

**А.Б. Герман**

## **ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ НАЗЕМНОЙ БИОТЫ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**

Экологические особенности поздне меловой наземной биоты Северной Пацифики отражают ее адаптацию к высокоширотному умеренному гумидному климату, характеризовавшемуся мягкими безморозными зимами и резкой сезонностью солнечного освещения. Растениям Арктики были присущи две стратегии перезимовывания: в безлистном и в облиственном состояниях. Большой размер листовых пластинок покрытосеменных Северной Пацифики и значительный диапазон изменчивости размеров листьев в пределах одного вида объясняются преобладанием в течение летнего вегетационного периода сравнительно слабого и преимущественно рассеянного солнечного света и сезонным характером развития годичных побегов. Динозавры, остатки которых известны в мелу Северной Пацифики, были, по-видимому, способны к сезонным миграциям.

**A.B. Herman**

## **ECOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE LATE CRETACEOUS TERRESTRIAL BIOTA OF THE NORTH PACIFIC REGION**

Ecology of the late Cretaceous terrestrial biota of the North Pacific reflects its adaptation to the high-latitude temperate humid climate characterised by mild frost-free winters and pronounced seasonality of solar light. Two strategies of overwintering were favourable for Arctic plants: shedding foliage and evergreenness. Large leaf size and large range of leaf size in a given plant species of North Pacific angiosperms were most probably due to comparatively weak and predominantly diffuse solar light throughout summer growing season and seasonal character of annual shoot development. Dinosaurs whose remains are known in the Cretaceous of the North Pacific were probably seasonally migrating animals.

### **ВВЕДЕНИЕ**

В истории Земли, наряду с гляциоэрами, были и термоэры, когда глобальный климат планеты был существенно теплее нынешнего. Многочисленные геологические данные свидетельствуют о том, что в поздне меловую эпоху климат Земли был необычно теплым [Вахрамеев, 1988; Жарков и др., 1995, 1998 а, б; Красилов, 1985; Чумаков и др., 1995; Barron et al., 1993; Frakes, 1979; и др.], причем климат полярных районов был гораздо теплее, чем ныне [Herman, 1994; Herman, Spicer, 1996, 1997; Huber, 1998; Чумаков и др., 1995]. Это было время, когда климатическая зональность Земли значительно отличалась от современной: ледовые полярные шапки, если и существовали, были значительно меньше современных, а теплолюбивые животные и

растения проникали далеко в высокие широты Северного и Южного полушарий и леса распространялись вплоть до 85° с.ш. В высоких широтах Земли в это время преобладал не существующий ныне влажный высокоширотный умеренный климат. В статье обсуждаются некоторые экологические особенности меловых растений и животных высоких широт Северного полушария: листопадность и крупнолистность растений Арктики, проблема их перезимовывания в условиях безморозного высокоширотного климата, а также проблема существования в высоких широтах Северного полушария динозавровых фаун. Интерес к этим вопросам объясняется тем, что флора и фауна позднемеловой Арктики существовали в очень необычных условиях влажного теплоумеренного высокоширотного климата с резкой световой сезонностью, аналога которому нет на современной Земле.

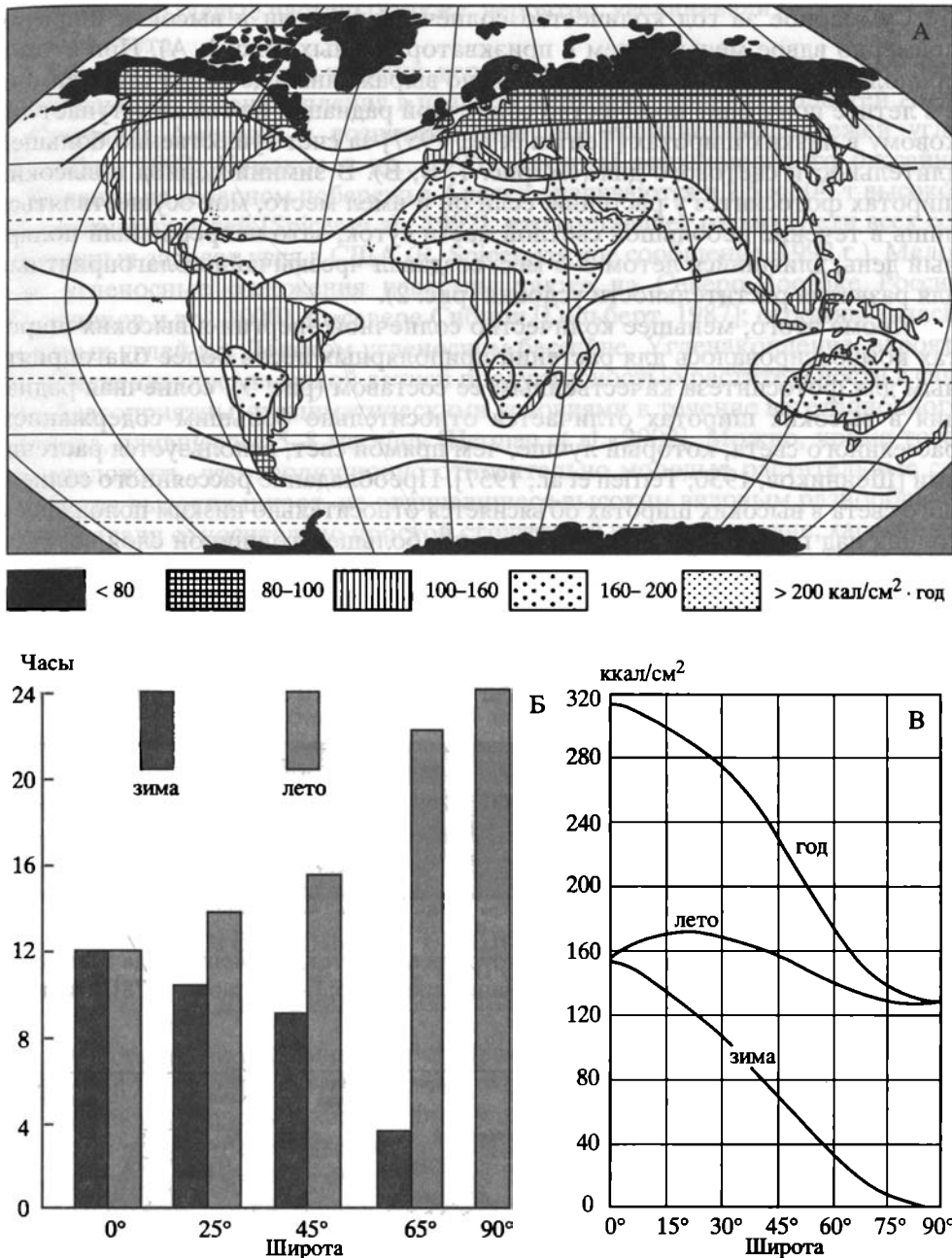
Исследование было поддержано грантом НШ-1615.2003.5 государственной программы поддержки исследований научных школ Российской Федерации, грантом Программы № 25 фундаментальных исследований Президиума РАН и Госконтрактом № 100002-251/ОНЗ-06/183-181/270603-908.

### **ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ КЛИМАТ ВЫСОКИХ ШИРОТ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**

В высоких широтах Северного полушария на протяжении среднего и позднего мела преобладал климат, который по области его распространения – в интервале палеоширот 60–85°, – температурам и влажности можно назвать высокоширотным гумидным умеренным [Герман, 1994], а соответствующий ему палеоклиматический пояс – северным высокоширотным умеренным гумидным поясом [Чумаков и др., 1995].

Этот климат характеризовался необычной, не существующей ныне, комбинацией климатических условий. Температурный режим был аналогичен таковому современного теплоумеренного климата: температуры наиболее теплого месяца, рассчитанные по физиономии листьев двудольных позднемеловой Арктики, составляли 17–22 °С, наиболее холодного – от –2 до +9 °С, среднегодовые температуры – в пределах 7–14 °С [Herman et al., 2002]. В пределах высокоширотного умеренного пояса умеренно теплый климат, по-видимому, преобладал, особенно во внешних приполярных зонах, а умеренно холодный был обычен в более высоких широтах и вблизи полюса [Чумаков и др., 1995]. Меловой высокоширотный климат отличался значительной влажностью: среднемесячное количество осадков за вегетационный период составляло примерно 100–160 мм [Herman et al., 2002]. Между тем, спецификой высокоширотного умеренного пояса было расположение в значительно более высоких, чем современные умеренные пояса, широтах и, как следствие этого, ббльшая световая сезонность.

Световому режиму высоких широт присущи специфические особенности, которые следуют из географической широты местности и поэтому не свойственны современному умеренному климатическому поясу. Эти особенности касаются [Герман, 1994] количества световой энергии, качественного состава света и суточного и годового фотопериодизма (сезонности).



**Рис. 1.** Солнечная радиация на различных широтах

А – годичная солнечная радиация (300–2200 нм), падающая на поверхность Земли (по: [Лархер, [1978]); Б – продолжительность светлой части суток в наиболее короткий зимний и наиболее длинный летний дни (по: [Хромов, 1968]); В – приток солнечной радиации на горизонтальную поверхность (без учета поглощения и рассеивания атмосферой) в течение зимнего и летнего полугодий и суммарно за год (по: [Хромов, 1968])

Суммарное за год количество солнечной энергии в высоких широтах примерно вдвое меньше, чем в приэкваториальных (рис. 1, А). При этом в приполярных районах наблюдается явно выраженный дефицит света зимой, а в летнее полугодие количество солнечной радиации почти не уступает таковому в низких широтах [Terrien et al., 1957] за счет существенно большей длительности светового дня (см. рис. 1, Б, В). В зимний период в высоких широтах фотосинтез у растений, если он и имел место, мог осуществляться лишь в течение небольшой светлой части суток, зато непрерывный полярный день, длившийся летом 3–5 мес, создавал чрезвычайно благоприятные для развития растительности условия (рис. 2).

