

УДК 58(571.6)

Комаровские чтения. Вып. XXXII. Владивосток: ДВНЦ  
АН СССР, 1985, 84 с.

В выпуске публикуются доклады, прочитанные на 37-х Комаровских чтениях, состоявшихся 22 декабря 1983 г. во Владивостоке.

Обсуждается проблема происхождения сибирской и даурской лиственниц в связи с обнаружением нового вида лиственницы из верхнего олигоцена. Формирование этих лиственниц, вероятно, приходится на миоцен, а обособление их ареалов — на конец плиоцена.

Рассматриваются вопросы систематики одной из самых больших групп грибов — пиреномицетов. Для упорядочения их разнообразия предлагается использовать комбинативный принцип, позволяющий быстро определить место новых видов в системе и предсказать существование некоторых сочетаний признаков. Возникновение параллельных рядов форм, располагающихся в комбинативных решетках, объясняется с позиций теории эволюции Дарвина.

В результате анализа закономерностей современного размещения и динамики климаксовых темнохвойных лесов высказывается гипотеза о существовании относительного равновесия между подгольцовыми ельниками и горной тундрой на хр. Турурингра (Амурская обл.).

Сборник предназначен для широкого круга ботаников.

Издано по решению Редакционно-издательского совета  
Дальневосточного научного центра АН СССР

Ответственный редактор д-р биол. наук проф. С. С. ХАРКЕВИЧ

## НОВЫЙ ВИД ИСКОПАЕМОЙ ЛИСТВЕННИЦЫ (ПО ДРЕВЕСИНЕ) И ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ СИБИРСКОЙ И ДАУРСКОЙ ЛИСТВЕННИЦ

Н. И. БЛОХИНА

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, г. Владивосток

С именем В. Л. Комарова связано изучение флоры и растительности Сибири и Дальнего Востока. Им много сделано для выяснения видового состава хвойных, а также лиственниц.

Уникальное местонахождение ископаемых древесин — сизиманский «ископаемый лес» — расположено на берегу бух. Сизиман в 200 км к северу от г. Советская Гавань (Хабаровский край). В северной части бухты обнажена туфогенно-осадочная толща верхнего олигоцена мощностью 30 м с листовой флорой и окаменелой древесиной (Блохина, 1982).

Древесины (12 экз.), относящиеся к новому виду лиственницы *Laricioxylon sichotealinense* Blokhina sp. nov., происходят из туфогенного песчаника. Вместе с древесинами обнаружены побеги и листья хвощей, папоротников, некоторых хвойных (*Picea*, *Larix*, *Metasequoia*, *Thuja*) и цветковых (*Alnus*, *Ostrya*, *Betula*, *Castanea*, *Carya*, *Ulmus*, *Platanus*, *Viburnum* и др.); в спорово-пыльцевом спектре преобладают *Picea*, *Tsuga*, *Pinus*, *Abies*, реже — *Cedrus*, *Larix* (Ахметьев, 1973б; Блохина, 1982). Таким образом, лиственницы встречены в листовой флоре, спорово-пыльцевых спектрах и древесных остатках, среди последних по анатомическим признакам древесины выделен описанный ниже новый вид.

*Laricioxylon sichotealinense* Blokhina sp. nov.

(Табл. I, II, фиг. 1—16)

Название вида — ст хр. Сихотэ-Алинь.

Голотип — БПИ ДВНЦ АН СССР, колл. 6, экз. № 649, ископаемая древесина; Хабаровский край, побережье Татарского пролива, бух. Сизиман в 1 км севернее пос. Сизиман; верхний олигоцен.

Диагноз. Годичные слои отчетливые. Поровость ради-

альных стенок трахеид однорядная и двухрядная супротивная; имеются крассулы. Поры на тангентальных стенках трахеид однорядные и двухрядные, более или менее супротивные. Спиральная штриховатость на стенках трахеид поздней древесины. Древесинная паренхима с гладкими поперечными стенками. Лучи однорядные, с двухрядными участками до 7 слоев клеток. Высота лучей 1—46 слоев клеток. Горизонтальные и тангентальные стенки лучевых клеток пористые. Лучевые трахеиды с гладкими и тонкими стенками. Вертикальные смоляные ходы с 9—12 (16) толстостенными клетками эпителия; горизонтальные — с 6—10; располагаются в двух- и трехрядных лучах с неравными однорядными окончаниями: короткое из 1—22 слоев клеток, длинное — из 3—28; иногда по 2 смоляных хода в луче. На полях перекреста 1—6 пицеоидных пор.

**Описание.** Годичные слои выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, лучевых трахеид, лучевой и древесинной паренхимы и клеток эпителия смоляных ходов.

