

Научная статья
УДК 582.5/.9:575.86(571)
DOI: 10.37102/0869-7698_2022_225_05_4

Появление и ранняя эволюция покрытосеменных Забайкалья и Приморья

Е.В. Бугдаева✉, В.С. Маркевич, Е.Б. Волынец

Евгения Васильевна Бугдаева

кандидат геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник
ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток,
Россия
bugdaeva@biosoil.ru
2<https://orcid.org/0000-0001-6919-9722>

Валентина Саввична Маркевич

доктор геолого-минералогических наук, главный научный сотрудник
ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток,
Россия
markevich@biosoil.ru

Елена Борисовна Волынец

кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник
ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток,
Россия
volynets@biosoil.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7168-154X>

Аннотация. В середине мелового периода (около 125–100 млн л.н.) по всему миру возникают представители самого молодого высшего таксона растений – покрытосеменных. Это биотическое событие Чарльз Дарвин назвал «отвратительной тайной», поскольку внезапное их появление бросало безответный вызов эволюционизму. Один из выдающихся естествознателей современности, В.А. Красилов, много лет посвятил разработке проблем высших таксонов, изучая в том числе и процесс становления столь обширной и разветвленной группы, как цветковые, пути и механизмы формирования новых форм жизни. Опираясь на палеоботанические доказательства, он показал сложность и многослойность филогенетических процессов. В.А. Красилов начинал свой путь в науке, работая с ранне-меловой флорой Приморья и позднее значительно расширил географию исследований. В.С. Маркевич сопоставила последовательность развития палинофлоры цветковых на азиатском побережье Тихого океана и в других частях света. Обширный палинологический материал позволил ей разработать схему эволюции морфологии пыльцы покрытосеменных. Выявилась высокая степень синхронности развития этих палиноморф по всему Северному полушарию, что придает им ценность в стратиграфической корреляции. В настоящее время сотрудники лаборатории палеоботаники ФНЦ Биоразнообразия

ДВО РАН продолжают работать по проблеме ранних покрытосеменных. Достигнуты значительные успехи в датировке флороносных толщ (и соответственно, установлен возраст биотических событий) Приморья, реконструкции среды обитания, жизненных форм и таксономического состава первых цветковых.

Ключевые слова: покрытосеменные, меловой период, эволюция, Забайкалье, Приморье

Для цитирования: Бугдаева Е.В., Маркевич В.С., Волынец Е.Б. Появление и ранняя эволюция покрытосеменных Забайкалья и Приморья // Вестн. ДВО РАН. 2022. № 5. С. 45–59. http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698_2022_225_05_4.

Благодарности. Авторы благодарны своему учителю и наставнику проф. В.А. Красилову, сформировавшему наше мировоззрение и много сделавшему для нашего становления.

Финансирование. Исследования поддержаны РФФИ (гранты №№ 19-04-00943 и 20-04-00355). Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031500274-4).

Original article

Appearance and early evolution of angiosperms of Transbaikalia and Primorye Region

E.V. Bugdaeva, V.S. Markevich, E.B. Volynets

Eugenia V. Bugdaeva

Candidate of Sciences in Geology and Mineralogy, Leading Researcher
Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, Vladivostok,
Russia

bugdaeva@biosoil.ru

<https://orcid.org/0000-0001-6919-9722>

Valentina S. Markevich

Doctor of Sciences in Geology and Mineralogy, Chief Researcher
Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, Vladivostok,
Russia

markevich@biosoil.ru

Elena B. Volynets

Candidate of Sciences in Geology, Senior Researcher
Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, Vladivostok,
Russia

volynets@biosoil.ru

<https://orcid.org/0000-0002-7168-154X>

Abstract. In the middle of the Cretaceous period (about 125–100 million years ago), the angiosperms, representatives of the latest higher taxon, appeared all over the world. Charles Darwin called this biotic event “an abominable mystery” because their sudden appearance posed an unanswered challenge to evolutionism. One of the outstanding natural scientists of our time, V.A. Krasilov, devoted many years to solving the problems of higher taxa, studying, among other things,

the process of the formation of such an extensive and branched group as flowering plants, ways and mechanisms of the formation of new life forms. Based on paleobotanical evidences, he showed the complexity and layering of phylogenetic processes. V.A. Krassilov began his career in science, working with the Early Cretaceous flora of Primorye Region, and later significantly expanded the geography of research. V.S. Markevich compared the sequence of development of palynoflora of flowering plants on the Asian coast of the Pacific Ocean and other parts of the world. Extensive palynological material allowed her to develop a scheme for the evolution of angiosperm pollen morphology. A high degree of synchronism in the development of these palynomorphs throughout the Northern Hemisphere was revealed, which makes them valuable in stratigraphic correlation. At present, the staff of the Laboratory of Paleobotany of the Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS continues to work on the problem of early angiosperms. Significant progress has been made in dating the plant-bearing beds (and, accordingly, the age of biotic events) of Primorye Region, the reconstruction of the habitat, life forms and taxonomic composition of the first flowering plants.

Keywords: angiosperms, Cretaceous, evolution, Transbaikalia, Primorye Region

For citation: Bugdaeva E.V., Markevich V.S., Volynets E.B. Appearance and early evolution of angiosperms of Transbaikalia and Primorye Region. *Vestnik of the FEB RAS*. 2022;(5):45-59. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698_2022_225_05_4.

Acknowledgments. The authors are grateful to their teacher and mentor Prof. V.A. Krassilov, who shaped our worldview and did a lot for our development.

Funding. Our research was supported by the Russian Foundation for Basic Research (grants nos. 19-04-00943, 20-04-00355). The research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme No. 121031500274-4).