Кроме этого, меньшее количество солнечной энергии в высоких широтах компенсировалось для растений приполярных лесов более благоприятным для фотосинтеза качественным ее составом (рис. 3): солнечная радиация в высоких широтах отличается относительно большим содержанием рассеянного света, который лучше, чем прямой свет, используется растениями [Шенников, 1950; Terrien et al., 1957]. Преобладание рассеянного солнечного света в высоких широтах объясняется относительно низким положением солнца над горизонтом и, следовательно, большей толщиной слоя воздуха, через который проходят солнечные лучи, высоким содержанием водяных паров в атмосфере приполярных областей, частой облачностью и туманами [Terrien et al., 1957]. Кроме того, на Северо-Востоке России на конец раннего и на поздний мел приходится мощная вулканическая деятельность; выбрасываемые в атмосферу продукты вулканических извержений (водяные



Рис. 2. Распределение светлого и темного времен суток в течение года в высоких широтах Северного полушария в настоящее время (по: [Анопутов, 1978], с изменениями)

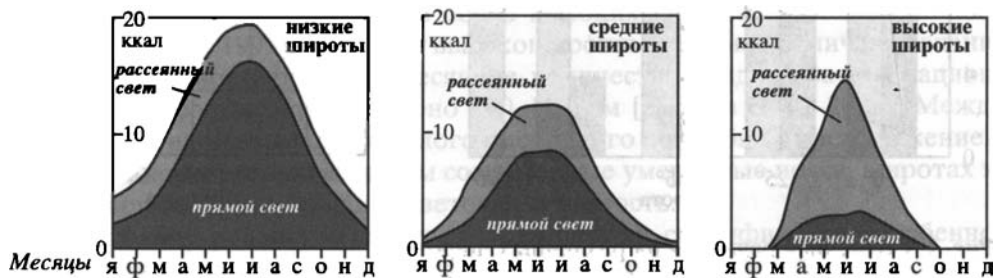


Рис. 3. Изменение в течение года количества прямой и рассеянной солнечной радиации на разных широтах (по: [Шенников, 1950])

пары, газы, пылевые частицы) также, вероятно, увеличивали рассеяние солнечного света.

Такие климатические условия, вероятно, способствовали широкому распространению угленакопления в позднем мелу приполярных областей Азии и Северной Америки и возникновению там грандиозных залежей угля [Krassilov, 1992; Чумаков и др., 1995]. Ресурсы верхнемелового бассейна р. Колвилл на северном побережье Аляски оцениваются в  $2,5 \times 10^{12}$  т высококачественных углей [Spicer et al., 1992], что составляет около трети всех современных запасов угля в США (R. Spicer, устное сообщение, 1992 г.). Меловые угленосные отложения известны также на Северо-Востоке России [Сальников и др., 1990], на севере Сибири [Гольберт, 1987]; огромны запасы меловых углей и в Ленском угленосном бассейне. Угленакопление, вероятно, обеспечивалось высокой летней продуктивностью растительности в связи с благоприятными климатическими условиями в течение вегетационного периода, длившегося 5–8 месяцев [Netman et al., 2002]. Можно, кроме того, предположить, что эволюционно относительно молодые растительные сообщества высоких широт, не отличавшиеся высоким видовым разнообразием, обладали относительно простой структурой и, как следствие, характеризовались более высоким производством мортмассы [Красилов, 1992]. Аналогичные свойства наблюдаются в современных сообществах с простой структурой (тундровых, пустынных), тогда как сложные экосистемы отличаются более замкнутым круговоротом органических веществ и сокращением «биогенных отходов». Быстрый переход к более холодной полярной ночи снижал процессы биологической и химической деструкции отмершей растительной массы и способствовал ее захоронению: по наблюдениям Р.Э. Спайсера [Spicer et al., 1992], у ископаемых листьев из верхнего мела Аляски не обнаружены следы разложения после их сбрасывания в конце вегетационного периода, что говорит о значительном замедлении зимой микробной активности.

### **ЛИСТОПАДНЫЕ И ВЕЧНОЗЕЛЕННЫЕ РАСТЕНИЯ ВЫСОКИХ ШИРОТ АРКТИКИ: ДВЕ СТРАТЕГИИ ПЕРЕЗИМОВЫВАНИЯ**

На современной Земле экологического аналога поздне меловой флоры Северной Пацифики нет. По составу входящих в нее растений эта флора может характеризоваться как хвойная и хвойно-широколиственная листопадная (или преимущественно листопадная), но само существование ее в высоких (вплоть до палеошироты  $82^\circ$  с.ш.: [Smith et al., 1981]) широтах Арктики необъяснимо с точки зрения современной климатической ситуации: сейчас аналогичные леса в Азии и Северной Америке не заходят севернее широты  $55\text{--}60^\circ$  [Берг, 1927; Wolfe, 1987; Philip's..., 2002]. Более теплый, чем в настоящее время, глобальный климат мелового периода существенным образом сказался на распределении типов растительности [Krassilov, 1981; Красилов, 1985; Вахрамеев, 1988; Willis, McElwain, 2002], и произрастание листопадных хвойных и хвойно-лиственных лесов в высоких широтах Арктики было

одной из особенностей биосферы этого времени, отражавшей влажный умеренный (или умеренно теплый) высокоширотный климат, характеризовавшийся специфическими световыми условиями, о которых говорилось выше.

Приполярные растения арктических лесов мелового периода, по-видимому, не испытывали недостатка тепла и влаги в течение длительного (5–8 мес.) вегетационного периода, а благодаря продолжительному световому дню (см. рис. 1) и повышенному содержанию в высоких широтах рассеянного света в общем потоке солнечной радиации (см. рис. 3) получали достаточное для эффективного фотосинтеза количество световой энергии, вполне сопоставимое с тем, которое получают растения низких и средних широт. Следовательно, вопреки распространенному мнению, не недостаток света летом, а недостаток тепла ныне ограничивает распространение лесной растительности в Арктике.

Наклон земной оси в середине мелового периода существенно не отличался от современного [Parrish, Spicer, 1988; Spicer, Herman, 1996], а следовательно позднемеловая флора Арктики произрастала в условиях резко сезонного по световому режиму климата (см. рис. 2): сейчас на 75° с.ш. полярная ночь с полным отсутствием света продолжается около шести недель, до и после которых примерно в течение трех недель в дневное время суток наступают сумерки, но солнце все же не поднимается над горизонтом [Anonimous..., 1978]. Находки позднемеловых ископаемых древесин Чукотки и Северной Аляски с хорошо выраженными годичными кольцами свидетельствуют о сезонности роста растений, контролируемой, вероятно, зимним недостатком света. Средняя температура наиболее холодного месяца, реконструируемая по морфологии листьев покрытосеменных позднемеловых флор Арктики [Herman et al., 2002], редко опускалась ниже 0 °С и достигала минимальных величин –2,0 °С, но для большинства флор была положительной и составляла 4–7 °С, доходя почти до 9 °С. Как известно, скорость метаболизма, как и всех химических реакций, пропорциональна температуре. Следовательно, отсутствие света зимой в комбинации с положительной зимней температурой ставило растения позднемеловых флор Арктики в сложные условия, когда фотосинтез невозможен, а температура воздуха недостаточно низка для существенной приостановки метаболизма в листьях. Такие условия могли вести к чрезмерному расходу ресурсов растений за счет не прекращавшегося зимой метаболизма, что особенно пагубно могло сказаться на молодых растениях. Организация периода зимнего покоя (перезимовывания) в условиях сравнительно высоких зимних температур – значительно более трудная задача, чем при низких температурах.

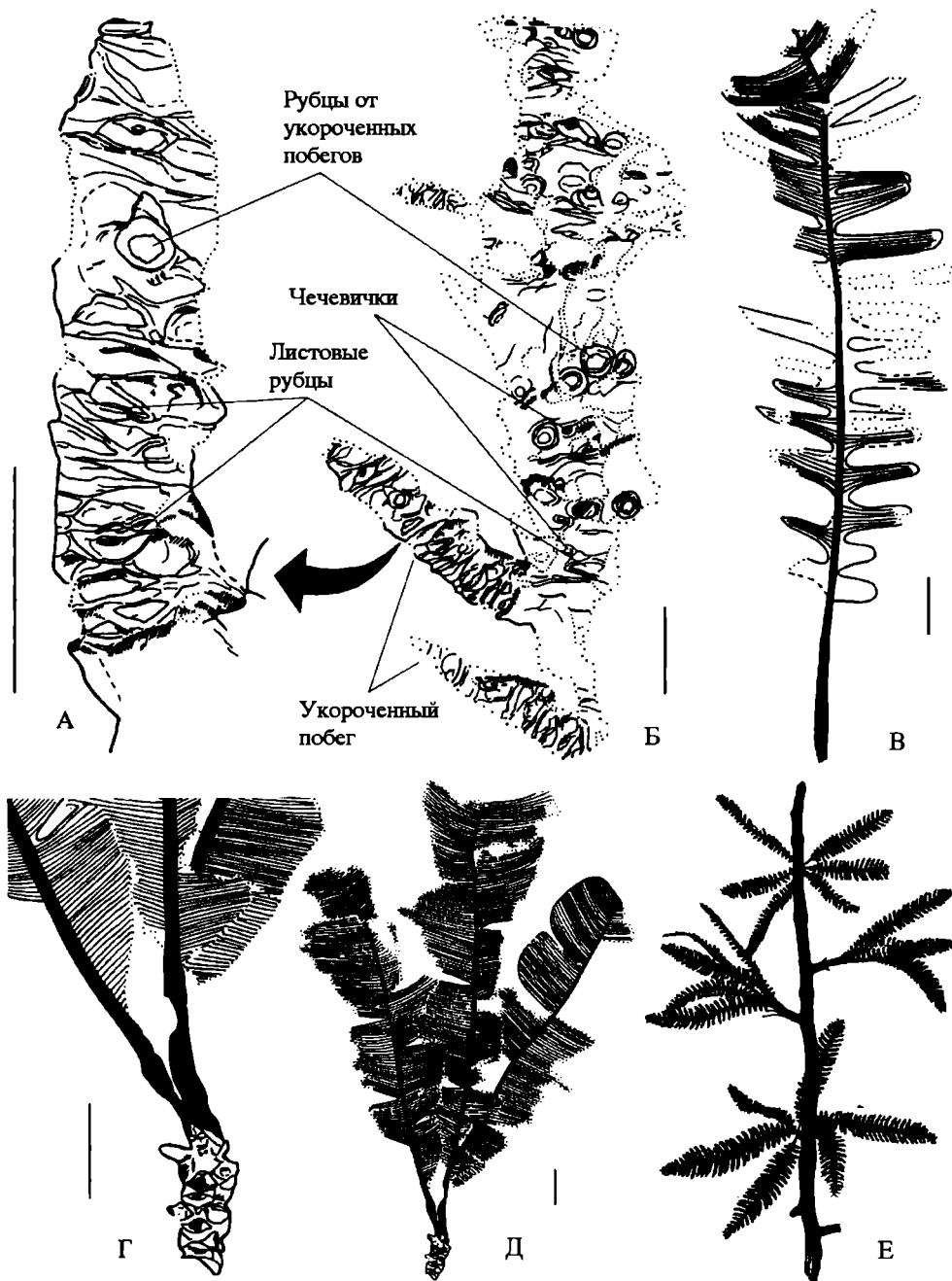
Большая часть растений позднемеловых флор Арктики была ветко- и листопадной, т.е. сбрасывала листву на неблагоприятный для роста период. Это относится к кейтониевым, гинкговым, чекановскиевым, многим хвойным. Вероятно, меловые цикадофиты приполярных районов (по крайней мере часть из них) также не были вечнозелеными: будучи гораздо более многочисленными и разнообразными по сравнению с современными вечно-

