

УДК 56:581.331.2:551.763/.781(571.63)

В.С. МАРКЕВИЧ, Е.В. БУГДАЕВА

Динамика разнообразия, возрастной диапазон и фациальная приуроченность трипроектатной пыльцы (Зейско-Буреинский бассейн Приамурья)

Растения, продуцировавшие трипроектатную пыльцу, были одними из доминантов поздне меловой палинофлоры востока Азии и запада Северной Америки. В маастрихте они испытали пик таксономического разнообразия и количественного участия во флорах. Прослежена эволюция трипроектатной пыльцы с сантонского по датский век в Зейско-Буреинском бассейне. Ввиду четких диагностических признаков и широкого географического распространения на двух континентах эта пыльца приобретает статус архистратиграфической формы и может быть использована для целей стратиграфической корреляции.

Ключевые слова: трипроектатная пыльца, поздний мел, ранний палеоген, морфотипы, морфология, стратиграфия, Зейско-Буреинский бассейн.

The diversity dynamics age diapason, and facies confinedness of triprojectate pollen (Zeya-Bureya Basin, Amur River region). V.S. MARKEVICH, E.V. BUGDAEVA (Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS, Vladivostok).

The plants produced the triprojectate pollen were ones of dominants of the Late Cretaceous palynoflora of Eastern Asia and Western North America. In the Maastrichtian they underwent peak of the taxonomical diversity and quantitative participation in the floras. The evolution of triprojectate pollen was traced since the Santonian up to the Danian of Zeya-Bureya Basin. Considering distinctive diagnostic features and wide geographic distribution on two continents this pollen achieves status of archistratigraphical form and can be used for stratigraphical correlation.

Key words: triprojectate pollen, Late Cretaceous, Early Paleogene, morphotypes, morphology, stratigraphy, Zeya-Bureya Basin.

Введение

В 50-х годах XX в. советские палинологи, изучавшие верхнемеловые отложения Сибири и Дальнего Востока, обнаружили неизвестные, никем не описанные палиноморфы, отличавшиеся оригинальной формой с тремя выступами (англ. projection) и причудливой скульптурой. Специалисты называли их «самолетики», так как по форме пыльца была похожа на аэроплан или на птицу в полете (рис. 1.1). По мере накопления информации выяснилось, что виды такой примечательной трипроектатной пыльцы географически широко распространены, встречаясь в восточной части Азии и на западе Северной Америки, но в довольно узком стратиграфическом диапазоне. Без сомнения, подобные палиноморфы нуждались в углубленном изучении, как ценные индикаторы определения возраста слоев.

МАРКЕВИЧ Валентина Саввична – доктор геолого-минералогических наук, главный научный сотрудник, *БУГДАЕВА Евгения Васильевна – кандидат геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток). *E-mail: bugdaeva@ibss.dvo.ru

Исследования поддержаны грантами Президиума РАН (№ 12-I-P28-01), РФФИ (№12-04-01335), ДВО РАН (№12-III-A-06-075).

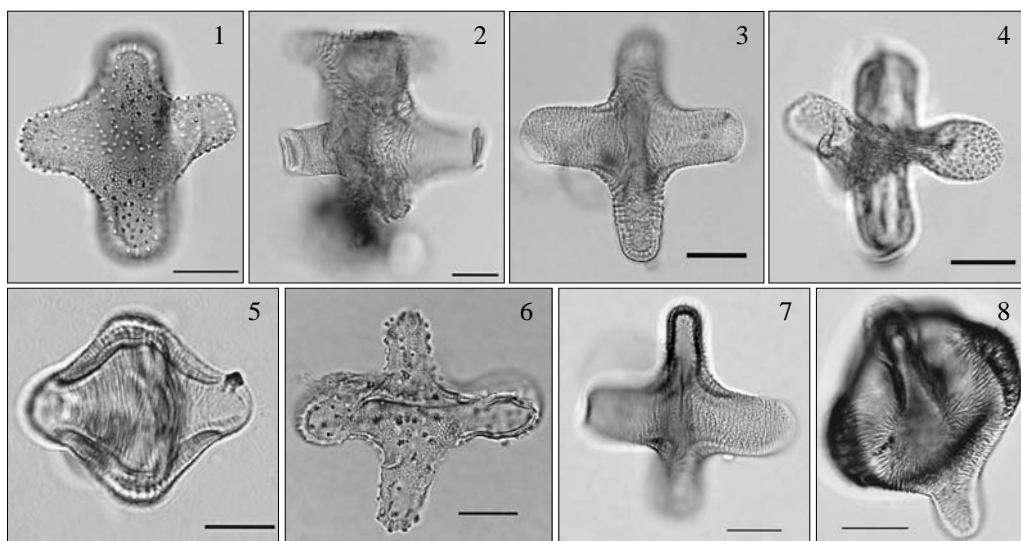


Рис. 1. Трипроектатная пыльца из верхнемеловых отложений Зейско-Буреинского бассейна. Размер линейки на всех фотографиях – 10 микрон. 1 – *Aquilapollenites subtilis*, зерно которого в очертании напоминает самолетик, 2 – *Aquilapollenites conatus*, 3 – *Aquilapollenites stelckii*, 4 – *Aquilapollenites procerus*, 5 – *Aquilapollenites rombicus*, 6 – *Aquilapollenites spinulosus*, 7 – *Aquilapollenites striatus*, 8 – *Triprojectus amoenus*

