



ТРУДЫ
ГЕОЛОГИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА

ISSN 0002-3272

А.Б. Герман

«МЕЛОВОЙ
КЛИМАТ
ЕВРАЗИИ
и АЛЯСКИ»

НАУКА

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
GEOLOGICAL INSTITUTE

TRANSACTIONS OF THE GEOLOGICAL INSTITUTE

Founded in 1932
Vol. 559

A.B. Herman

**LATE CRETACEOUS
CLIMATE
OF EURASIA AND ALASKA
based on palaeobotanical data**

Responsible Editor
Dr. Sc. (Geol. & Miner.)
M.A. Akhmetiev



MOSCOW NAUKA 2004

ТРУДЫ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Основаны в 1932 году

Вып. 559

А.Б. Герман

**ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ
КЛИМАТ
ЕВРАЗИИ И АЛЯСКИ
по палеоботаническим данным**

Ответственный редактор
доктор геолого-минералогических наук
M.A. Ахметьев



МОСКВА НАУКА 2004

УДК 551 + 56
ББК 26 + 26.33
Т78

Редакционная коллегия:

Ю.Г. Леонов (главный редактор), *М.А. Ахметьев*,
Ю.О. Гаврилов, *Ю.В. Калякин*, *М.А. Семихатов*, *М.Д. Хуторской*

Рецензенты:

доктор геолого-минералогических наук *Ю.Б. Гладенков*,
доктор геолого-минералогических наук *Н.М. Макулбеков*

Труды Геологического института / Геол. ин-т. – М.: Изд-во АН СССР, 1932 – . – ISSN 0002-3272

Вып. 559: Позднемеловой климат Евразии и Аляски: по палеоботаническим данным / А.Б. Герман; отв. ред. М.А. Ахметьев. – М.: Наука, 2004. – 157 с. – ISBN 5-02-033291-7

Усовершенствован метод расчета количественных палеоклиматических параметров по архитектуре листьев древних покрытосеменных. Количественные данные о позднемеловом климате Евразии и Аляски отвечают как качественным характеристикам климатов соответствующих фитохорий, так и палеоширотному положению проанализированных флор. Различия между геологическими данными о позднемеловом климате Земли и его компьютерными моделями ставят под сомнение способность последних предсказывать будущее потепление глобального климата. Экологические особенности меловых животных и растений Арктики отражают их адаптацию к высокоширотному умеренному гумидному климату с мягкими безморозными зимами и резкой сезонностью солнечного освещения.

Для геологов и палеонтологов, работающих в области палеоклиматических и палеоботанических исследований.

По сети АК

ISBN 5-02-033291-7

© Российская академия наук и изда-

тельство “Наука”

Труды ГИН РАН (разработка,
оформление), 1932 (год основания),
2004

© Герман А.Б., 2004

ВВЕДЕНИЕ

В сознание ученых с трудом проникает представление, что в прошлом могли существовать климаты и соответствующие им ландшафты, даже близкого подобия которых нет на Земле сейчас.

С.В. Мейен. “Следы трав индейских”

Летом 1886 г. российская арктическая экспедиция, руководимая бароном Эдуардом фон Толлем, достигла западного побережья о-ва Новая Сибирь, относящегося к архипелагу Анжу Новосибирских островов. На побережье в выходах пород туронского, как выяснилось позже [Буданцев, 1983], возраста участники экспедиции обнаружили обломки ископаемой древесины и каменного угля и отпечатки листьев растений, отдаленно напоминающих листву современных тополей и платанов Южной России. Следовательно, на территории арктических островов, которую Э.В. Толль описывает как “безотрадную пустыню, наводящую ужас своей безжизненностью”, в далеком прошлом существовала богатая лесная растительность, давшая начало пластам каменного угля.

Позже на территории Северной и Северо-Восточной Азии и на Аляске также были обнаружены многочисленные залежи каменного угля и остатки умеренно теплолюбивой флоры позднемелового возраста. Более того, запасы этого “арктического” угля оказались поистине гигантскими: уголь мелового возраста одной лишь Северной Аляски составляет треть всех запасов углей всех возрастов на территории США. Постепенно стало складываться представление о принципиально отличном от современного климате Арктики в меловом периоде.

В истории Земли, наряду с гляциозами, были и термоэры, когда глобальный климат планеты был существенно теплее нынешнего. Более того, на Земле было теплее, чем сейчас, в течение 85% времени от последних 570 млн лет [Frakes, 1979]. Иными словами, так называемое “парниковое” состояние климата гораздо более нормально для нашей планеты, чем “ледниково” (рис. 1). Многочисленные геологические данные свидетельствуют о том, что в позднемеловую эпоху климат Земли был необычно теплым [Вахрамеев, 1988; Жарков и др., 1995, 1998а, б, 2004;



Рис. 1. Кривая относительной глобальной температуры для фанерозоя (по: [Frakes, 1979], с изменениями)

За последние 570 млн лет земной истории климат на планете был теплее, чем сейчас, в течение 85% времени

Красилов, 1985; Чумаков, 1995, 2004; Чумаков и др., 1995; Barron et al., 1993; Frakes, 1979; Francis, Frakes, 1993; Skelton et al., 1997; Gilmour et al., 2002; Skelton et al., 2003; и др.). Как правило, меловой климат характеризуется как теплый (см. рис. 1) и, по сравнению с современным, с меньшими температурными различиями в низких и высоких широтах, причем климат полярных районов был в особенности гораздо теплее, чем ныне [Herman, 1994; Herman, Spicer, 1996, 1997; Huber, 1998; Spicer, Parrish, 1990a; Spicer et al., 1992; Чумаков и др., 1995; Skelton et al., 1997; Gilmour

et al., 2002; Skelton et al., 2003]. Это было время, когда ледовые полярные шапки, если и существовали, были значительно меньше современных, а теплолюбивые животные и растения проникали далеко в высокие широты Северного и Южного полушария и леса распространялись вплоть до 85° с.ш. [Буданцев, 1983; Вахрамеев, 1988; Негман, 1994; Spicer, Partish, 1990a; Huber et al., 1995; Francis, 1999; Francis, Poole, 2002].

Изменение климата – важнейшая проблема человечества, оказывающая влияние не только на развитие жизни на Земле, но и, особенно в последнее столетие, на развитие цивилизации, экономики и общества. В XX в. стали заметны климатические изменения, вызванные хозяйственной деятельностью человека. Антропогенное воздействие на климатическую ситуацию касается прежде всего выбросов в атмосферу техногенных парниковых газов, что приводит к потеплению глобального климата. Осознание правительствами, деловыми и научными кругами этой проблемы привело к бурному развитию научных исследований природы климатических изменений и их воздействий на биосферу и общество, к выработке и подписанию многими странами в 1992 г. Рамочной конвенции ООН по изменению климата и в 1997 г. – Киотского протокола к ней. Сведения о биосфере и климате геологического прошлого, особенно термоэр, к которым принадлежит позднемеловая эпоха, чрезвычайно важны для предсказания характера протекания и возможных последствий будущего потепления глобального климата Земли, а сравнение геологических данных о климате прошлого с результатами его компьютерного моделирования позволяют усовершенствовать последнее. Особенно важны в этом аспекте геологические свидетельства, качественные и количественные, о климате высоких широт в эпохи глобальных потеплений, поскольку именно там они сказываются наиболее существенно.

В течение нескольких последних десятилетий был собран большой объем сведений о климате мелового периода, среди основных источников которых следует упомянуть: 1) данные о глобальном распределении литологических индикаторов климатов прошлого, таких как угли, бокситы, эвапориты, ледниковые отложения, почвы и др.; 2) данные по изотопам кислорода из океанических осадков; 3) данные о глобальном распределении ископаемых животных и растений; 4) компьютерное моделирование мелового климата с использованием моделей общей атмосферной циркуляции (Atmospheric General Circulation Model – AGCM). Между тем, наиболее всесторонние количественные климатические параметры были получены в последние годы по результатам изучения морфологии листьев древних древесных двудольных растений [Wolfe, 1993, 1995; Негман, Spicer, 1996, 1997; Partish, 1998].

В этой работе вначале рассматриваются различные методы реконструкции древних климатов по палеоботаническим данным, причем особое внимание уделяется методике CLAMP, которая получила развитие в последнее десятилетие и которая позволяет, в отличие от других подходов, рассчитывать по физиономии листьев ископаемых покрытосеменных количественные климатические параметры. Далее, в главе 2, рассмотрены количественные палеоботанические данные о позднемеловом климате Евразии и Аляски, полученные с применением CLAMP. Глава 3 посвящена глобальным климатическим поясам среднего и позднего мела, причем основное внимание удалено пояснности, траксируемой по комплексу геологических (включая CLAMP) индикаторов климата. В следующей главе приводится сравнение геологических данных о позднемеловом (сеноманском) климате с результатами компьютерных моделей общей циркуляции, являющихся основным инструментом средне- и долгосрочных климатических прогнозов, и дается оценка надежности таких моделей в связи с проблемой климата внутриконтинентальных районов Северной Азии. Последняя глава посвящена некоторым экологическим особенностям меловых животных и растений Северной Пацифики – региона, характеризовавшегося умеренным высокотропным климатом, аналога которого нет на современной Земле.

Приведенные в этой работе результаты были получены автором в тесном сотрудничестве с проф. Р.Э. Спайсером (R.A. Spicer) из Открытого университета, Великобритания. Флоры Перуц, Грюнбах и сенонская флора Чехии изучались совместно с И. Квачеком (J. Kvacek) из Национального музея, Прага, Чешская Республика, а тыльпэгыргынайская флора – совместно с Х. Крэггс (H. Criggs) из Открытого университета, Великобритания. Результаты CLAMP-анализа флоры Юкон-Коюкук были любезно предоставлены нам Е.М. Кеннеди (E.M. Kennedy) из Открытого университета, Великобритания. Автор постоянно пользовался консультациями проф. Дж. Вулфа (J. Wolfe) из Университета Аризоны, США; проф. П.Дж. Валдиса (P.J. Valdes) из Университета Рединга, Великобритания; д-ра О.В. Умновой (O.V. Umnova) из Университета Халла, Великобритания и проф. Н.М. Чумакова из ГИН РАН. Перечисленным коллегам автор выражает свою искреннюю признательность. Исследования были поддержаны в разные годы грантом РФФИ-ИНТАС № 95-0949; грантом НШ-1615.2003.5 Государственной программы поддержки исследований научных школ Российской Федерации; грантом Программы № 25 фундаментальных исследований Президиума РАН; Госконтрактом № 100002-251/ОНЗ-06/183-181/270603-908; грантом PalSIRP, Royal Society/NATO Postdoctoral Fellowship Grant, Ferguson Bequest Grant и Open University Alumni Fund; проектом РФФИ № 04-05-64424.

КЛАССИФИКАЦИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ ГЛОБАЛЬНЫХ КЛИМАТОВ

То, что не названо, – не существует.
К сожалению, все было названо.

В. Набоков. "Приглашение на казнь"

Далее в этой работе мы будем постоянно ссылаться на климаты различного типа. Поскольку существует достаточно много классификаций климата и под одними и теми же названиями зачастую в литературе фигурируют климаты с разными параметрами, ниже приводятся дефinitionи основных глобальных типов климата, как их понимает автор. За основу нами принята классификация климатов Кеппена [Köppen, 1936; Хромов, 1968; Philip's School Atlas, 2002].

В классификации современных климатов Кеппена выделяются пять основных климатических регионов, которые соответствуют в широком смысле пяти основным типам растительности. Каждый из этих регионов далее подразделяется в зависимости от температуры и осадков. Ниже приводятся характеристики основных климатических регионов (обозначаются буквами А, В, С, Д и Е) и подтипов климата (обозначаются строчными буквами) по Кеппену [Köppen, 1936; Хромов, 1968; Philip's School Atlas, 2002]. В атласе [The Times Atlas..., 1999] предложена несколько измененная классификация климатов Кеппена, позволяющая выделять умеренный и субтропический климаты (модифицированные дефиниции приведены в квадратных скобках).

А – тропический влажный климат [жаркий без зимы], температура наиболее холодного месяца выше 18 °C.

В – сухие климаты; в отличие от других типов климата (А, С, D, E) характеризуется низким количеством осадков (вычисляется по формуле, основанной на эффективности увлажнения) при широком диапазоне температур.

BS – semiаридный климат;

BW – аридный климат.

С – влажный теплоумеренный климат [с мягкой зимой], температура наиболее холодного месяца выше –3 °C [0 °C], но ниже 18 °C; температура наиболее теплого месяца выше 10 °C.

D – влажный холодноумеренный климат [с суровой зимой], температура наиболее холодного месяца ниже -3°C [0°C], температура наиболее теплого месяца выше 10°C .

E – полярный климат [без теплого сезона], температура наиболее теплого месяца ниже 10°C .

ET – температура наиболее теплого месяца выше 0°C ;

EF – постоянный мороз, температура наиболее теплого месяца ниже 0°C (иногда выделяется как шестой тип климата постоянного мороза F);

EH – полярный климат из-за высоты местности более 1500 м.

a – жаркое лето, температура наиболее теплого месяца выше 22°C , более четырех месяцев с температурой выше 10°C ; используется в типах C и D;

b – теплое лето, температура наиболее теплого месяца ниже 22°C , более четырех месяцев с температурой выше 10°C ; используется в типах C и D;

c – прохладное короткое лето, температура наиболее теплого месяца ниже 22°C , менее четырех месяцев с температурой выше 10°C ; используется в типах C и D;

d – прохладное короткое лето и холодная зима, как “c”, но температура наиболее холодного месяца ниже -38°C ; используется в типе D;

f – постоянно большое количество осадков в течение года;

h – жаркий сухой климат, среднегодовая температура выше 18°C [температура всех месяцев выше 0°C]; используется в типе B;

k – прохладный сухой климат, среднегодовая температура ниже 18°C [температура хотя бы одного месяца ниже 0°C]; используется в типе B;

m – муссонный: короткий сухой сезон, который компенсируется сильными дождями в остальное время года;

n – частый туман;

s – сухой сезон летом;

w – сухой сезон зимой.

В настоящее время наиболее широко распространены (и обычно картируются на глобальных картах) следующие типы и подтипы климата [Philip's School Atlas, 2002; The Times Atlas..., 1999]:

Тропический гумидный:

Af – дождевого тропического леса;

Am – дождевого муссонного леса;

Aw, As – саванны.

Сухой:

BW – пустыни;

BS – степи.

Теплоумеренный гумидный [Теплый гумидный]:

[Ca – субтропический гумидный];

[Cb, Cc – умеренный];

Cw – с сухой зимой;

Cs – средиземноморский, с сухим летом;

Cf – без сухого сезона.

Холодноумеренный гумидный [Прохладный гумидный]:

Da – континентальный с теплой зимой;

Db – континентальный с прохладной зимой;

Dc, Dd – субарктический;

Dw – с сухой зимой;

Df – без сухого сезона.

Полярный:

ET – тундры;

EF – вечного льда;

EH – полярный высокогорный.

МЕТОДИКА РЕКОНСТРУКЦИИ ДРЕВНИХ КЛИМАТОВ ПО ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИМ ДАННЫМ

...не будь так легковерен, узнавая о прошлом из уст настоящего. Остерегайся даже самого честного перепродавца.

В. Набоков. "Истинная жизнь Себастьяна Найта"

Для реконструкции по геологическим данным древних климатов, как известно, используют признаки осадочных горных пород, изотопный состав кислорода в скелетных остатках, состав и распределение ископаемых организмов, в том числе растений [Красилов, 1985; Вахрамеев, 1988; Ахметьев, 2004; Wolfe, Upchurch, 1987; Chaloner, 1994; Чумаков и др., 1995; Parrish, 1998; Мейен, 2002].

Наиболее чувствительными индикаторами неморских климатических условий являются наземные растения. Они непосредственно взаимодействуют с атмосферой, с которой они обмениваются углекислым газом и кислородом и в которую “отдают” воду при дыхании. Растения, в отличие от большинства животных, пространственно неподвижны, и для того, чтобы выжить, они вынуждены приспособливаться, эволюционируя таким образом, чтобы по своей архитектуре соответствовать местным условиям среды (рис. 2). У растений отсутствуют гомеостатические механизмы, которыми обладают многие животные и которые эффективно изолируют последние от экстремальных условий среды. Следовательно, растения тесно связаны с атмосферой и должны быть адаптированы к тому климату, в котором они существуют.

Растения, таким образом, тесно связаны с климатом, и районы со сходным климатом обычно населены растениями со сходной архитектурой, вне зависимости от их таксономической принадлежности. То же самое справедливо и для климатов, разделенных во времени, поэтому мы можем использовать ископаемые растения для реконструкции климатов прошлого. Систематический состав древних флор, жизненные формы растений, форма, размер и текстура листьев, кутикулярные признаки, строение корневой системы, анатомия ископаемой древеси-



Рис. 2. Схематическое представление множества факторов, которые, взаимодействуя, влияют на жизнь растения в каждом конкретном местообитании (по: [Monev, 1972], с изменениями)

ны позволяют получить как качественные, так и количественные характеристики климата мелового периода. Данная глава посвящена методике реконструкции климата прошлого по палеоботаническим данным; особенное внимание уделено методике CLAMP, позволяющей получать количественные параметры неморских климатов и использующейся в следующей главе для реконструкции климатических условий конца альбского века и позднемеловой эпохи, существовавших на территории Евразии и Аляски.

В использовании ископаемых растений для целей палеоклиматологии можно условно выделить три основных метода: морфолого-анатомический, таксономический и физиономический.

1.1. МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЙ МЕТОД

Отдельные морфологические или анатомические признаки древних растений однозначно или с большой степенью вероятности свидетельствуют об особенностях климата, в котором растение существовало. Маноксилические стволы и каулифлория характерны для растений тропического безморозного климата. Современные мангры встречаются лишь по берегам тропических морей, поэтому анатомические признаки, говорящие о принадлежности растения к мангровым, свидетельствуют о тропическом климате его произрастания. Наличие годичных колец в древесине говорит о сезонности климата, а детали строения такой древесины (толщина колец, соотношение ранней и поздней древесины, наличие ложных колец, лестничных перфораций и проч.) – об особенностях такой сезонности (см. например: [Parrish, Spicer, 1988b; Spicer, Parrish, 1990a, b]. Мелкие кожистые листья растений обычно характерны для сухого климата, а оттянутая верхушка листа (“капельное острие”) часто встречается у древесных двудольных муссонного или влажного тропического леса. Высказывались предположения о приспособительном значении некоторых таких признаков [Красилов, 1972; Parkhurst, Loucks, 1972; Witsch, 1979; Williamson, 1981; Герман, 1994; Chaloner, 1994; Beerling, 1994; и др.], другие же остались необъясненными.

Толстая кутикула, погруженные устьица, опушение, наличие трихом, мелколистность, подвернутость края листа обычно рассматриваются как свидетельства водного дефицита, однако ксероморфные признаки могут отражать не засушливый климат, а физиологическую сухость (у гелофитов и галофилов), избыток прямого солнечного света и недостаток азотистого питания, приспособление к арктическим и альпийским условиям и проч. Помимо подобной неоднозначности морфологических приспособлений растений к климату, ограничения на морфолого-анатомический метод накладываются также изменением таких приспособлений в ходе эволюции [Красилов, 1972]. Кроме того, данный метод позволяет лишь качественно оценить ограниченное число палеоклиматических параметров.

1.2. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ МЕТОД (ИЛИ МЕТОД БЛИЖАЙШЕГО СОВРЕМЕННОГО РОДСТВЕННИКА)

Таксономическое разнообразие флоры тем выше, чем более теплым и влажным является климат. Эта закономерность выделяется и в геологическом прошлом, однако, применяя ее для

суждения о древнем климате, следует учитывать и другие факторы, могущие сказаться на богатстве ископаемой флоры [Красильников, 1972]. Так, редкость и малое разнообразие растительных остатков могут отражать не неблагоприятный климат, а, например, плохие почвы, неподходящие условия захоронения, сортировку остатков перед захоронением и проч.

Для реконструкции (качественной или количественной) климатов недалекого геологического прошлого палеоботаники обычно сравнивают ископаемые растения с ближайшими или аналогичными современными видами и родами и, зная условия произрастания последних, заключают о прошлом климате. При этом делается неявное допущение, что в ходе эволюции таксоны не меняют (или меняют незначительно) свои климатические требования. Обзор климатических условий существования некоторых современных и палеоцен-эоценовых родов растений приведен в работе М.А. Ахметьева [2004].

Разновидностью таксономического метода можно считать апелляцию не к индивидуальному современному растению, родственному или аналогичному ископаемому, а к современной флоре, сближаемой по систематическому составу с той или иной древней флорой (так называемый “принцип совместно-пространственного распространения максимального числа современных таксонов, близких ископаемым”). Зачастую, однако, в ископаемых флорах совместно встречаются растения, современные родственники которых имеют непересекающиеся ареалы.

Большинство современных видов растений имеет возраст не более 10–12 млн лет, а родов – 20–25 млн лет, поэтому таксономический метод традиционно и обычно успешно используется в палеоклиматологии четвертичного периода и неогена. Иногда он применим для палеогена, однако достоверность палеоклиматических реконструкций при этом невелика. Для мелового периода и более древних геологических эпох таксономический метод обычно не годится: часто таксономическое положение растений этого возраста спорно или вообще неясно, слишком мало похожи они на современные роды и, тем более, виды, слишком неопределенны и гипотетичны их “климатические приоритеты”. Кроме того, допущение о неизменности в ходе эволюции климатической приуроченности таксонов, видимо, не выдерживается [Мейен, 1980], во всяком случае для некоторых растений мелового периода [Wolfe, 1994b; Spicer, Herman, 1996]. Поэтому основываться в палеоклиматических реконструкциях на таксономии растений отдаленного геологического прошлого по меньшей мере рискованно.

1.3. ФИЗИОНОМИЧЕСКИЙ МЕТОД

Гораздо более надежными, по всей видимости, являются таксономически независимые методы, в которых учитываются физиономические (или архитектурные) признаки листьев ископаемых растений. Эти методы, являющиеся развитием рассмотренного выше морфолого-анатомического метода, позволяют получить как качественные, так и количественные палеоклиматические параметры.

Физиономический метод основан на выявлении статистической коррелятивной связи между морфологическими (физиономическими) признаками растений и климатическими параметрами. Еще в начале прошлого века ботаники заметили, что среди древесных цветковых растений тропиков больше, чем в умеренных широтах, видов с цельным краем листа [Bailey, Sinnott, 1915]. Крупные листья характерны для растений влажных и теплых местообитаний, мелкие – для растений жарких или холодных сухих местообитаний [Parkhurst, Loucks, 1972; Wolfe, 1994a]. Сходные типы климата налагаются на растения сходные физические ограничения, а взаимодействие растений с окружающей средой контролируется главным образом стабильными во времени физическими законами газообмена. Поэтому различные виды, произрастающие в одинаковых, но разделенных в пространстве и во времени климатах, вырабатывают конвергентные архитектурные (физиономические) признаки. Сказанное можно проиллюстрировать тем, что, говоря “дождевой тропический лес”, “тайга” или “тундра”, мы подразумеваем растительность вполне определенного физиономического облика и вполне определенной климатической приуроченности, вне зависимости от таксономического состава слагающих ее растений (рис. 3, 4).

Следовательно, физиономические признаки древних флор (а не систематический состав входящих в них растений) можно попытаться использовать для того, чтобы охарактеризовать климаты прошлого существенно бестаксонным, и поэтому более надежным, способом. Физиономические методы включают два типа анализа, получившие названия “анализа края листа” и CLAMP.

1.3.1. Анализ края листа

Как отмечалось выше, в начале прошлого века было установлено, что в районах с высокой среднегодовой температурой покрытосеменные чаще обладают цельнокрайними листьями, а зубчатый край листа характерен для более холодолюбивых флор [Bailey, Sinnott, 1915]. Указанным авторам удалось установить не



Рис. 3. Зависимость распределения на “идеальном континенте” различных типов современных лесов от среднегодовых температур и количества осадков (по В.Р. Волобуеву: [Букштынов и др., 1981])

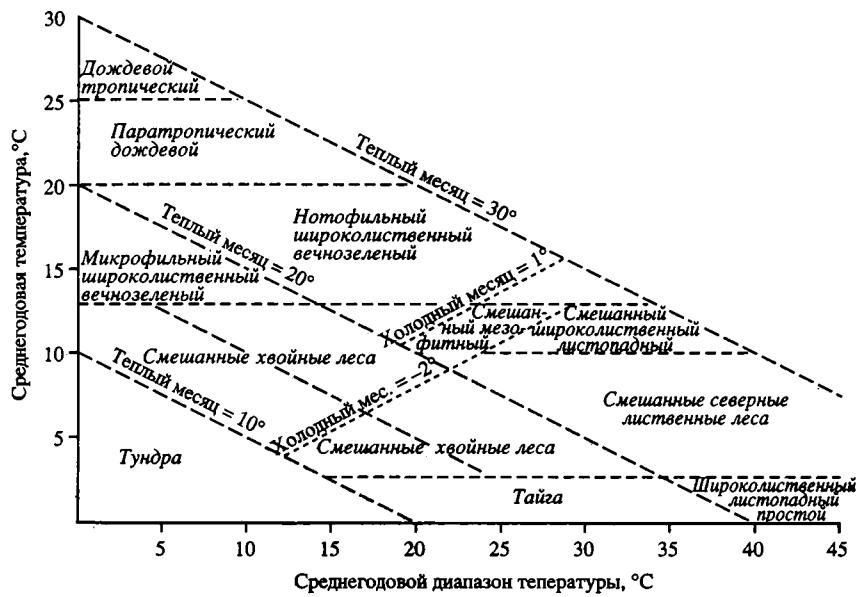


Рис. 4. Зависимость различных типов современных лесов от температурных параметров (по: [Wolfe, 1979], с изменениями)

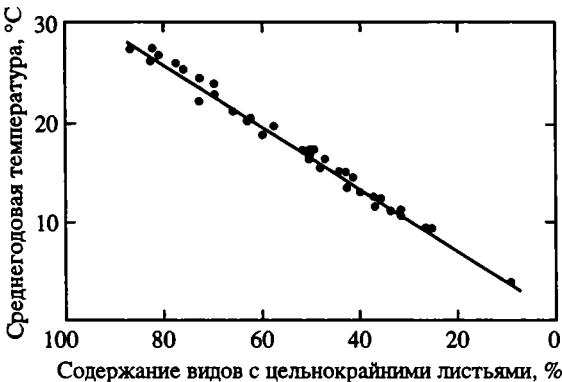


Рис. 5. Зависимость процентного содержания во флоре видов с цельнокрайними листьями от среднегодовой температуры (по: [Wolfe, 1979], с изменениями)
График построен для не испытывающих засухи современных флор Юго-Восточной Азии

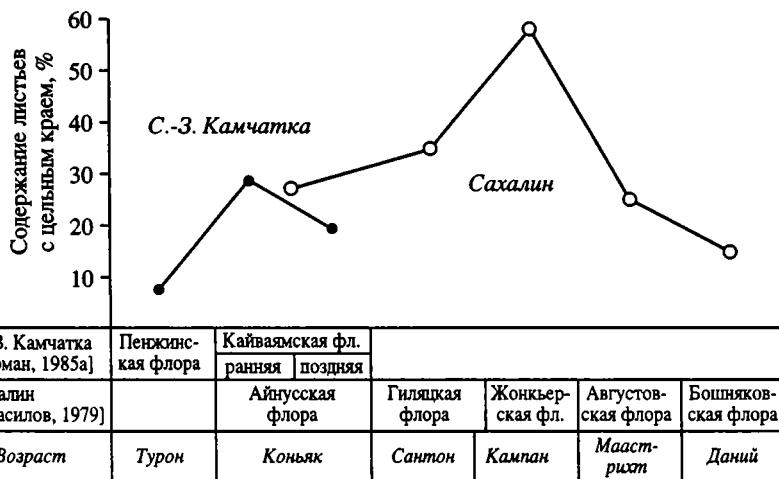


Рис. 6. Изменение процентного содержания ископаемых цельнокрайних листьев древесных двудольных в позднемеловых-датских флорах Северо-Западной Камчатки [Герман, 1985а] и Сахалина [Красилов, 1979]

только качественную, но и количественную корреляцию между процентным содержанием во флоре видов древесных двудольных с цельнокрайними листьями и среднегодовой температурой. На рис. 5 показана такая корреляция для растений Юго-Восточной Азии [Wolfe, 1979]. В идеальном случае отношение количества видов двудольных растений с цельным и зубчатым краями листа в достаточно разнообразной ископаемой флоре позволяет вычис-

лить вероятную среднегодовую температуру ее произрастания. Это соотношение использовалось палеоботаниками (рис. 6) для оценок (качественных и количественных) климатических изменений в меловом периоде [Красилов, 1972, 1979; Герман, 1985а, 1993; Spicer, Partish, 1986, 1990а; Partish, Spicer, 1988а; и др.].

Данная корреляция, однако, подразумевает, что количество осадков не является лимитирующим фактором роста растений, используемых для расчета температуры по содержанию во фло-ре цельнокрайних видов. Однако, помимо температуры, и другие факторы внешней среды могут влиять на морфологию листьев: например, при недостатке воды (реальная или физиологическая сухость) листья имеют тенденцию уменьшаться в размере и утрачивать краевые зубцы; в этом случае рассчитанная по таким ли-стиям температура будет завышенной. Кроме того, поскольку морфология листа всегда отражает некий компромисс между функциональной целесообразностью и разными наложенными ограничениями (например, тенденция к увеличению поверхности листа для интенсификации фотосинтеза уравновешивается воз-растанием потери им воды при транспирации и затратами расте-ния на формирование крупных листьев), соотношение “один мор-фологический признак – один климатический фактор” (одномер-ная статистическая корреляция) может таить в себе существен-ные ошибки и давать неверные климатические сигналы.

1.3.2. CLAMP

Для того чтобы преодолеть такое ограничение, Дж. Вулф [Wolfe, 1993, 1994а, в, 1995] разработал методику многомерного статистического анализа комплекса физиономических признаков листвьев с точки зрения их корреляции с рядом климатических па-раметров. Проанализировав более сотни современных флор, рас-тущих вблизи метеостанций, он установил, что наилучшая корре-ляция наблюдается между десятью климатическими параметра-ми и 29 морфологическими признаками листьев древесных дву-дольных растений. Разработанный им подход Вулф назвал CLAMP (Climate-Leaf Analysis Multivariate Program).

Автор использовал предложенный Вулфом и усовершенство-ванный Р.Э. Спайсером и А.Б. Германом многомерный статисти-ческий метод. Первоначально Вулф использовал метод непрямой ординации – корреспондентный анализ, и поэтому положение кли-матических векторов им определялось субъективно (на глаз). На-ми был использован канонический корреспондентный анализ (Canonical Correspondence Analysis – CANOCO v. 4.0) [Kovach,

Spicer, 1995; Hettman, Spicer, 1996, 1997; Герман, 2004], позволяющий точно определить положение климатических векторов. Он используется нами для того, чтобы установить и прокалибровать корреляции между различными листовыми признаками покрытосеменных и множеством климатических параметров.

Для каждой из 20 ископаемых флор Евразии и Аляски было проанализировано от 14 до 84 видов (листовых морфотипов) цветковых растений, при этом учитывалось максимально возможное количество экземпляров каждого вида. В анализе мы использовали 31 морфологический признак листьев покрытосеменных, описывающий пропорции, форму и размер листовой пластинки, характер края листа, форму его основания и верхушки. Учитывались следующие признаки (их подробные дефиниции приводятся в работах: [Wolfe, 1993; Hettman, Spicer, 1997; Герман, 2004]; см. также <http://tabitha.open.ac.uk/spicer/CLAMP/Clampset1.html>):

рассеченность листьев:

- листья лопастные;
- характер края листа:**
- листья цельнокрайние (без зубцов),
- зубцы расположены регулярно,
- зубцы расположены близко,
- зубцы округлые (или прижатые),
- зубцы острые,
- зубцы сложные;

размер листа:

- nanoфилл,
- лептофилл I,
- лептофилл II,
- микрофилл I,
- микрофилл II,
- микрофилл III,
- мезофилл I,
- мезофилл II,
- мезофилл III;

верхушка листа:

- вырезанная,
- округлая,
- острыя,
- оттянутая;

основание листа:

- сердцевидное,
- округлое,
- острое;

отношение длины листа к ширине:

- менее чем 1 : 1,
- 1–2 : 1,
- 2-3 : 1,
- более чем 4 : 1;

форма листа:

- обратнояйцевидная,
- эллиптическая,
- яйцевидная.

В результате для каждой ископаемой флоры были рассчитаны восемь климатических параметров:

- среднегодовая температура (MAT), °C;
- температура наиболее теплого месяца (WMMT), °C;
- температура наиболее холодного месяца (CMMT), °C;
- среднее количество осадков за вегетационный период (MGSP) мм;

- среднемесечное количество осадков за вегетационный период (MMGSP), мм;
- количество осадков за три последовательных наиболее влажных месяца (3WM), мм;
- количество осадков за три последовательных наиболее сухих месяца (3DRIM), мм;
- продолжительность вегетационного периода (LGS), месяцев.

В CLAMP архитектура листьев современных двудольных, растущих в известных климатических условиях, используется как набор данных, в сравнении с которым определяются вероятные климатические условия произрастания ископаемых флор (рис. 7). CANOCO – это метод прямой ординации, который позволяет одновременно расположить флористические выборки, векторы климатических параметров и морфологические признаки листьев в многомерном пространстве, при этом современные флористические выборки упорядочиваются друг относительно друга в таком пространстве в соответствии с морфологией листьев растений, входящих в эти флоры, а климатические данные на их положение не влияют. Чем ближе в этом пространстве располагаются две точки, отвечающие двум флористическим выборкам, тем последние физиономически более сходны.

На рис. 7, А показано такое распределение (в проекции на плоскость) более сотни современных флористических выборок (точки) в 31-мерном признаковом пространстве. CANOCO позволяет сократить количество измерений в пространстве исходных признаков, при этом сохранив структуру этого пространства. Оси 1 и 2, определяющие плоскость проекции, – это оси, вдоль которых существует наибольшая вариабельность множества (облака) точек, отвечающих флористическим выборкам. Другими словами, при проекции из многомерного пространства на плоскость, заданную этими осями, искажения взаимного расположения флористических выборок в данном пространстве наименьшие.

Хотя климатические параметры сами не влияют на упорядочение флористических выборок в многомерном признаковом пространстве, удается проследить связь между распределением точек (выборок) и некоторыми параметрами климата благодаря определенной корреляции последних с физиономическими признаками флор: на рис. 7, А флоры, произрастающие при разных среднегодовых температурах, показаны разными значками; упорядоченное распределение последних позволяет наметить вектор среднегодовой температуры: вполне очевидно, что он пройдет как-то из третьей четверти в первую. CANOCO дает возможность точно указать расположение векторов всех восьми указан-

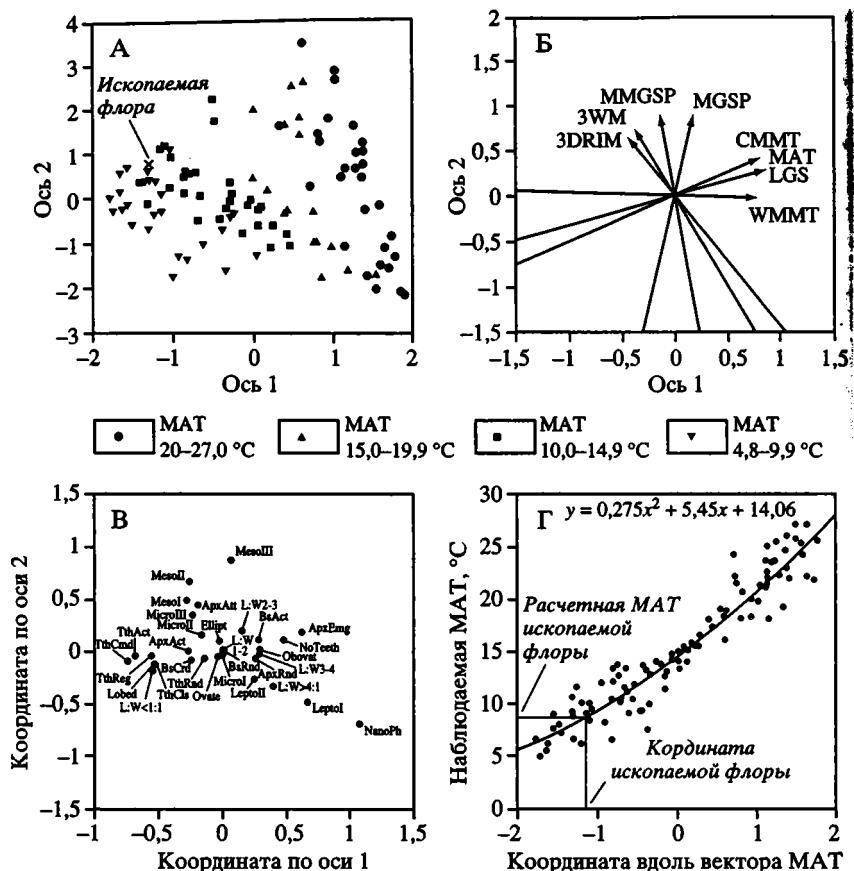


Рис. 7. Методика CLAMP-анализа ископаемой флоры (для примера показана туровская флора о-ва Новая Сибирь)

А – распределение (в проекции на плоскость) 103 современных флористических выборок [различные значения обозначают среднегодовую температуру (MAT) произрастания этих флор] и ископаемой флоры (обозначена крестиком), взятой как “пассивный образец”, в заданном морфологическими признаками 31-мерном пространстве; Б – расположение в этом же пространстве восьми векторов климатических параметров, коррелятивно связанных с физиономическими признаками листьев двудольных растений: 3DRIM – количество осадков за три последовательных наиболее сухих месяца, 3WM – количество осадков за три последовательных наиболее влажных месяца, MMGSP – среднемесечное количество осадков за вегетационный период, MGSP – среднее количество осадков за вегетационный период, CMMT – средняя температура наиболее холодного месяца, MAT – среднегодовая температура, LGS – продолжительность вегетационного периода, WMMT – средняя температура наиболее теплого месяца; В – распределение в этом же пространстве различных морфологических признаков листьев древесных двудольных: ApxAct – верхушка острая, ApxAtt – верхушка оттянутая, ApxEng – верхушка выемчатая, ApxRnd – верхушка круглая, BsAct – основание острое, BsCrd – основание сердцевидное, BsRnd – основание округлое, Ellipt – лист эллиптический, Leptol – лептофилл I, LeptolII – лептофилл II, Lobed – лист лопастной, L : W < 1 : 1 – отношение длины листа к его ширине меньше 1 : 1, L : W1-2 – отношение длины листа к его ширине от 1 : 1 до 2 : 1, L : W2-3 – отношение длины листа к его ширине от 2 : 1 до 3 : 1, L : W3-4 – отношение длины

ных выше климатических параметров, коррелятивно связанных с физиономическими признаками листьев двудольных растений, в этом заданном морфологическими признаками 31-мерном пространстве (см. рис. 7, Б).

Легко заметить, что векторы климатических параметров образуют две группы: в одну входят векторы, более или менее параллельные оси 1 (векторы СММТ, МАТ, LGS, ВММТ на рис. 7, Б), во вторую – близкие по направлению к оси 2 (векторы 3DRIM, 3WM, ММГСП, MGSP на рис. 7, Б). Векторы первой группы отвечают температурным параметрам климата (включая и продолжительность вегетационного периода, поскольку она определяется сочетанием температурных показателей), второй группы – параметрам количества осадков. Существенно, что температурные векторы близки по направлению оси, вдоль которой разнообразие в признаковом пространстве точек, отвечающих флористическим выборкам, максимально, а влажностные векторы – второй по “значимости” разнообразия выборок оси. Другими словами, близость положения векторов этих двух групп осям 1 и 2 иллюстрирует априорно очевидную качественную зависимость физиономических характеристик флор от температурных и влажностных параметров условий их обитания.

На рис. 7, В показано распределение различных морфологических признаков листьев по отношению к осям 1 и 2. При сравнении этого рисунка с рис. 7, Б можно видеть, что воображаемая линия, соединяющая признаки “цельнокрайние листья (NoTeeth)” и “зубцы сложные (TthCmd)” располагается близко к вектору МАТ (см. рис. 7, Б), подтверждая таким образом, что характер края листа хорошо коррелируется со среднегодовой температурой и что анализ края листа – это в действительности упрощенный, “одномерный” вариант CLAMP. Линия “размера листьев”, идущая от признака “NanoPh” (мелкие листья) к признаку “MesoIII” (крупные листья), как и следовало ожидать, лежит вблизи векторов осадков (см. рис. 7, Б).

←
листа к его ширине от 3 : 1 до 4 : 1, L : W > 4 : 1 – отношение длины листа к его ширине более 4 : 1, MesoI – мезофилл I, MesoII – мезофилл II, MesoIII – мезофилл III, MicroI – микрофилл I, MicroII – микрофилл II, MicroIII – микрофилл III, NanoPh – нанофильтр, NoTeeth – зубцы отсутствуют, Obovat – лист обратнояйцевидный, Ovate – лист яйцевидный, TthAct – зубцы острые, TthCIs – зубцы сближенные, TthCmd – зубцы сложные, TthReg – зубцы регулярные, TthRnd – зубцы округлые; Г – распределение современных флористических выборок в зависимости от их координат вдоль вектора среднегодовой температуры и наблюдаемой среднегодовой температуры; статистическая зависимость между этими величинами приближенно описывается линией регрессии второго порядка (кривая на графике), которая используется для расчета, исходя из координат ископаемой флоры вдоль вектора среднегодовой температуры, среднегодовой температуры, при которой существовала данная ископаемая флора; таким же образом рассчитываются и остальные палеоклиматические параметры

На рис. 7, А для примера показана ископаемая флора (в данном случае это туронская флора о-ва Новая Сибирь), расположенная в признаковом пространстве наряду с современными флористическими выборками. Физиономические признаки ископаемых листьев учитываются точно так же, как таковые признаки современных флор, однако ископаемые флоры участвуют в анализе как “пассивные образцы”, т.е. CANOCO позволяет найти их место в указанном признаковом пространстве (в соответствии с физиономическими признаками ископаемых флор), но на структуру этого пространства, задаваемого характеристиками современных флор, и положение основных его осей данные флоры не влияют. Положение ископаемой флоры относительно современных флор, климат произрастания которых известен из метеорологических наблюдений, позволяет рассчитать, с определенной и также рассчитываемой степенью точности, условия древнего климата, при которых данная флора существовала.