Трахеиды ранней древесины очень крупные, прямоугольные, вытянутые радиально, тонкостенные, широкопросветные. Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины обильная однорядная и двухрядная (преобладает). Однорядные поры крупные, занимающие  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  ширины стенки трахеиды, округлые и слегка овальные, вытянутые горизонтально, с крупным включенным отверстием соответственно округлым или овальным, располагаются свободно, сближенно или соприкасаются (табл. I, фиг. 2). Двухрядные поры супротивные, крупные, в основном слегка овальные, вытянутые горизонтально, реже — округлые, с крупным включенным отверстием соответственно овальным или округлым, располагаются свободно, сближенно и соприкасаясь по длине трахеиды, а также попарно в горизонтальном направлении (табл. I, фиг. 3). Торус округлый или овальный в зависимости от формы поры. Между двухрядными порами имеются крассулы, по длине равные размерам пор. В поздней древесине на радиальных стенках трахеид однорядные округлые поры, занимающие почти всю ширину стенки трахеиды, с округлым включенным отверстием, располагаются свободно, сближенно и соприкасаясь. На тангентальных стенках трахеид довольно обильные мелкие округлые поры с небольшим округлым включенным отверстием, в основном однорядные, но иногда и двухрядные, более или менее супротивные (табл. I, фиг. 6). Наиболее хорошо они сохранились у экз. № 703, тогда как у экземпляров № 29 и 416 отсутствуют. На радиальных и тангентальных стенках трахеид поздней древесины спиральная штриховатость, но выражена плохо, лучше всего она сохранилась у экз. № 416.

Древесинная паренхима с гладкими поперечными стенками (табл. I, фиг. 5), но иногда она может отсутствовать (экземпляры № 29, 416).

Годичные слои 2,5—5 мм шириной, выражены отчетливо, преимущественно из ранней древесины; поздняя занимает  $\frac{1}{5}$ , иногда почти  $\frac{1}{2}$  годичного слоя, что составляет примерно 10—18 (до 50) слоев трахеид. Трахеиды поздней древесины меньших размеров, толстостенные, от округло-квадратных до сильно уплощенных радиально у самой границы годичного слоя, с узкими до щелевидных полостями. Переход от ранней древесины к поздней резкий.

Лучи многочисленные, однорядные, с двухрядными участками до 7 слоев клеток. Высота лучей 1—46 слоев клеток, но чаще в пределах 20—35 слоев. Горизонтальные и тангентальные стенки лучей пористые. Срединные клетки лучей крупные, округлые, округло-квадратные и округло-прямоугольные, реже — овальные, вытянутые вдоль луча; краевые клетки округло-треугольные. Лучевые трахеиды с тонкими гладкими стенками, в основном краевые, реже — срединные, но могут образовывать и самостоятельные двух-, трехслойные лучи (табл. II, фиг. 10).

На полях перекреста 1—6 пицеоидных пор (табл. II, фиг. 11—16). В краевых клетках ранней древесины на полях перекреста располагаются обычно 4, реже 3 поры в одном горизонтальном ряду; местами встречаются 5 пор в беспорядочном расположении или 6 в двух горизонтальных рядах. В срединных клетках ранней древесины на полях перекреста, как правило, 3 беспорядочно расположенные поры или 4 — в двух горизонтальных рядах, иногда 2 поры в горизонтальном ряду. В поздней древесине обычно 1—2 пицеоидные поры в вертикальном или горизонтальном ряду, по диагонали; реже — 3 поры в беспорядочном расположении.

Вертикальные смоляные ходы с 9—12 (16) толстостенными клетками эпителия, часто разрушенными, одиночные и в виде цепочки по 2—3 хода располагаются в поздней древесине, но иногда одиночные ходы встречаются и в ранней (табл. I, фиг. 1). Горизонтальные смоляные ходы с 6—10 толстостенными клетками эпителия находятся в двух- и трехрядных лучах с неравными однорядными окончаниями: короткое состоит из 1—22 слоев клеток, длинное — из 3—28 слоев (фиг. 4, 7—9). Иногда в луче по 2 смоляных хода (фиг. 4).

**Обоснование определения.** Наличие нормальных вертикальных и горизонтальных смоляных ходов с толстостенными клетками эпителия, гладкостенных лучевых трахеид, древесинной паренхимы, двухрядной поровости радиальных стенок трахеид, расположение горизонтальных смоляных ходов только в двух- и трехрядных лучах с неравными однорядными окончаниями — все вместе позволяет отнести изученную древесину к формальному роду *Laricioxylon* Greguss, объединяющему ископаемые древесины хвойных с признаками строения современных *Larix*. Однако ни с одним из установленных видов этого рода описанная древесина не сходна.