В 1957 г. Дж. Рауз [24] предложил форм-род *Aquilapollenites* (Rouse, 1957) для образцов данной оригинальной пыльцы, впервые описанных как № 1 и 2 из кампана Канады [23]. Известно, что *aquila* в переводе с латинского означает орел. По всей видимости, подобную ассоциацию навевала необычная форма пыльцы. Основываясь на исследованиях под световым микроскопом (СМ), Рауз интерпретировал экваториальные выступы как камеры, или мешки, сделав выводы о родстве *Aquilapollenites* скорее с голосеменными, нежели с покрытосеменными. В то же время Рауз привел устное сообщение Дж. Терасмэ, который предполагал родство этого рода с порядком покрытосеменных *Dipsacales*.

А.Ф. Хлонова почти одновременно, с разницей в несколько недель, опубликовала описание некоторых таксонов трипроектатной пыльцы на сибирском материале [6, 7]. Она считала, что эти ископаемые пыльцевые зерна продуцировались покрытосеменными. Позднее такое мнение стало общепринятым; разница была в том, что одни палинологи сближали растения, продуцировавшие трипроектатную пыльцу, с семейством *Santalaceae*, другие – с *Loranthaceae*, *Dipsacaceae*, а также с *Apiaceae* и *Proteaceae* [2, 8, 11–13, 16, 17, 21, 27 и др.]. До сих пор точно родство этих растений не выявлено.

В 1960–1970-е годы морфология и стратиграфическое распространение трипроектатной пыльцы интенсивно изучались как на азиатском, так и на североамериканском континенте (подробно об истории ее исследования см. [15]). М.Дж. Фараби представил предварительную систематическую ревизию и пределы трипроектатов, основываясь на таксономическом анализе. Всего им было предложено одиннадцать групп возможного родового ранга, распознано 15 морфотипов трипроектатной пыльцы [15, 16].

С помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) трипроектатную пыльцу впервые изучили К.М. Дрю и Б.Д. Чуди на виде *Aquilapollenites delicatus* Stanley, имеющем шиповатую, точечную и зуретикулятную (от греч. *eu* – настоящая, хорошая и лат. *reticulum* – сетка) скульптуру экзины на разных частях одного и того же пыльцевого зерна [10]. Термин «зуретикулятная» ввел Г. Эрдман для сетчатой скульптуры пыльцевых зерен, выраженной на оболочке, в отличие от инфратектальных сеточек, наблюдаемых в световом микроскопе как просветы между темными стенками [12]. СЭМ способствовала дальнейшему исследованию особенностей скульптуры экзины зерен.

Проведя ревизию систематического состава трипроектатной пыльцы, К. Такахаси расширил группу до 13 родов [29]. Такахаси и Х. Симоно описали несколько хорошо выраженных морфотипов из Японии, проследили их возрастное распространение в очень важном граничном мел-палеогеновом разрезе формации Кацухира на о-ве Хоккайдо [28]. Чжоу и Ван описали несколько видов из Китая, провинция Цзянсу [30]. Многие из них сходны с видами, описанными из Японии и Северной Америки. Эти авторы считали обстановки, в которых существовали трипроектаты, местами проявления теплого, гумидного, субтропического климата.

Из эоцена канадской Арктики был описан и проиллюстрирован с помощью СМ и СЭМ *Novemprojectus* [9], имеющий латеральные выросты на верхней части каждого полярного выступа. Сходные структуры встречаются в стриатных формах, относимых к *Aquilapollenites conatus* (рис. 1.2) и *A. parallelus*. Скульптура экзины *Novemprojectus* представлена равномерно, но не густо распределенными шипиками, точки же отсутствуют. Эта палиноморфа интересна как одна из самых последних, наиболее специализированных трипроектатов.

Р.А. Кэттролл и С.К. Сривастава впервые обнаружили тетрады гетерополярных *Aquilapollenites*, выявив, что малый полярный выступ их зерен был проксимальным [8]. Они сделали выводы, что эта группа трипроектатов является полифилетической со многими линиями, конвергирующими в серию трипроектатных адаптаций, возможно посредством гармомегатных механизмов.