зелеными цикадовыми, они несомненно обладали более широким, чем у последних, адаптивным диапазоном [Kimura, Sekido, 1975; Красилов, 1967; Takimoto et al., 1997] и включали растения, приспособленные к существованию в резко сезонном приполярном климате [Spicer, Parrish, 1986].

Р.Э. Спайсер и автор [Spicer, Herman, 1996] описали два вида цикадофитов *Nilssoniocladus* – *N. alaskensis* Spicer et Herman из верхнего альба Северной Аляски (бассейн р. Колвилл) и *N. chukotensis* Spicer et Herman из верхнего альба – нижнего сеномана Северо-Востока России (бассейн р. Анадырь). Первый из них представлен системой удлинённых и укороченных побегов и ассоциирующими с ними листьями *Nilssonia alaskana* Hollick, причем на побегах встречены многочисленные удлинённо-ромбические рубцы от опавших листьев и более крупные округлые рубцы от опавших укороченных побегов (рис. 4). Второй вид представлен укороченным побегом с ромбической формы рубцами от опавших листьев и тремя листьями *N. serotina* Heeg, прикрепленными к верхушке побега (см. рис. 4). Находки этих *Nilssoniocladus* в высоких широтах Северной Пацифики красноречиво свидетельствуют о том, что по крайней мере часть листьев цикадофитов, многочисленных в средне-позднемеловых флорах этого региона, если не все они, принадлежали листо- и веткопадным растениям, которые в конце вегетационного периода сбрасывали не только индивидуальные листья, но и облиственные укороченные побеги.

Из приведенной на рис. 4 реконструкции системы удлинённого и укороченных побегов *Nilssoniocladus* видно, что это растение существенно отличалось от современных цикадовых. Легко заметить, что отдельный укороченный побег *Nilssoniocladus* напоминает целое растение цикадового, которое по сути и является укороченным побегом. В эволюционной теории известно явление гетеротопии – морфологического преобразования, в результате которого какой-либо орган приобретает признаки другого органа. При этом происходит преобразование регуляторных генов, структурные же гены остаются неизменными, и существующая генетическая программа включается при формировании органа, в котором в норме она участвовать не должна. Можно высказать гипотезу, что признаки одиночного укороченного побега растений типа *Nilssoniocladus* посредством гетеротопии распространились на растение в целом, дав в результате жизненную форму современных цикадовых.

В позднемеловую эпоху смена летнего радиационного режима (длинный световой день) на зимний (сумерки и полярная ночь), по-видимому, происходила, как и ныне, достаточно быстро [Anonymous..., 1978; Parrish, Spicer, 1988; Spicer, Herman, 1996], в течение нескольких недель (см. рис. 2). Листопадные растения поэтому должны были выработать приспособительный механизм, позволявший им быстро избавляться от нежелательной зимой листвы и таким образом резко снижать метаболизм на время полярной ночи. Нами было высказано предположение [Spicer, Herman, 1996], что у *Nilssoniocladus alaskensis* и *N. chukotensis* таким механизмом была способность сбрасывать в конце вегетационного периода не только отдельные листья, но и укороченные побеги с листьями. Вероятно, подобный механизм





был и у некоторых других меловых растений Арктики: представители таких родов хвойных, как *Cephalotaxopsis*, *Taxites*, *Elatocladus*, некоторые *Sequoia*, *Parataxodium* в неблагоприятный период сбрасывали облиственные побеги, остатки которых многочисленны в захоронениях. Интересно отметить, что у представителей *Nilssoniocladus* из средних широт Северного полушария (Япония) отсутствуют рубцы от сброшенных побегов, следовательно, механизма сбрасывания укороченных побегов с прикрепленными листьями у них не было [Takimoto et al., 1997].

Современные листопадные покрытосеменные со сложными листьями обычно сбрасывают их целиком с прикрепленными листочками только тогда, когда температура неожиданно и резко падает ниже нуля градусов. Если этого не происходит, растения в конце вегетационного периода, как правило, сбрасывают отдельные листочки. По аналогии можно предположить, что растения с побегами *Nilssoniocladus* сбрасывали укороченные побеги с прикрепленными к ним листьями при резком падении температуры ниже точки замерзания. Если это предположение справедливо, то тот факт, что вместе с многочисленными индивидуальными листьями *Nilssonia* в среднемеловых захоронениях Чукотки и Аляски встречены, хотя и редкие, побеги *Nilssoniocladus* с прикрепленными листьями, может свидетельствовать о наличии в этом регионе заморозков в конце вегетационного периода. Об этом же говорят находки в тех же захоронениях отпечатков как сложных листьев покрытосеменных (*Scheffleraephyllum*, *Dalembia*, *Sorbites* и др.), так и, более часто, их индивидуальных листочков.

Среди покрытосеменных, входивших в меловые арктические флоры, отсутствуют достоверные представители современных вечнозеленых таксонов, а также форм, близких к ним, что, по-видимому, позволяет считать эти ископаемые растения листопадными. Тафономические особенности захоронений подтверждают такой вывод: часто в местонахождениях встречаются прослойки, состоящие из плотно наслоенных друг на друга отпечатков листьев. Среди последних встречаются представители цикадофитов (*Cycadites*, *Nilssonia*), гинкговых (*Ginkgo*), хвойных (*Cephalotaxopsis*, *Sequoia*) и покрытосеменных (платанообразные, *Menispermities*, *Dalembia*, *Scheffleraephyllum* и др.). В.А. Вахрамеев [1988, с. 130] полагал, что в этих случаях мы имеем дело с «захороненным “листопадом”, т.е. листьями, сброшенными... в конце вегетационного периода». О листопадности растений рассматриваемых флор, по-видимому, говорит также отсутствие во многих местонахождениях свидетельств разрушения, переноса и сортировки листьев различных растений до их захоронения, т.е. все листья, вероятно, практически одновременно сбрасывались в конце вегетационного периода и быстро засыпались осадком [Spicer et al., 1992].



**Рис. 4.** *Nilssoniocladus* из позднего альба – сеномана Северо-Востока России и Северной Аляски

А, Б – *N. alaskensis* Spicer et Herman, укороченный побег (А) и система удлиненного и укороченных побегов (Б); В – лист *Nilssonia alaskana* Hollick, ассоциирующийся с *Nilssoniocladus alaskensis*; Г, Д – укороченный побег *N. chukotensis* Spicer et Herman с прикрепленными к его верхушке листьями *Nilssonia serotina* Heer; Е – реконструкция *Nilssoniocladus alaskensis*. Длина линейки 1 см

Листопадность растений позднемиоценовых флор Арктики представляет собой одну из стратегий преодоления ими продолжительных теплых полярных ночей, позволяющую им экономить ресурсы в зимний период за счет прекращения метаболизма в листьях, однако весной эти растения, естественно, были вынуждены затрачивать ресурсы для того, чтобы формировать новые кроны.

Некоторые хвойные позднемиоценовых флор Арктики, такие как *Araucarites anadyrensis*, *Pagiophyllum triangulare*, *Sequoia* ex gr. *ambigua*, *S.* ex gr. *reichenbachii*, *Cupressinocladus cretaceus*, и, возможно, некоторые цикадофиты были, по всей видимости, вечнозелеными: в захоронениях остатки этих растений иногда представлены толстыми и явно многолетними облиственными побегами и, в то же время, сброшенные годичные побеги этих растений встречены не были. Характерно, что перечисленные хвойные обладали мелкими чешуевидными или жесткими крючковидными листьями. Во внутриконтинентальных районах Азии в составе растительности сеноманского возраста (из средней и верхней частей тимердяхской свиты Виллюйской впадины) встречаются жестко- и мелколистные, с кожистыми листьями, возможно, вечнозеленые покрытосеменные, такие как *Macclintockia*, некоторые *Zizyphoides*, *Trochodendroides* и др. [Буданцев, 1979; Вахрамеев, 1988]. Ксероморфизм листьев и побегов этих растений находится в видимом противоречии со значительной влажностью климата, реконструируемого как по морфологии листьев покрытосеменных позднемиоценовых флор Арктики [Herman et al., 2002], так и по литологическим признакам [Чумаков и др., 1995].

Однако ксероморфизм этих хвойных и покрытосеменных был, по-видимому, связан не с сухостью климата, а с иной стратегией их перезимовывания, без сбрасывания листьев или облиственных побегов в неблагоприятный для роста период. В этом случае растения теряли часть своих ресурсов за счет не прекращавшегося в относительно теплый зимний период метаболизма при отсутствии в течение полярной ночи фотосинтеза, но экономили их весной, поскольку не были вынуждены вновь формировать фотосинтезирующие органы. При такой стратегии растениям выгодно как можно сильнее снизить зимний метаболизм. По-видимому, приобретение их побегами и листьями ксероморфных признаков способствовало этому: предотвращая чрезмерную потерю влаги в течение зимнего периода, растения тем самым достигали уменьшения скорости метаболизма за счет снижения интенсивности функционирования корневой и проводящей систем.

