

РИФОГЕННЫЕ
ПОСТРОЙКИ
В ПАЛЕОЗОЕ
РОССИИ

ВВЕДЕНИЕ

Древние карбонатные органогенные постройки, в особенности рифы, давно привлекают внимание геологов. Этот интерес объясняется прежде всего тем, что с рифогенными комплексами связаны месторождения полезных ископаемых, в первую очередь нефти и природного газа, например, в Европейской России, Сибири, Северной Америке.

Исследования рифовых образований в пределах нашей страны имеют давнюю историю, но отличаются значительной неравномерностью. Уже Г.В. Абиx в 1865 году определил рифовую природу известняков, развитых в пределах Керченского и Таманского полуостровов. Классическими стали исследования этих рифов Н.И. Андрусовым. В дальнейшем длительное время каких-либо специальных и тем более крупных работ в этой области не проводилось, хотя описания рифов в отдельных трудах, особенно посвященных стратиграфии и региональной геологии, приводились достаточно часто. Интерес к этой тематике усилился после открытия нефтяных месторождений в пермских рифах Приуралья (Д.Ф. Шамов; А.А. Трофимук, А.Н. Дубровин; Р.Ф. Геккер и др.). Результаты этих исследований в основном были опубликованы позднее. Одновременно изучались девонские рифы Урала, с которыми оказались связаны месторождения бокситов, однако материалы эти практически не публиковались. В конце 1950-х – начале 1960-х годов в пределах Волго-Уральской области были обнаружены верхнедевонско-турнейские рифы в бортовых частях Камско-Кинельской впадины; с ними и структурами их облекания оказались связаны месторождения нефти, что вновь сделало проблему рифов весьма актуальной. В последующие годы прошла серия открытий нефтегазовых рифов в девоне Тимано-Печорской провинции, Припятской впадины, в палеозое Прикаспийской синеклизы. Кроме углеводородов с рифами или областями их развития оказались связаны месторождения бокситов, фосфоритов, строительных материалов и т.д. Это вызывало почти лавинообразный поток исследований и публикаций по рифовой тематике. Важным этапом стало коллективное обсуждение проблемы на специальных литолого-палеоэкологических сессиях, проведенных в 1965 и 1966 гг. по инициативе и под руководством Р.Ф. Геккера, а затем и деятельность Национального комитета по изучению рифов (Б.С. Соколов, В.Г. Кузнецов, В.Н. Космынин, А.Б. Ивановский, Б.В. Преображенский и др.). Было организовано несколько специальных совещаний разного уровня, как в нашей стране, так и за рубежом,

подготовлено несколько сборников статей, специальных разделов в сборниках и обзорах, монографий, как общего плана, так и региональных, методических руководств и справочников ("Ископаемые рифы...", 1968; "Рифогенные...", 1990; "Ископаемые органогенные постройки...", 1975; Корольюк, 1985; Кузнецов, 1978; "Геология рифовых систем...", 1979; "Современные и ископаемые...", 1990; "Рифы и рифообразующие...", 1987; "Геолого-геофизические модели...", 1986; "Фанерозойские рифы и кораллы...", 1986; "Литология и палеогеография...", 1976; "Органогенные постройки девона...", 1984; "Методы поисков и разведки...", 1983; "Рифы Урало-Поволжья...", 1974; "Рифогенные зоны...", 1991 Coral Reefs..., 1995 и др.). Предпоследняя из упомянутых работ, весьма подробная сводка коллектива авторов под руководством Н.М. Задорожной, посвящена скорее карбонатным толщам, содержащим в тех или иных количествах рифовые образования разного плана.

Несмотря на обширную литературу, общей работы по распространению органогенных построек, эволюции их биоты, масштабов процесса рифообразования, связям с теми или иными геоструктурными зонами и геодинамическими обстановками практически нет. Вместе с тем, подобный анализ представляет определенный интерес, так как территория нашей страны составляет около 11% площади суши Земного шара и включает самые разные геоструктурные элементы, претерпевшие длительную и сложную историю развития и становления; при этом осадочный чехол охватывает всю геохронологическую колонку от раннего докембрия до четвертичных отложений. Поэтому выявленные закономерности могут иметь не только региональное, но в определенной мере и глобальное значение.

Известны многие работы, содержащие описания ограниченных остатков, обнаруженных в палеозойских биогермах и рифах (прежде всего кораллов, строматопороидей, мшанок, водорослей, иглокожих). Но в последние годы значительно изменились представления о систематической принадлежности многих организмов-рифостроителей, и появились новые данные об их распространении во времени и об участии представителей отдельных групп в создании органогенных построек.

Предлагаемая книга является первой такого рода попыткой рассмотреть "палеонтологическую начинку" палеозойских органогенных построек на примере России, естественно, с привлечением материалов из других стран. Поскольку рифовая экосистема не только одна из древнейших, но и самая устойчивая на протяжении фанерозоя, в своих построениях в отношении древних биоценозов мы постоянно исходили из их сопоставления с современными. Риф – органогенная постройка на шельфовом мелководье в основном в зоне тропиков, образованная рифостроящими (герматипными) организмами. В наши дни рифы занимают громадную площадь – порядка 500–600 тыс. кв. км. В палеозое они были также широко распространены по всей нашей планете и, например, в девоне, судя по всему, занимали не меньшую площадь.

Мы сочли необходимым предварить рассмотрение главных палео-

зойских рифостроителей (Глава 4) характеристикой типов органогенных сооружений, а также на основании данных, рассеянных во многих публикациях и личных материалов, охарактеризовать органогенные постройки каждого периода, их распространение и связь с геоструктурными зонами в пределах России и соседних территорий (Главы 1–3).

Поскольку современные и древние рифы представляют главные объекты для изучения процесса сукцессии, мы решили дать обзор существующих подходов к этой проблеме и осветить проявление сукцессии в голоценовых рифах (в значительной мере по исследованиям В.Н. Космынина) и в древних органогенных постройках (Глава 5). Данные о полезных ископаемых в палеозойских рифах России сведены в Главе 6.

Глава 1

ТИПЫ И ИЕРАРХИЯ ОРГАНИЧЕСКИХ СООРУЖЕНИЙ

Начало научного изучения морских рифов относится ко второй половине XVIII в. Уже с экспедиций Дж. Кука появилось представление о рифах, как подводных сооружениях, созданных организмами. Именно в этом смысле термин наиболее употребителен в геологии. История становления, изменения содержания и разные определения основных терминов неоднократно обсуждались в литературе, как отечественной, так и зарубежной (Кузнецов, 1978, "Ископаемые...", 1975; Равикович, 1960; "Современные и ископаемые...", 1990; Антошкина, 1994; Cumings, 1932; Heckel, 1974; и др.). Не останавливаясь на многих аспектах проблемы терминологии, отметим лишь основные моменты, главным образом, в плане задач настоящей работы.

Развитие геологических исследований показало, что термином "риф" объединяются образования весьма различные по размерам, морфологии, палеогеографическому положению, типам строивших их организмов и др. В связи с этим появились термины "биогерм", "онкоид" как наиболее общие, обозначающие органогенные сооружения, как достигающие уровня моря или точнее базиса действия волн ("риф" *sensu stricto*), так и не достигающие его и не имеющие в связи с этим обломочного шлейфа. Термин "онкоид" не получил распространения, а "биогерм" потерял свое первоначальное значение и стал обозначать относительно небольшое холмовидное образование, сложенное практически только остатками организмов, обычно каркасных и корковых, формирование которых происходило в обстановке слабой гидродинамической активности, как правило ниже базиса действия волн. Аналогичное пластовое образование, не возвышающееся над дном окружающего моря, получило название "биостром". При этом "риф" приобрел более узкое значение как холмовидное органогенное сооружение—волнолом. Вместе с тем, потребность в каком-то обобщающем термине обусловила появление нового термина "органогенная постройка" (Равикович, 1960; Журавлева, 1966; "Решения..."; 1968). За рубежом таким общим термином явился "buildup" или "carbonate buildup", который стал переводиться русским термином "органогенная постройка". Вместе с тем, в решениях, принятых основными отечественными рифологами, была допущена двойственность, так как наряду с декларируемым общим, всеохватывающим значением, термин применялся как более узкий, поскольку органогенные постройки подразделялись на биостромы и биогермы, и из них исключались рифы ("Решения..."; 1968

с. 11–14). Это подтверждается и тем, что в табл. 5 "Решений..." приводилась сравнительная характеристика ископаемых органогенных построек и рифов, т.е. рифы в постройки не включались. В определениях биострома и биогерма термин "постройка" употреблялся как родовой, а для рифа он даже не упоминался. Более того, было четко записано, что "ископаемый риф является более сложным образованием, чем ископаемая органогенная постройка, так как последняя составляет только часть или части разнообразного комплекса пород рифа (его основу)". Далеко не четкими были многие определения и в зарубежной литературе. Естественно, в дальнейшем это вызвало и разный подход и разное использование терминов. Так, появилось подразделение органогенных построек на элементарные, простые и сложные; в последние включались рифы (*sensu stricto*) (И.Т. Журавлева, И.К. Королюк, М.В. Михайлова и др.). Другие авторы сложными постройками называли простую совокупность более простых форм, которая формируется ниже уровня воды (Н.М. Задорожная). Третьи исходили из описаний "Решений" и объединяли этим термином лишь одну иерархическую группу, а именно биостромы и биогермы (В.Г. Кузнецов, Н.К. Фортунатова). Косвенным основанием для этого было смысловое значение русского слова "постройка", как относительно небольшого сооружения; поэтому риф мощностью в тысячу и более метров, где собственно строители занимают сравнительно небольшой объем геологического тела (часто не более 10–30%), называть "постройкой" было бы не совсем корректно.

Опыт многих лет показал, что полностью отказаться от слова "риф" в его общем значении практически невозможно. Поэтому в форме прилагательного оно входит в сочетания типа "рифовый или рифогенный массив", "рифогенное сооружение" и т.д.

В последнее время, по-видимому, происходит возврат к употреблению в геологии термина риф в самом общем виде. Так, Э. Флюгель и Г. Флюгель-Калер (Flüger et al., 1992) считают, что этот термин является общим для всех образований, удовлетворяющих трем основным условиям: 1 – биологический контроль во время формирования, особенно наличие сессильных организмов; 2 – наличие жесткой структуры; 3 – наличие латерально ограниченного топографического рельефа. Последнее условие исключает из объема этого понятия биостромы. Кстати, аналогичны представления Ф. Хеккеля (Heckel, 1974; Heckel and oth., 1979). Вторая современная тенденция – разделить органогенные образования не по их размерам и наличию образованного волнением обломочного шлейфа, а по характеру организмов–строителей. Так, появилось подразделение на рифы, построенные каркасообразующими организмами, и рифовые холмы, где подобные организмы отсутствуют (James, 1983; James and oth., 1988). Признавая плодотворность этой идеи, надо отметить не очень удачную терминологию, которая отражает не суть явления, положенного в основу такого подразделения, а морфологию. К тому же морфологически нет разницы между "рифами" и "рифовыми холмами" в указанном выше смысле этих терминов. И те

и другие образуют куполовидные, холмовидные, атолловидные образования; с другой стороны и те и другие формируют протяженные асимметричные в поперечном сечении системы. Вероятно, более точно, по крайней мере в русском языке, подразделять рифы на каркасные (коралловые, строматопоровые) и бескаркасные (цианобактериальные, онколитовые, частично археоциатовые).

Не останавливаясь более на терминологических вопросах, отметим, что в настоящем издании авторы подразделяют органогенные образования на две группы – органогенные постройки (биостромы и биогермы) и рифы (*sensu stricto*). Вместе с тем возможно употребление последнего термина в широком смысле (*sensu lato*).

Таким образом, иерархия органогенных образований представлена нами в следующем виде:

Элементарные органогенные образования	Колонии, калиптры
Органогенные постройки	
простые	Биостромы, биогермы
сложные	Биостромные и биогермные массивы
Рифы (рифовые массивы, рифовый комплекс и т.д.)	

Каждое образование может существовать и реально существует самостоятельно, но более простые, суммируясь и приобретая дополнительные элементы и свойства (микритовое, детритовое или органогенное некаркасное заполнение, обломочный шлейф, внутренняя лагуна и т.д.), переходят на более высокий иерархический уровень. В данной схеме биогермные и биостромные массивы понимаются в определении И.Т. Журавлевой ("Современные и ископаемые...", 1990, с. 81), как сближенная в пространстве группа отдельных биогермов (соответственно, биостромов), которые местами, нагромождаясь, почти сливаются воедино. Другими словами, это чисто механическая пространственная ассоциация биогермов (биостромов), не приобретающая, однако, нового качества (шлейфа, лагуны и т.д.).

По своей морфологии, связи с палеогеоморфологическими элементами бассейнов седиментации и положению в фациальном профиле все рифовые образования подразделяются на две большие группы – одиночные рифы и асимметричные рифовые системы. Первые представляют собой изолированные относительно симметричные в поперечном сечении куполовидные, плосковершинные, атоллоподобные (и, соответственно, атоллы) образования. Они располагаются как на относительно мелководном шельфе, так и в пределах глубокого моря. На шельфе формируются биостромы, биогермы, сравнительно небольшие рифы с незначительной, как правило, литолого-фациальной и морфологической дифференциацией. Рифовые образования глубокого моря обычно имеют значительные мощности и контрастную сложную литолого-фациальную зональность; именно здесь формируются настоящие атоллы с их четко выраженной центральной лагуной.

Рифовые системы представляют собой протяженную цепь, состоящую из ряда отдельных или соединяющихся рифов, приуроченную к границам крупных элементов рельефа: суша–море, крутой перегиб

склона морского дна и т.д. Так, на границе суша–море формируются береговые рифы, на бровке склона дна – барьерные и краевые. Асимметрия подстилающего рельефа обуславливает и резкую морфологическую, структурную, литологическую и фациальную асимметрию этих рифов с крутым склоном, обращенным к морю для береговых и к глубоководной его части для барьерных и краевых.

Поскольку одиночные рифы и рифовые системы развиваются часто в одном водоеме, шельфовые образования по отношению к рифовым системам обычно называются внутренними, а рифы глубоководных областей – внешними по отношению к ним.

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
ПАЛЕОЗОЙСКИХ РИФОВ В ПРЕДЕЛАХ РОССИИ
И СМЕЖНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

Материалом для обобщения послужили многочисленные опубликованные работы, а также личные исследования авторов по разным аспектам проблемы и в разных регионах. Как указывалось выше, литература по этой проблеме чрезвычайно обширна и привести ее в библиографии к настоящей главе просто невозможно. Поэтому не приводятся конкретных ссылок и упоминаний авторов при описании рифов отдельных регионов. Значительная часть информации имеется в упомянутых во Введении сборниках и монографиях. По возможности рассматриваются различные типы рифовых структур, хотя основное внимание уделено рифам в узком смысле этого термина, т.е. холмовидным геологическим образованиям, построенным организмами; эти сооружения формировались вблизи уровня моря, благодаря чему подвергались волновому воздействию и в свою очередь влияли на седиментацию в смежных участках, что зафиксировано соответствующими фациями ("Современные и ископаемые...", 1990). Для органогенных сооружений в целом, если они упоминаются, применяются более нейтральные термины – органогенная постройка, рифогенные образования и т.д.

При описании рифов принято подразделение их на асимметричные рифовые системы и одиночные рифы (Кузнецов, 1978; "Современные и ископаемые...", 1990). Первые включают окаймляющие (береговые), барьерные и краевые рифы; вторые, по их соотношению с рифовыми системами, подразделяются на внешние, формирующиеся в глубоководном бассейне, и внутренние, развитые в зарифовом водоеме.

Совершенно ясно, что степень изученности рифовых образований в разных регионах различна, далеко не всегда четко устанавливается их тип, нередко описываются мощные толщи широкого стратиграфического интервала, и точная возрастная датировка содержащихся в них рифов не указывается.

Описание рифов дано по крупным тектоническим структурам – вначале древним докембрийским платформам – Восточно-Европейской (Русской) и Сибирской, далее – складчатым геосинклинальным областям: герцинской Уральской, каледонской Центрально-Казахстанской и Северо-Тяньшанской, каледонско-герцинской Алтае-Саянской, байкальско-киммерийской Байкало-Монголо-Охотской (Байкало-Амуро-Охотской), преимущественно герцинской Тяньшанской, альпийской Памирской и, наконец, обширному сложному и в достаточной степени

разнородному Тихоокеанскому преимущественно мезозойскому складчатому поясу, включающему Верхояно-Чукотскую, Сихотэ-Алинскую и частично Карякско-Камчатскую складчатые системы.

КЕМБРИЙСКИЕ РИФЫ

В пределах Восточно-Европейской платформы кембрийских рифов не обнаружено, но другая древняя докембрийская платформа – Сибирская – является областью широкого их распространения (рис. 1.1). Здесь они изучены по-видимому, наиболее полно и детально среди образований этого возраста в других районах бывшего СССР).

Рифообразование, прежде всего в виде биостромов и биогермов, проявилось с самого начала кембрия и продолжалось в существенно ослабленном виде в среднем и позднем кембрии.

Раннекембрийское и частично среднекембрийское рифообразование локализовалось главным образом в двух палеогеографических регионах. Прежде всего это Анабаро-Синская зона, диагонально пересекающая платформу и протягивающаяся от Алданского щита к Анабарскому и далее на запад. Она представляла собой широкую отмельную зону с многочисленными биостромами, биогермами и крупными биогермными массивами. По мнению одних исследователей, настоящего рифообразования в узком и строгом значении этого термина здесь не происходило и образовывались лишь биогермные гряды или рифоидные массивы (И.Т. Журавлева); по мнению других (В.А. Асташкин и др.) – в этой зоне, особенно в ленском и амгинском веках, формировались мощные асимметричные рифовые системы с крутыми склонами и обломочным предрифовым шлейфом, последовательно смещавшиеся к северо-востоку.

Вторым регионом был Восточно-Сибирский эпиконтинентальный солеродный бассейн (Турухано-Иркутско-Олекминский), ограниченный с севера и северо-востока Анабаро-Синской зоной. Здесь в эпохи максимальных трансгрессий и отложения карбонатных пачек соленосно-карбонатной формации формировались асимметричные системы биогермных массивов (рис. 1.2), обрамлявших обширные отмельные зоны, соответствующие Нелско-Ботуобинской и Байкитской антеклизам.

Строителями этих построек были цианобактерии (вначале *Renalcis*, которые вскоре дополнились кустистыми *Eriphyton*, *Girvanella*, *Markovella*), строматолиты, различные проблематики типа катаграфий и онколитов) и археоциаты. Среди сопутствующих организмов, особенно в Анабаро-Синской зоне, отмечены трилобиты, брахиоподы.

В пределах Уральской складчатой системы известны нижнекембрийские рифогенные образования в Сакмарской (Южный Урал) и Восточно-Уральской зонах. Здесь среди вулканогенных отложений имеются биостромные и биогермные массивы размером от нескольких десятков до 100–150 м при мощности до 50–100 м, хотя большинство из них имеет меньшие размеры. Изолированные постройки образуют субмеридианальные полосы, протягивающиеся иногда на несколько де-

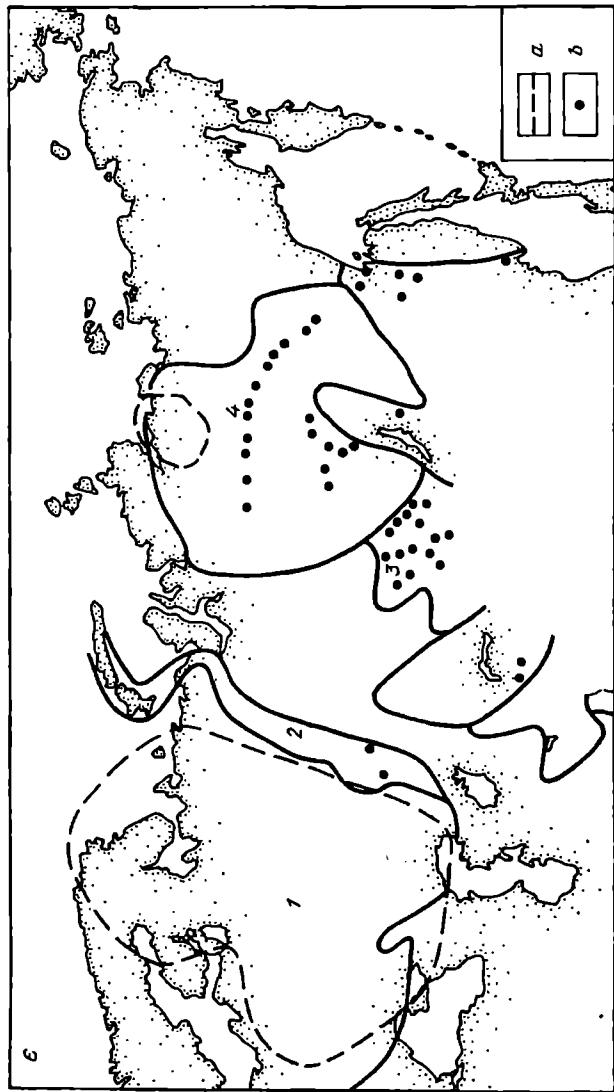


Рис. 1.1. Распространение кембрийских рифов в пределах России и смежных стран.

Цифрами на карте обозначены основные тектонические структуры

1 – Восточно-Европейская платформа; 2 – Уральский складчатый пояс; 3 – Алтай-Саянская складчатая система; 4 – Сибирская платформа.

a – контуры морских бассейнов; б – рифы

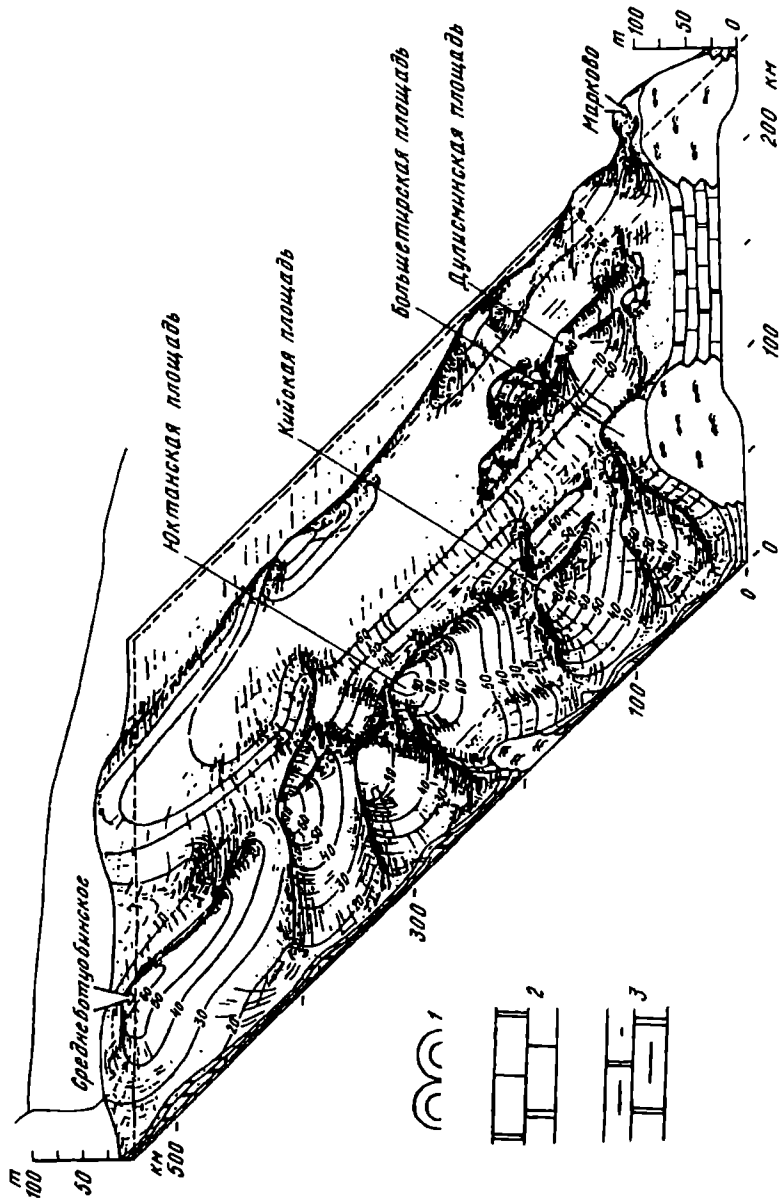


Рис. 1.2. Блок-диаграмма расположения рифов осинского горизонта (томмотский ярус) на склонах Нелско-Ботубинской антеклизы
 1 – рифовые образования; 2 – мелководно-морские отложения Нелско-Ботубинской отмели; 3 – относительно глубоководные отложения

сятков км. Рифостроителями являлись *Eriphyton*, *Renalcis* и др.; присутствуют также онколиты и археоциаты. Крупные постройки отличаются определенной зональностью: в них установлено оолитово-онколитовое основание, массивное ядро, брекчированные краевые части, где очень много археоциат.

В северном Тянь-Шане в западных отрогах Заилийского Алатау в терригенной карачайлинской свите установлены изолированные археоциатово-водорослевые массивы мощностью до 800 м широкого стратиграфического диапазона. Нижняя их часть датируется нижним кембрием, а верхняя (рифогенная?) – средним ордовиком. В среднем кембрии Киргизского хребта описан рифогенный массив в основании туфогенной толщи.

Многочисленны и разнообразны рифогенные образования в юго-западном, южном и юго-восточном обрамлении Сибирской платформы – Алтае-Саянской области. Здесь распространены биостромы, биогермы и биогермные массивы мощностью иногда до 1000 м и, судя по наличию пририфовых брекчий, вероятно, уже настоящие рифы мощностью до 2 тыс. м (Торгашинский массив). Основными рифостроителями являлись *Eriphyton*, *Renalcis* и др., а также археоциаты. Органогенные сооружения связаны с различными формациями – терригенными, вулканогенно-терригенными, терригенно-карбонатными. Возраст в различных местах определяется как томмотский, атдабанский, ботомский, тойонский, а иногда рифообразование захватывало и начало среднего кембрия (Солонцовский биогермный массив на юге Батеневского кряжа, Торгашинский рифовый массив на склонах Восточно-Саянского антиклинория). Большинство построек, особенно крупных, связано с тектоническими поднятиями разного плана и их склонами и замещается в прогибах в той или иной мере глубоководными отложениями.

По южному обрамлению Сибирской платформы кембрийские рифогенные образования описаны в Байкальской складчатой области в карбонатно-вулканогенной формации атдабанского яруса. Рифообразование происходило в два этапа, между которыми проявился активный вулканизм кислого и среднего состава. Рифы располагались на склоне поднятия и характеризовались асимметрией поперечного сечения и значительной высотой над предрифовым бассейном (не менее 200 м). Основными рифостроителями были эпифитоны, ренальцисы, разумовский, а также разнообразные археоциаты. Существенное количество карбонатного материала поставляли планктонные формы – *Amganella* и *Protoaulopora*.

Мелкие биостромы, биогермные массивы мощностью обычно в несколько метров, реже первые десятки метров обнаружены юго-восточнее Сибирской платформы в складчатой Амуру-Охотской системе. Они развиты в различных по составу формациях атдабанского, ботомского и низов тойонского ярусов – терригенных, вулканогенно-обломочных, терригенно-карбонатных. Наряду с обычными для докембрия рифостроителями – цианобактериями и археоциатами – в них найдены остатки беззамковых брахиопод и трилобитов.

Рифообразование в ордовике на рассматриваемой территории, особенно на платформах, было резко ослаблено, т.е. продолжался начавшийся в позднем кембрии кризис (рис. 1.3).

На западе Восточно-Европейской платформы в пределах Эстонии известны иловые холмы мощностью не более первых метров. Первые редкие и во многом проблематичные образования такого рода отмечены в волховском горизонте нижнего ордовика. Достоверно они развиты в карадоке и несколько более распространены в ашгилле и сложены микритовыми известняками, в которых рассеяны сифонеи, соленопоры, мшанки, реже табуляты и текоидеи, которые однако не образуют каркаса.

На Сибирской платформе в бассейне р. Подкаменной Тунгуски описаны биогермы тремадокского яруса. Высота их достигает 5 м и образованы они практически полностью строматолитами. Кроме того здесь обитали гастроподы, трилобиты, брахиоподы. Лихенариевые биогермы известны в нижнем ордовике Байкальского поднятия на Сибирской платформе.

Несколько шире распространены ордовикские органогенные сооружения в складчатых областях. В Уральском поясе карадокские и ашгильские постройки описаны на о. Вайгач, Пай-Хое, Приполярном Урале. Все они приурочены к субплатформенным или миогеосинклинальным структурным зонам. В карадоке развиты биогермы мощностью не более 5–7 м и, чаще, иловые холмы мощностью до 10–20 м. Постройки ашгилля имеют мощности до 150–300 м и представлены уже настоящими рифами. Сложены они красными и синезелеными водорослями, а также мшанками, табулятами из группы лихенариид, криноидеями, брахиоподами.

Наибольшим развитием как по количеству, так и по мощностям и разнообразию отличаются ордовикские сооружения Центрально-Казахстанской и частично Северо-Таянь-Шанской складчатых систем. Первые появления массовых водорослевых известняков, которые условно идентифицируются как биогермы, относятся к нижнему ордовику. Более достоверные постройки начинаются с основания среднего ордовика и достигают максимального развития в карадоке. Для этого времени описаны разнообразные рифовые сооружения – атолловидные (Майлисорский риф), грядовые (уникальная циклокринидовая биогермовая гряда Андеркена), а также биогермы и биогермные массивы. Мощности рифов достигают 100–350 и более метров; сложены они мшанками, кораллами, синезелеными, зелеными и красными водорослями, встречаются брахиоподы, трилобиты, криноидеи, остракоды. Все постройки связаны с терригенными и вулканогенно-обломочными формациями и развивались на погруженных вулканических основаниях или узких шельфах островных вулканических дуг.

Следующим регионом развития ордовикских построек является северо-восток Тихоокеанского складчатого пояса. Водорослевые биогермы появляются, видимо, уже в среднем ордовике, но максимальное

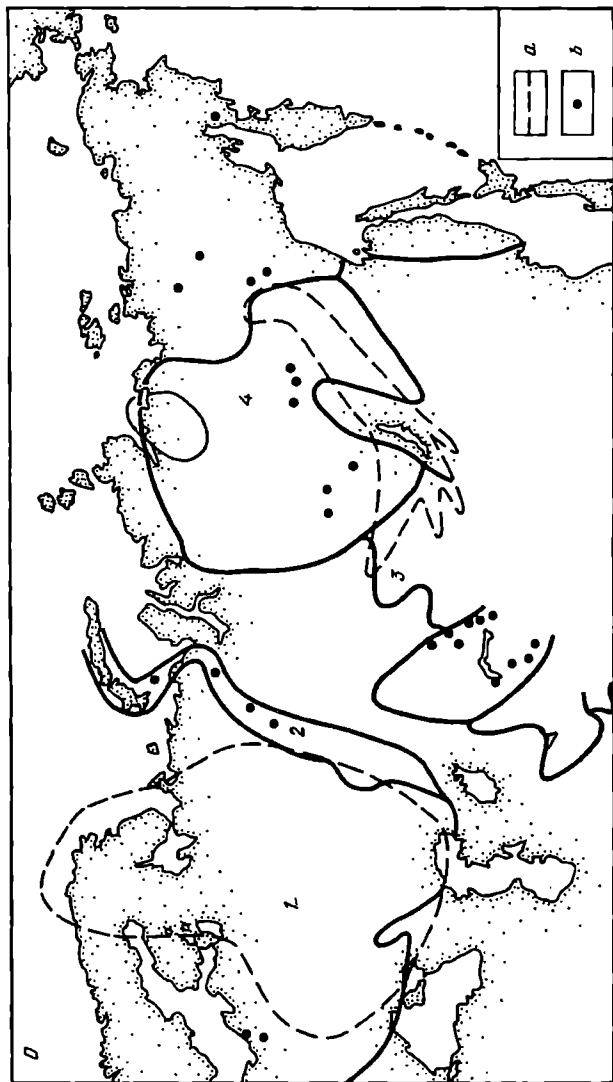


Рис 1.3. Распространение ордовикских рифов в пределах России и смежных стран.
Условные обозначения – см. рис. 1.1

рифообразование в этом регионе приурочено к ашгильскому ярусу. Здесь выделены биогермы, биогермные массивы и их ассоциации. Мощности отдельных построек составляют метры, реже первые десятки метров. Строителями их были водоросли, строматопороидеи, табуляты, ругозы, рецептакулиты; здесь обитали также брахиоподы, пелециподы, гастроподы, цефалоподы, губки. Все постройки связаны с терригенными, терригенно-вулканогенными и терригенно-карбонатными формациями и развивались в море с многочисленными вулканическими островами и отмелями. В Тас-Хаяхтахской зоне постройки связаны с мощной карбонатной формацией, датируемой ашгиллом-лландовиери-венлоком и началом лудлова, поэтому строгое стратиграфическое положение построек не определено. Мощности отдельных массивов, которые, видимо, являются рифами, достигают здесь 500 и более метров.

СИЛУРИЙСКИЕ РИФЫ

Силурийские рифы и более простые органогенные постройки распространены шире, чем ордовикские, особенно в складчатых областях (рис. 1.4). На западе Восточно-Европейской платформы, мелкие биогермы в лландовиери, биогермы, биогермные массивы, местами, возможно, и рифы венлокского и лудловского возраста распространены широкой полосой от Северной Прибалтики до Волыно-Подолии, т.е. от Эстонии до Украины и располагаются на внешнем шельфе перикратонного бассейна. На севере это обычно сравнительно небольшие биогермы мощностью в несколько метров, на юге их мощность достигает нескольких десятков метров, появляются черты асимметричных рифовых систем. Каркасостроителями являются инкрустирующие водоросли, строматопороидеи, табуляты, в меньшей степени ругозы, мшанки; здесь же обитали брахиоподы, криноидеи. Вторая зона силурийского рифообразования платформы находится в пределах Печорской впадины. Мелкие биогермы, построенные водорослями и строматопороидеями, отмечены в начале силура (нижний и средний лландовиери). В венлоке-лудлове и пржидоле известны биостромы и биогермы, сложенные водорослями, табулятами, реже ругозами и строматопороидеями, мощностью до 20–30 реже более метра.

На Сибирской платформе в ее западной и северо-западной частях описаны биостромы и биогермы венлока, построенные строматопороидеями и кораллами.

