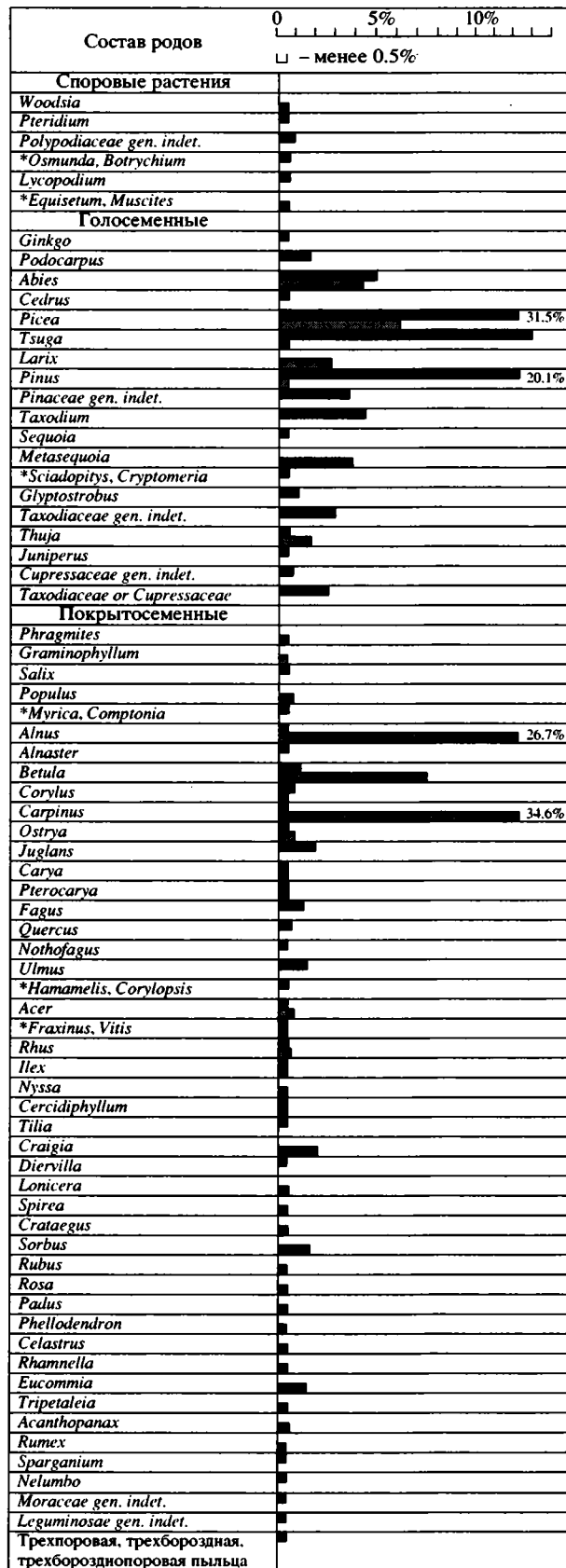
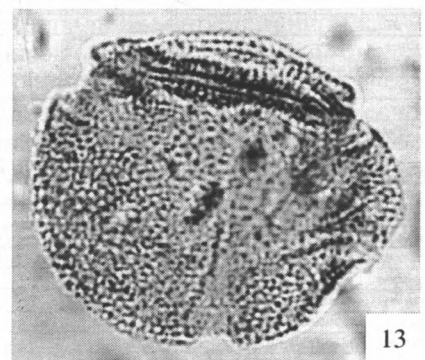
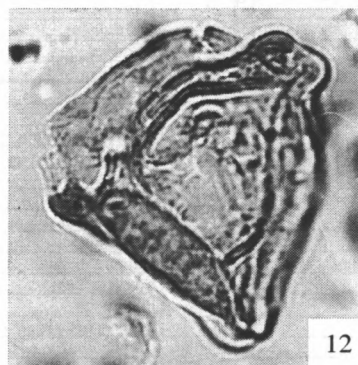
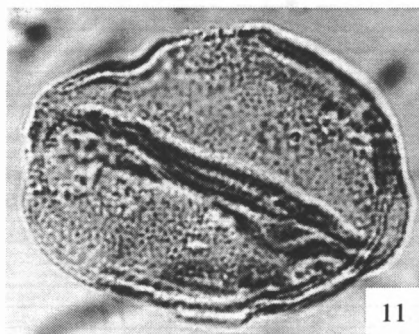
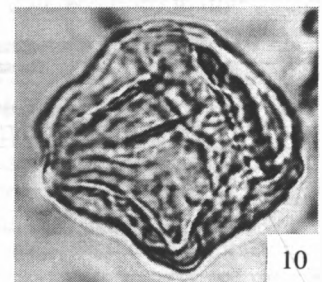
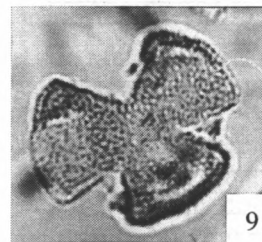
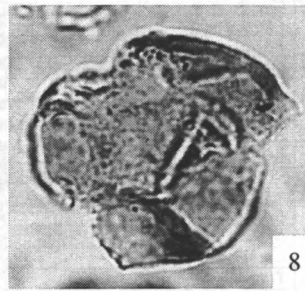
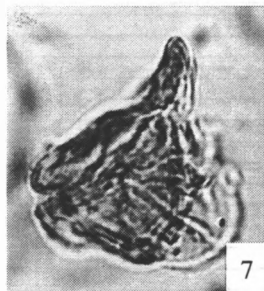
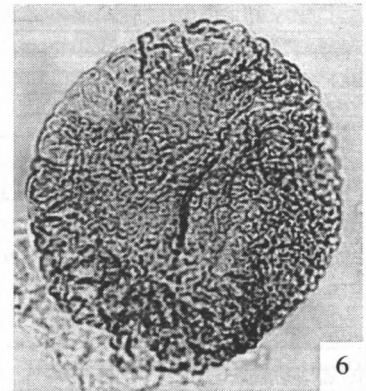
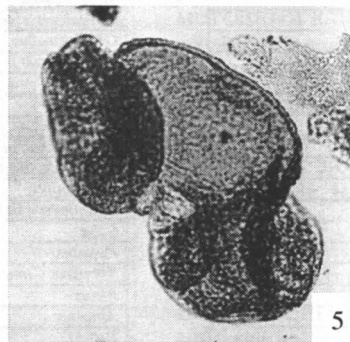
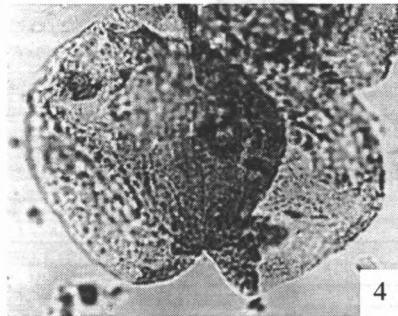
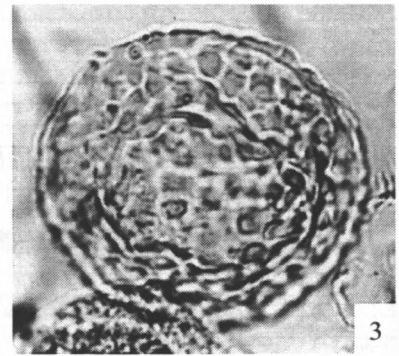


Рис. 8. Сравнение родового состава макро- и микрофлор местонахождения Ботчи.





шее количество отпечатков приходится на долю родов *Picea*, *Abies*, *Metasequoia*, *Larix*.