Можно, кроме того, предположить, что меловые вечнозеленые растения Арктики обладали и иными физиологическими механизмами снижения зимнего метаболизма, судить о которых по ископаемым остаткам невозможно. Следует заметить, что у современных вечнозеленых кустарничков *Ericaceae* (*Calluna*, *Erica*, *Andromeda*, *Rhododendron*, *Vaccinium* и др.) и *Empetraceae* (*Empetrum*), широко распространенных в зонах северных таежных и хвойно-лиственных лесов и зимующих под снегом в облиственном состоянии, ксероморфизм листьев связан с иной причиной, а именно: с недоступностью воды зимой из-за ее замерзания. Помимо этого, реконструируе-

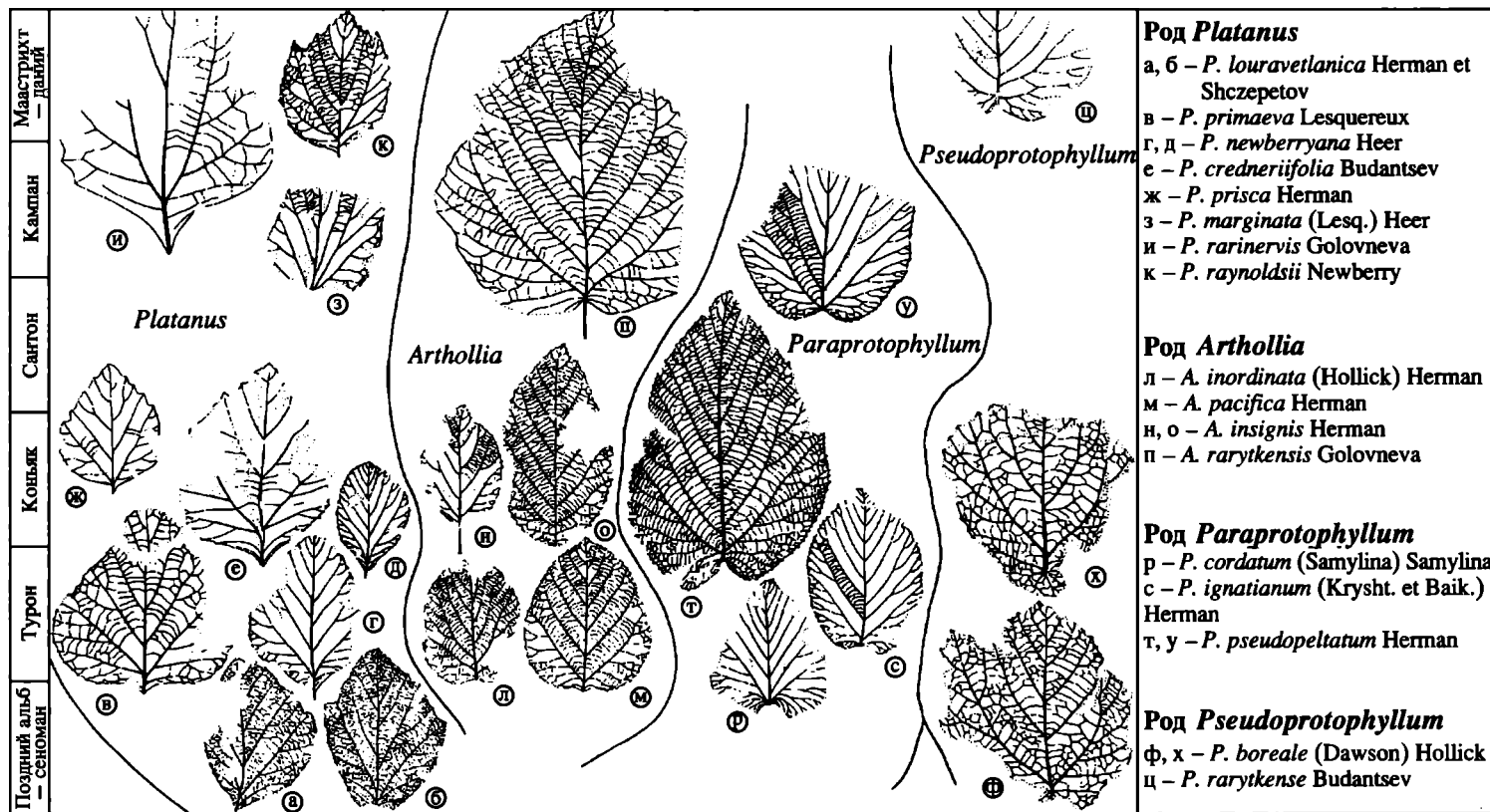
мая для большинства позднемеловых флор Арктики зимняя температура (см. выше) вероятно была все же достаточно низкой для существенного ослабления, если не остановки, метаболизма у вечнозеленых растений: экспериментальные данные свидетельствуют, что современные растения, помещенные в условия искусственной «темной полярной зимы» с отсутствием света в течение 10 недель, в целом хорошо перенесли темный период, причем меньшее отмирание тканей наблюдалось у растений, содержащихся при температуре +4 °С, по сравнению с теми, которые «зимовали» при +15 °С [Read, Francis, 1992].

Таким образом, растениям позднемеловых флор Арктики были присущи две стратегии перезимовывания: в безлистном и в облиственном состояниях. Каждая из них обладала своими преимуществами и недостатками, и трудно сказать, какая из них сэкономила растениям больше ресурсов. В древних высокоширотных флорах, не подвергавшихся в неблагоприятный сезон значительному стрессу, способному погубить листву (например, зимнему морозу при отсутствии снежного «укрытия» зимующих листьев), преимущества листопадности над вечнозеленостью можно ожидать там, где зимы были относительно теплыми, а в течение вегетационного периода растения не испытывали недостатка в ресурсах или тепле, необходимых им для интенсивной ассимиляции и формирования новой кроны [Read, Francis, 1992]. Соотношение листопадных растений и вечнозеленых в таких флорах, по-видимому, отражает доступность ресурсов в начале вегетационного периода, а преобладание в позднемеловых флорах Арктики первых, вероятно, свидетельствует о том, что условия для интенсивного роста растений весной были благоприятны. Напротив, преимущества перезимовывания в облиственном состоянии (вечнозеленость) над листопадностью можно ожидать там, где зимние температуры снижались до отметок, при которых у растений существенно замедлялся метаболизм.

### **КРУПНОЛИСТНОСТЬ РАСТЕНИЙ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**

Наиболее широко распространенной и характерной группой среди позднемеловых приполярных покрытосеменных были формы, обладавшие крупными широкими листьями с зубчатым краем. Растения с лопастными, цельнокрайними и мелкими листьями были, как правило, более редки. Существование листопадных широколиственных лесов в высоких широтах Арктики было одной из специфических особенностей растительного покрова этой эпохи. Широколиственный компонент позднемеловых арктических флор Азии и Северной Америки включал платанообразные растения и некоторые другие таксоны двудольных, причем первые были наиболее многочисленны и разнообразны. Меловая история платанообразных наглядно прослеживается [Герман, 1991, 1994] на примере ископаемых флор Анадырско-Корякского субрегиона (АКСР) (рис. 5).

Платанообразные в АКСР появляются во флорах позднего альба – сеномана (гребенкинский этап) и представлены одним видом рода *Platanus* [Гер-



**Рис. 5.** Разнообразие платанообразных в позднем мелу Анадырско-Корякского субрегиона (по: (Герман [1994], с дополнениями)

ман, 1994]. Эти растения еще не доминируют во флористических комплексах, но их остатки встречаются в местонахождениях более или менее постоянно. Лишь в одном захоронении на р. Гребенка, сложенном аллювиальными песчаниками кривореченской свиты, отпечатки листьев *Platanus* были встречены в большом количестве и образовывали «листовые кровли». В гребенкинской тафофлоре указываются также листья *Platanus* sp. и *Platanaceae* gen. et sp. indet., возможно, не принадлежащие к этому виду [Щепетов и др., 1992], а также единичный фрагмент листа *Pseudoprotophyllum* sp. с пельтатным основанием [Spicer et al., 2002].

В туронской пенжинской флоре платанообразные доминируют и определяют весь облик этой флоры. Они представлены родами *Platanus* (три вида, из которых наиболее многочисленны *P. newberryana* Heeg и *P. primaeva* Lesquereux), *Arthollia* (два вида, доминирует *A. pacifica* Herman) и *Paraprotophyllum* (два вида, из которых *P. ignatianum* (Krysh. et Baik.) Herman наиболее часто встречается). Коньякскую кайваямскую флору также отличает доминирование платанообразных, но роль *Platanus* (два вида) уменьшается, часто встречаются *Arthollia* (два вида) и *Paraprotophyllum* (два вида), а также *Pseudoprotophyllum* (один вид). На туронский и коньякский века позднего мела (время существования пенжинской и кайваямской флор) приходится, таким образом, максимум разнообразия платанообразных (4 рода, 11–12 видов), причем остатки листьев этих растений существенно преобладают в захоронениях, часто образуя «листовые кровли» и определяя характерный облик тафофлор [Герман, 1991]. В отличие от флор позднего альба – сеномана, в турон-коньякских флорах платанообразные встречаются не только в относительно грубых русловых песчаниках, но и в более тонких осадках речных пойм и старичных озер [Копорулин, Вознесенский, 1969]. Это, вероятно, отражает расширение адаптивного диапазона рассматриваемых растений в данное время, сопровождавшее рост их разнообразия.

Флора сантона и раннего кампана (барыковский этап) отличается от предыдущих существенным сокращением разнообразия и количества платанообразных. В сантоне (валижгенская тафофлора: [Герман, 1991]) известен единственный вид *Platanus*, остатки которого малочисленны; в раннем-среднем? кампане (верхнебыстринская и барыковская тафофлоры: [Герман, 1991]) редко встречаются представители одного вида *Paraprotophyllum*. В маастрихтской горнореченской флоре указывается единственный вид *Platanus* [Головнева, 1990]. Во флоре позднего маастрихта и, возможно, начала палеогена (корякский этап) количество и разнообразие платанообразных вновь возрастают, но они не столь значительны, как в пенжинской и кайваямской флорах: здесь встречены по одному виду *Platanus*, *Arthollia* и *Pseudoprotophyllum*, не достигавших, однако, доминирующего положения [Головнева, 1990; Головнева, Герман, 1992; Герман, 1993].