Введение

Цветковые, или покрытосеменные (Magnoliophyta, или Angiospermae), – это отдел высших растений, важнейшей особенностью которых является наличие специализированного генеративного органа – цветка, выполняющего функции полового размножения. У таких растений семязачатки (семяпочки) заключены в полость завязи, образованной срастанием плодолистика, откуда и произошло название «покрытосеменные растения» (от древнегреческих слов ἀγγύειον – сосуд, σπέρμα – семя). Стенки завязи после оплодотворения разрастаются и видоизменяются, образуя плод. Еще одной существенной особенностью цветковых растений является двойное оплодотворение. В другой группе семенных растений, у голосеменных (Pinophyta, или Gymnospermae), семязачаток не скрыт от опыления, а семена не заключены в истинный плод, но иногда семя могут покрывать мясистые структуры, например у представителей рода *Taxus* (тис).

Цветковые – наиболее многочисленная и разнообразная группа высших растений, доминирующая в большинстве наземных экосистем. По числу видов они превосходят все остальные группы высших растений, их число оценивается примерно в 352 000, по данным Angiosperm Phylogeny Website на февраль 2010 г. Именно к цветковым относятся основные культивируемые растения, от которых в конечном счете зависит существование человечества. Поэтому разработка системы, отражающей историческое развитие цветковых и позволяющей предсказывать свойства многих тысяч малоизученных и вновь открываемых видов, имеет не только теоретическое, но и практическое значение.

Система цветковых растений, разработанная на основе морфологического подхода отдельными выдающимися учеными, была выдвинута А. Кронквистом в 1981 г., Р.Ф. Торном в 1992 г. и А.Л. Тахтаджяном в 1997 г. С 1990-х годов стали известны молекулярные данные, проанализированные с помощью кладистических методов, что позволило прояснить представления об отношениях одних групп растений и заставило радикально пересмотреть – других. Три международных группы ботаников-систематиков (Angiosperm Phylogeny Group – APG) разрабатывали консенсусную систему классификации цветковых, построенную в первую очередь на основе молекулярного анализа ДНК. Классификация APG в гораздо большей мере соответствует целям филогенетической систематики, состоящим в том, что классификация растений должна отражать данные о родственных отношениях. В отличие от прежних научных систем классификации, разрабатывавшихся одним-двумя учеными, системы классификации APG были подготовлены многочисленными коллективами, обработавшими обширные материалы по молекулярной филогении покрытосеменных. В результате цветковые растения стали первой крупной таксономической группой, система которой была значительно переработана преимущественно на основе молекулярных характеристик. Эта система должна была преодолеть недостатки других систем классификации покрытосеменных. Успехи молекулярных исследований поставили вопрос о их корреляции с палеоботаническими находками – доказательствами появления и эволюции покрытосеменных в далеком прошлом.

Еще Чарльз Дарвин говорил об «отвратительной тайне» происхождения цветковых, имея в виду их кажущееся внезапным появление в геологической летописи в середине мелового периода (около 125–100 млн л.н.) по всему миру и невозможность распознать предковые формы. Это биотическое событие – возникновение представителей самого последнего высшего таксона растений, произошедшее внезапно, бросало безответный вызов эволюционизму (отсутствие предков, отсутствие развития от низших форм к высшим и т.д.).

Большое влияние на естествознание XIX–XX вв. оказала работа знаменитого немецкого поэта и ученого И.В. Гете «Опыт объяснения метаморфоза растений», опубликованная в 1790 г. Он не только ввел в науку понятие «морфология», но и дал образцы блестящих сравнительно-морфологических исследований. Гете объяснил природу основных растительных образований, таких как клубни и плети (столоны), почки (зачаточные побеги) и самое главное – бутоны и цветки. Его гениальной догадкой было объяснение природы плодолистика как видоизмененного листа. Гете считал, что существовало некое «первобытное растение» (*die Urpflanze*), давшее начало всем цветковым. Однако, при всей интенсивности палеоботанических исследований в XIX–XX вв., найти его не удавалось. Тайна происхождения покрытосеменных оставалась «отвратительной» и нерешенной.

С 80-х годов XX в. начинаются поразительные палеоботанические открытия, в основном связанные с именами Э.-М. Фриис, К. Педерсена, П. Крейна и др. Различными методами они извлекают из меловых отложений Северной Америки и Европы остатки цветков с сохранившейся пыльцой. Уже не остается места для измышлений и фантазий, потому что великолепная сохранность фитофоссилий позволяет определить их несомненную систематическую принадлежность.

Исследования эволюции покрытосеменных в БПИ / ФНЦ Биоразнообразия

Одним из тех, кто интенсивно работал над разгадкой «отвратительной тайны», был выдающийся ученый-эволюционист с мировым именем, заведующий лабораторией палеоботаники Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (ныне Федеральный научный центр Биоразнообразия ДВО РАН) профессор Валентин Абрамович Красилов. Свои выводы и открытия он изложил в многочисленных статьях и монографиях. Великим предшественником Красилова был академик А.Н. Криштофович, впервые обнаруживший в нижнемеловых слоях Южного Приморья остатки листьев покрытосеменных, описанных им как *Aralia lucifera* Kryshtofovich и *Pandanophyllum ahnertii* Kryshtofovich (рис. 1, а, б) [1, 2].