Сравнительная характеристика анатомического строения древесины

Вид	Поровость стенок трахеид			Спиральная штриховатость	Поперечные стенки древесной паренхимы		однорядные
	радиальных		тангентальных		гладкие	узелковые	
	однорядная	двухрядная					
<i>Laricioxylon sichotealinense</i> Blokhina sp. nov.	+	+	+	+	+	-	+
<i>Larix sibirica</i> Ledeb. (Будкевич, 1961)	+	+	+	+-	+	+-	+
<i>L. gmelinii</i> (Rupr.) Rupr. (Будкевич, 1961; Greguss, 1955)	+	+	+	+-	+	+	+

Примечание. Плюс — признак присутствует, минус — отсутствует.

Так, *Laricioxylon nogradense* Greguss из верхнего миоцена Венгрии (Greguss, 1967) отличается значительно меньшей высотой лучей (до 20 слоев клеток), большим числом пор на полях перекреста (до 8 пор), отсутствием тангентальной поровости стенок трахеид и спиральной штриховатости. Кроме того, П. Грегуш (Greguss, 1967) не указал число клеток эпителия, выстилающих смоляные ходы, а также рядность лучей, содержащих горизонтальные смоляные ходы.

Установленный из верхнего олигоцена Сизимана *Laricioxylon sizimanicum* Blokh. (Блохина, 1979) характеризуется большим числом пор на полях перекреста (до 8 пор), меньшей высотой лучей (до 36 слоев клеток), преобладанием однорядной поровости радиальных стенок трахеид, узелковыми поперечными стенками клеток древесинной паренхимы и большим числом клеток эпителия, выстилающих вертикальные смоляные ходы (до 20 клеток). К тому же у этого вида отсутствует тангентальная поровость стенок трахеид и спиральная штриховатость.

У *Laricioxylon gettikhovicum* Blokh. из нижнего—среднего миоцена Реттиховки (Блохина, 1983) значительно ниже лучи (до 23 слоев клеток), меньше число пор на полях перекреста (до 4 пор), узелковые стенки клеток древесинной паренхимы, короче однорядные участки в лучах с горизонтальными смоляными ходами и нет тангентальной поровости стенок трахеид и спиральной штриховатости. Приведенные отличия не позво-

Таблица 1

*Laricioxylon sichotealinense* Blokhina sp. nov. и близких ей современных видов

Лучи		Смоляные ходы						Число пор на полях перекреста
число двухрядных слоев в однорядных лучах	высота (в слоях клеток)	число клеток эпителия		расположение в лучах		однорядные окончания		
		вертикальные	горизонтальные	двухрядные	трехрядные	короткое	длинное	
1—7	1—35(46)	9—12(16)	6—10	+	+	1—22	3—28	1—6
—	1—25(35)	8—15	(6)8—12	+	+	2—4	2—25	1—5(6)
—	1—25	8—12	8—12	+	+	3—5	3—11	1—6

ляют отождествлять с этим видом исследованную древесину.

Среди современных лиственниц сходство с ископаемой наблюдается у *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. (табл. 1). Оно проявляется в характере поровости стенок трахеид и полей перекреста, расположении горизонтальных смоляных ходов в лучах и наличии древесинной паренхимы. В то же время у этого вида нет двухрядных участков в однорядных лучах, меньше высота лучей (до 25 слоев клеток), древесинная паренхима с узелковыми поперечными стенками, несколько меньше число клеток эпителия, выстилающих вертикальные смоляные ходы.

Характером поровости стенок трахеид, расположением горизонтальных смоляных ходов в лучах, числом клеток эпителия, выстилающих смоляные ходы, и наличием древесинной паренхимы и спиральной штриховатости олигоценовый вид напоминает *Larix sibirica* Ledeb. (табл. 1). Однако этот современный вид отличается меньшей высотой лучей (до 35 слоев клеток), отсутствием двухрядных участков в однорядных лучах, наличием иногда узелков на поперечных стенках клеток древесинной паренхимы и обычно несколько меньшим числом пор на полях перекреста (до 5 пор).

Распространение. Хабаровский край, бух. Сизиман, верхний олигоцен.

Материал. Колл. 4, экз. № 29; колл. 6, экземпляры № 31, 48, 51, 415, 416, 649 — гологип, 650, 694, 702, 832; 12 обломков

плотной окремнелой древесины от светло-серого до светло-коричневого, местами коричневого цвета, с хорошо различимыми невооруженным глазом годичными слоями от 2,5 до 5 мм шириной.

*Современное распространение сибирской и даурской лиственниц*

*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. — лиственница Гмелина (даурская) распространена в Средней и Восточной Сибири, а также на севере Внутренней Монголии и Северо-Восточного Китая. Западная граница ее ареала проходит по водоразделу Енисея и Лены, южная — по северной части Большого Хингана и по Малому Хингану, восточная выходит к побережью Анадырского залива и Охотского моря, а северная совпадает с северным пределом произрастания древесной растительности. Таким образом, ареал фактически совпадает с областью распространения многолетней мерзлоты (Дылис, 1961; Поздняков, 1975).