Позднемеловые платанообразные АКСП представлены, таким образом, 17 видами четырех родов (см. рис. 5).

Род *Platanus* наиболее разнообразен и включает восемь видов. В позднем альбе – сеномане встречен один вид *Platanus*, в туронский и коньякский века –

по три вида, причем два вида пенжинской флоры доминируют в флористических комплексах. В сантоне и раннем кампане известно два вида *Platanus*, но их остатки немногочисленны, как и остатки единственного маастрихтского вида. Во флоре позднего маастрихта и, возможно, начала палеогена присутствует один вид *Platanus*, остатки которого встречаются довольно часто, причем в некоторых местонахождениях он играет роль субдоминанта [Герман, 1993].

Род *Arthollia* включает четыре вида. В туронский и коньякский века известны по два вида этого рода, причем все они, за исключением *A. inordinata* (Hollick) Netman, достаточно многочисленны. В сантоне–маастрихте растения с листьями *Arthollia* не найдены, а во флоре позднего маастрихта – начала палеогена известен один вид, представленный значительным количеством отпечатков [Герман, Головнева, 1988].

Род *Paraprotophyllum*, включающий три вида, наиболее многочислен и разнообразен в туроне (два вида) и коньяке (два вида), когда растения этого рода играют роль доминантов или субдоминантов. В раннекампанское время единственный вид *Paraprotophyllum* встречается нечасто.

Род *Pseudoprotophyllum* представлен двумя видами. Он появляется в позднем альбе – сеномане и представлен единственным, не определимым до вида отпечатком, сомнения в родовой принадлежности которого, однако, нет. Более широко род распространен в коньякское время (в тыльпэгыргынайской тафофлоре хребта Пекульней), где он достаточно многочислен в одних и отсутствует в других местонахождениях этого уровня [Терехова, Филиппова, 1983, 1984]. В сантоне–маастрихте этот род не найден, а во флоре позднего маастрихта – начала палеогена известен единственный отпечаток *Pseudoprotophyllum* [Буданцев, 1975], причем нельзя исключить, что в действительности он принадлежит уклоняющемуся (с пельтатным основанием) экземпляру *Arthollia rarytkense* Golovn. – виду, многочисленному в том же местонахождении. Немногочисленность и малое разнообразие рода *Pseudoprotophyllum* в мелу АКСР позволяют предположить его североамериканское происхождение и миграцию через Берингийскую сушу из районов Аляски и Западной Канады, где этот род играет заметную роль в меловых (главным образом, сеноманских) флорах [Hollick, 1930; Bell, 1963]. Следует отметить присутствие немногочисленных представителей этого рода в позднеальбской–сеноманской арманской флоре Охотско-Чукотского вулканогенного пояса, примерно одновозрастной гребенкинской флоре АКСР.

Таким образом, в АКСР платанообразные появляются в позднем альбе – сеномане, максимальные разнообразие и количество этих растений наблюдаются в туроне и коньяке, в сантоне – среднем маастрихте их разнообразие и количественное участие в тафофлорах существенно снижаются, но вновь, хотя и не столь значительно, возрастают к концу мелового периода (см. рис. 5). Рост разнообразия платанообразных, вероятно, сопровождался расширением адаптивного диапазона этих растений.

Помимо платанообразных растений, покрытосеменные некоторых других родов обладали листьями крупного размера и часто были доминирую-

щими или субдоминирующими компонентами поздне меловых северных приполярных флор. К таким растениям относятся *Menispermites*, *Trochodendroides*, *Corylites*, *Rarytkinia*, «*Pterospermites*», *Grewiopsis* и др.

Широкое распространение в позднем мелу приполярных районов Азии и Северной Америки крупнолистных покрытосеменных растений, по-видимому, объясняется особенностями высокоширотного климата того времени, который был влажным умеренным или умеренно теплым и характеризовался специфическим световым режимом – резкой световой сезонностью (см. рис. 1) с недостатком солнечного излучения зимой и продолжительным в течение суток, сравнительно слабым и преимущественно рассеянным освещением (см. рис. 2, 3) в течение летнего вегетационного периода [Герман, 1994; Чумаков и др., 1995].

Рассеянный свет лучше, чем прямой, используется растениями и поглощается ими почти полностью [Шенников, 1950; Terrien et al., 1957]. В рассеянном солнечном свете практически отсутствуют инфракрасные лучи, которые практически не поглощаются хлорофиллом [Лархер, 1978], но могут вызвать перегрев крупных листьев. Давно было замечено, что у многих современных видов Северного полушария размер листьев увеличивается у особей, растущих в более северных местностях, что Е. Варминг [1902] объясняет более продолжительным воздействием сравнительно слабого освещения. Сильный прямой солнечный свет задерживает рост побегов и листьев. Хорошо известно, что теневые листья растений, как правило, более широкие и крупные, чем световые [Лархер, 1978]: так, у *Majantemum bifolium* (L.) F. Schmidt листья, выросшие на свету, примерно втрое меньше листьев, развившихся в затененном месте [Варминг, 1902]. Наиболее крупнолистные растения современной флоры обитают под пологом леса в тропических дождевых лесах [Васильев и др., 1978], где преобладает слабый рассеянный свет, а прямые солнечные лучи почти полностью отсутствуют. Максимальная интенсивность фотосинтеза у широколиственных деревьев достигается при относительной освещенности 30% от полной и меньше [Спурр, Барнес, 1984]. Экспериментальные данные показали, что наибольшая скорость роста сеянцев *Platanus occidentalis* L. наблюдается при частичной (около 20% от полной) освещенности [Спурр, Барнес, 1984].

Помимо количества и качественного состава света, влажность также влияет на размер листьев растений: формирование крупных листьев возможно лишь при высокой влажности воздуха, ограничивающей транспирацию, и при обильном снабжении растений водой, обеспечивающем интенсивный рост листьев [Parkhurst, Loucks, 1972; Wolfe, 1994]. Приполярные растения поздне меловой эпохи, по-видимому, не испытывали недостатка увлажнения: среднемесячное количество осадков за вегетационный период было высоким и составляло примерно 100–160 мм [Herman et al., 2002].

Д. Паркхорст посредством экспериментов и математического моделирования физиологических процессов в листе попытался выяснить, в каких условиях листья какого размера наиболее выгодны растению для большей продуктивности фотосинтеза на единицу потери воды [Parkhurst, Loucks,

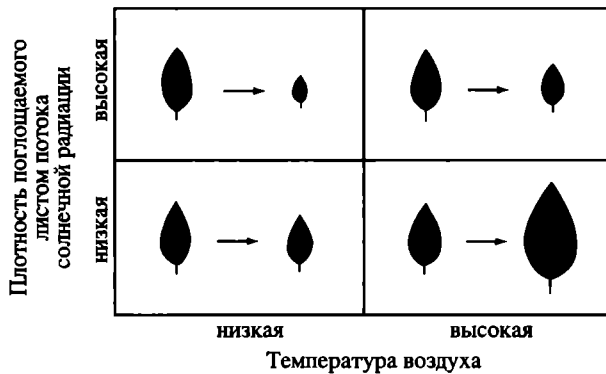


Рис. 6. Ожидаемые, согласно модели Д. Паркхорста, тенденции отбора по размеру листьев в зависимости от условий освещенности и температуры воздуха (по: [Wintsch, 1979])

1972; Wintsch, 1979]. Им была предложена «модель эффективности использования воды», согласно которой (рис. 6) более крупные листья, как правило, обладают преимуществом над мелкими при высокой температуре воздуха и низкой освещенности. При этих условиях крупные листья способны оставаться более холодными, чем мелкие, и, следовательно, меньше терять воду посредством испарения. Эта модель, в частности, объясняет, почему теневые листья крупнее световых, а растения с мелкими листьями наиболее характерны для районов с холодным климатом и в областях, где интенсивность солнечной радиации высока (степи, пустыни).

Как было показано на примере меловой истории широколиственных платанообразных Анадырско-Корякского субрегиона, максимумы количества и разнообразия этих растений в приполярных областях Северного полушария приходится на турон–коньяк и конец мелового периода. В позднем альбе – сеномане платанообразные были обычными, но не очень разнообразными компонентами некоторых арктических флор, а в сантоне–кампане на рассматриваемой территории наблюдается существенное сокращение количества и разнообразия этих растений. Такая картина в распространении и разнообразии платанообразных, вероятно, объясняется тем, что в позднем альбе – сеномане и в сантоне–кампане севера Сибири и Северо-Востока России наблюдаются потепления климата [Герман, 1991]; можно предположить, что они вызвали уменьшение облачности, туманов и содержания водяных паров в атмосфере приполярных районов, что повлекло возрастание доли прямой солнечной радиации в общем ее потоке, отрицательно сказавшееся на крупнолистности растений. Это, по-видимому, и сыграло ключевую роль в редукции широколиственных лесов. Значительное рассеяние солнечного света, благоприятное для крупнолистных растений, возможно, было также вызвано вспышкой в туронском и коньякском веках вулканизма в северной части Охотско-Чукотского вулканического пояса (вулканогенная чаунская серия: [Kelley et al., 1999]): выбрасываемые в атмосферу продукты вулканических извержений (водяные пары, газы, пыле-



вые частицы) также должны были увеличивать рассеяние солнечного света.

Характерной особенностью поздне меловых покрытосеменных арктических районов был, помимо большого абсолютного размера листьев, также значительный диапазон изменчивости размеров листовой пластинки в пределах одного вида [Герман, 1990; Spicer et al., 1992; Моисеева, 2003]. Так, у *Paraprotophyllum ignatianum* [Krysht. et Baik.] Негман из турона Северо-Западной Камчатки длина листа варьировала в широких пределах от 3,3 см до приблизительно 50 см [Герман, 1984, 1990]. Соответственно изменялись также ширина, конфигурация листа, количество вторичных жилок и ответвлений от базальных жилок. Зачастую такой полиморфизм листьев может приводить к таксономическим ошибкам, избежать которые можно лишь при внимательном изучении монотопных выборок и достаточно полных сборах ископаемых растений [Герман, 1984].