Наиболее характерные и хорошей сохранности споры и пыльца, выделенные из образцов семи коллекций отпечатков растений, приведены на таблицах I–III.

### МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СОСТАВЛЕНИЯ КОМПЛЕКСОВ МИКРО- И МАКРОФЛОР

Из приведенного анализа комплексов макро- и микрофлоры по семи местонахождениям флоры можно вывести некоторые общие закономерности, касающиеся распределения остатков некоторых семейств и родов растений в ископаемом состоянии. Обоими методами обычно устанавливаются следующие семейства и роды: *Pinaceae* (*Pinus*, *Picea*), *Taxodiaceae* (*Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Sciadopitys*), *Cupressaceae* (*Thuja*), *Betulaceae* (*Carpinus*, *Ostrya*), *Juglandaceae* (*Juglans*, *Carya*), *Fagaceae* (*Fagus*, *Quercus*), *Ulmaceae* (*Ulmus*, *Zelkova*), *Cercidiphyllaceae* (*Cercidiphyllum*), *Anacardiaceae* (*Rhus*), *Aquifoliaceae* (*Ilex*). Только по пыльце определены роды водных растений (*Sparganium*, *Potamogeton*, *Nelumbo*), а также *Magnolia*, *Myrtilus*, *Loganthus*, *Aralia*, *Fatsia*, *Liquidambar* и др., только по отпечаткам – *Rosa*, *Sorbus*, *Spirea*, *Celastrus*, *Lonicera*, *Viburnum*, *Styrax*, *Populus*, *Diospyros* и др.

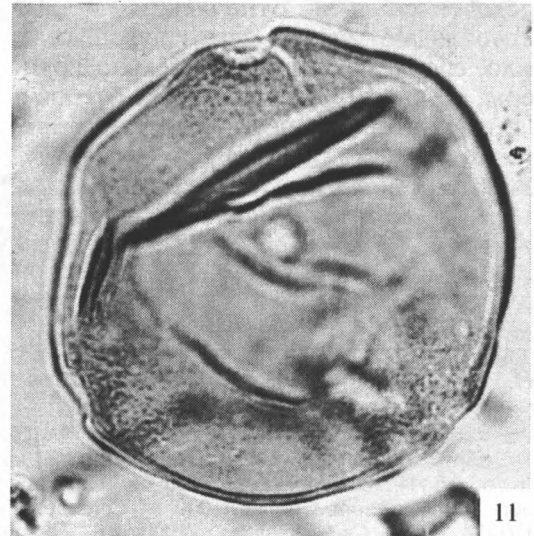
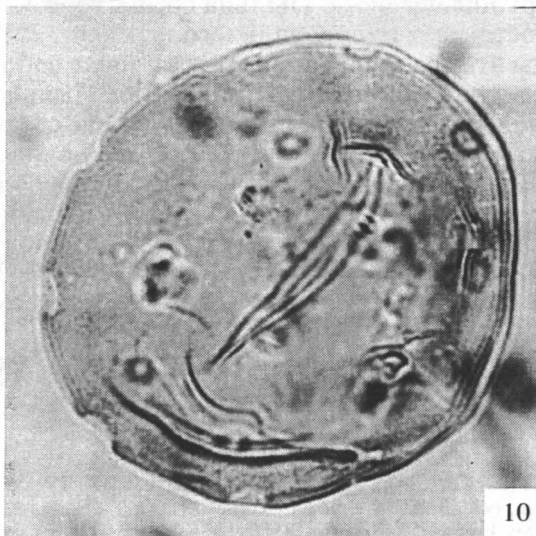
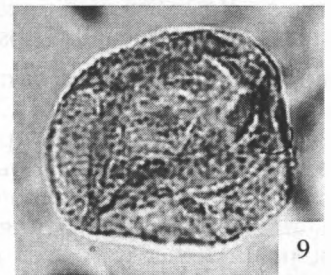
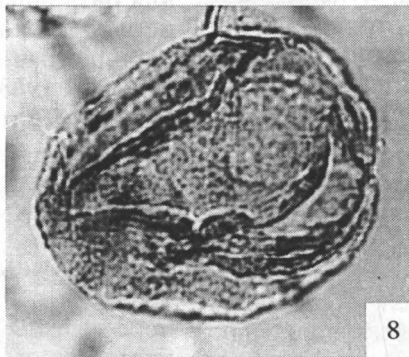
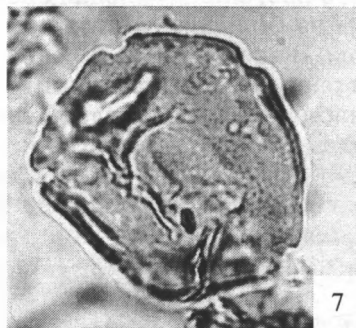
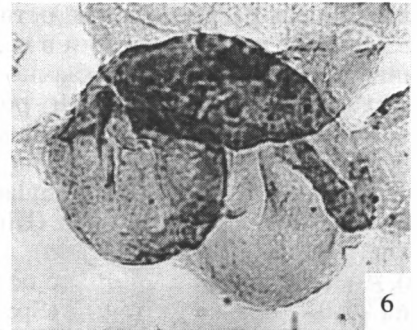
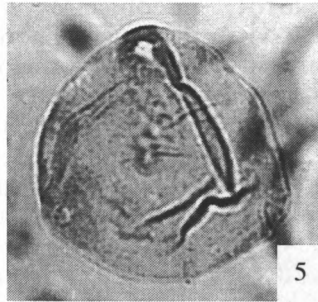
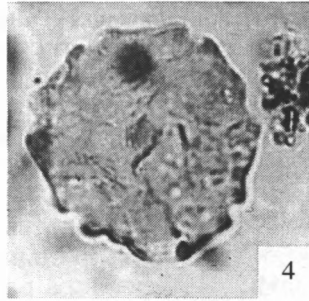
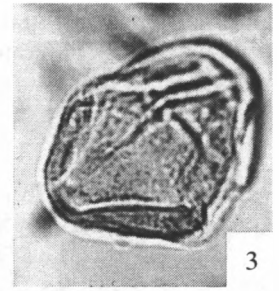
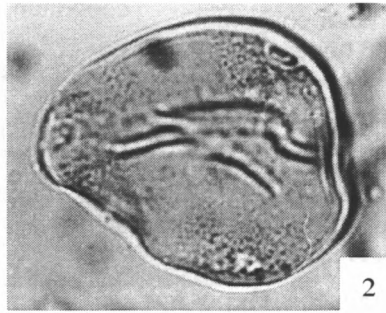
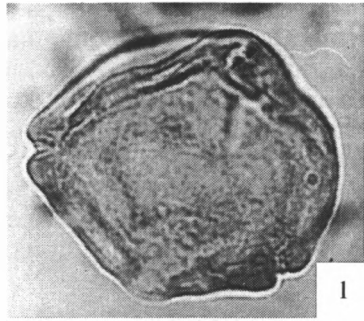
Споровые растения по отпечаткам не обнаружены в коллекциях флоры Сонье, Буй, Демби и Светловодная, хотя споры присутствуют во всех изученных СПК, а в некоторых спорово-пыльцевых спектрах Сонье процентное содержание спор превышает 20%. В коллекциях макрофлоры Амгу, Великая Кема и Ботчи споровые растения встречены в единичных отпечатках. И только для Амгу отмечено совпадение на уровне родов: *Osunda* определен как среди отпечатков, так и по спорам. Преобладают споры сем. *Polypodiaceae*. Как правило, споры имеют сравнительно крупные размеры, скульптуру экзины в виде бугров и выростов и из-за этого не переносятся на большие расстояния. Споры сохраняются в ископаемом состоянии лучше, чем пыльца. Это обусловлено большим содержанием спорополленина и меньшим – целлюлозы в оболочках спор по сравнению с пыльцой (Havinga, 1964; Петросьянц и

др., 1990). О.П. Кондратене (1976) приводит данные, что спорополленин, выделенный из спор *Lycopodium*, не подвергается самоокислению, в отличие от спорополленина других растений, например, *Pinus* или *Picea*, более окисленная оболочка пыльцы которых быстрее разрушается микробами. На основании этого можно сделать вывод, что присутствие в спектрах спор довольно определенно указывает на участие споровых растений в растительных группировках изучаемой территории – даже при отсутствии их в коллекции отпечатков.