Мощное рифообразование происходило на Урале. Оно началось во второй половине лландовиери и продолжалось до начала среднего девона с отдельными максимумами в позднем венлоке-лудлове и позднем пржидолианном девоне. Основными рифостроителями были разнообразные зеленые, красные водоросли и цианобактерии (*Renalcis*, *Paraeriphyton*, *Rothpletzella*, *Girvanella* и др.), гидроиды и строматопороидеи, в том числе амфипоры, реже кораллы, рецептакулиты, мшанки, а также проблематичные трубчатые колониальные организмы — фистулеллы (Шуйский, 1973). Обильны также брахиоподы, пелециподы,

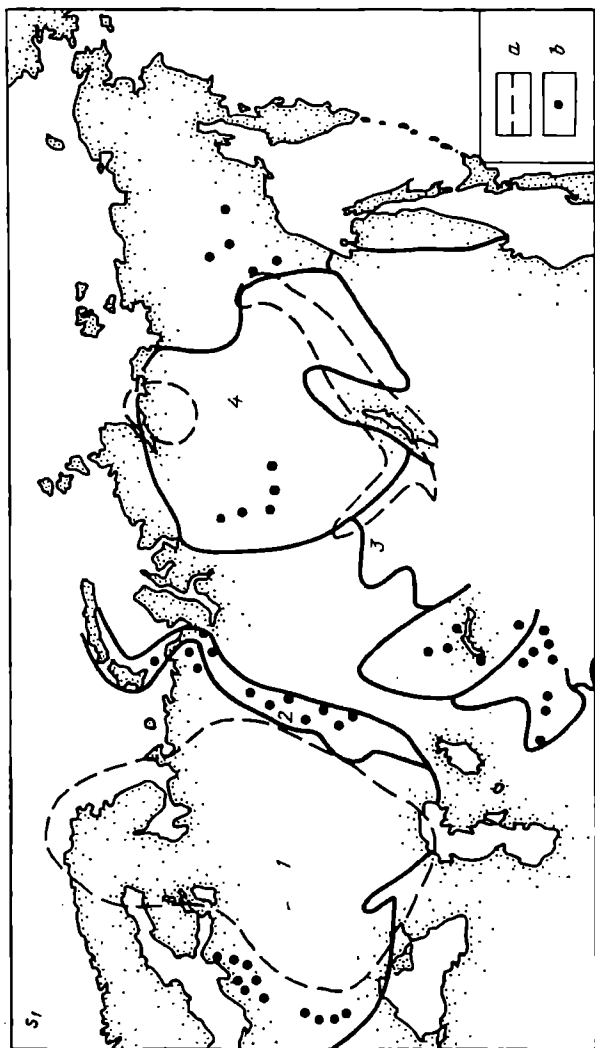


Рис. 1.4. Распространение силурийских рифов в пределах России и смежных стран.
Условные обозначения – см. рис. 1.1

криноидеи, остракоды. Наиболее интенсивное рифообразование происходило на переходе древней платформы к геосинклинали и в миогеосинклинальной зоне Западного Урала, где мощность рифовых комплексов достигает 1500 м. Полоса развития этих рифов с перерывами протягивается от о. Вайгач до Оренбуржья. Она включает как биогермы и отдельные рифы, так и мощные и протяженные асимметричные рифовые системы. В эвгеосинклинальной зоне восточного склона Урала рифообразование началось в венлоке, окончилось в эйфеле и, как и западнее, имеет два максимума: поздневенлокско-раннелудловский и позднепржидольско-раннедевонский. Разнообразные рифы и их системы мощностью до 100–150 и более м приурочены к узким шельфам древних вулканических островных дуг и отдельных островов.

Существенно менее распространены рифы в пределах Казахстанской складчатой области. В ряде мест в венлокско-верхнесилурийских терригенных и терригенно-вулканогенных формациях описаны отдельные биогермы и возможно рифы, а в Западно-Балхашском синклиории – венлоклудловский рифовый комплекс, построенный строматопороидеями и кораллами, в пределах которого обитали также криноидеи и пелециподы.

Достаточно многочисленны рифовые образования верхнего силура – нижнего девона в Южно-Тянь-Шанской складчатой области, сложенные строматопороидеями, кораллами, мшанками, водорослями; обычно обильны также брахиоподы и криноидеи. Сложная современная тектоника затрудняет точное определение типов сооружений, их палеотектонического и палеогеографического положения. В значительной мере они, видимо, связаны с карбонатными мелководными формациями относительно стабильных блоков, в том числе древних континентов, а также с терригенно-карбонатными и кремнисто-карбонатными формациями геосинклиналей.

На северо-востоке России рифовые образования в составе миогеосинклинальных комплексов известны в пределах Верхояно-Колымской складчатой системы, где они связаны главным образом с карбонатными мелководными формациями. Диапазон рифообразования достаточно значительный – от верхнего лландовери до пржидола включительно, хотя обычно обособляются некоторые уровни интенсивного роста: верхний лландовери – нижний венлок, лудлов, возможно, низы пржидолия. Биостромные и биогермные массивы, а также рифы построены корковыми водорослями, строматопороидеями, табулятами, ругозами. В пределах построек обитали также криноидеи, брахиоподы мшанки, головоногие, гастроподы, остракоды. Отдельные сооружения достигают 500–550 м мощности.

ДЕВОНСКИЕ РИФЫ

Рифообразование в девоне развивалось весьма активно и результаты его проявлены в разных формах – от простых биостромов до мощных сложно дифференцированных рифовых массивов (рис. 1.5).

В пределах Восточно-Европейской платформы биостромы известны

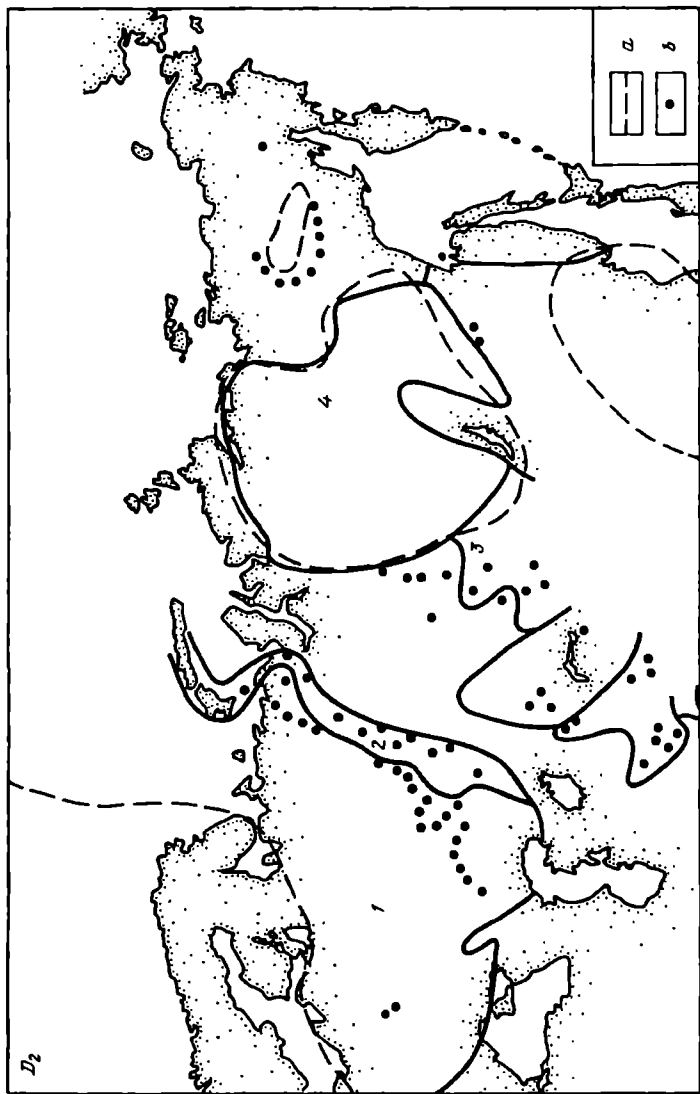


Рис. 1.5. Распространение девонских рифов в пределах России и смежных стран.
Условные обозначения – см. рис. 1.1

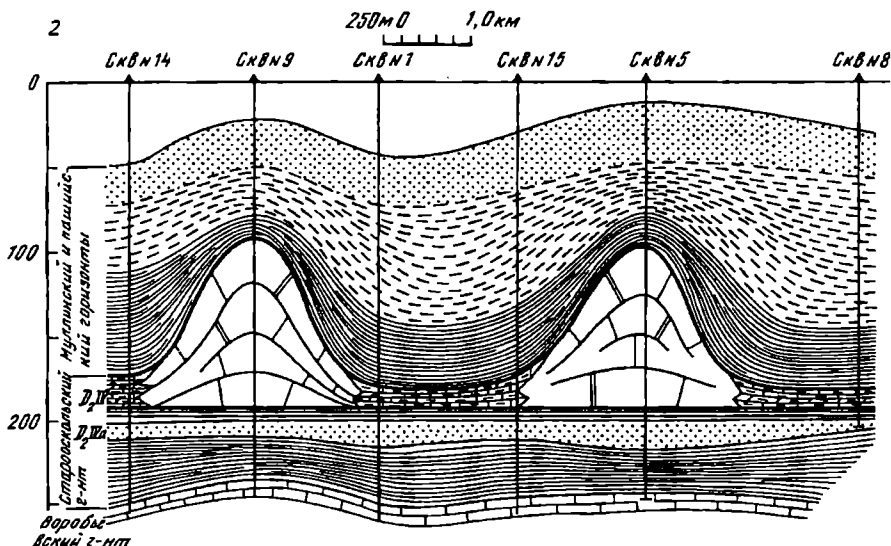
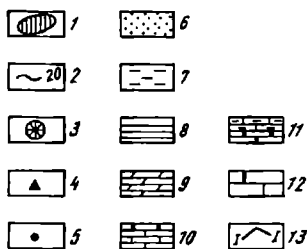
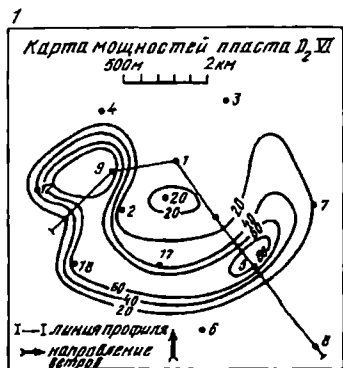


Рис. 1.6. Среднедевонские рифы Саратовского Поволжья. Серповидный риф Любимовской площади (1 — плановая конфигурация, 2 — профильный разрез).

1 — область отсутствия старооскольско-мулинских отложений; 2 — изопакиты мощностей старооскольско-мулинских отложений — условные палеонзогипсы; 3–5 — рифы: 3 — мощностью свыше 40 м, 4 — 30–40 м, 5 — 2–30 м; 6 — песчаники; 7 — алевролиты; 8 — глины; 9 — мергели; 10 — известняки и доломиты мелководные; 11 — известняки и доломиты тонкослонистые глинистые относительно глубоководные; 12 — известняки и доломиты массивные рифовые; 13 — направление профильного разреза

в отложениях жединского яруса Белоруссии (борцовский горизонт), но они маломощны и развиты весьма ограниченно. Средне- и верхнедевонские постройки разнообразны и многочисленны.

На западе платформы рифообразование связано с Припятско-Донецким авлакогеном и прежде всего его северо-западной частью — Припятской впадиной.

В эйфеле Белоруссии (витебский горизонт) внутри карбонатной формации отмечено четыре уровня развития строматолитовых биостромов, в которых найдены также онколиты и катаграфии. Основное же рифообразование связано с поздним девонем. В подсолевых саргаевско-евлановских глинисто-карбонатных отложениях франского яруса выявлены достаточно многочисленны биостромы и биогермы, построенные строматопороидеями, водорослями, кораллами, криноидеями. В межсолевых задонско-елецких отложениях нижнего фамена появляются и настоящие рифы, в том числе асимметричные рифовые системы, развитые по бортам впадин и разделяющие области мелководного карбонатного и относительно глубоководного глинисто-кремнисто-карбонатного осадконакопления. В смежных районах Днепровско-Донецкой впадины мощности подобных массивов достигают 400 и более метров. Своеобразие их заключается в том, что построены они цианобактериями (строматолиты, онколиты) и в этом отношении ближе иловым холмам.

На юго-востоке и востоке платформы среднедевонское рифообразование началось в позднем эйфеле и достигло максимума в позднем живете (ардатовский горизонт). Рифы связаны с отдельными карбонатными пачками терригенно-карбонатной автохтонной (по Н.С. Шатскому) формации эйфеля – нижнего франа. Они построены строматопороидеями, кораллами (табулятами, реже ругозами), цианобактериями, криноидеями, представляют собой изолированные куполовидные и серповидные постройки мощностью до 100–120 м и развиты обычно на локальных поднятиях, расположенных на пологих склонах более крупных тектонических элементов (рис. 1.6). В целом область их распространения представляет собой широкую полосу, охватывающую южную часть Волго-Уральской антеклизы, северное и западное обрамление Прикаспийской синеклизы. В позднем девоне (начиная со среднего франа) преобладающими морфолого-генетическими типами стали асимметричные рифовые системы, развитые по бортам некомпенсированных впадин, расположенных по западному и частично северному обрамлению Прикаспийской синеклизы и открывающихся в нее (рис. 1.7), а также на склонах отдельных впадин Волго-Уральской антеклизы, в том числе Камско-Кинельской системы прогибов. Построены они в основном строматопороидеями (в том числе амфипорами), кораллами, водорослями; обычно обильны фораминиферы. Мощности этих сооружений достигают 300–500 и более метров. Наряду с асимметричными системами известны и одиночные куполовидные рифы среди мелководных и относительно глубоководных отложений. Завершается девонское рифообразование формированием довольно мощных (до 500–700 м) органических построек фаменского возраста, развитых преимущественно в тех же районах, что и франские сооружения – бортовых зонах Прикаспийской синеклизы и Камско-Кинельской системы прогибов. В отличие от франских, они построены преимущественно цианобактериями (в том числе шугуриями), хотя присутствуют остатки иглокожих, фораминифер, реже квидарий. Поэтому подобные образования не всеми

признаются рифовыми и скорее принадлежат типу иловых холмов или агглютигермов.

Во многом аналогичное рифообразование происходило на северо-восточной окраине платформы в пределах Печорской синеклизы. При этом франские рифы построены в значительной мере каркасными организмами, фаменские – цианобактериями, причем на границе этих ярусов отмечается перерыв, и единый карбонатный разрез разделен пачкой глин.

Широко развиты рифы в геосинклинальных областях. На Урале раннесреднедевонское рифообразование по сути дела структурно и географически наследует силурийское, и девонские рифы распространены в основном в тех же местах и в пределах тех же тектонических структур, что и силурийские. В западной миогеосинклинальной области рифы описаны на Новой Земле, о. Вайгач, на Полярном и Северном Урале, в Уфимском амфитеатре и на Южном Урале. Они представляют собой реликты протяженной асимметричной рифовой системы, разделявшей мелководные водоемы с карбонатной и терригенно-карбонатной седиментацией на западе и в той или иной мере глубоководные с глинисто-кремнистым осадконакоплением на востоке (Сакмаро-Лемвинская структурно-формационная зона). Мощности девонских рифов, особенно на юге, достигают 500–1500 м. Второй район рифов располагается на востоке Среднего и Южного Урала в эвгеосинклинальной области в Тагильско-Магнитогорской и Восточно-Уральской зонах. Здесь рифы развиты в вулканогенных и вулканогенно-карбонатных формациях и связаны в основном с островами и вулканическими поднятиями и их шельфами. Возрастной диапазон рифообразования в разных участках несколько различен, но в целом укладывается в рамках лохков – живет, с максимумом в лохкове – прагиене. Главные рифостроители – цианобактерии (*Renalcis*, *Epiphyton*, *Rothpletzella* и др.), сифоновые и багряные водоросли; фистулеллы, кораллы, строматопороидеи, в том числе амфипоры, в меньшей степени мшанки, криноидеи, в начале девона – афросальпингиды.

Позднедевонское рифообразование более ограничено по масштабу и отмечено практически в западной миогеосинклинальной переходной к платформе области. Франские рифы построены строматопороидеями, в том числе амфипорами, кораллами и разнообразными цианобактериями и водорослями. Фаменские образования мощностью до 300–400 м по своей морфологии относятся к рифам, но в отличие от каркасных построек франа, представляют собой иловые холмы (агглютигермы) и построены цианобактериями, багряными водорослями, рецептакулитами, спонгистромидами.

В Казахстанской складчатой области нижнедевонские рифы развиты весьма ограниченно. В Джунгаро-Балхашском синклинории описаны лохковские рифы мощностью до 100–120 м и более мелкие биогермы, окаймляющие склоны антиклинальных поднятий. В Центральном Казахстане среди глинисто-кремнисто-карбонатных нередко флишоподобных толщ известны рифы верхнего фамена, относящиеся скорее всего к типу иловых холмов – агглютигермов.

Ряд рифовых образований изучен в пределах южного складчатого обрамления Западно-Сибирской эпигерцинской платформы (Салаир, Алтай), а также вскрыт бурением под осадочным чехлом этой платформы. В Горном Алтае нижнедевонские и, частично, эйфельские рифы связаны с карбонатными формациями и представлены разными типами как одиночными, так и в виде систем. Основными рифостроителями являлись известковые водоросли (сифонеи, соленопоры, гирванеллы, ижеллы) строматопороидеи, кораллы, фистулеллы. Присутствуют также мшанки, остракоды, криноидеи. На Салаире рифовые образования нижнего и среднего девона приурочены к терригенно-карбонатным отложениям. При этом в пражском ярусе развиты водорослевые и кораллостроматопоровые биогермные массивы мощностью до 100 м, а в эйфеле – полно развитые рифы мощностью до нескольких сотен метров, построенные водорослями, табулятами, ругозами, строматопороидеями, криноидеями.

По восточному борту Колывань-Томского и Калбо-Нарымского трогов протягивается асимметричная рифовая система живета-франа, построенная табулятоморфными кораллами, строматопороидеями, трубчатými водорослями. В Нюрольской впадине Западно-Сибирской платформы вскрыты рифы того же возраста мощностью до 300–500 м.

Восточнее, по юго-восточному обрамлению Сибирской платформы в пределах Амуро-Охотской складчатой системы в бассейне р. Амур известны рифы эйфельского возраста мощностью 250 м и более, образованные водорослями, кораллами и мшанками; присутствуют также криноидеи и брахиоподы.

Достаточно широко распространены девонские рифы в Тянь-Шане, особенно в Южном. Они в значительной мере наследуют силурийские; при этом точная датировка собственно рифовых построек в мощных толщах широкого стратиграфического диапазона затруднена. Видимо, наиболее активно рифообразование происходило в раннем-среднем девоне, хотя могло продолжаться, скорее всего с перерывами, до среднего карбона. Биогермы и рифы, как изолированные, так и протяженные системы распространены в вулканогенных и карбонатных формациях. В последнем случае они скорее всего связаны с зонами переходов мелководных карбонатных фаций в глубоководные карбонатно-глинисто-кремнистые. Рифостроителями были водоросли, строматопороидеи, табуляты, ругозы.

В Южном Тянь-Шане в ряде мест выделены рифы нижнего или нижнего и среднего девона, либо изолированные, либо в виде протяженных систем, построенные табулятами, ругозами, водорослями и строматопороидеями. В Центральном Тянь-Шане развиты фаментурнейские (местами, возможно, нижневизейские) постройки. Они связаны с субплатформенными карбонатными и вулканогенно-карбонатными толщами и развиты по склонам рифтогенных впадин и на сводах отдельных поднятий. Породы в значительной мере доломитизированы, и характер рифостроителей достоверно не известен. Установлены лишь реликты водорослей и редкие остатки нерифостроящей фауны бра-

хиопод, головоногих. В мощных толщах верхнего силура – нижнего карбона и позднего девона – серпухова в южной Фергане описаны микритовые купола.

На крайнем востоке в Верхояно-Колымской складчатой системе установлено три уровня рифообразования. Нижнедевонские (лохков-эмс) куполовидные рифы высотой до 200 образуют удлиненную цепочку среди терригенно-карбонатных отложений. Каркасостроителями явились водоросли и табуляты, которым сопутствовали мшанки и брахиоподы. Живетско-франские куполовидные рифы мощностью до 500 м построены водорослями, табулятами, амфипорами, брахиоподами и связаны с карбонатными толщами мелководного открытого шельфа. Наконец, в карбонатно-вулканогенно-терригенных толщах фамена закартированы биогермы мощностью 33–40 м, каркасостроителями здесь были водоросли и табуляты, с которыми ассоциируются ругозы и брахиоподы.

КАМЕННОУГОЛЬНЫЕ РИФЫ

Каменноугольные рифы менее распространены, чем девонские и более локализованы (рис. 1.8).

На юго-западе Восточно-Европейской платформы в авлакогене Большого Донбасса установлены рифы серпуховского возраста мощностью до 220–250 м (рис. 1.9), в строении которых принимали участие мшанки, цианобактерии и реже кораллы, строматопроидеи, криноидеи и прикрепляющиеся фораминиферы. По всему разрезу карбона широко распространены хететиды, но все их постройки, как правило, являлись внутрипластовыми.

В Урало-Поволжье по бортам Камско-Кинельской системы прогибов в самом конце позднего девона (фаменский век, заволжское время) и в позднем турне (черепетско-кизеловское время) продолжалось наращивание предшествующих верхнедевонских рифов. При этом постройки заволжского времени, как и более древние фаменские, сложены в основном зелеными водорослями и цианобактериями; в позднетурнейских наряду с ними появляются багряные водоросли, табуляты, ругозы и криноидеи, хотя сами рифы невелики по мощности и более распространены биогермы. Небольшие водорослево-фораминиферовые биогермы установлены в окских отложениях южной части региона. Более мощные рифы среднего-позднего карбона встречены по восточной окраине платформы и в Предуральском краевом прогибе. Поздний визе-серпухов были на Урале временем довольно интенсивного образования биостромов, биогермов, а во многих местах и настоящих рифов (Злоказовские рифы Уфимского амфитеатра). В Юрюзано-Сылвенской депрессии среднекаменноугольные мячковские рифы построены водорослями. Здесь же, а также в Колво-Вишерском крае верхнекаменноугольные рифы мощностью до 200–300 м сложены мшанковобрахиоподовыми и палеоаплизиновыми, иногда криноидными и фораминиферовыми известняками. Важными каркасостроителями являлись также

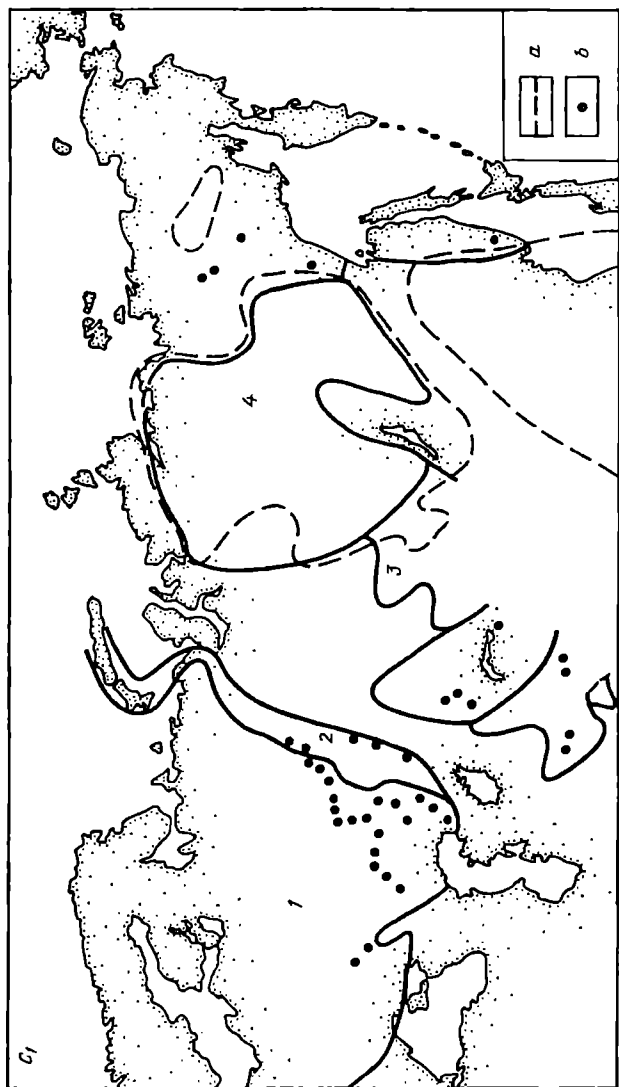
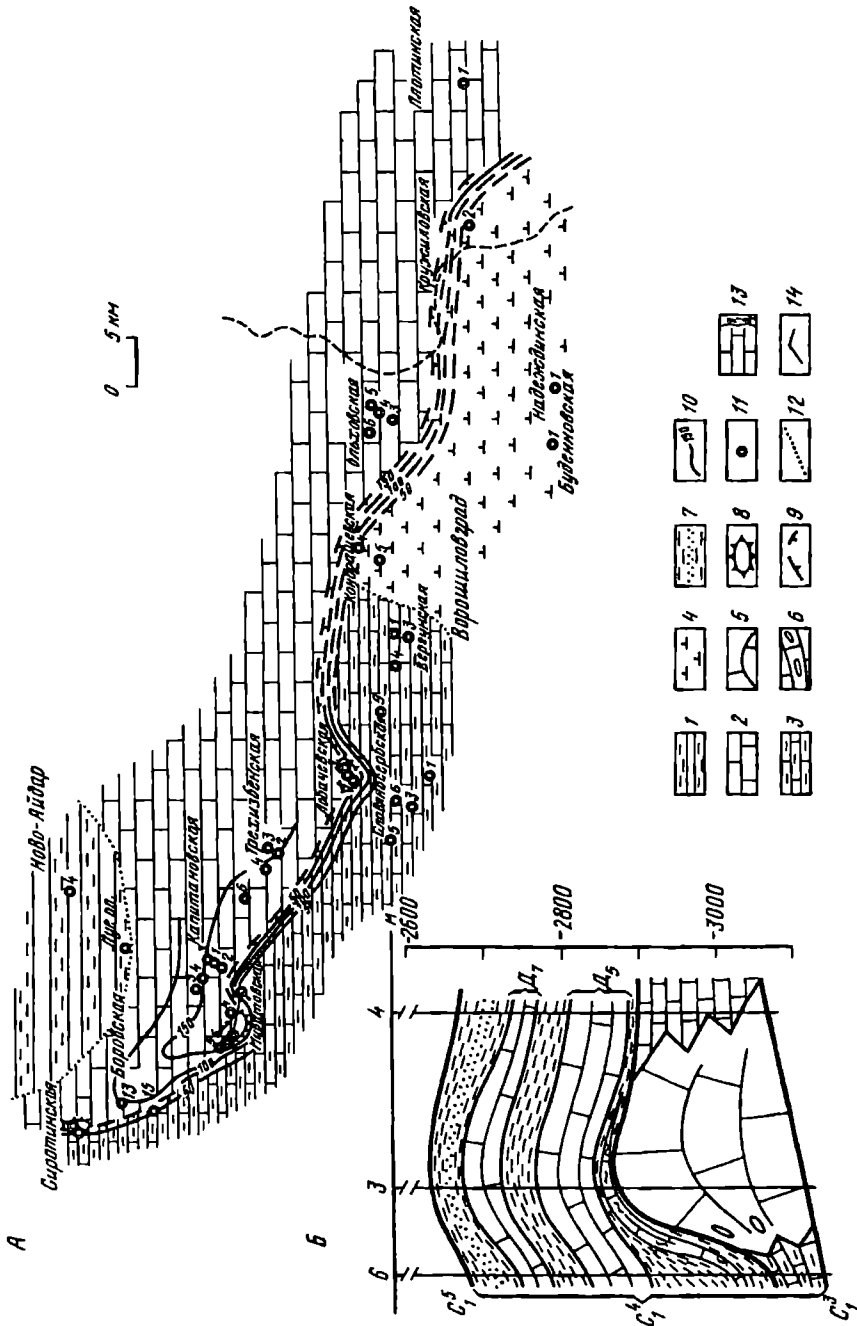


Рис. 1.8. Распространение коралловых рифов в пределах России и смежных стран.
Условные обозначения – см. рис. 1.1



А

Б

6 3 4

М

2600

2800

3000

Д₁

Д₅

С₅₁

С₅₁

С₅₁



Tubiphytes. Интенсивное рифообразование в каменноугольный период отмечено в Прикаспийской впадине и ее обрамлении. По западному и северному борту синеклизы протягивается асимметричная рифовая система поздневизейско-раннебашкирского возраста (местами видимо только верхневизейско-окская и серпуховская) мощностью от 500 до 900 м. Среди основных рифостроителей отмечены разнообразные водоросли, мшанки, колониальные кораллы. Этого же возраста мощные одиночные и атолловидные рифы внутренних и восточных частей синеклизы – Кенкияк, Урихтау, Тенгиз. Основными строителями были водоросли, гидроиды, а также фораминиферы, кораллы, криноидеи, гастроподы и брахиоподы. Несколько иной интервал рифообразования в пределах Карачаганакского рифа – он начал развиваться с турнейского века; башкирские отложения либо отсутствуют, либо представлены нерифовыми фациями. Строителями его были строматолиты, водоросли, обрастающие фораминиферы, мшанки. Мощность рифовых фаций нижнего карбона достигает 650 м.

В карбоне рифообразование на Урале было достаточно ограниченным. Верхнедевонско-турнейские постройки, аналогичные постройкам этого времени на платформе, отмечены на западном склоне Среднего Урала. На восточном склоне Среднего и Южного Урала описаны биогермы и небольшие визейско-нижнебашкирские рифы. Отдельные биогермы, сложенные зелеными и красными водорослями, описаны в ряде мест из отложений московского яруса.

В Казахстане достоверных рифов в карбоне не отмечено. Биогермные массивы турне в зонах предшествующего фаменского рифообразования установлены в Приатасуйском районе и Джунгаро-Балхашской зоне. Пороодообразователями явились водоросли; на рифах обитали также кораллы, мшанки, криноидеи, брахиоподы.

В Тянь-Шанской складчатой области в Каратауской зоне турнейские, а местами турнейско-нижневизейские рифы мощностью до 300 м развиты в тех же регионах, что и фаменские постройки, с которыми они объединены в единую формацию. В Южном Тянь-Шане отмечены нижнекаменноугольные рифы, унаследованные от позднедевонских. Возможно, наличие визейско-серпуховских рифов на южных склонах Зеравшанского хребта и северных – Гиссарского. В них встречены кораллы, фораминиферы, брахиоподы. Водорослевые образования мощностью в несколько сот метров описаны из верхнего карбона.

Рис. 1.9. Барьерные рифы серпуховского яруса Северного Донбасса.

А – схематическая карта мощностей и фаций; Б – геологический профиль Муратовской площади

Отложения: 1 – мелководные терригенно-карбонатные; 2 – мелководные, преимущественно карбонатные; 3 – относительно глубоководные глинисто-карбонатные; 4 – относительно глубоководные, преимущественно глинистые; 5 – рифовые известняки и доломиты; 6 – предрифовые известняковые брекчии; 7 – перекрывающие риф песчано-глинистые; 8 – установленные рифы; 9 – положенные рифовой системы; 10 – изопакиты; 11 – скважины; 12 – границы фаций; 13 – реперные пласты известняков в покрывающих риф отложениях; 14 – направление профильного разреза.

Цифры на карте – рифы: 1 – Сиротинский; 2 – Муратовский; 3 – Лобачевский

В Верхояно-Колымской и Алазейской зоны, на западном обрамлении, турнейские (местами ранневизейские) биогермы завершают в ряде мест позднедевонский этап рифообразования. На юге Сетте-Дабанской зоны установлены биогермные массивы мощностью до первых сотен метров позднего турне – раннего визе. Они построены водорослями, табулятами (*Synginoroga*). Кроме того, присутствуют остатки мшанок, криноидей, ругоз, брахиопод, фораминифер и др. Ограничены и не очень конкретны сведения о рифах Северо-Востока и Дальнего Востока России. Визейские рифы мощностью до 250–300 м, сложенные водорослями, мшанками, кораллами распространены на побережье Чукотского моря и на о. Врангеля, где также установлены биогермные массивы среднего карбона мощностью 100–150 м. Постройки водорослевые, водорослево-мшанковые с криноидеями, фораминиферами, брахиоподами, ругозами. В восточной части Корякского нагорья выделены рифовые массивы визейского-позднепермского возраста, связанные, возможно, с островной дугой эвгеосинклинального бассейна. Аналогично, по-видимому, тектоническое и палеогеографическое положение визейско-верхнепермских рифов на юго-востоке Сихоте-Алиня. Мощности рифов достигают 1000 м. Среди рифостроителей отмечены водоросли, мшанки, кораллы. Из других организмов известны криноидеи, фораминиферы, остракоды, брахиоподы.

ПЕРМСКИЕ РИФЫ

Пермские рифы развиты на сравнительно ограниченной территории, однако рифообразование было достаточно интенсивным. Оно проявилось только в трех существенно удаленных друг от друга регионах – на Восточно-Европейской платформе, в Предуральском прогибе и на западном склоне Урала, на Памире и на крайнем Востоке – в Сихоте-Алине и Корякско-Камчатской области (рис. 1.10).

Наиболее известны раннепермские рифы востока Восточно-Европейской платформы и Предуральского прогиба.

Вдоль западной границы Предуральского краевого прогиба на расстоянии почти 2 тыс. км протягивается цепь нижнепермских рифов. На юге рифообразование охватывало ассельский, сакмарский и артинский века, и рифы этого возраста достигали 800–1000 и более метров мощности. К северу мощности сокращаются, и единый комплекс разделяется на ассельский, ассельско-сакмарский, сакмарский и артинский. Абсолютное большинство рифов связано с зоной перехода мелководных отложений востока платформы в глубоководные глинисто-кремнисто-карбонатные отложения Предуральского прогиба. Сравнительно небольшие рифы известны и по восточному склону прогиба в прибрежной зоне. Продолжением нижнепермских рифов востока платформы являются рифы, обрамляющие Прикаспийскую синеклизу (рис. 1.11, А, Б). Асимметричная ассельско-раннеартинская рифовая система протягивается по северному и западному бортам синеклизы. Одиночные куполовидные рифы этого возраста известны к западу от нее среди мелко-

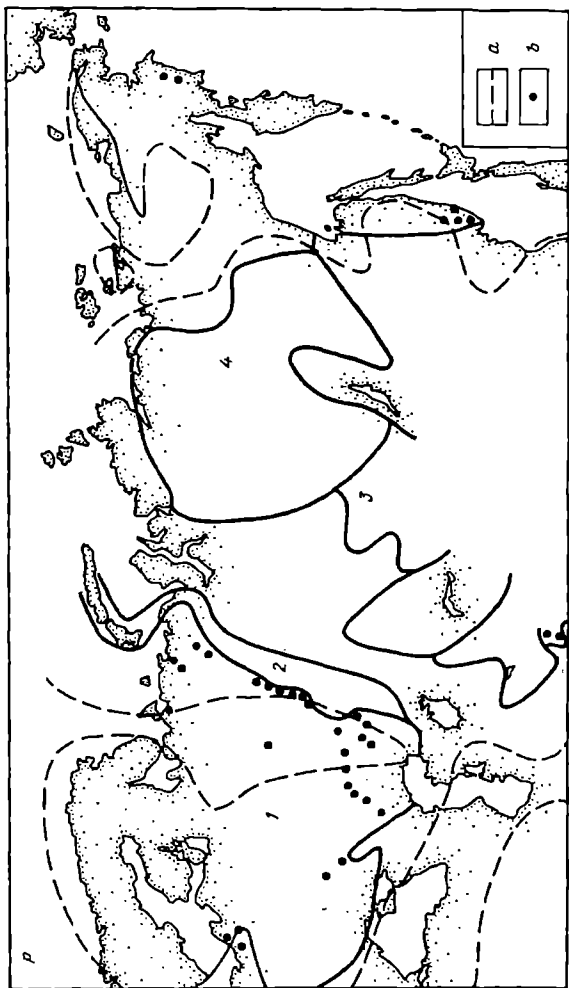


Рис. 1.10. Распространение пермских рифов в пределах России и смежных стран.
Условные обозначения – см. рис. 1.1

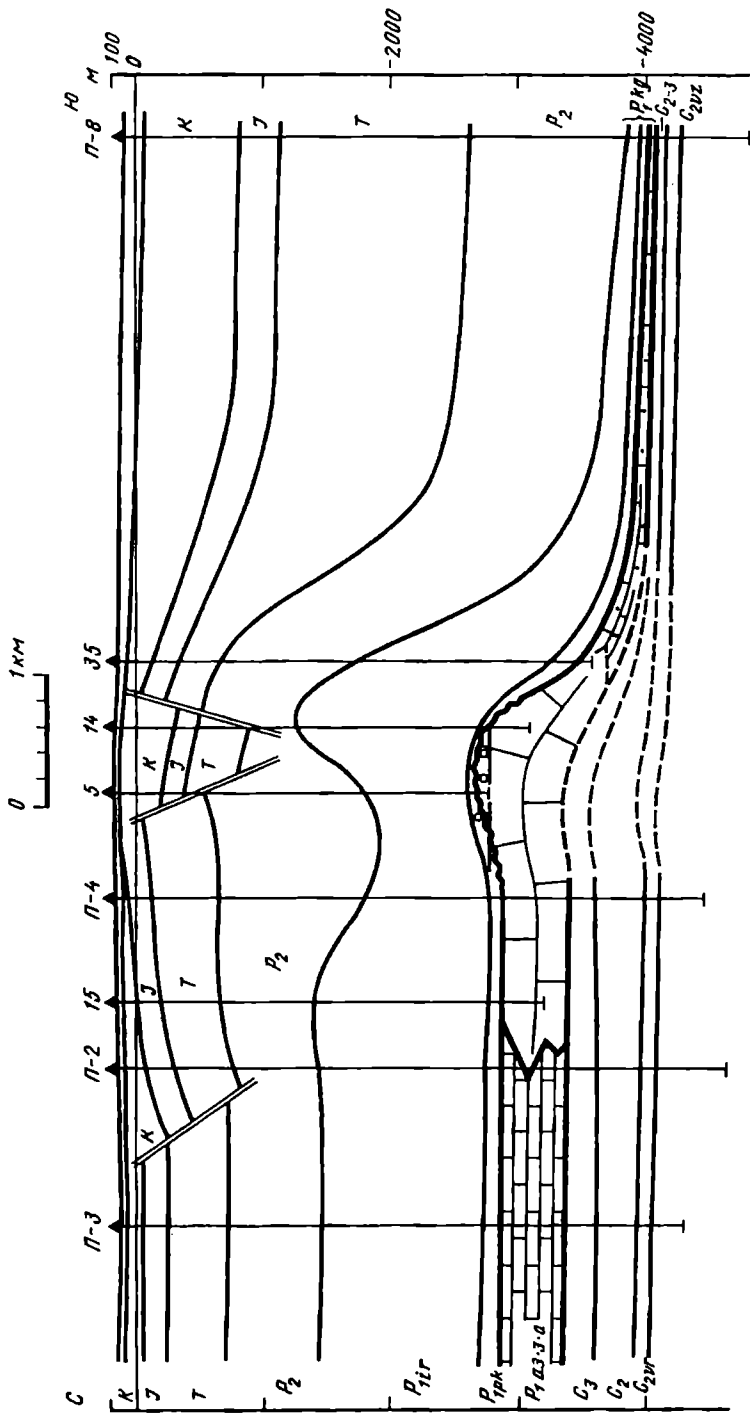


Рис. 1.11.