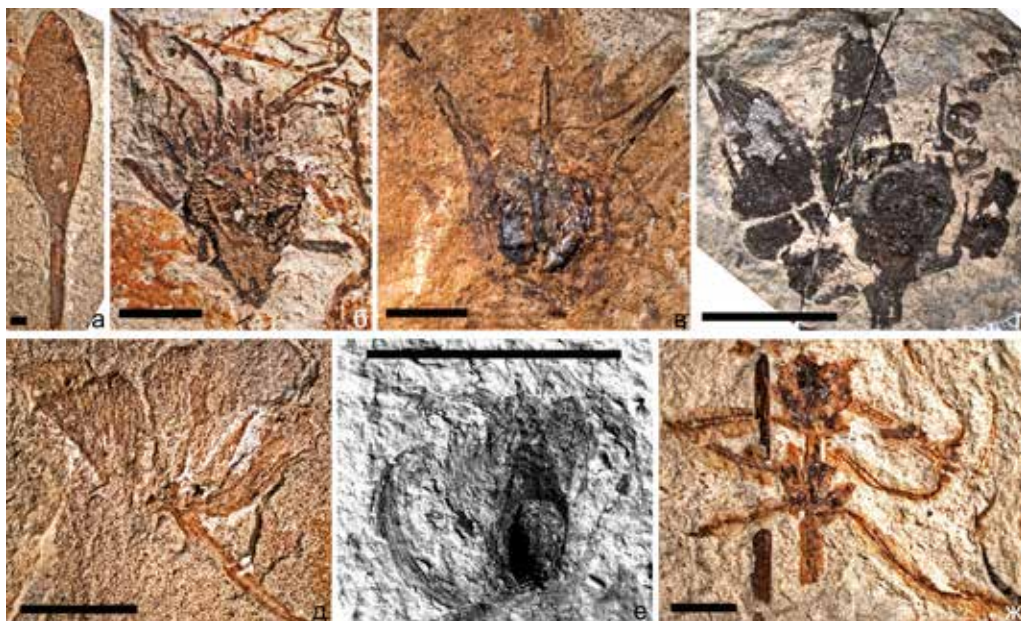
Красилов был не только так называемым кабинетным ученым, но и великолепным полевым исследователем. Каждый год он выезжал в экспедиции по Дальнему Востоку, Забайкалью, Прибайкалью, где собирал многочисленные палеоботанические материалы. С середины 1980-х годов у него появилась возможность выезжать в Австралию, Европу, Монголию, Индию, на Ближний Восток. Им были получены факты, позволившие приблизиться к тайне происхождения покрытосеменных, лучше понять биотические и абиотические события, изменившие облик планеты в меловом периоде. Собранные фитофоссилии, относящиеся к древнейшим цветковым, изучались Красиловым с помощью современных методов. В результате им сформулирован ряд эволюционных гипотез, относящихся к факторам и механизмам становления цветковых растений [3–6].

По его мнению, древнейшие покрытосеменные появляются в средних широтах Северного и Южного полушарий 120–115 млн л.н. В древнейших слоях, относящихся к этому периоду, найдены пыльцевые зерна с сетчатой структурой экзины и другими признаками репродуктивной самонесовместимости, характерными для покрытосеменных. В более молодых отложениях уже обнаруживаются крупномерные остатки: листья, цветки, плоды, причем первые листья, как правило, очень мелкие, с «дезорганизованным» сетчатым жилкованием, цветки невзрачные, собранные в соцветия, плоды также мелкие, нередко снабженные хохолками или зацепками для распространения животными.

Красилов выявил, что местонахождения древнейших покрытосеменных встречаются главным образом в переходной полосе между тропической и умеренной зонами, которая в меловом периоде находилась приблизительно вдоль параллелей 50° с.ш. и 40° ю.ш. При этом сходные биотические события происходили одновременно в нескольких регионах, т.е. существовало несколько крупных центров параллельного развития цветковых растений. Среди них стоит особо выделить байкальско-гобийский центр. О его существовании можно было догадываться по известным ранее единичным находкам пыльцевых зерен *Asteropollis asteroides* Hedlund et Norris и листьев *Dicotylophyllum pussilum* Vachrameev (рис. 2, а) в нижнемеловых отложениях местонахождения Байса в верховьях р. Витим в Забайкалье [7]. Нам удалось значительно пополнить подобные находки в Забайкалье [8–11], были обнаружены новые местонахождения древнейших покрытосеменных в Монголии. Здесь впервые появляются травянистые формы, а также, судя по остаткам плодов, растения с признаками семейства ореховых – одного из наиболее древних среди современных покрытосеменных. Подобные плоды недавно обнаружены также в нижнемеловых отложениях Махтеш-Рамона в южном