Большая вариабельность размера листьев в пределах одного вида, типичная для большинства поздне меловых арктических широколиственных покрытосеменных, может быть связана с наличием листовой мозаики, варьированием размеров листьев на побегах текущего года и многолетних, на вегетативных и генеративных побегах, на обычных и прикорневых побегах (“волчках”). Дж. Вулф [Wolfe, 1987] предположил, что объяснение этому может быть в расположении листьев в кроне деревьев: крупные листья, возможно, развивались на затененных под пологом леса частях растений, тогда как мелкие листья происходят из верхних, хорошо освещенных крон деревьев. Этому, однако, противоречит представление о том, что большинство, если не все, поздне меловые покрытосеменные не были крупными деревьями, формировавшими полог леса, а скорее представляли собой кустарники или небольшие деревья. Помимо сказанного, широкий диапазон изменчивости размеров листьев этих растений мог быть вызван сезонным характером развития годичных побегов.

Автором была предложена реконструкция годичного побега *Paraprotophyllum ignatianum* (Krysht. et Baik.) Негман из турона Северо-Западной Камчатки [Герман, 1990]. Если принять за модель для такой реконструкции современный граб *Carpinus betulus* L., у которого наблюдаются сходные с *P. ignatianum* соотношения длины, относительной ширины и симметричности листьев, можно предположить, что у ископаемого растения (рис. 7, А) на побеге ранние весенние листья были короткие, широкие, часто асимметричные; более поздние весенние и летние листья становились длиннее, их относительная ширина уменьшалась, а симметричность возрастала; листья последних узлов годичного побега, возможно, были несколько меньше предыдущих, симметричные. Такая реконструкция неплохо согласуется с предложенной Д. Паркхорстом моделью (см. рис. 6): в отличие от крупных листьев середины побега, развивавшихся при достаточно высоких весенне-летних температурах, более мелкие ранние весенние и летне-осенние листья, вероятно, росли при более низких температурах воздуха, а весенние – еще и при более интенсивном

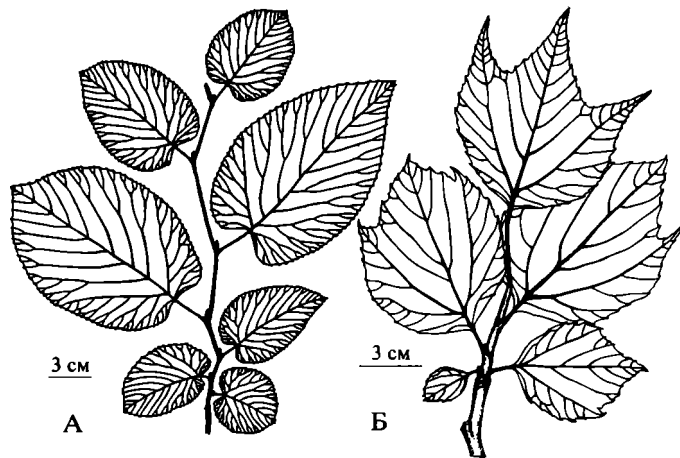


Рис. 7. Реконструкция годичных побегов *Paraprotophyllum ignatianum* (Krysht. et Baik.) Herman (А) (по: [Герман, 1990], с изменениями) и «*Platanus*» *raynoldsii* Newberry (Б) (по: [Моисеева, 2003], с изменениями)

солнечном свете, не ослаблявшемся хорошо развитыми кронами соседних деревьев или кустарников. На рис. 7, Б показана аналогичная реконструкция годичного побега другого платанообразного растения – «*Platanus*» *raynoldsii* Newberry из маастрихта Корякского нагорья, у которого также наблюдается большая вариабельность размеров и формы листьев [Моисеева, 2003].

### «ПОЛЯРНЫЕ» ДИНОЗАВРЫ

Ранее нами отмечалось, что в заполярных палеоширотах Северного полушария располагался климатический пояс, который по многим признакам можно охарактеризовать как теплоумеренный гумидный. Теплоумеренный климат здесь реконструируется [Чумаков и др., 1995] по отсутствию ледниковых отложений и следов многолетней мерзлоты, широкому развитию угленосных отложений, распространению умеренно теплолюбивой морской и наземной фаун, составу наземной растительности, а также по количественной оценке температур по физиономии листьев двудольных растений [Herman et al., 2002]. Между тем, некоторыми исследователями поздне меловая растительность северной части рассматриваемой области была классифицирована как холодноумеренная [Красилов, 1985; Willis, McElwain, 2002], т.е. существовавшая в климате, температура наиболее холодного месяца которого опускалась ниже  $-3^{\circ}\text{C}$ . Вопрос о зимних температурах в меловом Заполярье представляется весьма важным в связи с находками здесь крупных растительноядных и хищных динозавров.

Остатки динозавров были обнаружены в среднемаастрихтских породах Чукотки (район оз. Пекульнейское) [Несов, 1992, 1995, 1997; Несов, Головнева, 1990] и в верхнекампанских – нижнемаастрихтских отложениях Северной Аляски [Brouwers et al., 1987; Clemens, Nelms, 1993]. Эти остатки принадлежат растительноядным гадрозавридам, или утконосым динозаврам (сем. *Nadrosauridae*, подсем. *Lambeosaurinae*), как крупным (до 9–10 м длиной), так и мелким, и хищным тираннозавридам (сем. *Tyrannosauridae*) и троодонтидам (сем. *Troodontidae*). Хотя перечисленные местонахождения относятся главным образом к кампанскому–маастрихтскому ярусам, находки «полярных» динозавров отмечены также и в раннем мелу, например, остатки панцирных динозавров известны из сангарской серии р. Кемпендья (бассейн р. Виллюй) (см.: [Несов, 1995; Несов, Головнева, 1990]), поэтому данная проблема является общей для всего мелового периода. Вопрос состоит в том: могли ли динозавры быть постоянными обитателями Заполярья или же они были кочевыми животными, совершавшими дальние миграции. У обеих этих точек зрения есть свои сторонники и противники.

Обилие в захоронениях остатков молодых гадрозавров и значительное расстояние до районов, в которых в позднем мелу существовала вечнозеленая субтропическая растительность, позволяют, по мнению некоторых исследователей [Несов, Головнева, 1990; Несов, 1992; Brouwers et al., 1987; Константин и др., 1999], предположить, что эти животные круглогодично жили в высоких широтах, не мигрируя на юг, и переживали зиму в состоянии пониженной активности. В подтверждение «оседлости» динозавров авторы ссылаются на то, что в сеноне вместе с остатками взрослых особей были найдены зубы детенышей, в том числе недавно вылупившихся [Clemens, Nelms, 1993]. Длительные миграции, по мнению этих исследователей, не оставляли бы времени для выведения и выращивания молоди и, кроме того, отрывали бы травоядных динозавров от привычных и безопасных мест обитания и питания. В этом случае требуется объяснить, как динозавры могли переносить длительные (до трех месяцев) полярные ночи, низкие, иногда отрицательные температуры и отсутствие зеленой растительной пищи при очевидной невозможности для гигантских (до 10 м длиной – [Brouwers et al., 1987]) стадных животных найти убежища для зимовок.

Л.А. Несов, изучавший чукотских динозавров [Несов, Головнева, 1990; Несов, 1992, 1995], полагает, что присутствие среди них молодых утконосых и некрупных хищных динозавров свидетельствует о том, что зимой температура могла снижаться лишь до 0 °С или до величин, близких к нулевым. Мягкие зимы, по мнению Л.А. Несова [1995; Несов, Головнева, 1990], позволяли динозаврам существовать в высоких широтах круглый год, возможно, с откочевкой зимой в районы Охотско-Чукотского вулканогенного пояса и с перезимовыванием на теплом грунте кальдер или в воде теплых источников. Температуры же (точнее, сумма тепла) летнего периода определенно должны были быть достаточно высоки для инкубации яиц динозавров. Несов не исключает, что динозавры высоких широт Северной Пацифики могли использовать для гнездования участки грунта, подогреваемые вулканическим

теплом. Так делают, например, некоторые примитивные тропические формы современных сорных кур *Megalopodiidae* на Зондском архипелаге. Во время зимних периодов растительноядные динозавры могли питаться лиственной вечнозеленых цикадовых, растительным детритом и опадом древесных растений, в основном листопадных покрытосеменных [Несов, Головнева, 1990].

Другие сторонники «оседлости» динозавров предполагают, что «полярные» динозавры были теплокровными животными [Clemens, Nelms, 1993; Константин и др., 1999], что позволяло им существовать в относительно холодные зимние периоды. О последнем и о достаточно холодном климате, по мнению У. Клеменса и Л. Нелмса, свидетельствует полное отсутствие в захоронениях остатков амфибий и нединозавровых рептилий, небольшое разнообразие позвоночных в местонахождениях Северной Аляски и преобладание в них динозавров (50% родов от состава комплекса) и млекопитающих (почти 30% родов от состава комплекса). Как отмечает Л.А. Несов [1995; Несов, Головнева, 1990], гетеротермия, по-видимому, развивалась по крайней мере у продвинутых гадрозавров и некоторых теропод, что снижало зависимость этих животных от температурных колебаний. В последнем, а также «... в относительно высокой энергии жизнедеятельности и климатических условиях мела, а не в способности совершать необычайно далекие миграции “вслед за теплом”... может заключаться причина существования динозавров в высоких широтах» [Несов, Головнева, 1990, с. 202]. В пользу гипотезы о круглогодичном обитании «полярных» динозавров в высоких широтах, по мнению Э. Константина с соавторами [Константин и др., 1999], свидетельствуют увеличенные зрительные доли мозга гипсилофодонта из апт-альба Юго-Восточной Австралии, что интерпретируется как адаптация, повышающая остроту зрения во время зимней темноты для облегчения активного питания в это время.