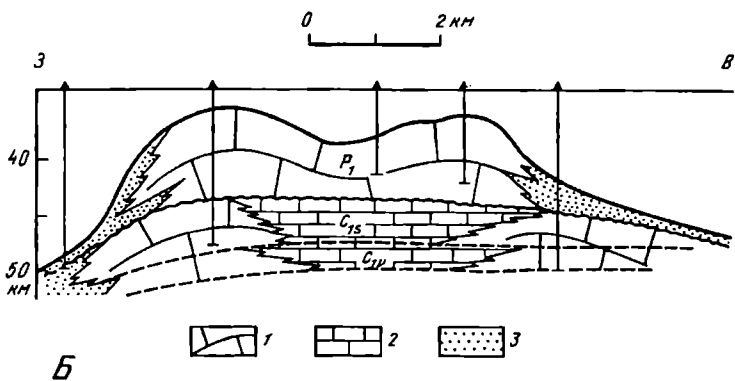


Рис. 1.11. Пермские рифы Прикаспийской впадины.

А – Западно-Тепловский риф асимметричной рифовой системы (северный борт впадины); Б – одиночный внутренний риф Южно-Уметной площади (Волгоградское Поволжье)

1 – известняки и доломиты мелководные; 2 – рифы; 3 – глубоководные карбонатно-глинистые отложения

водных отложений зарифового водоема (рис. 1.11. Б). В пределах впадины среди глубоководных отложений бурением вскрыты высокие и мощные одиночные куполовидные и атолловидные рифы ассельско-раннеартинского возраста, примером которых является Карачаганак (мощность около 800 м). Основными рифостроителями во всех случаях являлись водоросли и мшанки; важную роль играли крупные специализированные фузулиниды, а в Предуралье – палеоаплизины. Небольшие биогермы, преимущественно водорослевые, строматолитовые, иногда с мшанками встречаются в кунгурском ярусе.

Ассельско-сакмарские сооружения мощностью до 100–200 м выявлены в Печорской синеклизе (гряда Чернышева, вал Сорокина, Колвинский мегавал, Хорейверская впадина и др.). Их строителями были гидроактиноиды и водоросли. Наконец, нижнепермские постройки описаны в обнажениях и вскрыты скважинами в ряде мест в Днепровско-Донецкой впадине. Они сложены известковыми водорослями, мшанками, а также колониальными кораллами, брахиоподами и гастроподами. Менее распространены на платформе позднепермские образования. На западе описана асимметричная рифовая система раннеказанского возраста мощностью до 65–70 м, обрамляющая с востока Польско-Литовскую впадину. Среди активных рифостроителей обычны водоросли, онколитообразующие цианобактерии, мшанки; обильны и разнообразны фораминиферы, брахиоподы, моллюски, остракоды. Мшанково-водорослевые рифы раннеказанского возраста описаны из района Вятских поднятий и по реке Пинега в Архангельской области. Наконец, намечена полоса рифов этого возраста в юго-западной части Оренбургской области.

На Памире в Дарваз-Заалайской и Каракульской зонах известны рифы мощностью до 700 м, построенные водорослями, криноидеями,

фузулинидами. Возраст их датируется артинским веком – началом поздней перми. В осевой зоне Южного Памира, по-видимому, имеются рифовые образования поздней перми, построенные гидроидами, мшанками, в меньшей степени – кораллами и брахиоподами.

На крайнем востоке в восточной части Корякского нагорья выделены визейско-верхнепермские рифы в эвгеосинклинальной терригенно-вулканогенно-кремнистой формации. Более известны рифы Дальневосточного края. В Центрально-Сихотэ-Алинской зоне среди терригенных отложений изучены верхнепермские рифы мощностью до 200–250 м, построенные водорослями, сфинктозоа, гидроидными, кораллами; в них встречены также криноидеи, брахиоподы, мшанки, фораминиферы, пелециподы и др. На юго-восточных склонах хребта среди кремнисто-вулканогенно-терригенных формаций развиты рифы, возраст которых датируется как визейско-позднепермский. Они сложены водорослями, мшанками, кораллами.

Из приведенного обзора видно, что в истории Земли рифообразование было, по существу, непрерывным, но в некоторые эпохи его интенсивность заметно ослабевала: в позднем ордовике, в раннем карбоне (в особенности в платформенных морях). На примере хорошо изученных поздневизейских и серпуховских отложений Московской синеклизы (см. ниже раздел "Коралловые рифы" в нижнем карбоне Московской синеклизы в главе "Главнейшие строители палеозойских органогенных построек") показано, что в условиях открытого эпиконтинентального моря при обилии потенциальных рифостроителей (колониальных ругоз, хететид, известковых губок, водорослей) органогенные постройки не возникали. За рифовые образования здесь были приняты слоистые известняки небольшой мощности с многочисленными ругозами, хететидами и другим бентосом.

**БЕСКАРКАСНЫЕ РИФЫ В ПАЛЕЗОЕ РОССИИ
И СМЕЖНЫХ СТРАН**

Практически с самого начала изучения современных рифов была признана ведущая роль кораллов в их формировании, и сочетание "коралловые рифы" на многие годы стало обычным и при описании ископаемых органогенных сооружений. Позднее была показана роль в рифообразовании других колониальных животных, а также водорослей. Вместе с тем, появилось все больше примеров рифоподобных структур, в которых колониальные организмы-рифостроители практически отсутствовали. Их рифовая природа либо исключалась полностью (Шуйский, 1981), либо они выделялись как массивы особого рода (Королюк и др., 1975), либо описывались под другими названиями – иловые холмы, микритовые купола, постройки уолсортского типа, рифовые холмы и т.д. (Уилсон, 1980; James, 1983 и др.). Вероятно, все их можно объединить единым термином "бескаркасные". Достаточно широкое развитие подобных структур в разрезе фанерозоя (по крайней мере в палеозое и мезозое), образованных различными организмами в разных структурных и палеогеографических условиях, естественно определило и значительное разнообразие самих построек. На настоящей стадии изученности в палеозое можно выделить по крайней мере три типа таких построек: 1) сложенные кубковидными скелетными животными (археоциатами) при большой, а скорее, ведущей роли микробиальных образований; 2) сложенные онколитоподобными стяжениями; 3) собственно микритовые купола или иловые холмы.

Первый тип представлен нижне-среднекембрийскими археоциатово-водорослевыми постройками. Их распространенность дана в предыдущей главе; ниже будет дана их краткая характеристика. По типу это были биостромы, биогермные массивы, а местами и рифы, как одиночные, так и в виде асимметричных систем.

В основном их слагают цианобактериальные известняки разной степени доломитности (Кузнецов и др., 1981), на долю которых приходится порядка 50–60% всех встреченных типов пород, причем остатки цианей составляют от 30 до 80% площади шлифа и представлены ренальцисами, эпифитонами, макровеллами, хабаковиями, а также катаграфиями, онколитами, строматолитами. Археоциатовые известняки встречены не более, чем в 20–25% случаев, причем сами археоциаты занимают в породе относительно небольшой объем; главное же место занимают разрозненные кубки, располагающиеся обычно даже не в прижизненном положении. Пространство между кубками заполнено макровеллами, онколитами, катаграфиями и др. Таким образом, архео-

циаты не образовывали настоящего твердого каркаса, а скорее являлись субстратом, на котором предпочитали селиться цианобактерии. Последние же, в том числе и кустистые эпифитоны, из-за своих мелких размеров и хрупкости также не могли создавать каркас и были скорее закрепителями и улавливателями материала, а также его продуцентами. Преобладание организмов-цементаторов при резко подчиненной роли каркасообразователей, видимо, и обусловило специфику морфологии этих построек – значительные размеры по площади и очень пологие склоны, что определяет их уплощенную форму. Среди других распространенных пород – микро-тонкозернистые, иногда перекристаллизованные и доломитизированные известняки. Вообще, микритовые компоненты присутствуют во всех породах, в том числе биогенных, где их количество достаточно велико.

Судя по ассоциациям пород, среди которых развиты археоциатовоцианобактериальные постройки, последние формировались в мелководных морских бассейнах среднеокеанической, а нередко и несколько повышенной солености. В последнем случае количество археоциат сокращается, но возрастает роль цианей, что ведет к изменению самого типа построек по их мощности, степени морфологической выраженности и другим показателям.

Известные ныне постройки, созданные онколитовидными образованиями, приурочены к соленосно-карбонатным формациям или перекрываются ими. Собственно рифообразование связано с водоемами или, точнее, со среднеокеанической или несколько повышенной, но близкой к ней соленостью.

Третий тип бескаркасных рифов – микритовые, или иловые купола широко развиты во многих районах Земного шара. В России они наиболее подробно изучены в фамене Камско-Кинельской впадины Волго-Уральской нефтегазоносной области.

Размеры построек колеблются от десятков метров до нескольких километров в диаметре; форма их в плане округлая или овальная. Морфологически выделяются два типа. Первый – более или менее симметричные в поперечном сечении куполовидные или уплощенно линзовидные постройки. Они развиваются как в пределах относительного мелководья (тогда их мощности сравнительно невелики и составляют метры и первые десятки метров), так и в относительно глубоководных условиях, возвышаясь над дном на первые сотни метров. Второй тип построек – асимметричные образования, формирующиеся на склонах – перегибах от мелкого моря к глубокому. Во многих случаях отдельные купола сливаются вместе или разделяются мало-мощными отложениями иных фаций и тем самым образуют мощные (несколько сотен метров) и сравнительно сложно построенные сооружения. Первичные углы склонов отдельных куполов нередко достигают 30–50° или даже 60°. Не менее 60%, а часто и до 80% объема этих образований сложено микрозернистыми известняками. Микрозернистый материал представлен либо в виде однородной массы, либо чаще образует сгустки (пеллеты); кроме того обычны включения органогенного

детрита – веточек мшанок, остатков криноидей, а также более редких кораллов (одиночных, реже колониальных), гониатитов, наутилоидей, гастропод, двустворок, остракод, спикул губок, кальцисфер, фораминифер.

Наличие водорослей весьма различно. Дж. Уилсон (1980) как характерный признак отмечает их отсутствие, и то время как в рифах Волго-Уральской области "список породообразующих водорослей обширен и включает представителей синезеленых, зеленых, харовых и красных" (Шуйский, 1981, с. 57).

Текстуры известняков однородные, массивные, но часто неясно слоистые. Слоистость параллельная, полого-волнистая, иногда напоминающая строматолитовую. Очень характерным является наличие строматакиссов и полосчатое расположение микритовых и яснокристаллических разностей.

Для построек фамена-турне Камско-Кинельской впадины обычна вторичная доломитизация, иногда весьма интенсивная, вплоть до образования сплошных сахаровидных кавернозных доломитов (Кузнецов, 1969; Шуйский, 1981). Иловые холмы Волго-Уральской области формировались в обстановке мелкого моря среднеокеанической солености. Для многих, если не большинства таких построек, обоснованно предполагаются обстановки очень спокойной гидродинамики, связанные с относительно глубоководными условиями, часто в афотической зоне.

Все эти постройки имеют много общего с "настоящими" рифовыми образованиями (*sensu lato*) в общепринятом значении этого понятия. Это обособленные массивные карбонатные тела, образованные в результате жизнедеятельности организмов. В процессе формирования они в большинстве случаев возвышались над дном моря, и в ископаемом состоянии имеют мощность, превышающую мощность синхронных окружающих отложений (исключая частные случаи пластовых построек – биостромов). Другими словами, они полностью соответствуют основным критериям рифовых образований.

Среди "общерифовых" характеристик следует отметить однотипность морфологических, или, точнее, морфо-генетических типов построек. Среди них известны массивные пластовые образования – биостромы и биостромные массивы, холмовидные биогермы и биогермные массивы и, наконец, настоящие рифы-волноломы (*sensu stricto*) с обломочным шлейфом (археоциатовые рифы Алтае-Саянской области, иловые холмы Ирландии, Северной Англии и Камско-Кинельской впадины и др.). Вместе с тем, преобладают, видимо, сравнительно простые сооружения типа биогермов, биогермных массивов и относительно небольших рифов. По крайней мере, пока не описаны столь мощные и сложно дифференцированные в вертикальном разрезе и по площади сооружения, как коралловые (кораллово-водорослевые) образования мезозоя и кайнозоя.

Они аналогичны "настоящим" рифам по положению в фациальном профиле и соотношению с основными палеогеоморфологическими элементами бассейнов. Прежде всего, известны асимметричные рифовые

системы, расположенные на перегибах морского дна и разделяющие мелководные и относительно глубоководные отложения (нижнеленский и амгинский рифы Анабаро-Синской зоны Восточной Сибири, фаментурнейские образования бортов Камско-Кинельской впадины Восточно-Европейской платформы, верхнединантские постройки Северной Англии, цехштейновые рифы Тюрингии и Польско-Литовской впадины и многие другие). Многочисленны также одиночные относительно симметричные постройки, расположенные на мелководье в тылу асимметричных рифовых систем (Дулисьминская площадь Непско-Ботуобинской антеклизы Сибирской платформы) и более крупные – в относительно глубоководных бассейнах перед фронтом таких систем (Карача-Елга и Хилково в Камско-Кинельской впадине, рифы Солт-Хилл и Коплау Йоркшира и др.).

Самым общим и в то же время своеобразным свойством рассматриваемых рифов является отсутствие важнейших каркасообразователей – кораллов, строматопороидей и др. В ряде случаев они могут присутствовать, но в качестве жителей, а не активных рифостроителей, или их рифостроющая роль факультативна. В отдельных типах скелетные организмы присутствуют и даже определяют название построек, например, археоциатовые. Однако количественная, а главное, каркасообразующая роль их сравнительно невелика, и они скорее представляли собой локальные участки твердого дна, на котором поселялись основные строители – бактерии, цианеи и водоросли. Именно эти группы, особенно цианеи, являются, видимо, ведущими, хотя и весьма специфическими строителями подобных рифов.

Такой состав рифостроителей определяет и своеобразие наборов рифовых пород, где практически отсутствуют каркасные биогермные породы. В то же время принципиальное значение приобретают различные корковые и пленочные водорослевые и цианобактериальные образования, в том числе строматолиты. В большинстве случаев обилен, а иногда даже абсолютно преобладает микритовый карбонат, очень часты сгустковые пеллетовые структуры. Происхождение последних скорее всего также обусловлено микробиальной деятельностью. Для многих, если не большинства, рассматриваемых рифов характерны строматакисовые, глазковые, узорчатые текстуры, что объясняется обилием органического вещества, газообразные продукты разложения которого создавали полости. Специфика рифостроящих сообществ предопределяет преобладание биохомогенного механизма осаждения карбоната кальция, а само формирование выраженных в рельефе построек обусловлено преимущественно, если не исключительно, связыванием и закреплением осадка, его быстрой цементацией и литификацией.

Именно отсутствие колониальных каркасообразующих форм, или, точнее, отсутствие каркасных структур даже при наличии каркасных организмов, позволяет выделить эту группу под общим названием бескаркасных рифов, а термин "иловые холмы" сохранить за теми объектами, которые первоначально были описаны под этим названием,

т.е. за постройками фамена-раннего карбона и аналогичными им образованиям иного геологического возраста.

Условия образования бескаркасных рифов достаточно разнообразны. Во многих случаях они были приурочены к тиховодным обстановкам со слабой гидродинамической активностью, что нередко было связано со сравнительно большими глубинами, в том числе с афотической зоной (многие иловые холмы уолсортского типа). Вместе с тем, имеются и явно мелководные образования (онколитовые и археоциатовые рифы). По сравнению с каркасными рифами, бескаркасные более толерантны к изменению солености. Они формируются в морских бассейнах как среднеокеанической, так, часто, и несколько повышенной солености.

Интересно положение бескаркасных рифов в стратиграфическом разрезе, их соотношения с эволюцией и этапностью (циклическостью) рифообразования вообще. Можно считать установленным, что наряду с направленной эволюцией рифообразования отмечается определенная циклическость, этапность этого процесса. При этом бескаркасные постройки, особенно в относительно примитивной форме биостромов и биогермов, развиты по всему разрезу фанерозоя. В то же время намечаются определенные эпохи большего их развития, в том числе и более сложных форм – биогермных массивов и рифов (*sensu stricto*). Бескаркасное рифообразование, по-видимому, является начальной стадией крупных циклов рифообразования вообще и каркасного в частности. Так, кембрийские археоциатово-цианобактериальные образования знаменуют начало крупного палеозойского мегацикла. Еще более отчетливо это проявляется в мелких циклах. Бескаркасные постройки позднего ордовика предшествуют венлок-франскому этапу интенсивного рифообразования, где активными строителями выступали строматопоры и различные кораллы, иловые холмы фамена-турне ознаменовали начало позднепалеозойского водорослево-мшанкового каркасного рифообразования.

Можно отметить, что во многих случаях даже развитие отдельных рифов начинается с образования иловых холмов и других бескаркасных построек, а затем сменяется появлением каркасных образований (Краснов и др., 1986; Barss and oth., 1970). При этом относительно примитивные организмы создают и положительный рельеф, в том числе достигающий фотической зоны, и твердый субстрат, которые служат благоприятным биотопом для развития каркасных организмов и каркасного рифообразования. Другими словами, в развитии конкретных рифов функции бескаркасных построек заключаются лишь в создании благоприятной экологической ниши для каркасного рифообразования. В более же крупном временном интервале это явление приобретает общеприродное эволюционное значение.

Известные примеры онколитовых построек показывают, что они, скорее всего, завершают циклы рифообразования: нижнефаменские постройки Белоруссии знаменуют конец позднеордовикско-франского этапа, а верхнепермские – позднекаменноугольно-пермского.

По-видимому, каждый этап бескаркасного рифообразования является своего рода уникальным и тупиковым, т.к. каждая новая эпоха их формирования наступает после длительного перерыва и характеризуется своими типами и набором главных строителей. Так, совершенно обособлены и специфичны археоциатовые постройки раннего-среднего кембрия, иловые холмы фамена-визе. Может быть, некоторым исключением являются постройки, сложенные онколитоподобными образованиями, однако и в этом случае фаменские постройки преимущественно цианобактериевые, а в верхнепермских ценоз более разнообразны, и существенную роль играют мшанки.

ГЛАВНЕЙШИЕ СТРОИТЕЛИ ПАЛЕОЗОЙСКИХ ОРГАНОГЕННЫХ ПОСТРОЕК

В формировании палеозойских, как и современных, рифов принимали участие многие организмы, роль которых менялась в зависимости от местоположения (географический фактор), от условий обитания (экологический фактор) и от времени (хронологический фактор). Очень существенно, что рифостроители всегда играли не одну, а несколько ролей, что их деятельность была взаимосвязанной, как бы комплексной, единой, общей, взаимно помогающей и взаимно контролирующей. Строительство тех сложных рифовых сооружений, которые мы сейчас наблюдаем, явилось результатом именно такого единства. И.К. Королук и М.В. Михайлова (1986) среди рифостроителей выделили следующие группы: 1 – каркасостроители; 2 – цементаторы; 3 – улавливатели взвеси; 4 – поставщики детрита; 5 – деструкторы – эпибионты; 6 – пассивные хемогены – Х. Тьен (Tsien, 1994) весьма детально проанализировал эти вопросы на примере девонских органогенных построек Европы (прежде всего Бельгии) и пришел к выводу, что существуют следующие основные аспекты рифостроения, в соответствии с которыми разные группы рифостроителей выполняют разные функции, часто меняющиеся как в пространстве, так и во времени. **К а р к а с о с т р о е н и е** – важнейшая роль, которую играют организмы, слагающие твердую основу рифа (главные из них рассмотрены в этой главе). **К о н с о л и д а ц и я** – заполнение пустот и трещин в твердом рифовом основании и тем самым его скрепление. **"П е р е п л е т"** – покрытие тела рифа сверху и скрепление его отдельных блоков в единую прочную постройку. **С т р о и т е л ь с т в о э к р а н и р у ю щ и х п о в е р х н о с т е й и в о л н о л о м о в.** **С т а б и л и з а ц и я** – эту роль играют организмы, обычно плоские, покрывающие участки рифа и как бы содействующие его цементации, укреплению, предотвращая от размывания. **Б и о ц е м е н т а ц и я.** Кроме того, можно выделить еще три группы рифостроителей, роль которых не так заметна. Организмы (микроорганизмы), которые своей жизнедеятельностью способствуют накоплению на рифе карбоната кальция; организмы, которые своей жизнедеятельностью содействуют осадконакоплению; организмы, принимающие участие в рифостроении только совместно с представителями других групп животных или водорослей.

Рассмотрим теперь все главнейшие группы палеозойских рифостроителей и попытаемся в заключение выяснить их роль в сооружении органогенных построек, в том числе каркасных.

Известковые водоросли являются и всегда являлись неперменной составляющей различных форм мелководных органогенных построек.

На современных рифах основными строителями являются известковые красные водоросли. Они вырабатывают огромное количество карбоната кальция, но не менее выдающуюся роль в формировании каркаса рифа играют микроскопические водоросли, причем самой важной из них нужно признать одноклеточную динофлагеллату *Symbiodinium microadriaticum*, которая обитает внутри тканей рифостроящих кораллов и других животных. Значение этой водоросли в симбиозе с кораллами хорошо известно ("Биогеохимия...", 1983; Преображенский, 1986; Шепард, 1987). Для палеоальгологов наибольший интерес представляют известковые Rhodophyta, которые слагают основу рифового известняка и поселяются там, где бывает самый сильный прибой. Помимо них, на поверхности рифа встречаются необычные красные, зеленые и бурые водоросли, а также синезеленые, играющие важную роль в фиксации атмосферного азота. На современных рифах красные известковые водоросли могут обходиться небольшим количеством света благодаря высокой эффективности фотосинтеза и общей небольшой потребности в энергии, обусловленной медленным ростом. Усваивая неорганические вещества, они способствуют увеличению органической (первичной) продукции на рифе, образуя корку, закрепляют риф и превращают осадок в твердую породу, слагая гребни, образующиеся со стороны прибоя, препятствуют разрушению рифовой платформы. Это группа важнейших каркасостроителей.

По аналогии с вышесказанным, мы допускаем, что все известковые водоросли играли такую же роль в органогенных постройках прошлых времен. Общеизвестен факт весьма значительного участия их в создании простых и сложных органогенных сооружений, начиная с докембрия и в течение всего фанерозоя. В большинстве опубликованных работ только перечисляются видовые и родовые названия водорослей-рифостроителей и лишь в единичных публикациях специально обращается внимание на взаимосвязь между составом водорослей и типами органогенного сооружения, и в самых общих чертах изучалась динамика этого процесса во времени (Журавлева, Лучинина, 1977; Осадчая, Краснов, 1977). Во многих случаях обзор значения известковых водорослей в сооружении органогенных построек по литературным данным затруднен в связи с тем, что геологи часто заменяют обоснование биогермной природы водорослевых пород словами "водоросли-породообразователи" ("Ископаемые органогенные...", 1975).

Среди представителей различных типов известковых водорослей, обитающих в современных водоемах, обывательству известно лишь их незначительная часть; по-видимому, такое же явление было характерно и для обитателей древних бассейнов.

В палеозое известны известковые водоросли трех типов: синезеленые (цианобактерии), красные и зеленые. Именно они принимали активное участие в создании органогенных построек.

Способ обызвествления имел крайне важное значение для выживания и быстрого распространения водорослей, а также в конкуренции за места обитания.

Представители различных типов водорослей обызвествляются по-разному. У современных синезеленых водорослей осаждение карбоната кальция происходит между нитями и, таким образом, образуются карбонатные туфы с заключенными внутри них нитями и коками, сохраняющимися в ископаемом состоянии лишь в случае окремнения (Крылов, Орлеанский, 1988). В.А. Лучинина (1989) считает, что среди ископаемых синезеленых водорослей выделяется специфическая группа кальцибонт, не имеющая современных аналогов, у которых образование известковой оболочки происходило вокруг нитей клеток и др. При этом от водоросли сохранялся только внешний чехол, слепок, повторяющий форму нитей, без каких-либо следов клеточного строения.

У зеленых водорослей в ископаемом состоянии известны представители класса сифоновых, у которых обызвествлялась оболочка сифонов, периферические ответвления, утрикулы, спорангии, а также пространство между этими элементами. Наружные части слоевища минерализовались гораздо сильнее, чем внутренние (Шуйский, 1973).

Талломы красных водорослей обызвествлялись с внешней части слоевища полностью. Детали внутреннего строения сохранялись в ископаемом состоянии до мельчайших подробностей (Чувашов и др., 1987).

Характерная особенность известковых водорослей – способность создавать органогенные постройки самостоятельно, в то время как организмы животного происхождения для построения рифовых сооружений нуждались в водорослях – симбионтах.

Попытаемся проанализировать значение известковых водорослей в сооружении рифовых структур раннего фанерозоя.

Венд. Древнейшие органогенные постройки венда, сформированные *Renalcis* и *Korilophyton*, обнаружены на Сибирской платформе (р.р. Джанда, Лена, Сухариха, Котуй, Бол. Куонамка). Эти биогермы, образованные самими древними из известных известковых водорослей, имеют форму низких караваев (до 2–3 м в ширину, 10–15 см в высоту), часто бывают разрозненными, и лишь на р. Сухарихе фиксируется биогермный массив, хорошо выраженный по латерали. Появление новой формы сохранности водорослей с известковым чехлом совпадает со временем почти полного исчезновения строматолитовых построек, на смену которым приходят биогермы и биостромы, созданные цианобактериями.

Кембрий. Органогенные постройки кембрийского возраста на Сибирской платформе хорошо изучены большими коллективами авторов. Основными работами по этой тематике являются труды И.Т. Журавлевой (1972, 1979); И.Т. Журавлевой и др. (1979, 1982, 1983); В.Н. Киркинской и др. (1975); В.Е. Савицкого, В.А. Асташкина (1979); А.И. Варламова, В.М. Сундукова (1979); и др., в которых детально рассматривается экология населения и особенности истории развития раннекембрийского бассейна Сибирской платформы. Массовое распро-

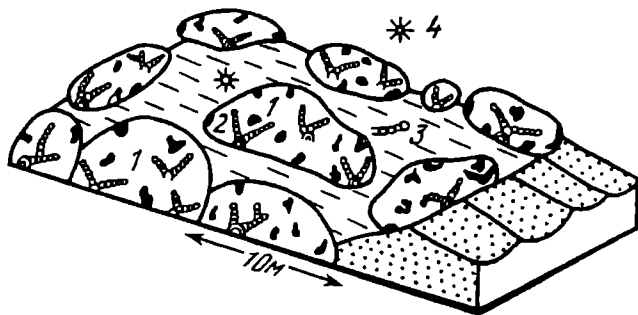


Рис. 2.1.1. Блок-диаграмма биогермов из основания томмотского яруса на р. Котуй напротив впадения в нее р. Котуйкан.

Биогермы сложены в основной массе *Renalcis polymorphus* Masl. (1), в некоторых частях наблюдаются столбики строматолитов (2). Анабаритиды *Cambrotubulus* (3) вели сессильный образ жизни. Акритархи (4) составляли планктон

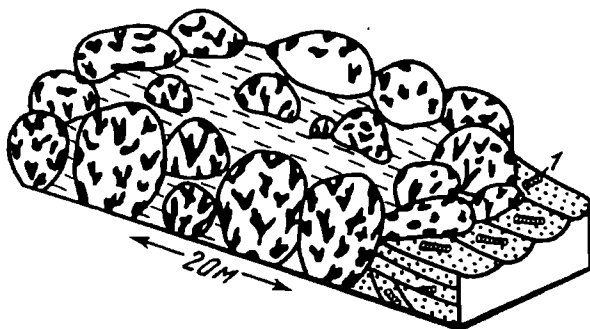


Рис. 2.1.2. Блок-диаграмма биогермов из томмотского яруса, корильская пачка на р. Котуй.

Биогермы сложены известковыми *Renalcis gelatinosus* Korde, *Korilophyton inopinatum* Vor., *Girvanella problematica* Nich. et Ether. В карманах между калиптрами обитали *Cambrotubulus* (1)

странение синезеленых водорослей совпадает с началом кембрийского периода; известно сложное органогенное сооружение – Сахайская полоса, протягивающаяся вдоль всей платформы. Она состоит из многочисленных разновидностей органогенных построек, основными строителями которых были либо только цианобактерии, либо кальцибионты в сообществе с археоциатами, а позднее – с губками (Журавлева, 1979). Ранее отмечалось, что Сахайская полоса была приурочена к эпиконтинентальному бассейну, лежащему в зоне тропического и субтропического климата (Писарчик и др., 1970; Жарков, 1970; Холодов, 1970; Журавлева, 1979; Журавлев, 1984; Rozanov, 1984).

В начале томмотского века органогенные постройки были представлены биогермами, образованными только кальцибионтами.

На севере Сибирской платформы (Анабарское поднятие) в разрезе на р. Котуйкан в отложениях, переходных от венда к кембрию, встре-

чены одни из самых древних биогермов палеозоя (рис. 2.1.1). Эти биогермы шириной 1,5–2 м, высотой 0,2 м состоят из калиптр, построенных известковыми водорослями *Renalcis polymorphus* и небольших (до 10–12 см) столбиков строматолитов (Журавлева и др., 1982; Лучинина, 1983). В этом же разрезе на 12 м выше залегает биогермный пласт (корилская пачка), встречающийся во всех разрезах указанного интервала времени на Анабарском поднятии. Биогермы сложены *Renalcis gelatinosus*, *Korilophyton inopinatum*, *Girvanella problematica*, *Gemma inclusa* (рис. 2.1.2).

Аналоги корилской пачки, но со значительно обедненным составом водорослей, отмечаются в разрезах р.р. Алдана и Лены. Так, в разрезе Улахан-Сулугур на р. Алдан в биогермах верхней части юдомской свиты найдены лишь *Renalcis gelatinosus*, а на р. Лене и в устье р. Быдьянгай в верхней части толбинской свиты – *Renalcis gelatinosus*, *Korilophyton inopinatum* (Журавлева и др., 1983; Лучинина, 1985). К атдабанскому ярусу в составе Сахаской органогенной полосы приурочена новая структура среди органогенных построек, названная И.Т. Журавлевой (1979) Атдабанским рифоидом. И.В. Николаевой, И.Т. Журавлевой и другими ("Нижний кембрий...", 1986) доказывается, что биогермный массив не играл роли главного седиментационного барьера, разделявшего кембрийский бассейн на две фациальные области: восточную – открытого моря и западную – лагунную. Роль главного седиментационного барьера отводится области, расположенной далеко к западу от биогермного массива, занятой бессолевыми отложениями (строматолитовыми и микрофитолитовыми доломитами). Поэтому седиментационный барьер не рассматривается авторами как барьерный риф.

Отличие рифоида от рифа заключается в значительно меньшей скорости накопления слагающего материала и в отсутствии ясно выраженного рифового склона в сторону открытого моря, а также в ином положении волноприбойной полосы (Журавлева, Мягкова, 1979; "Нижний кембрий...", 1986; Бородаевская, Журавлева, 1988). Основные строители рифоида – цианобактерии в меньшей степени – археоциаты. Атдабанско-ботомское время во всем мире характеризовалось самым большим разнообразием родового и видового состава кальцибионт в органогенных постройках, которое больше никогда не отмечалось в истории Земли. В биогермообразовании в роли строителей выступали представители родов *Epiphyton?*, *Renalcis*, *Chabakovia*, *Bija*, *Angulocellularia*, *Girvanella*, *Razumovskia*, *Botomaella* (Журавлева, Лучинина, 1977).

В конце атдабанского и ботомского веков были распространены многочисленные тафостромы, образованные "трубчатыми" *Proaulopora*, *Sabtiifloria*, *Batenevia*. Вероятно, аналогичными Атдабанскому рифоиду структурами были Южно-Лабрадорский "риф" в Канаде, образованный *Renalcis* и археоциатами (James, Kobluk, 1978); атдабанско-ботомские биогермные массивы Урала, Средней Азии, Саяно-Алтайской области, Тувы, Монголии с таким же разнообразным водорослевым составом, как и на Сибирской платформе (Задорожная и др., 1973; Лучинина, 1975; "Стратиграфия...", 1979; "Граница докембрия...", 1982).

Биогермы этого же возраста описаны в Австралии (Hill, 1964). Они образованы Epihyton, Girvanella и археоциатами. М.Д. Бразье (Brasier, 1976) дополняет этот список Renalcis jacuticus из известняков Wilkawillina в Южной Австралии. Водорослево-археоциатовые биогермы с Epihyton – Renalcis отмечены в нижнем кембрии Марокко, Испании, Франции, Италии, Антарктиды (Debrenne, 1959; 1964; Rees and oth., 1985).