- Рис. 1. Раннемеловые покрытосеменные Раздольненского и Партизанского бассейнов Приморья.
- a* – *Pandanites ahnertii* (Kryshstofovich) Golovneva: Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей (ЦНГРМ), экз. 3013/5, правый берег р. Раздольная, дер. Константиновка, Раздольненский бассейн, апт (коллекция А.Н. Криштофовича);
- б* – *Araliaephyllum luciferum* (Kryshstofovich) Golovneva: ЦНГРМ, экз. 3013/15, левый берег р. Постышевка, г. Партизанск, Партизанский бассейн, поздний апт (коллекция А.Н. Криштофовича);
- в* – *Cercidiphyllum sujfunense* Krassilov: Федеральный научный центр биоразнообразия ДВО РАН (ФНЦБ), экз. 11/134, правый берег р. Раздольная, дер. Константиновка, Раздольненский бассейн, ранний-средний альб (коллекция В.А. Красиловой);
- г* – *Monocotyledones* sp. indet.: ФНЦБ, экз. 26/5-1, бухта Бражникова, восточное побережье Амурского залива, г. Владивосток, Раздольненский бассейн, апт (коллекция Е.Б. Вольнец);
- д* – *Laurophyllum* sp.: ФНЦБ, экз. 11/131, правый берег р. Раздольная, дер. Константиновка, Раздольненский бассейн, ранний-средний альб (коллекция В.А. Красиловой);
- е* – *Araliaephyllum vittenburgii* Volynets et Golovneva: ФНЦБ, экз. 41/1-1, ручей Дачный, восточное побережье Амурского залива, г. Владивосток, Раздольненский бассейн, ранний-средний альб (коллекция Е.Б. Вольнец);
- ж* – *Sapindopsis* sp.: ФНЦБ, экз. 325/16, р. 3-я Каменка, правый приток р. Постышевка, г. Партизанск, Партизанский бассейн, ранний-средний альб (коллекция Е.Б. Вольнец);
- з* – *Asiatifolium elegans* Sun, Guo et Zheng emend. Sun et Dilcher: ФНЦБ, экз. 320/8, бухта Большой Кувшин, г. Большой Камень, восточный берег Уссурийского залива, ранний-средний альб (коллекция Е.Б. Вольнец);
- и* – *Asiatifolium elegans* Sun, Guo et Zheng emend. Sun et Dilcher: ФНЦБ, экз. 320/551, бухта Большой Кувшин, г. Большой Камень, восточный берег Уссурийского залива, ранний-средний альб (коллекция Е.Б. Вольнец).
- Масштаб: *a–e, з, и* – 5 мм, *ж* – 10 мм



- Рис. 2. Раннемеловые покрытосеменные и проангиоспермы из местонахождения Байса Забайкалья (образцы на фотографии *a–д* и *ж* хранятся в Палеонтологическом институте РАН, г. Москва; образец на фотографии *е* – в Федеральном научном центре Биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток).
- a* – *Dicotylophyllum pussillum* Vachrameev, экз. 4745/22; *б* – *Eoantha zherikhinii* Krassilov, экз. 31-511; *в* – *Eoantha ornata* Krassilov, экз. 4745/31-1; *г* – *Preflosella nathania* Krassilov, экз. 745/31-1; *д* – *Vittmantha crypta* Krassilov et Bugdaeva, экз. 31-243; *е* – *Baisia hirsuta* Krassilov, экз. 3Б31/209; *ж* – *Prognonetella minuta* Krassilov et Bugdaeva, экз. 4745/31-2.
- Масштаб: *а, г, д, е* – 5 мм, *б, в, ж* – 2 мм

Израиле. Там они встречаются в вулканических отложениях, что позволяет достаточно точно определить их возраст. Таким образом, можно считать доказанным существование и ближневосточного центра происхождения древнейших цветковых растений, причем, несмотря на географическую удаленность, эволюционные события в обоих центрах развивались одновременно.

Еще более удивителен параллелизм ранней истории цветковых растений на Азиатском и Австралийском континентах, установленный Красиловым. На юге последнего (в штате Виктория) был крупный независимый центр происхождения цветковых растений Кунварра. Наиболее примечательными оказались находки плодов с признаками цератофилловых – обособленного по морфологическим и биохимическим признакам современного семейства водных цветковых. При этом в одновозрастных отложениях Забайкалья были найдены остатки цветковых, морфологически очень близкие австралийским.

Очень важна палеоэкологическая особенность этих местонахождений с древними покрытосеменными, подмеченная Красиловым: они приурочены к отложениям древних рифтовых долин (рифт – зона растяжения земной коры, где между двумя расходящимися плитами появляется трещина, из которой изливается магма), расположенных как на территории Забайкалья и Монголии, так и Израиля (пустыня Негев) и на юге Австралии (бассейн Джипсленд). По предположению Красилова, древнейшие покрытосеменные возникли в рифтовых долинах, по которым и происходило их первоначальное расселение. В древних рифтах, вероятно, отмечались исключительно высокое биологическое разнообразие и продуктивность наземных и водных экосистем. Можно предположить, что вулканизм, неоднородность геологического субстрата, геохимических и микроклиматических условий создавали тенденцию к ускорению развития, которая отчетливо выражена у примитивных покрытосеменных, и способствовали эволюционным преобразованиям.

Известно, что еще одним важным эволюционным фактором становления цветковых растений было взаимодействие с животными, которые способствовали распространению плодов и участвовали в опылении цветковых растений. Красилову удалось обнаружить хорошо сохранившуюся пыльцу в желудках ископаемых насекомых различного геологического возраста. Юрские кузнечиковые и близкие к ним крупные насекомые, достигавшие 15 см в размахе крыльев, питались преимущественно пыльцой *Classopollis*, у которой впервые развиваются сложные проростковые структуры, характерные для цветковых [12]. Это были первые конкретные доказательства взаимодействия растений и насекомых в геологическом прошлом. Дальнейшее накопление подобных данных может пролить свет на роль сопряженной эволюции в становлении крупных групп растительного и животного мира.

Во всех изученных Красиловым центрах происхождения древнейшим покрытосеменным сопутствуют растения, которые формально не относятся к этой группе, но обладают важнейшими характерными для нее признаками – листьями с многопорядковым сетчатым жилкованием, пыльцевыми зернами с разнообразными проростковыми щелями и порами, цветкоподобными и плодообразными структурами, семенами, заключенными в купулы, которые аналогичны, а в ряде случаев, может быть, и гомологичны завязи. Красилов назвал такие растения проангиоспермами. Признаки, свойственные покрытосеменным, настоящим ангиоспермам, у них еще не получили полного развития и к тому же проявлялись разрозненно, не образуя устойчивых сочетаний.