Надо сказать, что объем вида *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. разными исследователями понимается неодинаково.

Г. Майр (Дылис, 1961), Б. П. Колесников (1946), Е. Г. Бобров (1972, 1978), С. К. Черепанов (1981) и некоторые др. северо-восточную лиственницу рассматривали в качестве самостоятельного вида — *Larix sajanteri* Mayr.

Другие исследователи понимают объем вида *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. широко, сомневаясь в видовой самостоятельности лиственницы Каяндера. Так, В. Пачке (Дылис, 1961) относил последнюю к даурской, считая, что она не может быть обособлена даже в варианте. Как форму даурской рассматривали лиственницу Каяндера В. Шафер и И. К. Шишкин (Дылис, 1961). Широко понимали лиственницу даурскую также В. Л. Комаров (1934), С. Г. Остенфельд и К. С. Ларсен (Ostenfeld, Larsen, 1930). Н. В. Дылис (1961) и Л. К. Поздняков (1975) признают существование восточного подвида лиственницы даурской — *Larix gmelinii* ssp. *sajanteri* (Mayr) Dyl. Однако, как указывает Л. К. Поздняков (1975), кариологическое исследование западной и восточной рас *Larix gmelinii* не обнаружило различий в кариотипе. В данной работе лиственница даурская рассматривается в широком объеме.

*Larix sibirica* Ledeb. — лиственница сибирская растет на северо-востоке Европейской части СССР, на Урале, в Сибири (от низовьев Енисея на севере, по всему Алтаю до хребтов Тарбагатай и Саур на юге, на востоке протягиваясь до Южного Забайкалья, соприкасаясь с ареалом *Larix gmelinii*); распространена также на северо-западе Монголии и востоке Джунгарии до китайского Тянь-Шаня включительно (Бобров, 1972, 1978).

Однако Н. В. Дылис (1947) на основании морфологических признаков выделил в качестве особого вида — *Larix sukaczewii* Dyl. — лиственницу, распространенную на северо-востоке Европейской части СССР, разделив вид *Larix sibirica* Ledeb. на два:

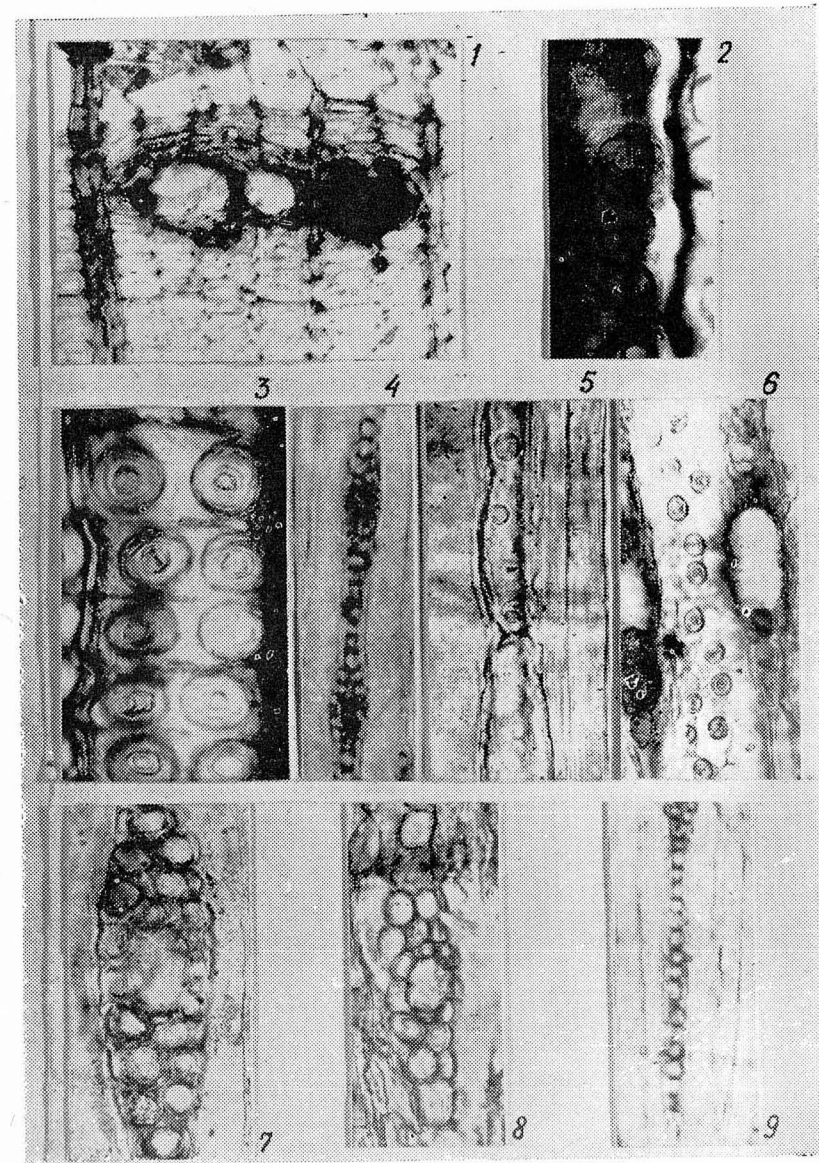


Таблица I. Фиг. 1—9. *Laricioxylon sichotealinense* Blokhina sp. nov.: 1 — экз. № 649, поперечный срез: вертикальные смоляные ходы (×120); 2 — экз. № 702, радиальный срез: однорядная поровость стенок трахеид (×300); 3 — экз. № 702, радиальный срез: двухрядная поровость стенок трахеид (×300); 4 — экз. № 649, тангентальный срез: луч с горизонтальными смоляными ходами (×120); 5 — экз. № 649, тангентальный срез: древесинная паренхима (×300); 6 — экз. № 703, тангентальный срез: поровость стенок трахеид (×300); 7 — экз. № 650, тангентальный срез: горизонтальный смоляной ход (×300); 8 — экз. № 649, то же (×300); 9 — экз. № 649, то же (×120).

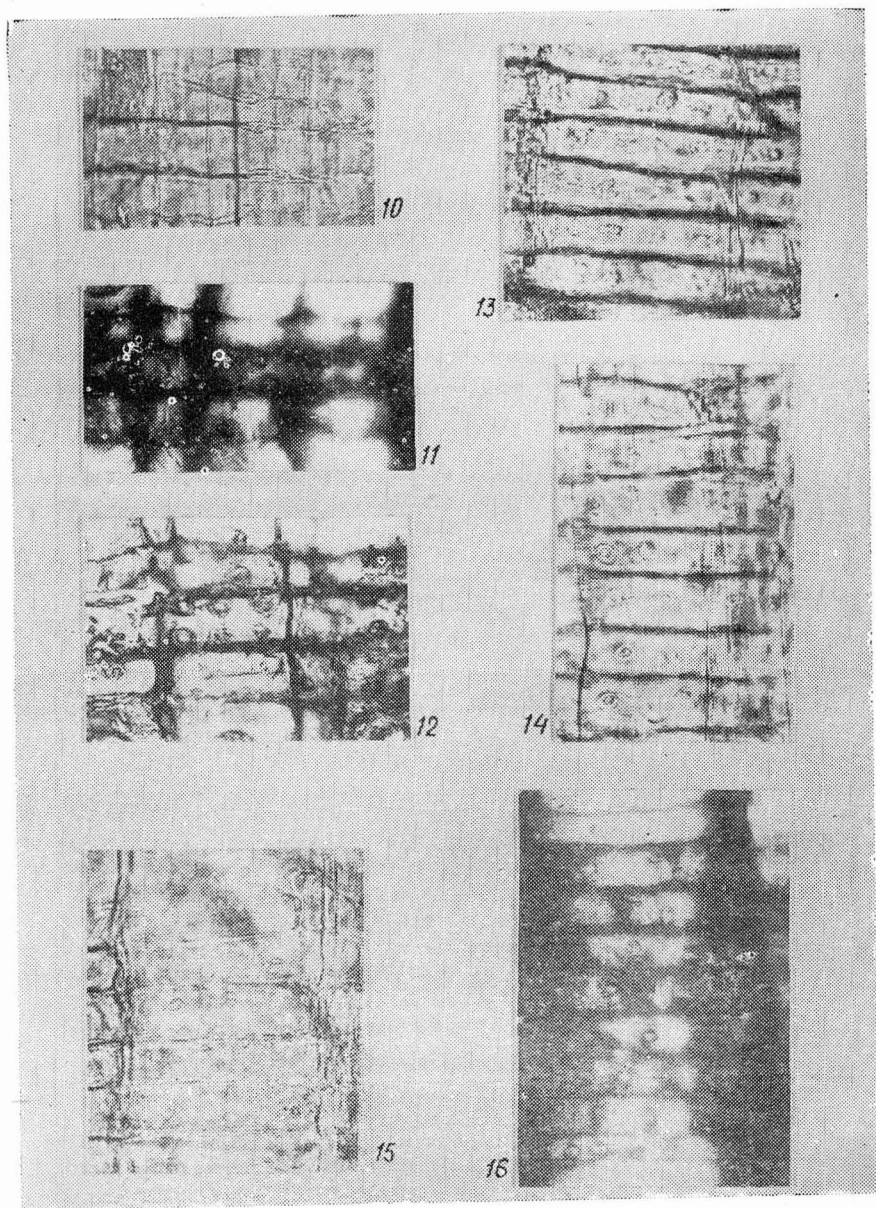


Таблица II. Фиг. 10 — экз. № 649, радиальный срез: луч, составленный из лучевых трахенд ( $\times 300$ ); 11, 16 — экз. № 702, радиальный срез: поперечность полей перекреста ( $\times 300$ ); 12 — экз. № 415, то же ( $\times 300$ ); 13 — экз. № 649, то же ( $\times 450$ ); 14 — экз. № 650, то же ( $\times 300$ ); 15 — экз. № 649, то же ( $\times 300$ )