М.В. Степанова (1979), исследуя известковые водоросли в органогенных постройках среднего кембрия по р. Амге в амгинской, дерескинской и танхайской свитах, а также по р. Алдану в нельгакинской свите, пришла к выводу, что основными строителями органогенных структур в среднем кембрии являлись Renalcis, Epihyton и Girvanella.

Небольшие биогермы карбонатно-терригенно-вулканогенной толщи, датируемой верхним кембрием, в Туркестанском хр. образованы сообществом известковых водорослей, свидетельствующим о новом этапе в эволюции органогенных построек. В этих биогермах основными строителями были красные водоросли рода Solenopora и представители кальцибионт Ortonella и лишь затем Epihyton.

Таким образом, прослеживая роль синезеленых водорослей в сооружении кембрийских биогермов, можно заключить, что до появления прикрепленных вертикально ориентированных Epihyton органогенные постройки были небольшой мощности. Их высота стала быстро возрастать параллельно с формированием устойчивого сообщества Renalcis – Epihyton, характеризующегося высоким коэффициентом общности видов и низким индексом видового разнообразия, что подтверждается многочисленными примерами. Это сообщество просуществовало вплоть до конца девонского периода, но уже после среднего кембрия не играло ведущей роли (Лучинина, 1983).

С момента возникновения археоциат (ранний кембрий) устойчивая экосистема археоциат и кальцибионт распространилась очень широко, что проявилось прежде всего в органогенных структурах, хотя в нижнем кембрии часто встречаются и чисто водорослевые постройки (Лучинина, 1975). В результате почти полного исчезновения археоциат на рубеже раннего и среднего кембрия цианобактерии преобладали в течение всего среднего и позднего кембрия. В позднем кембрии и размеры органогенных построек значительно сократились.

Средний кембрий был временем максимального расцвета кальцибионт, в том числе и по степени морфологического и систематического разнообразия (Лучинина, Степанова, 1983). Лишь в конце позднего кембрия, появились первые представители известковых водорослей, у которых слоевище обызвествлялось внутриклеточно, красные и зеленые, которые вырабатывали карбонат кальция в процессе метаболизма внутри себя.

Можно также предположить наличие симбиоза археоциат с одноклеточными цианобактериями, подобного тому, который существует сейчас между кораллами и динофлагеллятой Symbiodinium; в шлифах вокруг археоциат, внутри их кубков, часто можно видеть мелкие карбонатно-органогенные образования, пока никем не изученные.

Ордовик. Несмотря на широкое распространение, роль водорослей в сооружении органогенных построек в ордовике выяснена недостаточно.

Л.Г. Воронова (1980) в отложениях верхнего кембрия – нижнего ордовика хр. Малого Каратау (Киргизия) описала небольшие органогенные постройки, образованные Epiphyton, Renalcis и Girvanella. Эти биогермы являются унаследованными от кембрия, чем и объясняется столь необычное для ордовика присутствие в них Epiphyton.

Наиболее детально изучены известковые водоросли среднего и позднего ордовика Восточного Казахстана (Гниловская, 1972) и водоросли Андеркенской биогермной гряды в Казахстане (Никитин и др., 1974), которые, независимо от форм и размеров постройки, представлены Girvanella и красными водорослями – Contexta binata. В качестве рифолюбов присутствовали кальцибионты Renalcis minor, Proaulopora curta, зеленые водоросли – Mastopora reticulata, Cyclocrinites nikitini, Apidium parvulum, Vermiporella ex gr. soluta, V.ex. gr. acerosa, Palaeoporella ex. gr. recta и красные – Moniliporella.

Первыми, как правило, расселялись зеленые сферические водоросли, но, будучи разрозненными, они еще не создавали построек. Обладая значительной массой, они могли оставаться на месте даже при сильной подвижности воды. Кальцибионты поселялись на поверхностях крупных зеленых водорослей, образовывали сначала отдельные дерновины, а затем сплошную войлокоподобную массу. Хорошо известен крупный криноидно-кораллово-водорослевый биогерм Вазалемма в Северной Эстонии (Соколов, 1951).

На Северо-Востоке России (р. Колыма) из марьинской толщи (нижний-средний ордовик) определены Proaulopora rarissima, Ortonella furcata, Girvanella problematica, Hedstroemia nidarosiense, Rothpletzella sp., а в Момском хребте в минуткинской толще (средний ордовик) – Girvanella problematica, Ortonella furcata, Hedstroemia nidarosiense (Булгакова, 1986).

В Южной Оклахоме водоросли Girvanella, Epiphyton, Renalcis совместно с губками и проблематическими кишечнополостными создавали органогенные постройки в раннем ордовике (Toomey & Ham, 1967; Toomey, 1969; Riding & Toomey, 1972; Toomey & Nitecki, 1979). В позднем ордовике Hedstroemia и зеленые водоросли Vermiporella, а также кораллы скрепляются в единое тело биогерма с помощью Girvanella problematica (Home & Johnson, 1970).

Силур. Области распространения силурийских органогенных построек ограничены и явно ощущается недостаток информации о роли известковых водорослей в их образовании. Силурийские органогенные постройки наиболее изучены в Прибалтике. Они имеют линзовидную форму до 100 м протяженностью и небольшие мощности (2–15 м). На фоне строматопороидей известковые водоросли играют второстепенную роль и представлены красными Solenopora, Parachaetetes и разнообразными Girvanella, Rothpletzella, Hedstroemia, Garwoodia, Bevocastria, Visheraiia, Halysis, Ortonella (Эйнасто, Радионова, 1988).

Небольшие строматопоровые биостромы венлока на о-ве Готланд

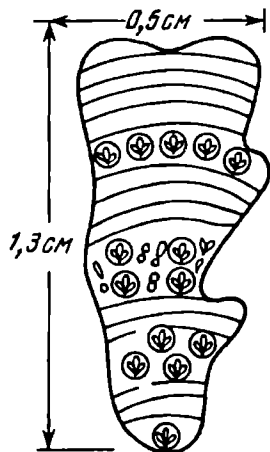


Рис. 2.1.3. Схематическое изображение калиптры, образованной *Hedstroemia halimedoidea* Rothpl

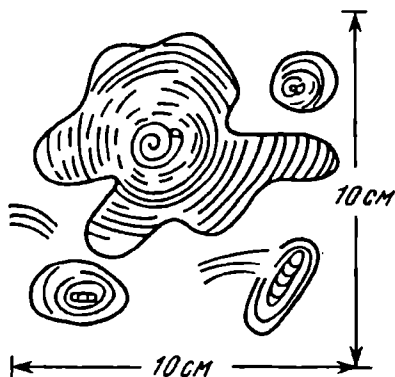


Рис. 2.1.4. Обрастания *Hedstroemia halimedoidea* Rothpl. вокруг раковин гастропод, наутилоидей, криноидей

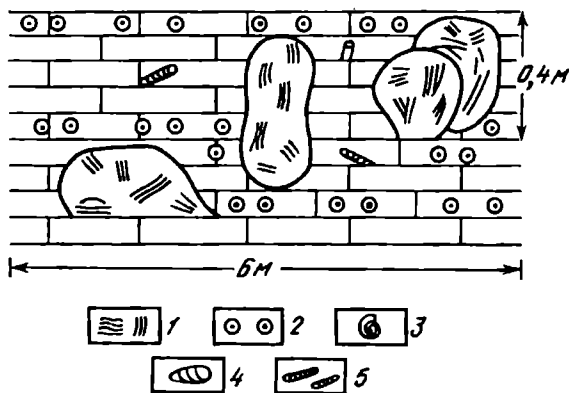


Рис. 2.1.5. Небольшие биогермы, образованные *Hedstroemia halimedoidea* Rothpl. среди микрофитолитовых известняков.

Объяснения к рисункам:

1 - водорослевые слоевища; 2 - микрофитолиты; 3 - гастроподы; 4 - наутилондеи; 5 - криноидеи

расположены вдоль мелководных зон, окаймляющих Балтийский щит. Как указывают Р. Райдинг и Уоттс (Riding & Watts, 1981), они облекаются известковыми корками, образованными *Solenopora* и *Hedstroemia*, составляющими 30–65% породы. Сопутствующими организмами являются мшанки и *Rothpletzella*.

На Урале в венлоке и лудлове Б.И. Чувашов и В.П. Шуйский (1988) выделяют крупную эпоху рифообразования, характерную для Западного Урала, Петропавловской зоны Тагильского антиклинория, Багарякско-Тогузакской зоны Восточно-Уральского синклинория. Основными строителями биогермных массивов являются *Girvanella problematica*, *G. conferta*, *G. ducii*, *Rothpletzella gotlandica*, *R. munthei*, *Renalcis*

Рис. 2.1.6. Фрагмент разреза силурийских отложений в бассейне р. Омнутах (Норильский район).

1 – строматолитоподобные биогермы с *Hedstroemia halimedoidea* Rothpl.; 2 – коралло-строматопоро-водорослевые биогермы; 3 – водорослевые структуры облекаяния вокруг обломков фауны

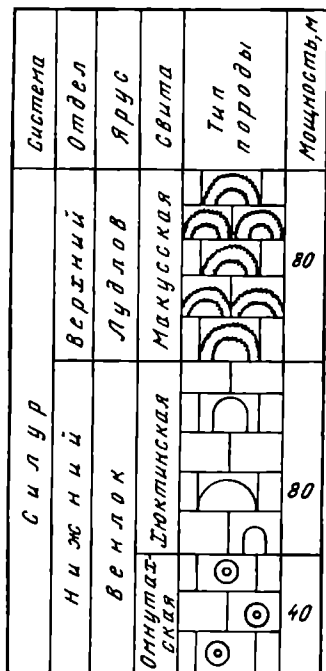
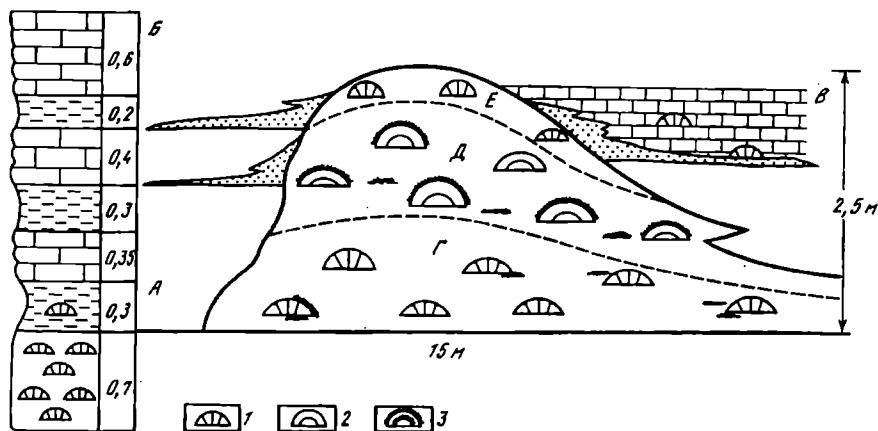


Рис. 2.1.7. Фрагмент разреза с биогермом хюктинской свиты (венлок) в басс. р. Омнутах

1 – табуляты; 2 – строматопороиды; 3 – известковые водоросли



ex.gr. *granosus*, *Visheraia flabellata*, *Halysis moniliformis*, *Orthonella aequalis*, *Hedstroemia halimedoidea*, *Garwoodia gregoria*, редкие представители рода *Eriphyton*, а также некоторые красные и зеленые водоросли, имеющие второстепенное значение.

Заслуживает внимания сравнительно большое количество видов рода *Eriphyton* (четыре) в биогермах верхней части пржидольского яруса Северного Урала, которые ассоциируют с афросальпингидами. Здесь

установлены также *Girvanella*, *Rothpletzella* и *Solenopora*. Остатков зеленых водорослей очень мало.

В небольших органогенных постройках в силуре Подолии А.А. Ищенко (1985) указывает водоросли-каркасообразователи *Ortopella*, *Hedstroemia*, *Garwoodia*, *Visheraia*, в меньшей степени красные *Solenopora* и сифоновые *Sokolella*. В качестве цементаторов она выделяет *Girvanella*, *Bevocastria*, *Rothpletzella*, *Flabellia*, а из зеленых водорослей – *Wetheredella*. Известковые водоросли в органогенных постройках Сибирской платформы в силуре отличаются крайне бедным систематическим составом. Н.Н. Предтеченский (1984) указывает, что на Сибирской платформе от лландовери к пржидолу площади открытого шельфа сокращаются, а лагунных и прибрежных зон – увеличиваются. Особенно ясно это наблюдается на р. Кулинной (приток р. Подкаменная Тунгуска), где в кочумдекской свите (лландовери) органогенные постройки представлены водорослевыми калиптрами, мелкими биогермами, желваками, образованными путем обволакивания водорослями каких-либо фаунистических остатков, чаще всего обломков брахиопод или гастропод. Площади распространения этих примитивных построек не прослеживаются на большие расстояния. Наибольшая калиптра, изображенная на рис. 2.1.3, имеет высоту 1,3 см, ширину 0,5 см и состоит из чередования слоев, образованных *Hedstroemia halimedoidea*, за счет которых постройка росла вверх, и стелющихся водорослей, вероятно *Girvanella* sp.; их определение затруднено в связи с плохой сохранностью. Вертикальная форма калиптры и ее слоистое строение имеет внешнее сходство со строматолитами. Дальше калиптры не развивалась, что, по-видимому, свидетельствует о высокой степени волнения воды, характерной для прибрежных районов, относящихся к зоне прибоя (Шопф, 1982). Подтверждением этого являются также многочисленные незакрепленные водорослевые обрастания вокруг раковин гастропод, криноидей и т.п., образованные теми же *Hedstroemia halimedoidea*, а также наличие микрофитолитов (рис. 2.1.4). Калиптр, прикрепленных к субстрату, встречается меньше, чем свободно лежащих на дне обрастаний. Подвижная обстановка в мелководном бассейне не способствовала развитию калиптр и перерастанию их в биогермы и биостромы. Иногда желваков с *H. halimedoidea* в слое встречается так много, что они являются доминирующими в биоте этого уровня среди брахиопод, гастропод, криноидей (рис. 2.1.5). По-видимому, здесь в течение всего лландоверийского века существовали условия эвфотической зоны неглубоких вод, располагавшейся ненамного выше базиса действия волн, которое сказывалось на невозможности закрепления субстрата и препятствовало массовому распространению водорослей.

Несколько иная картина наблюдается в разрезах р. Омнутах (Норильский район) (рис. 2.1.6). Систематический состав водорослей здесь также бедный, но разнообразие форм органогенных построек несравненно шире. Первые биогермы венлока представлены в омнутахской свите небольшими корковыми нарастаниями, образованными *H. halimedoidea*. Площадь распространения этих корок до 0,30 м; выше встре-

чаются крупные до 1,5 см в поперечнике концентрические желваки (микрофитоциты), в центре которых располагаются раковины брахиопод, обрастаемые *Girvanella* sp.; иногда в центре желвака наблюдается *Hedstroemia halimedoidea*, а вокруг все та же *Girvanella* sp. Из вмещающих пород определена *Rothpletzella gotlandica*, встречающаяся в обрывах.

Большой интерес представляет крупный одиночный табулято-строматопоройдно-водорослевый биогерм в хюктинской свите (рис. 2.1.7). Основание биогерма сложено колониями корковидных табулят, далее идет строматопоройдная часть биогерма; на поверхности строматопоройд наблюдаются обрастания известковых водорослей – *Ortonella aequalis*. Заканчивается биогерм табулятами, сплошь обросшими "войлоком" из *Solenopora concentrica* (Лучинина, 1986б).

Девон. В настоящее время известковые водоросли в девонских органогенных постройках наиболее детально изучены на Урале В.П. Шуйским (1973), Б.И. Чувашовым, В.П. Шуйским (1988) и др. В раннем девоне Среднего Урала в биогенных линзах, желваках и онколитах породообразующими были *Ortonella arctica*, *Renalcis devonicus* и *Girvanella*.

Рифовые массивы Урала в значительной степени образованы *Renalcis*, *Girvanella*, *Rothpletzella*, *Epiphyton*. Подчиненное значение имеют *Solenopora* и сифоновые. Мелкие *Epiphyton* тесно ассоциируют с *Renalcis ex.gr.devonicus* и проблематичными организмами (Coelenterata?). С начала раннего девона начинают быстро развиваться новые филетические линии красных и зеленых водорослей на фоне консервативных кальцибионт. В рифовых водорослевых биоценозах уже преобладают зеленые сифоновые водоросли семейства *Lanciculaceae*.

В среднем девоне на западном склоне Урала и в Приуралье распространены кораллово-строматопоровые биогермы и биостромы с *Girvanella*, *Rothpletzella* и *Solenopora*. Органогенные постройки Тагильского прогиба имеют мощности свыше 100 м и состоят из сифоновых водорослей.

Верхнедевонские водорослевые известняки восточного склона Урала образованы *Girvanella problematica*, *Rothpletzella*, *Renalcis*, *Epiphyton*, *Chabakovia*, зелеными *Wetheredella* и красными *Solenopora*. Они встречаются вместе с рецептакулитами. Сифоновые водоросли выступали в качестве рифолюбоб.

В Западной Сибири (по материалам скважин) в среднем и верхнем девоне обнаружены биогермные ассоциации водорослей *Epiphyton*, *Renalcis*, *Chabakovia* (Чувашов и др., 1985). Небольшие калиптры образованы *Rothpletzella devonica* и *Girvanella* sp. Наряду с кальцибионтами в органогенных постройках встречаются *Solenopora*.

В среднем девоне (мамонтовский горизонт) Салаира в Малосалаиркинском карьере на северной окраине г. Гурьевска по нашим материалам и по материалам Н.М. Мирецкой (1988) установлено, что в образовании сложной органогенной структуры рифового типа, наряду со строматопоройдеями, криноидеями, табулятами и зелеными водорос-

лями *Litanaia*, в роли цементаторов выступали *Rothpletzella*, *Girvanella* и *Renalcis*.

Из пограничных отложений нижнего и среднего девона в рифогенном массиве в горах Ханбандытау (Средний Тянь-Шань) О.И. Берченко (1986) указывает *Rothpletzella*, *Renalcis*, *Girvanella*, которые вместе с зелеными и красными водорослями участвовали в образовании биогермов, где основными каркасостроителями были строматопороидеи.

Е.В. Маунтджой и Р. Райдинг (Mountjoy, Riding, 1981) исследовали девонские биогермы рифового комплекса Древняя Стена в штате Альберта (Канада) и установили, что это были небольшие органогенные постройки (4 × 23 м) образованные в основном строматопороидеями и *Renalcis*, а также, *Eriphyton* и *Girvanella*. Изредка в них встречаются фрагменты строматопороидей, покрытые *Rothpletzella*.

Дж.Л. Рэй (Wray, 1967) для верхнего девона бассейна Каннинг (Западная Австралия) считает основными компонентами органогенных построек красные водоросли *Solenopora*, *Parachaetetes*, *Ortonella*, *Girvanella*, *Eriphyton*, *Renalcis*, зеленые водоросли – *Litanaia*, *Vermiporella*. Другими каркасостроителями являются рецептакулиты, губки, кораллы, строматопороидеи.

Карбон. На каменноугольный период приходится расцвет зеленых и многообразии красных водорослей (Чувашов и др., 1987).

О.И. Берченко (1981) отмечает, что органогенные постройки в карбоне Донбасса сложены различными зелеными водорослями совместно со строматопороидеями, фораминиферами и *Girvanella*, тогда как *Ortonella*, образовывали небольшие желваки.

На Урале и в Приуралье небольшие органогенные постройки карбона образованы разнообразными зелеными водорослями, в меньшей степени красными, иногда встречаются *Renalcis*, *Rectangulina*, *Chabakovia*, *Bevocastria*, *Hedstroemia*. Характерной чертой этого интервала времени является появление и массовое распространение *Tubiphytes*, которые начинают активно участвовать в создании биогермов, иногда без других организмов (Чувашов, Шуйский, 1988; Богуш и др., 1989).

В Сибири прослеживается та же картина подчиненного значения кальцибионт в сооружении органогенных построек на фоне зеленых и, реже, красных водорослей. По сравнению с Уралом, разнообразие сильно сокращается. Так, в нижнем карбоне Момского хребта (бассейн р. Омчикчан) из момской и зырянской свиты нами определены только виды *Girvanella* (*G. wetheredii*, *G. problematica*, *G. staminea*, *G. kasakiensis*). В Западной Сибири в Ельцовском синклинии (р. Алеус) в верхней части чингисских слоев встречаются *Girvanella* sp., *G. wetheredii*, *G. staminea*, *Rothpletzella marcida*. В Кемеровском районе в известняках тонкинской толщи отмечены *Hedstroemia crimbosa*, *Subtifloria latissima*, *Girvanella kasakiensis*. На Рудном Алтае в бухтарминской свите обнаружены единичные *Girvanella kasakiensis*, *G. problematica* (Богуш, Иванова, Лучинина, 1989).

Пермь. Как отмечают Б.И. Чувашов и В.П. Шуйский (1988), водорослевые комплексы карбона и перми слабо отличаются между собой.

Органогенные постройки пермского периода лучше всего изучены на Урале (Чувашов, 1974, 1980; Кулик и др., 1978; Королук, 1985). Ведущими организмами в рифовых фациях были мшанки, зеленые водоросли и кальцибионты Tubiphytes, которые могли образовывать биогермы и в одиночку, а рифолюбями – кораллы и гидроидные.

Уникальные рифовые сооружения сохранились в Приуралье в шиханах Шахтау, Тратау и Юрактау, в районах нефтяных и газовых месторождений Башкирии. Особенно детально И.К. Королук (1985) и ее сотрудниками изучен шихан Шахтау, типичный рифовый массив среди нижнепермских нефтеносных рифов. И.К. Королук указывает, что водоросли имели очень большое значение в формировании массива, несмотря на их мелкие (миллиметровые, реже сантиметровые) размеры. Среди каркасообразующих водорослей главная роль принадлежит Tubiphytes, представители которого образуют ажурный каркас, внутри которого поселяются другие организмы и накапливаются тонкозернистые осадки. Несмотря на микроскопические размеры, Tubiphytes создавали мощные постройки, свидетельствующие о большой скорости роста этих кальцибионт. Заросли тубифитесов были бедны сопутствующей фауной. Среди них жили прикрепленные, свободноплавающие, реже сидячие фораминиферы, небольшое количество брахиопод, остракод, мшанок; кораллы практически отсутствовали. Характер этих зарослей свидетельствует о спокойной гидродинамической обстановке на глубинах, ограниченных зоной фотосинтеза. Кроме тубифитесов, каркасостроителями выступали крупные сифонии и соленопоры, но в значительно меньшей степени. Среди поставщиков детрита И.К. Королук указывает зеленые (кодиевые и дазикладиевые) водоросли, которые обитали на мелководных участках под защитой рифовых гребней. Их роль в накоплении массы осадков в массиве невелика. К цементаторам рифа принадлежали Girvanella, Rothpletzella, Garwoodia, Ortonella.

В Северной Америке повсеместно в отложениях нижней перми Tubiphytes вместе с фораминиферами образует органогенные постройки (Уилсон, 1980).

Этапы развития водорослей раннего фанерозоя

Анализ распространения водорослей в органогенных постройках от венда до конца палеозоя позволяет выделить несколько этапов их развития, определить их роль как каркасостроителей и цементаторов.

Венд–кембрий. Органогенные постройки этого этапа представлены калиптрами, биостромами, биогермами, биогермными массивами, достигающими в кембрии значительных мощностей. Постройки фиксируются на платформах и в примыкающих к ним геосинклинальных областях (например, на Сибирской платформе – в саяно-алтайской области, в Монголии). Проследивая общий ход развития органогенных сооружений во времени, можно отметить, что расцвет биогермообразования произошел в раннекембрийскую эпоху (атдабанско-ботомский век), когда возникли массовые постройки на всех древних платформах и их обрам-

лениях. Основу большинства построек создавали Epiphyton, Renalcis, Bija, Botomaella и др., которым сопутствовали цементаторы Girvanella, Razumovskia. Строители рифов и цементаторы представлены значительным числом родов и видов в каждой постройке. В качестве детритообразователей можно указать Proaulopora, Subtifloria, Batenevia. Ассоциация Epiphyton – Renalcis оказалась весьма устойчивой во времени и не раз будет возникать в качестве основного элемента в созидании органогенных структур.

Заметное угасание биогермообразования отмечается в позднем кембрии, что выражается в уменьшении как размера построек (Сибирская, Северо-Американская платформы), так и роли кальцибионт в биогермообразовании.

Ордовик–силур. Ордовикские органогенные постройки распространены и на платформах, и в геосинклинальных областях (на Восточно-Европейской платформе, на Сибирской платформе, в Казахстане и др.). Увеличились размеры биогермных массивов до первых сотен метров. В начале этапа органогенные постройки имели некоторое сходство с постройками кембрия, но отличались большим разнообразием слагающих их организмов животного происхождения. Среди каркасостроителей – помимо унаследованной ассоциации Epiphyton – Renalcis, выделяются Ortonella и Hedstroemia. Основными цементаторами повсеместно являлись Girvanella и Rothpletzella, детритообразователями – Proaulopora и Girvanella. Широко известны строматолитоподобные биогермы, образованные только либо Ortonella, либо Hedstroemia.

Характерной чертой этого этапа явилось быстрое распространение красных известковых водорослей, главным образом Solenopora, участвующих в каркасостроении в биогермах совместно с кишечнополостными.

Позднепалеозойский этап. Девонские рифы достигают мощностей тысячи и более метров, известны они в геосинклинальных областях и на платформах как в области карбонатакопления, так и среди мощных терригенных и вулканогенных толщ. Рифогенные фации этого этапа описаны повсеместно: на Восточно-Европейской платформе, Кавказе, Урале, в Средней Азии, на Сибирской платформе, Саяно-Алтайской области, на Колыме, на Западно-Европейской платформе, в Великобритании, на Северо-Американской, Австралийской платформах и т.д.

Вполне естественно, что при такой большой продолжительности стадии и разнообразии условий роста органогенных построек в различных участках Земли имеются черты сходства и различия в их образовании. Среди каркасостроителей преобладали строматопороидеи (девон), мшанки, фораминиферы и известковые красные и зеленые водоросли. Кальцибионты явно уступали свое доминирующее положение, хотя и продолжали принимать участие в рифостроении.

В девоне в последний раз ассоциация Epiphyton – Renalcis сыграла существенную роль в биогермообразовании. Помимо нее, каркасостроителями были Ortonella, а в девоне и карбоне – Hedstroemia и, как всегда, Girvanella.

На этом этапе быстро распространились по всему миру в качестве каркасостроителей Tubiphytes, которые, благодаря быстрому росту, доминировали в мощных сооружениях, часто с минимальным количеством других организмов или без них. Цементаторами выступали в девоне *Rothpletzella* и *Girvanella*. Детрит образовывали в основном зеленые водоросли; среди цианобактерий можно указать лишь сравнительно редких в девоне *Tubophyllum*, *Belaya*, а в карбоне – *Bevocastria* и *Rectangulina*.

Подводя итоги, можно сделать следующие выводы. Синезеленые водоросли являлись главной составляющей в органогенных постройках раннего палеозоя вплоть до начала девона, с которым связано постепенное широкое распространение красных известковых водорослей, наряду с зелеными вытеснивших значительную часть кальцибионт. Последние, за исключением Tubiphytes, обладали небольшой скоростью роста по сравнению с красными водорослями, что, по-видимому, связано и с разными способами обызвествления таллома (слоевища). Обызвествляясь постепенно, внутриклеточно, от периферии к центру Rhodophyta продолжали разрастаться вверх и в стороны быстрее. Кроме того, как неоднократно указывалось выше, Rhodophyta могли существовать на значительных глубинах, и эта особенность давала им много преимуществ. Поэтому в раннем палеозое органогенные постройки формировались на небольших глубинах и не доходили до стадии рифа. Они всегда находились ниже базиса действия волн, и вокруг них нет грубо-обломочных известняков. Образование органогенных массивов больших мощностей в геосинклинальных областях по сравнению с платформенными (Восточный Саян и т.д.) связано с тектоническими условиями, а точнее с прогибанием дна бассейна и длительностью процесса образования органогенных построек.

Начиная с девонского периода, цианобактерии продолжали создавать биогермы и биогермные массивы; они являлись активными строителями и рифовых систем, но в этом явно уступали красным и зеленым известковым водорослям. Девонский период явился рубежом резкого сокращения синезеленых водорослей вообще и, начиная с этого периода, они резко пошли на убыль.

ГУБКИ

Наше представление о губках, современных, и ископаемых, сильно изменилось за последние десятилетия. Было показано, что строматопороидеи, сфинктозоа, афросальпингиды, правильные и неправильные археоциаты являются губками и, более того, объединениями искусственными. Предположение же о том, что и все табуляты относятся к губкам (Kazmierczak, 1991), не было достаточно обосновано: образования, истолкованные как спикулы, оказались следами сверлящих водорослей или бактерий (Wood and oth., 1990).

Изменившееся понимание системы губок вызвало переоценку значения различных типов животных в истории рифостроения. Если ранее

губки почти не принимались во внимание как рифостроители (Rigby, 1971), то теперь пришло понимание их существенного значения в создании рифов (Vacelet, 1983).

Однако губки занимают в рифовой экосистеме различные ниши и, соответственно, играют разные роли в рифостроении. Строение скелета позволяет довольно точно определить такую роль у губок из ископаемых сообществ. Представители типа губок не имеют отчетливо выраженной индивидуальности (Колтун, 1988). Поэтому для выяснения экологии ископаемых губок важным представляется понятие модульности. Модульными являются организмы, состоящие из морфологически, топографически или функционально идентичных компонентов (модулей), которые способны функционировать как самостоятельные особи. Колониальность представляет собой частный случай модульности, когда все модули, составляющие организм, связаны единым метаболизмом.

Строматопороидеи, сфинктозоа, правильные и неправильные археоциаты, литистиды, не будучи естественными таксонами, составляют реальные экологические группы, которые различаются по уровню модульности. Строматопороидеи являются массивными многомодульными формами и способны создавать каркасные постройки. Археоциаты, сфинктозоа и спикульные губки относятся к одиночным и маломодульным (ветвистым, однорядным цепочечным) формам. Их роль в образовании рифов была существенно иная, о чем речь пойдет ниже. Следует оговориться, что термин "риф" используется здесь в широком смысле, включая любые постройки с топографическим рельефом.

Уже в раннекембрийскую эпоху и даже в венде (Brasier et al., 1997) существовали шестилучевые, известковые, разнолучевые и обыкновенные губки. Близкими родственниками последних были обызвествленные бесспикульные археоциаты (Debrenne & Zhuravlev, 1994). Многие проблематичные организмы, известные нам только по разрозненным спикулам и иногда – целым скелетам (радиоциаты), могли быть губками. В течение раннего кембрия только радиоциаты и археоциаты имели отношение к рифообразованию, однако роль последних как рифостроителей была несколько преувеличена. Археоциаты вошли в рифовую экосистему с самого своего появления, но не смогли заметно преобразовать ее по сравнению с докембрийской, преимущественно бактериальной, рифовой экосистемой. Вопреки сложившемуся мнению о конце кембрийского рифостроения вместе с исчезновением археоциат (Stanley, 1992; Corpe, 1994), самые крупные кембрийские постройки известны из среднего кембрия (Асташкин и др., 1984; и др.). Именно среднекембрийские рифы, образованные исключительно обызвествленными проблематичными цианобактериями, могут рассматриваться в качестве настоящих каркасных рифов. Р. Райдинг (Riding, 1991), исходя из их дендритовой текстуры, предложил выделять их в особую категорию дендролитов, по аналогии с полосчатыми строматолитами и пятнистыми тромболитами.

Археоциаты разделяются на шесть отрядов (Monocyathida, Ajacicyathida, Capsulocyathida, Kazachstanicyathida, Tabulacyathida и Archae-



Рис. 2.2.1. Бафлстоун, образованный лежащими кубками археоциат, в основном одиночными айацициатидами *Nochoroicyathus mirabilis* Zhuravleva; полости под кубками служили для поселений криптовых обызвествленных бактерий *Renalcis pectunculus* Korde; в центре обе особи *N. mirabilis*, между которыми наблюдается реакция взаимного отторжения; нижний кембрий, томмотский ярус, Сибирская платформа, среднее течение р. Лены, шлиф MNHN 810039, $\times 1,5$ (слева)

Рис. 2.2.2. Бафлстоун, образованный маломодульными археоциатидами *Cambrocyathellus proximus* (Fonin); нижний кембрий, томмотский ярус, Сибирская платформа, среднее течение р. Лены, шлиф NTGS 810053, $\times 2$ (справа)

ocyathida). Субцилиндрические, с вынесенным далеко от основания оскуюмом, тонкостенные, но имеющие сложную фильтрационную систему, одиночные и маломодульные айацициатиды и маломодульные моноциатиды имели все признаки губок, приспособленных к пассивной фильтрации в мутных водоемах (Reiswig, 1971; Vogel, 1974; Krautter, 1994). Такая адаптация позволяла им селиться на илистом грунте, часто в условиях значительного привноса терригенного материала. Выраженная индивидуальность определяла антагонизм в поведении таких археоциат (рис. 2.2.1) и, тем самым, не позволяла им срастаться при жизни (Wood and oth., 1992). В результате они могли образовывать только эфемерные поселения, существовавшие от одного крупного шторма до другого. Тем не менее, скелеты этих археоциат, накапливаясь, образовывали субстрат, пригодный для поселения обызвествленных цианобактерий и развития синседиментационной цементации. Обызвествление цианобактерий и первичная морская цементация были основными факторами в развитии кембрийских рифов (Kruse and oth., 1995). Кроме того, заросли айацициатид на илистой периферии бактериальных построек служили экраном, предохранявшим последние от избыточного поступления взвеси, губельного для автотрофов.



Рис. 2.2.3. Баундстоун, созданный археоциатами *Okulitchicyathus sp.nov.*; нижний кембрий, атдабанский ярус, Монголия, хр. Хасагт-Хайрхан, шдиф ПИН 3302/333, $\times 3$ (слева)

Рис. 2.2.4. Дендролит-цементстоун с крипговыми айацициатами *Dokidocyathus sp.nov.*; нижний кембрий, ботомский ярус, Южный Урал, Кураган-Сакмарская зона, шлиф ПИН, $\times 5$ (справа)

Модульные археоциатиды обладали иным способом избежать засорения фильтровальной системы: их живое тело постоянно сдвигалось к дистальному концу скелета по мере его роста (Debrenne & Zhuravlev, 1992). Поскольку с развитием модульности археоциатиды потеряли свою индивидуальность, они могли срастаться при жизни и образовывать бафлстоуны (рис. 2.2.2), а при обильном развитии вторичного известкового скелета и баундстоуны (Wood and oth., 1992; Riding & Zhuravlev, 1995) (рис. 2.2.3). Многие археоциаты имели мелкие размеры и заселяли рифовые полости (рис. 2.2.4), а таламидные, состоявшие из камер, казахстанициатиды и капсулоциатиды были облигатными крип-тобионтами (Zhuravlev & Wood, 1995) (рис. 2.2.5).

На территории России раннекембрийские рифы, образованные при участии археоциат, известны в Алтае-Саянской области, Забайкалье,



Рис. 2.2.5. Облигатные криптобионты-капсулоциатиды *Capsulocyathus irregularis* (Zhuravleva) (внизу), *Coscinoscyathus* sp. (крупные кубки в центре) и крибрициаты *Abicyathus asymmetricus* (Vologdin) (мелкие кубки в центре); нижний кембрий, ботомский ярус, Алтае-Саянская складчатая область, хр. Азыртал, шлиф ПИН 4274/6, $\times 5$ (слева)

Рис. 2.2.6. Радиоциатовый бафлстоун, образованный *Girphanovella georgensis* (Rozanov); нижний кембрий, атдабанский ярус, Монголия, хр. Хасаг-Хайрхан, шлиф ПИН 3482/333, $\times 1$ (справа)

на Дальнем Востоке, в Приколымье, Корьякии, на Южном Урале и Сибирской платформе. Именно тщательное изучение последних, проведенное не одним поколением ученых (Журавлева, Зеленов, 1955; Журавлева, 1960, 1966, 1972; Язмир, 1960; Савицкий и др., 1979; Асташкин и др., 1984; Rowland & Gangloff, 1988; Zhuravlev & Wood, 1995; Kruse and oth., 1995; Riding & Zhuravlev, 1995), позволило прийти к вышеизложенным выводам.