К проангиоспермам относятся также вымершие формы гнетовых [11, 13]. Сходство гнетовых с покрытосеменными (проявляющееся не только в морфологических признаках, но и в развитии зародышевого мешка и оплодотворении, предваряющем двойное оплодотворение покрытосеменных) не ускользнуло от внимания морфологов и в свое время даже послужило основой для «эфедровой» теории происхождения цветковых. Однако высокая специализация современных форм гнетовых, представленных тремя морфологически далеко разошедшимися родами (*Welwitschia* Hook. F., *Gnetum* L., *Ephedra* L.), и отсутствие каких-либо сведений о геологическом прошлом этой группы растений не позволяли считать их возможными предками покрытосеменных. Для серьезного исследования эволюционной роли гнетовых просто было недостаточно данных. Изучение ископаемых гнетовых началось с открытия Красиловым нового рода – *Eoantha* – в нижнемеловых отложениях Забайкалья, где он встречается вместе с древнейшими покрытосеменными [13]. Всего описано два вида – *Eoantha zherikhinii* Krassilov и *E. ornata* Krassilov (рис. 2, б, в) [11, 13]. За этой находкой последовали новые, свидетельствующие о заметной роли гнетовых в мезозойской растительности и их значительном морфологическом разнообразии. В тех же растительных сообществах заметную роль играли и другие проангиоспермы, например *Preflosella nathania* Krassilov, *Vitimantha crypta* Krassilov et Bugdaeva, *Prognotella minuta* Krassilov et Bugdaeva (рис. 2, г, д, ж). Также в местонахождении Байса встречены своеобразные околоводные растения *Baisia hirsuta* Krassilov (рис. 2, е), произошедшие от мезозойских беннеттитов [8]. Их органы размножения – купулы с пучками длинных волосков напоминали семянки пушицы и других осоковых. В местонахождении Махтеш-Рамон (Израиль) первым покрытосеменным сопутствуют кейтониевые – еще одна широко распространенная группа проангиоспермов.

Разнообразные проангиоспермы входили в состав одних и тех же растительных сообществ и подвергались давлению одних и тех же факторов среды. Некоторые из них оказались в эволюционном плане более перспективными, чем другие. Однако нельзя утверждать, что лишь какая-то одна линия проангиоспермов дала начало всем покрытосеменным. По мнению Красилова, признаки различных групп покрытосеменных появляются не в одной, а в нескольких линиях проангиоспермов. Так, у изученных им чекановские семена развивались в двустворчатых купулах с краевыми рыльцевыми гребнями, характерными для наиболее примитивных магнолиецветных [5]. В то же время кейтониевые демонстрируют возможность параллельного возникновения иного типа завязи с многочисленными базальными семяпочками. Уже упоминавшаяся байсия имела купулы с единственной прямой семяпочкой, развивавшейся на верхушке цветоложа, как у злаков и близких к ним однодольных [8].

Род *Eoantha* стал одним из существенных палеоботанических открытий Красилова. Он детально изучил морфологию этого растения, сравнив листья его и родственных ему гнетофитов, которые по внешней морфологии и анатомическим признакам соответствуют листьям злаков. Принимая во внимание также существенное сходство репродуктивных структур, можно теперь с известной долей уверенности говорить о филогенетической близости гнетовых и злаков – самой важной для человека группой цветковых растений.

Учитывая большое морфологическое разнообразие проангиоспермов и то, что вегетативные и продуктивные структуры, которые могли быть прототипами соответствующих структур разных групп цветковых растений, появились в разных эволюционных линиях, нельзя утверждать, например, что злаки произошли от

магнолиевых или другой стволовой группы двудольных. Палеонтологическая летопись свидетельствует о независимом возникновении основных эволюционных линий покрытосеменных от разных проангиоспермов, которые, в свою очередь, происходят от птеридоспермов, беннеттитов и других древних голосеменных. В генетическом плане цветковые, таким образом, унаследовали значительную часть развивавшегося в течение многих миллионов лет генофонда семенных растений. В этом основа их исключительно высокого биологического разнообразия и больших эволюционных потенций.

С 50-х годов прошлого столетия меловую палинофлору Дальнего Востока успешно и плодотворно исследует д.г.-м.н. Валентина Саввична Маркевич, уделяя наибольшее внимание Приморью [14, 15]. Ею выявлен разнообразный систематический состав спор мохообразных, плаунов, папоротников, пыльцы голосеменных и покрытосеменных. Всего она установила 7 палинозон для меловых отложений Приморья. В четвертой палинозоне *Rouseisporites laevigatus* – *Gleicheniidites*, имеющей аптский возраст, найдены самые первые единичные пыльцевые зерна цветковых. В липовецкой свите в Ильичевском и Алексее-Никольском угольных месторождениях Раздольненского бассейна обнаружены *Tricolpites micromunus* (Groot and Penny) Burger, *T. vulgaris* (Pierce) Srivastava, *Tricolpites* spp., *Clavatipollenites hughesii* Couper, *Quercites sparsus* (Mart.) Samoil., *Retitricolpites georgiensis* Brenn. [16, 17]. В Партизанском бассейне выявлена пентахомокольчатая пыльца *Asteropollis asteroides*, таксона, сближаемого с семейством Chloranthaceae.

Пятая палинозона *Coptospora paradoxa* – *Tricolpites*, раннеальбского возраста, включает нижние части галенковской и френцевской свит. В их палинокомплексах пыльца покрытосеменных встречается редко, но постоянно и представлена *Tricolpites* spp., *Retitricolpites* sp. и *Clavatipollenites incisus* Chlonova.