Зная климат районов произрастания современных флор (данные с метеостанций), можно проградуировать векторы климатических параметров и далее, определив по морфологическим признакам ископаемых листьев положение в указанном пространстве соответствующих древних флор и “спроектировав” их на проградуированные климатические векторы, рассчитать для этих флор вероятные палеоклиматические параметры. На рис. 7, Г показано соотношение между координатами современных флористических выборок вдоль вектора MAT (в условных единицах) и их наблюдаемыми среднегодовыми температурами. Для описания приближенной статистической зависимости между координатами современных флористических выборок вдоль того или иного вектора климатического параметра и наблюдаемыми значениями этого параметра нами были построены линии регрессии второго порядка. Координату ископаемой флоры вдоль вектора MAT можно далее использовать для определения вероятной древней среднегодовой температуры, проследив, где координата вдоль вектора пересекает кривую графика (см. рис. 7, Г). Другой же способ заключается в использовании функции, описывающей кривую регрессии, для расчета неизвестной среднегодовой температуры (для MAT приведена в верхней части рис. 7, Г).

Разброс точек вокруг линии регрессии (см. рис. 7, Г) дает представление о статистической ошибке в расчете среднегодовой температуры. В данном случае стандартное отклонение составляет 1,2 °С.

Более подробно используемая нами методика описывается в работах [Wolfe, 1993, 1995; Herman, Spicer, 1996, 1997; Wolfe, Spicer, 1999; Spicer, 2000; Spicer et al., 1996; Herman et al., 2002;

Spicer et al., 2003; Герман, 2004; см. также <http://tabitha.open.ac.uk/spicer/CLAMP/Clampset1.html>. В варианте CLAMP, примененном в настоящей монографии, Р.Э. Спайсером и автором были сделаны некоторые усовершенствования по сравнению с предыдущим вариантом, описываемом в цитируемых публикациях. Они касаются главным образом трех аспектов.

Во-первых, в наборе данных по современным флорам и климатам ранее было 103 флористические выборки. В нынешнем варианте их количество выросло до 173 (dataset PHYSG3аг, см. <http://tabitha.open.ac.uk/spicer/CLAMP/Clampset1.html>) и шире стал охват по регионам земного шара. Из них в расчетах используется 145 выборок, поскольку были исключены субальпийские и субарктические флоры, в которых корреляция между физиономией листьев и климатическими параметрами существенно иная. Это позволило улучшить точность таковой корреляции для оставшихся флор и уменьшить статистическую ошибку, особенно при расчете температурных параметров. Естественно, исключать из анализа современные субальпийские и субарктические флоры можно лишь тогда, когда есть полная уверенность, что анализируемые искоопаемые флоры к таким не относятся. Актуалистические наблюдения автора над таежной растительностью Западной Сибири, Якутии, Северо-Востока России и Аляски показывают, что обсуждаемые флоры характеризуются: 1) небольшим видовым разнообразием (нередко количество древесных двудольных менее или лишь немногим более 20 видов) и 2) характерным сочетанием листо-падных растений с крупными и среднего размера листьями с зубчатым краем (*Betula*, *Salix*, *Alnus*, *Populus* и др.) с мелколистными и часто цельнокрайними вечнозелеными (*Calluna*, *Erica*, *Andromeda*, *Rhododendron*, *Vaccinium*, *Ledum*). Перечисленными признаками ни одна из проанализированных искоопаемых флор не обладает, что и дало нам полное основание исключить из анализа субальпийские и субарктические флоры.

Во-вторых, ранее расчет климатических параметров осуществлялся для двумерного пространства (плоскости), определяемой осями, вдоль которых существует наибольшая вариабельность множества точек, отвечающих флористическим выборкам. В новом варианте CLAMP мы используем информацию по четырем осям (см. <http://tabitha.open.ac.uk/spicer/CLAMP/Clampset1.html>), что также позволяет уточнить корреляцию между физиономией листьев и климатическими параметрами и уменьшить статистическую ошибку расчетов.

В-третьих, из расчетных климатических параметров было исключено среднегодовое количество осадков и взамен произведе-

ны определения количества осадков за три последовательных наиболее влажных месяца, что позволяет судить о периодичности увлажнения в течение года.

1.3.3. Ограничения CLAMP

Завершая изложение методики CLAMP, необходимо остановиться также на некоторых ограничениях этого метода, которые следует иметь в виду для оценки достоверности получаемых результатов. Среди таких ограничений наиболее существенны следующие.

1. Нынешняя версия CLAMP базируется на метеорологических сведениях и данных о физиономии современных флор главным образом из Северного полушария [Wolfe, 1993, 1995; см. также <http://tabitha.open.ac.uk/spicer/CLAMP/Clampset1.html>]. Включение в анализ в будущем данных по флорам других регионов, естественно, внесет определенные корректизы в его результаты и величины статистических ошибок при их расчете [Spicer et al., in press].

2. Для отдаленного геологического прошлого вполне можно допустить определенное смещение корреляции физиономических признаков листьев с климатическими параметрами, связанное как с эволюционным процессом [Красилов, 1972], так и с иными, чем сейчас, глобальными атмосферными условиями – например, с влиянием возможно большей концентрацией CO_2 в атмосфере. Косвенным подтверждением этому, видимо, могут служить необычные с точки зрения современного ботаника сочетания морфологических признаков листьев древних покрытосеменных, например, большое количество среди двудольных позднего мела лопастных и пельтатных форм или часто встречающийся у них сравнительно простой тип края листа. Дополнительные данные по ископаемым флорам вероятно позволят выявить возможные сдвиги в корреляции листовой архитектуры с параметрами климата.

3. Зачастую в геологическом прошлом мы имеем дело с вымершими “физиономическими типами” флор. Это, однако, не препятствует расчету для них климатических параметров, но в современном климате, сочетающем в себе эти параметры, близкого аналога (по физиономическим признакам) такой ископаемой флоры может не оказаться. Наиболее яркий пример такого типа флор – конъякская флора Северной Аляски, располагающаяся в многомерном признаковом пространстве отдельно от современных флористических выборок [Herman, Spicer, 1996, 1997].

4. На морфологию растения влияют не только климатические условия, но и целое множество биотических и абиотических факторов (см. рис. 2). При климатической интерпретации листовой архитектуры древних растений необходим по возможности их учет. О неоднозначности морфологических приспособлений растений к климату и иным факторам среды свидетельствует, например, наблюдение, что на избыток прямого солнечного света при недостатке азотистого питания растения нередко реагируют так же, как и на недостаток влаги. Сказанное хорошо иллюстрируют современные болотные растения, такие как *Andromeda*, *Ledum*, *Vaccinium* и др.

5. Следует иметь в виду тафономические факторы (условия захоронения ископаемой флоры, например, возможную сортировку остатков при их транспортировке течением), которые также могут оказывать влияние на результаты анализа.

6. В CLAMP используются физиономические признаки не индивидуальных ископаемых листьев, а их морфотипов, т.е. анализу предшествует классификация имеющегося множества листьев. Поэтому на результаты анализа накладывается определенная субъективность, присущая любым таксономическим классификациям. Но это – неизбежное зло всех исследований (в том числе биостратиграфических, палеобиогеографических и проч.), основанных на таксономии. Уменьшить его, видимо, можно посредством эксплицитного описания используемой классификации (исчерпывающими иллюстрациями изученных ископаемых листьев или ссылкой на хорошо иллюстрированные публикации). Повторяемость обсуждаемого метода позволяет в этом случае проверить его результаты или получить новые при использовании иной классификации ископаемых листьев.

7. Определенная субъективность, которая может влиять на результаты CLAMP, проистекает также от некоторой субъективности в коллектировании растительных остатков в поле: например, сильная трещиноватость флононосной породы зачастую препятствует сбору крупных отпечатков листьев и т.п. Достоверность результатов CLAMP-анализа напрямую зависит от полноты палеоботанических сборов и физиономической охарактеризованности ископаемой флоры. Естественно, что чем больше видов в анализируемой флоре и чем более полно охарактеризован полиморфизм каждого вида по используемым в CLAMP признакам, тем достовернее получаемые результаты.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О ПОЗДНЕМЕЛОВОМ КЛИМАТЕ ЕВРАЗИИ И АЛЯСКИ

...остатки растений – не автоматические приборы, на которые надо лишь взглянуть и записать показания.

С.В. Мейен. "Листья на камне"

Данная глава посвящена реконструкции по палеоботаническим данным количественных параметров неморских климатов конца альбского века и позднемеловой эпохи, существовавших на территории Евразии и Аляски. Для этой реконструкции используется методика многомерного статистического анализа физиономических признаков листьев древесных двудольных с точки зрения их корреляции с рядом климатических параметров – CLAMP, описание которой приведено в предыдущей главе.

2.1. МАТЕРИАЛ

Материалом для настоящего исследования послужили многочисленные коллекции растительных остатков (несколько тысяч экземпляров) из меловых отложений Европы, Азии и Аляски. Исследованные коллекции представлены главным образом отпечатками листьев, но в них имеются также ископаемые семена и плоды, древесина, остатки облиственных побегов. Сохранность материала часто очень хорошая, позволяющая наблюдать тонкие детали строения органов растений. Необходимо напомнить, что примененная нами методика расчета климатических параметров основана на анализе лишь морфологических признаков листьев покрытосеменных; иные палеоклиматически важные признаки растений (анатомия древесины, строение кутикул и пр.) в ней не используются.

Нами были проанализированы 20 флор (рис. 8): пять – из Центральной Европы, две – из Казахстана, десять – из Сибири и Северо-Востока России, две – из Аляски и одна из Новой Зеландии. Ниже приводятся краткие характеристики этих флор. Палеолокализация местонахождений ископаемых флор определялась, ис-



Рис. 8. Местоположение меловых флор Евразии и Аляски, использованных для расчета количественных палеоклиматических параметров посредством CLAMP-анализа

ходя из реконструкций положения континентов в позднемеловое время [Smith et al., 1981; Funnell, 1990].

Флоры Перуц, Вышехоровице и Мала Хухле (палеоширота 40 ° с.ш.) происходят из отложений свиты Перуц-Корычаны [Cech et al., 1980] в ряде местонахождений (Брник, Хоровчаны, Хлюбетин, Пецинов, Вышехоровице, Прага Мала Хухле и др.) в пределах Богемского мелового бассейна, Чешская Республика. Свита Перуц-Корычаны залегает на палеозойском основании и представлена пресноводными и солоноватоводными осадками (пачка Перуц), обломочными мелководно-морскими отложениями (пачка Корычаны) и пелитовыми осадками открытого моря (пачка Пецинов). Раствительные остатки происходят в основном из нижней пачки Перуц, состоящей главным образом из флювиальных отложений, осадков соленых маршей, приливных равнин и подверженных влиянию приливов рек [Kvaček, Pacltová, 2001]. Возраст пачки Перуц определяется по находкам морских моллюсков в слоях, перекрывающих флороносные отложения (зоны *Acanthoceras jukesbrownei*, *Metoicoceras geslinianum*), и по палинологическим данным как конец среднего сеномана [Вахрамеев и др., 1970; Pacltová, 1977, 1978]. Свита Перуц-Корычаны пере-

крывается гемипелагическими известняками свиты Била Гора раннетуронского возраста.

Флора Перуц – это наиболее богатая, разнообразная и хорошо изученная сеноманская флора Западной Европы, известная с начала XIX в.; она происходит из многочисленных местонахождений и насчитывает более 200 видов ископаемых растений [Sternberg, 1820; Velenovsky, 1882, 1883, 1884, 1885а, б, 1888а, б, 1889; Fric, Bayer, 1901; Bayer, 1920; Velenovsky, Viniklar, 1926, 1927, 1929, 1931; Hlustík, Konzalova, 1976; Hlustík, 1986а, б; Knobloch, 1999; Kvaček, 1983, 1995, 1997, 1998, 1999, 2000; Kvaček, Dilcher, 2000; Kvaček, Knobloch, 1997; Kvaček et al., 2000, 2002; Kvaček, Pacltova, 2001; Nguen Tu et al., 2002]. Помимо изучения растительных макроостатков, свита Перуц-Корычаны была детально изучена палинологически и седиментологически в нескольких местонахождениях [Pacltová, 1965, 1966, 1971, 1977, 1990; Svobodová, 1995; Svobodová et al., 1998; Ulicny, 1997; Ulicny et al., 1997; Ulicny, Spicáková, 1996; Spicáková, 1999; Spicáková, Ulicny, 1996; Nguen Tu et al., 2002], что позволило детально интерпретировать условия внешней среды и произрастания растений, а также реконструировать экологию многих ископаемых растений.

При анализе среднесеноманской флоры Перуц мы сделали расчеты для флоры в целом (69 морфотипов листьев покрытосеменных) и отдельно для двух тафофлор, входящих в ее состав: тафофлоры Вышехоровице (28 морфотипов листьев) и тафофлоры Мала Хухле (22 морфотипа листьев) [Kvaček et al., 2000]. Эти тафофлоры различаются условиями обитания входящих в них растений: тафофлора Мала Хухле отражает растительность долины относительно небольшой реки, ограниченной склонами, сложенными палеозойскими известняками, а тафофлора Вышехоровице – растительность более крупной долины меандрирующей реки, протекавшей по обширной слабовсхолмленной низменности.

Сенонская флора Южной Чехии (флоры Злив, Кликов и Хлюбока) (палеоширота 40 °с.ш.) происходит из нескольких местонахождений на юге Чешской Республики в районах Злив, Кликов и Хлюбока. Флороносные слои относятся к свите Кликов мощностью до 340 м, представленной терригенными пресноводными кластическими отложениями. Свита Кликов распространена на юге Чехии и севере Австрии [Zetter et al., 2002]. Сенонский возраст этой сравнительно небогатой флоры устанавливается по палеофлористическим [Nemejc, 1957, 1961; Knobloch, 1964; Nemejc, Kvaček, 1975] и палинологическим [Pacltová, 1981, 1990] данным, причем последние говорят в пользу предположительно

сантонского возраста флороносных отложений [Zetter et al., 2002]. В анализе И. Квачеком и автором были использованы признаки листьев 21 вида покрытосеменных, основу классификации которых составила пересмотренная нами таксономия ископаемых растений из монографий Ф. Немейца и З. Квачека [Nemejc, 1961; Nemejc, Kvaček, 1975].

Флора Грюнбах (палеоширота, по-видимому, 32° с.ш.) происходит из свиты Грюнбах (старое название – угленосная серия: [Ploechinger, 1961] серии Госау, распространенной в бассейне Грюнбах – Ной Вельт в Восточных известковых Альпах, Австрия. Раннекампаний возраст флоры основывается на находках фораминифер, спор и пыльцы в отложениях свиты Грюнбах и на корреляции флороносных отложений с подстилающими породами свиты Майерсдорф и перекрывающими – свиты Пистинг, из которых известны находки стратиграфически важных остатков морской фауны [Summesberger, 1997; Summesberger et al., 2000; Hermann, Kvaček, 2002a,b; Tröger et al., 2001; Summesberger et al., 2002]. Судя по палеомагнитным исследованиям, палеоширота бассейна Грюнбах была примерно 32° с.ш. [Preisinger et al., 1986], т.е. флороносные отложения формировались приблизительно в 1000 км к югу от того места, где они расположены сейчас ([Summesberger, 1997]; Scholger, устное сообщение, 2000 г.). Систематический состав флоры Грюнбах рассмотрен И. Квачеком и автором [Hermann, Kvaček, 2002a, b; Kvaček, Hermann, 2002a, b; Kvaček, Hermann (in press)]. В анализе были использованы признаки 28 морфотипов листьев двудольных флоры Грюнбах [Hermann, Kvaček, 2000, 2002a, b], коллекции которых хранятся в Музее естественной истории в Вене, Геологической службе Австрии, Университете Вены и Национальном музее в Праге.

Флора Кульденен-Темир (палеоширота 45° с.ш.) в Западном Казахстане происходит из пачки косослоистых песков алтыкудукской свиты, позднеальбский (возможно, позднеальбско-сеноманский) возраст которой устанавливается, исходя из ее соотношения с морскими отложениями [Вахрамеев, 1952; Шилин, 1986]. В анализе были использованы признаки 30 морфотипов листьев двудольных флоры Кульденен-Темир, причем за основу нами была принята классификация, предложенная В.А. Вахрамеевым [1952], который сделал монографическое описание этой флоры. Изученная коллекция (сборы Вахрамеева) хранится в Геологическом институте (ГИН) РАН, г. Москва.

Флора Теректы-Сай (палеоширота 45° с.ш.) известна из песков и алевритов в верховьях р. Эмба в 15 км севернее одноименной железнодорожной станции. По мнению В.А. Вахрамеева [1952, с. 285], изучившего эту флору, "...геологические данные не

противоречат предположению о... сеноманском возрасте отложений, вмещающих растительные остатки. Вместе с тем, сравнение видового состава этих флор с составом флор, заключенных в заведомо верхнеальбских отложениях, указывает на более молодой облик". Более поздние исследования не внесли коррективов в такую оценку возраста флоры Теректы-Сай [Шилин, 1986]. Изученная нами коллекция (сборы Вахрамеева) хранится в ГИНе РАН. В анализе были использованы признаки 17 морфотипов листьев покрытосеменных этой флоры, описание которых приводится в монографии В.А. Вахрамеева [1952].

Флоры Вилюй-А и Вилюй-Б (палеоширота 72° с.ш.) происходят из песков и песчаников нижней части тимердяжской (аграфенновской) свиты на р. Тюнг (основная коллекция, т. 421) и из одновозрастных отложений Тимердяж-Хая на р. Вилюй (точки 8, 331) и в верховьях р. Кемпендей [Вахрамеев, 1958]. Ископаемые растения из этих местонахождений В.А. Вахрамеев объединял в нижний комплекс, возраст которого он считал сеноман-туронским. Мы полагаем, что возраст этой флоры, судя по ее составу [Вахрамеев, 1958], скорее сеноманский, хотя не исключено, что он включает какую-то часть позднего альба и/или начала турона. В 1994 г. Л.Б. Головнева в бассейне р. Вилюй из отложений, примерно, по ее мнению, одновозрастных породам местонахождения 421, собрала небольшую коллекцию (т. 6), которую она любезно представила автору для ознакомления. В 1999 г. автор также собрал небольшую коллекцию растительных остатков из местонахождения 421 и из примерно одновозрастных им отложений в бассейне р. Тюнг.

Анализируя сеномансскую флору Вилюя, мы сделали расчеты отдельно для тафофлоры т. 421 на р. Тюнг (флора "Вилюй-А"), коллекция из которой включает около 50 остатков листьев покрытосеменных, относящихся к 14 морфотипам, и для тафофлор всех местонахождений вместе, которые, по мнению В.А. Вахрамеева и Л.Б. Головневой, примерно одного возраста (флора "Вилюй-Б"). Последняя выборка, помимо коллекции из т. 421, включает по два образца из точек 8 и 331 (сборы В.А. Вахрамеева) и 23 образца из т. 6 (сборы Л.Б. Головневой) и насчитывает 25 морфотипов листьев покрытосеменных. Коллекции хранятся в ГИНе РАН (сборы Вахрамеева и автора) и Ботаническом институте (БИН) РАН, г. Санкт-Петербург (сборы Головневой).

Арманская флора (палеоширота 72° с.ш.) происходит из вулканогенных и вулканогенно-теригенных отложений арманской и нараулийской свит бассейнов рек Армани и Хасына (Примагаданье). Вопрос о возрасте этой флоры долгое время был предметом оживленной дискуссии [Самылина, 1974; Фи-

липпова, 1975; Герман, Спайсер, 1997; и др.], причем флора датировалась от конца альба до сеномана и начала турона. Последние сведения по изотопному $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ датированию пород нараулийской свиты [Akinin, Hourigan, 2002], давшие результат 86 ± 1 млн лет (коньякский век), пересмотр всех ранее собранных коллекций и изучение вновь собранных материалов (полевые исследования автора 1990 и 1997 гг.) позволили автору прийти к заключению, что арманскую флору следует датировать туронским и коньякским веками. В пользу такого вывода, помимо изотопных данных, свидетельствует многочисленность в арманской флоре растений, в первую очередь покрытосеменных, получивших широкое распространение в туронских и раннесенонских флорах Северо-Востока Азии. Это такие растения, как *Arthollia pacifica* Herman, *Dalembia pergamentii* Lebedev et Herman, *Menispermites ex gr. kryshtofovichii* Vachrameev, *M. ex gr. septentrionalis* Hollick, *Paraprotophyllum cf. cordatum* (Samylina) Samylina, *Pseudoprotophyllum ex gr. boreale* Hollick, *Zizyphus smilacifolia* Budantsev, *Terechovia intermedia* Philippova и род *Trochodendroides*. Автором были изучены все имеющиеся коллекции арманской флоры (более тысячи образцов), хранящиеся в ГИНе РАН; СВПГО “Севвостокгеология”, г. Магадан; Северо-Восточном комплексном НИИ (СВКНИИ) ДВО РАН и БИНе РАН. В анализе были использованы признаки 25 морфотипов листьев покрытосеменных этой флоры.

Пенжинская флора (палеоширота 73° с.ш.) известна из двух местонахождений в нижней части валиженской свиты Северо-Западной Камчатки (мыс Конгломератовый) и п-ова Елистратова [Герман, 1984а, б, 1985б, 1987, 1991]. Терригенные и угленосные отложения, содержащие остатки растений, по простиранию замещаются морскими слоями нижней части свиты пэль-эль, примерно той ее частью, из которой известны находки туронских (возможно, позднетуронских) иноцерамов [Пергамент, 1961], и перекрываются флороносными отложениями, содержащими коньякскую кайваемскую флору (см. ниже). Возраст пенжинской флоры, таким образом, устанавливается как туронский (возможно, исключая начало турона) [Герман, 1991]. Автором было изучено несколько сотен экземпляров пенжинской флоры. Коллекция хранится в ГИНе РАН и БИНе РАН. В анализе были использованы признаки 21 морфотипа листьев покрытосеменных этой флоры, описанных Германом [1991].

Кайваемская флора (палеоширота 73° с.ш.) происходит из восьми местонахождений в средней и верхней частях валиженской свиты Северо-Западной Камчатки (мыс Конгломератовый) и п-ова Елистратова [Герман, 1984а, б, 1985б, 1989, 1991]. Эти

терригенные и терригенно-угленосные отложения латерально переходят в морские слои свиты пэль-эль, содержащие многочисленные остатки коньякских иноцерамов, и перекрываются породами нижней подсвиты быстринской свиты, в нижней части которой найдены остатки *Inoceramus undulatoplicatus* Roemer и *I. paumanni* Yok. раннесантонского возраста [Пергамент, 1961, 1978]. Флороносные отложения, следовательно, имеют коньякский возраст [Герман, 1991]. Нами было изучено несколько сотен ископаемых растений кайваемской флоры, хранящихся в ГИНе РАН, БИНе РАН и СВКНИИ ДВО РАН. В анализе использованы признаки 28 морфотипов листьев покрытосеменных этой флоры, описание которых приводится в монографии А.Б. Германа [1991].

Флора о-ва Новая Сибирь (палеоширота 82° с.ш.) была собрана из терригенных отложений деревянногорской свиты, обнажающихся в Утесе Деревянных гор на южном побережье острова. И.Н. Свешникова и Л.Ю. Буданцев [1969], собравшие и описавшие богатую коллекцию ископаемых растений этой флоры, считают ее туронской, исходя из совместного нахождения в ней как раннемеловых растений, так и видов и родов, распространенных в сеноман-туронских и, в меньшей степени, в сенонахских флорах Арктики [Буданцев, 1983]. Результаты палинологического изучения деревянногорской свиты подтверждают ее туронский возраст [Буданцев, 1983; Бондаренко, 1983]. Наш анализ туронской флоры о-ва Новая Сибирь основан прежде всего на коллекции, собранной и описанной И.Н. Свешниковой и Л.Ю. Буданцевым [1969]. Она хранится в БИНе РАН и включает более 400 образцов. Кроме того, нами были изучены небольшие коллекции из этих же отложений, собранные Э.В. Толлем [Schmalhausen, 1890], Г.В. Иваненко [Негман, 1994] и П. А. Никольским (2002 г.) и хранящиеся в ГИНе РАН. В анализе, основанном на предложенной Л.Ю. Буданцевым классификации листьев покрытосеменных, были использованы признаки 20 морфотипов этой флоры.

Тыльпэгыргынайская флора (палеоширота 74–76° с.ш.) происходит из поперечненской и тыльпэгыргынайской свит, известных в северной части хребта Пекульней, на его восточном и западном склонах [Филиппова, 1991, 1994; Филиппова, Абрамова, 1993]. Поперечненская свита восточного склона хребта надежно датируется ранним коньяком благодаря находкам морских моллюсков в подстилающих и перекрывающих отложениях [Терехова, Филиппова, 1983]. Возраст тыльпэгыргынайской свиты более дискуссионен, однако по находкам морских моллюсков в перекрывающих отложениях и из-за большого сходства ископаемой флоры из этой свиты с таковой из поперечненской свиты возраст их считается идентичным [Терехова, Филиппова, 1984; Герман,

1999б]. Анализ тыльпэгыргынайской флоры, проведенный автором совместно с Х. Крэггс [Craggs, 2002], основан на изучении обширной коллекции растительных остатков, хранящейся в СВПГО “Севвостокгеология” (г. Магадан). В анализе были использованы признаки 57 видов покрытосеменных растений.

Флоры гребенкинская, Гребенка-22 и Гребенка-смешенная (палеоширота 76° с.ш.) происходят из нескольких местонахождений в средней подсвите кривореченской свиты бассейнов рек Гребенка, Орловка, Чукотская, Быстрая (правобережье р. Аныдырь в его среднем течении), представляющей собой переслаивание конгломератов, песчаников и алевролитов. В ряде местонахождений вместе с ископаемыми растениями были найдены остатки морских моллюсков, позволяющие датировать эту флору концом альба – сеноманом и, возможно, ранним туроном [Терехова, 1988; Щепетов и др., 1992; Филиппова, Абрамова, 1993; Герман, 1999а]. Палеомагнитные и палинологические данные и результаты Ar-Ag датирования флононосных пород также говорят в пользу позднеальбско-сеноманского возраста гребенкинской флоры [Щепетов и др., 1992; Герман, 1999а; Spicer, Ahlberg et al., 2002]. Автором были учтены все собранные к настоящему времени весьма богатые (несколько тысяч экземпляров) коллекции этой исключительно разнообразной флоры, хранящиеся в ПГО “Севвостокгеология”, СВКНИИ ДВО РАН и ГИНе РАН. В анализе были использованы признаки 84 морфотипов листьев покрытосеменных этой флоры [Spicer, Ahlberg et al., 2002].

Кроме анализа гребенкинской флоры в целом, мы сделали также расчеты отдельно для таффлоры местонахождения 22 (Гребенка-22) и ископаемой флоры из нескольких небольших близко расположенных друг к другу местонахождений (Гребенка-смешанная) в пределах крупного Елисеевского обнажения кривореченской свиты в среднем течении р. Гребенка [Щепетов и др., 1992; Spicer, Ahlberg et al., 2002]. Первая из этих таффлор, насчитывающая 28 морфотипов листьев покрытосеменных, отражает растительность по берегам небольшого озера, расположенного на слабовсхолмленной низменности; вторая флора, насчитывающая 41 морфотип листьев, – растительность хорошо обводненной долины реки, со стариичными озерами и меандрами, протекавшей по обширной приморской низменности.

Флора Юкон-Коюкук (палеоширота 72° с.ш.). В бассейне р. Юкон на Аляске богатые местонахождения позднемеловой флоры приурочены к свитам Мелози и Калтаг [Hollick, 1930]. Было показано [Patton, 1973], что эти свиты находятся на одном стратиграфическом уровне, замещая одна другую, и залегают на морских отложениях свиты Нулато, содержащих остатки

альбских и сеноманских моллюсков. Возможно, контакт морских и континентальных отложений в этом районе диахронный. Флора Юкон-Коюкук датируется скорее всего сеноманом или сеноманом–туроном. В анализе были использованы признаки 66 видов покрытосеменных растений. В основу анализа этой флоры была положена классификация ископаемых покрытосеменных, предложенная А. Голликом [Hollick, 1930], а также переизучение коллекций, хранящихся в Открытом университете в Великобритании и в Национальном музее естественной истории (Смитсоновский институт) в США.

Флора Тулувак (палеоширота 78° с.ш.) происходит из двух местонахождений, расположенных в центральной части Северной Аляски. Флороносные отложения относятся к языку Тулувак, принадлежащему формации Принс Крик группы Колвилл (турон–маастрихт). Эти терригенные отложения подстилаются морскими слоями формации Сиби, содержащими остатки фораминифер, *Inoceramus labiatus* Schlothe. и *I. cuvieri* Sow. [Detterman et al., 1963], по которым устанавливается их туронский возраст. Флороносные слои перекрываются морскими отложениями формации Шрадер Блафф, в нижней части которых содержатся остатки сантонских–раннекампанских *Inoceramus patootensis* de Loriol. Таким образом, находки морских моллюсков в отложениях, подстилающих и перекрывающих флороносные, свидетельствуют о коньякском возрасте последних [Brosqué, Whittington, 1966; Герман, Спайсер, 1997а; Hermann, Spicer, 1997]. Изученная нами коллекция коньякской флоры Северной Аляски, содержащая около 200 образцов, хранится в Открытом университете в Англии. В анализе были использованы признаки 25 морфотипов листьев покрытосеменных этой флоры [Hermann, Spicer, 1996, 1997].

Флора Кларенс (палеоширота 75° ю.ш.) известна из средней части долины р. Кларенс на северо-востоке Южного острова Новой Зеландии [Kennedy, 1996; Parrish et al., 1998]. Растительные остатки происходят из неморских отложений свиты Вардер, возраст которых устанавливается как сеноман [Parrish et al., 1998]. Свита Вардер представлена углистыми песчаниками, алевролитами и конгломератами, которые интерпретируются как отложения приморской низменности. Данные о флоре Кларенс представила автору Э.М. Кеннеди, которая впервые проанализировала ее по методике CLAMP [Kennedy, 1996; Parrish et al., 1998]. Р.Э. Спайсер и автор пересчитали результаты CLAMP-анализа флоры Кларенс используя усовершенствованную нами методику (см. выше) и наиболее поздние данные по современным флорам. В анализе были использованы признаки 23 морфотипов листьев покрытосеменных этой флоры.

2.2. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Положение 19 ископаемых флор от позднеальбского до сенонского возраста, использованных автором для расчета палеоклиматических параметров посредством CLAMP, показано на рис. 8. Еще одна флора – Кларенс – происходит с Южного острова Новой Зеландии. Полученные нами результаты ниже сгруппированы в соответствии с возрастом проанализированных флор: поздний альб – сеноман, турон–коньяк и сантон–кампан.

2.2.1. Поздний альб – сеноман

По методике CLAMP было проанализировано 12 ископаемых флор позднеальбского–сеноманского возраста (см. табл. 1; рис. 8). По данным В.А. Вахрамеева [1988], эти флоры относятся к трем основным фитохориям конца раннего – позднего мела: Сибирско-Канадской области, характеризовавшейся влажным теплоумеренным климатом, и Евро-Синийской и Австральской (Нотальской) областям, климат которых был влажным субтропическим. Полученные нами результаты соответствуют как качественным характеристикам этих типов климата [Вахрамеев, 1988; Vakhrameev, 1991], так и палеоширотному положению изученных флор.

За исключением двух, все проанализированные позднеальбские–сеноманские флоры существовали в условиях теплоумеренного климата, для которого, по классификации климатов Кеппена, средняя температура наиболее холодного месяца определяется в промежутке от -3°C до $+18^{\circ}\text{C}$. Две флоры – Перуц (включая Вышехоровице и Мала Хухле) и Кларенс – росли в климате, классифицируемом как теплоумеренный с жарким летом [Хромов, 1968; Philip's School Atlas, 2002] либо как субтропический [The Times Atlas..., 1999]. Под последним, вслед за авторами цитированного атласа, будем понимать влажный климат с мягкой зимой и жарким летом, с температурой наиболее холодного месяца от 0°C до 18°C и наиболее теплого месяца – выше 22°C .

Все 12 флор отражают высокую влажность климата с количеством осадков, существенно превышающем предел засушливости. Среднемесячное количество осадков за вегетационный период колеблется от 114 мм для гребенкинской флоры до 204 мм – для флоры Вышехоровице. Чтобы охарактеризовать сезонность увлажнения, мы подсчитали показатель сезонности осадков K , который равен отношению количества осадков за три последовательных наиболее влажных месяца к количеству осадков за три

Таблица I
**Климатические данные для позднеальбских–сеноманских флор
Евразии, Аляски и Новой Зеландии**

Ископаемая флора	Палео- широта	Температура, °C			Количество осадков, мм				Продолжи- тельность вегетацион- ного пери- ода, мес.
		Средне- годовая	Средняя наиболее теплого месяца	Средняя наиболее холодного месяца	Среднее за вегетацион- ный период	Средне- месячное за вегетацион- ный период	За три по- следователь- ных наибо- лее влажных месяца	За три по- следователь- ных наибо- лее сухих месяца	
Кульденен- Темир поздний альб	45° с.ш.	10,1	20,3	1,1	858	123	463	254	6,2
Перуц сеноман	40° с.ш.	17,0	26,5	7,5	1554	168	691	352	9,5
Перуц- Вышехоровице сеноман	40° с.ш.	18,5	27,4	8,9	2022	204	844	471	10,3
Перуц-Прага Мала Хухле сеноман	40° с.ш.	19,8	27,8	10,6	1734	177	740	368	10,8
Теректы-Сай сеноман	45° с.ш.	15,1	21,7	9,7	1154	130	530	226	8,3
Вилой-А сеноман	72° с.ш.	12,8	21,5	5,5	1285	156	611	315	7,4

Вилюй-Б сеноман	72° с.ш.	13,0	21,6	5,7	1185	150	579	298	7,5
Юкон-Коюкук сеноман- ?ранний турон	72° с.ш.	14,3	21,4	8,4	1044	150	548	287	8,1
Гребенка поздний альб – ранний сеноман	76° с.ш.	13,1	20,4	7,1	989	114	467	200	7,3
Гребенка-22 поздний альб – ранний сеноман	76° с.ш.	12,3	20,1	5,8	950	118	466	215	7,0
Гребенка- смешанная поздний альб – ранний сеноман	76° с.ш.	11,4	19,8	4,4	838	115	438	217	6,7
Кларенс сеноман	75° с.ш.	15,5	25,7	5,8	1857	192	793	435	8,9
Стандартное отклонение		1,2	2,0	2,2	552	57	223	148	0,7

последовательных наиболее сухих месяца. Сезонность увлажнения выражена слабо для всех проанализированных флор: К колеблется от 1,79 для флоры Вышехоровице (минимальная сезонность) до 2,3 для флор теректысай и гребенкинской. Таким образом, расчетные климатические параметры говорят о том, что проанализированные ископаемые флоры существовали при более или менее равномерном высоком увлажнении в течение года без выраженного сухого периода.

Сравнение климатических параметров, рассчитанных для близко расположенных друг к другу флор Кульденен-Темир и Теректы-Сай Казахстана (см. табл. 1), позволяет сделать вывод о потеплении климата в этом регионе от позднего альба к сеноману: среднегодовые температуры выросли на 5 °C, а температуры наиболее холодного месяца – на 8,6 °C. Эти данные хорошо совпадают с выводом В.А. Вахрамеева [1980] о потеплении на указанном временном отрезке в Средней Азии и Южном Казахстане, основанном на распространении пыльцы *Classopolis*. Наши расчеты не подтверждают, однако, предположения В.А. Вахрамеева об увеличении засушливости в это время: параметры влажности климата остались почти теми же или даже немного увеличились от позднего альба к сеноману (см. табл. 1).

Как гребенкинская флора, так и флора Юкон-Коюкук существовали на прибрежно-морских низменностях, примыкающих к северной Прото-Пацифику. Однако флора Юкон-Коюкук отражает немного более теплый и влажный климат (разница климатических параметров, между тем, находится в пределах возможной ошибки), чем климат, в котором обитала гребенкинская флора (см. табл. 1). Эта разница может быть объяснена более северным положением гребенкинской флоры и/или более теплым и влажным климатом восточной части северной Прото-Пацифики, к которой, вероятно, подходила северная (идущая против часовой стрелки) ветвь теплого течения, пересекавшего в средних широтах Тихий океан с запада на восток (аналог современных Куросио и Северного Тихоокеанского течений).

Две тафофлоры, входящие в состав флоры Перуц – тафофлора Вышехоровице и тафофлора Мала Хухле, одновозрастны, но отражают разные условия существования. Ископаемые растения из местонахождения Мала Хухле происходят из отложений реки, долина которой была ограничена склонами, сложенными палеозойскими известняками, а таковые местонахождения Вышехоровице – из речных отложений более крупной реки, широкая долина которой располагалась на обширной приморской низменности (J. Kvacek, устное сообщение, 2000; [Hegman et al., 2002; Skelton et al., 2003]).

CLAMP-анализ этих тафофлор позволяет оценить точность данного метода (см. табл. 1). Температуры, рассчитанные по этим тафофлорам, близки или одинаковы в пределах допустимой ошибки, но параметры осадков заметно различаются. Это различие можно объяснить двумя причинами. Первая вызвана наличием сравнительно большого числа широколиственных рипарийных видов в тафофлоре Вышехоровице: тафоценозы из речных пойм, старичных озер и болот, как правило, отличаются минимальным привносом растительного материала с возвышенных местообитаний. Напротив, тафофлора Мала Хухле представляет собой смешанную популяцию рипарийных видов и растений более возвышенных местообитаний с лучше дренированными почвами. Вторая причина кроется в различиях микроклиматов двух данных растительных сообществ. В случае, если региональный климат характеризуется периодическими сухими сезонами, в хорошо дренированных местообитаниях растения могут время от времени испытывать недостаток воды. Напротив, в низменных областях грунтовых вод много и их уровень располагается близко к поверхности, поэтому растения едва ли испытывают водный стресс. Кроме того, испарение от влажной почвы вместе с эвапотранспирацией влаголюбивых растений сами по себе создают гумидный локальный микроклимат, который находит отражение в физиономии листьев. В рассмотренном случае эти различия улавливаются CLAMP-анализом.

Сходное сравнение результатов анализа тафофлор, входящих в состав гребенкинской флоры – тафофлор Гребенка-22 и Гребенка-смешанная – и в состав вилюйской флоры – тафофлоры Вилюй-А и Вилюй-Б (см. табл. 1), которые произрастали в условиях влажного умеренного климата без выраженных сухих периодов, показывает отсутствие различий как по температурным, так и по влажностным параметрам (все различия гораздо меньше допустимой ошибки). Следовательно, если анализируются флоры, существовавшие в условиях мезотермального субтропического климата (флора Перуц), очень важно учитывать седиментологические особенности по возможности каждого местонахождения. Комбинирование при анализе разных тафофлор усредняет результаты для температурных и влажностных параметров, однако не в состоянии распознать детальные климатические сигналы, такие как периодические иссушения. Когда же анализируются флоры из районов с теплоумеренным гумидным или морским климатом без сухих сезонов (гребенкинская или вилюйская флоры), разница климатических сигналов, отраженных в морфологии ископаемых листьев из разных местообитаний, гораздо менее существенна.

Учитывая вышесказанное, следует коснуться вопроса о размере палеофлористической выборки. В идеальном случае, для реконструкции регионального климата следует учитывать как можно больше образцов ископаемых листьев из разных местообитаний, поскольку тогда удастся снизить влияние климатических сигналов от локальных и специализированных растительных сообществ, таких как прирусловые или болотные сообщества. Кроме того, чем больше учитывается образцов, тем меньше статистическая ошибка из-за недоучета морфологической вариабельности листьев. Однако, при этом возникает проблема изохронности анализируемых “вместе” тафофлор, особенно актуальная для тафофлор из неморских отложений: если вместе рассматриваются существенно разновозрастные тафофлоры, то это привносит заведомые ошибки в палеоклиматические реконструкции.

2.2.2. Туров – конъяк

По методике CLAMP нами были проанализированы шесть ископаемых флор: две – туровского возраста, одна – туров-конъякского (без уточнения) и три – конъякского (см. табл. 2; рис. 8). По данным В.А. Вахрамеева [1988; Vakhrameev, 1991], эти флоры относятся к Сибирско-Канадской области позднего мела, характеризовавшейся влажным умеренно теплым климатом.

Все проанализированные нами туровские и конъякские флоры, судя по полученным результатам, существовали в условиях теплоумеренного климата, для которого средняя температура наиболее холодного месяца определяется в промежутке от -3°C до $+18^{\circ}\text{C}$. Однако, учитывая возможную ошибку расчетов, нельзя исключить, что арманская и пенжинская флоры отражают холдоумеренный климат (его относительно теплый вариант), для которого температура наиболее холодного месяца может опускаться ниже -3°C .