В течение томмотского-ботомского веков крупные ветвистые радиоциаты образовывали бафлстоуны на Сибирской платформе, в Алтае-Саянской складчатой области и Забайкалье (Wood and oth., 1993; Kruse and oth., 1995) (рис. 2.2.6). Спикульные губки, в основном шестилучевые, в отличие от археоциат, радиоциат и редких известковых губок (*Dodecaactinella*, *Bottonaescyathus*), предпочитавших мелководье, создавали иловые холмы в условиях внешнего шельфа (James & Gravestock, 1990). Иногда, как например, на Сибирской платформе, к ним присоединялись мелкие айацицитиды и обызвествленные цианобактерии *Girvanella* (Debrenne & Zhuravlev, 1996) (рис. 2.2.7).

Средний и поздний кембрий и ранний ордовик были эпохами господства бактериальных рифов: преимущественно дендролитов – в среднем и начале позднего кембрия и в основном строматолитов и тромболитов – позднее (Zhuravlev, 1996). Среди этих построек животные предпочитали селиться на тромболитах. Из тромболитов майского яруса Сибирской платформы известны проблематичные обызвествленные губки *Tanphosyathus* (Журавлева, 1960) (рис. 2.2.8). Спикульные обыкновенные губки, представленные "литистидами" (антаспиделлидами и аксинеллидами), заняли место археоциат в рифовой экосистеме, начиная с позднемайского века (Hamdi and oth., 1995). Изредка модульные "литистиды" образовывали небольшие собственные рифы (рис. 2.2.9). В целом "литистиды", будучи одиночными, подобно айацициатидам, лишь представляли субстрат для поселения бактерий. Такие постройки известны в верхнем кембрии Салаира, где они создавались при участии возможных аксинеллид *Orlinosyathus* (Краснопеева, 1955).

Расцвет бактериально-"литистидных" рифов пришелся на ранний – самое начало среднего ордовика (Toomey & Nitecki, 1979; Geldsetzer and oth., 1989). По составу сообщества они очень напоминали раннекембрийские рифы, но роль скрепителей субстрата в них вместо археоциат и радиоциат играли их отдаленные родственники: соответственно, "литистиды" и соаниты. Сохранились подобные постройки в нижнем ордовике Сибирской платформы, но настоящие губки в них не отмечались (Мягкова, 1973). Из нижнего ордовика (арениг) Русской платформы описаны атоллообразные иловые холмы, получившие название "геккеровы горбы", главными образователями которых, скорее всего, были спикульные губки (Дронов, Иванцов, 1994; Дронов, Федоров, 1994).

Начиная со среднего ордовика и почти до самого конца девона, роль ведущих рифостроителей играли многомодульные обызвествленные губки: строматопороидеи и некоторые *Solenopora*. Последние вместе с типовым видом вновь отнесены к губкам (Brooke & Riding, 1987). Спикульные губки ограничились созданием глубоководных иловых холмов (Pratt, 1995), а одиночные обызвествленные губки перешли к скрытному обитанию в полостях рифов. Кривые сфинктозоа известны из верхнего ордовика Корякии (*Amblysiphonella*) (Zhuravlev, 1992) (рис. 2.2.10), силура Северного и Среднего Урала (*Aphrosalpinx*) (Журавлева, Мягкова, 1974; Антошкина, 1994) и, возможно, среднего девона Южного Урала (*Miassosyathus*) (Фомин, 1963). Предполагается, что *Aphrosalpinx* мог быть одним из основных рифостроителей в рифовом ядре венлокского-лудловского барьерного рифа Северного Урала (Антошкина, 1994), но данный вывод требует серьезного обоснования. Более очевидные свидетельства И.Т. Журавлевой и Е.И. Мягковой (1974, табл. XVI, фиг. 1) позволяют предполагать, исходя из взаимоотношений синседиментационного цемента и первичного и вторичного скелетов, что эти губки поселялись в рифовых полостях. Следовательно, *Aphrosalpinx* не только не был каркасостроителем, но и в целом его значение в образовании рифов было ничтожно.

В каменноугольном периоде среди губковых рифостроителей выде-

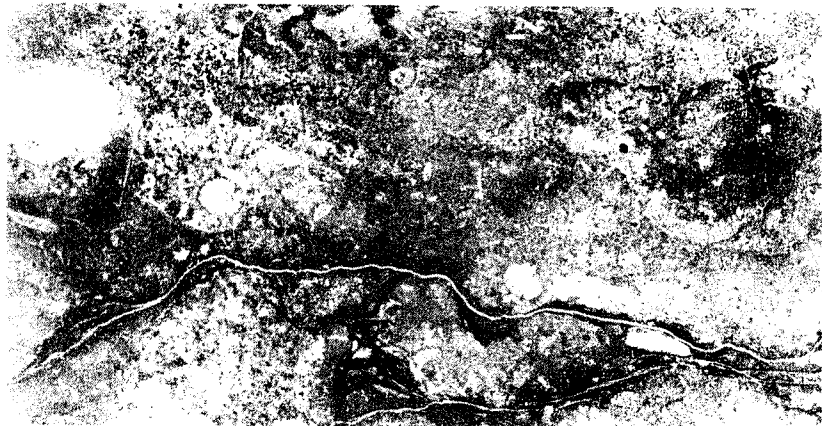


Рис. 2.2.7. Археоциатово-спикульный иловый холм; нижний кембрий, атдабанский ярус, Сибирская платформа, среднее течение р. Лены, шлиф ПИН 3848, $\times 3$ (вверху)

Рис. 2.2.8. "Литистидный" каркас, построенный маломодульными антаспиделлидами *Rankenella ex.gr.mors* (Gatehouse); средний кембрий, майский ярус, Иран, горы Эльбурс, шлиф IGS, $\times 3$ (внизу)

лялись хететиды (West & Kershaw, 1991). Одиночные и маломодульные спикульные губки отмечались лишь как эпibiонты, населявшие различные постройки Русской платформы и Урала (Арендт, 1959; Щербаков, Щербакова, 1986; Василюк, Полякова, 1987).

Согласно Р. Райдингу и Гуо Ли (Riding & Guo, 1992), *Shamovella*, младшим, но более известным синонимом которой является *Tubiphytes*, а также *Nigriporella* (Геккер, 1968), скорее была губкой, чем колонией бактерий. С последним утверждением трудно согласиться, хотя ни одна



Рис. 2.2.9. Обызвествленная проблематичная губка *Tanchocyathus amgaensis* Vologdin в тромболите; средний кембрий, майский ярус, Сибирская платформа, р. Амга, шлиф ПИН, $\times 10$ (слева)

Рис. 2.2.10. Криптовая таламидная губка (сфинктозоа) *Amblysiphonella* sp. в тромболите; верхний ордовик, Корякское нагорье, р. Пенжина, шлиф ПИН, $\times 5$ (справа)

из предложенных бактериальных-водорослевых моделей (Senowbari-Daryan & Flugel, 1993; Pratt, 1995) не является бесспорной. Рифы, построенные *Shamovella* вместе с другим проблематичным организмом, скорее всего водорослевого происхождения, *Palaeaplysina*, были широко распространены в пермском периоде на всем протяжении Урала (Королук, 1985; Агафонова, Михайлова, 1991; Антошкина, 1994).

С конца карбона до конца триаса, с перерывом на ранний-средний триас, в рифовых сообществах вновь стали заметны сфинктозоа. Рифы, содержавшие таламидных губок, были развиты в позднекаменноугольную-раннепермскую эпохи в Кыргызстане, в позднепермскую эпоху – в Приморье и Закавказье и в познетриасовую эпоху – на Северном Кавказе, в Приморье и Таджикистане (Седлецкий, Бойко, 1985; Бойко, 1986; Дронов, Мельникова, 1986; Ефимова, 1986; Котляр и др., 1987; Пунина, 1987; Бойко и др., 1991; Belyaeva & Punina, 1994; Dronov & Melnikova, 1994). Роль сфинктозоа в этих преимущественно водорослевых и бактериальных постройках была сходна той, что играли в раннем кембрии археоциаты. Во-первых, ветвистые сфинктозоа могли заселять илистое дно и служить основой для поселения водорослей и бактерий (Бойко и др., 1991). Во-вторых, среди них несомненно были криптобионты (Бойко и др., 1991, рис. 33). Значение сфинктозоа для пермского и триасового каркасостроения, по-видимому, преувеличено.

Особая группа, сверлящие обыкновенные губки, подобные современными *Cliona* и *Aca*, известны с середины раннего кембрия (Zhuravlev & Wood, 1995), когда они сразу вошли, по терминологии И. Фагерстрема (Fagerstrom, 1987) в гильдию разрушителей рифов.

Настоящий обзор позволяет сделать несколько обобщений. Первое из них касается экологии одиночных губок, среди которых наблюдается значительное число криптобионтов. В связи с этим следует заметить, что рекомендация об определении залегания рифовых пород по прижизненной ориентации организмов (Задорожная и др., 1982) верна только для сообществ открытого типа. В случае преобладания криптобионтов, которые предпочитают потолки рифовых полостей, картина будет иной. Более того, вероятность встретить в прижизненном положении именно криптоические формы выше, поскольку они менее подвергались воздействию волновой эрозии, но при этом быстрее закреплялись на месте синседиментационной цементацией. Поэтому реконструкция строения и развития конкретных рифов нередко оказывается неверной, так как исходит лишь из общих положений о возможностях той или иной группы для образования каркаса, а не из достоверных наблюдений. Характерный тому пример – история рифа Кэпитен из перми Северной Америки, который считался хрестоматийной моделью губкового каркасного рифа, а оказался мшанковым холмом с обильными полостями, населенными криптовыми сфинктозоа (Wood and oth., 1994).

Второе обобщение относится к экологии сообществ губковых рифов. Такие рифы, даже при наличии фациального профиля, совершенно идентичного профилю современного барьерного рифа, не должны рассматриваться как полные аналоги рифов, построенных шестилучевыми кораллами. Последние, благодаря уникальному симбиозу кораллов с динофлагеллятами, способны процветать в "голодных" олиготрофных условиях, но затухают при повышении уровня трофности (Hallock & Schlager, 1986; Birkeland, 1987). В мезотрофных и эвтрофных условиях гексакоралловые рифы сменяются губковыми (Wilkinson, 1987; Wilkinson & Evans, 1989). Губки тоже содержат симбионтов, иногда до 90% от живого веса, но это бактерии, менее зависимые от уровня светового потока (Vacelet, 1975). Неудивительно, что археоциаты могли селиться на илистом дне в замутненной обстановке. Сфинктозоа, которые были современниками древних склерактий, тем не менее строили свои рифы отдельно от последних, в более турбидных условиях (Бойко и др., 1991), подобно современным губкам. Кроме того, бактериально-губковый симбиоз намного устойчивее к температурным колебаниям, которые смертельны для водорослево-кораллового симбиоза уже при отклонении на первые градусы (Vicente, 1990; Glynn & de Weerd, 1991). Современные постройки, образованные известковыми губками, известны даже из Северного моря. Поэтому современные коралловые рифы не могут использоваться как актуалистические аналоги температурных и батиметрических условий для ископаемых губковых рифов, особенно тех, которые были созданы маломодульными губками.

Общая картина этапности в развитии губковых рифов, обрисо-

ванная на основе данных по России, в целом соответствует тому, что наблюдается в других регионах (James, 1983; Geldsetzer and oth., 1989; Reitner & Keupp, 1991; Pratt, 1995). Поскольку среди губок есть фототрофные, миксотрофные и гетеротрофные группы, Р. Вуд (Wood, 1993) предположила, что повторяемость преобладающих форм губок (многомодульные-маломодульные) в эволюции рифов может отражать циклы в изменении трофности Мирового океана. Действительно фототрофные губки, как правило, имеют более благоприятное для симбиотических цианобактерий многомодульное строение и ограничены условиями, близкими к олиготрофным (Wilkinson & Cheshire, 1989). В отличие от них, одиночные и маломодульные губки чаще всего являются гетеротрофами и, как следствие, устойчивы в различных условиях. Однако в скорости роста такие губки проигрывают водорослям и фототрофным кораллам и вытесняются в обстановки повышенной трофности.

СТРОМАТОПОРОИДЕИ

Строматопороидеи представляют собой класс рифостроящих известковых организмов относящихся к типу губок. Для них характерны ламинарные, массивные (выпуклые, уплощенные, округлые) и ветвящиеся формы роста с внутренней структурой из ламин, концентрических пузырей и столбиков. Большинству строматопороидей свойственны латиламины, астроризы и колонны. Последние две структуры представляют собой ирригационную систему этих организмов. В раннем и среднем палеозое строматопороидеи играли активную роль в образовании рифовых построек.

Ордовикские строматопороидеи характеризуются крупными ценостеумами пластинчатой и полусферической формы, нередко образовывавшими разрозненные биогермы и биостромы в пределах шельфовой зоны вблизи континентов. В образовании этих построек участвовали также другие губки, гелиолитиды, табуляты, ругозы, водоросли. В целом для строматопороидей ордовикского возраста характерно развитие цистозных и инфлексионных элементов, а также слабая дифференциация скелетной ткани.

Древнейшие строматопороидоподобные организмы *Pulchrilamina* встречаются в тремадоке в Ньюфаундлендских куполовидных органогенных постройках, но не играют здесь значительной роли. Как каркасостроители, они впервые обнаруживаются в губково-водорослевых постройках раннего-среднего аренига Западного Техаса и Оклахомы (Toomey & Nitecki, 1979). Куполовидные постройки до 20 м высотой и 87 м в диаметре сложены *Pulchrilamina* составляющие 60–70% общего объема скелетных остатков, а также другими губками и многочисленными раковинами брахиопод и трилобитов.

По другим данным (Хромых, 1979), в России первые представители строматопороидей появляются в верхах нижнего ордовика (вихоревский горизонт) Сибирской платформы. Здесь в составе небольших биогермов, образованных преимущественно водорослями и ангареллами,

встречаются полусферические колонии *Cryptolichenaria miranda*, а также колонии строматопороидей *Priscastroma gemina*.

Начиная со среднего ордовика, строматопороидеи становятся одной из основных групп рифостроителей. Среднеордовиковские органогенные постройки со строматопороидеями широко распространены в Балтоскандинавии, Сибири, Казахстане и др., верхнеордовиковские – в тех же регионах, а также в Прибалтике, Приколымье, Монголии.

В верхнем лланвирне-лландейло США в рифовой формации Crown Point строматопороидеи являются основными каркасостроителями (60% общего состава) наряду с мшанками; водоросли и нестроматопороидные губки имеют здесь подчиненное значение. Относительно небольшие кораллово-строматопоровые пэтч-риффы и более крупные рифовые комплексы карадокского возраста выявлены в районе Осло (Harland, 1981). Здесь рифовый комплекс на краю шельфа состоял из многочисленных отдельных биогермов, максимальный из них достигает 15 м высоты и 50 м в диаметре. Этот массив обнаруживает грубую боковую зональность и состоит из плотно примыкающих друг к другу массивных выпуклых преимущественно полусферических колоний строматопороидей, наряду с которыми встречаются кораллы, водоросли, мшанки. Х.Э. Нестор и Е.И. Мягкова (1976) описали небольшие постройки со строматопороидеями и водорослями из отложений криволуцкого яруса (ранний–средний карадок) на р. Мойеро (Сибирская платформа).

В карадоке каркас ряда органогенных построек наряду со строматопороидеями составляли кораллы. Карадокские строматопорово-коралловые рифы описаны из Сибири, Казахстана и многих стран мира.

В Азии на территории России позднеордовиковские рифовые массивы, на 60% сложенные строматопороидеями, известны в Приколымье, на Сибирской платформе (Виноградов, 1968), в Казахстане. Примером органогенных построек позднеордовиковского возраста могут служить биогермы хр. Джинсэту в Монгольском Алтае (Большакова, Улитина, 1985). Здесь в плитчатых серых известняках можно наблюдать органогенные постройки неправильной формы длиной до 5 м и высотой до 3,5 м. Нижняя часть постройки сложена преимущественно строматопороидеями. Их массивные колонии имеют округло-окатанную, желваковидную, неправильную форму со следами перемещения (*Pachystylotroma*, *Ludictyon*). Наиболее крупные колонии достигают 10 см в диаметре, наиболее мелкие – 3–5 см. Между ними располагаются колонии ругоз *Palaeophyllum*. Можно видеть также массивные колонии строматопороидей полусферической, лепешковидной, уплощенной формы без следов перемещения. Табуляты-фавозитиды в этой части биострома имеют подчиненное значение, форма их колоний такая же, как и у строматопороидей. В средних полутора метрах постройки строматопороидеи становятся более массивными и достигают 20–40 см в диаметре, имея сферическую и полусферическую форму. Наряду с ними появляются крупные массивные гелиолитоидеи, которые вверх по разрезу начинают вытеснять строматопороидей. Колонии строматопороидей приобретают черты угнетения, сильно уменьшаются в размерах (до 3–4 см в

диаметре), то же происходит и с фавозитидами. В верхних полутора метрах постройки колонии строматопороидей снова становятся массивными, размером до 30–40 см в диаметре, лепешковидной и полусферической формы. Наряду с ними появляется большое количество хализитид, достигающих 50 см в диаметре. Хализитиды, фавозитиды и строматопороидеи в верхней части биострома изменяют свою форму, принимая неправильный, пластинчатый, желваковидный, угнетенный облик. В этих же биостромах обнаружены водоросли, криноидеи, мшанки. Различные типы строматопорово-коралловых органогенных построек среднего–позднего ордовика свидетельствуют о теплом тропическом или субтропическом климате.

На территории Сибирской платформы в бассейне р. Мойеро в основании мойеронской свиты выявлены небольшие (0,5 × 2,0 м) биостромы, сложенные преимущественно водорослями с достаточно многочисленными (до 30% состава) строматопороидеями *Cystostroma*. В верхах среднего ордовика (джеромская свита) широко распространены протяженные (до 500 м) маломощные (до 1 м) биостромы, сложенные главным образом (до 90–100%) строматопороидеями *Stromatocerium*, *Cystostroma*, *Pachystylostroma*. Остальная фауна представлена в основном табулятами. Подобного рода постройки известны также в эльгергардском горизонте (средний ордовик) п-ова Таймыр. Их можно наблюдать в бассейнах рек Нянькураку-Тари (восточная часть Таймыра) и Нижняя Таймыра (средняя часть), а также в среднем течении р. Траутфеттер. Эти органогенные постройки развиты по всему полю распространения карбонатных пород среднего ордовика – так называемый южный тип разрезов палеозоя на Таймыре. В отличие от платформенных построек, в таймырских роль табулят возрастает, – их процентное содержание может достигать 40%. В составе строматопороидей преобладают представители родов *Labechia* и *Stromatocerium*. Колонии строматопороидей средних размеров (около 20 см в поперечнике и до 10 см высотой), полусферической, реже пластинчатой формы.

В целом органогенные постройки позднеордовикского возраста на территории России невелики по размерам и немногочисленны. Они встречаются на Сибирской платформе в отложениях бурского горизонта в бассейнах рек Нижняя Чунку и Большая Нирунда. Здесь среди зеленовато-серых мергелей и глинистых известняков наблюдаются маломощные изолированные биостромы, сложенные на 70% табулятами и ругозами и на 30% – строматопороидеями, среди которых преобладают крупные (диаметром до 5–8 см и длиной более 30 см) цилиндрические формы, принадлежащие роду *Aulasea*. Реже встречаются представители массивных строматопороидей, весьма разнообразных по составу, но немногочисленных.

В верхнеордовикских отложениях п-ова Таймыр также встречаются органогенные постройки подобного типа, строматопороидеи в них достигают 60% общего состава и представлены исключительно массивными формами – *Ecclimadictyon amsassensis* и *Stelodictyon mammilatum*, образовавшими колонии средних размеров пластинчатой или непра-

вильной желваковидной формы. Среди них изредка встречаются гигантские (диаметром 1,3 м и высотой до 45 см) ценостеумы рода *Labechia*.

На территории Северо-Востока России среди карбонатных отложений тирехтяжского горизонта верхнего ордовика часто встречаются достаточно мощные (около 5 м) и протяженные (не менее 600 м) биостромы, сложенные в основном табулятами. Строматопороидеи играют подчиненную роль, составляя 20% общего состава и представлены главным образом родом *Stratodictyon*. Это исключительно пластинчатые, стелющиеся, сильно изгибающиеся, мелкие колонии, толщиной не более 3–4 см.

На Чукотском полуострове среди отложений чегитуньской свиты (ашгилл) имеются достаточно мощные (до 3 м) органогенные постройки биостромного типа, сложенные преимущественно табулятами и строматопороидеями, составляющими около 35% и представленными родом *Stromatocerium*.

В Алтае-Саянской горной области в отложениях верхней подсвиты амзасской свиты (верхний карадок) наблюдаются маломощные биостромы, в которых, помимо табулят и ругоз, достаточно широко распространены представители родов *Ecclimadictyon* и *Rosenella*.

В тыпыльском горизонте (верхний карадок) Урала встречаются небольшие, сложенные главным образом кораллами с подчиненным значением (15%) строматопороидей – род *Cystostroma*.

Таким образом, ордовикские органогенные постройки, в которых строматопороидеи играют относительно большую роль, на территории России распространены, в основном, на Сибирской платформе и Северо-Востоке (рис. 2.3.1).

На границе ордовика и силура на территории России произошло заметное изменение комплекса строматопороидей на родовом уровне. Исчезли все цилиндрические формы, принадлежащие семейству *Aulaceratidae*, а также представители родов *Stromatocerium*, *Pseudostylo-dictyon*, *Stratodictyon*, *Cystostroma*.

В силуре у строматопороидей произошла дифференциация вертикальных и горизонтальных скелетных элементов, или становление ламинарности. Этот процесс можно наблюдать на представителях из биогермных построек. Морфологически он осуществлялся двумя путями: через преобразование пузырчатых пластин в инфлекссионные элементы с последующим обособлением ламин и столбиков (*Symplexodictyon*, *Gegonostroma* и др.), либо путем упорядоченного расположения связок (сем. *Actinostromatidae*, род *Plectostroma*). Второй путь привел к становлению в девоне рода *Actinostroma* с четкими ламинами и столбиками.

Для силурийских рифов очень характерны строматопорово-коралловые ассоциации, когда ругозы и табуляты растут параллельно со строматопороидеями, образуя единую колонию. Не исключено, что строматопороидеи в условиях подвижных вод способствовали укреплению колоний ругоз и табулят, создавая вокруг них своеобразный за-

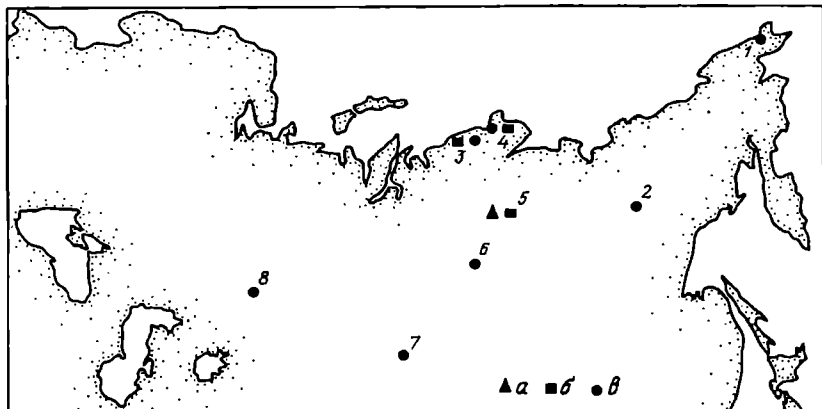


Рис. 2.3.1. Распространение органогенных построек с участием строматопороидей в ордовикских отложениях на территории России.

а – нижнеордовикские; *б* – среднеордовикские; *в* – верхнеордовикские.

1 – п-ов Чукотка, р. Чегитунь; 2 – хр. Сетте-Дабан; 3, 4 – п-ов Таймыр, р. Ниж. Таймыра; р. Ньюкараку-Тари; 5, 6 – Сибирская платформа, р. Ниж. Чуику; 7 – Алтай; 8 – Средний Урал

щитный футляр. Рост ценостеумов строматопороидей и колоний кораллов происходил синхронно. Наиболее часто в силуре строматопороидеи *Clathrodictyon convictum* росли совместно с табулятами рода *Syringopora*, ругозами *Tryplasma flexuosum*, *T. loveni*, *Entelophyllum* sp.; строматопороидеи *Parallelostroma typicum* – с *Syringopora* sp., *Tryplasma rugosum*, *Petrozium pelagicum*, *Pseudopilophyllum* sp.; строматопороидеи *Plectostroma intermedium* – с ругозами *Tryplasma flexuosum*, *T. loveni*, *Petrozium pelagicum*, *Palaeophyllum* sp. Строматопорово-коралловый комменсализм наблюдается и в девонских рифах. Однако для силура он более характерен (Kershaw, 1987).

Из нижнего лландовери Эстонии описаны (Аалоз, Нестор, 1977; Нестор, Нестор, 1977) табулято-строматопорово-ругозные биогермы в криноидных известняках. Небольшие табулято-строматопоровые биогермы до 6 м в поперечнике и 2 м высоты присутствуют среди слоистых биокластических известняков позднего лландовери в районе Осло. Ранне- и средневенлокские биогермы этого же региона строились водорослями, строматопороидеи здесь играли подчиненную роль (Riding, 1981). Кораллово-строматопоровые органогенные постройки были описаны из венлока Аляски и Северной Гренландии (Maug, 1976; Clouth & Blodgett, 1985). Строматопороидеи многочисленны в венлокских биогермах в районе Бирмингема (Scoffin, 1971; Abbott, 1975; Riding, 1981). Это биогермы среднего размера мощностью до 20 м, простирающиеся до 100 м.

Широко известны рифы и биогермы Готланда, в которых строматопороидеи играли роль главных каркасостроителей. Они характерны для отложений различных горизонтов от венлока до позднего лудлова и изучены многочисленными исследователями (Jux, 1957; Manten, 1971;

Watkings, 1979; Brood, 1976; Riding, 1981; Talent, 1988; Kano, 1994). Размеры их колеблются от совсем небольших (от 1 до 5 м) табулятово-строматопоровых биогермов до преимущественно строматопоровых пэтч-рифов, достигающих 300 м в диаметре с подчиненным значением ругоз, табулят, мшанок, известковых водорослей. Максимальное развитие органогенных построек силура со строматопороидеями-каркасо-строителями приходится преимущественно на интервал от среднего венлока до среднего лудлова.

Венлокские органогенные постройки, насыщенные строматопороидеями, образуют пояс от северо-западной части Готланда через остров Саарема, Эстонию, юго-восточную Латвию и Литву до Подолии; лудловские развиты на юго-востоке Готланда и далее протягиваются через Латвию в Подолию (Нестор, Эйнасто, 1977; Кальо, Клааманн, 1982; Клааманн, 1986; Эйнасто, 1986; Радионова, Эйнасто, 1986).

Присутствие строматопоро-табулятовых построек указывается (без более подробной характеристики) в верхнесилурийских отложениях Урала, Монголии и др.

На Сибирской платформе в отложениях нижней части агидьйского горизонта (верхний лландовери) обнаружены небольшие биогермы, сложенные табулятами с подчиненной ролью строматопороидей (около 30%), представленных родом *Clavidictyon*. В верхах этого горизонта в бассейнах р. Мойеро и р. Нижняя Большая Куонды встречаются достаточно протяженные (не менее 300 м) маломощные (0,5–1,2 м) биостромы, где строматопороидеи составляют до 50% и представлены массивными формами – *Rosenella* и *Yavorskiina*.

В Западном Саяне в лландовери известны маломощные (2–3 × 15–20 м) линзы органогенных известняков, сложенные многочисленными табулятами и строматопороидеями (до 35%), преимущественно лабехидами.

На Тиманском поднятии подобного типа органогенные постройки известны из отложений чернореченской свиты (верхний лландовери). Они сложены преимущественно фавозитидами с небольшим количеством колоний строматопороидей (около 40%) *Clathrodiction*. Аналогичные, но более мелкие линзы органогенных известняков, отмечаются в отложениях нижнего и среднего лландовери на о-ве Новая Земля. Состав их в общем аналогичен составу построек на Тиманском поднятии. Распространение органогенных построек силурийского возраста приведено на рис. 2.3.2.

В венлокское время почти на всей территории Сибирской платформы формировались органогенные постройки различных типов, практически полностью состоявшие из преимущественно пластинчатых крупных и средних колоний строматопороидей *Labechia*, *Ecclymadiction*, *Yavorskiina*, *Vikingia*. Подобные постройки известны и на Таймыре, но они отличаются присутствием ругоз и табулят, составляющих 25% состава.

Второй крупной областью развития венлокских органогенных построек является Тиманское поднятие и северная часть Уральской гео-

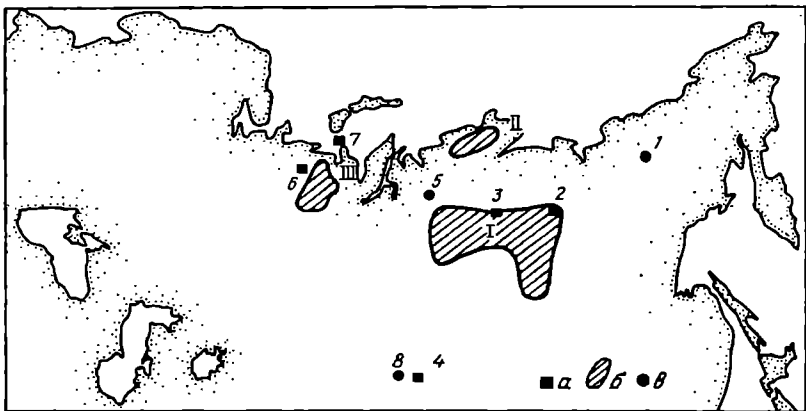


Рис. 2.3.2. Распространение органогенных построек с участием строматопороидей в силурийских отложениях на территории России.

a – лландоверийские; *b* – венлокские; *v* – лудловские.

1 – хр. Улахан-Сис, р. Кусаган-Юрях; 2, 3, 5 – Сибирская платформа – р. Бол. Ниж. Куонда, р. Мойеро, р. Лев. Омнутах; 4 – Западный Саян; 6 – Тиманское поднятие; 7 – Новая Земля, о-в Южный; 8 – Салаир.

I – Сибирская платформа; II – п-ов Таймыр; III – Тиманское поднятие и северная часть Уральской геосинклинальной области

синклинальной области – о. Вайгач и Бельско-Елецкая зона. Здесь имеются многочисленные прослои и линзы органогенных известняков, сложенных примерно на 85% строматопороидеями (доминируют представители *Ecclimadictyon* и *Stromatopora*).

В верхнесилурийских отложениях на территории России количество органогенных построек, в которых строматопороидеи играют значительную роль, заметно уменьшается. Они известны только в северо-западных частях Сибирской платформы, где среди отложений макуской свиты (лудлов) имеются маломощные (до 0,5 м), но достаточно протяженные (не менее 0,5 км) биостромы, почти на 100% сложенные строматопороидеями с преобладанием представителей родов *Syringostromella*, *Densastroma*, *Stelodictyon*. Колонии исключительно пластинчатой формы средних размеров (протяженностью до 25 см, мощностью не более 4 см). В хребте Улахан-Сис (северо-восток России) в отложениях аргаюряхской свиты (лудлов) встречаются прослои (до 5 см) первых "амфипоровых" известняков, широко распространенных в более молодых девонских отложениях. Строматопороидеи представлены главным образом *Paramphiroga sokolovi*. На о-ве Вайгач в отложениях лудловского возраста встречаются небольшие калиптры, сложенные строматопороидеями – *Clathrodictionary*, с подчиненным значением представителей рода *Amphiroga*.

На Салаире среди отложений потаповской свиты (лудлов) имеются органогенно-обломочные известняки, среди которых наблюдаются маломощные прослои (протяженностью до 20 м и мощностью до 30 см) почти полностью сложенные представителями рода *Amphiroga*.

В нижнедевонских отложениях Омуревских гор (нелюдимский горизонт), хребтов Сетте-Дабан (тихоручьевский горизонт) и Улахан-Сис (кусаганюряхская свита) наблюдаются многочисленные прослои и мелкие линзы так называемых амфипоровых известняков, на 90% сложенные представителями амфипорид, с подчиненным значением кишечноплостных. По-видимому, при жизни амфипориды плотно росли на мелководье, образуя поселения типа лугов, и у них были мощные ценостеумы до 2,5 см, толщиной, достигающие в длину 50 см.

Аналогичная картина наблюдается в Саяно-Алтайской складчатой области в отложениях томь-чумышского горизонта (ложков).

На территории Западно-Сибирской плиты имеются многочисленные прослои "амфипоровых" известняков, выявленные при бурении скважин, среди которых довольно часто встречаются и массивные формы рода *Stromatopora*.

На западном склоне Северного Урала в отложениях уньинской свиты тоже имеются подобные "амфипоровые" известняки. А в верхах нижнего девона (малошежимская свита) в массивных рифогенных известняках, состоящих из табулят и ругоз, присутствует до 25% строматопороидей рода *Stelodictyon*. На восточном склоне Северного Урала среди отложений сарайнинского и тошемского горизонтов имеются калиптры и мелкие биогермы, построенные строматопороидеями – род *Plectostroma*.

На территории России органогенные постройки со строматопороидеями широко распространены в живетских отложениях Омуревских гор. Здесь в известняках вояхской свиты наблюдаются небольшие биостромы с преобладанием представителей рода *Stromatopora*.

На Омолонском поднятии также в живетских отложениях можно встретить крупные калиптры, построенные колониями *Ferestromatopora kuznennikovi* с многочисленными ветвистыми формами родов *Stachyodes* и *Dendrostroma*. В хребте Улахан-Сис (Хромых, 1976) в средненаанчанской подсвите имеются маломощные прослои и линзы, сложенные ветвистыми (до 45%) строматопороидеями – род *Amphipora* и массивными формами (до 15%).

В Саяно-Алтайской горной области среднедевонские органогенные постройки весьма многочисленны и часто представлены небольшими рифами, сложенными табулятами, ругозами и строматопороидеями (до 40%). Так, на Салаире среди отложений сафоновского горизонта имеются подобные образования с многочисленными строматопороидеями – главным образом представителями рода *Stromatoporella*.

К северу от Салаира, на территории Западно-Сибирской плиты в скважинах вскрыты живетские отложения, представленные рифогенными известняками с преобладанием строматопороидей *Stromatopora*, *Stachyodes* и *Amphipora*.

В европейской части России органогенные постройки среднего девона развиты лишь в пределах Уральской геосинклинальной области. В хребте Пай-Хой среди отложений афонинского горизонта встречаются линзовидные маломощные биостромы, сложенные на 70%

ветвистыми амфипоридами и редкими (около 10%) массивными формами.

На Новой Земле (о-в Южный) в верхах живета имеются мелкие рифовые постройки, сложенные водорослями, ругозами, табулятами и строматопороидеями *Amphipora*. Встреченные здесь биогермы примерно на 70% построены массивными (лепешковидными и полусферическими) колониями *Stromatopora*.