Шестая палинозона *Rouseisporites reticulatus* – *Asteropollis asteroides*, среднеальбского возраста, включает верхние части галенковской и френцевской свит. Пыльца покрытосеменных становится более разнообразной и многочисленной. Она представлена *Asteropollis asteroides*, *Tricolpites* spp., *Retitricolpites vulgaris* Pierce и *Clavatipollenites hughesii*.

Таким образом, в геологической летописи Приморья зафиксировано появление и начальное распространение пыльцы цветковых. Выявлено, что это биотическое событие имеет сходство и различия с таковым в Северной Америке и Европе. В последнее время слои с находками покрытосеменных в этих регионах исследователи начинают считать более молодыми [18, 19]. Выяснилось, что у нижнемеловых отложений периатлантических местонахождений, в отличие от приморских, отсутствует строго доказанная стратиграфическая основа. Маркевич сопоставила последовательность развития палинофлоры цветковых на азиатском побережье Тихого океана и других частей света. Обширный палинологический материал позволил ей разработать схему эволюции морфологии пыльцы покрытосеменных. Выявилась высокая степень синхронности развития этих палиноморф по всему Северному полушарию, что придает им ценность в стратиграфической корреляции.

Одним из последних открытий стало выявление времени появления настоящих двудольных, продуцировавших трикольчатую пыльцу [20, 21]. В Северной Америке и Европе они возникают в основном в альбе, в то время как в Южной Америке и Азии – в апте. Не исключено, что такое биотическое событие было обусловлено более ранним развитием гумидного климата в Азии, на северном побережье океана Тетис климат стал более влажным с альбского века.



Рис. 3. Ранне-среднеальбские покрытосеменные, восточный берег Уссурийского залива, бухта Большой Кувшин, г. Большой Камень.

a – *Jixia pinnatifartita* Guo et Sun emend. Sun et Dilcher: ФНЦБ, экз. 320/57 (коллекция Е.В. Бугдаевой); *б* – *Achaenocarpites capitellatus* Krassilov et Volynets: ФНЦБ, экз. 320/120; *в* – *Achaenocarpites capitellatus* Krassilov et Volynets: ФНЦБ, экз. 320/46с; *г* – *Ternaricarpites floribundus* Krassilov et Volynets: ФНЦБ, экз. 320/10; *д* – *Dicotylorphyllum* sp.: ФНЦБ, экз. 320/137 (коллекция Е.Б. Вольнец).

Масштаб: *a*, *б*, *г* – 5 мм, *в* – 2 мм, *д* – 10 м

С отъездом Красилова сначала в Москву, а потом в Израиль связи сотрудников лаборатории с ним не прервались. На основе собранного Е.Б. Вольнец ископаемого материала из альбского местонахождения в окрестностях г. Большой Камень в Партизанском бассейне была подготовлена и опубликована совместная статья [20]. В ней описаны два новых рода и вида покрытосеменных: *Achaenocarpites capitellatus* Krassilov et Volynets (рис. 3, б, в) и *Ternaricarpites floribundus* Krassilov et Volynets (рис. 3, г). Эти крошечные покрытосеменные растения сравниваются с современными Ranunculaceae и родственными семействами (ranunculids). Находки вносят свой вклад в среднемеловое разнообразие ранункулид – предположительно, одной из основных групп ранних покрытосеменных. Тафономия местонахождения позволяет сделать вывод о пионерном характере растительного сообщества папоротников и цветковых, колонизовавшего субстраты выпавшего вулканического пепла. Описанные растения имеют «сорняковый» облик, вероятно, в силу того что они заселяли новообразованные поверхности.

Местонахождение возле г. Большой Камень выглядело очень многообещающим и перспективным, требовалось его дальнейшее изучение. С 2017 г. Е.В. Бугдаева и Е.Б. Вольнец активно сотрудничают с палеоботаниками Ботанического института РАН (Санкт-Петербург). Совместной командой под руководством д.б.н. Л.Б. Головневой были предприняты тщательные раскопки флороносных слоев и изучение прилегающих территорий. В результате найдено большое количество растительных остатков, в том числе покрытосеменных (рис. 1, 3). Огромное значение для стратиграфической корреляции и выявления флористических связей в прошлом имело открытие цветковых, ранее описанных китайскими и американскими коллегами из формации Ченцзихэ провинции Хейлунцзян Китая, – *Asiatifolium elegans* Sun, Guo et Zheng emend. Sun et Dilcher (рис. 1, з, и) и *Jixia pinnatipartita* Guo et Sun emend. Sun et Dilcher (рис. 3, а). Возраст формации Ченцзихэ считался авторами этих таксонов более древним (валанжин-готерив) [21], но в 2018 г. абсолютным датированием был установлен альбский возраст [22]. Таким образом, можно сделать вывод, что растения *Asiatifolium* и *Jixia* имели широкое региональное распространение в узком временном диапазоне.

Предпринятое абсолютное датирование флороносных слоев Партизанского и Раздольненского бассейнов Приморья показало, что возраст верхней части липовцевой свиты – $118 \pm 1,4$ млн лет, что соответствует позднему апту, верхней части френцевской свиты – 109 ± 1 млн лет (ранний альб). Точный возраст позволяет установить время основных биотических событий середины мела. Переизучение ранних покрытосеменных выявило первое появление среди этой группы растений Laurales, Ranunculales, Platanaceae и, вероятно, Cercidiphyllaceae. Описаны новая комбинация *Pandanites ahnertii* (Krysht.) Golovneva и новый вид *Araliaephyllum vittenburgii* Golovneva et Volynets. Доказан автохтонный характер захоронения местонахождения Большой Кувшин вблизи г. Большой Камень. Проведены реконструкции палеообстановок, в которых обитали травянистые покрытосеменные этого местонахождения [23, 24].