При сравнительном анализе родов в СПК и комплексах отпечатков отмечено, что в СПК преобладает пыльца ветроопыляемых (анемофильных) растений. Видимо, это связано с большей пыльцевой продуктивностью и большей дальностью ее переноса. Данные, приведенные в работах Е.Д. Заклинской и В.П. Гричука (1948), Е.А. Мальгиной (1950), Р.В. Федоровой (1950, 1952), Р.В. Федоровой и В.А. Вронского (1980), М.В. Кабайлене (1969, 1976, 1983) и др., свидетельствуют о том, что большая часть пыльцы не оседает около производящего растения, а разносится ветром на определенное расстояние, разное для различных родов растений. Пыльца деревьев переносится ветром на большие расстояния, чем пыльца трав и споры. В частности, М.В. Кабайлене (1976, 1983) был рассчитан радиус территории, с которой в точку наблюдения при средней скорости ветра приносится определенное количество пыльцы некоторых древесных и кустарниковых родов. Наблюдается возрастание этой величины в следующей последовательности у родов: граб – лещина – ель – бук – ясень – дуб – липа – ильм – осина – ива – ольха – береза – сосна. По дальности переноса пыльцы изученные роды древесных и кустарниковых растений подразделены ею на три группы переноса. Пыльца сосны, березы и ольхи составляет группу дальнего переноса. 75% пыльцы этих растений приносится к точке наблюдения с территории радиусом 160–220 км. Пыльца ильма, осины, липы и дуба отнесена к группе среднего переноса, основное количество (75%) приносится с территории радиусом 55–100 км. Группу ближнего переноса составляют ясень, бук, ель, лещина, граб. Основное количество пыльцы этих родов доставляется с территории радиусом 10–22 км.

**Таблица I.** Роды и виды спор и пыльцы из флороносных отложений Сонье (поздний эоцен), Буй, Светловодная (поздний эоцен – ранний олигоцен).

1 – *Cyathea* sp., обр. 3807/18, флора Сонье, ×1000; 2 – *Polypodiaceae* gen. indet., обр. 3807/18, флора Сонье, ×1000; 3 – *Botrychium* sp., обр. 3802/1238, флора Светловодная, ×1000; 4 – *Podocarpus* sp., обр. 3807/18, флора Сонье, ×500; 5 – *Pinus silvestris* L., обр. 3804/209, флора Буй, ×500; 6 – *Tsuga canadensis* (L.) Carr., обр. 3804/604, флора Буй, ×500; 7 – *Cryptomeria* sp., обр. 3807/18, флора Сонье, ×1000; 8 – *Cercidiphyllum* sp., обр. 3807/18, флора Сонье, ×1000; 9 – *Hamamelis* sp., обр. 3802/1238, флора Светловодная, ×1000; 10 – *Ulmoideipites krempfii* And., обр. 3802/1238, флора Светловодная, ×1000; 11 – *Liquidambar styraciflua* L., обр. 3802/1238, флора Светловодная, ×1000; 12 – *Triporopollenites cf. plicoides* Zakl., обр. 3802/1238, флора Светловодная, ×1000. Фиг. 13 – *Fothergilla vera* Lub., обр. 3802/1238, флора Светловодная, ×1000.



М.В. Кабайлене (1976, 1983) установила, что спектры проб, расположенных на разном расстоянии от границы леса, различаются между собой: чем дальше расположена точка наблюдения от границы леса, тем с большей территории принесется в нее пыльца. Уже на расстоянии от границы леса до точки наблюдения в 2 км радиус территории, с которой принесется пыльца, соответственно увеличивается от 21–250 км (пыльца ближнего переноса) до 280–440 км (пыльца дальнего переноса). При изучении отложений водоемов, расположенных в лесной зоне, расстояние между точкой наблюдения и берегом с небольшой погрешностью можно отождествлять с расстоянием до границы леса (Кабайлене, 1983). Вероятно, эта закономерность распространяется и на изучаемые в настоящей работе озерные отложения. Подразумевается, что пробы отобраны в точках, примыкающих к границе леса, так как захоронение листьев происходило, вероятно, в береговой зоне озера.

Среди голосеменных, как правило, преобладает сем. Pinaceae, в составе которого обычно доминирует Pinus, несмотря на обычно незначительное содержание сосновых, и, в частности, сосны в коллекциях макрофлоры. Это обусловлено, во-первых, значительной дальностью переноса ее пыльцы и очень высокой пыльцевой продуктивностью. На дальность разноса пыльцы сосны указывали в своих работах многие исследователи (Смирнова, 1971 – для современных отложений восточной части Большеземельской тундры (г. Воркута); Клопотовская, 1973, 1976 – для субфоссильных спектров Кавказа; Борзова, 1978 – для Восточного Сихотэ-Алиня). По мнению Н.Б. Клопотовской (1973, 1976) высокое содержание пыльцы сосны в спектрах не всегда свидетельствует о ее участии в фитоценозе. О существовании соснового леса можно делать вывод, если доля участия пыльцы сосны составляет не менее 90% в древесном спектре, а пыльца древесных пород не менее 90% от общего состава пыльцы.