М.Дж. Фарابي и Дж.Дж. Скварла, исследуя морфологию изополярных зерен *Integricorpus reticulatus*, собранных в тетрады, отметили ее отличие от морфологии гетерополярных тетрад, описанных Кэттроллом и Сриваставой [14].

Скварла с соавторами изучил ультратонкие срезы *Integricorpus amicus* и *Aquilapollenites quadrilobus* [25] с помощью ТЭМ и ТСЭМ (Transmission / Scanning Electron Microscopy). Это были самые первые опубликованные ТЭМ-иллюстрации трипроектатов.

Основываясь на анализе распространения трипроектатной пыльцы, Г.Ф.В. Хернгрин и А.Ф. Хлонова выделили особую палинофлористическую провинцию *Aquilapollenites* [5, 20], занимавшую в конце мела территории нынешних восточной Азии и запада Северной Америки. Южная граница этой провинции находилась в районе современной Японии около 36° с.ш., простиралась по побережью Бохайского залива Желтого моря между 38° и 39° с.ш. и далее проходила около 44° с.ш. по провинции Внутренняя Монголия КНР и Республике Монголия [26].

Считается, что трипроектаты появились в конце турона в районе современной Сибири и в сантоне распространились по территории восточной Азии и запада Северной Америки [5]. На кампан и маастрихт приходится время процветания этих растений, в палеогеновых и эоценовых отложениях находки их пыльцы редки и приурочены в основном к арктическим регионам.

На основе имеющегося у нас большого материала по позднемеловой–раннепалеогеновой палинофлоре Зейско-Буреинского бассейна Приамурья [1, 4] мы предприняли попытку проследить распространение трипроектатной пыльцы по разрезу сантон-датских отложений, ее фаціальную приуроченность, эволюцию морфотипов. Кроме того, выделены трипроектаты узкого стратиграфического распространения, которые могут служить руководящими видами.

Было отобрано более чем 3000 спорово-пыльцевых проб из отложений Зейско-Буреинского бассейна: кундурской (сантон–кампан) и цагаянской (маастрихт–даний) свит с левого берега р. Амур и из формаций Юн’аньцунь, Тайпинлиньчан, Юйлянцзы, Фужао, Уюнь (сантон–даний) на правом берегу р. Амур.

Пробы на спорово-пыльцевой анализ обрабатывались по стандартной мацерационной методике, предложенной А.А. Любер и И.Э. Вальц для высокометаморфизованных пород и углей [3]. Фотографии к статье сделаны авторами на световом микроскопе Аxiосcор 40 с камерой Аxiосam HRC (Карл Цейс) в БПИ ДВО РАН.

Результаты исследования и обсуждение

Наши исследования выявили высокое таксономическое разнообразие сантон-датской палинофлоры Зейско-Буреинского бассейна. На разных этапах развития в ней доминировали папоротники; близкие к сосновым и таксодиевым; различные группы покрытосеменных. Количественное участие трипроектатной пыльцы обычно невелико, но она являлась довольно постоянным компонентом спорово-пыльцевых комплексов, варьируя в видовом отношении от единичных до многочисленных. Нами установлено, что в целом эта палинофлора включала более 50 видов форм-родов *Aquilapollenites*, *Pseudoaquilapollenites*, *Parviprojectus*, *Triprojectus*, *Mancicorpus*, *Integricorpus*, *Pseudointegricorpus*, *Pentapollenites*, *Fibulapollis*, *Duplosporitis* (рис. 2).

В **сантонском** веке наряду с потеплением климата произошла значительная озерная трансгрессия в обширной впадине Сунляо и прилегающем к ней с севера Зейско-Буреинском бассейне. В это время формируется нижняя часть кундурской свиты и формация Юн'аньцунь. Для палинофлоры характерно доминирование папоротникообразных и голосеменных, главным образом *Ginkgocycadophytus* и *Taxodiaceae*. Покрытосеменные редки.

Трипроектатная пыльца сантонской палинофлоры бассейна включает виды *Aquilapollenites amicus*, *A. amygdaloides*, *A. catenireticulatus*, *A. cruciformis*, *A. insignis*, *A. quadrilobus*, *A. reticulatus*, *A. stelckii* (рис. 1.3), *A. subtilis* (рис. 1.1), *Duplosporitis borealis*, *Fibulapollis hamulatus*, *F. mirificus*, *Mancicorpus tenue* (рис. 2).

В **кампане** озерные системы еще существуют, но к концу века они значительно деградируют; также климат постепенно становится менее теплым. Палинофлора, происходящая из верхней части кундурской свиты и формации Тайпинлиньчан, объединяет два комплекса. Первый, раннекампанского возраста, характеризуется доминированием пыльцы *Ginkgocycadophytus*, цветковых, а также близких к сосновым и ногоплодниковым.