Туров-конъякские флоры отражают влажный климат с количеством осадков выше предела засушливости. Среднемесячное количество осадков за вегетационный период колеблется от 94 мм для новосибирской флоры до 107 мм – для арманской и кайваемской. Существенно подчеркнуть, что этот показатель для флор позднего альба – сеномана был заметно выше. Сезонность увлажнения выражена слабо для всех проанализированных флор: K колеблется от 1,7 для арманской и пенжинской флор (минимальная сезонность) до 2,2 для флоры Тулувак, т.е. примерно в тех же пределах, что и для позднеальбско-сеноманских флор. Таким образом, расчеты говорят о том, что проанализированные туровские и конъякские флоры существовали при более

Таблица 2
Климатические данные для туронских и конъякских флор Евразии и Аляски

Ископаемая флора	Палео- широта	Температура, °C			Количество осадков, мм				Продолжи- тельность вегетацион- ного пери- ода, мес.
		Средне- годовая	Средняя наиболее теплого месяца	Средняя наиболее холодного месяца	Среднее за вегетацион- ный период	Средне- месячное за вегетацион- ный период	За три по- следователь- ных наибо- лее влажных месяца	За три по- следователь- ных наибо- лее сухих месяца	
Арманская турон–конъяк	72° с.ш.	7,9	18,6	-1,7	647	107	387	231	5,2
Пенжинская (СЗ Камчатка) турон	73° с.ш.	7,3	17,3	-2,0	574	99	352	210	4,8
Кайвайямская (СЗ Камчатка) конъяк	73° с.ш.	9,4	18,2	1,8	745	107	403	210	5,7
Тылыпэгыр- тынайская ранний конъяк	76° с.ш.	8,3	18,3	-0,7	698	103	389	215	5,3
Тулувак (Сев. Аляска) конъяк	78° с.ш.	13,4	19,4	8,7	709	103	380	169	7,5
О-ва Новая Сибирь турон	82° с.ш.	8,8	16,6	1,8	636	94	352	178	5,3
Стандартное отклонение		1,2	2,0	2,2	552	57	223	148	0,7

или менее равномерном умеренно высоком увлажнении в течение года без выраженного сухого периода.

Наиболее южная из рассмотренных флор – арманская – отличается, однако, относительно низкой среднегодовой температурой и особенно – температурой наиболее холодного месяца (см. табл. 2). Эта особенность может быть объяснена, исходя из ландшафтных особенностей местообитаний арманской флоры на расчлененном нагорье Охотско-Чукотского вулканического пояса. Другая относительно холодолюбивая флора – пенжинская – обитала в условиях прибрежно-морской низменности Анадырско-Корякского субрегиона; возможная причина низких температур (среднегодовой и особенно наиболее холодного месяца), рассчитанных по этой флоре, будет рассмотрена ниже.

Для реконструкции климатических изменений в первой половине позднего мела на Северо-Востоке Азии имеет смысл сравнить расчетные параметры, полученные по трем разновозрастным флорам, существовавшим в одинаковых ландшафтных условиях прибрежно-морской низменности на близких палеоширотах в пределах Пенжинского прогиба Анадырско-Корякского субрегиона [Герман, 1993]: гребенкинской, пенжинской и кайваемской (см. табл. 1, 2). От весьма высоких (для широты 76°!) температур в позднем альбе – сеномане в этом районе намечается существенное похолодание к турону и вновь менее значительное потепление в коньякском веке, причем указанная тенденция наблюдается по всем трем параметрам температур (МАТ, ВММТ, СММТ) и по продолжительности вегетационного периода, однако наиболее отчетливо – по среднегодовой температуре и особенно температуре наиболее холодного месяца. Существенно, что эти расчеты совпадают с качественной оценкой температурных колебаний, сделанным по этим флорам ранее [Герман, 1985а, б, 1993]. Рассчитанные по гребенкинской, пенжинской и кайваемской флорам параметры влажности климата (см. табл. 1, 2) свидетельствуют о некотором снижении сезонности распределения осадков в течение года от позднего альба – сеномана к коньяку.

В связи со сказанным несколько особняком стоят расчетные параметры, свидетельствующие о весьма теплом климате коньякского века на севере Аляски (палеоширота 78°) и относительно теплом туронском – в глубокой Арктике на о-ве Новая Сибирь (палеоширота 82°). Объяснение этому мы видим в следующем.

Температура наиболее холодного месяца флор Северной Аляски и о-ва Новая Сибирь, росших на побережье Арктического бассейна, была либо выше нуля, либо, с учетом возможной ошибки, лишь немного ниже (см. табл. 2). Для существовавших южнее, вблизи северного побережья Прото-Пацифики, туронской и конь-

якской флоры Камчатки расчетные температуры наиболее теплого месяца примерно идентичны или близки таковым одновозрастных флор Аляски и о-ва Новая Сибирь, но среднегодовые температуры и особенно средние температуры наиболее холодного месяца заметно различаются, причем существенно, что для каждой возрастной пары флор – туронской и коньякской – эти температуры оказались выше для более северной флоры (см. табл. 2).

Относительно высокие температуры, рассчитанные для флор побережья Арктического бассейна, говорят о том, что этот бассейн в середине мела был теплым и, по-видимому, если в нем и образовывались зимой льды, то лишь в весьма незначительном количестве. Указания на присутствие в мелу ледниковых отложений (следов ледового разноса) либо косвенных свидетельств существования льдов в высоких широтах [Jeans et al., 1991], не подтвердились [Чумаков, 1995, 1998; Чумаков и др., 1995]. О теплом гумидном климатическом режиме меловой Арктики свидетельствует также распространение в северных высоких широтах крупного пояса угленакопления [Эволюция..., 1987; Krassilov, 1992; Spicer et al., 1992; Жарков и др., 1995, 2004] и ряда других литологических и палеонтологических индикаторов климата [Чумаков и др., 1995; Соколова, 1997]. Формирование на севере Чукотки, вблизи побережья Арктического бассейна, теплолюбивой турон-коньякской чаунской флоры, в состав которой входят многочисленные цикадофиты, также, по-видимому, отражает тот факт, что этот бассейн обеспечивал относительно теплый климат на севере современной Чукотки [Hegeman, Spicer, 1996; Kelley et al., 1999; Белый, 1997]. Гумидный климат Арктики в меловом периоде, видимо, свидетельствует о существенно ином распределении осадков и о наличии очень ослабленной полярной ячейки высокого давления в это время.

Приведенные температурные параметры для арктических флор и их сравнение с таковыми для более южных турон-коньякских флор Камчатки интуитивно кажутся маловероятными, однако могут найти объяснение в случае, если основной контроль температурного режима в этой части Арктики принадлежал влиянию теплого Арктического бассейна [Герман, Спайсер, 1997; Hegeman, Spicer, 1996, 1997; Hegeman et al., 2002]. При этом надо принять во внимание, что наклон земной оси в позднемеловое время, скорее всего, не отличался от современного [Spicer, Parrish, 1990a; Spicer, Hegeman, 1996]. А это значит, что в высоких широтах солнце зимой, как и сейчас, надолго скрывалось за горизонтом [Anonymous..., 1978] – на широте 85° на целых четыре месяца (см. ниже, рис. 15). Арктический бассейн, по-видимому, демпфировал сезонные температурные колебания вблизи побережья (см. табл. 2), “добавляя” в атмосферу некоторое количество тепла в летний сезон, но зато су-

щественно повышая зимние температуры, не давая им в темный зимний период опускаться ниже нулевой отметки и местами меняя экваториально-полярный температурный градиент на противоположный. Интересно отметить, что такой “обращенный” экваториально-полярный температурный градиент на севере Аляски и Северо-Востоке России также предсказывается моделью общей атмосферно-океанической циркуляции для туронского века (P.J. Valdes, устное сообщение, 2000; [Spicer et al., 2001]).

Высокое испарение с поверхности теплого Арктического бассейна должно было приводить к образованию сильной облачности, прибрежных туманов и к большому количеству осадков в прилегающих к нему районах. Косвенно в пользу существования такого бассейна в рассматриваемый отрезок геологической истории свидетельствуют изотопно-кислородные данные [Захаров и др., 2002], которые позволяют предположить общую гумидизацию климата высоких широт Арктики в туронском веке (из-за сильного испарения с поверхности теплого Арктического бассейна) и связанное с этим опреснение поверхностных вод приполярных акваторий.

Гипотеза теплого Арктического бассейна может быть фальсифицирована, если найдутся убедительные седиментологические свидетельства широкого распространения древнего сезонного льда. Целенаправленные поиски подобных свидетельств в двух музейных коллекциях галек и валунов, рассеянных в верхнемеловых отложениях Южной Англии, позволили Н.М. Чумакову [1998] убедительно показать, что камней со следами ледниковой или ледовой обработки среди них нет.

Чтобы объяснить существование в позднем мелу необычно теплого Арктического бассейна, автор и Р.Э. Спайсер предположили, что он “подогревался” привносом теплых вод из низких широт предположительно по Западному Внутреннему проливу на Северо-Американском континенте (рис. 9) [Герман, Спайсер, 1997; Herman, Spicer, 1996]. Как отмечал позже Д.П. Найдин [2001, с. 12], Западный Внутренний пролив, наряду с системой Тургайский пролив – Западно-Сибирское море, – “...регулировали характер водных масс низких и высоких широт. Они были активными меридиональными терморегуляторами. При их посредстве тепло доставлялось в полярные широты, что существенным образом влияло на климатические условия Палеоарктики”.

Следует отметить существование разных оценок роли в геологической истории переноса тепла океаническими водами от экваториальных областей к полюсам – от придания ему значения основного климатообразующего фактора до почти полного отрицания действия этого механизма [Захаров, 2002; Захаров В.А. и др., 2002, 2003; Захаров Ю.Д. и др., 2002; Иванова, 2000; Найдин, 2001;

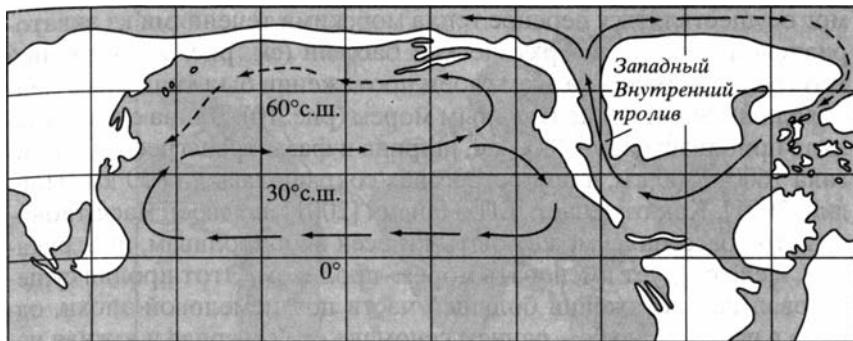


Рис. 9. Расположение суши и морских бассейнов на территории Северной Пацифики и Северной Америки в коньякском веке (по: [Funnell, 1990; Heftman, Spicer, 1996], с изменениями); стрелками показаны предполагаемые морские течения: сплошные стрелки – теплые течения, прерывистые – холодные течения

Несов, 1992; Несов, Ярков, 1993; Covey, Waggoner, 1988; Hart, 2000; Sellwood et al., 1994; Ziegler, 1998]. Судя по данным Б. Селвуда и соавторов [Sellwood et al., 1994], такой перенос тепла мог играть большую роль в тепловом балансе Земли в меловом периоде, чем это предполагали ранее. По данным Г.Д. Прайса и М.Б. Харта [Price, Hart, 2002], относительно низкие изотопные палеотемпературы в среднем мелу приэкваториальной Пацифики могли отражать увеличение переноса тепла морскими водами в направлении полюсов, а увеличение температуры и стратификации океанических вод – снижение такого переноса.

С этими данными хорошо согласуется вывод В.А. Захарова [2002] о том, что в меловой Арктике, напротив, интервалы относительно теплого климата совпадают с открытием морских путей в Арктический бассейн. Следовательно, перенос тепла океаническими водами из низких широт в высокие, видимо, играл важную роль в перераспределении тепла между экваториальными и полярными областями в меловом периоде. Ю.Д. Захаров с соавторами [Захаров Ю.Д. и др., 2002, с. 55] отмечают, что "...высокие температуры поверхностных вод морских бассейнов высоких широт обоих полушарий и прогрев атмосферы в приполярных районах в течение почти всего мелового периода объясняются... меридиональным поступлением тепла из тропических районов... в частности, благодаря существованию... меридиональных морей-проливов...".

В турон-коньякское время основные черты палеогеографии рассматриваемого региона заключались в существовании Берингийской суши (Берингийского моста), изоляции Арктического бассейна от Прото-Пацифики и открытии меридионального Западного Внутреннего пролива [Funnell, 1990], по которому, вероятно, и

мог осуществляться перенос тепла морскими течениями из экваториальной области в Арктический бассейн (см. рис. 9). Западный Внутренний пролив на всем своем протяжении был типичным мелководным эпиконтинентальным морем (рис. 10). Длина его составляла приблизительно 4800 км, ширина в фазы трансгрессии достигала 1600–1800 км, а при регрессиях сокращалась до 800 км [Найдин, 2001]. Как отмечает Д.П. Найдин [2001], по своей масштабности этот бассейн не может быть отнесен ни к проливам, ни к рукавам, и его следует именовать морем–проливом. Этот пролив существовал на протяжении большей части позднемеловой эпохи, однако в позднем альбе – раннем сеномане его северная и южная части были разъединены и на севере возникло полузамкнутое море Моури [Похиалайнен, 1995], соединявшееся с Арктическим бассейном узким проливом. По данным Д. Ханкока и Э. Кауффмана (J.M. Hancock, E.G. Kauffman, 1979 г., цит. по: [Найдин и др., 1986]), именно на турон и коньяк приходится максимум трансгрессии в Западном Внутреннем проливе (см. рис. 10). Найдены коньякских аммонитов *Scaphites depressus* Reeside в формации Кангак на о-ве Аксель-Хейберг в Арктической Канаде [Hills et al., 1994] подтверждают существование в коньякское время связи Западного Внутреннего пролива с Арктическим бассейном. Д.П. Найдин [2001] отмечает, что распространение позднемеловых аммонитов рода *Borissiakoceras* Arkhangelsky свидетельствует о связи Западного Внутреннего пролива с Арктическим бассейном и далее – с Западно-Сибирским морем и более южными районами Азии: эти аммониты широко распространены в Западном Внутреннем проливе от его южных районов до Аляски и известны также в нижнем туроне Усть-Енисейской впадины, низовьев Амударьи и Таджикской депрессии [Михайлова, Найдин, 2002].

Перенос теплых вод в северном направлении по Западному Внутреннему проливу вероятно и сказался на существовании относительно теплого коньякского климата на Северной Аляске, располагавшейся в непосредственной близости от места вхождения Западного Внутреннего пролива в Арктический бассейн. Кроме того, территория Северной Аляски в меловом периоде была “открыта” в сторону Арктического бассейна и изолирована с юга горным хребтом Брукс от воздушных масс с возможно более холодной, чем Арктический бассейн, Прото-Пацифики. Рассчитанные для туронской флоры о-ва Новая Сибирь, располагавшейся много севернее и дальше от места вхождения Западного Внутреннего пролива в Арктический бассейн, палеотемпературы, естественно, ниже таковых Северной Аляски.

Аналогией гипотетическому теплому течению, несшему воды из приэкваториальных широт в Арктический бассейн по Западно-

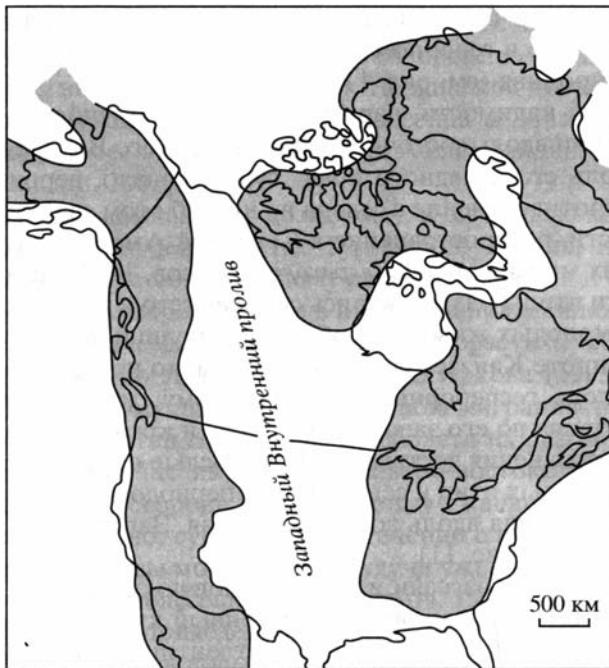


Рис. 10. Палеогеографическая реконструкция Западного внутреннего пролива Северной Америки в позднем коньке (по: [Hills et al., 1994], с изменениями)

му Внутреннему проливу, может до некоторой степени служить современный Гольфстрим. Существенно, что сейчас в Северном полушарии областью максимального распространения умеренно теплого климата с равномерным увлажнением (климата Cf, по классификации Кеппена, – того же, что реконструируется по рассмотренным ископаемым меловым флорам) являются территории, подверженные существенному влиянию Гольфстрима (Западная, Северная и отчасти Центральная Европа).

Что же могло быть двигателем достаточно сильного течения с юга на север по Западному Внутреннему проливу? Можно, на наш взгляд, предположить, что оно возникло благодаря Северо-Пассатному течению, пересекавшему с востока на запад в низких широтах океан Тетис и Центральную Атлантику [Hart, 2000] (рис. 11, см. цв. вкл.). Это мощное течение, вероятно, встречало материковый барьер в виде южной оконечности Северной Америки и цепей островов и отмелей между последней и северной частью Южной Америки и поворачивало в направлении по часовой стрелке. Из-за этого в районе Карибского бассейна возникал динамический центр и благодаря подпру-

живанию этого бассейна возникало сильное стоково-фрикционное течение в северном направлении вдоль Западного Внутреннего пролива (см. рис. 11).

По всей видимости, наряду с сильным течением в северном направлении вдоль восточного края Западного Внутреннего пролива, вдоль его западного края существовало, вероятно более слабое, противотечение с севера на юг. Об этом свидетельствует, в частности, распространение в Северной Америки крупных нелетающих морских птиц *Hesperornis* [Несов, 1992; Несов, Ярков, 1993]. Эти птицы размножались скорее всего в высоких широтах: остатки молодых животных обнаружены лишь в Арктике, тогда как на широте Канзаса встречаются только кости взрослых особей. Молодь гесперорнисов, по-видимому, мигрировала к югу вдоль пролива по его западной стороне, и южных пределов своего распространения достигали уже взрослые особи. Обратная миграция взрослых птиц к северу перед периодом размножения вероятно проходила вдоль восточного края Западного Внутреннего пролива (см. рис. 11).

Арктический бассейн в позднемеловую эпоху был эстуарийного типа: в нем накапливался биогенный кремнезем, осуществлялись глубинный обмен водами с Атлантикой и широкий обмен поверхностными водами с прилегающими эпиконтинентальными морями [Найдин и др., 1986; Найдин, 2001; В.А. Захаров и др., 2002]. Отток вод из Арктического бассейна (см. рис. 11) мог, по-видимому, происходить по Атлантическому проливу (между Фенноскандией и Гренландией) и проливам, соединявшим бореальное Западно-Сибирское море с Тетисом [Амон, 2001]. О последнем свидетельствует связь фаун Западно-Сибирского моря и Восточно-Европейской провинции Европейской палеобиогеографической области [Беньяминовский, Копаевич, 2001; Beniamovskii, Koraevich, 2002]. Это сообщение осуществлялось в позднем мелу через Среднеуральский пролив и Тургайскую депрессию [Амон, 2001]. Широтный Среднеуральский пролив [Папулов, 1974] начал свое существование с коньякского века (Беньяминовский, устное сообщение, 2002 г.; [Beniamovskii, Koraevich, 2002]). По нему в моря Восточно-Европейской провинции проникали бореальные сибирские водные массы, а с ними – радиолярии и бореальный двустворчатый моллюск *Oxytoma (Pteria) tenuicostata* (Roemer) [Папулов, 1974; Беньяминовский, Копаевич, 2001]. По мнению Д.П. Найдина ([Герасимов и др., 1962], цит. по: [Беньяминовский, Копаевич, 2001]), здесь существовало мощное направленное с севера на юг течение, позволявшее проникать на юг кремневым организмам: в сантоне и кампане на западе Прикаспийской синеклизы были широко распространены кремнистые осадки с ра-

диоляриями. Распространение упоминавшегося выше амонита *Borissiakoceras* в Западном Внутреннем проливе, Усть-Енисейской впадине, низовьях Амударьи и в Таджикской депрессии также говорит о связи Арктического бассейна с Западно-Сибирским морем и более южными районами Азии [Найдин, 2001; Михайлова, Найдин, 2002].

С середины кампана а, возможно, и с коньякского века [Амон, 2001] начал действовать Тургайский пролив, причем в кампане-маастрихте обмен по нему водными массами и фаунами происходил как в северном, так и в южном направлениях [Бенья́мовский, Копаевич, 2001; Beniamovskii, Koraevich, 2002] (см. рис. 11). По мнению Л.А. Несова и А.А. Яркова [1993; Несов, 1992], по Тургайскому проливу происходила миграция на юг молоди нелетающих птиц *Hesperornis* из области их размножения в Арктическом бассейне на севере и северо-востоке Фенноскандии. По восточной стороне пролива между Скандинавией и Британией, где, вероятно, существовало течение с юга на север (см. рис. 11), гесперорнисы могли опять, будучи уже взрослыми, попасть в Арктический бассейн [Несов, Ярков, 1993].

Таким образом, приведенные выше палеоботанические данные свидетельствуют в пользу существования в середине позднего мела (а, возможно, и в течение всего позднего мела, исключая, вероятно, конец маастрихта) относительно тепловодного Арктического бассейна, что, вероятно, является следствием более интенсивного, чем ныне, переноса тепла океаническими водами из экваториальной области по Западному Внутреннему проливу-морю и, возможно, в конце мелового периода – по Тургайскому проливу (см. рис. 9, 11). Существенный перенос тепла в высокие широты воздушными массами маловероятен – против этого свидетельствуют относительно холодные зимние температуры более южных флор Камчатки, а также арманской и тыльпэгыргынайской флор (см. табл. 2).

2.2.3. Сантон–кампая

По методике CLAMP мы проанализировали две центрально-европейские ископаемые флоры сенонского возраста (см. табл. 3; рис. 8), относящиеся к Евро-Синийской области, климат которой был, по представлениям В.А. Вахрамеева [1988; Vakhrameev, 1991], влажным субтропическим.

Судя по полученным результатам, обе флоры – сенонская Чехия (включая флоры Злив, Кликов и Хлюбока) и Грюнбах –росли в климате, классифицируемом как теплоумеренный с жар-

Таблица 3

Климатические данные для сенонских (сантон-кампанских) флор Евразии

Ископаемая флора	Палео-широта	Температура, °С		
		Средне-годовая	Средняя наиболее теплого месяца	Средняя наиболее холодного месяца
Злив, Кликов, Хлюбока сенон	40° с.ш.	15,5	29,3	0,4
Грюнбах ранний кампан	32° с.ш.	15,5	27,5	3,4
Стандартное отклонение		1,2	2,0	2,2

ким летом либо субтропический (см. выше), т.е. в климате с мягкой зимой и жарким летом, с температурой наиболее холодного месяца от 0° до 18 °С и наиболее теплого месяца выше 22 °С. Обе флоры отражают высокую влажность климата с количеством осадков, существенно превышающим предел засушливости. Среднемесечное количество осадков за вегетационный период колеблется от 184 мм для флоры Грюнбах до 204 мм – для сенонской флоры Чехии. Сезонность увлажнения выражена слабо: K составляет от 1,6 для сенона Чехии (минимальная сезонность) до 2,1 для флоры Грюнбах. Таким образом, расчетные климатические параметры говорят о том, что проанализированные ископаемые флоры существовали при более или менее равномерном высоком увлажнении в течение года.

Флора Грюнбах происходит из одноименной свиты, относящейся к серии Госау. Богатая мелководная фауна серии Госау относится к тетической палеозоогеографической провинции. Как говорилось выше, результаты CLAMP-анализа этой флоры (см. табл. 3) свидетельствуют о ее существовании в условиях гумидного субтропического или теплоумеренного климата с теплыми или жаркими летними сезонами и, возможно, короткими более сухими, но не аридными, периодами. Такой вывод подтверждается литологическими индикаторами климата и находками в сантоне–маастрихте бассейна Грюнбах крупных фораминифер,rudistov, кораллов и фауны рептилий (карнозавры, игуанодоны, птерозавры, сцилозавры и крокодилы) [Summesberger, 1997; Tröger et al., 2001; Summesberger et al., 2002]. Систематический состав

Количество осадков, мм				Продолжи- тельность вегетационного периода, мес.
Среднее за вегетацион- ный период	Средне- месячное за вегетацион- ный период	За три по- следователь- ных наиболее влажных ме- сяца	За три по- следователь- ных наиболее сухих месяца	
2025	204	855	525	9,4
1675	184	751	352	9,1
552	57	223	148	0,7

флоры Грюнбах (многочисленность *Pandanites* и пальм *Sabalites*) также свидетельствует о ее субтропическом или переходном от теплоумеренного к субтропическому характере [Herman, Kvaček, 2002b; Herman et al., 2002]. Находки пальм, однако, нельзя считать безоговорочным свидетельством субтропического или даже жаркого климата, в котором существовала флора Грюнбах: многие современные пальмы растут в теплоумеренном климате и неплохо переносят незначительное понижение зимних температур ниже 0 °C, а наиболее холдоустойчивый современный вид *Trachycarpus fortunei* H. Wendl из восточного Китая и Кореи переносит даже кратковременное снижение температуры до -18 °C (данные Никитского ботанического сада).

Как отмечалось выше, палеоширота бассейна Грюнбах по палеомагнитным данным была примерно 32° с.ш., т.е. флороносные отложения вероятно формировались приблизительно в 1000 км к югу от того места, где они расположены сейчас. Для проверки этой гипотезы мы сравнили результаты CLAMP-анализа флоры Грюнбах и сенонской флоры юга Чешской Республики (флора Злив, Кликов и Хлюбока). Эта флора, судя по полученным результатам CLAMP, произрастала также в условиях переходного от теплоумеренного к субтропическому климата (см. табл. 3). Такой вывод подтверждается полученными недавно палинологическими данными из свиты Кликов Нижней Австрии, вблизи границы с Чешской Республикой: судя по ним, флора этого района существовала в гумидном субтропическом, переходном к теплоумеренному, климате [Zetter et al., 2002].

Несмотря на разный таксономический состав покрытосеменных флоры Грюнбах и сенонской флоры юга Чехии, рассчитанные палеоклиматические параметры как по температурам, так и по влажности оказались очень близкими, а, с учетом возможной ошибки расчетов, практически идентичными (см. табл. 3). Следовательно, эти данные не подтверждают указанную гипотезу. Однако их нельзя считать и ее опровержением, поскольку как чешская сенонская флора, так и флора Грюнбах отражают климаты двух сравнительно небольших островов (см. рис. 11), подверженных сильному влиянию теплого океана Тетис. Кроме того, нет уверенности в одновозрастности этих двух флор: флора Грюнбах вполне могла существовать в относительно более холодный интервал в пределах сенона и, как следствие этого, могла произрасти, несмотря на сходство расчетных температурных параметров, на более южной палеошироте.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ПОЯСА СРЕДНЕГО И ПОЗДНЕГО МЕЛА

..по ископаемым растениям... мы можем уверенно очертить области одинакового климата, можем указать общее направление в его изменении...

С.В. Мейен. "Листья на камне"

Завершив рассмотрение количественных палеоботанических данных о позднеальбских–позднемеловых палеоклиматах Евразии и Аляски, мы переходим к прослеживанию климатических поясов этого времени, т.е. распространения различных типов климата на поверхности земного шара. Вначале рассматривается фитогеографическое районирование Земли в позднемеловое время, поскольку именно распределение ископаемых растений дает нам наиболее существенные сведения о климатической зональности на суще [Мейен, 2002]. Фитогеографическое (фитоклиматическое) районирование, наряду с количественными палеоклиматическими данными, рассмотренными ранее, используются во втором разделе для прослеживания климатических поясов среднего и позднего мела. Выделение этих поясов основывается исключительно на геологических индикаторах климата. Последний, третий, раздел посвящен реконструкции сеноманского климата Земли, выполненной с использованием компьютерных моделей общей циркуляции (General Circulation Model – GCM). Эти модели, наоборот, учитывают весьма небольшое число геологических данных и основываются главным образом на законах физики, поэтому мы вправе рассматривать результаты моделирования и климатическую зональность по геологическим данным в качестве независимых, взаимно проверяющих друг друга гипотез. Естественно, что прослеживание климатических поясов на территории Евразии и Аляски или даже Северного полушария дало бы весьма ограниченную, неполную картину о меловом климате, поэтому климатическая зональность рассматривается нами в глобальном масштабе, для Земли в целом.

3.1. ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ЗЕМЛИ В ПОЗДНЕМЕЛОВОЕ ВРЕМЯ

Распределение на поверхности Земли растений, как современных, так и ископаемых, определяется прежде всего климатом. Поэтому основные сведения о климатической зональности прошлого дает изучение распространения различных древних растений, причем "...климатическая зональность просвечивает в любой фитогеографической классификации" [Красилов, 1985, с. 182]. Для позднего мела в последние десятилетия было предложено несколько схем фитогеографического районирования [Тахтаджян, 1966, 1978; Вахрамеев и др., 1970; Вахрамеев, 1978, 1985, 1988; Вахрамеев, Мейен, 2002; Vakhrameev, 1991; Meyen, 1987; Буданцев, 1970, 1983, 1986; Budantsev, 1992; Красилов, 1985; Хернгриин, Хлонова, 1983; Заклинская, 1977; Самойлович, 1977; Batten, 1984; Hickey, 1984; Upchurch et al., 1999; Willis, McElwain, 2002; Пономаренко, 2002; Лебедев, 2002], из которых наиболее широкое признание получила схема В.А. Вахрамеева. Основные ее черты следующие.

Для позднего мела, как и для раннего, В.А. Вахрамеев [1985, 1988; Вахрамеев, Мейен, 2002; Vakhrameev, 1991; Meyen, 1987; Пономаренко, 2002] выделяет четыре фитогеографические области (рис. 12): Сибирско-Канадскую, Европейско-Синийскую, Экваториальную и Австральскую (Нотальную), отвечающие основным типам глобального климата.

Сибирско-Канадская область, расположенная в поясе умеренно теплого климата, была населена хвойно-широколиственными лесами, в которых среди покрытосеменных преобладали листопадные растения. Листья этих растений обладали, как правило, зубчатым краем. Были многочисленны крупнолистные платанообразные *Platanus*, *Pseudoprotophyllum*, *araprotophyllum*, полиморфные листья *Trochodendroides*, а со второй половины позднего мела – *Macclintockia*. Среди хвойных преобладали сосновые и особенно таксодиевые, среди которых было много веткопадных форм. Количество и разнообразие папоротников неуклонно сокращалось на протяжении мелового периода. Сибирско-Канадская область подразделяется на ряд провинций: Южно-Уральскую (для позднего альба – сеномана), Восточно-Сибирскую, Охотско-Чукотскую и Аляско-Канадскую.

Европейско-Синийская область (см. рис. 12) располагалась в позднемеловом субтропическом поясе Северного полушария. Ее характерными чертами было преобладание среди покрытосеменных цельнокрайних, часто узколистных, форм и наличие пальм.

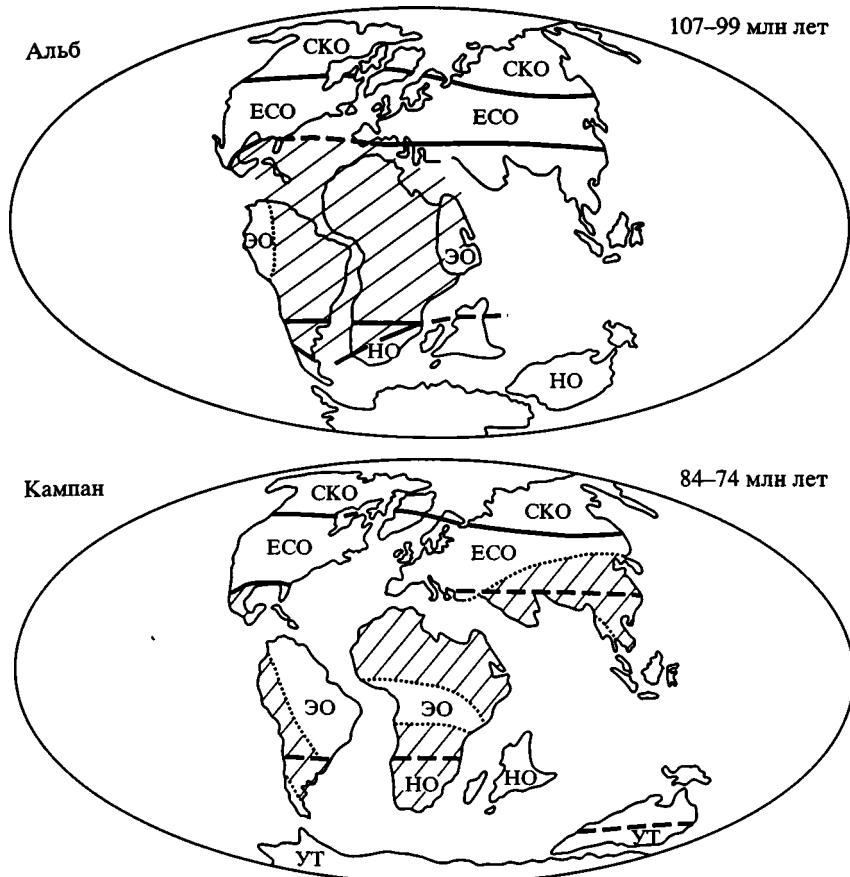


Рис. 12. Фитогеографическое и палеоклиматическое районирование в альбском и кампанско-веках мелового периода (по: [Вахрамеев, 1985, 1988], с изменениями)

Буквами обозначены: СКО – Сибирско-Канадская фитогеографическая область (пояс умеренно теплого климата Северного полушария), ЕСО – Европейско-Синийская область (пояс субтропического климата Северного полушария), ЭО – Экваториальная область (пояс тропического климата), НО – Нототропическая, или Австральская, область (пояс субтропического климата Южного полушария), УТ – пояс умеренно теплого климата Южного полушария; области semiаридного и аридного климата заштрихованы

В этой области выделяются следующие провинции: Европейская, Потомакская, Гренландская, Среднеазиатская, Японская и Южно-Китайская.

Экваториальная (Пальмовая) область (см. рис. 12), отражающая тропический климатический пояс, выделяется главным образом по палинологическим данным, поскольку макроостатки растений здесь практически неизвестны. Характерной особенностю

стью позднемеловых палинокомплексов этой области является многочисленность и разнообразие пыльцы пальм.

Австралия (Нотальная) область (см. рис. 12) характеризуется широким распространением подокарповых, араукариевых, а с сенона – также южного бука *Nothofagus*. В состав области входят Индийская, Патагонская и обособляющаяся с сенона Антарктическая провинции. Область в целом захватывает пояс субтропического климата Южного полушария, однако появление с сантонского века в палинокомплексах Юго-Восточной Австралии, Новой Зеландии, Патагонии и Антарктики пыльцы *Nothofagidites* позволяет выделить здесь пояс умеренно теплого климата Южного полушария и отвечающую ему Антарктическую фитогеографическую провинцию (см. рис. 12), оформленную более четко в палеогене.

Фитогеографическое районирование для позднего мела, предложенное В.А. Красиловым [1985], имеет более ярко выраженную палеэкологическую основу. Схема фитоклиматической зональности, базирующаяся на выделении имеющих определенное климатическое значение растительных группировок, в целом сходна с рассмотренной выше схемой В.А. Вахрамеева. Однако между ними есть и различия, наиболее существенное из которых касается выделения В.А. Красиловым (вслед за С.Р. Самойлович) по палинологическим данным на севере и северо-востоке Азии холодноумеренной зоны, которой отвечает Хатанго-Ленская область. Палиноспектры из этой области отличаются отсутствием *Proteacidites* и некоторых других родов, обычных южнее. Следует отметить, что количественные оценки температур по физиономии листьев растений (CLAMP-анализ) противоречат такому выводу, свидетельствуя о теплоумеренном климате этого района Арктики. Нельзя, однако, исключить, что умеренно холодный климат периодически возникал в Арктике на протяжении более холодных интервалов позднего мела. Кроме холодноумеренной фитоклиматической зоны, Красиловым [1985] выделяются северная умеренная зона с летнезелеными паратаксодиевыми лесами и платанолистными цветковыми, северная и южная субтропические зоны с *Debuya* и лавролистными покрытосеменными, тропическая зона с элатеровыми палиноморфами и пыльцой пальм и, начиная с сантона, южная умеренная зона с *Nothofagidites*.

Отличное от предложенного В.А. Вахрамеевым фитогеографическое районирование для позднего мела Северного полушария предпринято в работах Л.Ю. Буданцева [1970, 1983, 1986; Budantsev, 1992]. Во внутротропических широтах Северного полушария он выделяет два основных типа флор: атлантический и паци-

фический, прослеживающихся в Бореальной и Древнесредиземноморской (Тетисовой) флористических областях (по терминологии А.Л. Тахтаджяна). По мнению Буданцева, растительность атлантической “палеофитохории” (атлантического типа), распространенная на востоке США, западе Гренландии, в Западной и Восточной Европе и Западном Казахстане, развивалась в условиях тропического и субтропического климатов [Буданцев, 1970], причем в пределах Бореальной области атлантический тип (флора Гренландии) “...представлял собой северный дериват субтропической палеофлоры” [Буданцев, 1986, с. 20]. Флора пацифического типа (пацифической “палеофитохории”), распространенная на Ангаро-Берингийской суще и в узкой полосе на западе Канады и США, напротив, развивалась в умеренном и лишь местами теплоумеренном климате [Буданцев, 1970]. Границы между этими типами позднемеловых флор Л.Ю. Буданцев проводит почти меридионально по естественным географическим барьерам – Западному внутреннему проливу в Северной Америке и Западно-Сибирскому морю с Тургайским проливом в Азии. Это, по его мнению, свидетельствует о том, что “...умеренный тип флоры сформировался не в результате зонально-климатической дифференциации растительности, а возник первоначально в границах крупного региона на территории древней Ангаро-Берингийской сущи...” [Буданцев, 1986, с. 25].

Нельзя не отметить, что при всех различиях схем фитогеографического районирования, предложенных В.А. Вахрамеевым и Л.Ю. Буданцевым, у обоих авторов практически полностью совпадают области распространения в Северном полушарии субтропического (Европа, Гренландия, восток США) и умеренного (Северная и Восточная Азия, запад Северной Америки) типов климата.

Альтернативная рассмотренным выше схема фитогеографического районирования была недавно предложена К.Дж. Виллис и Дж.К. МакЭлвайн [Willis, McElwain, 2002; см. также www.oup.com/uk/plantevol]. Эта классификация базируется на палеоэкологических критериях, причем основными единицами фитогеографического районирования служат биомы, под которыми авторы понимают “социальные группировки межконтинентального масштаба, состоящие из характерного набора таксонов и обладающие характерными общими физиономическими признаками (такими как размер и облик растений, размер и форма листьев) и таксономическим разнообразием” [Willis, McElwain, 2002, с. 119]. Представленные в цитированной работе биogeографические карты построены с использованием схемы биомов А.М. Зиглера [Ziegler, 1990; Rees et al., 1999] и, кроме палеобота-

нических данных, используют сведения о распространении литологических индикаторов климата. Для конца позднего мела (маастрихт, 70 млн лет назад) Виллис и МакЭлвайн [Willis, McElwain, 2002] выделяют шесть глобальных биомов.

Прохладноумеренный биом отличает доминирование вечноzelеных и листопадных хвойных с папоротниками и гингковыми. Менее многочисленные покрытосеменные здесь были распространены в подлеске и включали листопадных представителей сем. Betulaceae и Juglandaceae, а в Южном полушарии – *Nothofagus*.

Теплоумеренный биом был распространен между палеоширотами 45° и 65°. Его растительность включала многочисленные двудольные и однодольные покрытосеменные, вечноzelеные и листопадные хвойные, папоротники и цикадовые. Хотя, как отмечают авторы, многие формы листьев растений этого биома обычны в современных субтропических флорах, "...палеоширотное положение этого региона, явно вне субтропиков..." позволяют считать его климат скорее теплоумеренным, чем субтропическим [Willis, McElwain, 2002, с. 190].

Зимневлажный биом представлен менее разнообразной, чем теплоумеренная, растительностью, в составе которой преобладают вечноzelеные двудольные наряду с вечноzelеными и листопадными хвойными и цикадовыми; однодольные здесь были малочисленны. Климат этого биома был, видимо, схожен с современным средиземноморским.

Субтропический пустынный биом трассируется по распространению значительных эвапоритовых отложений; ископаемые флоры отсюда не известны, что, по-видимому, отражает как низкое разнообразие и продуктивность растений, так и малый потенциал захоронения растительных остатков в аридных условиях.

Тропический летневлажный биом характеризуется растительностью "тропических полулистопадных лесов", обычными элементами которой являются двудольные и однодольные покрытосеменные, папоротники, хвойные (Araucariaceae, Cheirolepidiaceae, Podocarpaceae) и цикадовые. Предполагается, что этот биом отражал жаркий, от субгумидного до саванного, климат, типичный для современных саванн.

Тропический постоянновлажный биом в позднем мелу был сильно редуцирован по сравнению с распространением современных дождевых тропических лесов. Судя по палинологическим данным, в этом биоме доминировали представители сем. Arecaceae (пальмы); другие покрытосеменные представлены Proteaceae и многими другими группами двудольных. Были многочисленны также папоротники и древовидные папоротники, тогда как хвойные почти полностью отсутствовали.