В западной части Среднего Урала в отложениях айтпайской свиты имеются, помимо рифовых структур, мелкие биогермы, сложенные редкими ругозами (около 20%) и многочисленными представителями родов *Stromatopora* и *Syringostroma*.

Верхнедевонские органогенные образования, в основном франского возраста, развиты практически в тех же районах, что и живетские. В Омuleвских горах среди отложений салажской свиты имеются маломощные линзы и прослои биостромов, сложенные *Stictostroma* и амфипоридами. В средненаанчанской подсвите хр. Улахан-Сис широко развиты линзовидные прослои, заполненные на 80% *Amphipora angusta*. Аналогичные органогенные образования встречены в хр. Тас-Хаяхтах среди отложений франского яруса, но они на 70% сложены табулятами и ругозами с незначительным количеством (около 15%) строматопоройд *Amphipora*.

В Алтае-Саянской складчатой области в верхнефранских отложениях (глубокинский горизонт) часты мелкие кораллово-строматопоридные биогермы и маломощные биостромы. В их строении большое участие (до 50%) принимают строматопоройды – представители родов *Amphipora* и *Styloporella*.

Прослои "амфипоровых" известняков позднедевонского возраста, вскрытые в скважинах, широко распространены в юго-восточных частях Западно-Сибирской плиты; здесь преобладают *Amphipora fistulosa*.

В европейской части России верхнедевонские органогенные постройки со строматопоройдами известны в Уральской геосинклинальной области. На западном склоне Южного Урала среди отложений саргаевского горизонта (фран) имеются прослои и линзы органогенных известняков с многочисленными амфипоридами; на западном склоне Среднего Урала в отложениях верхнего франа (мендымская свита) известны небольшие по площади и по мощности биостромы, на 70% сложенные строматопоройдами *Tienodictyon*. На Новой Земле в районе губы Черной во франских отложениях часто встречаются такого же типа биостромы, полностью сложенные строматопоройдами *Tienodictyon* и *Amphipora*. На о. Вайгач в верхах франа наблюдаются мелкие (высотой до 15 м) расслоенные рифы, сложенные строматопоройдами *Stromatopora* с небольшим количеством ветвистых амфипорид.

В последние десятилетия в результате глубокого бурения в северо-восточных районах Прикаспийской синеклизы в верхнедевонских отложениях обнаружены расслоенные рифы, в строении которых на 50% участвуют строматопоройды *Cyrtopora*.

В фаменских отложениях на территории России практически нет

органогенных построек, в формировании которых принимали бы участие строматопороидеи. В это время количество их резко сокращается, и они крайне редко встречаются в породах этого возраста. Исключением может служить, пожалуй, только отложения элгеретхынской свиты (Северо-Восток России, Омолонский массив), где имеются маломощные биостромы с частыми (до 30%) строматопороидеями *Ateledictyon*.

В нижнекаменноугольных отложениях наблюдается последняя вспышка палеозойских строматопороидей, и они вновь принимают заметное участие в строении органогенных построек. На Северо-Востоке России в верхах элгеретхынской свиты (которые, по мнению некоторых исследователей (Смирнова, 1979), относятся уже к низам карбона) встречаются маломощные биостромы, на 30% сложенные строматопороидеями *Ateledictyon* и *Stictostroma*. Небольшие органогенные постройки этого возраста известны на Новой Земле. Из строматопороидей здесь преобладают представители родов *Rosenella* и *Platiferostroma*. Такого же типа постройки известны и из нижнекаменноугольных отложений Донбасса (Василюк, 1966). Распространение верхнедевонских и нижнекаменноугольных органогенных построек с участием строматопороидей показано на рис. 2.3.3.

В девоне среди строматопороидей преобладали формы с четко дифференцированными ламинами и столбиками (*Actinostroma*) и с мощными нередко слитыми горизонтальными и вертикальными скелетными элементами – ценостеллами и ценостромами (*Stromatopora*, *Parallelostroma*, *Syringostromella*), появившиеся еще в силуре, а также *Gerronostroma*, *Hermatostroma*, *Ateledictyon*, *Trupetostroma*, *Flexiostroma*, *Styloporella*, *Idiostroma*, *Parallelopora*, *Stictostroma*, *Ferestromatopora* и др., характерные для девона.

В целом, палеозойские строматопороидеи в ордовике, силуре и девоне играли роль каркасостроителей или рифолюбов. Наблюдения над палеозойскими строматопороидеями показали, что наиболее благоприятными для их развития были теплые климатические условия, небольшие глубины (25–30 м) со слабым течением при достаточном доступе питательного материала, света, нормальной солености. При таких условиях наиболее отчетливо проявляются видовые признаки, а форма колоний может служить признаком семейства (Большакова, 1973). При отклоняющихся условиях строматопороидеи легко приспосабливались к ним, изменяя прежде всего форму ценостеумов. Они могли жить не только в нормальносоленых бассейнах, но и при несколько отклоняющейся от нормы солености, что приводило к однообразию видового и родового состава. Степень разнообразия видового и родового состава строматопороидей и разнообразия палеобиоценоза может служить вспомогательным признаком при определении гидрохимического режима бассейна. Форма ценостеумов, их ориентировка, наличие или отсутствие мест прикрепления могут помочь при определении характера грунта, на котором формировались ценостеумы, силы течения и глубины.

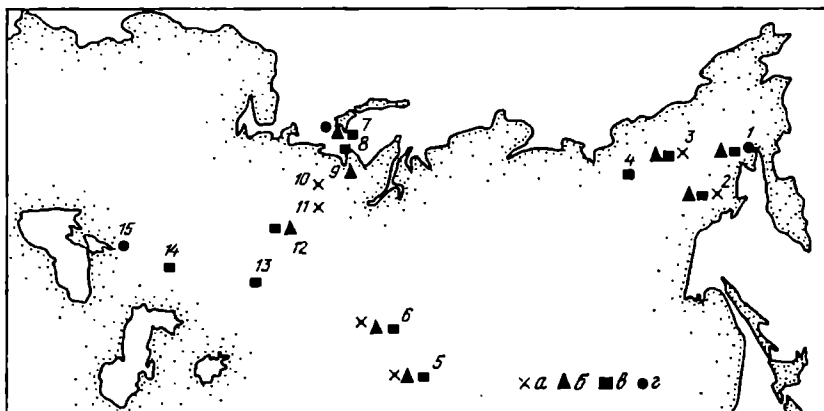


Рис. 2.3.3. Распространение органогенных построек с участием строматопоронидей в девонских и нижнекаменноугольных отложениях на территории России.

а – нижнедевонские; б – среднедевонские; в – верхнедевонские; г – нижнекаменноугольные.

1 – Омолонский массив; 2 – Омулевские горы; 3 – хр. Улахан-Сис; 4 – хр. Тас-Хахтах; 5 – Салаир; 6 – юго-восток Западно-Сибирской плиты; 7 – Новая Земля, о-в Южный; 8 – о-в Вайгач; 9 – хр. Пай-Хой; 10, 11 – западный и восточный склоны Северного Урала; 12 – западный склон Среднего Урала; 13 – Южный Урал; 14 – северная часть Прикаспийской синеклизы; 15 – Донбасс

Когда популяция обитала на субстрате вблизи поверхности воды, то развивались стелющиеся, дисковидные, коркообразные ценостеумы, в которых нередко присутствуют илестые прослойки, а также выпуклое или вогнутое основание. По-видимому, эти популяции обитали на илистом грунте. В этих условиях в процессе формирования ценостеум либо выгибался, либо принимал чашевидную форму с выпуклым основанием. В некоторых биогермах можно наблюдать шаровидные, бочковидные и желваковидно-округлые ценостеумы, внутри которых нередко заключено постороннее тело (обломок породы, одиночный коралл, раковина). Вероятно, такие ценостеумы, прикрепившись к обломку, далее формировались в процессе перекачивания по твердому субстрату в условиях подвижных вод. Эти наблюдения были сделаны на биогермах из лудловских отложений Подолии. В некоторых биогермах можно наблюдать одинаковую ориентировку веретенных ценостеумов, что указывает на существование течения. В одном биогерме можно видеть, что желваковидные ценостеумы имеют несколько асимметричную форму: закономерную утолщенность с одного конца и одновременно смещение центра роста ценостеума в сторону более тонкой части. По всей вероятности, такой одинаково неравномерный рост ценостеумов связан с поступлением пищи только с одной стороны. Это, в свою очередь, связано с направлением течения, что и способствовало одинаково асимметричному росту ценостеумов (Большакова, 1973). В зависимости от условий обитания внешняя форма ценостеума может меняться, и один и тот же вид может быть представлен ценостеумами

разнообразной формы при различном способе прикрепления к субстрату. Лишь в оптимальных условиях форма ценостеумов проявлялась как признак видов и семейств. Для биогермных построек, где строматопороидеи преобладают и являются каркасостроителями, можно предположить, что они поселились первыми и быстро заняли все пространство, угнетая остальную фауну. В этих же биогермах можно наблюдать поселения колоний мшанок на строматопороидеях. Скорее всего, мшанки поселились на уже отмерших частях колоний, не конкурируя с более крупными и мощными строматопороидеями. Иногда встречаются табуляты, поселившиеся на строматопороидеях, но чаще можно видеть, что строматопороидеи селились на колониях табулят, гелиолитоидей и др. При этом нередко строматопороидеи селились на еще живущих колониях. Быстро разрастаясь, лишая их питания, они способствовали их гибели и использовали в качестве субстрата, о чем говорит почти неизменный облик колоний организмов, заключенных внутри ценостеумов строматопороидей. Чаще же внутри шарообразной колонии строматопороидей можно увидеть измененные колонии гелиолитоидей и табулят с кораллитами, заполненными породой, что свидетельствует об использовании этих колоний строматопороидеями в качестве субстрата после их гибели.

В палеозойских органогенных постройках строматопороидеи встречаются совместно с табулятами, гелиолитоидеями, ругозами, криноидеями, мшанками, водорослями, гастроподами, брахиоподами, остракодами и др. Чаще строматопороидеи расселялись по всему биогерму, образуя массивные скопления, в которых отдельные колонии плотно примыкали друг к другу. Остальная фауна имела подчиненное значение.

Таким образом, на протяжении раннего и среднего палеозоя (в ордовике, силуре и девоне) строматопороидеи, наряду с другими организмами – водорослями, мшанками и кораллами, играли важную роль рифостроителей, формируя каркас значительной части органогенных построек в теплых эпиконтинентальных морях. Наблюдения над особенностями роста строматопороидей и характером их реакций на внешние условия могут служить вспомогательными признаками при определении гидродинамического и гидрохимического режима бассейна, в котором формировался риф.

В позднем палеозое – карбоне и перми – строматопороидеи не только утратили свою роль рифостроителей, но в целом были сильно потеснены другими группами (в карбоне, в частности, хететидами).

КОРАЛЛЫ

Палеозойские кораллы экологически тесно связаны со строматопороидеями: обе группы появились примерно в одно время, и их представители совместно, хотя и в различной степени, принимали участие в сооружении органогенных построек, главным образом, в силуре и девоне. На тех и других очень сильно повлиял позднедевонский кризис, а в позднем палеозое они, как и строматопороидеи, практически не участвовали в каркасостроении.

Древнейшие кораллы известны с конца раннего ордовика, — это мелкие цериоидные полипняки примитивных табулят — *Lichenariidae* — и еще очень редкие мелкие одиночные диафрагматофорные ругозы *Streptelasmatidae*. Чуть позже, в начале среднего ордовика возникли гелиолитоидеи и все остальные главнейшие группы табулят и ругоз. Хотя роль этих организмов в рифостроении была невелика, но мы можем все же заключить, что около 480 млн лет тому назад в истории Земли возникло сложное экологическое сообщество, в принципе способное формировать каркасные органогенные постройки типа современных нам рифов — сообщество коралловых рифов. Помимо книдарий и спонгиоморфид, в него вошли водоросли, мшанки, иглокожие и другие организмы, занимавшие в нем подчиненное положение.

Современные кораллы — типичные стеногалинные животные, способные жить лишь при солености, близкой нормальной (3,5–3,6%). Оптимальной для обитания герматипных склерактиний является температура окружающей среды 23–29°C. Для них губительны холодные морские течения, и поэтому рифы не развиваются в ряде районов экваториальной зоны, например, вдоль западного побережья Южной Америки (и вообще вдоль западных границ других континентов). Для существования рифообразующих кораллов, прежде всего для их комменсалистов-зооксантелл, необходим свет, и они, как правило, не селятся глубже 50 м; как известно, в этих условиях и скелет коралла формируется значительно быстрее. Необходимыми условиями для процветания кораллов являются поэтому чистота, прозрачность, а также подвижность водной среды, — последнее обеспечивает постоянный приток кислорода и продуктов питания.

Возможно, именно на рубеже раннего и среднего ордовика книдарии и другие представители бентоса приобрели способность вступать в симбиоз с водорослями-зооксантеллами, что повлекло за собой резкое повышение продуктивности рифовой экосистемы в отношении накопления карбоната кальция. Такое предположение имеет косвенное подтверждение в том, что с началом среднего ордовика совпадает новая эпоха расцвета цианобактерий (синезеленых водорослей) и широкое распространение зеленых водорослей. Благодаря такому симбиозу рифостроящие кораллы смогли освоить огромные пространства олиготрофных вод открытого океана.

Зооксантеллы — одноклеточные жгутиковые водоросли перидинеи — эндосимбионты кораллов. Они оказывают стимулирующее действие на метаболизм кораллов и на скорость отложения ими карбоната кальция. Роль зооксантелл в механизме кальцификации пока точно не установлена. Вероятно, в процессе фотосинтеза они способствуют удалению из тела животного органических кислот (среда становится более щелочной), фосфатов и аммония, тормозящих кристаллизацию CaCO_3 ; возможно также, что зооксантеллы поставляют исходные органические молекулы для синтеза органической матрицы, которые служат как бы ядрами кристаллизации или же в процессе фотосинтеза поставляют тканям коралла кислород, энергию, необходимую для компенсации

затрат на выделение карбоната кальция. Во всяком случае, несомненно, что на свету кальцификация у герматипных кораллов происходит во много раз интенсивнее, чем в темноте (подробнее см. Сорокин, 1990).

Палеозойские органогенные постройки, в формировании которых в той или иной степени принимали участие кораллы, довольно широко были распространены уже в силуре, максимума своего развития достигли в среднем девоне и франском веке позднего девона (рис. 2.3.1–2.3.3). Наиболее характерны для них табуляты (прежде всего фавозитиды); ругозы никогда не были ведущими каркасостроителями, селились, за некоторыми исключениями, по краям рифовых тел, причем одиночные формы занимали, как правило, более глубокие участки. С другой стороны, все таксоны табулятоморф и почти все ругозы были рифолюбями – палеозойские кораллы широко расселялись практически по всему мелководному тропическому шельфу. По данным Б.С. Соколова (1955) и Д. Хилл (Hill, 1971), рифы в палеозое формировались обычно в слегка углубленных участках устойчивых мелководных платформ, в их краевых зонах. Наиболее полный биоценетический анализ силурийских табулят проведен в Подолии (Соколов, Тесаков, 1984, 1986).

Конец позднего ордовика ознаменовался вызванной оледенением широкой регрессией, которая привела к резкому снижению уровня моря и повсеместному осушению значительных участков шельфа тепловодных бассейнов, к уничтожению многих мелководных биотопов и их коралловых сообществ – обширных мелководных платформ с развившимися на них коралловыми банками, биогермами и т.д. В ордовике органогенные постройки на глубоких краях платформ были слабо развиты и представлены, в основном, мелкими отдельными биогермами или разрозненными биогермными грядами. Последовавшая в начале раннего силура мощная трансгрессия, в свою очередь, ликвидировала в больших акваториях начавшие формироваться к концу ордовика пригодные для обитания кораллов экологические ниши умеренного глубководья: на такие глубины свет уже не проникал. С другой стороны, в это время в результате той же трансгрессии образовались новые мелководные экологические ниши, что повлекло за собой расширение ареалов сохранившихся сообществ кораллов при существенном изменении их систематического состава. К границе ордовика и силура приурочено вымирание древнейших табулят (например, *Sarcinulida*, *Lichenaigiida*, *Tetradiida*), на смену которым пришли процветавшие в силуре и девоне группы типичных палеозойских рифолюбых, – прежде всего, *Favositida* и *Alveolitida*. Из гелиолитоидей в ордовике исчезли *Coccoseridida* с массивным скелетом, а среди ругоз на этом рубеже почти полностью вымерли дифрагматофорные одиночные *Streptelasmatidae* и формировавшие полипняки, тоже диафрагматофорные *Cyathophylloidiidae*, – им на смену пришли представители многочисленных (более двадцати) семейств плеонофорных кораллов. Начался расцвет цистифорных ругоз.

В отношении силура прекрасным примером является Сибирская

платформа, где органогенные постройки развивались в краевых частях Восточно-Сибирского эпиконтинентального седиментационного бассейна, по обе стороны от центрального прогиба, проходящего вдоль оси пересекающей с северо-запада на юго-восток средние течения рек Хантайка и Нижняя Тунгуска (рис. 2.4.1). В силуре здесь отмечаются два стратиграфических уровня с органогенными постройками (рис. 2.4.2).

Первый из них связан с ранним хаастырским временем (средний аэрон, лландовери), на раннем этапе которого формировались коралловые биогермы, связанные с нижней частью открытого мелкого шельфа (см. рис. 2.4.2, разрезы 35–92). Биогермы размером от первых метров до 12 метров по ширине и до 5 м в высоту, имеют причудливую форму и прослеживаются, например, по долине р. Мойеро в виде цепочки в междуречье Бугарикты-Мойерокана ("Опорный разрез...", 1985). Каркас биогермов состоит из крупных (до 1,0 м в диаметре) и мелких полусферических табулят, крупных (также до 1,0 м в диаметре) кустистых полипняков ругоз и корковидных слоевищ водорослевого происхождения. Колонии располагаются неравномерно, часто в перевернутом состоянии, что свидетельствует о сильно подвижной водной среде, занимая в разных частях от 60 до 90% объема органогенной постройки. Цементом служат криноидно-детритовые известняки с гастроподами и брахиоподами. К биогермам прилегают гастроподовые и наутилоидные банки, детритовоорганогенные шлейфы и, реже, непосредственно слойки глинистых комковатых известняков, что свидетельствует о практически одновременном росте биогерма и межбиогермного осадконакопления. Все постройки формировались на детритовых комковатых глинистых известняках и имеют крупнодетритовое основание. По простирацию на юго-запад биогермная толща переходит в более глубоководные мергели с известняковыми комками, а также раковинами брахиопод.

Второй уровень развития каркасных органогенных построек в силуре Восточно-Сибирского эпиконтинентального бассейна связан с хакомским временем (венлок), на протяжении которого формировались коралловые, кораллово-строматопоровые и водорослевые биостромы, а на некоторых уровнях и биогермы, развивающиеся в отдельных баровых зонах и на обширных плоских мелководных платформах (см. рис. 2.4.2, рис. 2.4.3, 2.4.4, разрезы, БТ-8, БРЧ-3, ЛНЧ-9 и 35–92).

Биогермы здесь достаточно крупных размеров: наибольший, диаметр до 1 км при высоте до 15 м, зафиксирован в бассейне р. Моейро (см. рис. 2.4.3, обн. 64–73). Форма биогермов обычно полусферическая или шляповидная. Некоторые биогермы имеют градационную по размерам и систематическому составу слоистость, а иногда почти полностью прерываются слоистыми породами. Каркас биогермов состоит из мелких и крупных (до 60 см) колоний табулят обычно неправильной комковатой формы, мелких ветвистых и кустистых табулят, мелких и крупных (до 50 см) кустистых ругоз и различных размеров (до 1 м) полусферических и лентовидных строматопороидей. Групповой систематический состав строителей хакомских биогермов зависел от солевого режима, неодно-

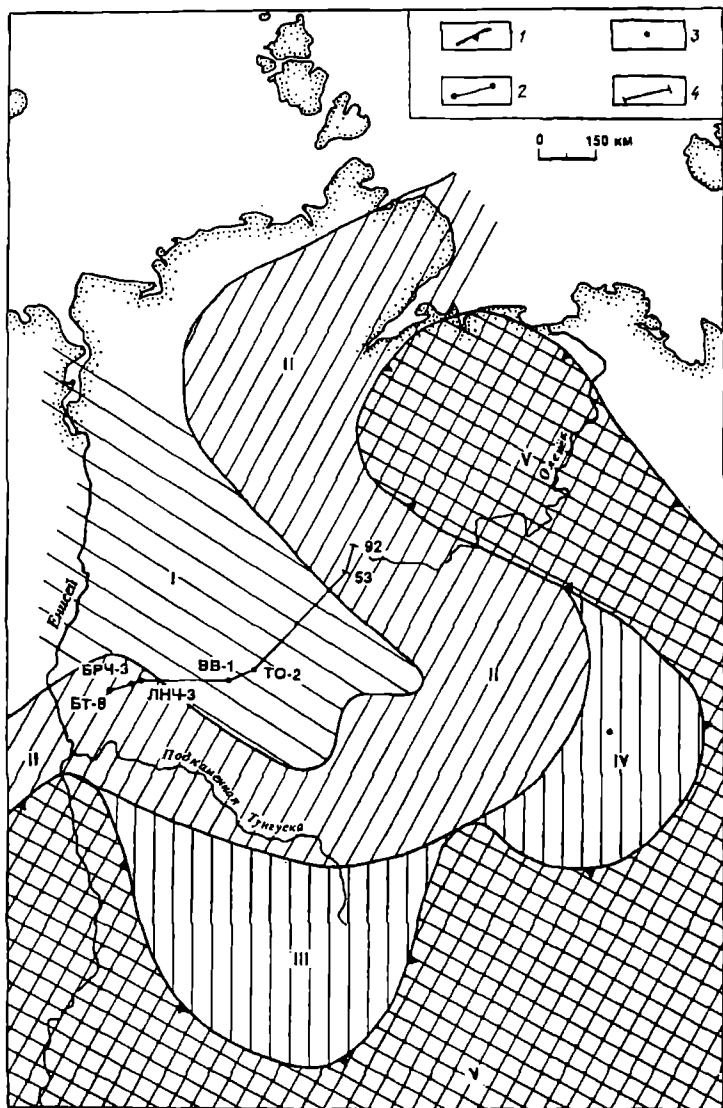


Рис. 2.4.1. Площади распространения органогенных каркасных построек в силуре Сибирской платформы.

1 – границы Восточно-Сибирского силурийского эпиконтинентального седиментационного бассейна, 2 – линия профиля через центральную часть бассейна; 3 – скважины по линии профиля, 4 – обнажения по линии профиля.

I – центральный прогиб, II – мелкошельфовая и отмельные зоны с каркасными органогенными постройками, III и IV – лагунные и прибрежные зоны

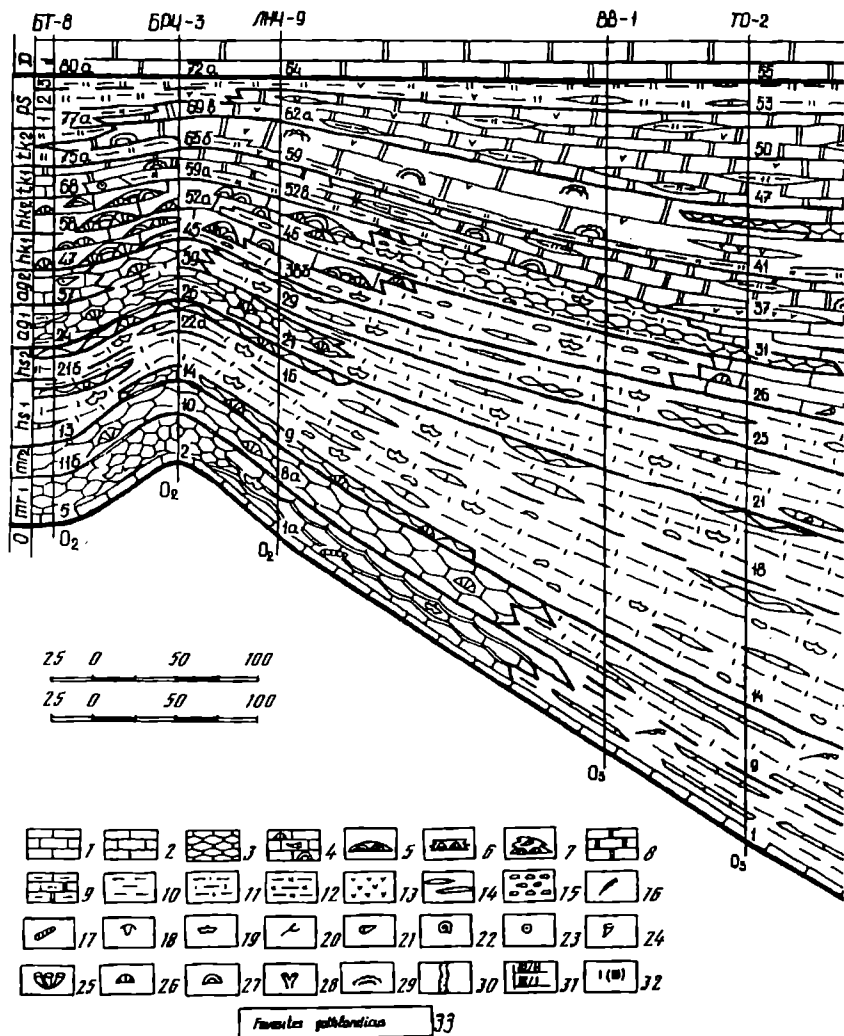


Рис. 2.4.2. Формационно-стратиграфический профиль силура Сибирской платформы через центральную часть Восточно-Сибирского силурийского седиментационного бассейна. Кровля профиля выровнена по основанию девона. Скважины: Бахтинская-8 (BT-8), Виробчанская-3 (BRЧ-3), Лончакская-9 (ЛНЧ-9), Вивинская-1 (ВВ-1), Туринская опорная-2 (ТО-2). Разрезы в бассейне р. Мойеро: 35-92. Индексы горизонтов: мойерокаинский – *mr* (руддан-нижний азрон), хаастырский – *hs* (средний-верхний азрон), агидыйский – *ag* (телич), хакомский – *hk* (венлок), тукальский – *tk* (горсти), постничный – *ps* (лудфорд-пржидоли). О – ордовик. Д – девон

1 – известняки равноплитчатые, 2 – известняки бугристонаслоенные, 3 – известняки комковатые, 4 – известняки биогенные, 5 – биостромы полусферические, 6 – биостромы

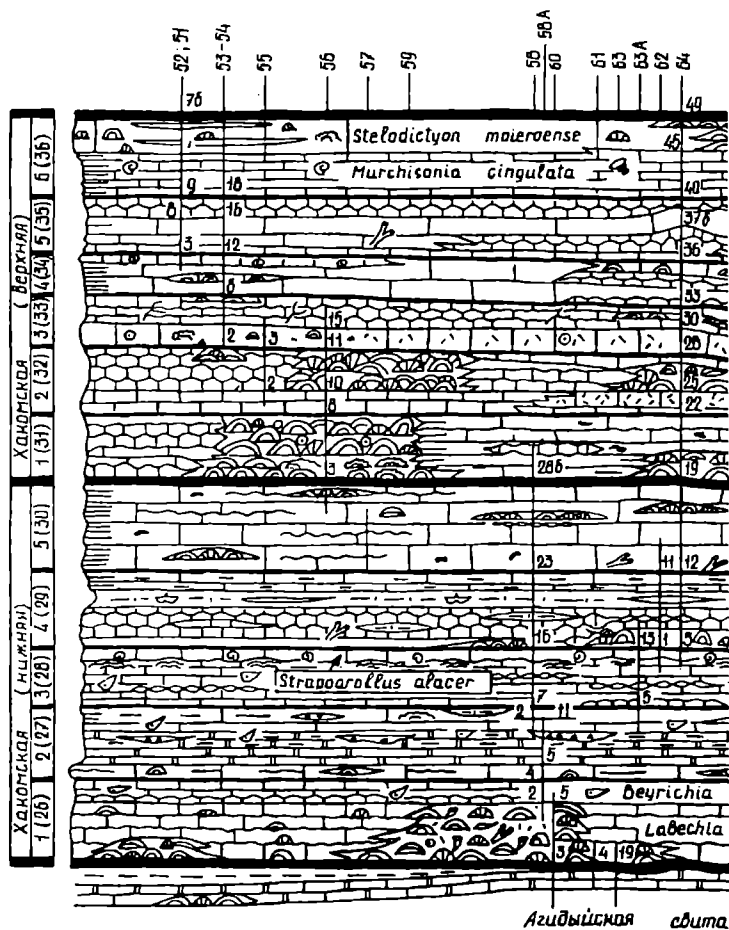
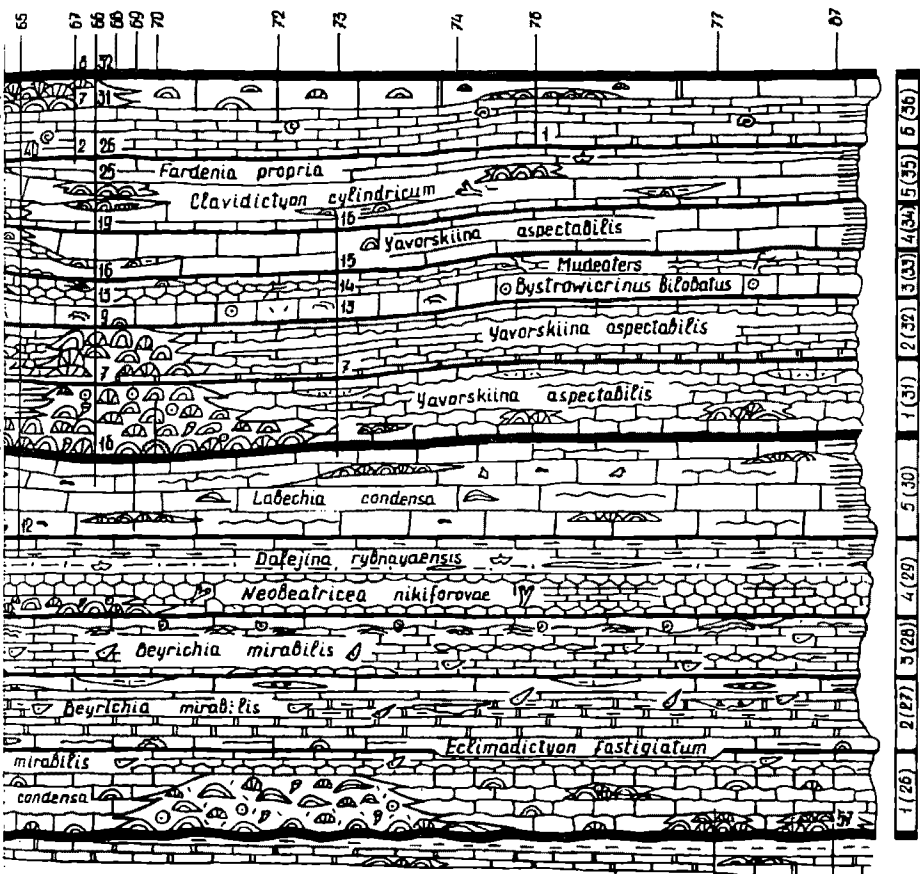


Рис. 2.4.3. Стратиграфо-формационный профиль венлока (хакомская свита) Мойеронского стратиграфического района (северо-восточная часть Восточно-Сибирского седиментационного бассейна), показывающий распределение органогенных построек
Условные обозначения см. к рис. 2.4.2

кратно сменявшегося в течении венлока, а также от положения биогермов относительно типовых фациальных зон, подзон и участков седиментационного бассейна. На временных уровнях (см. рис. 2.4.3, 2.4.4., уровни 26 и 31), приближающихся к режиму нормальной солености, в составе биогермов преобладают табуляты и ругозы. Эти группы преобладают и в биогермах, расположенных ближе к центральному прогибу бассейну (см. рис. 2.4.1). В биогермах, развивавшихся во временные уровни с нарушенным солевым режимом или в зонах, удаленных от центрального прогиба бассейна и в какой-то степени изолированных от него отмельными барьерами, в составе биогермов преобладают



строматопороидеи. Слоистые породы (известняки и реже мергели) примыкают к биогермам.

Биостромы хакомского времени многочисленны, обычно небольших размеров (диаметром до первых десятков метров, при мощности до 1 м). По площади распространения органогенных построек биостромы образуют часто островную парцеллярную структуру. Биостромы были окружены известковыми и доломитовыми илами, которые были заселены в основном единичными колониями кишечнополостных, гастроподами и остракодами. Доминируют две формы биостромов – уплощенная полусферическая и пластовая. Полусферические биостромы возвышались на дне бассейна все время своего существования, о чем свидетельствует их последующее перекрытие одного слоя, повторяющего куполообразные формы биострома. Пластообразные биостромы развивались параллельно с осадконакоплением межбиостромных пространств,

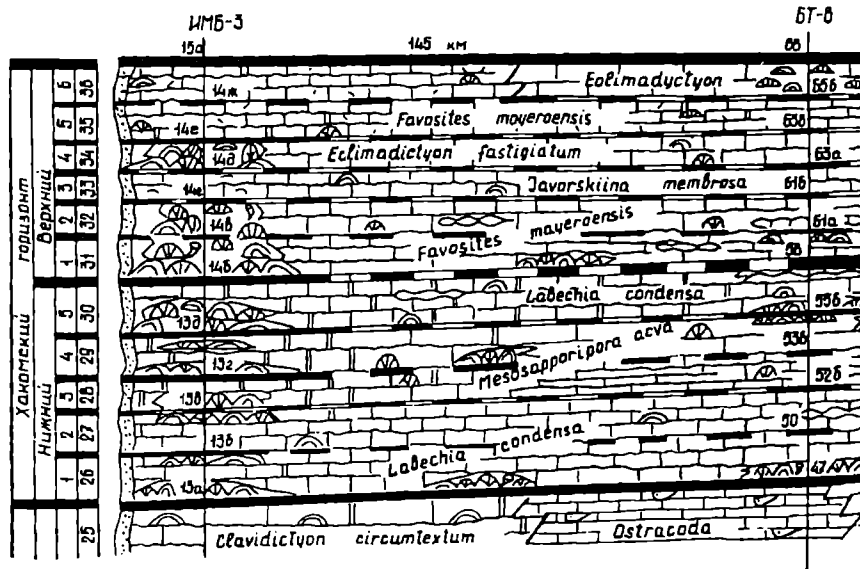
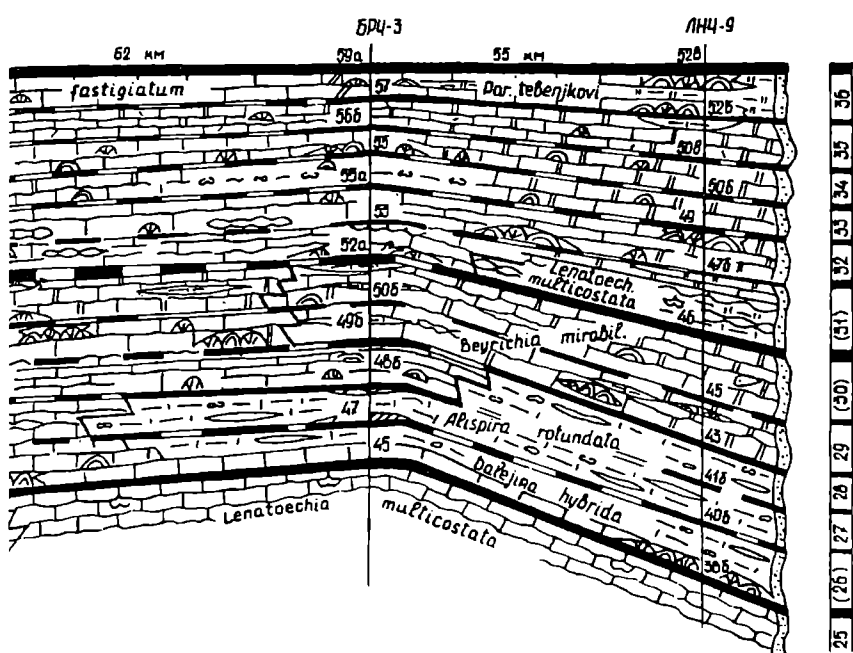


Рис. 2.4.4. Стратиграфо-формационный профиль венлока (хакомский горизонт) Бахтинского стратиграфического района (юго-западная часть Восточно-Сибирского седиментационного бассейна), показывающий распределение органогенных построек
Условные обозначения см. к рис. 2.4.2

не возвышаясь над поверхностью дна, о чем свидетельствуют постепенные фациальные переходы тел биостромов в осадки межбиостромных фаций (постепенный переход фиксируется только уменьшением по простирацию процентного содержания рифостроителей). Центральная часть биостромов образована каркасом из остатков кишечнopolостных. Краевые части биостромов сложены биогенными породами, где кишечнopolостные не образуют каркаса. Биогенные породы далее переходят в известняки или доломиты с редкими органическими остатками.