Трипроектатная пыльца включает, помимо отмеченных видов, *Aquilapollenites amplus*, *A. gracilis*, *A. procerus* (рис. 1.4), *A. rombicus* (рис. 1.5), *A. venustus* (рис. 2).

Для второго палинокомплекса, позднекампанского возраста, также характерно доминирование близких к сосновым и ногоплодниковым. Однако цветковые составляют незначительную часть комплекса (около 10–11%), при этом их разнообразие относительно велико. Разнообразие трипроектатной пыльцы также возрастает. Кроме уже существующих таксонов список дополняют *A. asper*, *A. rigidus*, *Pentapollenites normalis* (рис. 2).

В **раннем и среднем маастрихте** Зейско-Буреинский бассейн представлял собой обширную впадину с сухими склонами и озерами, благоприятствовавшими обитанию большешетельных рептилий. Начало века – проявление климатического оптимума [4]. В палинофлорах (нижнецагайская подсвита и формация Юйлянцзы) фиксируется значительное видовое разнообразие.

Палинофлора раннего маастрихта изучена из динозавровых местонахождений Кундур и Лунгушань, среднего – из Благовещенск, Гильчин, Димское и Улага [1, 4]. Установлено, что для каждого характерен свой специфический состав палинокомплексов и динозавровых фаун. Возможно, это было обусловлено особенностями палеообстановок.

Местонахождение Кундур. В захоронении доминируют растительные гадрозавры (*Hadrosaurinae*, *Lambeosaurinae*); найден почти полный скелет *Olorotitan arharensis* Godefroit, Bolotsky et Alifanov [1, 18]. В палинокомплексе доминируют таксодиевые и трипроектатная пыльца. На вторых позициях споры папоротников, пыльца хвойных, гинкговых и цикадофитов. Видимо, территория осадконакопления была довольно заболоченной.

Трипроектатная пыльца из этого местонахождения включает *Aquilapollenites amygdaloides*, *A. asper*, *A. catenireticulatus*, *A. conatus*, *A. cruciformis*, *A. funkhousei*, *A. insignis*, *A. quadrilobus*, *A. reticulatus*, *A. rigidus*, *A. stelckii*, *A. subtilis*, *A. venustus*, *Aquilapollenites* sp., *Parviprojectus amurensis*, *Pentapollenites minor*, *P. normalis*, *Mancicorpus tenue*, *Pseudointegricorpus fragile*, *Fibulapollis hamulatus*, *F. mirificus*.

Таксон	Сантон	Ранний кампан	Поздний кампан	Ранний маастрихт	Средний маастрихт	Поздний маастрихт	Ранний даний	Поздний даний
<i>Aquilapollenites amicus</i> Sriv., 1968	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. amygdaloides</i> Sriv., 1968	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. cruciformis</i> N. Mtch., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. insignis</i> N. Mtch., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. quadrilobus</i> Rouse, 1957	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. stelckii</i> Sriv., 1968	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. subtilis</i> N. Mtch., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. catenireticulatus</i> Sriv., 1968	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. procerus</i> Samoil., 1965	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. venustus</i> Sriv., 1968	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. amplus</i> Stanl., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. asper</i> N. Mtch., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. conatus</i> Nort., 1965	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. gracilis</i> Mark., 1968	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. reticulatus</i> (N. Mtch.) Tshudy et Leop., 1970	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. rigidus</i> Tshudy et Leop., 1970	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. rombicus</i> Samoil., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. funkhouseri</i> Sriv., 1966	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. dispositus</i> (N. Mtch.) Funk., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Parviprojectus amurensis</i> Bratz., 1965	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. amolus</i> Stanl., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. spinulosus</i> Funkh., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. trialatus</i> Rouse, 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. striatus</i> Nort., 1965	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. accipiteris</i> Sriv., 1969	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. echinatus</i> (N. Mtch.) Sriv., 1968	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. elegans</i> Mark., 1968	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. attenuatus</i> Funkh., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. reductus</i> Nort., 1965	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. antigonei</i> Sriv., 1968	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. antique</i> Sriv., 1969	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. augustus</i> Sriv., 1969	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. coriaceus</i> Gao et Zhao, 1976	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. quadricretaceus</i> Chlon., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>A. sentus</i> Sriv., 1969	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Tripoprojectus amoenus</i> (Liu) Zhao, 1983	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Integricorpus bellum</i> N. Mtch., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>I. bertillonites</i> Sriv., 1969	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>I. microreticulatus</i> Guo et Zhao, 1976	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>I. mirus</i> Takah., 1969	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Pseudoaquilapollenites striatus</i> Liu Muling, 1983	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Pseudointegricorpus clarireticulatus</i> (Samoil.) Takah., 1982	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>P. fragile</i> Takah., 1982	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Pentapollenites minor</i> Takah., 1982	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>P. normalis</i> Takah. et Shim., 1982	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Duplosporites borealis</i> Chlon., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Fibulapollis hiatus</i> Takah., 1982	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>F. mirificus</i> Chlon., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>F. hamulatus</i> Takah., 1982	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Mancicorpus anchoriforme</i> N. Mtch., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>M. solidum</i> N. Mtch., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>M. tenue</i> N. Mtch., 1961	■	■	■	■	■	■	■	■