3.2. КЛИМАТИЧЕСКИЕ ПОЯСА СРЕДНЕГО И ПОЗДНЕГО МЕЛА ПО ГЕОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

За последние 30 лет было предложено множество глобальных и региональных палеоклиматических реконструкций для мелового периода. Они составлялись для всего периода в целом [Frakes, 1979], для его ранней и поздней эпох [Чумаков, 1984; Красилов, 1985; Ясаманов, 1985; Wolfe, Upchurch, 1987; Ронов и др., 1989; Hallam, 1985; Буко и др., 2004; и др.] или по некоторым векам и группам веков [Ронов, Балуховский, 1981; Hallam, 1985; Борзенкова, 1992; Hart, 2000; Skelton et al., 2003]. Перечисленные реконструкции, сделанные разными методами, выявили большое своеобразие меловых климатов: отсутствие сколько-нибудь заметных постоянных ледниковых областей на Земле, широкое развитие лесов в ее полярных и заполярных районах, существование весьма теплого (“субтропического”) климата в пределах почти всех средних палеоширот, развитие обширных аридных областей, занимавших в раннем мелу почти весь межтропический пояс и значительную часть средних палеоширот, отсутствие или сильную редукцию экваториальных гумидных поясов.

Наиболее полные и детальные представления о среднемеловом климате и климатическим поясам для алтского, альбского, сеноманского и туронского веков мела приводятся в работе Н.М. Чумакова и др. [1995]. Она была подготовлена в рамках проекта “Теплая биосфера”, которым руководил Н.М. Чумаков и в котором участвовали многие геологи и палеонтологи [Климат..., 2004]. В результате этого проекта впервые удалось построить глобальные палеоклиматические карты (реконструкции климатической зональности) для всех веков мелового периода на мобилистской основе, базирующиеся на распределении на земной поверхности геологических – литологических, палеонтологических, палеоботанических – индикаторов древних климатов. В создании этих карт принимали участие Н.М. Чумаков, М.А. Жарков, М.П. Долуденко, Е.Л. Лебедев, А.Г. Пономаренко, Н.Н. Каландадзе, А.С. Раутиан, а также автор данной монографии. Средний мел был, по-видимому, одной из самых теплых эпох в течение последней термоэры, а возможно и всего фанерозоя, за которой последовало общее медленное похолодание, осложнявшееся климатическими максимумами и минимумами второго порядка [Чумаков, 1995]. В настоящей главе рассматриваются климатические пояса альба–турона по цитированным выше публикациям Н.М. Чумакова с соавторами [1995; Климат..., 2004]. Кроме этого, дополнительные сведения о позднемеловом

климате высоких и средних широт Северного полушария взяты из ряда других публикаций, цитируемых в тексте.

Особое внимание в данной главе уделено характеристике средне-позднемелового климата высоких широт Северного полушария (преимущественно Северной Пацифики). Высокие широты являются областями, наиболее чувствительными к климатическим изменениям, поэтому они ярче других поясов отражают состояние климатической системы Земли и представляют особый интерес для понимания специфики и динамики меловых климатов. Кроме того, палеоботанические данные играют едва ли не ведущую роль в реконструкции высокоширотных климатов мелового периода [Герман, 1994].

Географической основой для палеоклиматической схемы сеноманского века, приводимой в настоящей главе (см.: [Чумаков и др., 1995; Климат..., 2004]), послужили мобилистские реконструкции положения континентов, которые были сделаны по палеомагнитным и тектоническим данным [Ваггон, 1987; Funnel, 1990; Филатова, 1995; и др.], а также литолого-палеогеографические карты [Жарков и др., 1995, 1998а, б, 2004]. В целом, эти реконструкции и карты достаточно хорошо согласуются с большинством имеющихся в настоящее время геологических и палеонтологических данных, хотя в некоторых отношениях существенно расходятся с палеозоогеографическими построениями по наземным тетраподам [Каландадзе, Раутиан, 1992]. Причины этих расхождений заслуживают специального рассмотрения, выходящего за рамки данной работы и компетенции автора.

На палеоклиматическую схему были нанесены контуры современной и древней суши, краевые вулканические пояса, местоположения главных литологических и палеонтологических индикаторов климата, а также некоторые климатически значимые элементы биogeографического районирования. Размещение индикаторов климата дано по материалам цитируемой статьи [Чумаков и др., 1995] и другим литературным данным [Чумаков, 2004; Жарков и др., 1995, 2004; Цеховский и др., 1995]. Из-за разреженности местонахождений индикаторов климата схемы местами характеризуются значительными пространственными интерполяциями, а в других случаях, из-за обилия индикаторов и мелкого масштаба реконструкций, существенно генерализованы. Недостаточная биостратиграфическая изученность разрезов нередко обусловливает необходимость временных интерполяций. Наибольшую трудность, как обычно, представляет недостаточное расчленение многих разрезов, особенно континентальных. Подобные разрезы приходится подразделять на ярусы условно или показывать относящиеся к ним индикаторы.

ры на обеих смежных схемах. В связи с мелким масштабом и отмеченными трудностями схемы отражают лишь самые главные черты среднемелового климата – положение и характеристики климатических поясов.

3.2.1. Высокоширотные гумидные умеренные пояса

В интервале палеоширот 60°–85° меловые отложения известны, стратиграфически и палеоклиматически охарактеризованы в нескольких регионах: на севере Северной Америки [Wolfe, Upchurch, 1987, 1989; Spicer, Parrish, 1990а, в], на северо-востоке Азии [Krassilov, 1975, 1989; Красилов, 1979; Найдин и др., 1986; Лебедев, 1987; Вахрамеев, 1988; Герман, Лебедев, 1991; Герман, 1993, 1994; Негман, 1994; Захаров, Борискина, Попов, 2001; Захаров, Игнатьев и др., 2001; Ю.Д. Захаров и др., 2002; Zakharov et al., 1999; и др.], Свальбарде [Pickton, 1981; Arthus, 1991; и др.], в Южном океане [Крашенинников, Басов, 1985], на Антарктическом полуострове, в Южной Австралии и Новой Зеландии [Douglas, Williams, 1982; Francis, 1986; Frakes, Francis, 1988, 1992; Kennedy, 1996; Kennedy et al., 2002; Parrish et al., 1998; Spicer, Corfield, 1992; Ditchfield et al., 1994; и др.].

Судя по многим признакам, в этих регионах в течение среднемеловой эпохи располагались пояса с умеренным гумидным климатом (рис. 13, см. цв. вкл.). Собственно ледниковые отложения и следы многолетний мерзлоты здесь не обнаружены [Эпштейн, 1977; Чумаков, 1981], а эпизодическое появление ледово-морских отложений (верхний апт – нижний альб Шпицбергена, апт–альб Австралии) свидетельствует не об оледенениях, а о кратковременных похолоданиях, которые лишь иногда и местами приводили к сезонным замерзаниям морей [Чумаков и др., 1995]. Недавно следы возможного ледового разноса были обнаружены в маастрихтских отложениях Чукотки (среднее течение р. Анадырь), что, вероятно, свидетельствует о похолодании климата в указанное время [Ahlberg et al., 2002].

В высокоширотных шельфовых морях обоих полушарий накапливались существенно терригенные отложения [Жарков и др., 1995, 2004]. Иногда в них отмечаются глендониты, однако в среднемеловых полярных морях они формировались, по-видимому, лишь местами и тоже эпизодически. Это, подобно редким находкам ледово-морских отложений, говорит о преимущественно умеренных температурах морей. Такой вывод согласуется с мнением палеозоогеографов о том, что моря северного высокоширотного пояса (относимые обычно к Бореальному палеогеографическому царству или Аркто-Бореальной области этого царст-

ва) были в сёредине мела населены моллюсками, “дублирующими тетические биоценозы”, и были лишь немногим менее разнообразными, чем последние [Найдин и др., 1986]. Как отмечают В.А. Захаров и др. [2002, 2003; Захаров, 2002], мезозойская морская и наземная биоты Арктики свидетельствуют об “устойчивом относительно теплом, близком к современному субтропическому климате”.

О гумидном умеренном характере климата северного высококоширотного пояса говорит широкое развитие здесь угленосных отложений [Krassilov, 1992; Чумаков и др., 1995]. Помимо многочисленных местонахождений углей, об этом свидетельствуют их огромные запасы в заполярных и приполярных меловых угленосных бассейнах. Ресурсы верхнемелового бассейна р. Колвилл на северном побережье Аляски оцениваются в $2,5 \cdot 10^{12}$ т высококачественных углей [Spicer et al., 1992], что составляет около $\frac{1}{3}$ всех современных запасов угля в США (R. Spicer, устное сообщение, 1992 г.). Тонкие линзовидные прослои ископаемого древесного угля (фюзинита), отмеченные в некоторых каменных углях Северной Аляски, свидетельствуют, по мнению ряда исследователей, о довольно частых, но, по-видимому, небольших по масштабам древних лесных пожарах [Spicer et al., 1993]. Б.А. Сальников и др. [1990] выделяют несколько эпох угленакопления в позднем мелу Северо-Западной Пацифики, приходящихся на поздний альб – сеноман, поздний турон – сантон, ранний кампан и поздний маастрихт. На севере Аляски значительная угленосность наблюдается в позднеальбских–сеноманских отложениях и меньшая – в конце кампана – маастрихте; ограниченное угленакопление отмечается также в коньяке [Spicer et al., 1992]. Меловые угленосные отложения известны также на севере Сибири [Гольберт, 1987], огромны запасы меловых углей и в Ленском угленосном бассейне. Следует отметить также, что в морских шельфовых бассейнах этого пояса иногда широко были распространены морские углеродсодержащие осадки (чёрные сланцы) [Чумаков и др., 1995; Жарков и др., 1995, 2004].

Теплоумеренный и гумидный характер климата северного высококоширотного пояса особенно хорошо подтверждается составом наземной растительности. В Северном полушарии в составе флор Сибирско-Канадской палеофлористической области [Вахрамеев, 1988] значительную роль играли влажные листо- и веткопадные хвойные леса с папоротниковым подлеском, с примесью гингковых, редких цикадовых, а с конца альба во все возрастающем количестве – также листопадных, в том числе широколиственных, покрытосеменных с преимущественно зубчатым краем листьев [Герман, 1994]. Г. Апчерч с соавторами [Upchurch



Рис. 11. Гипотетическая реконструкция основных морских течений (показаны стрелками) в Северном полушарии в позднем мелу; длина стрелок приблизительно соответствует относительной силе течения; палеогеография приведена для раннего маастрихта (по: [Ziegler, Rowley, 1997], с изменениями)

Буквами обозначены: AO – Арктический океан, HS – Гудзонов пролив, NPC – Северо-Пассатное течение, RS – Русский пролив, TS – пролив Тейхерта, TuS – Тургайский пролив, WIS – Западный внутренний пролив, WSB – Западно-Сибирский бассейн. Желтым цветом показана суши, голубым – мелководные морские бассейны, синим – глубоководные морские бассейны.

ва) были в сёредине мела населены моллюсками, “дублирующими тетические биоценозы”, и были лишь немногим менее разнообразными, чем последние [Найдин и др., 1986]. Как отмечают В.А. Захаров и др. [2002, 2003; Захаров, 2002], мезозойская морская и наземная биоты Арктики свидетельствуют об “устойчивом относительно теплом, близком к современному субтропическому климате”.

О гумидном умеренном характере климата северного высококоширотного пояса говорит широкое развитие здесь угленосных отложений [Krassilov, 1992; Чумаков и др., 1995]. Помимо многочисленных местонахождений углей, об этом свидетельствуют их огромные запасы в заполярных и приполярных меловых угленосных бассейнах. Ресурсы верхнемелового бассейна р. Колвилл на северном побережье Аляски оцениваются в $2,5 \cdot 10^{12}$ т высококачественных углей [Spicer et al., 1992], что составляет около $\frac{1}{3}$ всех современных запасов угля в США (R. Spicer, устное сообщение, 1992 г.). Тонкие линзовидные прослои ископаемого древесного угля (фюзинита), отмеченные в некоторых каменных углях Северной Аляски, свидетельствуют, по мнению ряда исследователей, о довольно частых, но, по-видимому, небольших по масштабам древних лесных пожарах [Spicer et al., 1993]. Б.А. Сальников и др. [1990] выделяют несколько эпох угленакопления в позднем мелу Северо-Западной Пацифики, приходящихся на поздний альб – сеноман, поздний турон – сантон, ранний кампан и поздний маастрихт. На севере Аляски значительная угленосность наблюдается в позднеальбских–сеноманских отложениях и меньшая – в конце кампана – маастрихте; ограниченное угленакопление отмечается также в конъяке [Spicer et al., 1992]. Меловые угленосные отложения известны также на севере Сибири [Гольберт, 1987], огромны запасы меловых углей и в Ленском угленосном бассейне. Следует отметить также, что в морских шельфовых бассейнах этого пояса иногда широко были распространены морские углеродсодержащие осадки (чёрные сланцы) [Чумаков и др., 1995; Жарков и др., 1995, 2004].

Теплоумеренный и гумидный характер климата северного высококоширотного пояса особенно хорошо подтверждается составом наземной растительности. В Северном полушарии в составе флор Сибирско-Канадской палеофлористической области [Вахрамеев, 1988] значительную роль играли влажные листо- и веткопадные хвойные леса с папоротниковым подлеском, с примесью гингковых, редких цикадовых, а с конца альба во все возрастающем количестве – также листопадных, в том числе широколиственных, покрытосеменных с преимущественно зубчатым краем листьев [Герман, 1994]. Г. Апчерч с соавторами [Upchurch

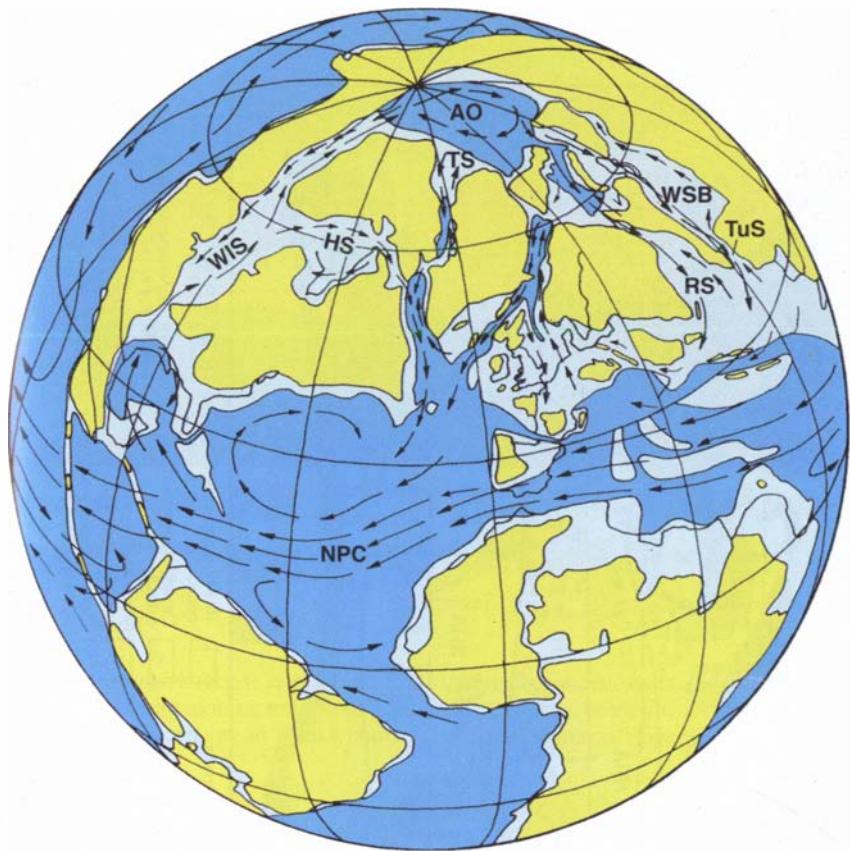
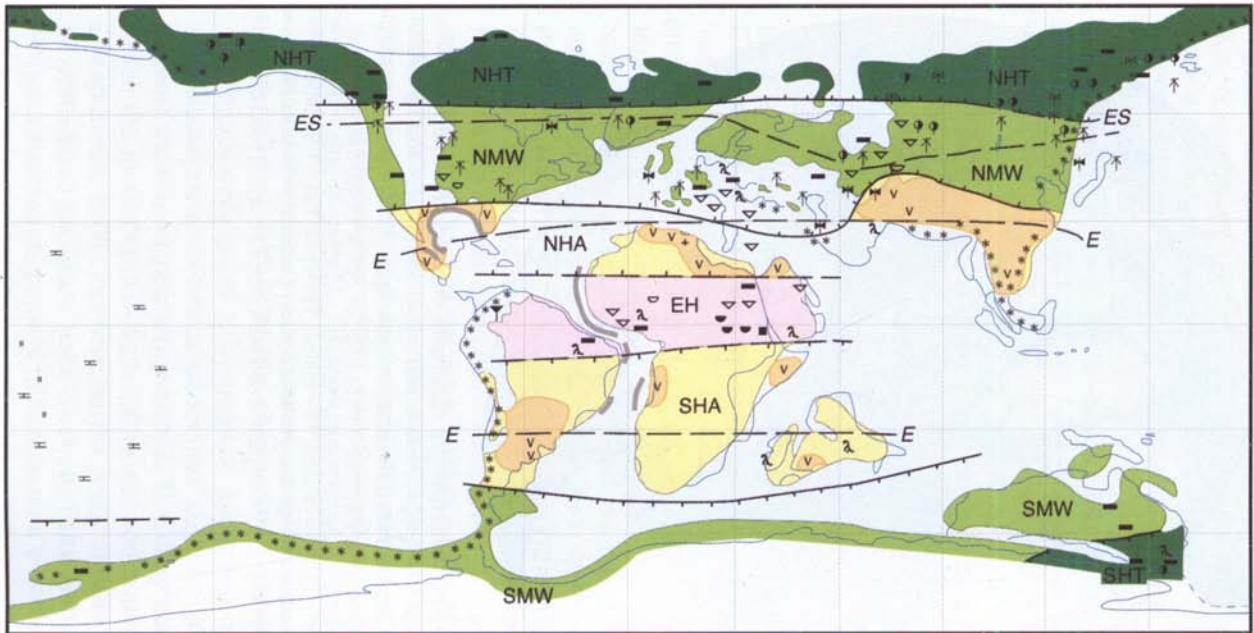


Рис. 11. Гипотетическая реконструкция основных морских течений (показаны стрелками) в Северном полушарии в позднем мелу; длина стрелок приблизительно соответствует относительной силе течения; палеогеография приведена для раннего маастрихта (по: [Ziegler, Rowley, 1997], с изменениями)

Буквами обозначены: AO – Арктический океан, HS – Гудзонов пролив, NPC – Северо-Пассатное течение, RS – Русский пролив, TS – пролив Тейхерта, TuS – Тургайский пролив, WIS – Западный внутренний пролив, WSB – Западно-Сибирский бассейн. Желтым цветом показана суша, голубым – мелководные морские бассейны, синим – глубоководные морские бассейны



• Умеренно теплолюбивая
растительность

† Теплолюбивая растительность

▽ Термофильная растительность
дождевых лесов

■ Умеренно теплолюбивые
насекомые

+/- Теплолюбивые насекомые

○ Местонахождения остатков
динозавров

\-\- Барьерные рифы

— Каменные угли и лигниты

□ Бокситы осадочные и латеритные (а),
кварц-каолинитовые
породы (б), каолинитовые осадоч-
ные и каолинитовые коры вы-
ветривания (в)

△ Гипсы и ангидриты (v),
галит и другие соли (+)

* * Пелагические кремнистые
осадки

— Пелагические известковые
осадки

■ Железные руды прибрежно-
морские, оолитовые

* * Горные краевые и островные
вулканические поиски

— — Границы климатических
поясов (а) и главных
фитохорий (б)

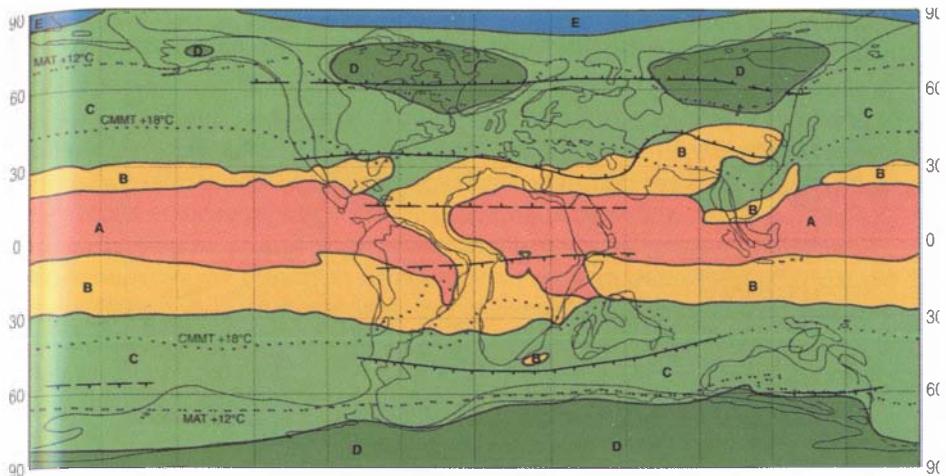
— Эвапоритовые пояса и
области

— Высокоширотный умеренный
гумидный пояс

— Среднеширотный тёплый
гумидный пояс

— Аридный жаркий пояс

— Экваториальный гумидный



Типы климата

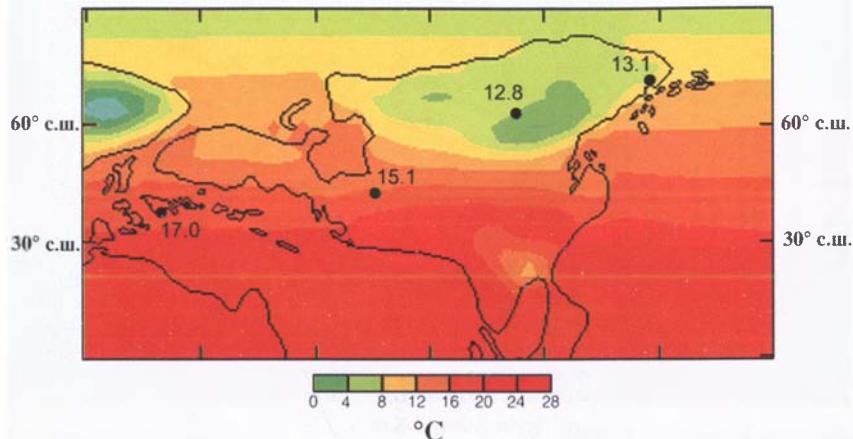
A	Тропический гумидный	C	Теплоумеренный гумидный	Изотерма СММТ +18°C
B	Сухой	D	Холодноумеренный гумидный	Изотерма МАТ +12°C
E	Полярный			—	Климатические границы по геологическим данным

Рис. 18. Климатические пояса начала позднего мела (сеноманский век) по упрощенной классификации климатов Кеппена, основанные на предсказаниях модели общей атмосферной циркуляции (с использованием моделей: [Valdes et al., 1999])

Рис. 13. Палеоклиматическая схема сеноманского века (по: [Чумаков и др., 1995; Чумаков, 2004], с изменениями)

Буквами обозначены: венчие границы главных фитохорий (см. рис. 12): Е – Экваториальной области, ES – Европейско-Синийской области; климатические пояса: NHT, SHT – северный и южный высокосиротные умеренные гумидные, NMW, SMW – северный и южный среднеширотные теплые гумидные, NHA, SHA – северный и южный жаркие аридные, EH – экваториальный гумидный

Среднегодовая температура в сеномане Евразии



Среднегодовое количество осадков в сеномане Евразии

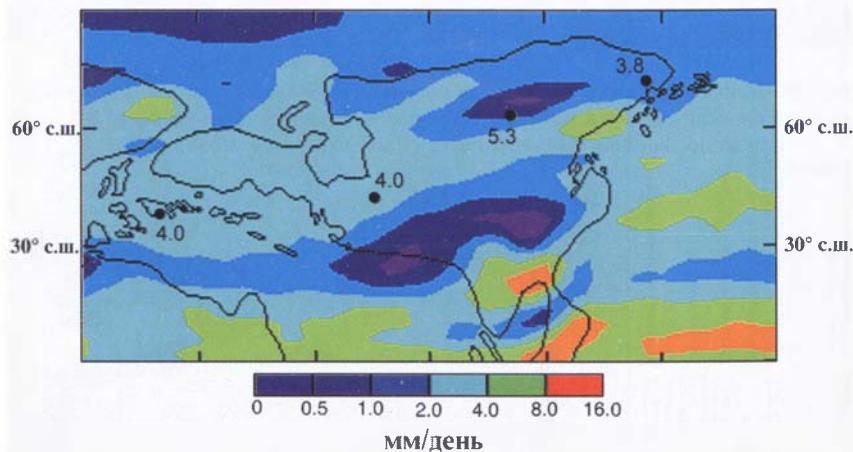


Рис. 19. Сравнение рассчитанных по методике CLAMP среднегодовой температуры и среднегодового количества осадков в сеномане Евразии (точки и цифры на картах) с таковыми параметрами, предсказываемыми моделью общей атмосферной циркуляции (с использованием модели: [Valdes et al., 1999]) для сеномана (карты); точками показаны местонахождения следующих ископаемых флор (с запада на восток): перуцкой, теректы-сай, вилюйской, гребенкинской

et al., 1999] дает этой растительности название “полярные листопадные леса”. Типично субтропические таксоны (древовидные папоротники, панданусы, пальмы и др.) и растения с ксероморфными признаками (узкие и жесткие листья, толстая кутикула, опущенность листьев и др.) здесь отсутствуют. Редко встречающиеся ложные кольца прироста в ископаемых стволовах деревьев, большая относительная ширина и крупные поперечные сечения трахеид у колец ранней (весенне-раннелетней) древесины из альба–сеномана Северной Аляски указывают на достаточное и равномерное увлажнение в течение вегетационного периода [Spicer et al., 1992]. По составу растительности В.А. Вахрамеев [1978, 1988] оценивает климат средне–позднемеловой Арктики как влажный умеренно теплый, соответствующий южной части современного умеренного пояса. Сохранение реликтовых мезофитных цикадофитов в позднем мелу на территории Северной Пацифики В.А. Вахрамеев [1978] связывает с влажным климатом и относительно теплыми зимами в этом регионе. Во внутренних континентальных районах Азии в составе растительности сенонского возраста (ископаемые растения из средней и верхней частей тимердяжской свиты Вилюйской впадины) цикадофиты отсутствуют, встречаются жестко- и мелколистные, возможно вечнозеленые (не опадавшие зимой), покрытосеменные и хвойные. Их присутствие, вероятно, указывает на более континентальный климат [Буданцев, 1979; Вахрамеев, 1988; Герман, 1994].

Расчеты температурных и влажностных климатических параметров северного высокосиротного пояса по методике CLAMP (см. выше) свидетельствуют о следующем. Все 14 проанализированные позднеальбские–коньякские флоры существовали в условиях теплоумеренного климата, однако, учитывая возможную ошибку расчетов, нельзя исключить, что две из них (арманская и пенжинская) отражают холодноумеренный климат (его относительно теплый вариант). Расчетная среднегодовая температура колеблется от 7,3 °C для турона Камчатки до 15,1 °C для сеномана Казахстана, температура наиболее холодного месяца варьирует от -2,0 °C для турона Камчатки до 9,7 °C для сеномана Казахстана, а наиболее теплого месяца – в менее широких пределах от 16,6 °C для турона о-ва Новая Сибирь до 21,7 °C для сеномана Казахстана (см. табл. 1, 2). Интересно, что даже наиболее северные флоры, существовавшие в высокой Арктике (пaleоширота от 76° до 82° с.ш.), отражают климат, по температурам классифицируемый как теплоумеренный. Следует подчеркнуть, что сеноманские флоры в целом существовали при более высоких температурах, чем позднеальбские и турон–коньякские. Все флоры отражают высокую влажность климата с количеством осадков, су-

щественно превышающим предел засушливости. Среднемесячное количество осадков за вегетационный период колеблется от 94 до 156 мм, причем сезонность увлажнения выражена слабо для всех флор (см. табл. 1, 2). Таким образом, расчетные климатические параметры говорят о том, что проанализированные позднеальбские–коньякские флоры существовали в условиях преимущественно теплоумеренного температурного режима при более или менее равномерном высоком увлажнении в течение года без выраженного сухого периода.

По составу позднемеловой флоры Анадырско-Корякского субрегиона ранее автором были намечены относительные температурные изменения: теплый климат в конце альба – сеномане сменился похолоданием в туроне и коньяке, причем максимум этого похолодания, видимо, приходился на турон; вслед за этим последовали: значительное потепление в сантоне и раннем кампане с максимумом, вероятно, в сантонском веке и похолодание к концу мелового периода [Герман, 1993, 1994]. По данным Дж. Пэрриш и Р.Э. Спайсера [Partrish, Spicer, 1988a, b; Spicer et al., 1992], основанным на изучении ископаемых листьев, древесины, спор и пыльцы из верхнемеловых отложений Северной Аляски, в конце альба и в сеномане среднегодовая температура здесь была около 10 °С, в коньяке она возросла приблизительно на 2–3 °С, а в кампане–маастрихте снизилась примерно до 2–8 °С; климат в кампане–маастрихте мог быть несколько более сухим, чем в конце альба и в сеномане. Интересно отметить, что приведенные качественные и приблизительные количественные оценки температур неплохо согласуются с полученными позже с использованием CLAMP расчетами.

Для верхнемеловых отложений средних и высоких широт Сибири были проанализированы палеотемпературы, определенные при изучении изотопов биогенных карбонатов, а также относительные изменения температуры и влажности, реконструируемые по палеоэкологии морских беспозвоночных, палеоботаническим и литологическим данным [Zakharov et al., 1992; Захаров, 2002]. Для позднего мела устанавливается три теплых эпизода: в конце сеномана, в среднем сантоне и в конце кампана – раннем маастрихте, которые фиксируются по максимумам таксономического разнообразия беспозвоночных, эпизодам карбонатной седиментации вплоть до 65° с.ш. (в раннем маастрихте) и инвазиям в арктические моря тетических групп фауны. Согласно изотопно-кислородному анализу, в конце раннего маастрихта среднегодовые температуры вод были +15 °С. В конце маастрихта по сокращению таксономического разнообразия морской фауны, а также спор и пыльцы, намечается понижение температуры [Захаров, 2002].

Результаты изотопно-кислородных исследований ранне- и позднемеловых двустворок, скафопод, аммоидей, брахиопод и некоторых других беспозвоночных Пенжинской губы (Северо-Западная Камчатка) и Южной Аляски позволили установить температурные изменения в высоких широтах меловой Северной Пацифики [Ю.Д. Захаров и др., 2002]. Температурные максимумы были установлены в раннем барреме ($24,5^{\circ}\text{C}$), раннем апте – раннем альбе ($18,4$ – $25,9^{\circ}\text{C}$), позднем сеномане ($20,8$ – $23,3^{\circ}\text{C}$) и позднем кампане ($20,6$ – $26,1^{\circ}\text{C}$). Температуры в готериве были $21,0$ – $21,3^{\circ}\text{C}$, в начале кампана – $22,4^{\circ}\text{C}$. Туровские палеотемпературы в $14,1$ – $16,3^{\circ}\text{C}$ были рассчитаны по изотопно-кислородным исследованиям аммонита из Корякского нагорья (бассейн р. Пахача) [Захаров, Игнатьев и др., 2001; Zakharov et al., 1999]. В начале маастрихта реконструируется резкое понижение температуры вод мелководных морских бассейнов в высоких широтах Северной Пацифики до $10,2$ – $16,9^{\circ}\text{C}$ [Ю.Д. Захаров и др., 2002]. Кроме этого, по изотопно-кислородным данным можно предположить гумидизацию климата высоких широт Арктики в туровском веке и связанное с этим опреснение поверхностных вод приполярных акваторий [Ю.Д. Захаров и др., 2002].

В последние годы представления о целиком теплоумеренном характере растительности Сибирско-Канадской области были подвергнуты пересмотру и в северной части области эта растительность была классифицирована как холодноумеренная [Красильников, 1985; Spicer, Parrish, 1986; Spicer, Corfield, 1992; Spicer et al., 1992; 1993; Willis, McElwain, 2002], т.е. существовавшая в климате, температура наиболее холодного месяца которого ниже -3°C , а наиболее теплого – выше 10°C . Однако количественные оценки температур по физиономии листьев растений (CLAMP-анализ), как говорилось выше, свидетельствуют в пользу преимущественно теплоумеренного климата позднемеловой Арктики. О распространении сравнительно теплого климата в высоких северных пале широтах свидетельствуют, кроме того, находки в среднемеловых отложениях на севере Азии (пале широты 70° – 75° с.ш.) комплексов насекомых умеренно теплолюбивого облика, а в альбе Северной Аляски (пале широты 70° – 85° с.ш.) – остатков крупных динозавров [Чумаков и др., 1995]. Можно, конечно, предположить, что эта сравнительно теплолюбивая фауна проникла в высокие широты эпизодически, сезонно или в моменты наибольшего потепления климата. Однако незначительное развитие в этом поясе ледово-морских отложений и приведенные выше количественные оценки палеотемператур скорее говорят об обратном, о преобладании здесь теплоумеренного климата и лишь эпизодическом проявлении холодноумеренного [Чумаков и др., 1995], когда в более

холодные интервалы среднего–позднего мела среднегодовые температуры могли, по-видимому, понижаться на 5 °С и более [Лебедев, 1993], а в зимнее время – ниже нулевой отметки; едва ли, однако, можно предположить, что отрицательные температуры держались в течение недель или месяцев. Сказанное хорошо согласуется с результатами CLAMP и более ранними качественными оценками по флоре климата северного высокотропного пояса [Вахрамеев, 1978, 1988].

Вопрос о зимних температурах в меловом Заполярье представляется, между тем, весьма важным в связи с находками крупных растительноядных и хищных динозавров на Северной Аляске [Brouwers et al., 1987; Clemens, Nelms, 1993], в Северо-Восточной Азии [Несов, 1995; Несов, Головнева, 1990] и в Южной Австралии [Rich et al., 1988; Константин и др., 1999]. Хотя перечисленные местонахождения динозавров относятся главным образом к кампанскому–маастрихтскому ярусам, находки “полярных” динозавров отмечены также и в альбе [Несов, 1995, 1997; Константин и др., 1999], поэтому данная проблема является общей и для среднего и позднего мела.

Вопрос состоит в том: могли ли динозавры быть постоянными обитателями Заполярья и, если да, как они могли переносить длительные полярные ночи и низкие, иногда отрицательные, температуры? Одни сторонники “оседлости” динозавров предполагают, что полярные зимы в меловой период были достаточно теплыми [Несов, Головнева, 1990; Несов, 1992, 1995] и зимой температура могла снижаться лишь до 0 °С или до величин, близких к нулевым, другие – что “полярные” динозавры были теплокровными животными [Несов, Головнева, 1990; Clemens, Nelms, 1993; Константин и др., 1999], что позволяло им существовать в относительно холодные зимние периоды. Вместе с тем, ряд исследователей полагают, что “полярные” динозавры вели кочевой или полукочевой образ жизни и совершали дальние миграции [Currie, 1989; Чумаков и др., 1995]. В Северной Америке в меловой период прекрасными путями для таких миграций могли быть берега меридионального Западного Внутреннего пролива (залива), а в Австралии – берега морского бассейна Эроманга [Чумаков и др., 1995].

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

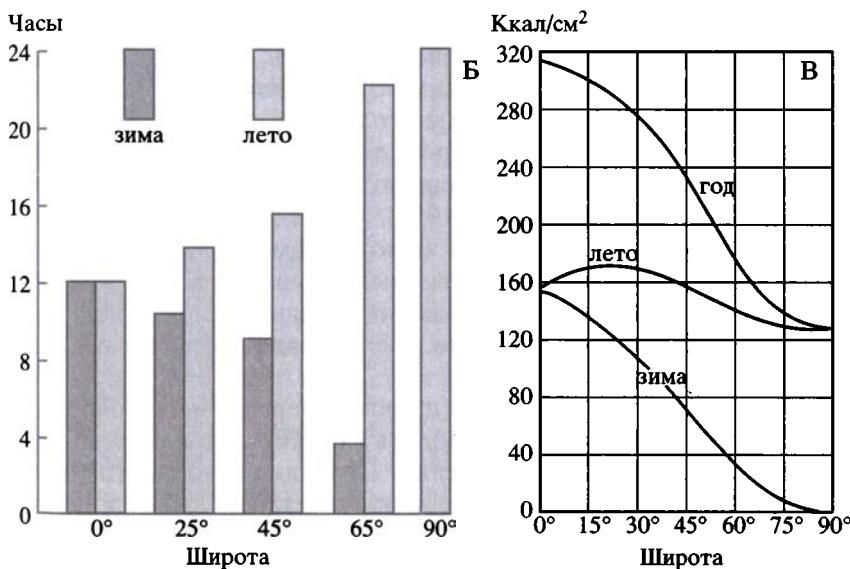
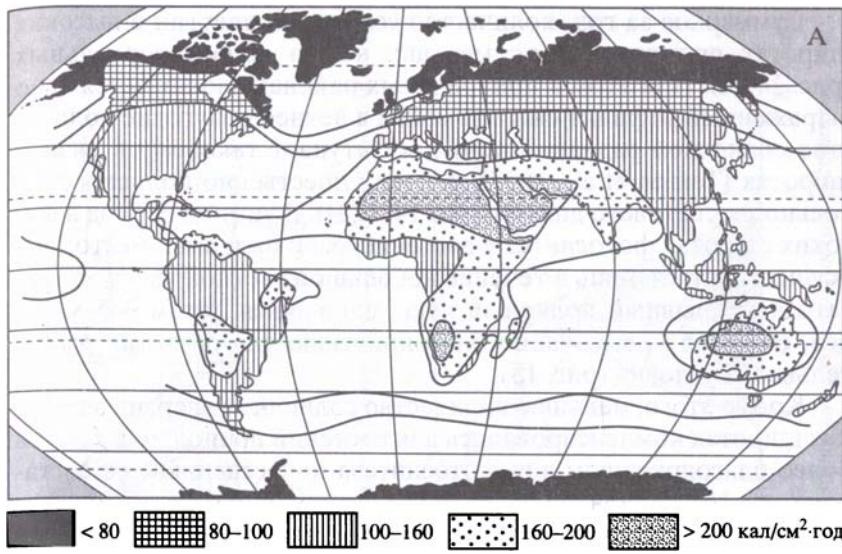


Рис. 14. Солнечная радиация на различных широтах

А – годичная солнечная радиация, 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 суммарный за год (по: [Хромов, 1968])

Суммарное за год количество солнечной энергии в высоких широтах примерно вдвое меньше, чем в приэкваториальных (рис. 14, 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. 14, 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 месяцев, создавал чрезвычайно благоприятные для развития растительности условия (рис. 15).

Кроме этого, меньшее количество солнечной энергии в высоких широтах компенсировалось для растений приполярных лесов более благоприятным для фотосинтеза качественным ее составом (рис. 16): солнечная радиация в высоких широтах отличается относительно большим содержанием рассеянного света, который лучше, чем прямой свет, используется растениями и поглощается ими почти полностью [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 пары, газы, пылевые частицы) также, вероятно, увеличивали рассеяние солнечного света.

Неизбежное в заполярных широтах чередование полярных ночей и дней должно было приводить к резкой сезонности климата средне-позднемеловой Арктики. Признаки сезонности мелового высокоширотного климата хорошо устанавливаются по палеоботаническим данным: листопадности растений и структуре древесины.

Большая часть растений, населявших в среднем и позднем мелу территории современной Северо-Восточной Азии и Аляски, как отмечалось выше, была листопадной, т.е. сбрасывала листву и/или облиственные побеги на неблагоприятный (из-за недостатка света и/или тепла) для роста период. Наличие во внутренних районах Азии (Вилюйская впадина) также мелко- и жестколистных покрытосеменных сенонского возраста вероятно отражает иную стратегию перезимовывания – без сбрасывания

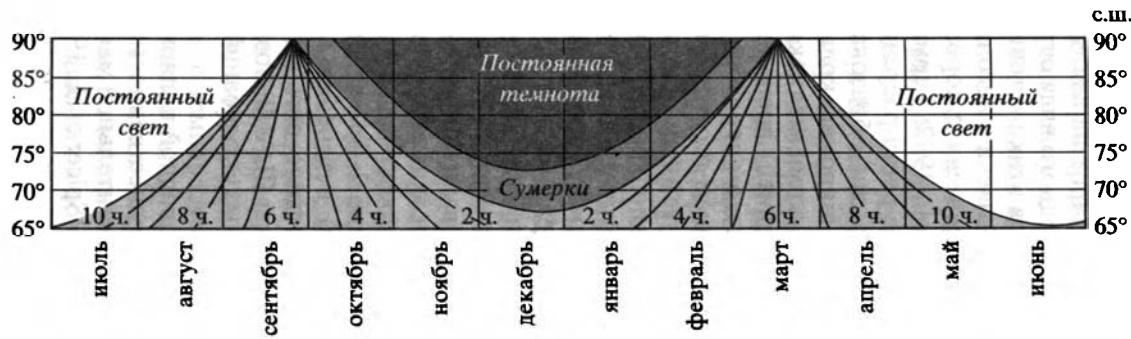


Рис. 15. Распределение светлого и темного времен суток в течение года в высоких широтах Северного полушария в настоящее время (по: [Anonymous..., 1978], с изменениями)



Рис. 16. Изменения в течение года количества прямой и рассеянной солнечной радиации на разных широтах (по: [Шенников, 1950], с дополнениями)

листьев. Последние при этом неизбежно должны были приобретать ксероморфные признаки, предотвращающие чрезмерную потерю влаги в зимний период и снижающие зимний метаболизм. Кроме того, автором высказывалось предположение [Негман, 1993; Герман, 1994], что характерная для крупнолистных платанообразных среднего–позднего мела высоких широт вариабельность размеров листовой пластинки в пределах одного вида отражает сезонный характер роста годичных побегов этих растений.