Тем не менее, несмотря на проведенные довольно результативные исследования, предстоит еще сделать много работы по поиску, сборам и изучению древних цветковых.

Заключение

Сотрудники лаборатории палеоботаники ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН внесли большой вклад в познание возникновения в середине мелового периода (около 125–100 млн л.н.) самого молодого высшего таксона высших растений – покрытосеменных. Один из выдающихся ученых современности, В.А. Красилов, много лет посвятил разработке этой проблемы, изучая в том числе и процесс становления столь обширной и разветвленной группы, как цветковые, путей и механизмов формирования новых форм жизни. Опираясь на палеоботанические доказательства, он показал сложность и многослойность филогенетических процессов. В.С. Маркевич сопоставила последовательность развития палинофлоры цветковых на азиатском побережье Тихого океана и других частей света. На обширном палинологическом материале разработана схема эволюции морфологии пыльцы покрытосеменных, выявлена высокая степень синхронности развития этих палиноморф по всему Северному полушарию. В настоящее время сотрудники лаборатории палеоботаники продолжают работать с ранними покрытосеменными. Достигнуты значительные успехи в датировке флороносных толщ (соответственно, установлен возраст биотических событий) Приморья, реконструкции среды обитания, жизненных форм и таксономического состава первых цветковых.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Криштофович А.Н. Открытие древнейших двудольных покрытосеменных и эквивалентов потамакских слоев на Сучане в Уссурийском крае // Изв. Геол. ком. 1929. Т. 48, № 9. С. 113–145.
2. Криштофович А.Н., Павлов М.А. Открытие аптских слоев, охарактеризованных флорой двудольных, в Сучанском районе // Вестн. Геол. ком. 1928. Т. 3, № 8. С. 6–9.
3. Красилов В.А. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М.: Наука, 1967. 264 с.
4. Krassilov V.A. Mesozoic plants and the problem of angiosperm ancestry // *Lethaia*. 1973. Vol. 6, iss. 2. P. 163–178.
5. Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция покрытосеменных. М.: Наука, 1989. 263 с.
6. Krassilov V.A. Angiosperm origins: morphological and ecological aspects. Sofia: Pensoft, 1997. 270 p.
7. Вахрамеев В.А., Котова И.З. Древние покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отложений Забайкалья // Палеонтол. журн. 1977. № 4. С. 101–109.
8. Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. Achene-like fossils from the Lower Cretaceous of the Lake Baikal area // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1982. Vol. 36. P. 279–295.
9. Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. *Meeusella* and the origin of stamens // *Lethaia*. 1988. Vol. 21, iss. 4. P. 425–431.
10. Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. An angiosperm cradle community and new proangiosperm taxa // *Acta Palaeobot.* 1999. Suppl. 2. Proc. 5th EPPC, Cracow, Poland. P. 111–127.
11. Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. Gnetophyte assemblage from the Early Cretaceous of Transbaikalia // *Palacontographica*. B. 2000. Vol. 253, N 4–6. P. 139–151.
12. Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P. Plant-arthropod interactions in the early angiosperm history. Evidence from the Cretaceous of Israel. Sofia; Moscow: Pensoft, 2008. 224 p.
13. Krassilov V.A. New floral structure from the Lower Cretaceous of Lake Baikal area // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1986. Vol. 47. P. 9–16.
14. Маркевич В.С. Меловая палинофлора севера Восточной Азии. Владивосток: Дальнаука, 1995. 200 p.
15. Markevich V.S. Palynological zonation of the continental Cretaceous and lower Tertiary of eastern Russia // *Cretaceous Res.* 1994. Vol. 15. P. 165–177.

16. Ковалева Т.А., Маркевич В.С., Бугдаева Е.В., Волынец Е.Б., Афонин М.А. Новые данные по палиностратиграфии липовецкой свиты Раздольненского бассейна (Южное Приморье) // Тихоокеан. геология. 2016. Т. 35, №. 1. С. 54–65.
17. Маркевич В.С., Ковалева Т.А., Бугдаева Е.В., Волынец Е.Б., Афонин М.А. Новые данные по липовецкой флоре Раздольненского бассейна южного Приморья // Вестн. ДВО РАН. 2016. № 5. С. 69–77.
18. Heimhofer U., Hochuli P.A., Burla S., Dinis J.M.L., Weissert H. Timing of Early Cretaceous angiosperm diversification and possible links to major paleoenvironmental change // *Geology*. 2005. Vol. 33, N 2. P. 141–144.
19. Hochuli P.A., Heimhofer U., Weissert H. Timing of early angiosperm radiation: recalibrating the classical succession // *J. Geol. Soc. London*. 2006. Vol. 163. P. 587–594.
20. Krassilov V., Volynets Y. Weedy Albian angiosperms // *Acta Palaeobotanica*. 2008. Vol. 48, iss. 2. P. 151–169.
21. Sun G., Dilcher D.L. Early angiosperms from the Lower Cretaceous of Jixi, eastern Heilongjiang, China // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2002. Vol. 121. P. 91–112.
22. Chen D., Zhang F., Tian Y., Zhou Z., Dilek Y., Chen H., Zhang K., Zhao X. Timing of the late Jehol Biota: New geochronometric constraints from the Jixi Basin, NE China // *Palaeogeog., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2018. Vol. 492. P. 41–49.
23. Golovneva L., Alekseev P., Bugdaeva E., Volynets E. An angiosperm dominated herbaceous community from the early–middle Albian of Primorye, Far East of Russia // *Fossil Imprint*. 2018. Vol. 74. P. 165–178.
24. Golovneva L., Bugdaeva E., Volynets E., Sun Y., Zolina A. Angiosperm diversification in the Early Cretaceous of Primorye, Far East of Russia // *Fossil Imprint*. 2021. Vol. 77, iss. 2. P. 231–255.