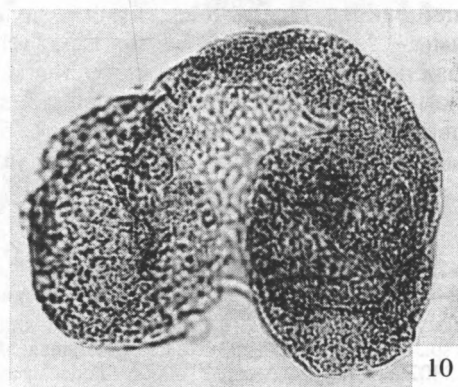
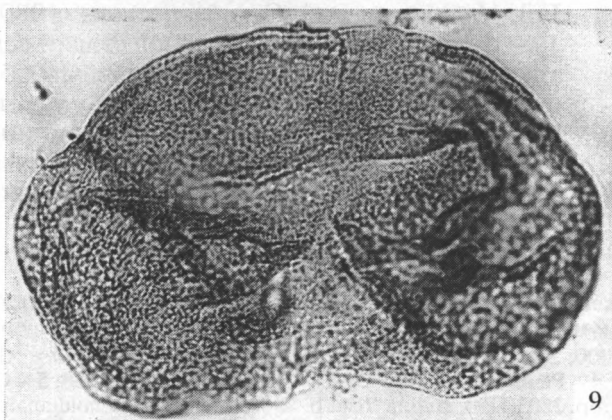
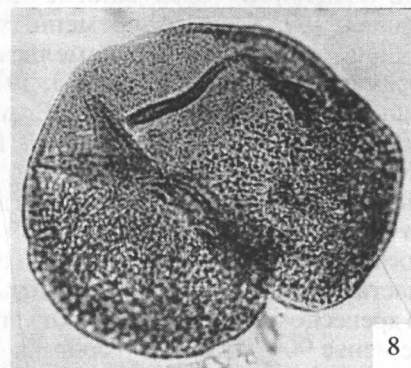
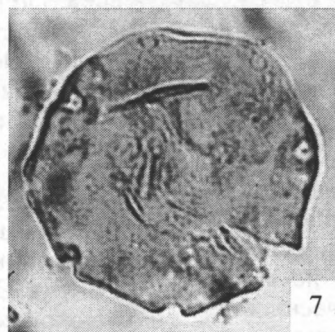
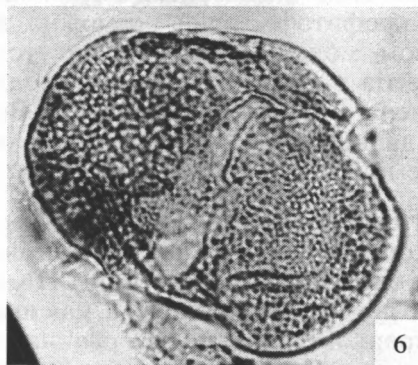
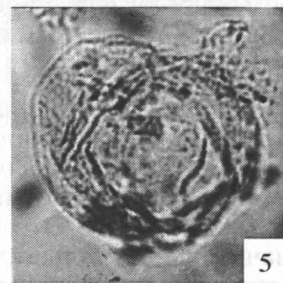
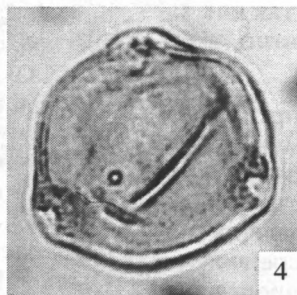
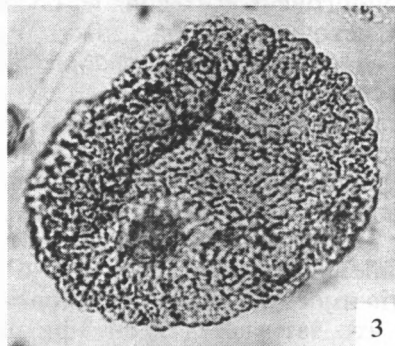
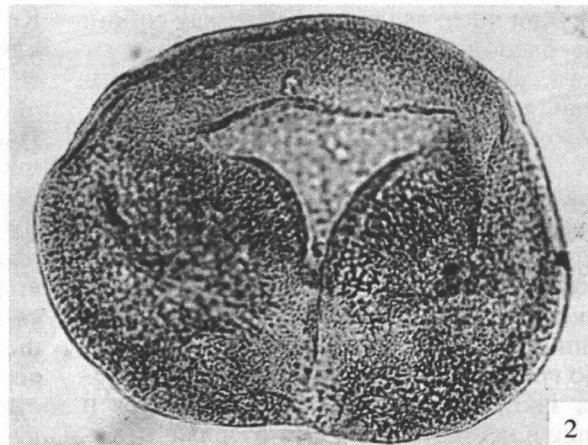
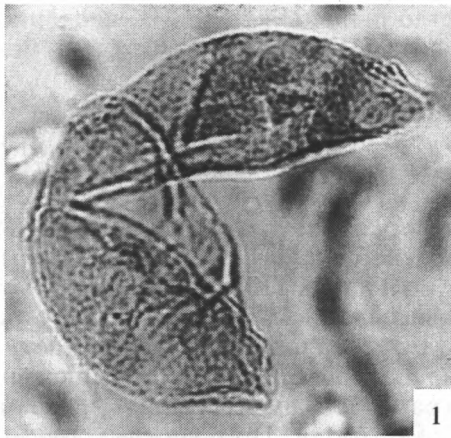
Содержание пыльцы других родов сосновых, обладающей так же, как и Pinus, двумя воздушными мешками – Abies, Picea и Cedrus в изученных нами пробах незначительна за исключением Ботчи и Великой Кемы. Содержание пыльцы кедров в спорово-пыльцевых спектрах обычно не более 1%. Пыльца пихты не превышает 1%, как прави-

ло, содержание этого рода несколько возрастает, если он встречается в коллекциях отпечатков. Количество пыльцы ели в СПК невелико, за исключением СПК Ботчи и Великой Кемы, 31.5 и 20.7% соответственно, при процентном содержании этих родов в коллекции отпечатков 6 и 20%. Пыльца ели, пихты и кедров обычно более крупная и тяжелая по сравнению с пылью сосны и не переносится ветром на значительные расстояния. Кроме того, как указывалось выше, ель по сравнению с сосной производит значительно меньшее количество пыльцы (Кабайлене, 1969) и относится к так называемой группе ближнего переноса пыльцы. Е.А. Малыгина (1950) считает, что содержание пыльцы ели от 10% и выше свидетельствует о распространении еловых лесов на исследуемой территории. По данным М.М. Борзовой (1978) для Восточного Сихотэ-Алиня на расстоянии 10–15 км от источника пыльцы пихты и ели составляет 1–2%. Процентное содержание пыльцы ели и кедров в спектрах может быть даже меньше их действительного распространения в растительном покрове. Так, Ю.В. Маховой (1971) для современных аллювиальных отложений низгорий Малого Хингана установлено, что содержание пыльцы ели в спектрах меньше действительного распространения еловых лесов в 2–6 раз. Пыльца Keteleeria имеет значительное сходство с пылью Abies, что затрудняет идентификацию этого рода, особенно в мацератах с плохой сохранностью микрофитофоссилий. Возможно, этим обстоятельством можно объяснить отсутствие пыльцы Keteleeria в мацератах проб из коллекций, где отмечены отпечатки этого рода – Великой Кемы (по данным Р.С. Климовой (Рыбалко и др., 1980)) и Демби.

Отметим, что во всех СПК определенный процент пыльцы определен как Pinaceae gen. indet., максимальные значения отмечены для СПК Амгу и Ботчи. Это двухмешковая пыльца, как правило, плохой сохранности, смятая, разорванная, что значительно затрудняет ее родовое определение. Г.В. Мусиной и Р.С. Сахибгареевым (1980, 1983, 1984) установлено, что на первой стадии седиментогенеза пыльца подвергается, главным образом, физическому разрушению. На оболочке пыльцевых зерен появляются разрывы и трещины. При этом интенсивность процесса зависит от морфологии пыльцы и спор, гранулометрического со-

**Таблица II.** Роды и виды пыльцы из флороносных отложений Светловодная (поздний эоцен – ранний олигоцен), Амгу (поздний олигоцен – ранний миоцен), Демби, Великая Кема (вторая половина раннего – начало среднего миоцена).

1 – Carpinus sp., обр. 3802/1238, флора Светловодная, ×1000; 2 – Carya sp., обр. 3802/1238, флора Светловодная, ×1000; 3 – Rhus sp., обр. 3802/1238, флора Светловодная, ×1000; 4 – Pterocarya sp., обр. 3802/570, флора Амгу, ×1000; 5 – Carya sp., обр. 3802/570, флора Амгу, ×1000; 6 – Podocarpus sp., обр. 3803/1194, флора Демби, ×500; 7 – Juglans sieboldianaformis Vojcs., обр. 3803/884, флора Демби, ×1000; 8 – Fagus sp., обр. 3803/884, флора Демби, ×1000; 9 – Fagus japoniciformis Anan., обр. 3803/884, флора Демби, ×1000; 10 – Juglans orbiculata Bolot., обр. 3820/217, флора Великая Кема, ×1200; 11 – Comptonia sp., обр. 3820/217, флора Великая Кема, ×1200.