На территории Северо-Восточной Азии и Аляски многочисленны находки позднемеловых ископаемых древесин с хорошо выраженнымми годичными кольцами [Spicer et al., 1992; Герман, 1994], свидетельствующие о сезонном характере роста растений. Ранняя древесина в образцах с Северной Аляски образована сравнительно крупными клетками и слагает широкие кольца прироста, которые очень резко сменяются тонкими мелкоклеточными кольцами поздней (позднелетней–осенней) древесины [Spicer, Corfield, 1992]. Это свидетельствует о резком переходе от благоприятных условий роста к неблагоприятным и о том, что смена теплых и светлых сезонов холодными и темными была в позднем мелу столь же быстрой, как сейчас в Заполярье: изменение светового режима (продолжительности светового дня) в высоких широтах (75 – 85° с.ш.) от “летнего” к “зимнему” происходит в настоящее время в течение нескольких недель (см. рис. 15). Сказанное подтверждает, что наклон земной оси был в позднемеловое время аналогичным современному [Spicer, Parrish, 1990a, b; Spicer, Негман, 1996] и, следовательно, существовали большие сезонные колебания солнечной инсоляции. В высоких широтах в течение продолжительного зимнего сезона, сопровождавшегося полным отсутствием солнечного света в течение 2–4 месяцев и его явно выраженным недостатком (сумерки) в течение еще 1,5–3 месяцев (см. рис. 15), неизбежно происходило остывание земной поверхности и воздуха, причем результаты CLAMP позволяют оценить размах сезонных температурных колебаний в 15–20 °C.

Резкий переход от полярного дня к более холодной полярной ночи снижал процессы биологической (преимущественно микробной) и химической деструкции отмершей растительной массы и способствовал ее сохранности и захоронению [Spicer et al., 1992; Герман, 1994]. Последнее, наряду с большой продуктивностью растительного покрова, могло обусловливать интенсивное угленакопление и возникновение грандиозных залежей угля в среднемеловом Заполярье. Можно, кроме того, предположить, что эволюционно относительно молодые растительные сообщества высоких широт, не отличавшиеся высоким видовым разнообразием,

обладали относительно простой структурой и, следовательно, 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”.

В средних и высоких палеоширотах Южного полушария таксономический состав среднемеловой флоры был иным, чем в Арктике: преобладали подокарповые и араукариевые хвойные, а среди покрытосеменных – *Nothofagus*, известный по остаткам листьев и пыльцы (Австралийская фитогеографическая область [Вахрамеев, 1988]). В оценках средне-позднемелового климата этой области между исследователями тоже существуют некоторые расхождения. В.А. Вахрамеев [1988] целиком отнес Австралийскую область к субтропикам, К.Дж. Виллис и Дж.К. МакЭлвайн [Willis, McElwain, 2002] – почти полностью к теплоумеренному климату, а центральную часть Антарктики – к холодноумеренному (для маастрихта), а В.А. Красилов [1985] и Р.Э. Спайсер и Р.М. Корфильд [Spicer, Corfield, 1992] рассматривают ее южную часть, соответственно, как область умеренного или холодноумеренного климата. Для сеноманской флоры Кларенс Новой Зеландии нами были рассчитаны по методике CLAMP следующие параметры (см. табл. 1): среднегодовая температура 15,5 °C, температура наиболее теплого месяца 25,7 °C, наиболее холодного месяца 5,8 °C, количество осадков за вегетационный период 1857 мм, среднемесячное количество осадков за вегетационный период 192 мм при незначительной сезонности увлажнения. Следовательно, флора Кларенс росла в климате, по классификации Кеппена отвечающем влажному теплоумеренному с жарким летом (климат Ca [Хромов, 1968; Philip's School Atlas, 2002]). В модифицированной классификации Кеппена [The Times Atlas..., 1999] этот климат определяется как субтропический гумидный: влажный климат с мягкой зимой и жарким летом, с температурой наиболее холодного месяца от 0° до 18 °C и наиболее теплого месяца выше 22 °C.

Растительность Южной Австралии характеризовалась хвойными, по-видимому, несомкнутыми лесами с доминированием подокарповых и араукариевых. Среди них встречались и листопадные и, вероятно, вечнозеленые мелколистные, с толстой кутикулой формы, что, возможно, указывает на сравнительно низкие температуры или на некоторую сухость климата, т.е. на большую, чем в других высоких южных широтах, его континентальность [Spicer, Corfield, 1992]. Вероятно, более правильным является предположение о более холодных зимах [Константин и др.,

1999], так как достаточно широкое распространение каменных углей, обилие папоротников и низкое содержание пыльцы *Classopolis* [Вахрамеев, 1988] свидетельствуют о том, что климат в Южной Австралии оставался гумидным. О равномерной влажности говорит и достаточно устойчивая толщина колец прироста ископаемой древесины [Frakes, Francis, 1990]. В среднемеловых отложениях здесь известны, с одной стороны, теплолюбивые древовидные папоротники, цикадофиты и многочисленные остатки динозавров [Константин и др., 1999], а с другой – стволы деревьев с ярко выраженными годичными кольцами [Вахрамеев, 1988], комплексы умеренно теплолюбивых насекомых и ледово-морские отложения [Frakes, Francis, 1988, 1992]. Это дает основание думать, что в течение рассматриваемой эпохи климат Южной Австралии колебался от весьма теплого умеренного до умеренно холодного. Существование южного высокоширотного умеренного пояса в этом районе намечается для апта по находкам умеренно теплых насекомых, а для альба – по ледово-морским отложениям. Изучение колец прироста ископаемых стволов деревьев из бассейна Ероманга Южной Австралии позволяет различить присутствие двух популяций деревьев, росших в несколько различных климатических условиях: в более холодных, подобных тем, в которых растут современные леса умеренно холодной зоны на западных склонах Южных Анд и севере Огненной Земли, и в более теплых, подобных тем, в которых растут современные леса умеренно теплой зоны на юге Новой Зеландии и Тасмании [Frakes, Francis, 1990]. Исходя из вышеуказанного, средне-позднемеловой климат Южной Австралии в целом можно классифицировать, вслед за В.А. Красиловым [1985], как умеренный, хотя нельзя исключать того, что во время глобального сеноманского потепления он становился более теплым, приближаясь к наиболее теплому варианту теплоумеренного или субтропическому.

Для других участков северной периферии Восточной Гондваны (Антарктический полуостров, Новая Зеландия) были характерны более влажные листопадные леса, которые, по-видимому, можно считать южными аналогами высокоширотных приморских лесов Арктики [Kelly, Moncrieff, 1992; Spicer, Corfield, 1992; Kennedy, 1996; Parrish et al., 1998; Kennedy et al., 2002]. Видимо, зимы здесь были менее холодными, чем в Южной Австралии. Для апта–сеномана по раковинам моллюсков с п-ова Росса (Антарктический полуостров) изотопным кислородным методом были получены среднегодовые палеотемпературы 12°C [Ditchfield et al., 1994]; расчетные палеоклиматические параметры для сеноманской флоры Кларенс Новой Зеландии по методике CLAMP приводятся выше.

Приведенные выше оценки палеоклимата северного и южного высокоширотных поясов относятся не к самым высоким широтам. Участки земной коры, находившиеся в течение мелового периода непосредственно на полюсах и вблизи них, сейчас скрыты под водами Северного Ледовитого океана или под ледниковым покровом Антарктиды и недоступны для наблюдений. Судить о существовавших там в мелу климатических условиях можно только путем экстраполяции данных по смежным, несколько более низким палеоширотам. Так как меридиональные градиенты большинства климатических параметров в высоких широтах возрастают довольно постепенно, такие экстраполяции представляются допустимыми. Исходя из этого, резонно предполагать, что в северном и южном приполярных районах мог преобладать умеренно холодный климат, а субарктический и полярный климаты (климаты Dc, Dd и E, по классификации Кеппена) на позднемеловой Земле отсутствовали.

Таким образом, в высоких широтах обоих полушарий на протяжении среднего и позднего мела преобладал климат, который по области его распространения – в интервале палеоширот 60° – 85° – (см. рис. 13), температурам и влажности можно назвать высокоширотным гумидным умеренным [Герман, 1994], а соответствующие ему палеоклиматические пояса – высокоширотными умеренными гумидными поясами [Чумаков и др., 1995]. Их спецификой были расположение в значительно более высоких широтах, большая световая и связанная с ней температурная сезонность, а также частые колебания климата от умеренно холодного до умеренно теплого. Последнее обусловлено большой чувствительностью заполярных областей к климатическим изменениям. В пределах высокоширотных умеренных поясов умеренно теплый климат, по-видимому, преобладал, особенно во внешних приполярных зонах, а умеренно холодный был обычен в более высоких широтах и вблизи полюсов.

В высокоширотных умеренных поясах существовали необычные, не известные ныне, экологические условия. Летний период, длившийся 3–5 месяцев, достаточно теплый и влажный, характеризовался продолжительным в течение суток (а в Заполярье – круглосуточным), сравнительно слабым и преимущественно рассеянным солнечным освещением, благоприятным для буйного развития растительности. Она обеспечивала обильным кормом крупных травоядных динозавров и создавала им хорошие условия для выращивания молодняка. Растительные сообщества высоких широт обладали большой продуктивностью и из-за относительно простой структуры и сравнительно низкого видового разнообразия, по-видимому, характеризовались высоким произ-

водством мортмассы. Резкий переход к более холодной полярной ночи снижал процессы биологической и химической деструкции отмершей растительной массы и способствовал ее захоронению, что, видимо, обусловило интенсивное угленакопление и возникновение грандиозных залежей угля в среднемеловом Заполярье.

3.2.2. Среднеширотные гумидные теплые пояса

Климатические пояса, примыкавшие к высокосиротным умеренным и охватывавшие в основном средние широты (см. рис. 13), характеризовались в меловом периоде весьма теплым влажным климатом. На это указывают многочисленные литологические и палеонтологические климатические индикаторы. В Северном полушарии в пределах этого пояса на сухе были широко распространены сероцветные терригенные угленосные отложения, бокситы, каолиновые коры выветривания и продукты их переотложения, местонахождения которых преимущественно тяготели к приморским и приокеаническим районам. Реже здесь же формировались красноцветные бескарбонатные терригенные отложения.

В рассматриваемом поясе произрастала богатая теплолюбивая флора, в том числе беннеттитовые, цикадовые, с позднего альба – платанообразные и другие покрытосеменные, а с сенона – представители Агесасеae (пальмы) и Pandanaceae (*Pandanites*). Эту растительность В.А. Вахрамеев [1988] объединяет в Европейско-Сибирскую палеофлористическую область, отражающую, по его мнению, субтропическую фитоклиматическую зону. Г. Апчерч с соавторами [Upchurch et al., 1999] дает этой растительности название “субтропические широколистственные вечнозеленые леса”, тогда как другие исследователи [Willis, McElwain, 2002] считают ее теплоумеренной исходя главным образом из ее географического положения за пределами субтропиков.

В пределах Европейско-Сибирской области преобладали вечнозеленые и листопадные гумидные и семигумидные, возможно, сезонно влажные несомкнутые леса. В них были широко представлены хвойные Araucariaceae и Taxodiaceae, с подчиненным количеством древовидных папоротников и цикадовых, обладавших маноксилическими стволами, а также кустарниковые и возможно травянистые покрытосеменные, в том числе однодольные (пальмы, панданусы и др.) и многочисленные двудольные, часто обладавшие узкими цельнокрайними листьями [Вахрамеев, 1988; Красилов, 1985; Wolfe, Upchurch, 1987; Spicer et al., 1993; Kvaček, Dilcher, 2000; Herman, Kvaček, 2002a, b; Kvaček, Herman, 2002a, b]. В лесах обитали теплолюбивые насекомые и многочисленные,

особенно в конце раннего мела, динозавры. Исходя из очень широкого распространения бокситов в пределах этого пояса (в Западной Сибири вплоть до 60° с.ш.), некоторые исследователи полагают [Цеховский и др., 1995], что высокие среднегодовые температуры (не менее 20–22 °C) и значительная влажность были характерны для всего рассматриваемого пояса, вплоть до его северных границ.

По методике CLAMP нами были произведены расчеты температурных и влажностных климатических параметров для пяти центрально-европейских флор, произраставших в пределах северного среднеширотного пояса: трех сеноманского возраста и двух – сенонского (см. табл. 1, 3). Расчетная среднегодовая температура колеблется от 15,5°C для сезона Европы до 19,8°C для сеномана Чехии (тафофлора Мала Хухле), температура наиболее холодного месяца варьирует от 0,4°C для сезона Чехии до 10,6 °C для сеномана Мала Хухле, а наиболее теплого месяца – в менее широких пределах от 26,5°C для сеномана Чехии до 29,3°C для сезона Чехии. Интересно отметить, что сеноманские флоры существовали при более высоких среднегодовых температурах, чем сенонские, однако для последних был характерен больший диапазон изменения температур в течение года, достигший почти 30°C. Все флоры отражают высокую влажность климата с количеством осадков, превышающим предел засушливости: количество осадков за вегетационный период составляет 1554–2025 мм. Среднемесячное количество осадков за вегетационный период колеблется от 168 мм для сеномана Чехии до 204 мм для сеномана и сезона Чехии. Сезонность увлажнения выражена в целом слабо для всех флор, однако для тафофлор Мала Хухле (сеноман Чехии) и Грюнбах (ранний кампан Австрии) можно предположить наличие в течение года непродолжительного более сухого, но не аридного, периода (см. табл. 1, 3). Следовательно, все проанализированные флоры существовали в климате, который в модифицированной классификации Кеппена [The Times Atlas..., 1999] определяется как субтропический гумидный, а в классификации Кеппена носит название влажного теплоумеренного с жарким летом (климат Ca [Хромов, 1968; Philip's School Atlas, 2002]).

Изотопно-кислородные исследования раковин позднемеловых аммоноидей, иноцерамов и брахиопод, населявших мелководный бассейн Хоккайдо – Южный Сахалин, позволили выявить основные тенденции изменения температур в южной части Северо-Западной Пацифики [Zakharov et al., 1999; Захаров, Борискина, Попов, 2001; Захаров, Игнатьев и др., 2001]. Повышение температур в позднем туроне – раннем коньяке от 15,8°C до

17,5–18,0 °C сменилось резким похолоданием с пессимумом в самом начале сантона (8°C). Последующее потепление привело к максимальным температурам в начале позднего сантона (19,6°C) и начале позднего кампана (18,1°C): между этими оптимумами, возможно, было некоторое похолодание в конце сантона – начале кампана (13,3–14,1°C). В маастрихтском веке произошло резкое падение температуры до 7,1°C, с незначительным потеплением только в начале позднего маастрихта (11,2 °C).

В сеномане и туроне в европейских эпиконтинентальных морях рассматриваемого пояса формировались мощные толщи писчего мела, а в Западном внутреннем бассейне Северной Америки – мел и богатые органикой черные сланцы. Беспозвоночные, населявшие эти моря, принадлежали в основном к южным областям бореальных палеобиогеографических царств [Hallam, 1973; Doyle, 1992] и частично царству, переходному от бореального к тетиескому [Koutsoukos, 1992; Tröger et al., 2001; Summesberger et al., 2002]. Вдоль северной окраины центрального Тетиса были широко распространены перикратонные карбонатные платформы (Иберийская, Армориканская, Карпато-Балканская, Мизийская), образованные гексакоралловыми банками и биостромами, кораллово-рудистовыми постройками, водораслево-ламинитовыми и строматолитовыми осадками, карбонатными илами с рудистами и фораминиферами, органогенными песками [Masse et al., 1993; Philip et al., 1993; Summesberger, 1997]. С отложениями карбонатных платформ связаны многочисленные местонахождения карстовых бокситов. Обитатели этих морей принадлежали преимущественно уже к тетиескому [Hallam, 1973; Doyle, 1992] и переходному бореально-тетиескому палеобиогеографическим царствам [Koutsoukos, 1992]. Среди них заметное распространение имели герматипные кораллы [Beauvais, 1992].

Седimentологические и палеонтологические данные указывают на равномерно теплый климат на территории всех эпиконтинентальных морей, северных окраин Тетиса и прилегающих районов суши [Philip et al., 1993]. Это определялось, по-видимому, влиянием теплых пассатных течений из Тихого океана и Восточного Тетиса. Широтное расположение карбонатных платформ вблизи 30°–35° с.ш. хорошо иллюстрирует смещение на север теплых зон относительно современной эпохи [Masse et al., 1993]. Ротационное вращение Земли в середине мелового периода, согласно расчетам, превышало современное на 3% [Lloyd, 1982], что могло привести к широкому развитию муссонного климата вдоль окраин Тетиса и Центральной Атлантики и увеличению дождливых сезонов в среднеширотном поясе [Lloyd, 1982; Parrish et al., 1982].

В Южном полушарии среднеширотный теплый гумидный пояс протягивался от юга Южной Америки и Африки до Австралии и характеризовался формированием на суще сероцветных угленосных отложений, каолиновых кор выветривания (в туроне Австралии), остатками теплолюбивой флоры, отнесенной В.А. Вахрамеевым [1988] к Австральской (Нотальной) флористической области, с довольно многочисленными остатками динозавров. По характеру растительности и фауны, литологическим признакам и географическому положению большинство исследователей квалифицируют этот пояс как “субтропический” [Ронов, Балуховский, 1981; Вахрамеев, 1985, 1988; Красилов, 1985; Ясаманов, 1985; и др.]. Северная граница южного среднеширотного пояса во времени несколько смешалась (как и в Северном полушарии, вследствие расширения или сужения смежной аридной зоны) и располагалась на палеоширотах от 40° до 55° ю.ш. Положение южной границы этого пояса вызывает некоторые разногласия. В.А. Вахрамеев [1988] считал, что “субтропический” пояс в середине мелового периода распространялся на всю Австралию и Южную Америку. Как уже отмечалось в предыдущем разделе, более поздние палеоботанические [Spicer, Corfield, 1992; Spicer et al., 1992, 1993; Willis, McElwain, 2002], палеоэнтомологические, палеотемпературные [Ditchfield et al., 1994] и седиментологические [Frakes, Francis, 1988, 1990, 1992] данные позволяют присоединиться к мнению В.А. Красилова [1985] о том, что климат южной части Австралии и, видимо, южного окончания Южной Америки в середине мелового периода был умеренным.

Значительная часть южного среднеширотного пояса была занята акваториями морей и океанов. В эпиконтинентальных морях этого пояса накапливались сероцветные песчано-глинистые и глауконитовые терригенные отложения. Fauna морских беспозвоночных, населявших моря южного среднеширотного пояса, имела свою специфику, и обычно эти регионы обособляются палеонтологами в качестве Австральского (Нотального) палеобиогеографического царства. Они включаются в более широко понимаемое Южное умеренное царство [Hallam, 1973] или рассматриваются как самостоятельное царство, переходное от Тетиеского к Австральному [Koutsoukos, 1992].

Обращает на себя внимание, что южный среднеширотный гумидный теплый пояс имеет ширину, существенно меньшую, чем северный, и был как бы оттеснен аридными зонами в сравнительно высокие средние широты. Возможно, это связано с поступлением экваториальных теплых вод с пассатными течениями в Южный океан и теплых соленных вод из аттского Южно-Атлантиче-

ского солеродного бассейна в Южную Атлантику [Luyendyk et al., 1972; Gordon, 1973; Berggren, Holister, 1974; Lloyd, 1982].

По набору палеоботанических и литологических индикаторов рассмотренный пояс часто именуют тропическим и субтропическим [Ронов, Балуховский, 1981; Ясаманов, 1985], субтропическим [Вахрамеев, 1978, 1988], иногда “ослабленным тропическим”, “почти тропическим” [Синицын, 1980] или “палеосубтропическим” [Гольберт, 1987]. Эти названия не кажутся удачными, так как прилагаются к поясу, весьма удаленному от тропиков и субтропиков [Чумаков и др., 1995; Willis, McElwain, 2002]. В Северном полушарии в течение среднего–позднего мела данный пояс, то слегка расширяясь, то сильно сужаясь, протягивался приблизительно между 60° и 30° с.ш., а в Южном полушарии он располагался между 40° и 65° ю.ш. Поскольку в течение геологической истории широтное положение климатических поясов, сходных по температурному режиму, существенно менялось, неизбежно должны были изменяться присущие тому или иному поясу среднегодовые величины и амплитуды сезонных колебаний солнечной радиации и температур, а в большинстве случаев также величина и режим увлажнения. Эти показатели входят в число важнейших составляющих климата, поэтому нельзя признать удачным, когда названия палеоклиматических поясов просто повторяют названия современных климатических поясов, исходя лишь из приблизительной аналогии [Чумаков и др., 1995]. Лучше, если они будут отражать также широтное положение палеоклиматических поясов. В этом случае станет понятным не только место пояса на Земле, но и характер сезонности присущего ему климата. С этой точки зрения рассматриваемые северный и южный пояса можно именовать “внетропическими теплыми поясами” [Чумаков, 1984] или лучше – среднеширотными теплыми гумидными поясами [Чумаков и др., 1995]. Некоторые исследователи, исходя из широкого развития в этих поясах латеритовых и каолиновых кор выветривания, предлагают именовать их “внетропическими гумидными жаркими поясами” [Цеховский и др., 1995].

3.2.3. Аридные пояса

Аридные пояса – это аридный тропически-экваториальный и аридные тропические пояса. В апте низкие и часть средних широт обоих полушарий Земли занимал огромный аридный пояс, простиравшийся в американском секторе приблизительно от 45° с.ш. до 45° ю.ш. [Чумаков и др., 1995]. Он характеризовался широким развитием эвапоритов по западным, северным и вос-

точным окраинам Западной Гондваны, на юге Северной Америки и в рифтовой зоне раскрывающейся Южной Атлантики; красноцветов и эвапоритов в континентальных впадинах юго-восточной Азии, на западе и юге Южной Америки; красноцветов в Центральной и Южной Африке. Следы этого пояса обнаруживаются и на Тихоокеанской плите, располагавшейся тогда в низких южных широтах почти в центре Тихого океана, где на вулканическом основании развивались коралловые атоллы с признаками периодически осолонявшихся лагун [Жарков и др., 1995]. Аналогов такого пояса, названного тропически-экваториальным [Чумаков и др., 1995], нет на современной Земле.

В морях и океанах этого пояса большое распространение имели отложения карбонатных платформ, барьерные рифы, черные сланцы (Северная и Южная Атлантика). На карбонатных платформах и рифах Средиземноморского Тетиса в условиях островного климата сформировались многочисленные месторождения карстовых бокситов. В морях обитала богатая теплолюбивая фауна. Тетическое биогеографическое царство для многих групп морских беспозвоночных (двустворок, аммонитов, раннеаптских белемнитов, кораллов, фораминифер и др. [Beauvais, 1992; Hallam, 1973; Hart, 2000; Doyle, 1992; Koutsoukos, 1992; и др.]) в значительной мере совпадает с тропически-экваториальным поясом.

Флористические комплексы аридного пояса, объединенные В.А. Вахрамеевым [1988] в экваториальную флористическую область, бедны и известны главным образом по палинологическим данным, которые указывают на сухой жаркий климат, о чем свидетельствует высокое содержание пыльцы *Classopollis*. Почти полное отсутствие растительных макроостатков объясняется, по-видимому, бедностью и разреженностью растений аридного пояса и неблагоприятными условиями их захоронения. Дождевые леса в апте, по-видимому, отсутствовали [Чумаков и др., 1995], поскольку в это время даже вблизи экватора и по обе стороны от него накапливались эвапориты (север Южной Америки, северо-восточная Африка). Только в одном регионе, на севере Аравийской плиты, в низких широтах в это время отлагались обломочные и оолитовые железные руды [Цеховский и др., 1995]. Эти местонахождения, по-видимому, указывают на располагавшийся здесь небольшой участок гумидного экваториального климата, возникшего на восточном океаническом побережье Западной Гондваны.

Начиная с альба, по мере зарождения и развития экваториального гумидного пояса в Западной Гондване [Чумаков и др., 1995], огромный единый тропически-экваториальный аридный

пояс начинает распадаться на два тропических аридных пояса – северный и южный (см. рис. 13). К северному относятся области эвапоритового осадконакопления на юге Северной Америки, в Северной Африке и в Юго-Восточной Азии, а к южному – области развития эвапоритов и красноцветов в Южной Америке, Центральной и Восточной Африке и Индии. Большие и устойчивые области аридного осадконакопления в Юго-Восточной Азии и Южной Америке возникли на окраинах крупных континентов, в дождевой тени Катазиатского и Тибетско-Индокитайского краевых вулканических поясов в первом случае и аналогичных по природе позднемеловых Анд – во втором.

3.2.4. Экваториальный гумидный пояс

Как уже отмечалось в предыдущем разделе, в альте не существовало экваториального гумидного пояса и вблизи экватора признаки гумидного климата улавливаются только на северо-востоке Аравии [Чумаков и др., 1995]. В альбе признаки влажности в приэкваториальной зоне становятся более многочисленными. На северо-западе Южной Америки известны альбские палинологические спектры, обедненные пыльцой *Classopollis*, а на северо-востоке Африки устанавливается зажатый между областями эвапоритовой седиментации, еще довольно узкий, гумидный пояс, который прослеживается по местонахождениям бокситов, каолинитовых пород и железных руд [Цеховский и др., 1995].

В сеноманский век (см. рис. 13) экваториальный гумидный пояс расширяется и трассируется по местонахождениям каменных углей, бокситов, каолинитовых пород и железных руд от Аравии через Центральную и Западную Африку до северо-восточных районов Южной Америки [Чумаков и др., 1995]. На северо-западе Южной Америки (Колумбия) известны макроостатки растений, по-видимому, сеноманского возраста, отражающие жаркий гумидный климат (Arens, устное сообщ., 1996; [Arens, 1996]). Одновременно отмечается значительное сокращение количества пыльцы *Classopollis* – индикатора аридности – у западного побережья Экваториальной Африки, указывающее на увлажнение климата [Вахрамеев, 1988]. Заметно сокращаются в это время области эвапоритового осадконакопления по окраинам западногондванских материков и в Юго-Восточной Азии, хотя формирование красноцветов продолжалось в многочисленных континентальных впадинах Африки, Южной Америки, Китая и Монголии. Изотопные данные по планктонным и бентосным фораминиферам из приэкваториальной области запада Тихого океана [Price, Hart, 2002] свидетельствуют (если их интерпретировать

в терминах палеотемператур) о потеплении приблизительно от 21° в раннем альбе до 28 °C в сеномане.

В туроне экваториальный гумидный пояс прослеживается еще более отчетливо, чем в сеномане, по угленосным отложениям, бокситам, каолинитовым породам и железным рудам в Северной и Западной Африке [Чумаков и др., 1995]. Из спорово-пыльцевых комплексов Экваториальной Африки практически исчезает пыльца *Classopollis*. По мнению В.А. Вахрамеева [1988], в это время возникли влажные тропические леса. Представляется, однако, что они могли возникнуть еще в альбе–сеномане, когда на севере Центральной Африки широкое развитие получили латеритные и каолиновые коры выветривания и началось угленакопление [Чумаков и др., 1995]. Становление экваториального гумидного пояса в Западной Гондване шло параллельно с раскрытием Южной Атлантики и прогрессивным сокращением и раздроблением областей аридной седиментации. Очевидно, эти процессы были взаимосвязаны, поскольку экваториальные гумидные области приурочены обычно к приокеаническим секторам суши. При появлении Южно-Атлантического океана гумидные области возникли, по-видимому, на его берегах, а затем по мере расширения океана росли и образовали более или менее единый пояс.

3.3. КОМПЬЮТЕРНАЯ МОДЕЛЬ ОБЩЕЙ ЦИРКУЛЯЦИИ СЕНОМАНСКОГО КЛИМАТА

Единственным инструментом для предсказания будущих климатических изменений является компьютерное числовое климатическое моделирование. Очевидно огромное значение таких моделей для прогноза хозяйственной деятельности человека, и поэтому их разработки ведутся уже давно и в разных странах. Среди климатических моделей основными можно считать следующие [Partish, 1998; Valdes et al., 1999; Skelton et al., 1997, 2003; Gilmour et al., 2002].

Концептуальные модели – наиболее простые (и ранние) модели, основанные на нескольких описательных правилах о том, как на современную атмосферную циркуляцию влияют такие факторы, как термальная гетерогенность континентов и океанов, топография, меридиональный температурный градиент. Эти модели дают только качественные результаты, но, будучи основанными на простых принципах, не требуют компьютерных вычислений.

Параметрические модели, – по существу, автоматизированная (компьютеризированная) версия концептуальных моделей, когда

основные правила последней включаются в компьютерную программу и позволяют предсказывать зональную атмосферную циркуляцию в зависимости от, например, конфигурации континентов или даже наклона земной оси. Эти модели дают качественные и полуколичественные результаты.

Модели энергетического баланса – относительно простые компьютерные модели, основанные на принципе сохранения энергии: моделирование построено исходя из посылки, что количество энергии, приходящей в климатическую систему (от нагрева Солнцем), сбалансирано с количеством энергии, теряемой посредством инфракрасного охлаждения (излучения в космическое пространство). Приходящая энергия зависит от энергии Солнца (солнечная постоянная) и планетарного альбедо, инфракрасное охлаждение – от температуры поверхности Земли и количества (концентрации) двуокиси углерода в атмосфере. Эти модели используют относительно простые формулы, описывающие разные потоки энергии, и способны предсказывать поверхностную температуру. Именно модели энергетического баланса были первыми, использованными для предсказания будущего потепления климата из-за увеличения концентрации парниковых газов. Хотя эти модели сейчас в основном замещены моделями общей циркуляции (см. ниже), тем не менее они остаются хорошим инструментом для понимания того, как функционирует климатическая система [Valdes et al., 1999].

Модели общей (или глобальной) циркуляции (GCM: Global (или General) Circulation Models) более сложны, чем модели энергетического баланса, и в явной форме способны рассчитывать множество климатических параметров, таких как температура воздуха у земной поверхности, облачность, сила ветра или количество осадков. Модели общей циркуляции основаны главным образом на законах физики и учитывают в качестве вводных параметров распределение суши и морских бассейнов, орографию, альbedo, концентрацию в атмосфере двуокиси углерода и температуру поверхности моря. Функционирование модели в принципе происходит следующим образом [Valdes, Spicer et al., 1999] (рис. 17). Земная поверхность разбивается на прямоугольники определенного размера: в моделях для предсказания погоды они обычно бывают $0,5^\circ \times 0,5^\circ$ по широте и долготе, в палеоклиматических моделях – $8^\circ \times 8^\circ$, $5^\circ \times 5^\circ$ или $4^\circ \times 4^\circ$, в зависимости от принятой в модели “сетки разбиения” и, следовательно, от разрешающей способности модели. Толща атмосферы разбивается на слои определенной высоты (в рассматриваемой ниже модели UGAMP таких слоев 19), и таким образом получаются атмосферные ячейки. Далее моделируются: нагрев поверхности Земли в

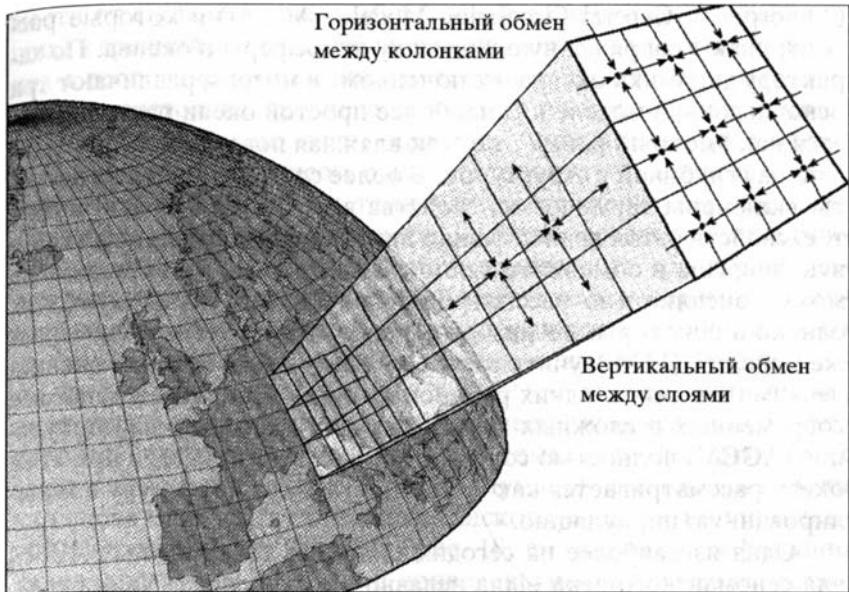


Рис. 17. Схема основной структуры модели общей атмосферной циркуляции (AGCM), показывающая разбиение поверхности Земли на прямоугольники, атмосферы – на слои и взаимодействие между ячейками (по: [Skelton et al., 1997], с изменениями)

Пояснения см. в тексте

пределах таких ячеек с учетом сезона года, широты местности и альбедо; испарение влаги; перемещение воздуха и водяного пара от одной ячейки к другой и между слоями; подъем воздуха за счет теплового расширения; замещение его воздухом из соседних ячеек; конденсация водяного пара и образование облаков; выпадение осадков. Облака уменьшают приток солнечной энергии на земную поверхность и сами влияют на циркуляцию воздуха и перераспределение тепла и влаги. Циклы таких расчетов, которые требуют огромных компьютерных мощностей, повторяются много раз до “стабилизации” получаемых результатов. Таким образом рассчитываются погодные параметры для всего года, усредненные для одного или трех дней.

Более сложные модели включают также параметры предполагаемой (моделируемой) растительности, поскольку растительность разного типа обладает разными отражающими свойствами, неровностью своей поверхности и гидрологическим режимом, т. е. способностью испарять с единицы площади за единицу времени определенное количество воды. Далее, различают GCM, которые рассматривают преимущественно динамику атмосферы

(Atmospheric General Circulation Model – AGCM) и которые рассматривают сопряженную динамику атмосферы и океана. По характеру динамики океана, включенному в модель, различают три основных типа моделей. В наиболее простой океан рассматривается как “мокрый ковер”, т.е. как влажная поверхность, не обладающая глубиной и структурой. В более сложной модели в расчеты включены термические свойства верхних 50 м воды океана, т. е. свойства этой водной толщи накапливать и сохранять тепловую энергию и обмениваться ею с атмосферой. Такая модель не может эксплицитно рассматривать океаническую циркуляцию, однако в некоторых из них (как, например, в рассмотренной ниже модели UGAMP) учитывается эффект переноса тепла океаническими водами из одних районов в другие. Наконец, в наиболее современных и сложных моделях общая атмосферная циркуляция (AGCM) полностью сопряжена с океанской GCM, и при этом океан рассматривается как имеющий глубину, структуру и модифицированную циркуляцию.

Одна из наиболее на сегодняшний день совершенных AGCM для сеноманского века была недавно опубликована [Valdes et al., 1999]. Эта модель, созданная в рамках проекта атмосферного моделирования группы британских университетов (British Universities Group Atmospheric Modelling Project – UGAMP), является производной от модели Европейского центра среднесрочного прогноза погоды. Она была модифицирована так, чтобы предсказывать климаты прошлого [Valdes, 1993; Price et al., 1995; Spicer et al., 1996] и позволяет, в опубликованном виде [Valdes et al., 1999], наблюдать результаты моделирования температуры воздуха у земной поверхности, облачности, влажности земной поверхности, количества осадков, штормов, силы ветра, снежного покрова и среднего атмосферного давления на уровне моря. Эти результаты представлены для нескольких отрезков геологической истории, в том числе для сеноманского и маастрихтского веков мелового периода.

Вторая AGCM, которую мы будем привлекать для сравнения с геологическими данными (см. следующий раздел), была разработана в Центре Хадли (Hadley Centre) в Великобритании. В опубликованном виде [Spicer et al., 2001] результаты моделирования сеноманского климата показывают температуру, количество осадков и влажность почвы по дням в течение года. Эти модели учитывают в качестве вводных параметров палеогеографию (очертания суши и морских бассейнов и палеоорографию), альbedo и температуру поверхности моря, которая определялась по изотопному составу кислорода в скелетных остатках.

Результатом этих моделей, по существу, являются карты–предсказания средней за три дня (или ежедневной, в зависи-

ности от сложности модели) погоды (различных ее составляющих) в средний для сеноманского века год. Для удобства сравнения с геологическими климатическими индикаторами, отражающими состояние древнего климата за значительные промежутки времени, по этим картам, основанным на модели UGAMP, П.Дж. Валдисом были построены карты, на которых отражены среднегодовая температура, температуры наиболее теплого и наиболее холодного месяцев, среднее количество осадков за год, за вегетационный период и за три последовательных наиболее сухих месяца. Климатические параметры, показанные на этих картах, были подобраны так, чтобы их было удобно сравнивать с количественными климатическими данными, полученными по методике CLAMP (см. выше). Они, однако, не подходят для сравнения с климатическими поясами мелового периода, прослеживающимися по комплексу геологических данных (см. выше). Поэтому Н.М. Чумаков и автор построили на основе этих карт схему сеноманского климата по упрощенной классификации Кеппена (рис. 18, см. цв. вкл.); дефиниции типов климата А, В, С, Д и Е приведены выше в разделе “Классификация и терминология глобальных климатов”. Показанные на этой схеме климатические пояса вполне можно сравнивать с поясами, построенными по геологическим данным, чemu будет посвящен следующий раздел работы.

Из этой климатической схемы (см. рис. 18), в основе которой лежат результаты UGAMP, следует, что в сеноманском веке мелового периода климат постоянного мороза (EF или F, по классификации Кеппена) на Земле отсутствовал. Полярный климат (Е или ET) занимал лишь небольшое пространство к северу от Евразии и Северной Америки, а в Южном полушарии не наблюдался. Холодноумеренный гумидный климат (D) был широко развит в Южном полушарии на территории Антарктиды и примыкавшей к ней Южной Австралии, доходя в этом районе до 60° ю.ш., и менее широко в Северном полушарии, занимая там северные районы Азии, Аляски и Северной Америки и примыкавшей к ней Гренландии в местах, где было значительное “скопление” суши. Теплоумеренный гумидный климат (С) располагался в виде двух поясов в средних широтах обоих полушарий. Сухой климат (B), также в виде двух поясов, соединявшихся в районе экваториальной пра-Атлантики, занимал низкие (от 0 до 30°) широты, распространяясь дальше всего на север в районы Южного Китая. Вблизи экватора трассируется единый пояс тропического гумидного климата (A), который в целом был более распространен в Северном полушарии, чем в Южном.

ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ КЛИМАТ: СРАВНЕНИЕ ГЕОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ С МОДЕЛЯМИ ОБЩЕЙ ЦИРКУЛЯЦИИ

Он был лишь эхом какой-то возможной правды...

V. Набоков. "Истинная жизнь Себастьяна Найта"

В предыдущих разделах работы были охарактеризованы три блока информации разного рода, относящейся к климату сеноманского века мелового периода: карта климатических поясов, основанная на распределении на земной поверхности геологических индикаторов климата; данные CLAMP-анализа ископаемых флор и компьютерная модель для сеномана. Все эти три блока информации различаются как по характеру данных, так и по их достоверности, и в значительной мере могут дополнять друг друга.

Карта геологических индикаторов климата [Чумаков и др., 1995; Skelton et al., 2003] дает пояснное распределение климатов; это в основном усредненная за много лет информация качественного плана, которая весьма достоверна, так как основана на многих взаимодополняющих и контролирующих друг друга данных; неопределенности здесь могут быть связаны либо с недостатком материала по некоторым регионам, неравномерностью распределения имеющихся климатических индикаторов и необходимостью определенных интерполяций, либо с возможными ошибками определения возраста геологических индикаторов. CLAMP-анализ ископаемых флор дает точечные данные, но зато позволяет вычислить восемь количественных климатических параметров для каждой точки и рассчитать ошибку метода. И, наконец, компьютерная модель дает непрерывное распределение виртуальных количественных параметров климата по земной поверхности. Она, однако, должна стать объектом пристального тестирования со стороны геологических данных, поскольку включает в себя лишь очень небольшое число последних.

Может возникнуть вопрос: в чем смысл подробного сравнения геологических данных о климате прошлого с результатами его компьютерного моделирования? Помимо чисто теоретического, эти исследования обладают существенным прикладным

значением. Сейчас уже вполне очевидно, что накопление чрезмерного количества техногенного углекислого газа и других парниковых газов в земной атмосфере в ближайшие годы приведет, и уже приводит, к парниковому эффекту и потеплению глобального климата Земли. По некоторым данным, с середины XVIII в. по наши дни концентрация двуокиси углерода в атмосфере возросла приблизительно на 30%; за XX в. глобальная температура земной поверхности выросла примерно на 0,6°, а уровень Мирового океана поднялся за счет таяния ледников и теплового расширения воды на 10–20 см. Согласно спутниковым наблюдениям, с конца 60-х годов толщина снежного покрова средних и высоких широт Северного полушария уменьшилась на 10% [Анастасьев, 2002; Изменения климата..., 2003]. Во многих регионах мира в последние годы наблюдается повышенный уровень выпадения осадков, а 90-е годы были самым жарким десятилетием тысячелетия.

Согласно климатическим компьютерным моделям, к 2100 г. средняя температура Земли может стать на 1,4–5,8 °С выше, а уровень океана поднимется на 9–88 см [Изменения климата..., 2003], что вызовет затопление низинных территорий и иные разрушения. Вероятно, изменится также частота и интенсивность экстремальных погодных явлений. Потепление климата само по себе приведет к еще большему возрастанию концентрации в атмосфере парниковых газов за счет уменьшения растворимости двуокиси углерода в теплой воде Мирового океана и эмиссии метана из болот при таянии многолетней мерзлоты, что, в свою очередь, ускорит потепление климата планеты.

Возникает вопрос о последствиях такого потепления – будут ли они пагубны для человека и его хозяйственной деятельности? Утвердительный ответ на него очевиден, когда речь идет о таянии полярных ледовых шапок и затоплении обширных участков суши. Не столь очевиден ответ на этот вопрос в аспектах изменения биосферы и влияния на хозяйственную деятельность человека, к которым неизбежно приведет глобальное потепление [Борисов, 2003; Изменения климата..., 2003; Климатические изменения..., 2003; Соловей, 2003]. Проблему глобальных изменений климата и биосферы начали осознавать во многих странах на правительственном уровне, что выразилось в проведении под эгидой Всемирной метеорологической организации всемирных климатических конференций (в том числе конференции по изменению климата в Москве в сентябре–октябре 2003 г.), в выработке и принятии мировым сообществом в 1992 г. Рамочной конвенции ООН по изменению климата, членами которой стали 185 государств, и в 1997 г. – Киотского протокола к ней, призванного

способствовать уменьшению выброса в атмосферу как минимум на 5% по сравнению с уровнями 1990 г. шести основных техногенных парниковых газов [Киотский протокол..., 2003; Изменения климата..., 2003; Соловей, 2003].