REFERENCES

1. Kryshtofovich A.N. Otkrytie drevneishikh dvudolnykh pokrytosemennykh i ekvivalentov potomaskikh sloev na Suchane i v Ussuriiskom krae = [The discovery of the oldest dicot angiosperms and equivalents of the Potomac beds on Suchan in the Ussuri region]. *Izvestiya Geologicheskogo Komiteta*. 1929;48(9):113-145. (In Russ.).
2. Kryshtofovich A.N., Pavlov M.A. Otkrytie aptskikh sloev, okharakterizovannykh floroj dvudolnykh, v Suchanskom rayone = [The discovery of the Aptian beds characterised by the dicot flora in the Ussuri region]. *Vestnik Geologicheskogo Komiteta*. 1928;3(8):6-9. (In Russ.).
3. Krassilov V.A. Rannemelovaya flora Yuzhnogo Primorya i ee znachenie dlya stratigrafii = [Early Cretaceous flora of South Primorye and its stratigraphic significance]. Moscow: Nauka; 1967. 264 p. (In Russ.).
4. Krassilov V.A. Mesozoic plants and the problem of angiosperm ancestry. *Lethaia*. 1973;6(2): 163-178.
5. Krassilov V.A. Proiskhozhdenie i rannaya evolyutsiya pokrytosemennykh = [Origin and early evolution of angiosperms]. Moscow: Nauka; 1989. 263 p. (In Russ.).
6. Krassilov V.A. Angiosperm origins: morphological and ecological aspects. Sofia: Pensoft; 1997. 270 p.
7. Vakhrameev V.A., Kotova I.Z. Ancient angiosperms and associated plants from the Lower Cretaceous deposits of Transbaikalia. *Paleontol. J.* 1977;(4):101-109.
8. Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. Achene-like fossils from the Lower Cretaceous of the Lake Baikal area. *Rev. Palaeob. Palynol.* 1982;36:279-295.
9. Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. *Meeusella* and the origin of stamens. *Lethaia*. 1988;21(4):425-431.
10. Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. An angiosperm cradle community and new proangiosperm taxa. *Acta Palaeobotanica*. 1999;(Suppl. 2):111-127.
11. Krassilov V.A., Bugdaeva E. V. Gnetophyte assemblage from the Early Cretaceous of Transbaikalia. *Palaeontographica. B.* 2000;253(4-6):139-151.
12. Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P. Plant-arthropod interactions in the early angiosperm history. Sofia, Moscow: Pensoft; 2008. 224 p.
13. Krassilov V.A. New floral structure from the Lower Cretaceous of Lake Baikal area. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1986;47:9-16.
14. Markevich V.S. Melovaya palinoflora severa Vostochnoy Azii = [The Cretaceous palynoflora of north of eastern Asia]. Vladivostok: Dalnauka Publ. House; 1995. 200 p. (In Russ.).

15. Markevich V.S. Palynological zonation of the continental Cretaceous and lower Tertiary of eastern Russia. *Cretaceous Res.* 1994;15:165-177.
16. Kovaleva T.A., Markevich V.S., Bugdaeva E.V., Volynets E.B., Afonin M.A. New data on palynostratigraphy of the Lipovtsy Formation in the Razdol'naya Coal Basin (Southern Primorye). *Russ. J. Pacific Geology.* 2016;35(1):54-65. (In Russ.).
17. Markevich V.S., Kovaleva T.A., Bugdaeva E.V., Volynets E.B., Afonin M.A. Novye dannye po lipovetskoj flore Razdol'nenskogo basseina yuzhnogo Primor'ya = [New data on the Lipovtsy flora of Razdolnaya River Basin, South Primorye]. *Vestnik of the FEB RAS.* 2016;(5):69-77. (In Russ.).
18. Heimhofer U., Hochuli P.A., Burla S., Dinis J.M.L., Weissert H. Timing of Early Cretaceous angiosperm diversification and possible links to major paleoenvironmental change. *Geology.* 2005;33(2): 141-144.
19. Hochuli P.A., Heimhofer U., Weissert H. Timing of early angiosperm radiation: recalibrating the classical succession. *J. Geol. Soc. London.* 2006;163:587-594.
20. Krassilov V.A., Volynets Y.B. Weedy Albian angiosperms. *Acta Palaeobotanica.* 2008;48(2): 151-169.
21. Sun G., Dilcher D.L. Early angiosperms from the Lower Cretaceous of Jixi, eastern Heilongjiang, China. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2002;121:91-112.
22. Chen D., Zhang F., Tian Y., Zhou Z., Dilek Y., Chen H., Zhang K., Zhao X. Timing of the late Jehol Biota: New geochronometric constraints from the Jixi Basin, NE China. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2018;492:41-49.
23. Golovneva L., Alekseev P., Bugdaeva E., Volynets E. An angiosperm dominated herbaceous community from the early–middle Albian of Primorye, Far East of Russia. *Fossil Imprint.* 2018;74:165-178.
24. Golovneva L., Bugdaeva E., Volynets E., Sun Y., Zolina A. Angiosperm diversification in the Early Cretaceous of Primorye, Far East of Russia. *Fossil Imprint.* 2021;77(2):231-255.