*Larix sukaczewii* Dyl. и *L. sibirica* Ledeb. Тем не менее видовой статус *Larix sukaczewii* не бесспорен. Так, Е. Г. Бобров (1972, 1978) считает, что морфологически она не отличима от лиственницы сибирской, а также приводит данные о сходстве кариотипов этих лиственниц. Анатомическое строение зрелой древесины их также сходно (Будкевич, 1961). К сибирской относил лиственницу Сукачева и С. К. Черепанов (1981). В данной статье *Larix sibirica* Ledeb. рассматривается в широком объеме.

#### *Проблема происхождения сибирской и даурской лиственниц*

Несмотря на то что вопрос о эволюции лиственниц Восточной Сибири и Дальнего Востока неоднократно обсуждался в литературе (Сукачев, 1924; Сочава, 1945; Колесников, 1946; Криштофович, 1946; Васильев, 1951, 1958; Толмачев, 1959; Бобров, 1972, 1978; и др.), он еще далек от решения. Это вызвано в первую очередь малым количеством надежных палеоботанических данных (особенно из дочетвертичных отложений), так как пыльца лиственниц плохо сохраняется, а остатки побегов не всегда точно идентифицируются.

Изученная позднеолигоценовая древесина по анатомическому строению сходна с древесиной современных *Larix sibirica* и *L. gmelinii*. В связи с этим возникают два вопроса: 1) когда появились лиственницы сибирская и даурская (в плиоцен — плейстоцене или ранее) и 2) сформировались ли их ареалы в результате расселения с севера или автохтонно в разных среднеширотных пунктах (частях) ареала?

По мнению большинства исследователей, в том числе В. Н. Сукачева (1924), Б. П. Колесникова (1946), В. Н. Васильева (1951, 1958), Н. В. Дылиса (1961), Е. Г. Боброва (1972, 1978), лиственница даурская появилась в начале плейстоцена и, вероятно, явилась детищем наступивших ледниковых эпох, тогда как вполне сложившаяся лиственница сибирская уже существовала в плиоцене. Таким образом, *Larix gmelinii* — сравнительно молодой вид, сформировавшийся в очень суровом континентальном климате области распространения многолетней мерзлоты.

Согласно же А. П. Васьковскому (1959), обе лиственницы — и сибирская, и даурская — появились в плейстоцене и, может быть, представляют близкие линии развития. При этом *Larix gmelinii* приспособлялась к существованию на многолетне-мерзлых грунтах, заболоченных равнинах, а *Larix sibirica* преобладала в более благоприятных условиях, на более мощных и лучше дренированных почвах. Однако Б. П. Колесников (1946) первоначальное формирование этих и других лиственниц связывает с верхними поясами хребтов Северо-Восточной Азии, откуда они потом вышли на равнины.

Вопрос о центре происхождения и расселения рода *Larix* впервые поставил Ф. Кеппен в 1885 г. (Дылис, 1961). Согласно Ф. Кеппену, колыбелью современных лиственниц является Алтай, а первоначальной формой — *Larix gmelinii*. По горным цепям и частично по равнинам шло расселение этой лиственницы и затем преобразование ее в другие виды. Оставшаяся на Алтае популяция в голоцене превратилась в *Larix sibirica*. Сама же *Larix gmelinii* сохранилась только на севере Сибири и на высоких горах, так как приспособлена к более суровому климату. Однако его концепция теперь имеет лишь историческое значение как первая попытка создать историю развития лиственниц путем трансформации предковой формы при миграциях и изменении климата (Дылис, 1961).

В настоящее время относительно места происхождения рода *Larix* существуют две точки зрения.

Б. П. Колесников (1946), Н. В. Дылис (1947), Е. Г. Бобров (1972, 1978) предполагают происхождение лиственниц, в том числе сибирской и даурской, на Северо-Востоке Азии.

В. Н. Сукачев (1924), В. Б. Сочава (1945), В. Н. Васильев (1958), указывая на юго-восточноазиатское происхождение рода в целом, тем не менее предполагали северное происхождение *Larix gmelinii*. Так, В. Н. Сукачев (1924) писал, что расселение рода *Larix* шло с юга на север, но не отрицал и обратного движения лиственниц (с севера на юг) во время плейстоценового оледенения и возможность возникновения лиственницы даурской на Северо-Востоке Азии.