Рис. 2. Стратиграфическое распределение трипроектатной пыльцы в сантоне–дании Зейско-Буреинского бассейна. Черным цветом обозначены выявленные виды в данном временном интервале, серым – их предполагаемое присутствие, белым – отсутствие

Местонахождение Лунгушань. В захоронении преобладают ламбеозаврины *Charonosaurus jiajinensis* Godefroit, Zan et Jin, остатки черепов и хищных динозавров (тираннозавриды и орнитомимиды) – редки [1].

Для палинокомплекса характерно доминирование пыльцы покрытосеменных, особенно сближаемых с Platanaceae и Ulmaceae. Высоко содержание гнетовых (до 17%). Мало участие таксодиевых, хвойных и папоротников.

Трипрократная пыльца включает *Aquilapollenites dispositus*, *A. insignis*, *A. reticulatus*, *A. rhombicus*, *A. stelckii*, *Fibulapollis hiatus*, *F. mirificus*.

Вероятно, здесь существовали долинные речные леса из платановых и ильмовых. Современные ильмовые могут переносить как недостаток влаги, так и избыточное проточное увлажнение, являясь индикаторами крайне изменчивого водного режима. Гнетовые, скорее всего, были привнесены в захоронение селевыми потоками (об аккумуляции которых свидетельствуют несортированные осадки) с сухих склонов. Отложения грязекаменных потоков образуются обычно в условиях непостоянного поступления воды.

Произрастание в этом месте ильмовых, формирование микститов могут свидетельствовать о существовании нестабильных условий среды. Низкое разнообразие и количество трипрократной пыльцы говорят о том, что подобные условия были неблагоприятны для произрастания растений, их продуцировавших.

Местонахождение Благовещенск. Более 90% костных фоссилий принадлежит *Amurosaurus riabininii* Bolotsky et Kurzanov. Встречены в основном кости юных особей, что позволило предположить – здесь было место выращивания детенышей гадрозавров, или, образно говоря, «детский сад». По достижении размера взрослых особей они присоединились к стаду, обитавшему на равнинной части впадины [1, 22].

Для палинокомплекса характерно значительное содержание пыльцы хвойных (в основном Pinaceae и Araucariaceae). Высоко значение спор папоротникообразных, ульмоидной и трипрократной пыльцы; таксодиевых – мало.

Трипрократная пыльца представлена *Aquilapollenites asper*, *A. conatus*, *A. cruciformis*, *A. dispositus*, *A. insignis*, *A. quadrilobus*, *A. reticulatus*, *A. rigidus*, *A. rhombicus*, *A. spinulosus* (рис. 1.6), *A. stelckii*, *A. subtilis*, *Parviprojectus amurensis*, *Fibulapollis mirificus*, *Pentapollenites normalis*, *Mancicorpus tenue*, *Pseudointegricorpus clarireticulatus*.

Преобладание Pinaceae и Araucariaceae может говорить о близости горного обрамления впадины, а участие папоротников и таксодиевых – о существовании небольших заболоченных водоемов в пойме реки.

Местонахождение Гильчин. Найдены кости гадрозавров удивительно больших размеров; возможно, здесь обитали только взрослые особи. Повреждения на костях отсутствуют, вероятно, из-за малых расстояний переноса; возможно, место захоронения динозавров было недалеко от мест их обитания [1].

В палинокомплексе доминируют папоротникообразные. Довольно значительно участие голосеменных (Pinaceae и Taxodiaceae) и цветковых (трипрократной и ульмоидной пыльцы, а также *Orbiculapollis*).

Трипрократная пыльца включает *Aquilapollenites accipiteris*, *A. catenireticulatus*, *A. cruciformis*, *A. echinatus*, *A. elegans*, *A. insignis*, *A. quadrilobus*, *A. rigidus*, *A. spinulosus*, *A. stelckii*, *A. subtilis*, *Aquilapollenites* sp., *Parviprojectus amurensis*, *Pentapollenites normalis*, *Mancicorpus tenue*, *Fibulapollis hamulatus*, *F. mirificus*.

Не исключено, что долина была заболоченной, а речные водотоки довольно спокойными; существовало множество стариц, в которых произрастали водные растения, продуцировавшие пыльцу *Orbiculapollis*.

Местонахождение Димское. Обнаружены только редкие кости гадрозавриды и окремелая древесина [1].