Вопрос о долгосрочном прогнозе климата становится в ряд первоочередных. Пожалуй, единственный инструмент для предсказания характера и протекания будущих климатических изменений – это компьютерные числовые климатические модели, и в особенности модели общей циркуляции. Они сейчас достаточно хорошо разработаны [Изменения климата..., 2003; Vagton et al., 1993; Valdes, 1993; Partish, 1998; и др.] и в первом приближении неплохо соответствуют тому, что известно о климатах прошлого по геологическим данным. Однако остаются неопределенными некоторые аспекты таких моделей. В частности, попытки моделировать теплый климат приполярных областей приводят к слишком жаркому климату тропиков или же к неявному допущению увеличения переноса тепла океанскими водами в направлении полюсов. Но даже при этом зимние температуры в центральных частях континента остаются значительно ниже нуля.

Эти модели разрабатывались и “настраивались” так, чтобы хорошо отражать современную климатическую ситуацию. Но современный климат ненормально холодный для нашей планеты: на Земле было теплее, чем сейчас, в течение 85% времени от последних 570 млн лет (см. рис. 1), т.е. “парниковое” состояние климата более нормально для нашей планеты, чем “ледниковое”. Неудивительно поэтому, что компьютерные модели климата довольно плохо объясняют известные палеоклиматологам особенности термических эр. Сведения из геологической летописи, и в первую очередь количественные параметры климатов прошлого, позволили бы усовершенствовать такие модели, “настроив” их не только по необычно холодной для Земли современности, но и по климатическим ситуациям термических эр, к одной из которых принадлежала позднемеловая эпоха и его весьма теплая часть – сеноманский век.

4.1. СРАВНЕНИЕ МОДЕЛИ С КЛИМАТИЧЕСКИМИ ПОЯСАМИ (ПО ГЕОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ)

Для сравнения карты климатических поясов, основанной на геологических климатических индикаторах [Чумаков и др., 1995; Skelton et al., 2003] (см. рис. 13), с результатами моделирования сеноманского климата, для представления последних будем исполь-

зовать упрощенную климатическую схему Кеппена (основанную на компьютерной модели UGAMP), о которой говорилось раньше (см. рис. 18).

И по геологическим данным, и по результатам моделирования климат постоянного мороза (климат EF или F, по классификации Кеппена) в сеномане отсутствовал. Полярный климат (E или ET) присутствует на карте компьютерной модели на очень ограниченной территории в пределах Арктического бассейна, к северу от палеошироты 80–82° с.ш., а в Южном полушарии его нет (см. рис. 13, 18). Геологические данные не могут подтвердить или опровергнуть этого из-за отсутствия соответствующих отложений в этом регионе. Судить о существовавших там в сеномане климатических условиях можно только путем экстраполяции данных по более низким палеоширотам. Исходя из них, можно предполагать, что в северном и южном приполярных районах мог преобладать умеренно холодный климат, а субарктический и полярный климаты на позднемеловой Земле отсутствовали. В частности, такой вывод подтверждается существованием довольно теплолюбивой флоры туронского возраста на о-ве Новая Сибирь. Учитывая, что эта флора, местонахождение которой располагалось на палеошироте 80–82° с.ш., по-видимому, отражает теплоумеренный климат, а туронский век был в целом холоднее сеноманского, существование в этом районе Арктики полярного климата кажется маловероятным.

Оба метода свидетельствуют о существовании на значительных площадях в высоких широтах обоих полушарий климата, аналогичного современному умеренному (см. рис. 13, 18). В Северном полушарии, судя по моделированию, вплотную к области полярного климата подходил теплоумеренный гумидный климат (C), а холодноумеренный гумидный климат (D) существовал не в виде пояса, а “внутри” теплоумеренного во внутренних континентальных районах Северной Азии и Северной Америки, что необычно с точки зрения современности. Можно предположить, что траксируемый по геологическим данным пояс высокоширотного умеренного влажного климата не был однообразным на всей области его развития и, будучи в целом достаточно теплым, временами и в каких-то местах мог приближаться к холодноумеренному, однако геологические данные (отсутствие следов сезонных оледенений, находки остатков умеренно теплолюбивой флоры и насекомых) противоречат предполагаемому моделью выводу о сухом климате с холодными зимами во внутренних частях Северной Азии. Приморский высокоширотный климат, вероятно, можно сравнить с современным теплоумеренным, однако ему были свойственны световая и температурная сезонность иperi-

одические колебания температурного режима от умеренно теплого до умеренно холодного. Южный высокосиротный умеренный пояс, вероятно, существовал лишь в отдельные временные интервалы мелового периода: в сеномане в пользу его существования свидетельствует ископаемая флора Новой Зеландии, физиономически очень сходная с одновозрастными флорами Аляски и Северо-Восточной Азии. Моделирование указывает на то, что холодноумеренный климат доминировал на большей части территории Антарктики – региона, геологические данные о котором весьма ограничены.

Как геологические данные, так и моделирование предполагают существование в средних широтах обоих полушарий поясов весьма теплого гумидного климата (см. рис. 13, 18). Он был близок теплому варианту умеренно теплого климата, который в классификации Кеппена носит название влажного теплоумеренного с жарким летом (климат Ca), а в модифицированной классификации Кеппена [The Times Atlas..., 1999] определяется как субтропический гумидный.

В Северном полушарии к югу от среднеширотного теплого гумидного пояса, судя по обоим методам, протягивался аридный пояс (климат B), причем совпадение геологических данных с моделированием, за исключением небольшой территории на юго-востоке Азии, в целом очень хорошее (см. рис. 13, 18). Оба метода свидетельствуют о существовании его южного аналога – широкого южного аридного пояса, но здесь мы сталкиваемся с большими разногласиями относительно положения его южной границы: моделирование предполагает влажные климатические условия на юге Южной Америки, Африки и на Индостане, т.е. в тех местах, где известны сеноманские эвапоритовые бассейны.

Близи экватора существовал жаркий гумидный пояс (климат A). Это подтверждают как геологические данные, так и моделирование, причем совпадение географических границ на обеих картах весьма хорошее (см. рис. 13, 18). Интересно отметить, что наиболее убедительные геологические свидетельства жаркого гумидного климата происходят как раз из тех регионов, где моделирование дает максимальное среднегодовое количество осадков (север Южной Америки, юг Западной Африки и Северо-Восточная Африка). Наблюдается некоторое несоответствие геологических данных и результатов модели в Юго-Восточной Азии.

Итак, сравнение сеноманских климатических поясов, построенных по геологическим данным, с результатами компьютерного моделирования (см. рис. 13, 18) позволяет заключить, что в целом, а иногда и в деталях, наблюдается хорошее совпадение ре-

зультатов, полученных разными методами. Особенно это касается низких широт, в высоких же широтах обоих полушарий по геологическим данным в целом реконструируется более теплый климат, чем дают результаты моделирования. Явно намечаются регионы, где совпадения результатов, полученных разными методами, нет. К ним относятся, прежде всего, внутриконтинентальные районы Северной Азии и южные регионы Африки и Южной Америки и Индостан, которые должны рассматриваться как приоритетные объекты геолого-палеоклиматических исследований. Можно полагать, что наблюдаемые несовпадения связаны с принципиальными свойствами или ограничениями различных методов.

4.2. СРАВНЕНИЕ МОДЕЛИ С РЕЗУЛЬТАТАМИ CLAMP

Сравнение результатов CLAMP с другими геологическими индикаторами климата, по которым трассируются климатические пояса середины мелового периода, приводится при описании последних (см. выше). Как было нами показано, наблюдается хорошее соответствие количественных показателей климата сеномана, рассчитанных по методике CLAMP, с качественными характеристиками климатических поясов, и особенно с климатами основных позднемеловых фитогеографических подразделений (фитохорий) Земли [Вахрамеев, 1988; Vakhrameev, 1991].

Поскольку большая часть проанализированных флор (12 из 20) имеет позднеальбско-сеноманский возраст, этот возрастной диапазон наиболее пригоден для сравнения результатов CLAMP с данными компьютерного моделирования мелового климата. Расчетные параметры среднегодовых температуры и количества осадков для сеноманских флор, росших вблизи морских бассейнов Евразии (Арктического, Тихого океана, Тетис, Тургайского залива), в целом неплохо соответствуют компьютерной модели (рис. 19, см. цв. вкл.). Следует отметить несколько более высокие температуры и количества осадков, рассчитанные по флорам Северо-Востока Азии, и несколько меньшие температуры, рассчитанные по флорам Западного Казахстана и Европы, по сравнению с результатами моделирования. Несоответствие расчетов и результатов модели для Северо-Востока Азии могут, вероятно, быть объяснены влиянием на растительность прибрежных равнин близко расположенных относительно теплых морских вод Арктического бассейна.

Однако для внутриконтинентальной Азии картина существенно иная. Этот регион, согласно CLAMP (см. табл. 1), характер-

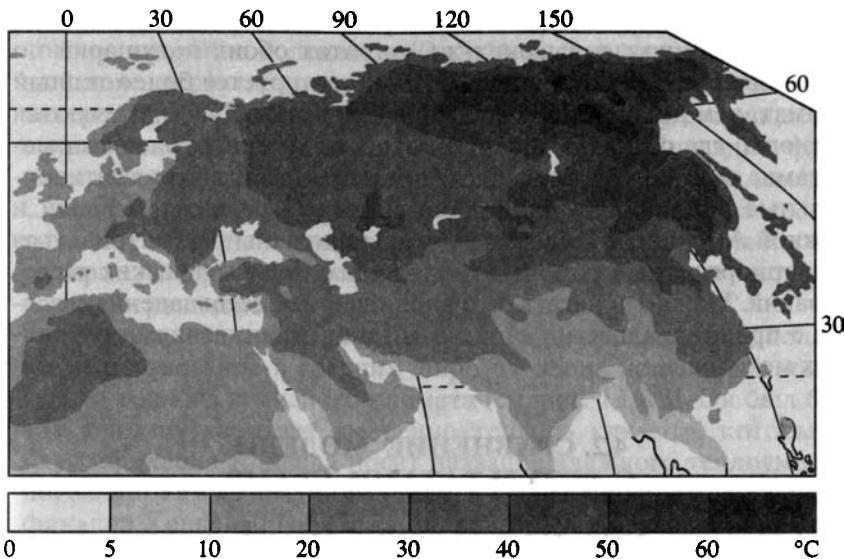


Рис. 20. Современная разница температур наиболее теплого и холодного месяцев в году для Евразии; максимальная разница наблюдается в центральных и восточных районах Сибири (по: [Philip's School Atlas..., 2002], с изменениями)

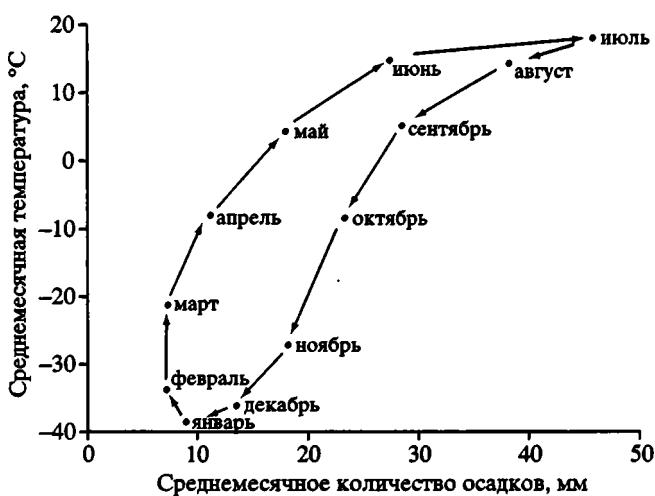


Рис. 21. Современный годичный ход температуры и количества осадков (средние месячные данные за 25 лет) в районе с экстраконтинентальным климатом – г. Вилюйск, Центральная Якутия (рассчитано по данным: [World Weatherdisc, 1994])

ризовался ровным климатом с зимними температурами около 5,5–6 °С, средней температурой наиболее теплого месяца порядка 22 °С и среднегодовой температурой около 13 °С, что существенно отличается от большого годичного диапазона температур, наблюдавшегося в районах с экстраконтинентальным климатом в настоящее время (рис. 20, 21), и от предсказаний AGCM. Последняя для внутренних районов Азии дает среднегодовую температуру около 0–4 °С, очень холодные зимы (с температурами до $-15+ -20$ °С) и жаркое лето (с температурой до 30–35 °С). Другое отличие касается того, что, согласно CLAMP, климат был влажным круглый год, а модель предсказывает сухой климат (см. рис. 19).

Относительно неплохое соответствие результатов CLAMP предсказаниям компьютерной модели для прибрежных районов Евразии свидетельствует об аккуратности этого метода и о способности растений предоставлять количественные климатические сигналы. Такое соответствие наблюдается потому, что модель общей атмосферной циркуляции учитывает поверхностную температуру морской воды, которая задается ей по изотопному составу кислорода в скелетных остатках.

Однако сеноманская флора, росшая в центральных районах Северной Азии, отражает климат, сильно отличающийся от предсказанного климатической моделью. Между результатами последней и множеством геологических – литологических, палеонтологических, палеоботанических – индикаторов климата, как было показано в предыдущем разделе, в этом регионе также наблюдаются существенные противоречия. Поэтому позднемеловой климат внутриконтинентальной Азии стал для нас предметом пристального изучения.

4.3. ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ КЛИМАТ ВНУТРИКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ РАЙОНОВ АЗИИ

В середине мела и в позднемеловую эпоху, когда значительные части континентов были покрыты водой, большая часть Сибири находилась выше уровня океана и представляла собой единственный в Северном полушарии крупный континентальный блок. Палеоклиматические данные из этого региона, которые являются единственным надежным свидетельством о позднемеловом внутриконтинентальном климате, имеют чрезвычайно важное значение. Поэтому нами (А. Альбергом, М.Г. Моисеевой, М.И. Райкевичем и автором) были предприняты полевые исследования в бассейне р. Вилуй (Якутия), причем их основной зада-

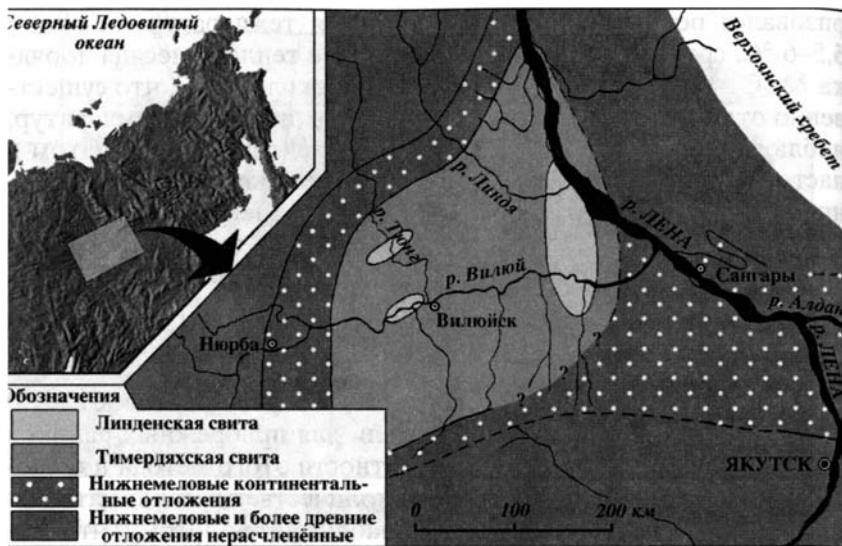


Рис. 22. Схематическая геологическая карта Вилюйской впадины (по: [Вахрамеев, Пущаровский, 1954], с изменениями)

чей были целенаправленные поиски потенциальных средне-позднемеловых индикаторов климата, таких как ископаемые растения, палиноморфы и глинистые минералы [Spicer, Herman et al., 2002; Skelton et al., 2003]. Для реконструкции палеоширотного положения региона также были собраны образцы на палеомагнитный анализ.

В 1999 и 2002 гг. нами было изучено около 20 обнажений, высотой 30–80 м и протяженностью до нескольких километров, вдоль берегов рек Лена, Вилюй и Тунг (рис. 22). В этом районе развиты как нижнемеловые, так и верхнемеловые отложения [Вахрамеев, 1958; Пущаровский, 2002]. Первые обнажаются в периферических частях бассейна и представляют собой аллювиальные русловые песчаники, переслаивающиеся с более тонкозернистыми пойменными породами, в которых присутствуют автотронные угли и палеопочвы. Средне-верхнемеловые отложения тимердяхской свиты [Вахрамеев, 1958] слагают центральную часть бассейна. Они свидетельствуют о сильном и увеличивающемся вверх по разрезу каннибализме русловых фаций, сопровождавшемся размывом и переотложением пойменных образований. Подмытие и обрушение речных берегов во время образования пород тимердяхской свиты привели к тому, что русловые фации содержат многочисленные глинистые и углистые включения (остатки пойменных отложений), остатки ископаемых деревьев и

фоссилизированной древесины и переотложенные сидеритовые конкреции. Были встречены редкие и незрелые почвенные горизонты с корнями растений, листовыми матами и характерной дестратификацией. В центральных частях Вилюйского бассейна тимердяжская свита перекрывается светлыми песками и песчаниками, содержащими гальку и составляющими линденскую свиту. Породы этой свиты представляют собой выветрелый и сильно каолинитизированный материал домезозойского основания, подвергшийся до своего отложения незначительной транспортировке и свидетельствующий о сильном химическом выветривании.

В десяти обнажениях тимердяжской свиты по берегам рек Вилюй и Тюнг было отобрано 110 ориентированных образцов на палеомагнитный анализ, которые обрабатывались по стандартной методике [Spicer, Негман et al., 2002]. Намагниченность этих образцов оказалась очень небольшой, причем наиболее достоверные данные были получены из 16 образцов, отобранных в бассейне р. Тюнг (М.И. Райкевич, устное сообщение, 2000 г.). Они позволили рассчитать палеошироту бассейна в диапазоне от 71,5 до 73,2° с.ш.

Анализ глинистых минералов из нижнемеловых аргиллитов и алевролитов показывает примерно одинаковое количество каолинита и смектита, тогда как в средне-верхнемеловых отложениях тимердяжской и линденской свит преобладает каолинит, иногда вместе с иллитом, но без сколько-нибудь значительной примеси смектита. По всей видимости, это изменение отношения каолинита к смектиту отражает переход от более или менее аридных условий выветривания к гумидным, происходивший с серединой мелового периода и в течение позднего мела; глинистые минералы не дают никаких свидетельств аридности климата во внутриконтинентальной Азии в средне-позднемеловое время (A. Ahlberg, устное сообщение, 2000 г. [Spicer, Негман et al., 2002; Gilmour et al., 2002; Skelton et al., 2003]).

Палинологическое изучение тимердяжской свиты показало большое разнообразие региональной растительности, в которой преобладали папоротники и покрытосеменные (Ch.-Ch. Hofmann, устное сообщение, 2000 г. [Spicer, Негман et al., 2002; Gilmour et al., 2002; Skelton et al., 2003]). Из 190 таксонов, 61 принадлежит спорам (по крайней мере, 33 из них – споры папоротников), 16 – пыльце голосеменных, 10 – пыльце однодольных (в том числе, вероятно, двум видам пальм) и 87 – пыльце покрытосеменных, причем не более 10% спор и пыльцы несут следы переотложения из пород досреднемелового возраста. Значительное разнообразие палиноморф и наличие среди них вероятных представителей теплолюбивых таксонов свидетельствуют о гумидных и теплых,

без суровых зим, климатических условиях, существовавших во время формирования пород тимердяхской свиты (конец альба – маастрихт). Этот климат был схожен с нынешним теплоумеренным климатом, что находится в существенном противоречии с результатами, даваемыми моделями общей циркуляции для любой части среднего и позднего мела [Valdes et al., 1999; Spicer, Hermann et al., 2002].

Между тем, для того чтобы определить причины расхождения между климатическими моделями и геологическими индикаторами климата для внутренконтинентальных районов в периоды глобального потепления, необходимы количественные методы оценки этого расхождения, позволившие бы понять, насколько таковые реальны или же они могут быть объяснены неопределенностями и ошибками методов, присущими как моделям, так и геологическим данным. Для неморских условий сказанное может быть достигнуто посредством физиономического анализа листьев древних покрытосеменных, способного давать множество различных количественных климатических показателей и рассчитывать возможные ошибки в их вычислении. Поэтому нами были проанализированы по методике CLAMP листья сеноманских ископаемых растений Вилюйской впадины. В анализе использовался материал из существовавших ранее музеиных коллекций (сборы В.А. Вахрамеева, Ю.М. Пущаровского, Н.М. Чумакова, Е.Л. Лебедева, Л.Ю. Буданцева, Л.Б. Головневой, Л.А. Несова и др.) вместе с новыми собранными нами коллекциями.

Анализ листьев из тимердяхской свиты (77 образцов хорошей сохранности, представляющих 25 морфотипов листьев двудольных) показал, что ископаемая флористическая выборка располагается внутри физиономического пространства, занятого современными выборками растительности умеренного климата. На против, “тестовые” выборки современной растительности Вилюйской впадины (собранные автором в 1999 и 2002 гг.) расположились вне этого пространства и на некотором удалении от него по оси 3. Это подтверждает, что адаптация современной растительности региона к экстремальному диапазону температур в течение года (см. рис. 20, 21), достигающему наибольших на Земле значений в 60 °С и более [Philip's School Atlas, 2002], не наблюдается у меловых растений Вилюйской впадины и что использование применяемого в CLAMP набора данных по современным флорам и климатам вполне оправдано для получения надежных палеоклиматических данных. Результаты CLAMP-анализа сеноманской флоры Вилюйской впадины и возможные ошибки (стандартное отклонение) расчетов приведены в табл. 1. Они свидетельствуют о том, что ископаемая флора существовала во влаж-

Таблица 4

**Сравнение климатических параметров, рассчитанных для позднеальбской–сеноманской флоры
Вилюйской впадины, с предсказаниями различных компьютерных моделей
общей циркуляции**

Климатический параметр	Расчеты по CLAMP		Модель общей циркуляции (GCM)			
	По 145 современным флорам (без субарктических)	По 173 современным флорам (с субарктическими)	UGAMP		Центра Хадли	
			Простая	С учетом вероятной растительности	Простая	Температуры поверхности океана по динамичной модели
Среднегодовая температура, °C	13,0	13,7	4,3	8,1	0,4	2,9
Температура наиболее теплого месяца, °C	21,6	22,0	34,4	36,6	27,2	26,4
Температура наиболее холодного месяца, °C	5,7	6,1	-17,8	-16,2	-21,2	-17,4
Количество осадков за вегетационный период, мм	1185	934	40,4	59,0	242,1	287,9

ном теплоумеренном климате без холодных зим и относительно сухих периодов.

Приведенные в табл. 1 расчеты сделаны с использованием набора данных по современным флорам, исключающего субарктические и субальпийские образцы (145 выборок). Однако, поскольку результаты моделей общей циркуляции предполагают существование в позднем мелу региона холодных зим, также были произведены расчеты климатических показателей с использованием набора данных по современным флорам, включающем субарктические и субальпийские образцы (173 выборки). Как первые, так и вторые, вместе с результатами компьютерных моделей климата, приведены в табл. 4. Следует подчеркнуть незначительные и находящиеся в пределах ошибки различия в расчетах по методике CLAMP.

Напротив, когда мы сравниваем результаты CLAMP с таковыми, полученными климатическими моделями Проекта атмосферного моделирования группы британских университетов (British Universities Group Atmospheric Modelling Project – UGAMP) и центра Хадли (Hadley Centre), выявляются очень существенные различия (см. табл. 4). Хотя в литературе редко упоминаются количественные ошибки предсказаний моделей, мы оценили их, основываясь на размере ошибок для моделированных современных климатов (P.J. Valdes, R.A. Spicer, устное сообщение, 2002 г. [Spicer, Herman et al., 2002]). Выяснилось, что эти ошибки примерно того же порядка, как и те, которые присущи CLAMP (см. табл. 1). Основываясь на результатах CLAMP, можно констатировать, что меловой климат внутриконтинентальной Азии (Вилюйский бассейн) был ровным, с положительными зимними температурами (возможно, за исключением нескольких морозных дней в году) и теплым летом. Это сильно контрастирует с широким годовым диапазоном температур, наблюдаемом в современном экстраконтинентальном климате (см. рис. 20, 21), и с результатами различных климатических моделей (см. табл. 4).

Модели систематически не соответствуют геологическим данным для конца мелового периода [Upchurch et al., 1998, 1999; DeConto et al., 1999], и тот факт, что большие различия выявлены теперь и для среднего–позднего мела, свидетельствует о том, что несоответствия между моделями и данными не могут быть просто объяснены неверными граничными условиями моделей общей циркуляции. На табл. 4 показаны результаты нескольких различных моделей мелового климата, в которых использованы различные растительные покровы и температуры поверхности моря, в том числе температуры, основанные на полностью сопряженном взаимодействии океана и атмосферы (P.J. Valdes, R.A. Spicer, устное сообщение, 2002 г.). Хотя допустимые ошибки как CLAMP, так и

моделей общей циркуляции велики, размер их несоответствия существенно превосходит ошибки методов. Следовательно, приводимое сравнение – это хорошая проверка климатических моделей, и она ясно показывает, что последние не в состоянии воспроизвести меловой климат внутриконтинентальной Азии в эпоху глобального потепления, климат, который отражен во множестве геологических данных как биологической, так и минералогической природы. Фактически, наиболее совершенные модели общей циркуляции, которые используются для прогноза климатических изменений, недооценивают разницу между внутриконтинентальными климатами современности и позднемеловой эпохи глобального потепления. CLAMP, палинология и изучение глинистых минералов совместно свидетельствуют, что меловой климат был умеренно влажным в течение всего года, тогда как климатические модели обычно предполагают гораздо более сухие условия (см. табл. 4). Следует, однако, отметить, что ошибки расчета количества осадков высоки как для CLAMP, так и для моделей.

В отличие от внутриконтинентальной Азии, геологические свидетельства о климатах из прибрежных районов хорошо согласуются с результатами климатических моделей [Herman, Spicer, 1996, 1997; Herman et al., 2002; Gilmour et al., 2002; Skelton et al., 2003]. Это происходит оттого, что калибровка континентальных климатических параметров схожа с таковой из морских обстановок (особенно данные по изотопам кислорода), которые используются для определения поверхностных температур моря и таким образом учитываются в качестве вводных параметров климатических моделей. Причины несоответствия между моделями и геологическими данными для внутриконтинентальных районов пока еще не ясны. Возможно, они относятся к нашему пониманию функционирования сопряженной системы океан–атмосфера–биосфера или к проблемам параметризации процессов масштаба меньше “сетки разбиения”, используемой в моделях, таких как облака и конвекция (P.J. Valdes, R.A. Spicer, устное сообщение, 2002 г.). Наша количественная оценка несоответствия подчеркивает значимость последнего, а также потенциальных ошибок, заключенных в современных моделях и параметризации “парниковых” климатов прошлого и, возможно, будущего. Систематическое несоответствие между климатическими моделями и геологическими данными, в котором модели “приписывают” меловым внутриконтинентальным районам Азии современный резко континентальный термальный режим (т.е. низкую среднегодовую температуру при большом диапазоне температур в течение года – см. рис. 20, 21), может вести к недооценке моделями величины будущих климатических изменений в таких регионах.

О НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ МЕЛОВЫХ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ

Никто не знает, почему у ромашки много лепестков, а у липы только пять, почему у клена листья надрезанные, а у фикуса цельные... Для объяснения часто ссылаются на влияние внешней среды, чтобы что-то сказать.

С.В. Мейен. "Листья на камне"

В этой главе обсуждаются некоторые экологические особенности позднемеловых животных и растений высоких широт Северного полушария: проблема существования в них динозавровых фаун, а также листвопадность и крупнолистность растений высоких широт и проблема их перезимовывания в климатических условиях теплой Арктики. Интерес к этим вопросам объясняется тем, что флора и фауна позднемеловой Арктики существовали в очень необычных условиях умеренного влажного высокосиротного климата с резкой световой сезонностью, аналога которому нет на современной Земле.

5.1. "ПОЛЯРНЫЕ" ДИНОЗАВРЫ

Ранее, при обсуждении климатических поясов среднего и позднего мела, было показано, что в заполярных палеоширотах Северного полушария располагался климатический пояс, которые по многим признакам можно охарактеризовать как теплоумеренный гумидный. Теплоумеренный климат здесь реконструируется по отсутствию ледниковых отложений и следов многолетней мерзлоты, широкому развитию угленосных отложений, распространению умеренно теплолюбивой морской и наземной фаун, составу наземной растительности и по количественной оценке температур по физиономии листьев двудольных растений (CLAMP-анализ). Между тем, некоторыми исследователями позднемеловая растительность северной части рассматриваемой области была классифицирована как холодноумеренная, т.е. существовавшая в климате, температура наиболее холодного месяца которого опускалась ниже 3 °С. 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 среднем астрихтских породах Чукотки (район озера Пекульнейское) [Несов, 1992, 1995, 1997; Несов, Головнева, 1990] и в верхнекампанийских – нижнем астрихтских отложениях Северной Аляски [Spicer, Parrish, 1987; Brouwers et al., 1987; Clemens, Nelms, 1993; Gilmour et al., 2002; Skelton et al., 2003]. Эти остатки принадлежат растительноядным гадрозавридам, или утконосым динозаврам (сем. Hadrosauridae, подсем. Lambeosaurinae), как крупным (до 9–10 м длиной), так и мелким, и хищным тираннозавридам (сем. Tyrannosauroidae) 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. Кемпендей (бассейн р. Вилой) (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, совершившими 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 пережидали зиму в состоянии пониженной активности. В подтверждение “оседлости” динозавров 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 перезимованием 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 листвой вечнозеленых цикадовых, растительным детритом и опадом дре-весных 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. Об этом и о достаточно холодном климате, по мнению У. Клеменса и Г. 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 апта-альба Юго-Восточной Австралии, что интерпретируется как адаптация, повышающая остроту зрения во время зимней темноты для облегчения активного питания в это время.

Но 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 лишенной 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. Однако 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 полукочевой образ жизни, мигрируя зимой в южном направлении. Высказывалось предположение [Curtie, 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 пастищ в тундре до мест зимовок в таежной или лесотундровой зонах часто превышает 1000 км, причем за день стадо (как взрослые особи, так и молодь) 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; Чумаков, 2004], динозавры, остатки которых находят в высоких широтах Арктики, могли пасть 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 полуго-да, 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 восстановливаться. 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 позднемеловых динозавров на Чукотке и Северной Аляске приходятся 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 [Krasilov, 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 [Krasilov, 1981; Красилов, 1985] выдвинул предположение, что основной кормовой базой этих животных были нелесные биотопы, представленные цикадофитовыми кустарниками и папоротниковыми маршрутами, которые, быстро восстанавливаясь, могли поддерживать существование значительных популяций меловых растительноядных динозавров. Совместное нахождение в маастрихте Чукотки остатков этих животных и крупнолистных цикадофитов *Encephalartopsis* 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].

5.2. ЛИСТОПАДНЫЕ И ВЕЧНОЗЕЛЕНЫЕ РАСТЕНИЯ ВЫСОКИХ ШИРОТ АРКТИКИ: ДВЕ СТРАТЕГИИ ПЕРЕЗИМОВЫВАНИЯ

На современной Земле экологического аналога позднемеловой флоры тихоокеанского сектора Арктики 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° 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 55–60° [Берг, 1927; Wolfe, 1987; Philip's School Atlas, 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) высокосиротный климат, характеризовавшийся специфическими световыми условиями: недостатком света зимой и продолжительным в течение суток, сравнительно слабым и преимущественно рассеянным освещением в течение летнего вегетационного периода [Герман, 1994].

Автором ([Герман, 1994]; см. также раздел 3.2 данной монографии) было показано, что приполярные растения мелового периода, по-видимому, не испытывали недостатка тепла, влаги и света в течение вегетационного периода. Температуры наиболее теплого месяца, рассчитанные по физиономии листьев двудольных позднемеловой Арктики, составляли 17–21 °С, среднемесячное количество осадков за вегетационный период также было высоким и составляло примерно 100–150 мм (см. табл. 1, 2). В течение летнего вегетационного периода, длившегося 5–8 месяцев, растения арктических лесов получали благодаря продолжительному световому дню (см. рис. 14) и повышенному содержанию в высоких широтах рассеянного света в общем потоке солнечной радиации достаточное для эффективного фотосинтеза количество световой энергии, вполне сопоставимое с тем, которое получают растения низких и средних широт (см. рис. 15). Следовательно, вопреки распространенному мнению, не недостаток света летом, а недостаток тепла ныне ограничивает распространение лесной растительности в Арктике.

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 $2,5 \cdot 10^{12}$ 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 (см. табл. 1, 2). 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.

Наклон земной оси в середине мелового периода существенно не отличался от современного [Partish, Spicer, 1988; Spicer, Herman, 1996], а следовательно позднемеловая флора Арктики произрастала в условиях резко сезонного по световому режиму климата (см. рис. 15): 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 [Anonymous..., 1978]. Найдки позднемеловых ископаемых древесин Чукотки и Северной Аляски с хорошо выраженным годичными кольцами свидетельствуют о сезонности роста растений, контролируемой, вероятно, зимним недостатком света. Средняя температура наиболее холодного месяца, реконструиру-

емая по морфологии листьев покрытосеменных позднемеловых флор Арктики, 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 (см. табл. 1, 2). 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 оказаться 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, чекановским, 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 вечнозелеными цикадовыми, они несомненно обладали более широким, чем у последних, адаптивным диапазоном [Kimura, Sekido, 1975; Красилов, 1967, 1969, 1972; Takimoto et al., 1997] и включали растения, приспособленные к существованию в резко сезонном приполярном климате [Spicer, Parrish, 1986; Gilmour et al., 2002; Skelton et al., 2003].

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 удлиненных и укороченных побегов и ассоциирующими с ними листьями *Nilssonia alaskana* Hollick, причем на побегах встречены многочисленные удлиненно-ромбические рубцы от опавших листьев и более крупные округлые рубцы от опавших укороченных побегов (рис. 23). Второй вид представлен укороченным побегом с ромбической формы рубцами от опавших листьев и тремя листьями *N. serotina* Heer, прикрепленными к верхушке побега (см. рис. 23). Найдены этих *Nilssoniocladus* в высоких широтах Северной Пацифики красноречиво свидетельствует о том, что по крайней мере часть листь-

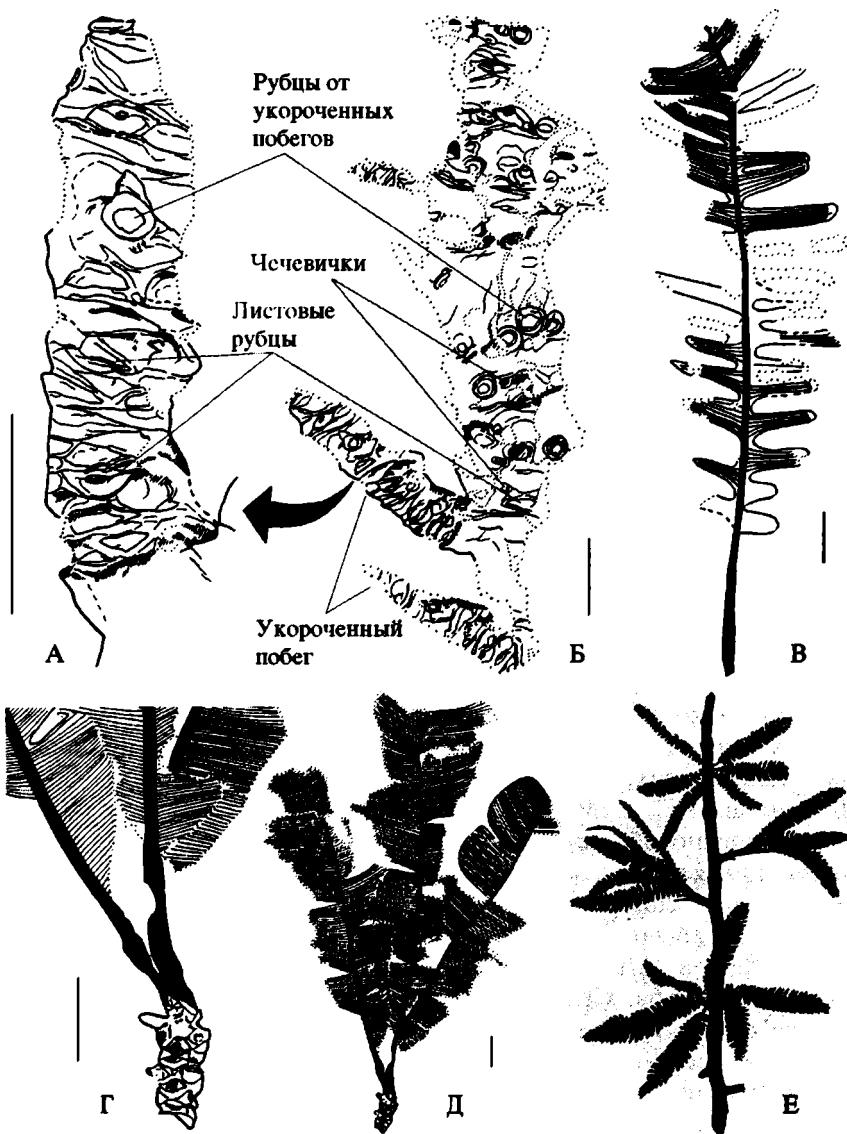


Рис. 23. *Nilssoniocladus* из позднего альба – сеномана Северо-Востока России и Северной Аляски (по: [Spicer, Hermann, 1996], с изменениями)

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

ев цикадофитов, многочисленных в средне-позднемеловых фло-рах этого региона, если не все они, принадлежали листо- и ветко-падным растениям, которые в конце вегетационного периода сбрасывали не только индивидуальные листья, но и облиствен-ные укороченные побеги.

Из приведенной на рис. 23 реконструкции системы удлинен-ного и укороченных побегов *Nilssoniocladus* видно, что это расте-ние существенно отличлось от современных цикадовых. Легко заметить, что отдельный укороченный побег *Nilssoniocladus* на-поминает целое растение цикадового, которое по сути и являет-ся укороченным побегом. В эволюционной теории известно яв-ление гетеротопии – морфологического преобразования, в ре-зультате которого какой-либо орган приобретает признаки дру-гого органа. При этом происходит преобразование регуляторных генов, структурные же гены остаются неизменными, и существую-щая генетическая программа включается при формировании органа, в котором в норме она участвовать не должна. Можно выскажать гипотезу, что признаки одиночного укороченного по-бега растений типа *Nilssoniocladus* посредством гетеротипии рас-пространились на растение в целом, дав в результате жизненную форму современных цикадовых.

В позднемеловую эпоху смена летнего радиационного ре-жима (длинный световой день) на зимний (сумерки и полярная ночь), по-видимому, происходила, как и ныне, достаточно быс-тро [Anonymous..., 1978; Parrish, Spicer, 1988a, b; Spicer, Hertman, 1996], в течение нескольких недель (см. рис. 15). Листопадные растения поэтому должны были выработать приспособитель-ный механизм, позволявший им быстро избавляться от нежела-тельной зимою листвы и таким образом резко снижать метабо-лизм на время полярной ночи. Нами было высказано предполо-жение [Spicer, Hertman, 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 ме-ханизм был и у некоторых других меловых растений Арктики: представители таких родов хвойных, как *Cephalotaxopsis*, *Taxites*, *Elatocladus*, некоторые *Sequoia*, *Parataxodium* в неблаго-приятный период сбрасывали облиственные побеги, остатки которых многочисленны в захоронениях. Интересно отметить, что у представителей *Nilssoniocladus* из средних широт Север-ного полушария (Япония) отсутствуют рубцы от сброшенных укороченных побегов, следовательно механизма сбрасывания укороченных побегов с 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 0 °С. Если этого не происходит, растения в конце вегетационного периода сбрасывают отдельные листочки. По аналогии можно предположить, что растения с побегами *Nilssoniocladus* сбрасывали укороченные побеги с 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*, *Sorbits* и др.), так и, более часто, их индивидуальных листочек.

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 прослои, состоящие из плотно наслоенных друг на друга отпечатков листьев. Среди последних встречаются представители цикадофитов (*Cycadites*, *Nilssonia*), гинкговых (*Ginkgo*), хвойных (*Cephalotaxopsis*, *Sequoia*) и покрытосеменных (платанообразные, *Menispermites*, *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].

Листопадность растений позднемеловых флор Арктики представляет собой одну из стратегий преодоления ими продолжительных теплых полярных ночей, позволявшую 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 позднемеловых 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, вместе с тем, сброшенные годичные побеги этих растений встречены не были. Характерно, что перечисленные хвойные обладали мелкими чешуевидными или жесткими крючковидными листьями. Во внутренконтинентальных районах Азии в составе растительности сенонского возраста (из средней и верхней частей тимердяжской свиты Вилюйской 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 позднемеловых флор Арктики (см. выше), так и по литологическим признакам [Чумаков и др., 1995].

Однако ксероморфизм этих хвойных и покрытосеменных был, видимо, 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, реконструируемая 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 °C, по сравнению с теми, которые “зимовали” при +15 °C [Read, Francis, 1992].

Таким образом, растениям позднемеловых флор Арктики были присущи две стратегии перезимовывания: в безлистном и в облиственном состоянии. Каждая из них обладала своими преимуществами и недостатками, и трудно сказать, какая из них экономила растениям больше ресурсов. В древних высокосиротных 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.

5.3. 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 [Буданцев, 1975; Вахрамеев, 1976]. Меловая история платанообразных наглядно прослеживается [Герман, 1994; Герман, Лебедев, 1991] на примере ископаемых флор Анадырско-Корякского субрегиона (АКСР) (рис. 24).