Однако, как отмечает В. Н. Васильев (1951), эти миграции не объясняют современное распространение лиственничных лесов на юге Дальнего Востока. По его мнению, дальневосточные лиственницы сформировались в горах Сихотэ-Алиня и в Восточной Маньчжурии в составе древних третичных лесов тургайского комплекса, а не проникли сюда с севера. В северных широтах Сибири и Дальнего Востока лиственницы также произрастали в составе тургайских лесов; в них встречались и лиственницы типа *Larix sibirica*. Со второй половины плейстоцена эти леса начали быстро деградировать. Древесные породы в порядке их относительной термофильности стали выпадать одна за другой и только *Larix gmelinii* приспособилась к существованию в крайних условиях (Васильев, 1951).

Совершенно на другой позиции по поводу происхождения лиственницы даурской стоял С. И. Коржинский (Васильев, 1958). Он включал *Larix gmelinii* в группу маньчжурского происхождения, хотя полное развитие своих биоэкологических свойств она получила на территории Сибири.

В плиоцен—плейстоцене, как предполагают В. Б. Сочава (1945), В. Н. Васильев (1951) и др., лиственница являлась членом смешанных хвойно-широколиственных и хвойных лесов. Однако, по мнению Н. В. Дылиса (1961), могли существовать и

Таблица 2

Возраст	Местонахождения ископаемых лиственниц <i>Larix sibirica</i> Ledeb. и <i>L. gmelinii</i> (Rupr.) Rupr. или близких к ним форм											
	Четвертичный Плейстоцен	ранний	ранний	средний	ранний	ранний	ранний	ранний	ранний	ранний	ранний	ранний
Зал. Креста (Биска, 1975)												
Басейн р. Анадыря (Баранова и др., 1968)												
Р. Осинская (Биска, 1975)												
Р. Янранай (Биска, 1975)												
Чаянская низменность (Тококольников, Романова, 1975)												
Басейн р. Неккейвем (Никитин, 1979)												
Пенжинская гряда (Биска, 1975)												
Басейн р. Пенжина (Тихомиров, 1944)												
Басейн р. Вигита (Васильев, 1958)												
Р. Берелех (Васильев, 1958)												
Басейн р. Нера (Биска, 1975)												
Р. Эльга (Васковский, 1959; Локкин, 1973)												
Р. Омолот (Дорофеев, 1972)												
Р. Уена (Тихомиров, 1944; Нешокин, 1968)												
Мамонтова гора (Дорофеев, 1969)												
Р. Енисей (Дылис, 1947)												
Междуречье Кеть-Чулым (Волкова, 1970)												
Обь-Томское междуречье (Волкова, 1970)												
Р. Чулым (Нашокин, 1968)												
Р. Обь (Волкова, 1970)												
Пов. Ямал (Дылис, 1947)												
Карская гряда (Тихомиров, 1944)												
Р. Ботчи (Ахметьев, 1973а)												
Бух. Сизман (Даннике автора)												

Примечание. X — *Larix sibirica* Ledeb. или близкая к ней форма, O — *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. или близкая к ней форма, + — возможный общий предок *Larix sibirica* Ledeb. и *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.

чистые лиственничники. В плиоцене эти леса, очевидно, не были обширными, но в плейстоцене в связи с ухудшением климата их значение, вероятно, возросло (Дылис, 1961). А. П. Васковский (1959) предполагает, что во время последнего оледенения на Северо-Востоке Сибири уже преобладали редкостойные лиственничники, подобные современным в верховьях Колымы.

Находка ископаемой древесины *Laricioxylon sichotaelinense* Blokh. sp. nov., по анатомическому строению сходной с древесиной современных лиственниц *Larix sibirica* Ledeb. и *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., позволяет говорить о возможном общем предке сибирской и даурской лиственниц, обитавшем на Северо-Восточном Сихотэ-Алине уже в позднем олигоцене в смешанных хвойно-широколиственных лесах умеренного облика с преобладанием среди хвойных ели и лиственницы (Блохина, 1982). Исходя из палеоботанических данных (табл. 2), обособление *Larix sibirica* и *L. gmelinii* могло произойти в миоцене. Однако в миоценовых отложениях остатки этих лиственниц часто встречаются вместе, к тому же ареал лиственницы сибирской был значительно шире. *Larix sibirica* в миоцене далеко заходила на восток Сибири, где в настоящее время произрастают леса из *Larix gmelinii*. Обособление этих лиственниц географически начинается, по-видимому, с конца плиоцена. В связи с похолоданием в конце плиоцена и особенно в начале—середине плейстоцена происходит сокращение ареала лиственницы сибирской, в частности, в его восточной части. Климат, изменившийся в сторону континентальности, стал более благоприятен для расселения лиственницы даурской.