става осадков, скорости осадконакопления, глубины и гидродинамики бассейна. Устойчивость к физическим факторам разрушения увеличивается в ряду пыльца хвойных – пыльца покрытосеменных – споры. В частности, пыльца пихты, сосны и ели наиболее подвержена подобным разрушениям.

Несмотря на значительное количество отпечатков, пыльцевые зерна *Larix* в пробах отсутствуют. Лишь в одном спорово-пыльцевом спектре Амгу определены два зерна, предположительно относящиеся к этому роду. Этот факт объясняется, прежде всего, плохой сохранностью пыльцы этого рода в ископаемом состоянии, обусловленным определенным строением экзины, а также ее малой летучестью. Экзина пыльцы *Larix* имеет гранулярную структуру, гранулы часто не связаны между собой, в результате чего пыльца *Larix* быстро разрушается. Незначительное содержание пыльцы *Larix* в пробах неоднократно отмечалось в литературе для большинства районов, в которых преобладают лиственничные леса. Содержание пыльцы *Larix* в спектрах из лиственничных лесов редко достигает 10% (Карташова, 1971 – для современных отложений бассейна р. Олы, северное побережье Охотского моря; Абрамова, 1978 – для плиоценовых отложений Южного Приохотья). Содержание ее в спектрах в количестве 1–6% может означать, что более половины исследуемой территории (50–70%) занято лиственничными лесами (Махова, 1971).

Пыльца *tsuga*, как правило, хорошо сохраняется в ископаемом состоянии и легко диагностируется до вида, тогда как отпечатки чаще всего позволяют определить лишь род. В частности, в СПК Ботчи установлено восемь видов *Tsuga*, тогда как по отпечаткам подобного разнообразия не отмечается. М.А. Ахметьев (1973а) объясняет это тем, что шишки некоторых современных видов *tsuga* (в частности *Tsuga diversifolia*) сходны с шишками лиственницы (*Larix sibirica*, *L. leptolepis*) и их идентификация в ископаемом состоянии затруднительна.

В коллекциях Сонье, Светловодная, Демби, Амгу среди хвойных преобладают отпечатки таксодиевых и кипарисовых, тогда как процентное содержание родов этих семейств в спорово-пыльцевых спектрах обычно значительно ниже по сравнению с сосновыми. В частности, обращает на себя внимание тот факт, что пыльца *Metase-*

*quoia*, рода, доминирующего в коллекциях отпечатков флор р. Светловодная, Амгу, Демби и Великая Кема, в спорово-пыльцевых спектрах проб из этих отложений не отмечена вообще или присутствует в незначительном количестве в единичных спектрах. Возможно, именно плохой сохранностью пыльцы таксодиевых и кипарисовых в ископаемом состоянии по сравнению с сосновыми можно объяснить их подчиненное положение в спектрах в группе голосеменных. Э.В. Квавадзе (1988), изучавшей сохранность пыльцы сем. *Taxodiaceae* в субфоссильных и ископаемых спектрах Черноморского побережья Кавказа, установлено, что в отложениях лучше сохраняется пыльца *Cryptomeria*, *Metasequoia*, *Cunninghamia* и *Sciadopitys*, тогда как пыльцевые зерна *Taxodium* и *Sequoia* часто деформируются. Это показано для спорово-пыльцевых спектров проб с благоприятными условиями сохранности (почвы мелкого механического состава, с богатым содержанием гумуса; озерные, аллювиальные отложения). В неблагоприятных условиях уже на ранних этапах фоссиллизации в течение первых нескольких лет происходит частичное разрушение верхних слоев экзины и разрыв в области апертуры пыльцы многих родов. На плохую сохранность пыльцы кипарисовых в современных отложениях южного Онтарио (Канада) указывает в своих исследованиях Кэмбон (Cambon, 1994). Значительное количество пыльцы таксодиевых и кипарисовых нельзя идентифицировать даже до семейства, и она определяется как *Taxodiaceae* or *Cupressaceae*. Обычно в спектрах такая пыльца составляет в среднем 2–4 %, а в СПК Амгу ее содержание более 10%.

Что касается пыльцы покрытосеменных растений, нужно отметить, что пыльца ветроопыляемых покрытосеменных обычно присутствует в спорово-пыльцевых спектрах даже при отсутствии их родов среди отпечатков. Как правило, эти растения характеризуются высокой пыльцевой продуктивностью и имеют обычно гладкую экзину без скульптурных выростов, что способствует быстрому рассеиванию пыльцы в воздухе и переносу на большие расстояния. Повышенной летучестью обладает пыльца мелколиственных родов *Alnus* и *Betula*, отнесенных М.В. Кабайлене вместе с сосной в группу пыльцы дальнего переноса. На этот факт указывали в своих исследованиях Махова (1971), Смирнова (1971), Клопотовская (1976), Борзова (1978) и др.

**Таблица III.** Роды и виды из флороносных отложений Великая Кема (вторая половина раннего – начало среднего миоцена), Ботчи (конец среднего – поздний миоцен).

1 – *Thuja* sp., обр. 3820/217, флора Великая Кема, ×1200; 2 – *Picea excelsa* L., обр. 3820/217, флора Великая Кема, ×500; 3 – *Tsuga macroserrata* (Wolff) Anan., обр. 3805/5, флора Ботчи, ×500; 4 – *Betula* sp., обр. 3820/217, флора Великая Кема, ×1200; 5 – *Taxodiaceae* or *Cupressaceae*, обр. 3805/2, флора Ботчи, ×1000; 6 – *Pinus* *tertiaria* (Moreva) Anan., обр. 3805/1, флора Ботчи, ×750; 7 – *Juglans* sp., обр. 3805/1, флора Ботчи, ×1000; 8 – *Picea media* Anan., обр. 3805/5, флора Ботчи, ×500; 9 – *Picea* cf. *obovata* Led., обр. 3805/5, флора Ботчи, ×500; 10 – *Pinus* sp., обр. 3805/1, флора Ботчи, ×500.

Для коллекций Амгу отмечено резкое несоответствие между процентным содержанием пыльцы *Alnus* в СПК и комплексе отпечатков. Эта же тенденция (доминирование не только *Alnus*, но и *Carpinus*) наблюдается и для Ботчи. Объясняется это тем, что комплексы макрофлоры отражают, как правило, растительность низин и низкогорий. Ольха и граб занимают нижний пояс растительности (ольха произрастает обычно по берегам водоемов), поэтому эти роды доминируют в ископаемых комплексах флоры. В СПК покрытосеменные уступают голосеменным за счет преобладания пыльцы сосновых, в частности сосны. Вторая причина, возможно, связана с разрушением оболочек под действием щелочей. С.Н. Тюремовым и Н.А. Березиной (1965) были проведены лабораторные исследования по сохранности пыльцы и спор. Ими было установлено, что чем меньше значение рН, т. е. среда ближе к щелочной, тем быстрее идет разрушение пыльцы и спор. Так называемое истончение пыльцы (зерна чаще всего целые, но обесцвеченные, с тонкой экзиной и неразличимой структурой) связано с химическими причинами – воздействием щелочей. Третья причина, возможно, заключается в том, что *Alnus*, так же как и *Quercus*, характеризуется способностью образовывать гибридные формы, отличающиеся, как правило, невысокой пыльцевой продуктивностью.