Однако представления о теплокровности динозавров кажутся сейчас многим исследователям недостаточно обоснованными [Татаринов, 1987; Раутиан, 1990], гипотеза об использовании «полярными» динозаврами для перезимовывания и инкубации яиц участков грунта и водоемов, подогреваемых вулканическим теплом, представляется довольно экстравагантной и лишеной серьезных доказательств, а увеличенные зрительные доли мозга могут свидетельствовать просто о ночном образе жизни животного. Цикадофитовые кустарники и водная или полуводная растительность, известные на Чукотке, теоретически могли служить зимней кормовой базой для растительноядных гадрозаврид, но представляется маловероятным, что растительность Северной Аляски, существовавшая там в то же время, что и динозавры, могла быть источником их пищи зимой: в этой растительности, отличавшейся малым таксономическим разнообразием, доминировали хвойные *Parataxodium*, представленные небольшими деревьями, а подлесок состоял из папоротников и травянистых покрытосеменных, листва которых отмирала в конце вегетационного периода [Spicer, Parrish, 1987; Brouwers et al., 1987]. Поэтому более предпочтительной мы полагаем гипотезу о том, что «полярные» динозавры вели кочевой или полуко-

чевой образ жизни, мигрируя зимой в южном направлении. Высказывалось предположение [Cupie, 1989], что эти животные были способны к сезонным миграциям на большие расстояния и могли передвигаться с большой скоростью.

Хорошим примером современных сезонно мигрирующих в высоких широтах животных можно считать северных оленей, ежегодный путь которых от летних пастбищ в тундре до мест зимовок в таежной или лесотундровой зонах часто превышает 1000 км, причем за день стадо (как взрослые особи, так и молодежь) могут пройти до 70 км. Сходство систематического состава динозавров Северной Аляски и Чукотки, возможно, свидетельствует о способности динозавров к значительным перемещениям и об обмене фаунами этих животных между указанными регионами. По мнению Н.М. Чумакова [Чумаков и др., 1995], динозавры, остатки которых находят в высоких широтах Арктики, могли пастись и за период бодрствования, не спеша, по 15–20 км в день, продвигаться вместе с весной в более высокие широты (а осенью – обратно) вдоль морских побережий, приморских низменностей или речных долин, не отрываясь от необходимых им пищевых угодий и убежищ. Такие перемещения на 150–250 км с севера на юг и обратно занимали бы около полугода, а 3–5 месяцев полярного лета оставались бы для выращивания детенышей. При этом динозавры, не торопясь, уходили бы от полярной ночи и полностью бы использовали преимущества полярного дня, весьма продуктивного для роста растений и благоприятного для гнездования. Большинство пастбищ они посещали бы один или два раза в году с большим перерывом, и пастбища успевали бы за это время восстанавливаться. В Северной Америке в меловой период прекрасными путями для таких миграций могли быть берега меридионального Западного Внутреннего пролива-моря [Чумаков и др., 1995]. Не исключено, как полагает Н.М. Чумаков, что отсутствие сквозных и пресноводных путей миграции было второй, кроме холодного климата, причиной отсутствия на севере Аляски амфибий.

Интересно отметить, что наиболее северные находки остатков поздне-меловых динозавров на Чукотке и Северной Аляске приходится на территорию Северо-Тихоокеанского рефугиума, ограничивающего также распространение позднемеловых цикадофитов [Вахрамеев, 1981, 1988]. Сохранение этих растений в рефугиуме В.А. Вахрамеев [1978] объясняет более влажным и мягким приморским климатом с теплыми зимами, существовавшим в указанном районе. Вероятно, эти же условия, а также трофическая связь растительноядных динозавров с цикадофитами [Krassilov, 1981] позволили позднемеловым динозаврам расселиться на территории Северо-Тихоокеанского рефугиума.

Стадный образ жизни и внушительные размеры свидетельствуют о том, что динозавры не были настоящими лесными обитателями, поскольку леса не способны быстро восстанавливать биомассу после выедания и поэтому могут поддерживать лишь небольшое количество крупных животных [Красилов, 1985]. В.А. Красилов [Krassilov, 1981; Красилов, 1985] выдвинул предположение, что основной кормовой базой этих животных были нелесные

биотопы, представленные цикадофитовыми кустарниками и папоротниковыми маршами, которые, быстро восстанавливаясь, могли поддерживать существование значительных популяций меловых растительноядных динозавров. Совместное нахождение в маастрихте Чукотки остатков этих животных и крупнолистных цикадофитов *Encephalartos* и, видимо, листопадных цикадофитов *Nilssonia* [Красилов и др., 1990; Несов, Головнева, 1990] подкрепляет данное предположение, по крайней мере в отношении гадрозавров Северо-Восточной Азии: не исключено, что именно цикадофитовые заросли способствовали их выживанию в высоких широтах, круглогодично обеспечивая динозавров кормом. Исчезновение в конце мела этой растительной формации послужило, вероятно, одной из причин вымирания динозавров [Красилов, 1985].

### ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

Климатическая зональность, существовавшая на Земле в среднем–позднем мелу, существенно отличалась от современной. В полярных областях отсутствовали постоянные ледниковые или ледовые шапки и многолетняя мерзлота. В высоких широтах Земли в это время преобладал влажный умеренный климат, аналога которому нет на современной Земле. Его специфическими особенностями была резкая световая и температурная сезонность и периодические колебания температурного режима от умеренно теплого до умеренно холодного.

Отсутствие света зимой в комбинации с положительной зимней температурой ставило позднемеловые растения Арктики в сложные условия, когда фотосинтез невозможен, а температура воздуха недостаточно низка для существенной приостановки метаболизма в листьях. Этим растениям были присущи две стратегии перезимовывания: в безлистном и в облиственном состояниях. Листопадность позволяла растениям экономить ресурсы в зимний период за счет остановки метаболизма в листьях, однако весной они были вынуждены затрачивать ресурсы для формирования новой кроны. Напротив, вечнозеленые растения теряли часть своих ресурсов за счет не прекращавшегося в зимний период метаболизма при отсутствии фотосинтеза, но экономили их весной, поскольку не были вынуждены вновь формировать фотосинтезирующие органы. В последнем случае у растений вырабатывались ксероморфные признаки, препятствовавшие чрезмерной потере влаги зимой и позволявшие тем самым снизить расходы ресурсов на метаболизм.

Широкое распространение в позднем мелу приполярных районов Азии и Северной Америки крупнолистных покрытосеменных растений, по-видимому, объясняется особенностями высокоширотного климата того времени, который был влажным умеренным или умеренно теплым и характеризовался специфическим световым режимом – резкой световой сезонностью с недостатком солнечного излучения зимой и продолжительным в течение суток, сравнительно слабым и преимущественно рассеянным освещением в

течение летнего вегетационного периода. Эти особенности светового режима высоких широт, вероятно, объясняют морфологическую специфику поздне меловых приполярных широколиственных покрытосеменных: большой абсолютный размер их листовых пластинок, наряду со значительным диапазоном изменчивости размеров листьев в пределах одного вида. Первое, вероятно, связано с преобладанием в высоких широтах в течение вегетационного периода сравнительно слабого и рассеянного света, второе – с сезонным характером развития годичных побегов и, возможно, расположением листьев в кроне дерева.

В поздне меловых отложениях Северо-Востока России и Северной Аляски известны находки крупных растительноядных и хищных динозавров. Для объяснения существования этих животных в высоких широтах Арктики выдвигаются две гипотезы: сторонники «оседлости» динозавров предполагают, что полярные зимы в меловой период были достаточно теплыми или что «полярные» динозавры обладали теплокровностью – свойством, позволявшим им существовать в относительно холодные зимние периоды; более предпочтительной мы полагаем гипотезу о том, что «полярные» динозавры вели кочевой или полукочевой образ жизни и совершали дальние миграции вдоль морских побережий, приморских низменностей или речных долин.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л.С. Основы климатологии. М. ; Л.: Госиздат, 1927. 265 с.
- Буданцев Л.Ю. Морфология листьев и таксономия родов *Protophyllum* Lesq. и *Pseudoprotophyllum* Hollick // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л.: Наука, 1975. С. 90–107.
- Буданцев Л.Ю. Фитостратиграфические комплексы позднего мела Лено-Виллюйского и Чулымо-Енисейского бассейнов как основа для межрегионального сопоставления континентальных отложений // Стратиграфия нижнемеловых отложений нефтегазоносных областей СССР. Л.: Недра, 1979. С. 149–162.
- Варминг Е. Распределение растений в зависимости от внешних условий: (Экологическая география растений). СПб.: Брокгауз и Ефрон, 1902. 260 с.
- Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. Ботаника: Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1978. 480 с.
- Вахрамеев В.А. Климаты Северного полушария в меловом периоде и данные палеоботаники // Палеонтол. журн. 1978. № 2. С. 3–17.
- Вахрамеев В.А. Развитие флор в средней части мелового периода и древние покрытосеменные // Там же. 1981. № 2. С. 3–14.
- Вахрамеев В.А. Юрские и меловые флоры и климаты Земли. М.: Наука, 1988. 214 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 430).
- Герман А.Б. Новый род платанообразных покрытосеменных из верхнемеловых отложений Камчатки // Палеонтол. журн. 1984. № 1. С. 71–79.
- Герман А.Б. Изменчивость листьев и реконструкция годичного побега *Paraprotophyllum ignatianum* // Региональная геология: Тектоника, литология и стратиграфия. М.: ГИН АН СССР, 1990. С. 79–83.
- Герман А.Б. Меловые покрытосеменные и фитостратиграфия Северо-Западной Камчатки и полуострова Елистратова // Герман А.Б., Лебедев Е.Л. Стратиграфия и флора меловых отложений Северо-Западной Камчатки. М.: Наука, 1991. С. 5–141.
- Герман А.Б. Этапность и цикличность развития поздне меловой флоры Анадырско-Корякского субрегиона // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1, № 1. С. 87–96.