В палинокомплексе из аллювиальных русловых фаций доминируют папоротники. Высоко участие двумешковой, безапертурной, а также трикольчатой и трипрократной пыльцы.

Род *Aquilapollenites* представлен видами *A. cruciformis*, *A. insignis*, *A. stelckii*, *A. subtilis*. Вероятно, долинные заболоченные обстановки были не очень благоприятными для растений-продуцентов трипроектатной пыльцы.

Местонахождение Улага. Захоронение монодоминантное, более чем на 80% состоит из костей ламбозаврового гадрозаврида *Sahaliyana elunchunorum* Godefroit, Hai, Yu et Lauters. Также найдены изолированные кости плоскоголового гадрозаврида *Wulagasaurus dongi* Godefroit, Hai, Yu et Lauters [1, 19].

В палинокомплексе доминируют споры папоротникообразных и триколюпатная пыльца. Высоко значение пыльцы *Ginkgocycadophytus* и таксодиевых.

Трипроектатная пыльца включает *Aquilapollenites stelckii*, *A. subtilis*, *Fibulapollis mirificus*.

Этот район представлял собой обширную речную долину, поросшую платановыми и гинкговыми. Берега пойменных озер были покрыты папоротниками и таксодиевыми. Скорее всего, здесь не было тихих заводей, поросших водными растениями. У реки был довольно постоянный режим снабжения, без резких колебаний уровня [1].

Отложения **позднемаастрихтского возраста** Зейско-Буреинского бассейна (среднецагаянская подсвита и формация Фужао) в основном аллювиального генезиса. В палинофлоре резкая редукция таксономического состава охватывает все группы растений, особенно теплолюбивых субтропических видов. В то же время, помимо трипроектатной, отмечается всплеск пыльцы, которую продуцировали водные растения. В растительности начинают преобладать листопадные растения, продуцировавшие анемофильную пыльцу. Среди голосеменных обильна пыльца таксодиевых. Климат становится более гумидным и контрастным, формируется биом умеренных широколиственных лесов, существующий и в наше время [4].

Трипроектатная пыльца этого возрастного уровня включает всего 42 вида, многие из которых известны в более древних комплексах. Только для позднего маастрихта выявлены: *Aquilapollenites antique*, *A. attenuatus*, *A. coriaceus*, *A. quadricretaceus*, *A. reductus*, *A. sentus*, *A. striatus* (рис. 1.7), *Integricorpus bertillonites*, *I. microreticulatus*, *I. mirus*, *Triprojectus amoenus* (рис. 1.8), *Pseudoaquilapollenites striatus*, *Mancicorpus solidum* (рис. 2).

Отложения **раннего дания** (верхнецагаянская подсвита и нижняя часть формации Уюнь) в основном озерно-болотного, реже аллювиального генезиса. Среди цветковых доминируют листопадные широколиственные растения, а среди голосеменных – таксодиевые.

Трипроектатная пыльца представлена *Aquilapollenites antigonei*, *A. asper*, *A. augustus*, *A. catenireticulatus*, *A. cruciformis*, *A. funkhouseri*, *A. gracilis*, *A. insignis*, *A. procerus*, *A. reticulatus*, *A. rigidus*, *A. spinulosus*, *A. stelckii*, *A. subtilis*, *Pentapollenites normalis*, *Duplosporites borealis*, *Fibulapollis mirificus*, *Mancicorpus tenue* (рис. 2).

В **позднем дании** (время формирования кивдинских слоев верхнецагаянской подсвиты и верхней части формации Уюнь) территория бассейна представляла собой заболоченную равнину. В палинокомплексе доминируют папоротники и хвойные либо таксодиевые. Растения, продуцировавшие трипроектатную пыльцу, почти вымирают. Остается только вид *Aquilapollenites procerus*.

Таким образом, в Зейско-Буреинском бассейне трипроектатная пыльца известна с сантонского века. Ее разнообразие неуклонно повышается, кульминируя в позднем маастрихте, резко сбрасываясь в дании (рис. 3). Также для позднего маастрихта фиксируется и пик количественного участия трипроектатов. Палинофлоры с высоким содержанием трипроектатной пыльцы обычно происходят из увлажненных биотопов, в которых доминировали папоротники и таксодиевые, а с низким разнообразием и незначительным содержанием этой пыльцы – из биотопов, подвергавшихся периодическому иссушению, речных биотопов, а также увлажненных, заселявшихся платанами. Возможно, дело в биологии размножения последних. Они успешно развиваются, когда их семена попадают на влажную почву и поблизости нет растений, затеняющих всходы. По всей видимости, трипроектаты