Пыльца широколиственных растений (*Carpinus*, *Juglans*, *Fagus*, *Quercus*, *Ulmus* и др.) также отмечена практически во всех спектрах; она менее летуча по сравнению с пыльцой ольхи и березы и выносятся за пределы ареала в ничтожно малом количестве, поэтому систематическая встречаемость ее в спектрах даже в небольшом количестве свидетельствует о присутствии этих родов в фитоценозах. Клопотовская (1985) считает, что в этом случае спектры отражают растительность небольшого участка, что чаще всего наблюдается в горных районах, где перенос пыльцы по воздуху затруднен из-за орографической обстановки. Однако суммарное участие пыльцы широколиственных (*Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus*) может быть в 2–5 раз меньше действительного участия этих пород в древостое (Махова, 1971 – для бассейна р. Амура; Ruffaldi, 1994 – для современных отложений торфяных болот Эйна, Франция). По данным Клопотовской (1973), в современных буковых лесах Кавказа содержание пыльцы бука в спектрах из проб, взятых из почв и моховых подушек, во много раз меньше относительного участия бука в древостое. В пробах, отобранных в буковом лесу, пыльца бука в спектрах составляет 20%, сосны – 70%.

Содержание пыльцы насекомоопыляемых (энтомофильных) растений (*Salix*, *Tilia*, *Castanea*, *Sterculia*, *Nyssa*, *Alangium*, *Magnolia*, *Trochodendron*, *Cornus*, *Ilex* и др.) в спектрах, как правило,

невелико, отмечаются единичные зерна, зачастую она отсутствует в спектрах даже при наличии большого количества отпечатков. Особенно четко это прослеживается для комплексов флоры Буй, где содержание насекомоопыляемых родов *Tilia* и *Masaganga* среди отпечатков велико, тогда как в спектрах пыльца *Masaganga* отсутствует, а *Tilia* не превышает 0.5%. Возможно, это обусловлено способом переноса пыльцы и ее морфологией. Пыльца насекомоопыляемых растений, как правило, либо крупная, со сложной скульптурой экзины, часто с выростами (например, *Tilia*, *Sterculia*, *Diervilla*), или мелкая, склеенная в комочки (*Salix*, *Castanea*). На рецентных и субрецентных материалах было установлено, что, например, содержание пыльцы ивы в спектрах значительно меньше ее фактического участия в растительном покрове (Махова, 1971; Смирнова, 1971). Находки даже единичных зерен пыльцы энтомофильных растений свидетельствует об их участии в растительных группировках. Цветок самоопыляемых растений (некоторые виды родов *Crataegus*, *Phellodendron*) не всегда открывается, и пыльца, таким образом, не освобождается или выбрасывается в малом количестве (Федорова, Вронский, 1980).

Установлено, что пыльца большинства травянистых растений отсутствует в спорово-пыльцевых спектрах или присутствует в незначительных количествах и принадлежит, как правило, водным растениям. Это обусловлено, во-первых, тем, что пыльца травянистых растений разлетается по воздуху на относительно небольшие расстояния по сравнению с пыльцой деревьев, во-вторых, тем, что многие травянистые растения размножаются вегетативным путем; кроме того, из-за недостатка солнечного света в тенистых лесах травянистый ярус может быть слабо развит (Заклинская, 1950; Федорова, Вронский, 1980). У растений, опыляемых под водой, экзина достаточно тонкая или даже недоразвитая, что приводит к ее быстрому разрушению, к тому же пыльцевая продуктивность водных растений обычно ниже пыльцевой продуктивности наземных. Низкое содержание отпечатков трав и водных растений в коллекции макрофлоры обусловлено тем, что большинство из них разлагается на месте и не переходит в ископаемое состояние.

Необходимо отметить, что из-за низкого содержания спорополленина пыльцевые зерна *Asper*, *Populus*, сем. *Rosaceae* быстро разрушаются в процессе окисления (Вронский, Федорова, 1981; Sangster, Dale, 1964). Пыльца тополя и розоцветных имеет очень тонкую и нежную экзину и практически не встречается в ископаемом состоянии. В просмотренных мацератах пыльца *Populus* не отмечена даже при наличии его в коллекциях отпечатков. Пыльца розоцветных, отпечатки которых достаточно разнообразно представлены в

коллекциях флор Демби и Амгу, отсутствует, но часть трехборозднопоровой пыльцы неопределенного систематического положения, вероятно, можно отнести к этому семейству. Содержание пыльцы *Aspeg* не превышает 0.5%, тогда как в коллекциях макрофлоры иногда имеется значительное количество отпечатков этого рода (Буй, Светловодная, Демби). В СПК Амгу отмечено содержание пыльцы этого рода около 4%, однако пыльца очень плохой сохранности.

Часть пыльцы семейств *Betulaceae*, *Juglandaceae*, *Namamelidaceae* также определяется до семейства, но количество ее, как правило, не превышает 1%, что, вероятно, как указывалось выше при рассмотрении неопределимой пыльцы сосновых, связано с ее разрушением на стадии седиментогенеза.

Наличие пустых проб, возможно, обусловлено разрушением пыльцы спор в процессе диагенеза. Этой стадии литогенеза соответствует химико-биологический тип разрушения. Именно процессы химико-биологического разрушения М.А. Петросьянц (1990) считает причиной палинологически "немых" отложений, как в континентальных, так и в морских фациях. В результате этого типа разрушения на оболочке пыльцевых зерен и спор появляются каверны, точечные и ветвящиеся повреждения, причем точечные повреждения и каверны затрагивают главным образом внешние слои экзины – эктэксину, ветвящиеся разрушения – ее внутренние слои – эндэксину. Степень разрушения зависит как от структуры и химического состава оболочек спор и пыльцы, так и от проницаемости среды и ее pH. В исследованных препаратах точечные повреждения отмечены на спорах и пыльцевых зернах, а также на остатках водорослей *Botryococcus* и *Ovoidites* sp. из мацератов Светловодной, каверны – в пробах Сонье, Амгу, четырех пробах Демби, истончение экзины – на пыльцевых зернах и спорах из трех мацератов Ботчи, двух Демби, что, вероятно, свидетельствует об их химико-биологическом разрушении в процессе фоссилизации. Наиболее сильные повреждения экзины отмечены на пыльцевых зернах хвойных и покрытосеменных растений.

Как уже упоминалось, захоронение изученных остатков растений происходило в озерах. В многочисленных исследованиях, посвященных проблеме захоронения палинологических остатков в озерах (Матвеева, 1950; Кабайлене, 1969; Малясова, 1980, 1984; Клейменова, Хомутова, 1979 и др.), установлено, что в плоских и неглубоких озерах пыльца распределяется по дну более или менее равномерно. В глубоких озерных бассейнах с хорошо выраженными морфометрическими особенностями котловины существует зависимость между составом спорово-пыльцевых спектров и зонами водоема (береговой отмели, переходной зоны или склона и глубинной зоны).

М.В. Кабайлене (1969) установлено, что наиболее высокая концентрация палинологических остатков отмечена в глубинной зоне. В направлении от береговой отмели к глубинной зоне происходит уменьшение содержания пыльцы сосны, увеличение количества пыльцы ели, березы, ольхи, орешника, граба, дуба, липы и ильма, а также пыльцы травянистых растений и спор. Высокое содержание пыльцы сосны в отложениях береговой отмели отмечено также Дэвис и Брубакер (Davis, Brubaker, 1973).