- Герман А.Б. Разнообразие меловых платанообразных Анадырско-Корякского субрегиона в связи с изменением климата // Там же. 1994. Т. 2, № 4. С. 62–77.
- Герман А.Б., Головнева Л.Б. Новый род поздне меловых платанообразных Северо-Востока СССР // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1456–1467.
- Головнева Л.Б. Маастрихт-датская флора хребта Рарыткин (Корякское нагорье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 16 с.
- Головнева Л.Б., Герман А.Б. Новые данные о составе и возрасте флоры корякской свиты (Корякское нагорье) // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 7. С. 60–71.
- Гольберт А.В. Основы региональной палеоклиматологии. М.: Недра, 1987. 222 с.
- Жарков М.А., Мурдмаа И.О., Филатова Н.И. Палеогеография середины мелового периода // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 3. С. 15–41.
- Жарков М.А., Мурдмаа И.О., Филатова Н.И. Палеогеография берриас-барремского веков раннего мела // Там же. 1998а. Т. 6, № 1. С. 49–72.
- Жарков М.А., Мурдмаа И.О., Филатова Н.И. Палеогеография второй половины мелового периода // Там же. 1998б. Т. 6, № 3. С. 1–15.
- Константин Э., Чинсами А., Викерс-Рич П., Рич Т.Х. Перигляциальные обстановки и полярные динозавры // Палеонтол. журн. 1999. № 2. С. 59–65.
- Копорулин В.И., Вознесенский А.И. Некоторые черты литологии верхнемеловых отложений побережья Пенжинской губы // Литология и полез. ископаемые. 1969. № 6. С. 65–77.
- Красилов В.А. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М.: Наука, 1967. 365 с.
- Красилов В.А. Меловой период: Эволюция земной коры и биосферы. М.: Наука, 1985. 240 с.
- Красилов В.А. Охрана природы: Принципы, проблемы, приоритеты. М.: ВНИИ «Природа», 1992. 174 с.
- Красилов В.А., Головнева Л.Б., Несов Л.А. Цикадофит из местонахождения поздне меловых динозавров в Северной Корякии // Континентальный мел СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 213–215.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
- Моисеева М.Г. Морфологическая изменчивость листьев «*Platanus raynoldsii* Newberry из маастрихта Корякского нагорья // Палеонтол. журн. 2003. № 3. С. 98–107.
- Несов Л.А. Значение смен вертикальной циркуляции в океане для исторических перемен в планетарном балансе тепла, региональных климатах и биосе // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. 1992. Вып. 1, № 7. С. 3–10.
- Несов Л.А. Динозавры Северной Евразии: Новые данные о составе комплексов, экологии и палеобиогеографии. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1995. 156 с.
- Несов Л.А. Неморские позвоночные мелового периода Северной Евразии. СПб.: БИН РАН, 1997. 218 с.
- Несов Л.А., Головнева Л.Б. История развития флоры и фауны позвоночных и климата в поздне меловом селене на Северо-Востоке Корякского нагорья // Континентальный мел СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 191–212.
- Раутиан А.С. Эвристическая модель становления основ гомойотермии // 10-е Всесоюз. совещ. по эволюц. физиологии: Тез. докл. Л.: Наука, 1990. С. 31–32.
- Сальников Б.А., Сальникова Н.Б., Туренко Т.В. Корреляция угленосных толщ в морских отложениях Северо-Западной Пацифики // Континентальный мел СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 167–175.
- Спурр С.Г., Барнес Б.В. Лесная экология. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 480 с.
- Татаринев Л.П. Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 251 с.
- Терехова Г.П., Филиппова Г.Г. О строении и возрасте поперечинской свиты (хребет Пекульней, Северо-Восток СССР) // ДАН СССР. 1983. Т. 269, № 4. С. 911–914.
- Терехова Г.П., Филиппова Г.Г. Тыльпэгыргынайская свита и ее флористический комплекс (хребет Пекульней, Северо-Восток СССР) // Там же. 1984. Т. 278, № 6. С. 1443–1446.
- Хромов С.П. Метеорология и климатология (для географических факультетов). Л.: Гидрометеоздат, 1968. 491 с.



- Чумаков Н.М., Жарков М.А., Герман А.Б. и др. Климатические пояса в середине мелового периода // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 3. С. 42–63.
- Шенников А.П. Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 375 с.
- Шепетов С.В., Герман А.Б., Белая Б.В. Среднемеловая флора правобережья реки Анадырь: (Стратиграфическое положение, систематический состав, атлас ископаемых растений). Магадан: СВКНИИ ДВО АН СССР, 1992. 166 с.
- Anonymous. C.I.A. handbook, polar regions atlas / National Foreign Assessment Center, C.I.A. USA. Wash. (D.C.), 1978. 66 p.
- Barron E.J., Fawcett P.J., Pollard D., Thompson S. Model simulations of Cretaceous climates: The role of geography and carbone dioxide: Palaeoclimates and their modelling with special reference to the Mesozoic Era // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1993. Vol. 341, № 1297. P. 307–316.
- Bell W.A. Upper Cretaceous floras of the Dunvegan, Bad Heart, and Milk River formations of Western Canada // Geol. Surv. Canada Bull. 1963. N 94. P. 1–76.
- Brouwers E.M., Clemens W.A., Spicer R.A. et al. Dinosaurs on the North Slope, Alaska: high latitude, latest Cretaceous environments // Science. 1987. Vol. 237, N 4822. P. 1608–1610.
- Clemens W.A., Nelms L.G. Paleocological implications of Alaskan terrestrial vertebrate faunas in latest Cretaceous time at high paleolatitudes // Geology. 1993. Vol. 5, N 6. P. 503–506.
- Currie P.J. Long-distance dinosaurs // Natur. Hist. 1989. N 6. P. 61–65.
- Frakes L.A. Climates through geologic time. Amsterdam; New York: Elsevier, 1979. 310 p.
- Herman A.B. A review of Late Cretaceous floras and climates of Arctic Russia // Cenozoic plants and climates of the Arctic. Berlin; Heidelberg: Springer, 1994. P. 127–149. (NATO ASI Ser. 1; Global Environmental Change; Vol. 27).
- Herman A.B., Spicer R.A. Palaeobotanical evidence for a warm Cretaceous Arctic Ocean // Nature. 1996. Vol. 380, N 6572. P. 330–333.
- Herman A.B., Spicer R.A. New quantitative palaeoclimate data for the Late Cretaceous Arctic: Evidence for a warm polar ocean // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoec. 1997. Vol. 128. P. 227–251.
- Herman A.B., Spicer R.A., Kvacek J. Late Cretaceous climate of Eurasia and Alaska: a quantitative palaeobotanical approach // Aspects of Cretaceous stratigraphy and palaeobiogeography: Proc. of 6th Intern. Cretaceous symp., Vienna, 2000. Vienna, 2002. P. 93–108. (Osterr. Akad. der Wiss., Schriftenr. der Erdwissenschaft. Kommissionen; Bd. 15).
- Hollick A. The Upper Cretaceous floras of Alaska // U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1930. N 159. P. 1–123.
- Huber B.T. Tropical paradise at the Cretaceous poles? // Science. 1998. Vol. 282. P. 2199–2200.
- Kelley S.P., Spicer R.A., Herman A.B. New  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  dates for Cretaceous Chauna Group tephra, North-Eastern Russia, and their implications for the geologic history and floral evolution of the North Pacific region // Cretaceous Res. 1999. Vol. 20, N 1. P. 97–106.
- Kimura T., Sekido S. Nilssoniocladus n. gen. (Nilssonioaceae n. fam.) newly found from the Early Lower Cretaceous of Japan // Palaeontographica. 1975. Vol. 153. P. 111–118.
- Krassilov V.A. Changes of Mesozoic vegetation and the extinction of dinosaurs // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1981. Vol. 34. P. 207–224.
- Krassilov V.A. Coal-bearing deposits of the Soviet Far East // Controls on the distribution and quality of Cretaceous coals. Boulder (Colo.), 1992. P. 263–267. (Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.; N 267).
- Parkhurst D., Loucks O. Optimal leaf size in relation to environment // J. Ecol. 1972. Vol. 60. P. 505–537.
- Parrish J.T., Spicer R.A. Middle Cretaceous wood from the Nanushuk Group, central North Slope, Alaska // Palaeontology. 1988. Vol. 31. P. 19–34.
- Philip's School Atlas. London: Chancellor press, 2002. 179 p.
- Read J., Francis J. Responses of some Southern Hemisphere tree species to a prolonged dark period and their implications for high-latitude Cretaceous and Tertiary floras // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1992. Vol. 99, N 3/4. P. 271–290.
- Smith A.G., Hurley A.M., Briden J.C. Phanerozoic paleocontinental world maps. Cambridge etc.: Cambridge Univ. press, 1981. 102 p.
- Spicer R.A., Ahlberg A., Herman A.B. et al. Palaeoenvironment and ecology of the middle Cretaceous Grebenka flora of northeastern Asia // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2002. Vol. 184, N 1/2. P. 65–105.

- Spicer R.A., Herman A.B.* Nilssoniocladus in the Cretaceous Arctic: New species and biological insights // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1996. Vol. 92. P. 229–243.
- Spicer R.A., Parrish J.T.* Paleobotanical evidence for cool north polar climates in middle Cretaceous (Albian-Cenomanian) time // Geology. 1986. Vol. 14, N 8. P. 703–706.
- Spicer R.A., Parrish J.T., Grant P.R.* Evolution of vegetation and coal-forming environments in the Late Cretaceous of the North Slope of Alaska // Controls on the distribution and quality of Cretaceous coals. Boulder (Colo.), 1992. P. 177–192. (Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.; N 267).
- Takimoto H., Ohana T., Kimura T.* Two new Nilssoniocladus species from the Jurassic (Oxfordian) Tochikubo Formation, Northeast Honshu, Japan // Paleontol. Res. 1997. Vol. 1, N 3. P. 180–187.
- Terrien J., Truffant G., Carles J.* Light, vegetation and chlorophyll. London: Hutchinson, 1957. 228 p.
- Willis K.J., McElwain J.C.* The evolution of plants. Oxford: Oxford Univ. press, 2002. 378 p.
- Wintsch S.* Ecology – changing portraits of the present // Res. and Creative Activity Indiana Univ. 1979. Vol. 3, N 2. P. 17–24.
- Wolfe J.A.* Late Cretaceous-Cenozoic history of deciduousness and terminal Cretaceous event // Paleobiology. 1987. Vol. 13, N 2. P. 215–226.
- Wolfe J.A.* Alaskan Paleogene climates as inferred from the CLAMP database // Cenozoic plants and climates of the Arctic / Ed. by M.C. Boulter, H.C. Fisher. Berlin; Heidelberg: Springer, 1994. P. 223–237. (NATO ASI Ser. 1, Global Environmental Change; Vol. 27).