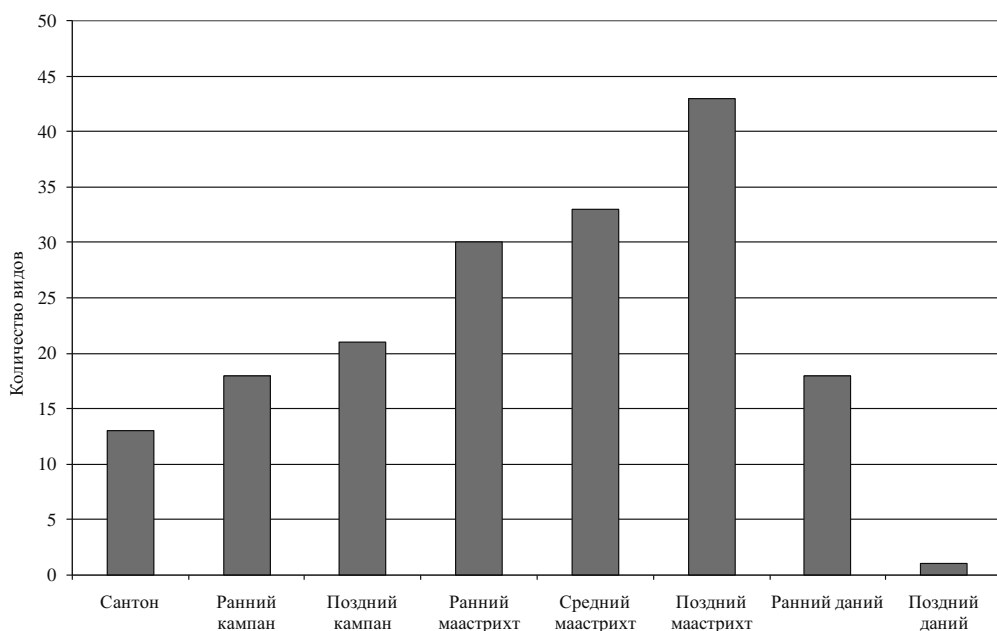


Рис. 3. Разнообразие трипроектатной пыльцы в поздне меловой–раннепалеогеновой палинофлоре Зейско-Бурейского бассейна

находились с ними в конкурентных взаимоотношениях. Можно предположить, что растения, продуцировавшие трипроектатную пыльцу, предпочитали местообитания с устойчивым увлажнением, например болота, и избегали рипарийных (прибрежных речных) биотопов. Не исключено, что температурный фактор являлся для таких растений хотя и важным, но все же второстепенным.

Трипроектатная пыльца демонстрирует высокие темпы эволюции на протяжении сантон-датского времени. Некоторые из видов имеют узкие временные рамки и могут быть признаны руководящими формами: *Mancicorpus solidum* – для раннего кампана; *Pseudointegricorpus fragile*, *Pentapollenites minor*, *Fibulapollis hiatus* – для раннего маастрихта; *Aquilapollenites accipiteris*, *A. echinatus*, *A. elegans* – для среднего маастрихта; *Integricorpus bellum*, *Pseudointegricorpus clarireticulatus* – для среднего–позднего маастрихта; *Aquilapollenites attenuatus*, *A. reductus*, *A. striatus*, *A. antique*, *A. coriaceus*, *A. quadricretaceus*, *A. sentus*, *Triprojectus amoenus*, *Integricorpus bertillonites*, *I. microreticulatus*, *I. mirus*, *Pseudoaquilapollenites striatus* – для позднего маастрихта; *Aquilapollenites amolus*, *A. conatus*, *A. dispositus*, *Parviprojectus amurensis* – для всего маастрихта.

Авторы благодарны Н.П. Домре (БПИ ДВО РАН) за техническую обработку палинологических проб, Ю.Л. Болотскому, А.П. Сорокину (ИГиП АмурНЦ ДВО РАН) за помощь в сборе материала, В.А. Красилову (ПИН РАН, Университет Хайфы) и проф. Сунь Ге (Шэньянский педагогический университет, КНР) за обсуждение полученных данных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Болотский Ю.Л., Бугдаева Е.В., Маркевич В.С. Палеоэкологические аспекты существования динозавров Приамурья // Вестн. ДВО РАН. 2010. № 6. С. 68–79.
2. Мchedlishvili Н.Д. Значение покрытосеменных растений для стратиграфии верхнемеловых отложений // Палеофитологический сборник. М.: Недра, 1965. С. 5–34. (Тр. ВНИГРИ; вып. 239).
3. Палеопалинология. Т. 1. Л.: Недра, 1966. 351 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер.; вып. 141).
4. Флора и динозавры на границе мела и палеогена Зейско-Бурейского бассейна. Владивосток: Дальнаука, 2001. 162 с.