Платанообразные в АКСР появляются во флорах позднего альба–сеномана (гребенкинский этап) и представлены одним видом рода *Platanus* [Герман, 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. indet., возможно, не принадлежащие к этому виду [Щепетов и др., 1992], а также единичный фрагмент листа *Pseudoprotophyllum* sp. с пельтатным основанием [Spicer, Ahlberg et al., 2002].

В туронской пензинской флоре платанообразные доминируют и определяют весь облик этой флоры. Они представлены родами *Platanus* (три вида, из которых наиболее многочисленны *P. newberryana* Heer 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 кайваемскую 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 пензинской и кайваемской 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, Лебедев, 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 стацических озер [Копорулин, Вознесенский, 1969]. Это, вероятно, отражает расширение адаптивного диапазона рассматриваемых растений в данное время, сопровождавшее рост их разнообразия.

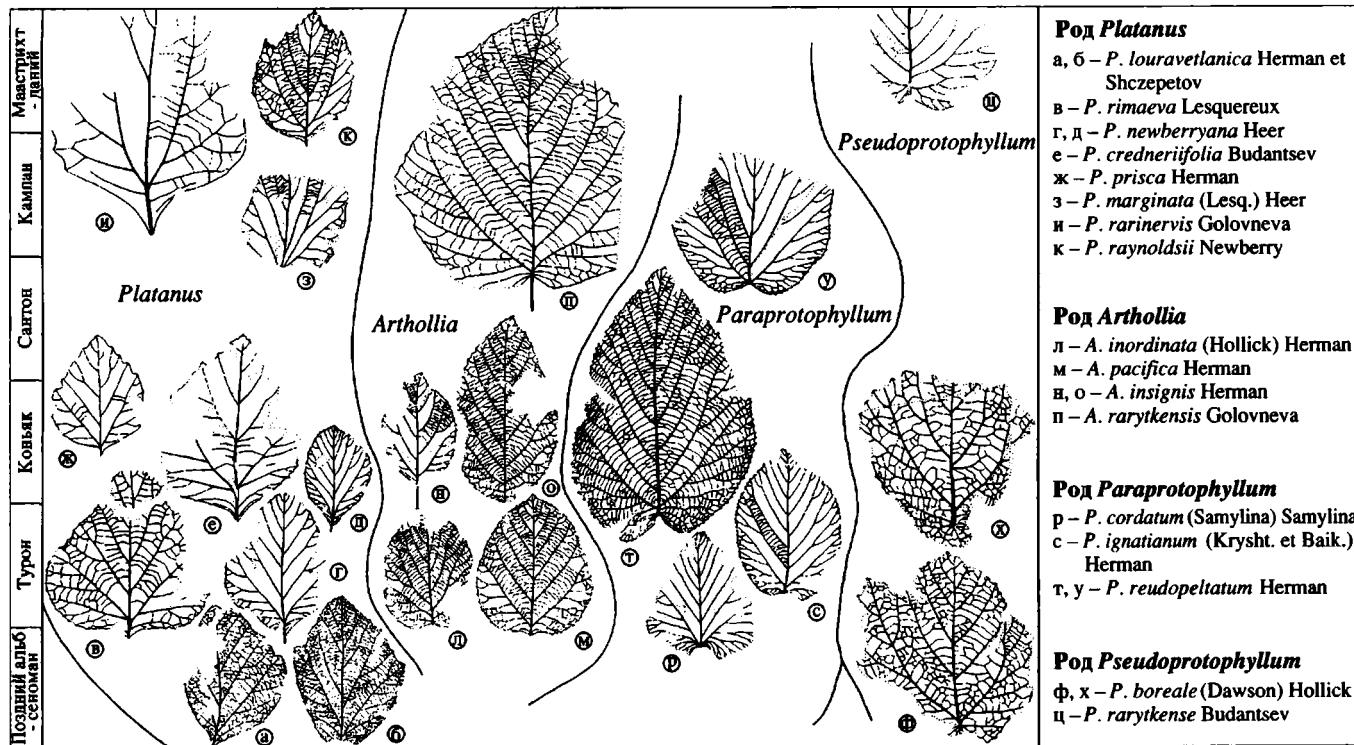


Рис. 24. Разнообразие платанообразных в позднем мелу Анадырско-Корякского субрегиона
 (по: [Герман, 1994], с дополнениями)

Флора сантона и раннего кампана (барыковский этап) отличается от предыдущих существенным сокращением разнообразия и количества платанообразных. В сантоне (валижгенская тафофлора [Герман, Лебедев, 1991]) известен единственный вид *Platanus*, остатки которого малочисленны, в раннем–среднем? кампане (верхнебыстринская и барыковская тафофлоры [Герман, Лебедев, 1991]) редко встречаются представители одного вида *Paraprotophyllum*. В маастрихтской горнореченской флоре указывается единственный вид *Platanus* [Головнева, 1990, 1994]. Во флоре позднего маастрихта и, возможно, начала палеогена (корякский этап) количество и разнообразие платанообразных вновь возрастают, но они не столь значительны, как в пензинской и кайваемской флорах: здесь встречено по одному виду *Platanus*, *Arthollia* и *Pseudoprotophyllum*, не достигавших, однако, доминирующего положения [Головнева, 1990, 1994; Головнева, Герман, 1992; Герман, 1993].

Позднемеловые платанообразные АКСР представлены, таким образом, 17 видами четырех родов (см. рис. 24).

Род *Platanus* наиболее разнообразен и включает восемь видов. В позднем альбе – сеномане встречен один вид *Platanus*, в туронский и коньяцкий века – по три вида, причем два вида пензинской 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 коньяцкий века известно по два вида этого рода, причем все они, за исключением *A. inordinata* (Hollick) Hertman, 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 (гребенкинская флора) и представлен единственным, не определимым до вида отпечатком, сомнений в родовой принадлежности которого, однако, нет. Более

широко род распространен в туронское и коньякское время (в арманской флоре Охотско-Чукотского вулканогенного пояса и тыльпэтыргынайской 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].

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. 24). Рост разнообразия платанообразных вероятно сопровождался расширением адаптивного диапазона этих растений.

Помимо платанообразных растений, покрытосеменные некоторых других родов обладали листьями крупного размера и часто были доминирующими или субдоминирующими компонентами позднемеловых 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 высок широтного климата того времени, который был влажным умеренным или умеренно теплым и характеризовался специфическим световым режимом – резкой световой сезонностью (см. рис. 14) с недостатком солнечного излучения зимой и продолжительным в течение суток, сравнительно слабым и преимущественно рассеянным освещением (см. рис. 15, 16) 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; Tertien et al., 1957]. В рассеянном солнечном свете почти полностью отсутствуют инфракрасные лучи, которые практически не погло-

щаются 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 широколистенных 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 [Parkhurst, Loucks, 1972]: формирование крупных листьев возможно лишь при высокой влажности воздуха, ограничивающей транспирацию, и при обильном снабжении растений водой, обеспечивающем интенсивный рост листьев. Ранее (см. раздел 3.2) было показано, что приполярные растения позднемеловой эпохи, по-видимому, не испытывали недостатка увлажнения: среднемесячное количество осадков за вегетационный период было высоким и составляло примерно 100–150 мм (см. табл. 1, 2).

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, 1972; Wintsch, 1979]. Им была предложена “модель эффективности использования воды”, согласно которой (рис. 25) 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 мелким листьями наиболее характерны

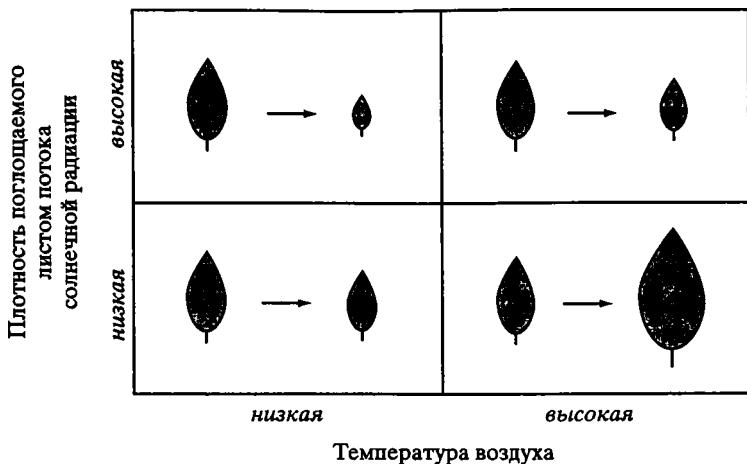


Рис. 25. Ожидаемые, согласно модели Д. Паркхорста, тенденции отбора по размеру листьев в зависимости от условий освещенности и температуры воздуха (по: [Wintsch, 1979], с изменениями)

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 приходятся на турон–конык 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 распространения и разнообразия платанообразных, вероятно, объясняется тем, что в позднем альбе – сеномане и в сантоне–кампане севера Сибири и Северо-Востока России наблюдаются потепления климата (см. раздел 3.2); 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]): выбрасы-

ваемые в атмосферу продукты вулканических извержений (водяные пары, газы, пылевые частицы) также должны были увеличивать рассеяние солнечного света.

Характерной особенностью позднемеловых 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* (Krysh. et Baik.) Негман из турона Северо-Западной Камчатки длина листа варьировала в широких пределах от 3,3 см до приблизительно 50 см [Герман, 1984а, 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, 1984а].

Большая вариабельность размера листьев в пределах одного вида, типичная для большинства позднемеловых 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 поисходят из верхних, хорошо освещенных крон деревьев. Этому, однако, противоречит представление о том, что большинство, если не все, позднемеловых покрытосеменных не было крупными деревьями, формировавшими полог леса, а скорее представляло 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* (Krysh. 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. 26, А) на побеге ранние весенние листья были короткие, широкие, часто асимметричные; более поздние весенние и летние листья становились длиннее, их относительная ширина уменьшалась, а симметрич-

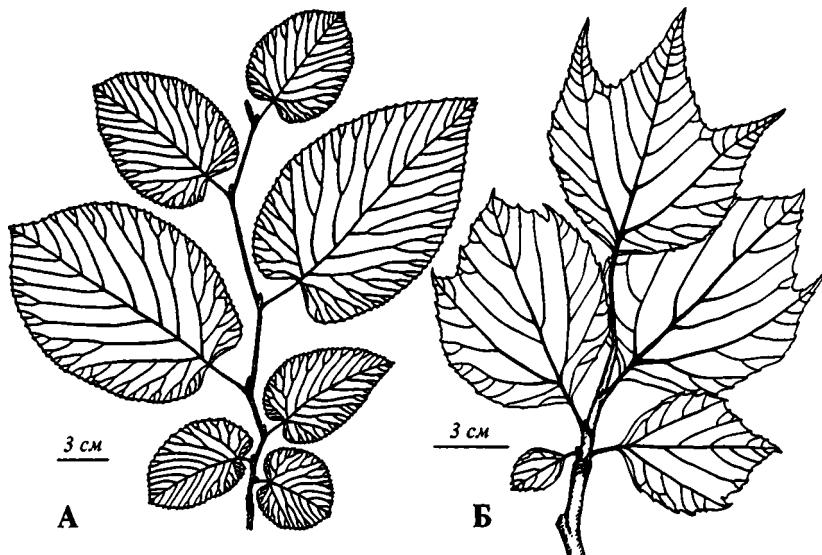


Рис. 26. Реконструкция годичных побегов *Paraprotophyllum ignatianum* (Крышт. et Baik.) Herman (А) (по: [Герман, 1990], с изменениями) и "*Platanus*" *raynoldsii* Newberry (Б) (по: [Моисеева, 2003], с изменениями)

ность возрастала; листья последних узлов годичного побега, возможно, были несколько меньше предыдущих, симметричные. Такая реконструкция неплохо согласуется с предложенной Д. Паркхорстом моделью (см. рис. 25): 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 солнечном свете, не ослаблявшемся хорошо развитыми кронами соседних деревьев или кустарников. На рис. 26, 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].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ (ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ)

**Если бы мы отказались от всего несовершенного,
то ничего бы не осталось**

Дж. Сорос. "Алхимия финансов"

В течение последнего десятилетия был предложен, развит и усовершенствован метод, позволяющий рассчитывать количественные палеоклиматические параметры температуры и влажности – CLAMP. Для этого используются климатические сигналы, закодированные в архитектуре листьев древесных двудольных покрытосеменных растений. CLAMP позволяет рассчитать среднегодовую температуру, температуру наиболее теплого месяца, температуру наиболее холодного месяца, среднее количество осадков за вегетационный период, среднемесячное количество осадков за вегетационный период, количество осадков за три последовательных наиболее влажных месяца, количество осадков за три последовательных наиболее сухих месяца и продолжительность вегетационного периода.

CLAMP – это эволюционно и таксономически независимый метод для непосредственного определения атмосферных палеоклиматических параметров на суше, и, таким образом, он дополняет данные по морским климатам. CLAMP – эксплицитный и повторяемый метод, позволяющий рассчитывать климатические параметры и при этом количественно оценивать допустимые ошибки. CLAMP позволяет ответить на вопрос: если бы та или иная ископаемая флора существовала на современной Земле, в каких климатических условиях мы были бы вправе ожидать ее обнаружить.

Многофакторный статистический анализ ископаемых листьев покрытосеменных (CLAMP) дополняет изотопный анализ, так как на его результаты не влияют диагенетические изменения изучаемых остатков, для него требуются лишь отпечатки листьев (а не первоначальный органический материал), он характеризует атмосферные условия (а не температуру морской воды), позволяя реконструировать климатические условия на суше и, кроме то-

го, может давать целый ряд (в нашем варианте – восемь) расчетных количественных параметров температуры и влажности.

По методике CLAMP было проанализировано 20 флор: пять – из Центральной Европы, две – из Казахстана, 10 – из Сибири и Северо-Востока России, две – с Аляски и одна – из Новой Зеландии. Все изученные позднеальбские–сеноманские флоры Казахстана, Якутии, Северо-Востока России и Аляски существовали в условиях теплоумеренного влажного климата. Сеноманские флоры Центральной Европы и Новой Зеландии росли в климате, классифицируемом как гумидный теплоумеренный с жарким летом либо как субтропический, с постоянным или слабо сезонным количеством осадков в течение года. Шесть турон-коньякских флор Северо-Востока России и Аляски существовали в условиях теплоумеренного влажного климата, однако нельзя, учитывая возможную ошибку расчетов, исключить, что туронская флора Камчатки и турон-коньякская Примагаданья произрастали в относительно теплом варианте холодноумеренного климата. Две сенонские флоры Центральной Европы росли в климате, классифицируемом как теплоумеренный гумидный с жарким летом либо субтропический, возможно, со слабой сезонностью увлажнения.

Эти расчеты палеоклиматических параметров свидетельствуют об определенных изменениях климата и тенденциях в похолодании и потеплении в течение конца альба и позднего мела. По европейским флорам устанавливается, что сеноманский климат был теплее сантон-кампанийского; суммируя климатические данные, полученные по азиатским ископаемым флорам, можно предположить общее потепление климата от позднего альба к сеноману, снижение температур в туроне и новое, менее значительное потепление в коньякском веке. Туровское похолодание, по-видимому, имело глобальное распространение [Voigt, 2000]. Следовательно, как в Европе, так и в Азии наиболее теплым веком позднего мела был, по всей вероятности, сеноман. Этот вывод подтверждается также палеоокеанологическими данными [Крашенинников, Басов, 1985; Вагтера, 2000; Huber et al., 2000; Price, Hart, 2002].

Во влажном климате без выраженного сухого сезона климатические сигналы, отраженные в архитектуре листьев покрыто-семенных из разных местообитаний, различаются мало. Для более теплых и сезонно-сухих климатов CLAMP позволяет определять особенности микроклимата, испытываемого различными растительными сообществами.

Температура наиболее холодного месяца, рассчитанная по туровским и коньякским флорам, росшим на побережье Арк-

тического бассейна, была близкой к нулевой либо выше нуля. Это позволяет предположить, что Арктический бассейн “подогревался” привносом теплых вод из низких широт предположительно по Западному Внутреннему проливу на Северо-Американском материке. Арктический бассейн, по-видимому, демпфировал сезонные температурные колебания вблизи побережья, “добавляя” в атмосферу некоторое количество тепла в летний сезон, но зато существенно повышая зимние температуры.

Высказывалась гипотеза, что палеоширота бассейна Грюнбах (Австрия) по палеомагнитным данным была примерно 32° с.ш., т.е. слагающие его отложения формировались приблизительно в 1000 км к югу от того места, где они расположены сейчас. Это предположение не подтверждается сравнением палеоклиматических параметров, рассчитанных по сенонским флорам Австрии и Южной Чехии, однако оно и не опровергается ими, поскольку указанные флоры были подвержены сильному влиянию теплого океана Тетис и, кроме того, могут оказаться не одновозрастными.

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. Эпизодическое появление ледово-морских отложений в высоких северных и южных палеоширотах свидетельствует о кратковременных похолоданиях. В высоких широтах Земли в это время преобладал влажный высокосиротный 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. В средних палеоширотах обоих полушарий преобладал влажный и переменно-влажный весьма теплый климат (среднеширотный теплый гумидный климат), современным аналогом которого можно считать теплоумеренный гумидный с жарким летом либо субтропический. В обоих полушариях были широко развиты северный и южный тропические аридные пояса, причем в апте они сливались в единый тропическо-экваториальный пояс, который занимал почти все низкие и часть средних широт обоих полушарий. Пояс экваториального гумидного климата сформировался на протяжении альба–турона в пределах западногондванских континентов. Его возникновение было связано, очевидно, с раскрытием Южной Атлантики.

Сравнение сеноманских климатических поясов, построенных по геологическим данным, с результатами компьютерной

модели общей атмосферной циркуляции позволяет заключить, что наблюдается хорошее совпадение палеоклиматических реконструкций, полученных разными методами, особенно в низких широтах. В высоких широтах обоих полушарий по геологическим данным в целом реконструируется более теплый климат, чем тот, который дают результаты моделирования. Намечаются регионы, где совпадения результатов, полученных разными методами, нет. К ним относятся внутриконтинентальные районы Северной Азии и южные регионы Африки и Южной Америки и Индостан, которые должны рассматриваться как приоритетные объекты геолого-палеоклиматических исследований. По-видимому, наблюдаемые несовпадения связаны с принципиальными свойствами или ограничениями различных методов.

Относительно неплохое соответствие результатов CLAMP предсказаниям компьютерной модели для прибрежных районов Евразии свидетельствует об аккуратности этого метода и о способности растений предоставлять количественные климатические сигналы. Однако для внутриконтинентальной Азии картина существенно иная: сеноманская флора из этого региона отражает климат, сильно отличающийся от предсказанного моделью. Существующие компьютерные климатические модели не в состоянии воспроизвести реконструируемые по комплексу геологических данных (анализ глинистых минералов, палеоботаника, палинология, CLAMP) климатические параметры внутриконтинентальных районов Азии (бассейн р. Вилой) в условиях парникового климата мелового периода: модели "приписывают" этим районам современный резко континентальный термальный режим (т.е. низкую среднегодовую температуру при большом диапазоне температур в течение года) и малое количество осадков, а геологические данные свидетельствуют о теплоумеренном влажном климате с мягкими зимами. Это может вести к недооценке моделями величины будущих климатических изменений в таких регионах. Сказанное вызывает серьезные сомнения в применимости существующих GCM для предсказания будущего потепления климата Земли.

В позднемеловых 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 теплокровно-

стью – 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.

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 позднемеловых приполярных широколистенных 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.

* * *

Э.В. Толль погиб, исследуя территорию к северу от острова Новая Сибирь в надежде открыть гипотетическую Землю Санникова. Это название хорошо известно читателю по роману В.А. Обручева, описавшего фантастический арктический остров с теплым (благодаря вулканической активности) климатом, богатыми растительностью и животным миром.

Сейчас ясно, что Земли Санникова нет в современной Арктике. Но не ее ли, существовавшую в далеком прошлом, открыл Э.В. Толль, подобрав на пустынном берегу острова Новая Сибирь отпечатки загадочных древних растений?

ЛИТЕРАТУРА

- Амон Э.О.** Морские акватории Уральского региона в средне- и позднемеловое время // Геология и геофизика. 2001. Т. 42, № 3. С. 471–483.
- Анастасьев А.** Глобальное тепло Земли // GEO. 2002. № 7. С. 111–120.
- Ахметьев М.А.** Гл. 1: Климат Земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Под ред. М.А. Семихатова, Н.М. Чумакова. М.: Наука, 2004. С. 10–123. (Тр. ГИН РАН; Вып. 550).
- Белый В.Ф.** К проблеме фитостратиграфии и палеофлористики среднего мела Северо-Восточной Азии // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1997. Т. 5, № 2. С. 51–59.
- Беньяновский В.Н., Копаевич Л.Ф.** Зональная схема кампана и маастрихта Европейской палеобиогеографической области по бентосным фораминиферам // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2001. Т. 9, № 6. С. 49–70.
- Берг Л.С.** Основы климатологии. М.; Л.: Госиздат, 1927. 265 с.
- Бондаренко Н.М.** Состав и распространение спор и пыльцы в верхнем мелу острова Новая Сибирь (Новосибирские острова) // Палеонтологическое обоснование расчленения палеозоя и мезозоя арктических районов СССР. Л.: Севморгеология, 1983. С. 149–156.
- Борзенкова И.И.** Изменения климата в кайнозое. СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. 248 с.
- Борисов П.М.** Может ли человек изменить климат: Два проекта. М.: Наука, 2003. 270 с.
- Буданцев Л.Ю.** Некоторые проблемы изучения флоры Арктики эпохи раннего кайнофита // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. С. 76–86.

- Буданцев Л.Ю.* Морфология листьев и таксономия родов *Protophyllum* Lesq. и *Pseudoprotoptophyllum* Hollick // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л.: Наука, 1975. С. 90–107.
- Буданцев Л.Ю.* Фитостратиграфические комплексы позднего мела Лено-Вилюйского и Чульмо-Енисейского бассейнов как основа для межрегионального сопоставления континентальных отложений // Стратиграфия нижнемеловых отложений нефтегазоносных областей СССР. Л.: Недра, 1979. С. 149–162.
- Буданцев Л.Ю.* История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 1983. 156 с.
- Буданцев Л.Ю.* Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры Бореальной области Л.: Наука, 1986. 60 с. (Комаровские чтения; Т. 36).
- Буко А.Дж., Чень Су, Скотиз К.Р.* Климатические зоны и палеогеография фанерозоя с учетом содержания CO₂ в атмосфере // Палеонтол. журн. 2004. № 2. С. 3–11.
- Букштынов А.Д., Грошиев Б.И., Крылов Г.В.* Леса (природа мира). М.: Мысль, 1981. 316 с.
- 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.* Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана М.: Изд-во АН СССР, 1952. 385 с. (Региональная стратиграфия СССР; Т. 1).
- Вахрамеев В.А.* Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба // Региональная стратиграфия СССР. Т. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 169 с.
- Вахрамеев В.А.* Платанообразные позднего мела // Очерки геологии и палеонтологии Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 66–78.
- Вахрамеев В.А.* Климаты Северного полушария в меловом периоде и данные палеоботаники // Палеонтол. журн. 1978. № 2. С. 3–17.
- Вахрамеев В.А.* Пыльца *Classopollis* как индикатор климата юры и мела // Сов. геология. 1980. № 8. С. 48–56.
- Вахрамеев В.А.* Развитие флор в средней части мелового периода и древние покрытосеменные // Палеонтол. журн. 1981. № 2. С. 3–14.

- Вахрамеев В.А.* Фитогеография, палеоклиматы и положение материков в мезозое // Вестн. АН СССР. 1985. № 8. С. 30–42.
- Вахрамеев В.А.* Юрские и меловые флоры и климаты Земли. М.: Наука, 1988. 214 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 430).
- Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В.* Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. 426 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 208).
- Вахрамеев В.А., Мейен С.В.* Флорогенез и стратиграфия // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева / Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002. С. 316–329.
- Вахрамеев В.А., Пущаровский Ю.М.* О геологической истории Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба в мезозойское время // Вопросы геологии Азии. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 588–628.
- Воронова М.А., Воронова Н.Н.* Покрытосеменные в эволюции флоры мезофита // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева / Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002. С. 188–189.
- Герасимов П.А., Мигачева Е.Е., Найдин Д.П., Стерлин Б.П.* Юрские и меловые отложения Русской платформы. М.: Изд-во МГУ, 1962. 195 с. (Очерки региональной геологии СССР; Вып. 5).
- Герман А.Б.* Новый род платанообразных покрытосеменных из верхнемеловых отложений Камчатки // Палеонтол. журн. 1984а. № 1. С. 71–79.
- Герман А.Б.* О возрасте валижгенской свиты Камчатки и полуострова Елистратова по палеоботаническим данным // Сов. геология. 1984б. № 11. С. 60–69.
- Герман А.Б.* Первая находка покрытосеменных рода *Ternstroemites* в СССР (поздний мел Камчатки) // Палеонтол. журн. 1985а. № 1. С. 138–141.
- Герман А.Б.* Покрытосеменные позднего мела Камчатки и бухты Угольной и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. М.: ГИН АН СССР, 1985б. 25 с.
- Герман А.Б.* Новые покрытосеменные из турона Северо-Западной Камчатки // Палеонтол. журн. 1987. № 4. С. 96–105.
- Герман А.Б.* Новые покрытосеменные из коньякских отложений Северо-Западной Камчатки // Палеонтол. журн. 1989. № 2. С. 89–100.
- 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 // А.Б. Герман, Е.Л. Лебедев. Стратиграфия и флора меловых отложений Северо-Западной Камчатки. М.: Наука, 1991. С. 5–141.*
- Герман А.Б. Этапность и цикличность развития позднемеловой 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 // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т. 2, № 4. С. 62–77.*
- Герман А.Б. Палеоботанический термометр, или о чем рассказали древние флоры Арктики // Российская наука: выстоять и возродиться. М.: Наука, 1997. С. 229–236.*
- Герман А.Б. О составе и возрасте гребенкинской флоры реки Анадырь (средний мел, Северо-Восток России) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1999а. Т. 7, № 3. С. 63–78.*
- Герман А.Б. Фитостратиграфия и эволюция флор в альбе – позднем мелу Северной Пацифики // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1999б. Т. 7, № 2. С. 39–53.*
- Герман А.Б. Гл. 4: Количественные палеоботанические данные о позднемеловом климате Евразии и Аляски // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Под ред. М.А. Семихатова, Н.М. Чумакова. М.: Наука, 2004. С. 88–104. (Тр. ГИН РАН; Вып. 550).*
- Герман А.Б., Головнева Л.Б. Новый род позднемеловых платанообразных Северо-Востока СССР // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1456–1467.*
- Герман А.Б., Лебедев Е.Л. Стратиграфия и флора меловых отложений Северо-Западной Камчатки. М.: Наука, 1991. 189 с. (Труды ГИН АН СССР; Вып. 468).*
- Герман А.Б., Стайсер Р.Э. Континентальный мел Северо-Востока Азии и Аляски: сравнение флор и палеоклимата // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1997. Т. 5, № 1. С. 60–66.*
- Головнева Л.Б. Маастрихт-датская флора хребта Рарыткин (Корякское нагорье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1990. 16 с.*
- Головнева Л.Б. Маастрихт-датские флоры Корякского нагорья. СПб.: БИН РАН, 1994. 148 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 // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1998а. Т. 6, № 1. С. 49–72.
- Жарков М.А., Мурдмаа И.О., Филатова Н.И.* Палеогеография второй половины мелового периода // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1998б. Т. 6, № 3. С. 1–15.
- Жарков М.А., Мурдмаа И.О., Филатова Н.И.* Палеогеографические перестройки и седиментация мелового периода // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Под ред. М.А. Семихатова, Н.М. Чумакова. М.: Наука, 2004. С. 52–87. (Тр. ГИН РАН; Вып. 550).
- Заклинская Е.Д.* Покрытосемянные по палинологическим данным // Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1977. С. 66–119.
- Захаров В.А.* Климат Северо-Восточной Азии в мезозое (обзор) // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева / Под ред. Ахметьева М.А., Германа А.Б., Долуденко М.П., Игнатьева И.А. М.: ГЕОС, 2002. С. 262–269.
- Захаров В.А., Лебедева Н.К., Маринов В.А.* Биотические и абиотические события в позднем мелу Арктической биogeографической области // Геология и геофизика. 2003. Т. 44, № 11. С. 1093–1103.
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н., Курушин Н.И.* и др. Палеонтологические и палеоэкологические свидетельства присутствия арктического океана в мезозое // Российская Арктика: геологическая история, минерагения, геоэкология. СПб.: ВНИИОкеаногеология, 2002. С. 80–92.
- Захаров Ю.Д., Борискина Н.Г., Попов А.М.* Реконструкция условий морской среды позднего палеозоя и мезозоя по изотопным данным. Владивосток: Дальнаука, 2001. 112 с.
- Захаров Ю.Д., Игнатьев А.И., Борискина Н.Г.* и др. Палеотемпературная кривая для позднего мела Северо-Западной Пацифики (Хоккайдо, Сахалин, Восточная Корякия) // Тихоокеан. геология. 2001. Т. 20, № 1. С. 15–24.
- Захаров Ю.Д., Смышиляева О.П., Попов А.М.* и др. Изотопный состав кислорода и углерода меловых органогенных карбонатов Корякского нагорья. Ст. 1: Пенжинская губа // Тихоокеан. геология. 2002. Т. 21, № 2. С. 55–73.

Иванова Е.В. Биогеографическая зональность Индийского океана в позднем мезозое // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2000. Т. 8, № 5. С. 43–51.

Изменения климата. Комплект информационных карточек по изменению климата. М.: ЮНЕП РКИКООН, 2003. 64 с.

Каландадзе Н.Н., Раутин А.С. Система млекопитающих и историческая зоогеография // Филогенетика млекопитающих / Под ред. О.Л. Россолимо. М.: Изд-во МГУ, 1992. С. 44–152.

Киотский протокол к Конвенции об изменении климата. Вопн: Climate Change Secretariat, 2003. 33 с.

Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Под ред. М.А. Семихатова, Н.М. Чумакова. М.: Наука, 2004. 299 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 550).

Климатические изменения: взгляд из России / Под ред. В.И. Данилова-Данильяна. М.: ТЕИС, 2003. 416 с.

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. О реконструкции вымерших растений // Палеонтол. журн. 1969. № 1. С. 3–12.

Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений (основные принципы и методы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. 212 с.

Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 183 с.

Красилов В.А. Меловой период: Эволюция земной коры и биосфера. 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 позднемеловых динозавров в Северной Корякии // Континентальный мел СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 213–215.

Крашенинников В.А., Басов И.А. Стратиграфия мела Южного океана. М.: Наука, 1985. 176 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 394).

Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.

Лебедев Е.Л. Развитие альб-сеноманских флор Северо-Востока СССР и связь их состава с фациальными особенностями вмещающих отложений // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1976. № 9. С. 69–77.

- Лебедев Е.Л.* Стратиграфия и возраст Охотско-Чукотского вулканогенного пояса. М.: Наука, 1987. 175 с. (Труды ГИН АН СССР; Вып. 421).
- Лебедев Е.Л.* Амкинское похолодание и развитие флор на рубеже раннего и позднего мела // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1, № 2. С. 78–84.
- Лебедев Е.Л.* Представления о палеофлористическом районировании и меловом Тихоокеанском рефугиуме в работах В.А. Вахрамеева // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева / Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьев. М.: ГЕОС, 2002. С. 48–52.
- Мейен С.В.* Прогноз в биологии и уровни системности живого // Биология и современное научное познание. М.: Наука, 1980. С. 103–120.
- Мейен С.В.* Основные проблемы палеофлористики // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева / Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002. С. 119–121.
- Михайлова И.А., Найдин Д.П.* Систематическое положение и распространение рода *Borissiakoceras* Arkhangelsky, 1916 (*Ammonoidea*) // Палеонтол. журн. 2002. № 6. С. 46–56.
- Моисеева М.Г.* Морфологическая изменчивость листьев «*Platanus*» *raynoldsii* Newberry из маастрихта Корякского нагорья // Палеонтол. журн. 2003. № 3. С. 98–107.
- Найдин Д.П.* Меридиональные связи позднемеловой морской биоты Северного полушария // Тихоокеан. геология. 2001. Т. 20, № 1. С. 8–14.
- Найдин Д.П., Похиалайнен В.П., Кац Ю.И., Красилов В.А.* Меловой период: Палеогеография и палеоокеанология. М.: Наука, 1986. 263 с.
- Несов Л.А.* Значение смен вертикальной циркуляции в океане для исторических перемен в планетарном балансе тепла, региональных климатах и биосе // Вестн. СПб. ун-та. 1992. Сер. 7. Вып. 1, № 7. С. 3–10.
- Несов Л.А.* Динозавры Северной Евразии: новые данные о составе комплексов, экологии и палеобиогеографии. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 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 позднем сеноне на северо-востоке Корякского нагорья // Континентальный мел СССР. Владивосток: БПИ ДВО АН СССР, 1990. С. 191–212.

- Несов Л.А., Ярков А.А.* Гесперорнисы в России // Рус. орнитол. журн. 1993. Т.2, вып. 1. С. 37–54.
- Папулов Г.Н.* Меловые отложения Урала. М.: Наука, 1974. 203 с.
- Пергамент М.А.* Стратиграфия верхнемеловых отложений Северо-Западной Камчатки (Пенжинский район). М.: Изд-во АН СССР, 1961. 147 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 39).
- Пергамент М.А.* Стратиграфия и иноцерамы верхнего мела Северного полушария М.: Наука, 1978. 214 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 322).
- Пономаренко А.Г.* Фитогеографические построения В.А. Вахрамеева и теория климата // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева / Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002. С. 125.
- Похиалайнен В.П.* Альб-сеноманские моллюски моря Моури и его аналогов на севере Тихого океана // Тихоокеан. геология. 1995. № 5. С. 15–22.
- Пущаровский Ю.М.* Лено-Вилюйская эпопея // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева / Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002. С. 62–67.
- Раутиан А.С.* Эвристическая модель становления основ гомойотермии // 10-е Всесоюзное совещание по эволюционной физиологии: Тез. докл. Л.: Наука, 1990. С. 31–32.
- Ронов А.Б., Балуховский А.Н.* Климатическая зональность материков и общая тенденция изменения климата в позднем мезозое и кайнозое // Литология и полез. ископаемые. 1981. № 5. С. 118–136.
- Ронов А.Б., Хайн В.Е., Балуховский А.Н.* Атлас литолого-палеогеографических карт Мира: Мезозой и кайнозой континентов и океанов. Л.: Мингео, 1989. 70 с.
- Сальников Б.А., Сальникова Н.Б., Туренко Т.В.* Корреляция угленосных толщ в морских отложениях Северо-Западной Пацифики // Континентальный мел СССР. Владивосток: БПИ ДВО АН СССР, 1990. С. 167–175.
- Самойлович С.Р.* Новая схема флористического районирования Северного полушария в позднем сеноне // Палеонтол. журн. 1977. № 3. С. 118–127.
- Самылина В.А.* Раннемеловые флоры Северо-Востока СССР: (К проблеме становления флор кайнофита). Л.: Наука, 1974. 56 с. (Комаровские чтения; Т. 27).
- Свешникова И.Н., Буданцев Л.Ю.* Ископаемые флоры Арктики. I: Позднемеловая флора острова Новая Сибирь. Л.: Наука, 1969. С. 68–110.

Синицын В.М. Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра, 1980. 248 с.

Соколова Е.А. Палеоокеанологические реконструкции Тихого океана для конца позднего мела (маастрихт) по планктонным фораминиферам: Автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. М.: ИО РАН, 1997. 26 с.

Соловей Ю.В. Киото на пороге России: Основы системы правового регулирования выбросов парниковых газов в Российской Федерации. М.: ИГ "Юрист", 2003. 320 с.

Снупп С.Г., Барнес Б.В. Лесная экология. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 480 с.

Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 251 с.

Тахтаджян А.Л. Основные фитохории позднего мела и палеоценена на территории СССР и сопредельных стран // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 9. С. 1217–1230.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.

Терехова Г.П. О возрасте кривореченской свиты и гребенкинского флористического комплекса // Стратиграфия и палеонтология фанерозоя Северо-Востока СССР. Магадан: СВКНИИ ДВО АН СССР, 1988. С. 100–117.

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) // ДАН СССР. 1984. Т. 278, № 6. С. 1443–1446.

Филатова Н.И. Эволюция меловых обстановок на Северо-Востоке Азиатского континента // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 3. С. 64–75.

Филиппова Г.Г. Ископаемые покрытосеменные из бассейна р. Армани // Ископаемые флоры Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 60–75 (Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. Н.С. 1975. Т. 27 (130)).

Филиппова Г.Г. Новые покрытосеменные из коньякских отложений северной части хребта Пекульней // Палеонтол. журн. 1991. № 3. С. 85–93.

Филиппова Г.Г. Коньякская флора северной части хребта Пекульней // Колыма. 1994 (март). С. 13–21.

Филиппова Г.Г., Абрамова Л.Н. Позднемеловая флора Северо-Востока России. М.: Недра, 1993. 348 с.

Хернгин В.Ф., Хлонова А.Ф. Меловые палинофлористические провинции мира. Новосибирск: Наука, 1983. 134 с.