Во всех изученных нами спорово-пыльцевых спектрах среди голосеменных, как правило, преобладает пыльца сосны, что, наряду с рассмотренными выше причинами (высокая пыльцевая продуктивность, морфологическое строение пыльцы, дальний перенос), вероятно, можно объяснить tafonomическими особенностями. Захоронение листьев происходит в мелководной зоне озера, его береговой отмели, т.е. там, где отмечается высокое содержание пыльцы сосны.

## ВЫВОДЫ

Таким образом, в результате изучения комплексов макро- и микрофлоры семи местонахождений Восточного Сихотэ-Алиня установлено, что они показывают высокую степень сходства на родовом и семейственном уровнях. Как правило, обоими методами устанавливаются следующие роды: *Pinus*, *Picea*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Sciadopitys*, *Thuja*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Juglans*, *Carya*, *Fagus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Cercidiphyllum*, *Rhus*, *Ilex*. По спорам и пыльце фиксируется больше родов, как правило, только палинологическим методом определяются роды споровых и водных растений, а также некоторые представители сем. *Namamelidaceae*, *Araliaceae*, роды *Magnolia*, *Myrtus*, *Loranthus* и др. Только в отпечатках обнаружены роды сем. *Rosaceae*, а также *Populus*, *Diospyros*, *Styrax*, *Ligustrum* и некоторые другие. Различия качественного и количественного составов отдельных комплексов в списках объясняются несколькими причинами: 1) биологическими особенностями растений (химическим составом оболочек спор и пыльцы, от которого зависит их сохранность, величиной споровой и пыльцевой продуктивности, способом опыления, морфологии спор и пыльцы, их способностью к переносу, плавуучестью, удельным весом); 2) различиями в характере фоссилизации микро- и макроостатков; 3) физико-географическими условиями конкретной территории (особенностями рельефа прилегающей территории, характером озера, его глубиной, морфологией дна, береговыми и глубинными течениями); 4) литогенетическими условиями (типом вмещающего осадка и степенью его преобразования); 5) различиями в самом генезисе комплексов (аллохтонный для микрофоссилий, авто-



хтонный для макроостатков); б) недостаточной изученностью морфологии спор и пыльцы отдельных таксонов.

Автор выражает благодарность М.А. Ахметьеву (ГИН РАН), И.А. Басову (ИЛ РАН) и А.Ю. Гладенкову (ИЛ РАН) за консультации при написании статьи, А.И. Назарову (ГИН РАН) за помощь при подготовке фототаблиц, Н.Г. Тремасовой (ИЛ РАН), выполнившей рисунки для статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 01-05-06100 и № 99-05-65-604.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Абрамова Т.А.* О генетической связи "охотской" и "маньчжурской" флор // Палинологические исследования на Дальнем Востоке / Отв. ред. Гричук М.П., Короткий А.М. Владивосток: ДВО АН СССР, 1978. С. 83–90.

*Ахметьев М.А.* Новые данные о стратиграфии миоценовых отложений Северо-Восточного Сихотэ-Алиня // Сов. геология. 1965. № 4. С. 133–136.

*Ахметьев М.А.* Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи). М.: Наука, 1973а. 124 с.

*Ахметьев М.А.* Палеоценовые и эоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР и сопредельных стран и их стратиграфическое положение // Сов. геология. 1973б. № 7. С. 14–29.

*Ахметьев М.А.* Олигоценые и миоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР как показатели климатической обстановки // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1974. № 4. С. 134–143.

*Ахметьев М.А.* Кайнозойские флоры Восточного Сихотэ-Алиня. Препринт. М.: ГИН АН СССР, 1988. 48 с.

*Ахметьев М.А., Викулин С.В.* Пельтатные листья *Masaganga Thouin* (Euphorbiaceae) в кайнозое Восточного Сихотэ-Алиня // Палеонтол. журн. 1995. № 4. С. 151–156.

*Ахметьев М.А., Манчестер С.Р.* Новый вид *Palaeocarpinus* (Betulaceae) из палеогена Восточного Сихотэ-Алиня // Палеонтол. журн. 2000. № 4. С. 107–112.

*Ахметьев М.А., Шевырева Н.А.* Ископаемые голосеменные Амгу (Восточный Сихотэ-Алинь) // Палеофлористика и стратиграфия фанерозоя. Сб. ст. / Отв. ред. Ахметьев М.А. М.: ГИН РАН, 1989. С. 104–117.

*Борзова Л.М.* О закономерностях формирования пыльцевых спектров в Восточном Сихотэ-Алине // Палинологические исследования на Дальнем Востоке / Отв. ред. Гричук М.П., Короткий А.М. Владивосток: ДВО АН СССР, 1978. С. 67–71.

*Генкина Р.З., Дубровская Е.Н.* Сравнительный анализ комплексов ископаемых растений в разрезе юры восточных районов Средней Азии (по данным изучения макро- и микрофоссилий) // Тр. ИГиРГИ. Вып. 21. Стратиграфия и литология нефтегазоносных отложений молодых платформ / Науч. ред. акад. АН АзССР Алиев М.М. 1979. С. 29–50.

*Генкина Р.З., Дубровская Е.Н.* Сопоставление палинологических и макрофлористических комплексов юрских отложений Средней Азии // Споры-пыльцевой

метод при реконструкции палеорастительности и определении биофаций. Сб науч. трудов / Отв. ред. Пуртова С.И. Тюмень: ЗапСибНИГНИ, 1984. С. 14–27.

*Заклинская Е.Д.* Опыт определения дальности воздушной транспортировки спор папоротника *Dryopteris filix masculinum* // Тр. Конференции по спорово-пыльцевому анализу 1948 года / Гл. ред. акад. Сукачев В.Н. М.: Изд-во МГУ, 1950. С. 211–224.

*Заклинская Е.Д., Гричук В.П.* Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. Под ред. проф. Маркова К.К. М.: Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1948. 223 с.

*Кабайлене М.В.* Формирование пыльцевых спектров и методы восстановления палеорастительности. Тр. Ин-та геологии. Вильнюс: Минтис, 1969. Вып. 11. 148 с.

*Кабайлене М.В.* О рассеивании пыльцы ветром и методах его изучения // Палинология в континентальных и морских геологических исследованиях. Сб. науч. трудов / Отв. ред. Бартош Т.Д. Рига: Зинатне, 1976. С. 155–165.

*Кабайлене М.В.* Некоторые вопросы корреляции и расчленения спорово-пыльцевых диаграмм (на примере изучения голоценовых отложений Литвы) // Современные аспекты применения палинологии в СССР. Сб. науч. трудов. Тюмень: ЗапСибНИГНИ, 1983. С. 72–76.

*Карташова Г.Г.* Споры-пыльцевые спектры современных отложений в бассейне р. Олы (северное побережье Охотского моря) // Споры-пыльцевой анализ при геоморфологических исследованиях / Ред. С.С. Воскресенский, М.П. Гричук. М.: Изд-во МГУ, 1971. С. 90–105.

*Квавадзе Э.В.* Пыльца таксодиевых и ее особенности. Тбилиси: Мецниереба, 1988. 49 с.

*Клейменова Г.И., Хомутова В.И.* Некоторые особенности спорово-пыльцевых спектров морских и озерных отложений // Вестн. ЛГУ. Сер. Геология. География. Вып. 1. 1979. № 6. С. 111–113.

*Клопотовская Н.Б.* Основные закономерности формирования субрецентных спорово-пыльцевых спектров в континентальных отложениях на Западном Кавказе // Методические вопросы палинологии. Тр. III Международной палинологической конференции / Отв. ред. Медведева А.М. М.: Наука, 1973. С. 107–113.