## ЛИТЕРАТУРА

- Ахметьев М. А. Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи). М.: Наука, 1973а. 124 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 247).
- Ахметьев М. А. Палеоценовые и эоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР и сопредельных стран и их стратиграфическое положение. — Сов. геология, 1973б, № 7, с. 14—30.
- Баранова Ю. П., Бискэ С. Ф., Гончаров В. Ф., Кулькова И. А., Титков А. С. Кайнозой Северо-Востока СССР. М.: Наука, 1968. 124 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 38).
- Бискэ С. Ф. Палеоген и неоген Крайнего Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1975. 268 с.
- Блохина Н. И. Древесины хвойных из миоценовых отложений Северо-Восточного Сихотэ-Алиня. — Палеонтол. ж., 1979, № 3, с. 141—144.
- Блохина Н. И. Третичные древесины Дальнего Востока — структурный, палеоэкологический и стратиграфический анализ: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. 20 с.
- Блохина Н. И. Два вида хвойных из миоцена Реттиховки (Южное Приморье), установленных по углефицированной древесине. — Бот. ж., 1983, т. 68, № 4, с. 463—468.
- Бобров Е. Г. История и систематика лиственниц. Л.: Наука, 1972. 96 с. (Комаровские чтения; Вып. 25).
- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с.
- Будкевич Е. В. Древесина сосновых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961.

Васильев В. Н. Происхождение лиственничных лесов Южного Приморья. — Бот. ж., 1951, т. 36, № 4, с. 366—375.

Васильев В. Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, вып. 3, с. 361—457.

Васковский А. П. Краткий очерк растительности, климата и хронологии четвертичного периода в верховьях рек Колымы и Индигирки и на северном побережье Охотского моря. — В кн.: Ледниковый период на территории Европейской части СССР и Сибири. М.: Изд-во МГУ, 1959.

Волкова В. С. Геологическое строение позднелигоценых и четвертичных отложений основных стратостроений. — В кн.: История развития растительности внеледниковой зоны Западно-Сибирской низменности в позднелигоценое и четвертичное время. М.: Наука, 1970, с. 20—47. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 92).

Дорофеев П. И. Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. Л.: Наука, 1969. 124 с.

Дорофеев П. И. Третичные флоры бассейна р. Омоля. — В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972, с. 41—112.

Дылис Н. В. Сибирская лиственница. М.: МОИП, 1947. 136 с.

Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 210 с.

Колесников Б. П. К систематике и истории развития лиственниц секции *Rauciseriales* Patschke. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946, вып. 2, с. 321—364.

Комаров В. Л. Хвойные (Coniferae). — В кн.: Флора СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 130—195.

Криштофович А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946, вып. 2, с. 21—86.

Ложкин А. В. Плиоценовые отложения в верховьях р. Индигирки. — В кн.: Кайнозой Северо-Востока СССР: Тез. докл. межведомств. стратигр. совещ. Магадан, 1975, с. 121—125.

Нащокин В. Д. Ископаемые древесины из меловых, третичных и четвертичных отложений Средней Сибири. М.: Наука, 1968. 175 с.

Никитин В. П. Неогеновые флоры Северо-Востока СССР (по материалам палеокарпобиологических исследований). — В кн.: Континентальные толщи Северо-Востока Азии (стратиграфия, корреляция, палеоклиматы). Новосибирск: Наука, 1979, с. 130—149.

Поздняков Л. К. Даурская лиственница. М.: Наука, 1975. 312 с.

Сочава В. П. Элементы растительного покрова Северного Сихотэ-Алиня и их взаимоотношения. — Сов. ботаника, 1945, т. 13, № 1, с. 14—32.

Сукачев В. Н. К истории развития лиственниц. — В кн.: Лесное дело. М.; Л., 1924, с. 12—44.

Тихомиров Б. А. Основные черты четвертичной истории растительного покрова советской Арктики. — Бот. ж., 1944, т. 29, № 2—3, с. 51—61.

Толмачев А. И. О флоре острова Сахалин. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 103 с. (Комаровские чтения; Вып. 12).

Толокольников А. И., Романова Л. М. Новые данные о возрасте аллювиальных отложений Западной Чукотки. — В кн.: Кайнозой Северо-Востока СССР: Тез. докл. межведомств. стратигр. совещ. Магадан, 1975, с. 91—95.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.

Greguss P. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Вр: Akad. Kiado, 1955. 308 S.

Greguss P. Fossil Gymnospermen Woods in Hungary from the Permian to the Pliocene. Вр: Akad. Kiado, 1967. 137 p.

Ostenfeld C. H., Larsen C. S. The species of the genus *Larix* and their geographical distribution. — Det. Kgl. Danske Videnskabernes Selskab., Biologiske Meddelelser, 1930, v. 9, N 2, p 3—107.