Групповой систематический состав хакомских биостромов полностью соответствует описанному для хакомских биогермов. Существенная разница заключается только в том, что биостромы значительно дифференцированы по отношению к рифостроителям, так как большинство из них является моногрупповыми (табулятовыми, строматопороидными или водорослевыми). Широкое распространение имеют также строматопорово-коралловые биостромы, с различным процентным содержанием табулят и строматопороидей в разных биостромах. Кроме того, в биостромах, в отличие от биогермов, рифостроители имеют более мелкие размеры и более уплощенные формы полипняков. В цементе коралловых и строматопорокоралловых биостромов преобладают крупнодетритовые известняки и доломиты с большим содержанием члеников криноидей и обломков тонковетвистых табулят. Цемент строматопороидных биостромов представлен, в основном, кристаллическими известняками и доломитами, практически без детрита.



По отношению к центральному прогибу седиментационного бассейна, сложенного плитчатыми известняками с редкими кораллами, хакомские рифогенные фации юго-западного и северо-восточного бортов симметричны. Симметрия проявляется даже в том, что на ранних этапах развития бассейна в хакомское время на обеих территориях рифогенные фации начали формироваться ближе к береговой линии, со временем расширяясь в сторону центрального прогиба (см. рис. 2.4.1, разрезы БТ-8, БРЧ-3, ЛНЧ-3, 53–92; рис. 2.4.4).

Интересно, что силурийские коралловые постройки, расположенные в достаточно удаленных друг от друга районах, как Скандинавия (о. Готланд, венлок-лудлов), Уэлс (венлок), Эстония (весь силур), Область Великих Озер (США; Ниагара), Сибирская платформа (поздний лландовери – венлок) аналогичны и различаются, лишь иногда существенно, систематическим составом кораллов, особенно ругоз. Согласно А. Мантену (Mantel, 1971), все они сформировались в условиях, близких современным тропикам, и в подвижной среде (на что указывает почти повсеместное присутствие оолитов). Среди таких построек (в нашем понимании еще не рифов, а биогермов, банок и др.) более или менее определенно можно наметить три типа (по Мантену, см. выше; названия происходят от географических пунктов):

1. "Верхний Висбю" – мелкие (площадь поперечника менее 10 м^2) образованные слоистыми мергелистыми известняками холмики, сложенные и буквально переполненные кораллами (главным образом табу-

лятами-фавозитидами, из ругоз-арахнофиллидами), а также строматопоридеями, в основном, с пластинчатыми ценостеумами. Структуры этого типа прекрасно выражены не только на о. Готланд, но и в других регионах, особенно часто они встречаются на Сибирской платформе в верхнем ландовери и в венлоке.

2. "Хобурген" (менее распространены, чем предыдущие) – органогенные постройки средних размеров (площадь поперечника около 100 м²), имеющие форму линз или перевернутых эллипсоконусов, сложенных мергелистыми известняками; каркас сформирован в большей степени строматопоридеями, в меньшей – кораллами.

3. "Холмхоллар" – довольно крупные (площадь поперечника свыше 1000 м²), как правило сложенные "чистыми" известняками, органогенные структуры, основными строителями которых были строматопоридеи и водоросли. Кораллы здесь редки, изолированы, не образуют, как и брахиоподы, крупных поселений. Согласно А. Кано (Капо, 1994), среди готландских куполов (биогермов) рифогенными могут быть названы только именно известняки Holmhällar 1 (верхи лудловского яруса). Известняки такого типа довольно широко распространены на Горном Алтае: в силуре и нижнем девоне – нижний и верхний россыпногогорские известняки (ландовери), чагырский известняк (венлок), коллакский – (пржидол), соловыхинский – (лохков), якушинский известняк – (пражский) (Ивановский, Кульков, 1974).

Необходимо заметить, что для построек первых двух типов, помимо табулят, характерны одиночные ругозы (на современных рифах из одиночных склерактиний попадают почти исключительно фунгииды). Для построек последнего типа характерных кораллов нет.

Органогенные структуры этих трех типов формировались на глубинах не более первых десятков метров, на что указывают огромные количества водорослей – красных соленопорид и синезеленых группы *Rothpletzella*. Скорость их роста в силуре, согласно А. Мантену, составляла в среднем 1 м в 1000 лет (за это же время накапливалось, примерно, 40 см мощности вмещающих пород), что вполне соответствует выводам К. Чейва (Chave and oth., 1972).

Наиболее существенной роль кораллов как каркасостроителей была в среднем девоне. Комплекс среднедевонских рифостроящих табулят и ругоз одной из главнейших областей развития среднедевонских рифов – Зауэрланда (Германия) детально проанализирован А. Маем (May, 1994). Это прежде всего табуляты *Favosites* (особенно *F. goldfussi*), *Pachyfavosites* (*P. polymorphus*), *Thamnopora*, *Alveolites*, *Aulopora*, *Roemeriolites*, *Remešcia*, *Syringopora* и др.; полипняки ругоз *Smithiphyllum?*, *Disphyllum*, *Argutastrea*, *Thamnophyllum*, *Spongophyllum* и др., одиночные ругозы *Acanthophyllum*, *Stringophyllum*, *Mesophyllum* и др. Вместе с ними каркасы строили водоросли *Giwanella*, *Rothpletzella* и др., а также строматопоридеи *Actinostroma*, *Gerronostroma*, *Stromatoporella*, *Amphipora*, *Idiostroma*, *Stachyodes* и др.

Для среднедевонских рифов на примере Эйфеля Р. Биренхейде (Birenheide, 1962) наметил такую последовательность распространения,

в зависимости от глубины мест обитания (следовательно, и колонизации), важнейших рифостроителей: 1 – зона вблизи берега (Bankriff) характеризуется преобладанием строматопороидей (в наиболее глубокой части этой зоны – и табуляты); 2 – следующая в сторону открытого моря зона – табуляты и ругоз, (Block-Knollenriff), образывавших массивные полипняки, затем – ругоз, формировавших ветвистые полипняки; 3 – далее зона (Rasengriff), где доминируют криноидеи и полипняки ругоз; 4 – последняя зона, (Rübenriff), где наиболее широко распространены криноидеи и одиночные ругозы. По мере погружения дна бассейна весь этот спектр рифообразователей и рифолюбов постепенно перемещается в сторону берега. Такая закономерность зонального распространения среднедевонских рифостроящих книдарий прослеживается везде и поэтому может считаться универсальной.

В живетских отложениях (конец среднего девона) Кантабрийских гор (северо-запад Испании) известны биогермы, сложенные строматопороидеями и альвеолитидами (табуляты). В глинистых известняках этого же возраста встречаются прослойки биостромов, сложенных ветвистыми кораллами *Thamnophora* и *Smithiphyllum*, а внутри них – небольшие каркасные постройки, образованные ругозами *Argutastrea* и *Endophyllum* (Fernandez-Martinez and oth., 1994). Юй Чанмин (Yü, 1994) указывает на ведущую роль разнообразных ругоз в сооружении живетских рифов в Южном Китае.

Это, первое, кораллово-рифовое сообщество просуществовало от середины ордовика до конца франского века, но процветало, главным образом, в середине силура и в среднем девоне, когда теплые мелководные моря покрывали значительную часть современной суши, а условия для жизни кораллов были исключительно благоприятными. В силуре появились и древнейшие восьмилучевые кораллы – *Atractosella*.

В конце среднего и в начале позднего девона началось существенное сокращение разнообразия книдарий. Исчезли крупнейшие генетические ветви табулятоморф – фавозитиды и альвеолитиды, полностью вымерли гелиолитоидеи и представители характернейших групп с шиповидными септами – цистифиллиды триплазматиды. Новые крупные таксоны книдарий в это время не возникли: этот кризис явился как бы предвестником "катастрофы", произошедшей с кораллами на границе франского и фаменского веков в результате сближения континентальных плит, и тем самым, ликвидации мелководных шельфов. Из рассмотренной выше цепи выпали табуляты и рифовые биотопы во франском веке в основном заселяли строматопороидеи и цериоидные ругозы.

После этого кризиса рифовая экосистема восстановилась, примерно, через 12 млн лет (на рубеже турнейского и визейского веков), но уже в существенно ином виде: в ней стали преобладать зеленые водоросли и мшанки. Кораллы вообще перестали играть роль каркасостроителей, их систематический состав изменился коренным образом – из известных в девоне табулятоморф для карбона и перми характерны лишь *Micheliniidae* и *Syngororidae*, а из ругоз в карбон перешли только

представители пяти (!) семейств из почти 70 известных в позднем девоне. В визейском веке возникли новые семейства и даже надсемейства ругоз – *Lithostrotionicae*, *Londdaleiicae*, *Zaphrentoidicae*, *Cyathop-sicae*, *Aulophyllicae*. В данном случае коралловое сообщество смогло сохраниться, как бы отступив в более глубокие участки морских бассейнов. Почти всегда это были мелкие одиночные диафрагматофорные ругозы, названные О. Шиндевольфом "циатаксониевой фауной"; их остатки мы находим, по-видимому, в глубоководных отложениях этого возраста. Они не строили рифов, но как только попадали в благоприятные условия, вновь могли вступить в рифовое сообщество (что мы и наблюдаем в конце ордовика, раннего и среднего триаса и др.). Если бы аналогичная катастрофа произошла в наши дни, такими убежищами для кораллов могли бы оказаться относительно глубоководные зоны Атлантического и Тихого океанов, где известны большие популяции агерматипных склерактиний.

В визейских шельфовых отложениях широко распространены коралловые банки, часто довольно крупные, сложенные полипниками как табуляты (главным образом, сирингопоридами), так и ветвистых ругоз (литостротонииды, лонсдаленииды) и, конечно, хететиды (особенно наглядно это можно наблюдать в Подмосковном и Донецком бассейнах, на Урале и в Тянь-Шане).

На юго-западе Японии в системе Акийоси (Sugiyama, Nagai, 1994) органогенные постройки приурочены к вулканогенному основанию; видимо, они росли на дне океана. На наружных склонах этих структур установлены многочисленные кораллы-ругозы, которых, однако, все же не следует признавать ведущими каркасостроителями.

Позднепалеозойская рифовая экосистема просуществовала до конца перми. На этом этапе кораллы в принципе утратили роль каркасостроителей, хотя и обитали, часто в больших количествах, на рифах¹. Наступил следующий кризис, эпоха обновления биоты в целом. На границе перми и триаса вымерли и табуляты и ругозы, раннетриасовые кораллы не известны вообще, а начиная со среднего триаса вплоть до наших дней роль кораллов-рифостроителей играют склерактинии.

Итак, в ордовике, силуре и девоне кораллы в той или иной степени играли роль рифообразователей, хотя и не первостепенную. Схема колонизации книдариями биотопа может быть представлена следующим образом: на твердое основание, реже – рыхлое, сформированное за счет жизнедеятельности водорослей, строматопоройдей, кораллов с симбионтами, иглокожих (скальные основания вулканического происхождения, широко распространенные в наши дни, в палеозое встречаются редко) в подавляющем большинстве случаев первыми поселялись строматопоройдеи с уплощенными ценостеумами. Далее – кораллы (табуляты, затем ругозы с массивными полипниками, ругозы с ветвистыми полипниками), иглокожие и еще позже брахиоподы. Наиболее глубоко-

¹ Одной из возможных причин такого явления могло оказаться нарушение в это время симбиоза с зооксантеллами.

водными из квидарий все же следует признать одиночных ругоз, причем в принципе плеонофорные формы заселяли менее глубокие зоны бассейна. Такая закономерность нами прослежена на примерах силура Сибирской платформы и Алтае-Саянской области, силура-девона Горного Алтая и Урала, а также силура о. Готланд, франского яруса Бельгии, силура США и Канады.

Что же касается сукцессии кораллов в палеозойских рифовых экосистемах, то отчетливо можно выделить (и изучить) пионерную и климаксную стадии, особенно если разрез рифа четко ограничен литологически. Выделение же "всеобщих" "промежуточных" стадий (от одной до нескольких) вряд ли обосновано, поскольку, как подтверждают наши наблюдения, видовой состав кораллов может неоднократно меняться и повторяться как во времени, так и в пространстве.

КОРАЛЛОВЫЕ "РИФЫ" В НИЖНЕМ КАРБОНЕ МОСКОВСКОЙ СИНЕКЛИЗЫ

В литературе по визейским и серпуховским отложениям Московской синеклизы есть несколько упоминаний о рифогенных известняках и коралловых рифах, но только один из них был описан А.П. Ивановым (1928). По данным З.А. Богдановой (1932), первые сведения о коралловых рифах в визейских отложениях рек Осетра и Прони сообщил А. Струве, проводивший исследования в 70-х годах прошлого столетия. При литологическом изучении З.А. Богданова также нашла в этом районе известняком веневской свиты, почти нацело состоящие из колониальных кораллов и приняла их за коралловый риф. На р. Осетр у г. Венева (южная часть Московской синеклизы) находится стратотип веневского горизонта, выделенного М.С. Швецовым (1932) под названием веневской свиты. Эти отложения также вскрыты карьерами по р. Осетру у поселка Серебряные Пруды и на р. Проне у г. Михайлова. Они были описаны многими исследователями, которые отмечали обилие колониальных кораллов и хететид в слоях известняков мощностью в 2–3 м, но не относили их к рифогенным образованиям (Швецов, Бирина, 1935; Раузер-Черноусова, 1948; Махлина, Вдовенко и др., 1993)

При палеоэкологическом и литологическом изучении было установлено, что веневские отложения мощностью 10 м во всех разрезах по Осетру и Проне представлены слоистыми светло-серыми или белыми известняками, сложенными раковинами фораминифер, мелким детритом и водорослями *Calcifolium okense*. Местами в них много колониальных и одиночных ругоз, хететид и известковых губок *Siderospongia serpens*, реже встречаются сирингопориды. Сравнительно редки брахиоподы; исключением являются *Striatifera*, иногда образующие плотные поселения типа банок (Осипова, Бельская, 1965). Среди колониальных ругоз здесь преобладали *Actinoscyathus* (ругозы с массивными колониями, большинством отечественных геологов и палеонтологов рассматривавшиеся в составе рода *Lonsdaleia*), среди одиночных – *Palaeosmilina*. Они принадлежали к сообществу *Palaeosmilina* – *Lonsdaleia* – *Gangamophyllum*, не выносившему отклонений условий от нормальных морских, и се-

лились вместе с хететидами и губками в открытом море на фораминиферово-детритовом субстрате, не образуя органогенных построек (Осипова и др., 1980; Геккер М.Р., 1983, 1985).

А.П. Иванов (1928) в обнажении у деревни Лужки (левый берег р. Оки в 12 км от г. Серпухова) описал отложения серпуховского яруса, выходящие на протяжении около 500 м. Они заключают грубо-детритусовую толщу, видимой мощностью до 6 м, переполненную кораллами, брахиоподами и мшанками. На небольшом расстоянии эта толща замещается тонко- и толстослоистыми известняками с прослойками глинистого известняка и редкими брахиоподами, но без кораллов и грубого детрита. А.П. Иванов считал, что здесь находится хорошо обособленное рифообразное скопление прикрепленных животных, имевшее в поперечнике около 80 м и высоту около 6 м. Он рассматривал это тело как поперечное сечение рифообразной гряды, протягивающейся в меридиональном направлении, и дал следующее описание ее строения: "В рифе ясно наблюдаются две прослойки, переполненные крупными колониями *Lonsdaleia* – одна в нижней трети, другая в верхней трети рифа; на восточной окраине встречаются только мелкие колонии до 15 см диаметром и толщины всего до 3 см, тогда как колонии в центральной части рифа достигают 0,5 диаметром и 0,3 м толщины. Породы рифа при общем детритусовом хабитусе имеют различную консистенцию – в одном случае рыхлый сыпучий детритус с погруженными в него колониями *Lithostrotion*, масса *Caninia*, свободно лежащих в рыхлой массе, в других пунктах – это крепкий сливной перекристаллизованный известняк, нацело состоящий из раковин, кораллов, мшанок" (Иванов, 1928, с. 9).

Обнажение у деревни Лужки было хорошо известно палеонтологам, и отсюда происходит много материала по кораллам, брахиоподам и мшанкам, описанного в статьях и монографиях. Среди кораллов преобладают одиночные ругозы – *Caninia* и *Turbinatocaninia*, колониальные представлены многочисленными *Diphyphyllum* и, реже, *Actinocyathus*.

Т.А. Добролюбова (1948, 1952) отмечала, что большинство одиночных кораллов из этого местонахождения имеет пережимы и вздутия, сопровождающиеся иногда разрывом эпитеки. Они часто неправильно изогнуты вследствие скручивания или резкого поворота устья коралла в какую-либо сторону. Все эти неправильности роста кораллов указывают на сильное движение воды в данном месте бассейна, обусловленное или постоянным морскими течением или временным волнением. Некоторые слои почти нацело состоят из кораллов; к ним примешиваются в сравнительно небольшом количестве брахиоподы и множество члеников криноидей. Все эти остатки организмов слабо сцементированы детритусовым органогенным известняком, почти лишенным терригенных частиц, которые, по-видимому, уносились при быстром движении воды, перекатывавшей кораллы.

Постоянное совместное нахождение скоплений кораллов и остатков криноидей (в виде отдельных члеников и частей стебля) выявил М.С. Швецов (1948) при изучении фациальных изменений стешевских

отложений. Он кратко охарактеризовал криноидную и кораллово-рифтовую фации и отметил места их преимущественного развития – по рекам Беспуте, Вашане и Осетру (в 45–65 км к юго-востоку от "лужковского рифа").

Наиболее полный разрез верхней части стешевского горизонта, мощностью до 7 м, был описан Г.А. Добролюбовой, а позже Т.Н. Бельской и А.И. Осиповой на р. Беспуте у села Торопово. Здесь в ломках вскрыты массивные криноидные известняки с двумя слоями рыхлых коралловых известняков (0,4–0,5 м) и прослоями мергелей. Нижний коралловый слой мощностью 0,4 м, состоит из колоний *Diphyphyllum* и многочисленных одиночных кораллов *Turbinatocania okensis*. Большинство кораллов лежит с чашками, обращенными вверх; немногие из них расположены вертикально. Есть колонии *Actipocyathus*, захороненные в положении роста. В верхнем коралловом слое, залегающем на 4,5 м выше, преобладают крупные, сильно обтертые кораллы *Turbinatocania besputensis*. Почти все они лежат горизонтально, только немногие конические формы стоят вертикально. Промежутки между кораллами заполнены члениками криноидей или рассыпавшимися кораллитами колоний *Diphyphyllum*; есть и обломки этих колоний. В нижней части слоя много брахиопод – *Eomarginifera lobata*, *Composita ambigua*, *Schizophoria resupinata*, спирифериды и др.

Из приведенных описаний "лужковского рифа" и криноидно-коралловых отложений у села Торопово, относимых М.С. Швецовым к кораллово-рифтовой фации, видно, что в этих местонахождениях преобладали одиночные кораллы; колониальные ругозы не нарастали друг на друга и не создавали каркасных построек, а селились на субстрате из органогенного (преимущественно криноидного и кораллового) детрита.

Криноидные известняки и прослои мергелей заключают много разнообразных брахиопод, особенности захоронения которых свидетельствуют о разной подвижности воды. Преобладают остатки сообществ, претерпевших значительное гидродинамическое воздействие: в них доминируют отдельные створки крупных раковин и их обломки. Реже, в мергелях и глинистых разностях криноидных известняков, сохраняются целые раковины, лежащие на брюшной створке; иногда вместе с ними встречаются одиночные кораллы в вертикальном положении, по-видимому, быстро засыпанные илом.

В результате палеоэкологического и литологического изучения выяснилось, что криноидная фация и связанные с нею коралловые слои, на юге Московской синеклизы находились между отложениями лагуны (глины и доломиты) и открытого моря (чистые известняки с разнообразной фауной). Соотношение осадков и населения этих фациальных зон показаны на рис. 2.4.5.

При изучении многих скважин было установлено широкое распространение криноидных известняков: они полосой протягиваются с юга (от Тулы, Серпухова) до Верхнего Поволжья (Ржев, Селижарово), а также известны в западной части Московской синеклизы (район Сухиничи, Вязьмы). На схеме (рис. 2.4.6), отражающей распределение

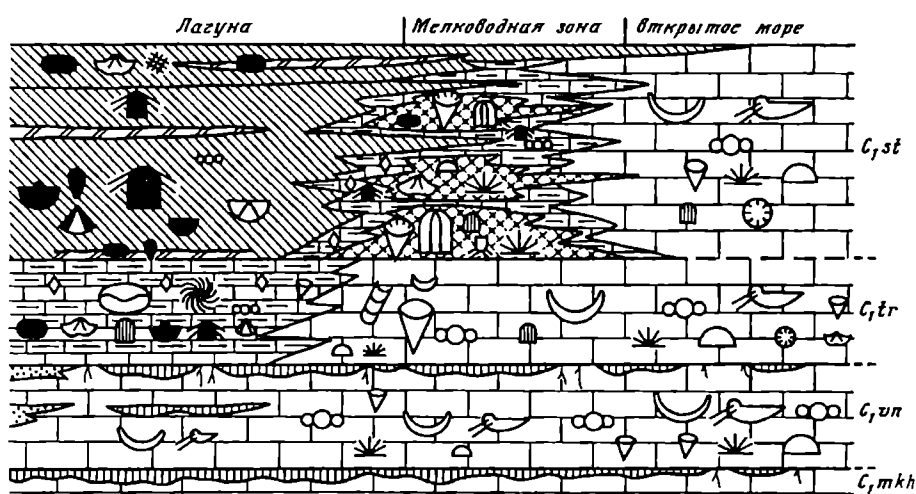


Рис. 2.4.5. Схема соотношения осадков и населения разных фациальных зон на юге раннекаменноугольного бассейна Московской синеклизы (по Осиповой, Геккеру, Бельской, 1974)

1 – пески и алевроиты; 2 – глинистые осадки; 3 – детритово-фораминиферовые известковые осадки с *Calcifolium*; 4 – микрозернистые известковые и глинисто-известковые осадки с детритом; 5 – криноидные известковые осадки; 6 – микрозернистые известковые осадки с ризоидами стигмарий; 7 – доломитовые и глинисто-доломитовые осадки; 8 – примесь доломита в известковых осадках; 9 – фораминиферы (а – богатый комплекс, б – бедный комплекс); 10 – *Zoophycos*; 11 – хететиды; 12 – *Turbinatocaniaia okensis*; 13 – другие одиночные ружозы; 14 – массивные колониальные ружозы; 15 – ветвистые колониальные ружозы; 16 – наутилоидеи; 17 – *Lingula*; 18 – *Schizophoria resupinata*; 19 – *Schuchertella*; 20 – *Orthotetes hindi*; 21 – хонетиды; 22 – *Striatifera*; 23 – *Gigantoproductus*; 24 – *Antiquatonia hindi*; 25 – *A. khimenkovi*, *A. costata*; 26 – *Dictyoclostus*; 27 – *Eomarginifera*; 28 – *Samarotoechia pleurodon*; 29 – *Spirifer*; 30 – мшанки; 31 – остракоды. Черными значками показаны наиболее эврибионтные организмы

осадков и некоторых организмов в стешевском бассейне, показано, что криноидные фации окаймляли лагуну с востока и запада. Они фиксируют расположение отмелей, отделявших лагуну от морского мелководья (Осипова, Бельская, 1965а). Особенности роста кораллов и захоронения брахиопод указывают на сильное движение воды, создававшееся, вероятно, донными течениями. Как и в современных морях, в зонах течений массами селились и процветали разнообразные представители прикрепленного бентоса: криноидеи, кораллы, многие брахиоподы, мшанки и др., но они не строили биогермы и рифы.

Сведения о коралловых рифах в северо-западной части Московской

синеклизы имеются в трудах М.Э. Янишевского (1935, 1937). Изучая стратиграфию карбона этого региона, он отметил, что в верхней половине серпуховской свиты есть слои, переполненные остатками кораллов, представляющие настоящие коралловые рифы. Они выходят в обнажениях по р. Мсте выше г. Боровичи: в правом берегу около д. Малый Порог и по речке Сухой Панередке, левому притоку Мсты. М.Э. Янишевский писал, что в первом местонахождении известняк заключает много *Chaetetes*, кораллов *Lonsdaleia*, *Lithostrotion*, *Syringopora* и брахиоподы *Gigantella superior*, раковины которых, вероятно, еще при жизни часто обрастали хететиды.

Дальнейшими исследованиями было уточнено стратиграфическое положение кораллового слоя (известняк № 20 М.Э. Янишевского): он слагает верх толщи "с" (по местной схеме) и коррелируется с верхними слоями стратотипического разреза стешевского горизонта в Верхнем Поволжье (Осипова, Бельская, 1970) (рис. 2.4.7). В 1960-х годах этот характерный слой можно было наблюдать как в местах, упомянутых М.Э. Янишевским, так и в соседних выходах по левому и правому берегам Мсты на протяжении 3–4 км. Здесь на прослое темного кремня мощностью 0,2 м, лежит белый раковинно-детритовый известняк с фораминиферами. Он в разной степени доломитизирован и местами почти полностью замещен желто-серым доломитом. В нижней части слоя много крупных (до 17 см) раковин *Gigantoproductus* и *Latiproductus*, большинство которых захоронено в прижизненном положении – на брюшных створках. Выше преобладают хететиды субсферической формы (до 40 см в поперечнике) и колонии *Actinocyathus*, *Diphyphyllum* и *Syringopora*. Брахиоподы *Gigantoproductus* и *Striatifera* редки и створки их почти всегда разрознены; встречаются одиночные кораллы, двустворчатые моллюски и гастроподы. Вверху слоя видны следы размыва, происходившего при обмелении в конце стешевского времени: поверхность неровная, с углублениями и выступами (в пределах 5–20 см), со срезанными колониями хететид и, местами с тонким прослоем зеленоватой глины. Мощность 2,0–2,2 м (рис. 2.4.7).

В большинстве выходов колонии кораллов и хететид захоронены на некотором расстоянии друг от друга и почти все перевернуты. Даже в местах наибольшего скопления этих остатков (как у деревни Малый Порог) они не срастались и не создавали биогерма, хотя *Chaetetes* часто обрастали отдельные раковины брахиопод и беллерофонов, используя их как твердый субстрат. Разнообразный состав и обилие особей указывают на оптимальные условия существования фауны, а особенности захоронения – на значительную подвижность воды. Это местообитание было особенно благоприятно для хететид: их численность здесь высока, тогда как в криноидно-коралловых фациях они, по-видимому, не селились.

Данные о рифовых известняках протвинского горизонта серпуховского яруса на р. Вытегре у Онежского озера приведены В.С. Кофманом и В.Ю. Горянским (1971, с. 287) в очерке стратиграфии каменноугольных отложений северо-запада Русской платформы. Авторы,

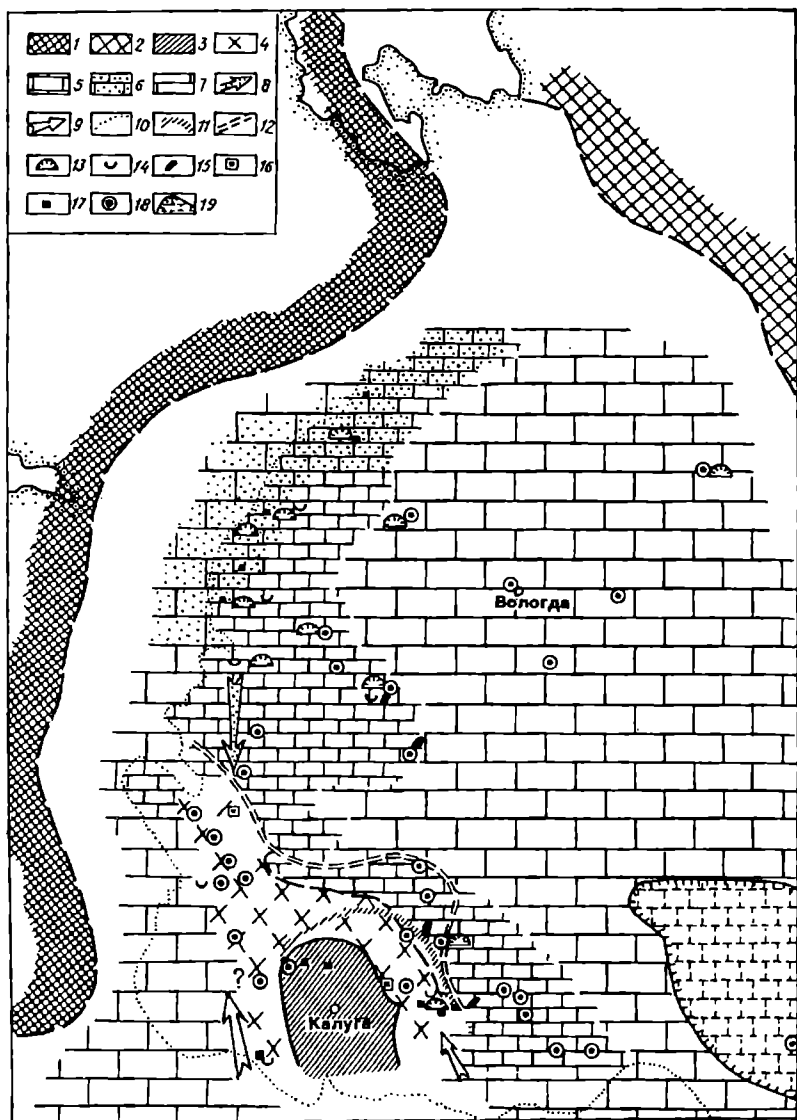


Рис. 2.4.6. Схема распределения осадков штешевского времени в бассейне Московской синеклизы (по Осиповой, Бельской, 1965)

1 – суша; 2 – предполагаемая суша. Осадки: 3 – лагунные, глинистые и доломитовые (в течение всего штешевского времени); 4 – карбонатно-криноидные, перемежающиеся с лагунными глинистыми и доломитовыми; 5 – морские известковые (детритовые и форамниферовые); 6 – морские известковые, перемежающиеся с терригенными прибрежно-морскими и дельтовыми отложениями; 7 – карбонатные (без уточнения фацальной принадлежности, а также их предполагаемое распространение); 8 – направление северного течения, несшего терригенный материал; 9 – направление течений с юга и юго-востока (?); 10 – контур современного распространения нижнекаменноугольных отло-

ссылаясь на исследования В.П. Бархатовой и более поздние геологосъемочные работы, дают следующую характеристику верхов разреза: "рифовые, массивные, сильно закарстованные известняки, с карстовыми полостями, заполненными пестроокрашенными известковистыми глинами. В неразрушенных участках известняки имеют сахаровидную структуру. Мощность 7 м".

Никаких сведений об остатках организмов, слагающих известняки, не приводится, хотя те же обнажения по р. Вытегре были ранее подробно описаны и палеонтологически охарактеризованы Б.С. Соколовым (1946). В известняках верхней части разреза им отмечены следы длительного перерыва (конец раннего и начало среднего карбона) и определены *Actinocyathus floriformis*, *Chaetetes rossicus*, *Ch. cf. gracilis* и *Striatifera ex. gr. magna*. Более богатая фауна была найдена в нижележащих известняках мощностью 5–6 м. Они заключают банки брахиопод, образованные преимущественно *Gigantella latissima* и *Striatifera striata*, встречаются также *Striatifera ex. gr. magna*, *Spirifer trigonalis*, *Athyris ambigua*, *A. expansa*, разнообразные гастроподы, кораллы *Dibunophyllum turbinatum*, *Campophyllum amplexoides*, *Actinocyathus floriformis*, *Lonsdaleia duplicata* и хететиды, сходные по видовому составу с определенными из верхней части разреза.

Б.С. Соколов, занимавшийся полевым изучением сообществ раннекаменноугольных хетенид и кораллов севера Подмосковского бассейна, пришел к убеждению, что, при исключительном обилии хетенид и кораллов, ни одна из этих групп не обнаруживает признаков, которые бы указывали на создание ими органогенных построек (Соколов, 1941). Такие признаки не были обнаружены и при более поздних палеоэкологических исследованиях, а также при осмотре разреза по р. Вытегре в 1968. г участниками VIII Всесоюзного литологического совещания, в числе которых были Т.Н. Бельская и А.И. Осипова. Поэтому представление о рифовой природе протвинских известняков в этом регионе следует признать необоснованным.

При палеоэкологических и литологических исследованиях, проведенных в палеонтологическом институте Академии наук СССР на большей части Московской синеклизы, в отложениях верхнего визе и серпуховского яруса не было обнаружено органогенных построек и рифовых тел, хотя потенциальные рифостроители – кораллы и хететиды – были широко распространены в бассейне в это время.