5. Хернгрин Г.Ф.В., Хлонова А.Ф. Меловые палинофлористические провинции мира. Новосибирск: Наука, 1983. 134 с.
6. Хлонова А.Ф. О выделении руководящих видов при определении возраста отложений по спорово-пыльцевому анализу // Изв. вост. филиалов АН СССР. 1957. № 2. С. 43–46.
7. Хлонова А.Ф. Споры и пыльца верхней половины верхнего мела восточной части Западно-Сибирской низменности. Новосибирск, 1961. 138 с. (Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР; вып. 7).
8. Catterall R.A., Srivastava S.K. *Aquilapollenites* tetrads from the Edmonton Group of Alberta, Canada, and their affinity // *Pollen et Spores*. 1985. Vol. 27. P. 391–412.
9. Choi D.K. A new Eocene triprojectate genus from the Canadian Arctic, *Novemprojectus* // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1984. Vol. 43. P. 337–342.
10. Drew C.M., Tschudy B.D. *Aquilapollenites* fossil pollen as seen under the scanning electron microscope // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1968. Vol. 79. P. 1829–1832.
11. Erdtman G. On the affinities of *Aquilapollenites* Rouse // *Grana*. 1971. Vol. 11. P. 15–17.
12. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. 553 p.
13. Farabee M.J. Botanical affinities of some Triprojectacites fossil pollen // *Amer. J. Bot.* 1991. Vol. 78. P. 1172–1181.
14. Farabee M.J., Skvarla J.J. Examination of a tetrad of *Integricorpus reticulatus* (Mtchedlishvili) Stanley from the Maastrichtian of North Dakota, USA // *Palynology*. 1988. Vol. 12. P. 43–48.
15. Farabee M.J. Morphology of triprojectate fossil pollen: Form and distribution in space and time // *The Botan. Rev.* 1993. Vol. 59. P. 211–249.
16. Farabee M.J. Systematic revision of the *Aquilapolles* fossil pollen group // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1990. Vol. 65. P. 341–347.
17. Funkhouser J.W. Pollen of the genus *Aquilapollenites* // *Micropaleontology*. 1961. Vol. 7. P. 193–198.
18. Godefroit P., Bolotsky Yu.L., Alifanov V.R. A remarkable hollow-crested hadrosaur from Russia: an Asian origin for lambeosaurines // *C. R. Palevol.* 2003. Vol. 2, N 2. P. 143–151.
19. Godefroit P., Hai Shulin, Yu Tingxiang, Lauters P. New hadrosaurid dinosaurs from the uppermost Cretaceous of northeastern China // *Acta Palaeontol. Polonica*. 2008. Vol. 53, N 1. P. 47–74.
20. Hengreen G.F.W., Chlonova A.F. Cretaceous microfloral provinces // *Pollen et Spores*. 1981. Vol. 23. P. 441–555.
21. Jarzen D.M. *Aquilapollenites* and some santalalean genera: a botanical comparison // *Grana*. 1977. Vol. 16. P. 29–39.
22. Lauters P., Bolotsky Yu.L., Van Iterbeeck J., Godefroit P. Taphonomy and age profile of a Latest Cretaceous dinosaur bone bed in Far Eastern Russia // *Palaios*. 2008. Vol. 23. P. 153–162.
23. Radforth N.W., Rouse G.E. The classification of recently discovered Cretaceous plant microfossils of potential importance to the stratigraphy of western Canadian coals // *Canad. J. Bot.* 1954. Vol. 32. P. 187–201.
24. Rouse G.E. The application of a new nomenclatural approach to Upper Cretaceous plant microfossils from Western Canada // *Canad. J. Bot.* 1957. Vol. 35. P. 349–375.
25. Skvarla J.J., Farabee M.J., Chissoe W.F. Fossil pollen ultrastructure by transmission imaging in a scanning electron microscope (TSEM) // *J. Palynology*. 1988. Vol. 23/24. P. 205–211.
26. Song Z.-C., Huang F. The boundaries between the Southern Laurasian and Northern Gondwana Provinces and the *Aquilapollenites* and *Normapolles* palynofloras in East Asia // *Cretaceous Res.* 1997. Vol. 18. P. 1–15.
27. Stanley E.A. The fossil genus *Aquilapollenites* // *Pollen et Spores*. 1961. Vol. 3. P. 329–352.
28. Takahashi K., Shimono H. Maastrichtian microflora of the Miyadani-gawa Formation in the Hida District, Central Japan // *Bull. Fac. Liberal Arts Nagasaki Univ. Nat. Sci.* 1982. Vol. 22. P. 11–188.
29. Takahashi K. Stratigraphic and geographic distribution of *Triprojectacites* pollen group in the Late Cretaceous and Early Tertiary // *Jap. J. Palynol.* 1981. Vol. 27. P. 9–28.
30. Zhou Shan-Fu, Wang Lian-Yuan. Pollen of *Aquilapolles* from Rutung of Northern Jiangsu // *Acta Palaeontol. Sin.* 1983. Vol. 22. P. 531–540. Chin., Engl. abstr.