- Хромов С.П.* Метеорология и климатология (для географических факультетов). Л.: Гидрометеоиздат, 1968. 491 с.
- Цеховский Ю.Г., Щипакина И.Г., Храмцов И.Н.* Латеритный элювий и продукты его переотложения – индикаторы палеоклиматов апт-туронского времени // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 3. С. 89–99.
- Чумаков Н.М.* Главные ледниковые события прошлого и их геологическое значение // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1984. № 7. С. 35–53.
- Чумаков Н.М.* Проблема теплой биосфера // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 3. С. 3–14.
- Чумаков Н.М.* О гальках и валунах, рассеянных в меловых отложениях Южной Англии // Литология и полез. ископаемые. 1998. № 4. С. 355–370.
- Чумаков Н.М.* Гл. 5: Климатическая зональность и климат мелового периода // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Под ред. М.А. Семихатова, Н.М. Чумакова. М.: Наука, 2004. С. 105–123. (Тр. ГИН РАН; Вып. 550).
- 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.
- Шилин П.В.* Позднемеловые флоры Казахстана: Систематический состав, история развития, стратиграфическое значение. Алма-Ата: Наука, 1986. 200 с.
- Щепетов С.В., Герман А.Б., Белая Б.В.* Среднемеловая флора правобережья реки Анадырь (стратиграфическое положение, систематический состав, атлас ископаемых растений). Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 1992. 166 с.
- Эволюция углеобразования на Северо-Востоке Азии.* Магадан: СВКНИИ ДВО АН СССР, 1987. 186 с.
- Эпштейн О.Г.* Климаты мезозоя–кайнозоя Северной Азии и ледово-морские отложения // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1977. № 2. С. 49–61.
- Ясаманов Н.А.* Древние климаты Земли. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 295 с.
- Ahlberg A., Herman A.B., Raikevich M.I. et al.* Enigmatic Late Cretaceous high palaeo-latitude limestones in Northeasternmost Asia // GFF. 2002. Vol. 124. P. 197–199.
- Akinin V.V., Hourigan J.K.* ^{40}Ar – ^{39}Ar geochronology of the Arman and Maltano-Ol'sk volcanic fields: a call for a revised chronostratigraphy of the Okhotsk-Chukotsk volcanic belt // Cretaceous continental margin of East Asia: Stratigraphy, sedimentation, and

- tectonics. The IV Intern. symp. Khabarovsk: FEB RAS, 2002. P. 23–24 (IGCP; 434).
- Anonymous. C.I.A. handbook, Polar regions atlas National Foreign Assessment Center, C.I.A. Wash. (D.C.), 1978. 66 p.
- Arens N.C. A rain forest cradle for angiosperms?: A preliminary look at the Cretaceous flora of Colombia, South America // 5th Quadrennial Conf. of the Intern. Organization of Palaeobotany. Santa Barbara (USA): University of California, June 30–July 5, 1996. Abstr. volume. P. 3.
- Arhus N. Dinoflagellate cyst stratigraphy of some Aptian and Albian sections from North Greenlands, southeastern Spitsbergen and Barents Sea // Cretaceous Res. 1991. Vol. 12, N 3. P. 209–225.
- Bailey I.W., Sinnot E.W. A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates // Science. 1915. Vol. 41. P. 831–834.
- Barrera E. The evolution of Cretaceous oceans and climates: stable isotope evidence // 6th Intern. Cretaceous Symp., Aug. 27 to Sept. 4, 2000. Vienna. 2000. Abstract volume. P. 13.
- Barron E.J. Cretaceous plate tectonic reconstructions // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 1987. Vol. 59. P. 3–29.
- Barron E.J., Fawcett P.J., Pollard D., Thompson S. Model simulations of Cretaceous climates: the role of geography and carbon dioxide: Palaeoclimates and their modelling with special reference to the Mesozoic Era // Philos. Trans. Roy. Soc. L., Ser. B. 1993. Vol. 341, N 1297. P. 307–316.
- Batten D.J. Palynology, climate and development of Late Cretaceous floral provinces in the Northern Hemisphere: A review // (ed.). Fossils and climate / Ed. P. Brenchley Wiley, 1984. P. 127–164.
- Bayer E. Phytopalaeontologische Beiträge zur Kenntnis der Perioc Kreideschichten in Bohmen. Prag: Komissionsverl. von Fr. Rivnac, Buchdruckerei Dr. Ed. Gregr a syn, 1920. 78 S.
- Beauvais L. Palaeobiogeography of the Early Cretaceous corals // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 1992. Vol. 92, N 3/4. P. 233–247.
- Beerling D.J. Palaeo-ecophysiological studies on Cretaceous and Tertiary fossil floras // Cenozoic Plants and Climates of the Arctic / Ed. by M.C. Boulter and H.C. Fisher. NATO ASI Ser. Ser. I. Global Environmental Change. 1994. Vol. 27. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 23–33.
- Bell W.A. Upper Cretaceous floras of the Dunvegan, Bad Heart, and Milk River formations of Western Canada // Geol. Surv. Can. Bull. 1963. N 94. P. 1–76.
- Beniamovskii V.N., Kopaevich L. Late Cretaceous palaeobiogeography and migrations of Foraminifera in Western Eurasia // Aspects

- of Cretaceous stratigraphy and palaeobiogeography. Proc. 6th Intern. Cretaceous symp., Vienna, 2002. P. 61–78. Österr. Akad. der Wiss. Schriftenr. der Erdwiss. Kommissionen; Bd 15.
- Berggren W.A., Holister C.D.* Palaeogeography, palaeobiogeography and the history of circulation in the Atlantic Ocean // Soc. Econ. Palaeontol. Miner. 1974. Vol. 20. P. 126–186.
- Brosgé W.P., Whittington Ch.L.* Geology of the Umiat-Maybe Creek Region, Alaska // US Geol. Surv. Profess. Pap. 1966. Vol. 303-H. P. 501–638.
- 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.
- Budantsev L.Yu.* Early stages of formation and dispersal of the temperate flora in the Boreal Region // Bot. Rev. 1992. Vol. 58, N 1. P. 1–48.
- Cech S., Klein V., Kriz J., Valerka J.* Revision of the Upper Cretaceous stratigraphy of the Bohemian Cretaceous Basin // Vestn. Ustred. Ustavu Geol. 1980. Vol. 55. P. 277–296.
- Chaloner W.G.* Fossil plants as palaeoenvironmental indicators // Cenozoic Plants and Climates of the Arctic / Ed. by M.C. Boultar and H.C. Fisher. B.: Heidelberg: Springer, 1994. P. 13–21.
- Chumakov N.M.* Scattered stones in Mesozoic deposits of North Siberia, USSR // Earth's pre-Pleistocene glacial record. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1981. P. 264.
- Clemens W.A., Nelms L.G.* Paleoecological implications of Alaskan terrestrial vertebrate faunas in Latest Cretaceous time at high paleolatitudes // Geology. 1993. Vol. 5, N 6. P. 503–506.
- Covey C., Barron E.* The role of ocean heat transport in climatic change // Earth Sci. Rev. 1988. Vol. 24, N 6. P. 429–445.
- Craggs H.J.* Late Cretaceous climate signal of the Tylpegyrgynai flora of North-Eastern Russia // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева / Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002. С. 172–173.
- Currie P.J.* Long-distance dinosaurs // Natur. Hist. 1989. N 6. P. 61–65.
- DeConto R.M., Hay W.W., Thompson S.L., Bergengren J.* Late Cretaceous climate and vegetation interactions: Cold continental interior paradox // Evolution of the Cretaceous ocean-climate system / Ed. E. Barrera, C.C. Johnson. Wash (D.C.), 1999. P. 391–406. (Geol. Soc. Amer., Spec. Pap.; Vol. 332).
- Detterman R.L., Bickel R.S., Gryc G.* Geology of the Chandler River region, Alaska // US Geol. Surv. Profess. Pap. 1963. Vol. 303-E. P. 223–324.
- Ditchfield P.W., Marshall J.D., Pirre D.* High latitude palaeotemperature variation: new data from the Tithonian to Eocene of James Ross

- Island, Antarctica // *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 1994. Vol. 107, N 1/2. P. 79–101.
- Douglas J.G., Williams G.E.* Southern Polar forests: The Early Cretaceous Floras of Victoria and their palaeoclimatic significance // *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 1982. Vol. 39. P. 171–185.
- Doyle P.* A review of the biogeography of Cretaceous belemnites // *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 1992. Vol. 92, N 3/4. P. 207–216.
- Frakes L.A.* Climates through geologic time. Amsterdam; N.Y.: Elsevier, 1979. 310 p.
- Frakes L.A., Francis J.E.* A guide to Phanerozoic cold polar climates from high-latitude ice-rafting in the Cretaceous // *Nature.* 1988. Vol. 333. P. 547–549.
- Frakes L.A., Francis J.E.* Cretaceous palaeoclimates // *Cretaceous Resources, Events and Rhythms* / Ed. by R.N. Ginsburg, B. Beaudoin. Dordrecht: Kluwer, 1990. P. 273–287.
- Frakes L.A., Francis J.E.* Discovery of probable ice-rafting in the late Mesozoic of the Northern Territory and Queensland// *Austral. J. Earth Sci.* 1992. Vol. 39. P. 11–119.
- Francis J.E.* Growth rings in Cretaceous and Tertiary fossil wood from Antarctica and their palaeoclimatic implications // *Palaeontology.* 1986. Vol. 29. P. 665–684.
- Francis J. E.* Evidence from Fossil Plants for Antarctic Palaeoclimates over the past 100 million years // *Terra Antarctica Rep.* 1999. Vol. 3. P. 43–52.
- Francis J.E., Frakes L.A.* Cretaceous climates // *Sedimentology review* 1. Oxford: Blackwell, 1993. P. 17–30.
- Francis J.E., Poole I.* Cretaceous and early Tertiary climates of Antarctica: evidence from fossil wood. // *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeocol.* 2002. Vol. 182. P. 47–64.
- Fric A., Bayer E.* Studien im Gebiete der Böhmischen Kreideformation. Perucer Schichten // *Arch. Naturwiss. Landesdurchforsch. Böhm.* 1901. Bd. 11, H. 2. S. 1–180.
- Funnell B.M.* Global and European Cretaceous shorelines, stage by stage: The global shoreline maps // *Cretaceous resources, events and rhythms* / Ed. R.N. Ginsburg and B. Beaudoin. Dordrecht: Kluwer, 1990. P. 221–235.
- Gilmour I., Kelley S., Skelton P., Spicer R.* The Cretaceous world. Milton Keynes: The Open Univ., 2002. 243 p.
- Gordon W.A.* Marine life and ocean surface currents in the Cretaceous // *J. Geology.* 1973. Vol. 81. P. 269–284.
- Hallam A. (ed.).* Atlas of Palaeobiogeography. Amsterdam: Elsevier, 1973. 672 p.

- Hallam A.* A review of Mesozoic climates // *J. Geol. Soc.* 1985. Vol. 142. P. 433–445.
- Hart M.B.* Climatic modelling in the Cretaceous using the distribution of planctonic Foraminiferida // *Geol. Soc. Ldn, Spec. Publ.* 2000. Vol. 181. P. 33–41.
- Herman A.B.* Late Cretaceous polar broad-leaved forests and high latitude climate // *Paleofloristic and paleoclimatic changes during Cretaceous and Tertiary: Proc. Intern. symp., Sept 14–20, 1992, Bratislava.* Bratislava: Geol. Ustav D. Stura, 1993. P. 23–30.
- Herman A.B.* A review of Late Cretaceous floras and climates of Arctic Russia // *Cenozoic plants and climates of the Arctic / Ed. M.C. Boulter and H.C. Fisher. B.; Heidelberg: Springer, Verlag, 1994.* P. 127–149. (NATO ASI Series, Ser. I; Vol. 27).
- Herman A.B., Kvacek J.* Campanian Grünbach Flora of Austria: A preliminary report: 6th International Cretaceous symp., Aug. 27 to Sept. 4, 2000, Vienna, 2000. Abstr act volum. P. 46.
- Herman A.B., Kvacek J.* Campanian Gürnbach Flora of Lower Austria, its composition and phytogeographic significance // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева / Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002а. С. 269–275.
- Herman A.B., Kvacek J.* Campanian Grünbach Flora of Lower Austria: preliminary floristics and palaeoclimatology // *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* 2002b. Vol. 103A. P. 1–21.
- 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., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 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 symposium, Vienna 2002.* P. 93–108. (Österr. Akad. der Wiss., Schriftenr. der Erdwiss. Kommissionen; Bd 15).
- Hickey L.J.* Changes in the angiosperm flora across the Cretaceous-Tertiary boundary // *Catastrophes and Earth History.* Princeton, 1984. P. 279–313.
- Hills L.V., Braunberger W.F., Nunez-Betelu L.K., Hall R.L.* Paleogeographic significance of *Scaphites depressus* in the Kanguk Formation (Upper Cretaceous), Axel Heiberg Island, Canadian Arctic // *Canad. J. Earth Sci.* 1994. Vol. 31. P. 733–736.

- Hlustik A.* A disappearing palaeobotanical locality in Prague-Hloubetin // Čas. Národ. Muz. Praze. 1986a. Vol. 154. P. 129–141.
- Hlustik A.* Eretmophyllous Ginkgoalean plants from the Cenomanian // Sbor. Národ. Muz. Praze. 1986b. Sv. 42. S. 99–114.
- Hlustik A., Konzalova M.* *Frenelopsis alata* (K. Feistm.) Knobloch (Cupressaceae) from the Cenomanian of Bohemia, a new plant producing *Classopollis* pollen // Evol. Biol. 1976. Vol. 5. P. 125–131.
- Hollick A.* The Upper Cretaceous floras of Alaska // US Geol. Surv. Profess Pap. 1930. Vol. 159. P. 1–123.
- Huber B.T.* Tropical paradise at the Cretaceous poles? // Science. 1998. Vol. 282. P. 2199–2200.
- Huber B.T., Hodell D.A., Hamilton C.P.* Middle-Late Cretaceous climate of the southern high latitudes: stable isotope evidence for minimal equator-to-pole thermal gradients // Bull. Geol. Soc. Amer. 1995. Vol. 107. No 10. P. 1164–1191.
- Huber B.T., Norris R.D., Wilson P.A.* Early Albian-Campanian paleotemperature history and paleoceanography of the subtropical North Atlantic: 6th Intern. Cretaceous symp., Aug. 27 to Sept. 4, 2000. Vienna, 2000. Abstract volume. P. 52.
- Jeans C.V., Long D., Hall M.A. et al.* The geochemistry of the Plenus Marls at Dover, England: evidence of fluctuating oceanographic conditions and of glacial control during the Turonian d₁₃C anomaly // Geol. Mag. 1991. Vol. 128. P. 603–632.
- Kelley S.P., Spicer R.A., Herman A.B.* New ⁴⁰Ar–³⁹Ar 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, No 1. P. 97–106.
- Kelly S.R.A., Moncrieff A.C.M.* Marine molluscan constraints on the age of Cretaceous fossil forests of Alexander Island, Antarctica // Geol. Mag. 1992. Vol. 129, N 6. P. 771–778.
- Kennedy E.M.* A palaeoclimate perspective on two Cretaceous fossil floras from New Zealand // Mem. conf. dedicated to V.A. Vakhrameev: (Abstr. and proc.), Nov. 13–14th, 1996. M.: ГЕОС, 1996. C. 34–37.
- Kennedy E.M., Spicer R.A., Rees P.M.* Quantitative palaeoclimate estimates from Late Cretaceous and Paleocene leaf floras in the northwest of South Island, New Zealand // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 2002. Vol. 184. P. 321–345.
- Kimura T., Sekido S.* *Nilssoniocladus* n. gen. (Nilssoniacaeae n. fam.) newly found from the Early Lower Cretaceous of Japan // Palaeontogr. 1975. Vol. 153. P. 111–118.
- Knobloch E.* Neue Pflanzenfunde aus dem sudbohmischen Senon // Jb. Staatl. Mus. Mineral. Geol. (Dresden). 1964. Bd. 1964. S. 133–201.

- Knobloch E.* Neue oder wenig bekannte Pflanzenarten aus den Perucer Schichten (Cenoman) der Bohmischen Masse // Acta Mus. Nat. Pragae. Ser. B. 1999. Vd. 55, N 1/2. P. 25–58.
- Köppen W.* Das geographische System der Klimate // Ed. Handbuch der Klimatologie. W. Köppen, R. Geiger. B.: Gebrüder Bornträger, 1936. 270 p.
- Koutsoukos E.A.* Late Aptian to Maestrichtian foraminiferal biogeography and palaeoceanography of the Sergipe Basin, Brazil // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 1992. Vol. 92, N 3/4. P. 290–324.
- Kovach W., Spicer R.A.* Canonical correspondence analysis of leaf physiognomy: a contribution to the development of a new palaeoclimatological tool // Palaeoclimates: Data and Modelling. 1995. Vol. 2. P. 125–138.
- Krassilov V.A.* Climatic changes in eastern Asia as indicated by fossil floras. 2. Late Cretaceous and Danian // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 1975. Vol. 17. P. 157–172.
- Krassilov V.A.* Changes of Mesozoic vegetation and the extinction of dinosaurs // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 1981. Vol. 34. P. 207–224.
- Krassilov V.A.* Comments on Wolfe and Upchurch (1987): North American nonmarine climates and vegetation during the Late Cretaceous // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 1989. Vol. 69. P. 141–142.
- Krassilov V.A.* Coal-bearing deposits of the Soviet Far East // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1992. Pap. 267. P. 263–267.
- Kvaček Z.* Cuticular studies in angiosperms of the Bohemian Cenomanian // Acta palaeontol. pol. 1983. Vol. 28. P. 159–170.
- Kvaček J.* Cycadales and Bennettitales leaf compressions of the Bohemian Cenomanian, Central Europe // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. Vol. 84. P. 389–412.
- Kvaček J.* *Sphenolepis pecinovensis* sp. nov., a new taxodiaceous conifer from the Bohemian Cenomanian, Central Europe // Meded. Netherl. Inst. Toegep. Geowet. TNO. 1997. Vol. 58. P. 121–129.
- Kvaček J.* Cuticle analysis of Gymnosperms of the Bohemian Cenomanian. PhD. Thesis AVCR. Praha, 1998. 229 p.
- Kvaček J.* New data and revision of three gymnosperms from the Cenomanian of Bohemia: *Sagenopteris variabilis* (Velenovsky) Velenovsky, *Mesenea bohemica* (Corda) comb. n. and *Eretmophyllum obtusum* (Velenovsky) comb. n. // Acta Mus. Nat. Pragae. Ser. B. 1999. Vol. 55. P. 15–24.
- Kvaček J.* *Frenelopsis alata* and its microsporangiate and ovuliferous reproductive structures from the Cenomanian of Bohemia (Czech Republic, Central Europe) // Rev. Palaeobot. Palynol. 2000. Vol. 112. P. 51–78.

- Kvaček J., Dilcher D.* Comparison of Cenomanian floras from Western Interior North America and Central Europe // *Acta Univ. Carol. Geol.* 2000. Vol. 44, N 1. P. 17–36.
- Kvaček J., Herman A.B.* Monocotyledon foliage from the Late Cretaceous (Campanian) of Grünbach, Austria: Abstr. Pan-European Palaeobot. and Palynol. conf. Athens, 2002a. P. 57.
- Kvaček J., Herman A.B.* Monocotyledon foliage from the Late Cretaceous (Campanian) of Grünbach, Austria // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева / Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002b. Р. 179.
- Kvaček J., Herman A.B.* Monocotyledons from the Early Campanian (Cretaceous) of Grünbach, Lower Austria // Rev. Palaeobot. Palynol. 2004. Vol. 128. P. 323–353.
- Kvaček J., Knobloch E.* Representatives of the genus *Nilsonia* Brongniart from the Cenomanian of the Bohemian Massif (Czech Republic, Central Europe) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 97. P. 41–52.
- Kvaček J., Pacltová B.* *Bayeritheca hughesii* gen. et sp. nov., a new Eucommiidites-bearing pollen organ from the Cenomanian of Bohemia // Cretaceous Res. 2001. Vol. 22. P. 695–704.
- Kvaček J., Spicer R. A., Herman A.B.* Palaeoclimate of the Peruc Korycany Flora and other Lauroasian Cenomanian floras: 6th Intern. Cretaceous symp., Aug. 27 to Sept. 4, 2000. Vienna, 2000. Abstr. volume. P. 68.
- Kvaček J., Spicer R.A., Herman A.B.* Palaeoclimatic parameters based on the Peruc Korycany Flora and its relationship to other Lauroasian Cenomanian floras // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева / Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002. Р. 164–165.
- Lloyd C.R.* The Mid-Cretaceous earth: palaeogeography, ocean circulation and temperature, atmospheric circulation // *J. Geology* 1982. Vol. 90. P. 393–413.
- Luyendyk B., Forsyth D., Phillips J.D.* Experimental approach to the palaeocirculation of the ocean surface waters // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1972. Vol. 83. P. 2649–2664.
- Masse J.P., Bellion Y., Benkhelil J. et al.* Early Aptian (114 to 111 Ma) // *Atlas Tethys palaeoenvironmental maps.* P.: Gauthier-Villars, 1993. P. 135–152.
- Meyen S.V.* Fundamentals of palaeobotany. L.; N.Y.: Chapman and Hall, 1987. 432 p.
- Money D.C.* Climate, soils and vegetation. Ldn: University Tutorial Press Ltd, 1972. 272 p.

- Nemejc F.* Fossil plants from the iron stones of Hrutow (near Lisov in S. Bohemia) // *Sb. Narod. Mus. Praze* (Ser. B.). 1957. Vol. 13, N 3. P. 96–113.
- Nemejc F.* Fossil plants from Klikov in S. Bohemia (Senonian). Praha: Nakladatelství Českosl. akad. ved, 1961. 56 p. (Rozpr. Českosl. akad. ved. Sesit 1; Roc. 71).
- Nemejc F., Kvaček Z.* Senonian plant macrofossils from the region of Zliv and Hluboka (near Ceske Budejovice) in South Bohemia. Prague: Univ. Karlova, 1975. 82 p.
- Nguyen Tu T.T., Kvaček J., Ulicny D.* et al. Isotope reconstruction of plant palaeoecology. Case study of Cenomanian floras from Bohemia // *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 2002. Vol. 183. P. 43–70.
- Pacltová B.* Über den Nachweis mariner Beeinflussung des oberen Teiles der Perucer Schichten (Cenoman) in Nordböhmen // *Geologie*. 1965. Bd. 14. S. 892.
- Pacltová B.* Pollen grains of angiosperms in the Cenomanian Peruc Formation in Bohemia // *Palaeobotanist*. 1966. Vol. 15. P. 52–54.
- Pacltová B.* Palynological study of Angiospermae from Peruc Formation (?Albian – Lower Cenomanian) of Bohemia // *Sb. Ustred Ustavu Geol.* 1971. Vol. 13. P. 105–141.
- Pacltová B.* Cretaceous angiosperms of Bohemia, Central Europe // *Bot. Rev.* 1977. Vol. 43. P. 128–142.
- Pacltová B.* Significance of palynology for the biostratigraphic division of the Cretaceous of Bohemia // *Proc. Palaeontol. conf.*, Charles Univ., Praha, 1977 / Ed. V. Pokorný. Praha: Univ. Karlova, 1978. P. 93–109.
- Pacltová B.* The evolution and distribution of *Normapolles* pollen during Caenophytic // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1981. Vol. 35. P. 175–208.
- Pacltová B.* Marginal facies of the Bohemian Upper Cretaceous (palynological study) // *Palaeofloristic and palaeoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary*. Proc. symp., Prague, 1989. Prague, 1990. P. 47–52.
- Parkhurst D., Loucks O.* Optimal leaf size in relation to environment // *J. Ecol.* 1972. Vol. 60. P. 505–537.
- Parrish J.T.* Interpreting Pre-Quaternary climate from the geologic record. N.Y.: Columbia Univ. press, 1998. 338 p.
- Parrish J.T., Daniel I.L., Kennedy E.M., Spicer R.A.* Paleoclimatic significance of Mid-Cretaceous floras from the Middle Clarence Valley, New Zealand // *Palaios*. 1998. Vol. 13. P. 149–159.
- Parrish J.T., Spicer R.A.* Late Cretaceous terrestrial vegetation: a near-polar temperature curve // *Geology*. 1988a. Vol. 16. N 1. P. 22–25.

- Parrish J.T., Spicer R.A.* Middle Cretaceous wood from the Nanushuk Group, central North Slope, Alaska // *Palaeontology*. 1988b. Vol. 31. P. 19–34.
- Parrish J.T., Ziegler A.M., Scotes C.R.* Rainfall patterns and the distribution of coals and evaporites in the Mesozoic and Cenozoic // *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 1982. Vol. 40. P. 67–101.
- Patton W.W., Jr.* Reconnaissance geology of the Northern Yukon-Koyukuk Province, Alaska // *US Geol. Surv. Profess. Paper*. 1973. Vol. 774-A. P. 1–17.
- Philip J., Babinot J.F., Tronchetti G.* et al. Late Cenomanian (94–92 Ma) // *Atlas Tethys palaeoenvironmental maps*. / Ed. J. Dercourt. et al. P.: Gauthier-Villars, 1993. P. 153–178.
- Philip's School atlas. L: Chancellor Press, 2002. 179 p.
- Pickton C.A.G.* Palaeogene and Cretaceous dropstones in Spitsbergen // Earth's Pre-Pleistocene glacial record. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1981. P. 567–569.
- Ploechinger B.* Die Gosaumulde von Grünbach und der Neuen Welt (Niederösterreich) // *Jb. Geol. A.* 1961. Bd 104. S. 359–441.
- Preisinger A., Zobetz E., Gratz A.J.* et al. The Cretaceous / Tertiary boundary in the Gosau Basin, Austria // *Nature*. 1986. Vol. 322, N 6082. P. 794–799.
- Price G.D., Hart M.B.* Isotopic evidence for Early to mid-Cretaceous ocean temperature variability // *Mar. Micropaleontol.* 2002. Vol. 46. P. 45–58.
- Price G.D., Sellwood B.W., Valdes P.J.* Sedimentological evaluation of General Circulation model simulations of the «Greenhouse» Earth Cretaceous and Jurassic case studies // *Sediment. Geol.* 1995. Vol. 100. P. 159–180.
- 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., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 1992. Vol. 99, N 3/4. P. 271–290.
- Rees P.M.A., Gibbs M.T., Ziegler A.M.* et al. Permian climates: Evaluating model predictions using global paleobotanical data // *Geology*. 1999. Vol. 27, N 10. P. 891–894.
- Rich R.V., Rich T.H., Wagstaff B.E.* et al. Evidence for low temperatures and biologic diversity in the Cretaceous high latitudes of Australia // *Science*. 1988. P. 1403–1406.
- Schmalhausen J.* Tertiäre Pflanzen der Insel Neusibirien // *Mem. Acad. Sci. St. Petersburg. Ser. VII.* 1890. T. 37, N 5. P. 1–22.
- Sellwood B.W., Price G.D., Valdes P.J.* Cooler estimates of Cretaceous temperatures // *Nature*. 1994. Vol. 370. P. 453–455.

- Skelton P.W., Spicer R.A., Kelley S.P., Gilmour I.* The Cretaceous World / Ed. by P.W. Skelton. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2003. 360 p.
- Skelton P., Spicer R., Rees A.* Evolving Life and the Earth. Milton Keynes: The Open Univ., 1997. 199 p.
- Smith A.G., Hurley A.M., Briden J.C.* Phanerozoic paleocontinental world maps. Cambridge etc. Cambridge Univ. press, 1981. 102 p.
- Spicáková L.* Fluvial deposits of the southwestern margin of the Bohemian Cretaceous Basin (Cenomanian, Czech Republic), their spatial and temporal evolution: Ph.D Thesis Charles Univ. Prague, 1999.
- Spicáková L., Ulicny D.* Eustatic and tectonic controls on fluvial sedimentation, Cenomanian of central Bohemia // Abstr. of 5th Intern. Cretaceous symp. and 2nd Workshop on Inoceramids. Freiberg, 1996. P. 48.
- Spicer R.A.* Leaf physiognomy and climate change // Biotic response to global change: The Last 145 million years. Cambridge: Cambridge Univ. press, 2000. P. 244–264.
- Spicer R.A., Ahlberg A., Herman A.B. et al.* Palaeoenvironment and ecology of the middle Cretaceous Grebenka flora of northeastern Asia // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 2002. Vol. 184, N 1/2. P. 65–105.
- Spicer R.A., Corfield R.M.* A review of terrestrial and marine climates in the Cretaceous with implications for modelling the “Greenhouse Earth” // Geol. Mag. 1992. Vol. 129, No 2. P. 169–180.
- Spicer R.A., Harris N.B.W., Widdowson M. et al.* Constant elevation of southern Tibet over the past 15 million years // Nature. 2003. Vol. 421. P. 622–624.
- Spicer R.A., Herman A.B.* *Nilssoniocladus* in the Cretaceous Arctic: New species and biological insights // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. Vol. 92. P. 229–243.
- Spicer R.A., Herman A.B., Ahlberg A. et al.* 2002. Plants and Climate: Recent Developments with CLAMP and its applications in Earth System Science // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева / Под ред. М.А. Ахметьева, А.Б. Германа, М.П. Долуденко, И.А. Игнатьева. М.: ГЕОС, 2002. С. 126–127.
- Spicer R.A., Herman A.B., Kennedy E.M.* The foliar physiognomic record of climatic conditions during dormancy: CLAMP and the cold month mean temperature (in press).
- Spicer R.A., Herman A.B., Valdes P.J.* Mid and Late Cretaceous climate of Asia and Northern Alaska using CLAMP analysis // Чтения памяти В.А. Вахрамеева: Сб. тез. и докл. М.: ГЕОС, 1996. С. 62–67.

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. Plant megafossils, vertebrate remains, and paleoclimate of the Kogosukruk Tongue (Late Cretaceous), North Slope, Alaska // *Geologic studies in Alaska by the US Geological Survey during 1986 / Wash. (D.C.)*, 1987. P. 47–48 (US Geol. Surv. Circular; Vol. 998).

Spicer R.A., Parrish J.T. Late Cretaceous-early Tertiary palaeoclimates of northern high latitudes: a quantitative view // *J. Geol. Soc.* 1990a. Vol. 147, N 2. P. 329–341.

Spicer R.A., Parrish J.T. Latest Cretaceous woods of the Central North Slope, Alaska // *Palaeontology*. 1990b. Vol. 33, pt 1. P. 225–242.

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. Paper.; Vol. 267).

Spicer R.A., Rees P.McA., Chapman J.L. Cretaceous phytogeography and climate signals // *Philos Trans. Roy. Soc. London. B.* 1993. Vol. 341. P. 227–286.

Spicer R., Valdes P., Herman A. et al. Fossil leaves: Nature's ancient meteorologists // *The Royal Society, Summer Science Exhibition*. L., 2001. (CD ROM).

Sternberg K.M. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Leipzig: Fleischer, 1820. Vol. 1. 24 S.

Summesberger H. The Cretaceous of the Grünbach-Neue Welt Basin // Climates: past, present and future. 2nd Europ. palaeontol. congr., Vienna, 1997. Excursion guide. P. 77–89.

Summesberger H., Wagreich M., Tröger K.-A., Scholger R. Piesting-Formation, Grünbach-Formation und Maiersdorf-Formation – drei neue lithostratigraphische Termini in der Gosau Gruppe (Oberkreide) von Grünbach und der Neue Welt (Niederösterreich) // *Ber. Inst. Geol. Paläitol. K.-F.-Univ. Graz*. 2000. Bd. 2. S. 23.

Summesberger H., Wagreich M., Tröger K.-A., Scholger R. The Upper Cretaceous of Piesting (Austria): integrated stratigraphy of the Piesting Formation (Gosau Group) // Aspects of Cretaceous stratigraphy and palaeobiogeography: Proc. 6th Intern. Cretaceous symp., Vienna 2002. P. 373–400. (Österr. Akad. der Wiss., Schriftenr. der Erdwiss. Kommissionen; 2002. Bd. 15).

Svobodová M. Palynology and stratigraphy of Peruc-Korycany Formation of Pecínov-Babín, Cenomanian, Czechoslovakia // *Acta Univ. Carol. Geol.* 1995. P. 89–95.

- Svobodová M., Méon H., Pacltová B.* Characteristics of palynospectra of the Upper Cenomanian-Lower Turonian (anoxic facies) of the Bohemian and Vocontian Basins // *Vestn. Ces. Geol. Ustred* 1998. Vol. 73. P. 229–251.
- Takimoto H., Ohana T., Kimura T.* Two new *Nilssonioicladus* 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. L: Hutchinson, 1957. 228 p.
- The Times atlas of the World. L: Times Books, 1999. 179 maps, 111 p.
- Tröger K.-A., Summesberger H., Wagreich M.* Early Maastrichtian (Late Cretaceous) inoceramids from the Piesting Formation (Gosau Group, Austria) // *Beitr. Paläontol.* 2001. Vol. 26. P. 145–167.
- Ulicny D.* Sedimentation in a reactivated intra-continental strike-slip fault zone: The Bohemian Cretaceous Basin, Central Europe: Abstr. 18th IAS Regional European Meeting, Sept., 1997. Heidelberg: Gaea heidelbergensis, 1997. Vol. 3. P. 347.
- Ulicny D., Kvaček J., Svobodová M., Spicáková L.* High frequency sea-level fluctuations and plant habitats in Cenomanian fluvial to estuarine succession: Pecinov quarry, Bohemia // *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 1997. Vol. 136. P. 165–197.
- Ulicny D., Spicáková L.* Response to high frequency sea-level change in fluvial to estuarine succession: Cenomanian palaeovalleys fill, Bohemian Cretaceous basin // High resolution sequence stratigraphy: Innovations and applications. L.: Geol. Soc. 1996. P. 247–268.
- Upchurch G.R., Jr., Otto-Bliesner B.L., Scotese C.R.* Vegetation-atmosphere interactions and their role in global warming during the latest Cretaceous // *Philos. Trans. Roy. Soc. London B.* 1998. Vol. 353, N 1365. P. 97–112.
- Upchurch G.R., Jr., Otto-Bliesner B.L., Scotese C.R.* Terrestrial vegetation and its effects on climate during the latest Cretaceous // Evolution of the Cretaceous Ocean-Climate System / Ed. E. Barrera, C.C. Johnson. Wash. (D.C.) 1999. P. 407–426 (Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.; Vol. 332).
- Vakhrameev V.A.* Jurassic and Cretaceous Floras and Climates of the Earth. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1991. 318 p.
- Valdes P.J.* Atmospheric general circulation models of the Jurassic // *Philos. Trans. Roy. Soc. London B.* 1993. Vol. 341, N 1297. P. 317–326.
- Valdes P.J., Spicer R.A., Sellwood B.W., Palmer D.C.* Understanding past climates: Modelling ancient weather. Reading: Gordon and Breach, 1999 (CD ROM).

- Velenovsky J.* Die Flora der böhmischen Kreideformation. I // Beitr. Paläontol. Geol. Öster.-Ung. Orient. 1882. Vol. 2. P. 8–32.
- Velenovsky J.* Die Flora der böhmischen Kreideformation. II // Beitr. Paläontol. Geol. Öster.-Ung. Orient. 1883. Vol. 3. P. 1–22.
- Velenovsky J.* Die Flora der böhmischen Kreideformation. III // Beitr. Paläontol. Geol. Öster.-Ung. Orient. 1884. Vol. 4. P. 1–14.
- Velenovsky J.* Die Flora der böhmischen Kreideformation. IV // Beitr. Paläontol. Geol. Öster.-Ung. Orient. 1885a. Vol. 5. P. 1–14.
- Velenovsky J.* Die Gymnospermen der böhmischen Kreideformation. Prague: Greger, 1885b.
- Velenovsky J.* Die Färne der böhmischen Kreideformation // Abh. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. 1888a. Vol. 2. P. 1–32.
- Velenovsky J.* Über einige neue Pflanzenformen der böhmischen Kreideformation // Sitzungsb. Ber. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl. 1888b. S. 590–593.
- Velenovsky J.* Kvetena Ceskeho Cenomanu // Abh. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. 1889. Vol. 3. P. 1–75.
- Velenovsky J., Viniklar L.* Flora Cretacea Bohemiae I // Rozpr. Státn. Geol. Ustav. Ceske Rep. 1926. Vol. 1. P. 1–57.
- Velenovsky J., Viniklar L.* Flora Cretacea Bohemiae II // Rozpr. Státn. Geol. Ustav. Ceske Rep. 1927. Vol. 2. P. 1–54.
- Velenovsky J., Viniklar L.* Flora Cretacea Bohemiae III // Rozpr. Státn. Geol. Ustav. Ceske Rep. 1929. P. 1–52.
- Velenovsky J., Viniklar L.* Flora Cretacea Bohemiae IV // Rozpr. Státn. Geol. Ustav. Ceske Rep. 1931. P. 1–111.
- Voigt S.* Stable isotope evidence for Late Turonian climate cooling: global causes and regional consequences for the European epicontinental shelf sea: 6th Intern. Cretaceous symp., Aug. 27 to Sept. 4, 2000. Vienna, 2000. Abstract volume. P. 141.
- Williamson G.B.* Driptips and splash erosion // Biotropica. 1981. Vol. 13, N 3. P. 228–231.
- 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 // Research and creative activity at Indiana University, Bloomington. 1979. Vol. 3, N 2. P. 17–24.
- Wolfe J.A.* Temperature parameters of humid to mesic forests of Eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australia // US Geol. Surv. Profess Paper. 1979. Vol. 1106. P. 1–37.
- 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.* A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages // US Geol. Surv. Bull. 1993. Vol. 2040. P. 1–73.

- Wolfe J.A.* Alaskan paleogene climates as inferred from the CLAMP database // Cenozoic Plants and Climates of the Arctic / Ed. by M.C. Boulter and H.C. Fisher. B: Heidelberg: Springer, 1994b. P. 223–237 (NATO ASI Ser. Ser. I; Vol. 27).
- Wolfe J.A.* An analysis of Neogene climates in Beringia // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 1994b. Vol. 108. P. 207–216.
- Wolfe J.A.* Paleoclimatic estimates from Tertiary leaf assemblages // Ann. Rev. Earth Planet. Sci. 1995. Vol. 23. P. 119–142.
- Wolfe J.A., Spicer R.A.* Fossil leaf character states: Multivariate analysis // Fossil plants and spores: Modern techniques. Geol. Soc. L., 1999. P. 233–239.
- Wolfe J.A., Upchurch G.R., Jr.* North American nonmarine climates and vegetation during the Late Cretaceous // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 1987. Vol. 61, N 2. P. 33–77.
- Wolfe J.A., Upchurch G.R., Jr.* Reply [comments on Krassilov's (1989) paper] // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 1989. Vol. 69. P. 142–144.
- World Weatherdisc: Climate Data for the Planet Earth. Ver. 1.2. 1994 (CD ROM).
- Zakharov V.A., Kurushin N.I., Shurygin B.N.* Mesozoic bio-events at the north of Siberia // Phanerozoic global bio-events and event stratigraphy: Abstr. Vol. 5th of Intern. conf. on bio-events. Göttingen, 1992. P. 123–124.
- Zakharov Yu.D., Ignatyev A.V., Ukhaneva N.G. et al.* Palaeotemperature curve for the Late Cretaceous of the northwestern circum-Pacific // Cretaceous Res. 1999. Vol. 20. P. 685–697.
- Zetter R., Hesse M., Huber K.H.* Combined LM, SEM and TEM studies of Late Cretaceous pollen and spores from Gmünd, Lower Austria // Staphia. 2002. Vol. 80. P. 201–230.
- Ziegler A.M.* Phytogeographic patterns and continental configurations during the Permian period // Palaeozoic, palaeogeography and biogeography. Geol. Soc. L., 1990. P. 363–379.
- Ziegler A.M.* Warm polar currents // EOS. Transact. American Geophysical Union 1998. Vol. 79. P. S50.
- Ziegler A. M., Rowley D.B.* The vanishing record of epeiric seas, with emphasis on the late Cretaceous “Hudson Seaway” // Tectonic boundary conditions for climate reconstructions / Ed. T. J. Crowley, K. Burke. Oxford: Oxford Univ. press, 1997. P. 147–166.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Классификация и терминология глобальных климатов	9
Глава 1	
Методика реконструкции древних климатов по палеоботаническим	
данным	12
1.1. Морфолого-анатомический метод	14
1.2. Таксономический метод (или метод ближайшего современного род-	
ственника)	14
1.3. Физиономический метод	16
1.3.1. Анализ края листа	16
1.3.2. CLAMP	19
1.3.3. Ограничения CLAMP	26
Глава 2	
Количественные палеоботанические данные о позднемеловом климате	
Евразии и Аляски	28
2.1. Материал	28
2.2. Обсуждение результатов	37
2.2.1. Поздний альб–сеноман	37
2.2.2. Турон–коньяк	42
2.2.3. Сантон–кампан	51
Глава 3	
Климатические пояса среднего и позднего мела	55
3.1. Фитогеографическое районирование Земли в позднемеловое	
время	56
3.2. Климатические пояса среднего и позднего мела по геологическим	
данным	61
3.2.1. Высокоширотные гумидные умеренные пояса	63
3.2.2. Среднеширотные гумидные теплые пояса	76
3.2.3. Аридные пояса	80
3.2.4. Экваториальный гумидный пояс	82
3.3. Компьютерная модель общей циркуляции сеноманского климата	83

Глава 4	
Позднемеловой климат: сравнение геологических данных с моделями общей циркуляции	88
4.1. Сравнение модели с климатическими поясами (по геологическим данным)	90
4.2. Сравнение модели с результатами CLAMP	93
4.3. Позднемеловой климат внутриконтинентальных районов Азии	95
Глава 5	
О некоторых экологических особенностях меловых животных и растений Северной Пацифики	102
5.1. "Полярные" динозавры	102
5.2. Листопадные и вечнозеленые растения высоких широт Арктики: две стратегии перезимовывания	107
5.3. Крупнолистность растений Северной Пацифики	114
Заключение (основные выводы)	123
Литература	129

CONTENTS

Introduction	5
Classification and terminology of global climates	9
<i>Chapter 1</i>	
Method of ancient climates reconstruction (based on palaeobotanical data) ..	12
1.1. Morphological-anatomical method	14
1.2. Taxonomic method (or nearest living relative method)	14
1.3. Physiognomic method	16
1.3.1. Leaf margin analysis	16
1.3.2. CLAMP	19
1.3.3. CLAMP restrictions	26
<i>Chapter 2</i>	
Quantitative palaeobotanical data on the late Cretaceous climate of Eurasia and Alaska	28
2.1. Material	28
2.2. Discussion	37
2.2.1. Late Albian–Cenomanian	37
2.2.2. Turonian–Coniacian	42
2.2.3. Santonian–Campanian	51
<i>Chapter 3</i>	
Middle and late Cretaceous climatic belts	55
3.1. Late Cretaceous phytogeographic zonation of the Earth	56
3.2. Middle and late Cretaceous climatic belts based on geological data	61
3.2.1. High latitude humid temperate belts	63
3.2.2. Middle latitude humid warm belts	76
3.2.3. Arid belts	80
3.2.4. Equatorial humid belt	82
3.3. Computer general circulation model of Cenomanian climate	83
<i>Chapter 4</i>	
Late Cretaceous climate: a comparison of geological data and general circulation models	88
4.1. Comparison of model with climatic belts based on geological data	90

4.2. Comparison of model with CLAMP results	93
4.3. Late Cretaceous climate of the Asian continental interior	95
<i>Chapter 5</i>	
On some ecological adaptations of Cretaceous animals and plants of the North Pacific Region	102
5.1. "Polar" dinosaurs	102
5.2. High latitude deciduous and evergreen plants: two strategies of overwintering	107
5.3. Large-leaved plants of the North Pacific Region	114
Conclusion (main results)	123
References	129

Editorial Board:

Yu.G. Leonov (Editor-in-Chief), *M.A. Akhmetiev*,
Yu.O. Gavrilov, *Yu.V. Kovriakin*, *M.A. Semikhatalov*, *M.D. Khutorskoy*
Reviewers:

Yu. B. Gladenchikov, *N.M. Makulbekov*

Geological Institute of the transaction / Geological Inst. – Moscow:
Publisher Academy of Sciences of USSR, 1932–. – ISSN 0002-3272

Vol. 559: Late Cretaceous climate of Eurasia and Alaska: based on palaeobotanical data / A.B. Herman; Ed. by M.A. Akhmetiev. – Moscow: Nauka, 2004. – 157 p. – ISBN 5-02-033291-7

Method of calculating of quantitative palaeoclimatic parameters based on ancient angiosperm leaf architecture is improved. Quantitative data on the late Cretaceous climate of Eurasia and Alaska are compatible with both qualitative characteristics of phytochorial climates and palaeolatitudinal position of the floral sites. A significant difference between geologic data on the late Cretaceous climate of the Earth and its computer modelling raises serious issues concerning the reliability of using such models to predict future global warming. Ecology of the Cretaceous Arctic animals and plants reflects their adaptation to the high-latitude temperate humid climate characterized by mild frost-free winters and pronounced seasonality of solar light.

For palaeoclimatic and palaeobotanic investigations.

Научное издание

**Герман Алексей Борисович
ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ КЛИМАТ
ЕВРАЗИИ И АЛЯСКИ
по палеоботаническим данным**

*Утверждено к печати
Редколлегией
Геологического института
Российской академии наук*

*Зав. редакцией Н.А. Степанова
Редактор И.М. Ерофеева
Художник Ю.И. Духовская
Художественный редактор В.Ю. Яковлев
Технический редактор Т.А. Резникова
Корректор З.Д. Алексеева*

Подписано к печати 22.09.2004
Формат 60 × 90¹/16. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 10,0 + 0,25 вкл. Усл.кр.-отт. 11,5. Уч.-изд.л. 9,7
Тираж 310 экз. Тип. зак. 576

Издательство “Наука”
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru
Internet: www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП “Типография “Наука”
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

ТРУДЫ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА



Алексей Борисович Герман – старший научный сотрудник Геологического института РАН. Поступил в институт в 1981 г. после окончания Московского государственного университета, в 1985 г. защитил кандидатскую, в 2004 г. – докторскую диссертации. Автор более 100 научных работ, в том числе четырех монографий. Участник и руководитель геологических экспедиций на Северо-Востоке России, Северной Аляске, в Якутии, Казахстане, на Тибете. Область научных интересов – морфология и систематика древних растений, палеофлористика, фитостратиграфия и палеоклиматология мелового периода, происхождение и расселение покрытосеменных, палеоэкология древних растений арктических районов Азии и Северной Америки.

ISBN 5-02-033291-7



9 785020 332911

НАУКА