*Клопотовская Н.Б.* К методике реконструкции растительности горных районов по палинологическим данным // Сб. статей сов. палинологов к IV Международной палинологической конференции (Лакнау, Индия). М.: Наука, 1976. С. 38–41.

*Кондратене О.П.* Некоторые методические особенности и погрешности спорово-пыльцевого анализа на примере разреза Куркляй (Литовская ССР) // Палинология в континентальных и морских геологических исследованиях. Сб. науч. трудов / Отв. ред. Бартош Т.Д. Рига: Зинатне, 1976. С. 179–187.

*Красилов В.А.* О спорах и спорношениях некоторых видов мезозойских папоротников // Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики / Отв. ред. Нейштадт М.И. М.: Наука, 1966. С. 90–93.

*Лопатина Д.А.* Сравнение результатов изучения ископаемой флоры местонахождения Амгу (Восточный Сихотэ-Алинь) по макроостаткам и палинологичес-

ким данным. Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия. Тез. докл. IX Всероссийской палинологической конференции / Гл. ред. член-кор. РАЕН Григорьев М.Н. М.: ИГиРГИ, 1999. С. 167–168.

*Лопатина Д.А.* Климатический оптимум в миоцене Восточного Сихотэ-Алиня // Бюл. МОИП. Отд. геол. 2001а. Т. 76. Вып. 5. С. 43–54.

*Лопатина Д.А.* Палинологические и макрофлористические комплексы из эоцен-миоценовых отложений побережья Татарского пролива (Восточный Сихотэ-Алинь) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2001б. Т. 9. № 4. С. 70–88.

*Малыгина Е.А.* Опыт сопоставления распространения пыльцы некоторых древесных пород с их ареалами в пределах Европейской части СССР // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1950. Т. 46. Вып. 3. С. 42–50.

*Малыгина Е.С.* О формировании спорово-пыльцевых спектров в поверхностном слое осадков Барцеца моря // Палинология в СССР (1976–1980) / Статьи советских палинологов к V Международной палинологической конференции (Кембридж, Англия, 1980) / Отв. ред.: Заклинская Е.Д., Нейштадт М.И., Медведева А.М., Ровнина Л.В. Москва: Наука, 1980. С. 107–109.

*Малыгина Е.С.* Зависимость состава спорово-пыльцевых спектров от условий формирования их в бассейнах разного типа // Проблемы современной палинологии. Статьи советских палинологов к VI Международной палинологической конференции (Калгари, Канада, 1984) / Отв. ред. Хлонова А.Ф. Новосибирск: Наука, 1984. С. 67–70.

*Матвеева О.В.* К вопросу о распределении пыльцы в стоячих водоемах // Тр. конференции по спорово-пыльцевому анализу 1948 г. / Гл. ред. акад. Сукачев В.Н. М.: Изд-во МГУ, 1950. С. 211–224.

*Махова Ю.В.* Спорово-пыльцевые спектры современного аллювия рек бассейна среднего Амура // Спорово-пыльцевой анализ при геоморфологических исследованиях / Ред. С.С. Воскресенский, М.П. Гричук. М.: Изд-во МГУ, 1971. С. 33–47.

Миоцен Мамонтовой Горы (стратиграфия и ископаемая флора) / Отв. ред. Сакс В.Н. М.: Наука, 1977. 284 с.

*Мусина Г.В.* Значение данных о сохранности пыльцевых и споровых оболочек для биостратиграфических исследований // Палинология в СССР (1976–1980). Статьи советских палинологов к V Международной палинологической конференции (Кембридж, Англия, 1980) / Отв. ред.: Заклинская Е.Д., Нейштадт М.И., Медведева А.М., Ровнина Л.В. М.: Наука, 1980. С. 17–18.

*Мусина Г.В., Сахибгареев Р.С.* Разрушение оболочек пыльцы и спор в процессе литогенеза // Стратиграфия и корреляция осадков методами палинологии. Материалы IV Всесоюзной палинологической конференции (Тюмень, 1981 г.) / Отв. ред. Папулов Г.Н. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 154–160.

*Мусина Г.В., Сахибгареев Р.С.* Влияние условий седиментации на сохранность спор и пыльцы // Проблемы современной палинологии. Статьи советских палинологов к VI Международной палинологической конфе-

ренции (Калгари, Канада, 1984) / Отв. ред. Хлонова А.Ф. Новосибирск: Наука, 1984. С. 38–41.

*Олейников А.В.* Кайнозойский вулканизм Среднего Сихотэ-Алиня (фации, вещественный состав, кайнозойские вулканы и структуры Сихотэ-Алиня) // Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1977. 27 с.

*Петросьянц М.А., Овнатова Н.С., Мусина Г.В.* Микрофоссилии в геологической практике: их роль в определении обстановок древнего осадконакопления // Итоги науки и техн. ВИНТИ. Сер. Общая геология. Т. 27 / Ред. Ахметьев М.А. 1990. 160 с.

*Рыбалко В.И., Овечкин В.Н., Климова Р.С.* Кайнозойские базальтоиды амгинской серии (Северо-Восточное Приморье) // Сов. геология. 1980. № 12. С. 59–71.

*Смирнова Т.И.* Современные спорово-пыльцевые спектры восточной части большеземельской тундры // Спорово-пыльцевой анализ при геоморфологических исследованиях / Ред. Воскресенский С.С., Гричук М.П. М.: Изд-во МГУ, 1971. С. 57–64.

*Тюремнов С.Н., Березина Н.А.* О разрушении пыльцы древесных пород в различных условиях водно-минерального режима // Вестник МГУ. Сер. биол.-почв. 1965. № 5. С. 62–71.

*Федорова Р.В.* Распространение ветром пыльцы дуба // Труды конференции по спорово-пыльцевому анализу 1948 г. / Гл. ред. акад. Сукачев В.Н. М.: Изд-во МГУ, 1950. С. 197–210.

*Федорова Р.В.* Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем // Тр. Ин-та географии. 1952. Т. 52. Вып. 7. С. 91–103.

*Федорова Р.В., Вронский В.А.* О закономерностях рассеивания пыльцы и спор в воздухе // Бюлл. комиссии по изучению четвертичного периода № 50 / Отв. ред. В.И. Громов, И.К. Иванова, С.М. Цейтлин. М.: Наука, 1980. С. 153–165.

*Фрадкина А.Ф.* Палинофлоры неогена северо-востока Азии (Якутия, Прихотье, Чукотка, Камчатка) // Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. Вып. 523. 1983. 224 с.

*Cambon G.* Modern pollen spectra and vegetation in southern Ontario, Canada // Rev. Palaeobot. and palynolog. V. 82. № 1–2. P. 147–155.

*Davis M.B., Brubaceker L.B.* Differential sedimentation of pollen grains in lakes // Limnology and oceanography. 1973. V. 18. № 4. P. 635–646.

*Havinga A.J.* Investigation into the differential corrosion susceptibility of pollen and spores // Pollen and spores. 1964. № 6. P. 621–635.

*Ruffaldi P.* Relationship between recent pollen spectra and current vegetation around the cerin peat bog (Ain, France) // Rev. Palaeobot. and palynolog. V. 82. № 1–2. P. 97–112.

*Sangster A.G., Dale H.M.* Pollen grain preservation of under-represented species in fossil spectra // Canad. J. Botan. 1964. V. 42. P. 437–449.

Рецензенты М. А. Ахметьев, Н. И. Запорожец