Изучение ряда обнажений, рассматривавшихся ранее как рифы – "лужковского рифа" на р. Оке, "веневского рифа" в районе г. Венева, "кораллового рифа" на р. Мсте – показало, что известняки, считавшиеся рифовыми, являются нормально-слоистыми и имеют небольшую

жений; 11 – граница распространения лагуинных глинистых осадков в первой половине стешевского времени; 12 – граница распространения лагуинных глинистых и доломитовых осадков в конце стешевского времени; 13 – поселения колониальных ругоз; 14 – поселения крупных брахиопод; 15 – водоросли *Calefolium okense*; 16 – стратотипические разрезы тарусского и стешевского горизонтов; 17 – основные обнажения; 18 – скважины; 19 – область Токмовского свода (возможно, подводное поднятие)

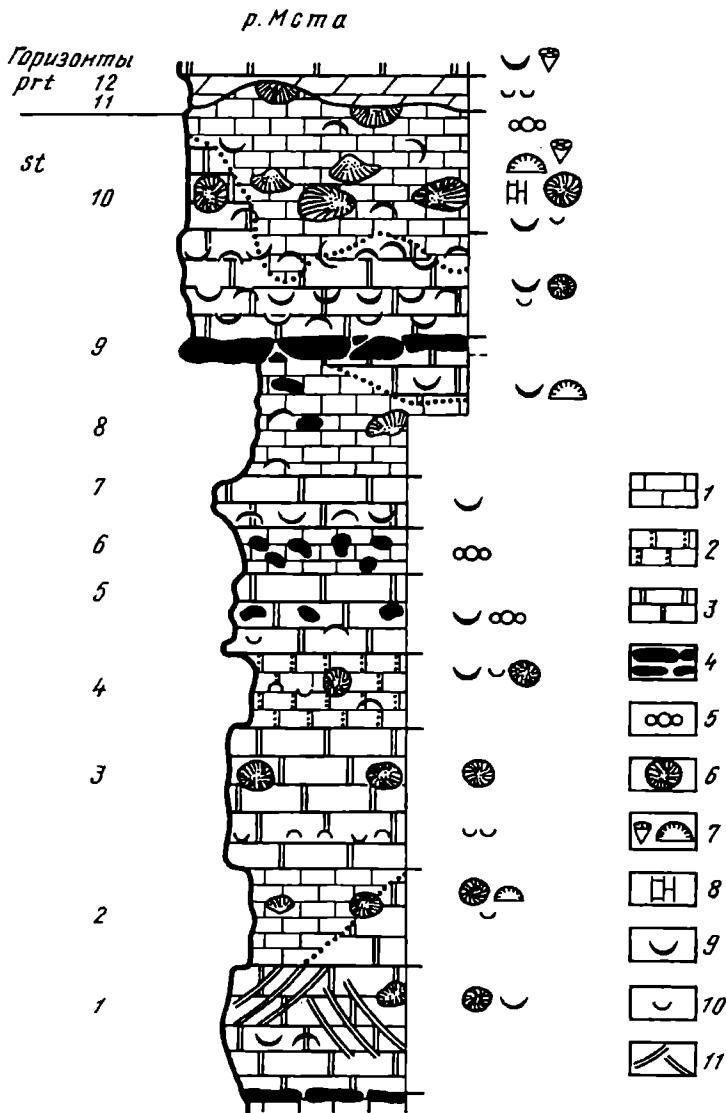


Рис. 2.4.7. Строение верхней части стешевского горизонта на р. Мсте (по Осиповой, Бельской, 1970, с изменениями).

1 – известняки, 2 – доломитизированные известняки, 3 – доломиты замещения; 4 – конкреции и прослои кремня; 5 – фораминиферы; 6 – хететиды; 7 – кораллы ругоза (одиночные и колониальные); 8 – сирингопориды; 9 – крупные брахиоподы (*Gigantoproductus*, *Linoproductus*, *Striatifera*); 10 – мелкие прахиоподы (*Eomarginifera*, *Camarotoechia* и др.); 11 – ходы роющих *Desmichnus*. Цифры слева от колонки – номера слоев; значки справа от колонки – остатки организмов. Общая мощность – 9 м

мощность. В одних местонахождениях известняки слагаются в основном остатками криноидей и кораллов, обитавших на отмелях (Лужки, Горопово), в других – детрито-фораминиферовыми разностями с многочисленными колониями хететид и кораллов ("веневский риф", стешевский "риф" на Мсте). Они представляют отложения открытого моря, где при оптимальных условиях в чистых водах нормальной солености, хорошо аэрированных, существовали большие, но не сомкнутые поселения хететид и кораллов, вместе с известковыми губками, брахиоподами *Striatifera*, *Latiproductus*, *Gigantoproductus*, *Delepinea*, разнообразными фораминиферами и др. (Осипова и др., 1983).

Исследователями, изучавшими нижнекаменноугольные отложения в 20-х – 50-х годах, известняки с многочисленными кораллами были приняты за рифы потому, что тогда господствовало представление о том, что все карбонатные породы с обильными остатками колониальных организмов и одиночных кораллов являются рифовыми. Это ошибочное представление существовало примерно до середины 60-х годов, когда в связи с возросшим интересом к проблемам древнего рифообразования многие палеонтологи и геологи начали совместную работу по изучению и классификации органогенных построек (Геккер, 1966). В результате число публикаций по этим вопросам заметно увеличилось и определилась группа исследователей, составивших первое руководство "Ископаемые органогенные постройки, рифы, методы их изучения нефтегазоносность" (Королук и др., 1975). В последующие годы появился ряд работ методического содержания, в совокупности дающих хорошую основу для изучения древних рифов.

МШАНКИ

Мшанки, обладая быстрым колониальным ростом, несмотря на микроскопические размеры зооидов, могут самостоятельно или совместно с другими организмами сооружать различного типа органогенные тела (биогермы, толтры, рифы и др.). Эту способность они приобрели на первых этапах эволюции класса стенолемат в раннем ордовике и, благодаря скелетной морфологии, явились важными элементами рифовой или биогермной экосистемы в последующие периоды фанерозоя.

Экологическая природа мшанок в биологических сообществах рифовых экосистем изучена, к сожалению, еще недостаточно для того, чтобы ответить на вопрос, как воздействовали рифовые обстановки на пути эволюции мшанок в целом.

Рифообразующей роли мшанок посвящена серия работ известного американского бризоолога Р. Каффи (*Cuffey*, 1974, 1977, 1985 и цитируемая литература в этих публикациях). Огромная заслуга Каффи состоит в том, что, изучая параллельно современные и ископаемые рифы и обитающих в них мшанок, он выяснил их рифостроющую роль и предложил расширенную классификацию мшанково-рифовых пород (*Guffey*, 1985).

Распределение мшанок и их функциональная роль в рифах пол-

ностью контролируются экологической обстановкой, которая подвержена всевозможным изменениям во времени и пространстве. Этот контроль, нередко очень жесткий, проявляется по линии трофических связей. Мшанки избирательны по отношению к субстрату. Они предпочитают твердый и устойчивый или гибкий и подвижный субстрат. Неблагоприятно для них илистое и песчаное дно. Отрицательно сказывается на существовании мшанок отклонение от нормальной солености. Благоприятны для них чистые и слабо турбулентные воды. Массивные и инкрустирующие формы обильны в более подвижной воде. Тонковветвистые, перистые и сетчатые колонии встречаются в чистых и менее турбулентных водах. Косвенное воздействие на распределение мшанок оказывает свет, поскольку этот фактор связан с распределением планктона – их основной пищи. Глубина тоже влияет на распределение мшанок, которые предпочитают глубины от 20 до 80 м. Присутствие среди мшанок космополитных форм отражает их адаптивную способность к изменениям температурного режима.

Мшанки в течение палеозоя были одной из видных групп, участвовавших в рифообразовательных процессах и сосуществовавших с различными организмами животного и растительного мира. Следовательно, можно предположить, что рифо-мшанковая роль и ее разнообразие контролировались, прежде всего, тем рифовым сообществом, с которым мшанки были тесно связаны экологически. Палеозойские мшанки процветали в сообществах брахиопод и криноидей, прекрасно сосуществовали с червями, водорослями, бактериями, труднее уживались со строматопороидеями и табулятами. Серьезными конкурентами мшанок-рифостроителей в девоне были, по-видимому, ругозы.

Конструктивную роль мшанок в органогенных постройках можно условно разделить на четыре категории: 1) каркасостроющую, 2) каркасоинкрустирующую, 3) осадкоулавливающую и 4) осадкообразующую.

Успех палеозойских мшанок в роли каркасостроителей, по сравнению с кораллами, строматопороидеями и водорослями, в силу различия их биологических особенностей был невелик. В образовании твердого рифового каркаса мшанки выступали скорее в роли помощников, чем основных каркасостроителей. Они, как правило, поселялись на уже имеющихся твердых сооружениях и в процессе формирования колоний постепенно наращивали их, расширяя ядро рифов.

Знаменитые среднеордовикские рифы Вазалемма в Эстонии носят такой характер (Basler, 1911, табл. 13). На таблице изображен небольшой фрагмент поверхности рифовой породы. Это массивные известняки, включающие множество почти целых неповрежденных скелетов мшанок, размещающихся один над другим. Среди разнообразных по форме зоариев доминируют сетчатые формы с мощным скелетом, затем следуют инкрустирующие (пластинчатые) и более скромное место занимают прямостоящие, стержневидные и ветвистые формы. Этот пример наглядно показывает, с одной стороны, пластичность мшанок, т.е. их способность изменять форму роста колоний, с другой – дает воз-

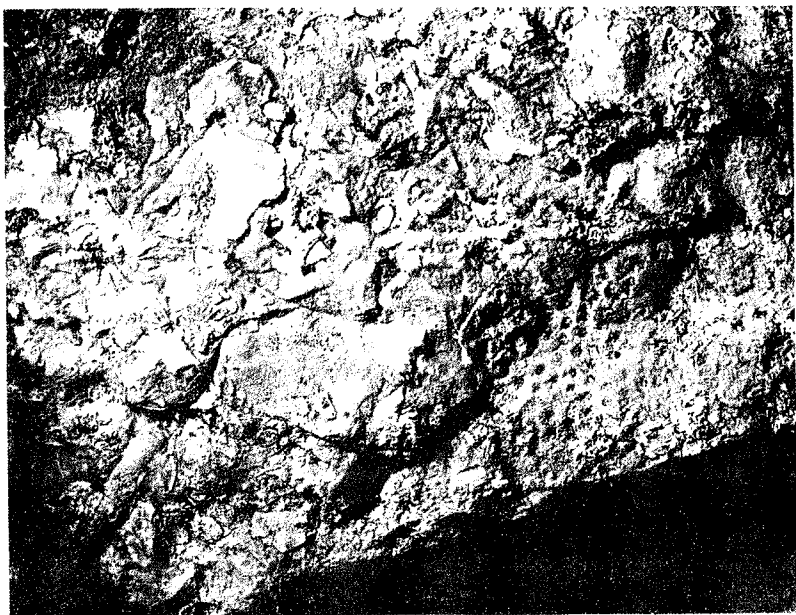


Рис. 2.5.1. Куски рифового известняка, переполненного зоариями мшанок (×1). В центре – разрозненные фрагменты ложносетчатого зоария *Homotrypella cribrosa*, в правом нижнем углу – правильносетчатый зоарий *Proavella* sp.; Эстония, карьер Вазалемма; средний ордовик, карадок, кейла-оандуский горизонт

возможность выяснить и предположительно высказать суждение о влиянии рифовых условий на процессы видообразования у мшанок.

На том же рисунке в верхнем углу слева можно видеть веерообразный, подлинно сетчатый анастомозирующий зоарий. Он несет массивные, уплощенные, равномерные по ширине прутья, разделенные овальными, правильными, мелкими петлями, чередующимися в определенной последовательности. Это зоарий *Graptodictya proava* из отряда криптостомид.

В центре рисунка разместился также веерообразный и тоже сетчатый зоарий, но совсем другого облика. Здесь уже нет той правильности, которой обладает верхний сетчатый зоарий. Напротив, он состоит из округлых, тонких или неравномерно утолщенных прутьев и крупных петель разнообразных и неправильных очертаний. Размеры петель, как и их форма, меняются в широких пределах, но заметно возрастают в дистальном направлении в зоне расширения веера. Этот зоарий принадлежит *Homotrypella cribrosa* из отряда трепостомид. Как правило, хомотрипеллам свойственны преимущественно ветвистые зоарии, иногда переходящие в кустистые и реже сетчатые, состоящие из удлиненно-трубчатых зооциев. Последние имеют частые цистифрагмы. У хомотрипелл нет акантостиллей. Детальный анализ внутренней морфологии *H. cribrosa* показал, что сетчатая форма его зоариев образовалась в

результате случайной, нередко механической стыковки и последующего расхождения свободнорастущих прутьев. После стыковки прутья ведут себя по-разному. Чаще всего оба прута меняют направление роста и расходятся в разные стороны, как правило, под острыми углами. В редких случаях один из них, упершись кончиком в соседний прут, полностью прекращает свой рост. Почкование зооидов останавливается. В обоих случаях формируются петли. В результате последующего копирования, хотя не вполне идентичного, образуются сетчатые зоарии необычного типа, которые называют еще "ложными сетками". Внешнее строение подобной сетки, на мой взгляд, в отличие от генетически детерминированной сетчатой конструкции *Graptodyctia proava*, контролировалось чисто экологическими факторами, такими, как ограниченная площадь субстрата или недостаток пространства в густонаселенных рифах.

Исходя из теоретических соображений, указанные факторы не должны были кардинально изменить внутреннюю морфологию этой мшанки. Действительно, на уровне рода *Homotrypella* коренные изменения морфологических признаков не прослеживаются. Однако сам вид *H. stibrosa* четко отличается от остальных видов этого рода не только "сетчатой" формой зоариев, но и своими количественными признаками. Это эндемичный и очень оригинальный вид. Его распространение ограничено рифогенными фациями среднего ордовика Эстонии (рис. 2.5.1). Он не встречается в известняковых фациях иного происхождения. Особого внимания заслуживает тот факт, что в послеордовикской истории трепостомидных мшанок сетчатые зоарии больше не появлялись. Между тем, в других параллельно развивавшихся отрядах мшанок сетчатые конструкции закрепились генетически и модифицировались различным образом в отрядах цистопорид, криптостомид и фенестеллид.

В вазалемских рифах распределение мшанок носит локальный характер. В одних участках рифа наблюдаются скопления самых разнообразных по форме зоариев и, естественно, богатых по таксономическому составу, в других же прослеживается резко выраженное обеднение мшанок в рифовом сообществе. Отсюда известны представители всех отрядов палеозойских мшанок. Однако их вклад в рифовую экосистему был неравноценным. Доминировали цистопориды с пластинчатыми зоариями (роды *Segatoroga*, *Segatoporella*, *Lichenalia*). Значительное место отводится массивным, ветвистым и ложносетчатым трепостомидам (роды *Homotrypella*, *Hemiphragma*, *Diplotrypa* и др.). Затем идут двухслойно-симметричные криптостомиды, имеющие подлинно сетчатые с анастомозами зоарии (роды *Graptodictya*, *Pachydictya*). Разнообразны филлопориниды, обладающие тонковетвистыми, часто дихотомизирующими и сетчатыми (анастомозирующими) зоариями (*Chasmatoroga*, *Phyllorogina*). Из рабдомезид изобилуют мшанки рода *Goldfussitrypa*. Все мшанки имели большие зоарии.

Очевидно, при жизни рифа мшанки, действуя как помощники основных каркасостроителей, занимали свободные ниши и концентрировались в его краевых участках как близ основания, так и на боковых склонах

рифа. Одновременно они выступали и как задержатели сыпучих грунтов, которые можно определить, используя терминологию Р. Каффи (Cuffey, 1985), как баффлстоуны, встречающиеся в глубоких зонах боковых участков крупных рифов.

Подлинными каркасостроителями палеозойские мшанки выступали, очевидно, в биогермных постройках. Биогермы, в которых мшанки являются весомой составляющей пород вместе с другими организмами, встречены на разных стратиграфических уровнях палеозоя и детально описаны, правда, преимущественно в зарубежной литературе (Уилсон, 1980). Кроме того, известны биогермы, более простые по конструкции, целиком состоящие из мшанок. Для построек такого типа Р. Каффи (Cuffey, 1977) предложил весьма удачное, на наш взгляд, название "бриогермы". Бриогермы изучены гораздо слабее, особенно на территории бывшего СССР. Сведения о них в литературных источниках очень скудны.

Первые мшанковые биогермы появились в среднем ордовике. Они имели глобальное распространение. В частности, они известны на территории Балтии, преимущественно в оандуских отложениях карадока. Это небольшие куполовидные холмики, нередко неправильных очертаний, диаметром, не превышающим, как правило, 1 м. Высота их колеблется от 20 до 40–50 см. Примечательная особенность биогермов заключается в низком таксономическом разнообразии мшанок, образующих эти постройки, при высоком их изобилии. Каркасостроительная роль в них выполнялась, как правило, одним родом, нередко даже единственным видом. В оандуских бриогермах Эстонии каркас или ядро часто формировались одним видом *Esthoniopora communis*. Он имеет массивные, многослойные зоарии, состоящие из удлиненно-трубчатых, призматических зооэциев, плотно примыкающих друг к другу. Зооэциальный полиморфизм у этого вида отсутствует, что позволяет говорить о слабой интеграции зооэциев, свидетельствующей об экологической пластичности *E. communis*. Этому способствовало также присущее ему непостоянство локуса почкования зооэциев, позволяющее менять направление роста зооэциев в соответствии с поверхностью субстрата и характером окружающего пространства. *E. communis* является эндемиком Балтийской провинции, но встречается не только в рифогенных фациях. Следует заметить также, что среди сопутствующей фауны в бриогермах значительное место занимают, как правило, брахиоподы. Менее заметна роль трилобитов и других донных организмов.

Приведенные примеры, хотя и немногочисленные, позволяют оценить каркасостроительную роль мшанок. Важно отметить, что мшанкам лучше удавались и с большим успехом выполнялись три другие как бы вспомогательные роли: каркасоинкрустирующая, осадкоулавливающая и осадкообразующая, причем все они проявлялись и, как правило, одновременно осуществлялись в любой рифовой экосистеме, где только присутствовали представители этой группы.

В роли каркасоинкрустаторов мшанки поселялись обычно на плотных и жестких рифовых каркасах, построенных другими организмами,

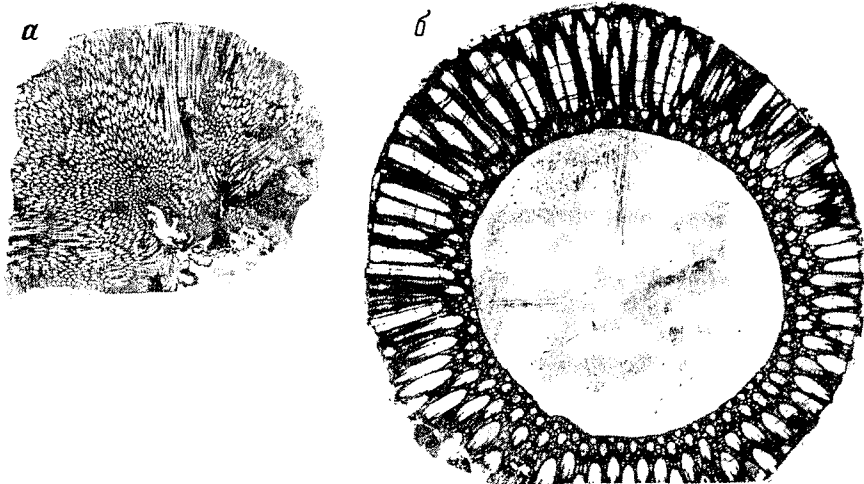


Рис. 2.5.2. Различные формы зоариев *Fistulipora elegantula*:

a – массивный зоарий (×1); ПИН, экз. № 2351/813; Юго-Западный Дарваз, р. Чой-лепгук: верхняя пермь, джюльфинский ярус, биогермный известняк; *б* – инкрустирующий зоарий (×5); ПИН, экз. № 2351/827; Юго-Западный Дарваз, Чапсай II; возраст тот же

или заполняли свободные пространства внутри каркасов. Эти ниши обычно занимали мшанки как с массивными известковыми скелетами, например, цистопориды (рис. 2.5.2а) и трепостомиды, так и изящные рабдомезиды. Нередко мшанки инкрустировали отмершие зоарии своих сородичей (рис. 2.5.2б) или вновь обрастали отжившие участки собственных зоариев. Тем самым они привносили большое количество дополнительного известкового материала и способствовали укреплению каркаса.

Среди палеозойских мшанок основными осадкоулавливателями, или осадкозадержателями, выступали таксоны, обладающие различными сетчатыми зоариями. Их поселения приурочены преимущественно к базальным склонам или краевым участкам рифов, где они выполняли роль ловушек, чисто механически задерживая осыпающиеся массы детрита как органического, так и неорганического происхождения. В результате такого процесса базальные зоны растущих колоний засыпались, а затем постепенно отмирали, но сама колония, ориентированная вертикально, при наличии у нее дистально расположенной зоны роста или зоны почкования, наращивала зооиды, тем самым избегая гибели в течение длительного времени. Эту свою роль мшанки сохраняли без существенных изменений на протяжении всего палеозоя. Исполнителями ее выступали таксономически различные представители, сменявшие друг друга во времени. В раннем палеозое эту роль играли птилодиктоидные мшанки и филлопоринины, обладавшие анастомозирующими сетками. Их расцвет совпал с ордовиком и силуром. В позднем палеозое роль осадкоулавливателей взяли на себя сетчатые гексаго-

неллиды из цистопорид и перистые и сетчатые фенестеллиды, процветавшие в карбоне и перми.

Осадкосозидающая роль палеозойских мшанок оценивается, прежде всего, по количеству мшанкового детрита в породах различного генезиса. Мшанковый детрит, состоящий из фрагментов зоариев, разрушенных механическим путем, аккумулировался в самих рифах или распределялся на дне вокруг них. Мшанки поставляли также материал для нерифогенных отложений, образующихся преимущественно в зоне шельфа. Местами детрит является чисто мшанковым, но в других он смешан с различным количеством обломочного материала, нередко с терригенными осадками. В течение палеозоя мшанки-осадкосозидатели менялись таксономически. В раннем палеозое главенствующую роль среди осадкообразователей играли мшанки с мощным, довольно прочным скелетом зоариев, содержащим большое количество известкового материала. К ним относятся цистопориды, трепостомиды и криптостомидные птилодиктиины. Первые два отряда сохранили эту роль до конца палеозоя. К этому времени птилодиктоидные мшанки сменились фенестеллинами. Обладая более изящными, чем птилодиктиины, но также сетчатыми зоариями, фенестеллины своим изобилием компенсировали составляющие компоненты мшанкового детрита.

Степень разрушения зоариев нередко служит показателем фациальной принадлежности пород. Так, в массивных рифовых известняках зоарии мшанок сохраняются нередко в прижизненном (растущем) положении. В слоистых фациях, примыкающих к рифам, мшанковый детрит включает более мелкие фрагменты зоариев, нередко со следами продолжительной абразии.

Анализ таксономического состава рифолюбивых мшанок показывает, что мшанковые комплексы отдельных рифов включают, как правило, один или два таксона, имеющих численное превосходство над другими. Это послужило поводом для названия мшанковосодержащих пород по родовым наименованиям мшанок, доминирующих в тех или иных отложениях. Широко известны ромботрипеллово-аскопоровые слои гжелского яруса Подмосковья, гексагонелловые и фенестелловые толщи нижнепермских рифов Приуралья. Гексагонелловые толщи переполнены мшанками цистопоридного рода *Hexagonella*, а фенестелловые содержат большое число видов многих родов фенестеллид, прежде относившихся к единому роду *Fenestella* (Шульга–Нестеренко, 1941).

В разные периоды палеозоя экологически толерантные мшанки легко меняли партнеров-каркасостроителей рифов и свободно осваивали новые экологические ниши. В качестве примера можно привести очень интересные сведения из недавно опубликованной работы канадских авторов (Bitter, Scott & Schenk, 1992). На п-ове Порт-о-Порт, на юго-западе Нью-Фаундленда, в визейских отложениях нижнего карбона встречаются карбонатные мшанково-микробные постройки размером от нескольких сантиметров до 10 м в поперечном сечении (рис. 2.5.3). Они приурочены к формации Биг-Коув, которая заполняет трещины на размытой поверхности карбонатных пород нижнего и среднего ордо-

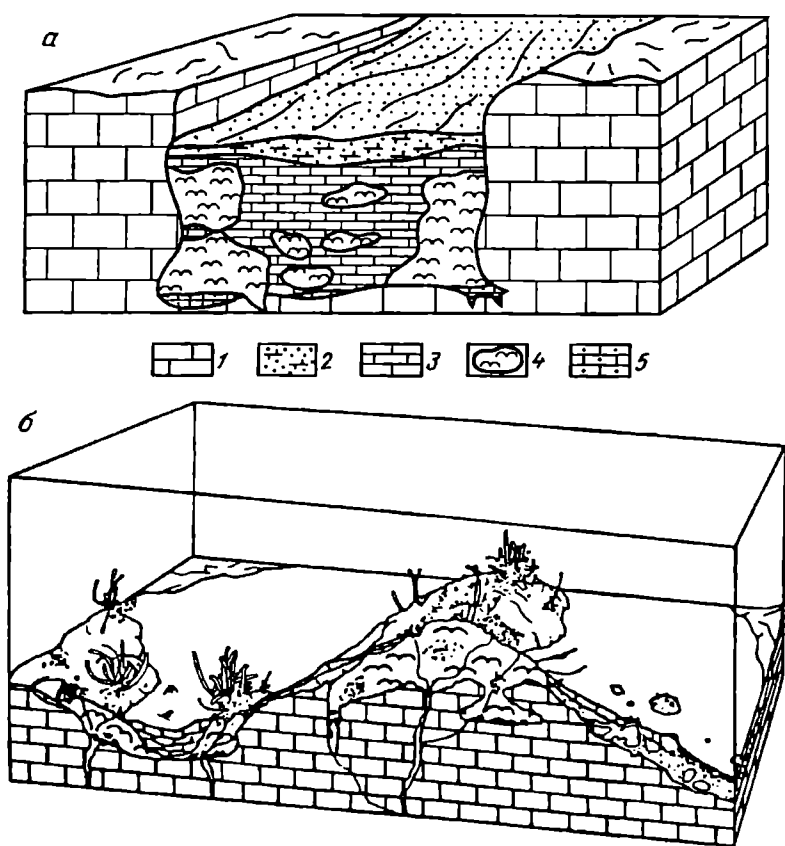


Рис. 2.5.3. Нижнекаменноугольная формация Биг-Коув, несогласно перекрывающая ордовикские карбонаты в районе Беллманс-Коув юго-западного Ньюфаундленда: *a* – блок-диаграмма; максимальная глубина размытой долины 16 м и ширина 300 м; *б* – реконструкция хемосинтетического биологического оазиса на дне каменноугольного моря (Bitter et al., 1992)

1 – толстоплитчатые известняки ордовика, 2 – известковистые песчаники и брекчии нижнего карбона, 3 – пластинчатые пелоидальные известняки, 4 – мшанково-микробные карбонатные холмики, 5 – песчаные микритовые известняки

вика. Фауна этих построек состоит из крупных трубок червей (до 20 см длиной при диаметре 3 см), серпулид, спирорбид, брахиопод и трепостомидных мшанок одного рода *Stenoporella* (с неустановленным видом). Биомасса стенопорелл резко доминировала в этом биотопе (см. рис. 2.5.3а). Стенопореллы имеют массивные, многослойные зоарии, построенные удлинённо-призматическими зооэциями. Стенки соседних зооэциев плотно примыкают друг к другу. На внутренней поверхности автозооэциев они периодически утолщаются, вдаваясь в полость зооэциев в виде шипиков. В углах соединения полигональных апертур развиты крупные акантостили. Зооэциальный полиморфизм отсутствует. Стено-

пореллы представляют не только морфологически своеобразный род. Они включают два вида: *Stenoporella romingeri* и *S. sparsispinifera*, которые приурочены к верхневизейским биогермным отложениям США (штаты Алабама и Арканзас). На территории Канады этот род встречается в разновозрастных отложениях. Изучавшие их авторы предполагают, что в процессе построения мшанко-микробных холмиков, которые можно считать бриогермами, мшанки не имели эндобиотической связи с бактериями. Вероятнее всего, они питались ими. Связь же была основана, по-видимому, на пассивной инкрустации мшанок и серпулид бактериями. Изученные постройки находятся в рифтовой долине, которая была тектонически активной в карбоне. По предложению авторов, биологические сообщества в мшанково-микробных постройках были хемосинтетическими и жили в низкотемпературных гидротермальных воронках на глубине 100 м и более. Отверстия на дне каменноугольного моря были причиной появления необычных биологических оазисов (см. рис. 2.5.3б), а попутно также источником образования углеводородов. Следовательно, мшанки, в частности стенопореллы, доминирующие в биогермных сообществах, могут служить индикатором нефтяных месторождений, широко распространенных в Атлантической Канаде.

Итак, в раннем ордовике мшанки компактно распределялись на участках твердого дна в виде зарослей в сообществе брахиопод и криноидей. Например, в процессе седиментации разрозненных члеников криноидей и зоариев мшанок и последующей цементации их неорганическим кальцитом формировались мшанково-криноидные известняки аренигского возраста на территории Балтии. Зоарии этих мшанок пластинчатые и массивные. Всех их объединяет одна особенность – геометрически правильная форма роста колоний. Пластинчатые зоарии блюдцевидные или лепешковидные. Среди массивных зоариев преобладали сферические, полусферические, конусовидные с расширенным или суженным основанием. Прямостоящие зоарии, как правило, в процессе роста имели тенденцию к увеличению своего диаметра. Таксономически аренигские мшанки представляют два отряда – цистопорид и трепостомид. Среди цистопорид доминировала *Revalotrypa gibbosa*. Родовой состав трепостомид был богаче, но господствующее положение среди них занимало ограниченное число видов: *Esthoniopora lessnikowae*, *Dittopora multimesoporites*, *D. colliculata* и др. Зооциальный полиморфизм у раннеордовикских мшанок отсутствует. Их зооциии слабо интегрированы.

В среднем ордовике мшанки, испытав таксономическую дифференциацию, приобрели способность к широкому распространению и видоизменению. Они сразу же были вовлечены в биологические сообщества рифовых экосистем. Из огромного разнообразия колониальных форм роста среди мшанок-рифостроителей в среднем ордовике доминировали пластинчатые и массивные зоарии, причем геометрическая правильность формы зоариев ими была утрачена. К пластинчатым и массивным зоариям, имеющим произвольную форму и варьирующие размеры, добавились ветвистые, часто дихотомирующие зоарии. В это же время появились сетчатые конструкции, образовавшиеся в результате анасто-

мозгирующего слияния прутьев. Одни из них мелкопетличные с мощными широкими прутьями (птилодиктиины), другие – крупнопетличные, состоящие из тонких облеченных прутьев (филлопоринины). В среднеордовикских рифах в сообществах строматолитовых водорослей, криноидей и строматопоридей процветали мшанки четырех отрядов: цистопорид, трепостомид, криптостомид и фенестеллид (филлопоринины). Цистопориды были представлены пластинчатыми *Ceramoporella*, *Lichenalia*. Среди трепостомид присутствовали *Batostoma*, *Hemiphragma*, *Diplogrupa* и *Homotrupella scibrosa*. Испытала расцвет *Graptodictya proava*. Из филлопоринин ведущую роль играли хасматопоры, филлопоринины и др.

Силурийский период в эволюции мшанок характеризуется тем, что при богатом таксономическом разнообразии доля их участия в рифовых экосистемах существенно сократилась. Мшанки почти не встречаются в крупных рифах, построенных строматопоридеями, табулятами и другими организмами. Значительно чаще они ассоциируются с известковыми водорослями, образуя небольшие холмики как, например, это неоднократно происходило в силурийский период на территории Эстонии и Северной Америке. Среди разнообразных зоариев мшанок доминировали анастомозирующие сетчатые конструкции криптостомид и тонковетвистые рабдомезиды. Это многочисленные виды из криптостомидных родов *Metadictya*, *Pachydictya*, *Ptilodictya* и *Phaenopora*, из рабдомезидных *Moyerella* и *Cuneatorora*. Из трепостомид встречаются массивные амплексопореллы и лиоклемы.

В девонских рифах сообщества мшанок сменяются ассоциациями книдарий, которые, по-видимому, полностью вытеснили мшанок из рифовых экосистем. В позднем девоне франско-фаменские события привели к массовому вымиранию в целом и глобальному исчезновению рифовых сообществ (Stanley, 1988). Массовое вымирание кораллов и их таксономическая перестройка также приходится на фаменский век (Большакова и др., 1993). По мнению С. Стенли (Stanley, 1988), основной причиной исчезновения рифов в это время следует считать похолодание климата и формирование ледниковых шапок. В пользу данной гипотезы свидетельствует, согласно Стенли, менее драматическое вымирание среди высокоширотных групп по сравнению с тропическими организмами. Поведение мшанок, отличающихся космополитизмом и эврибионтностью в позднем девоне, поддерживает данную гипотезу. Мшанки не только благополучно пережили кризис на рубеже франа и фамена, но, напротив, испытали расцвет с увеличением и существенным обновлением своего таксономического состава.

В каменноугольный период, особенно в его раннюю эпоху, мшанки вновь испытали расцвет, по масштабу сравнимый со среднеордовикским и в формировании органогенных построек этого времени принимали активное участие вместе с водорослями, криноидеями, бактериями, червями и др. Многочисленные линзы и куполовидные холмики уолсортских фаций слагаются на 50% и более мшанками, в ряде случаев образуя биогермы. Зоарии мшанок пластинчатые, массивные, тонко- и толстоветвистые либо сетчатые, причем сетчатые формы представляют собой

более мелкопетлистые сооружения из тонких прутьев с поперечными перекладинами. Каменноугольные рифолюбивые мшанки были в основном осадкозадержателями и осадконакопителями. Эту роль успешно выполняли пластинчатые фистулипорины и сетчатые гониокладииды (*Fistulipora*, *Sulcoretopora*, *Goniocladia* и др.), ветвистые и массивные трепостомиды (*Tabulipora*, *Rhombotrypella*, *Stenoporella*). Например, в серпуховском бассейне Подмоскovie *Fistulipora steshevensis* поселялась на стебельчатой поверхности определенного вида криноидей – *Konicrinus? excentricus*. Тончайшие зоарии рабдомезид (*Rhabdomeson*, *Ascopora*, *Helochema* и др.), многочисленные перистые и сетчатые зоарии многих родов фенестеллин (*Penniretopora*, *Acanthocladia*, *Polyplora*, *Rectifenestella*, *Fenestella* и др.) вместе с криноидеями являются важным элементом большинства органогенных сооружений карбона.

В пермский период в образовании крупных рифов и биогермов различного типа принимали участие мшанки преимущественно трех отрядов: инкрустирующие и массивные цистопориды (*Fistulipora*, *Eridopora*), сетчатые мшанки рода *Hexagonella*, пластинчатые и ветвистые тиманодиктииды (*Timanotrypa*, *Timanodictya*), сетчатые и перистые фенестеллины, многие роды которых перешли из карбона (*Acanthocladia*, *Thamniscus*, *Polyporella*, *Polypora*, *Septopora*, *Rectifenestella*, *Spinofenestella* и др.). К концу перми палеозойские мшанки вымерли. В мезозое полностью обновился состав мшанок, но это не сопровождалось существенной модификацией формы колоний.

На всех этапах палеозоя среди мшанок-рифостроителей из огромного разнообразия форм роста доминировали три: пластинчатая, массивная и сетчатая. Ветвистые, кустистые и стержневые формы играли второстепенную роль. В раннем палеозое пластинчатые и массивные зоарии преобладали над сетчатыми. Следует заметить, что и среди массивных зоариев предпочтением пользовались колонии с неправильными очертаниями, способным неограниченно наращивать свои размеры в любом направлении. Массивные зоарии, имеющие правильную форму роста, как полусферические, конусовидные, конические и др., в рифогенных фациях не встречаются.

В позднем палеозое сетчатые конструкции имели преимущество по сравнению с пластинчатыми и массивными формами, причем сетчатые зоарии, в отличие от пластинчатых и массивных, очевидно, более консервативных, в течение палеозоя претерпели значительные изменения. Раннепалеозойские сетки были, как правило, крупнопетлистыми и состояли из анастомозирующих прутьев. Напротив, позднепалеозойские сетчатые формы представляют собой мелкопетлистые сооружения из тонких прутьев с поперечными перекладинами. Последняя форма колоний оказалась, по-видимому, экологически более пластичной, чем анастомозирующая.

В эволюции рифовых мшанок независимо от формы зоариев прослеживается тенденция к преобладанию слабо интегрированных форм. Зооэциальный полиморфизм – показатель высокой степени интеграции мшанок – в группе рифовых мшанок, как правило, отсутствует. На-

пример, полиморфизм не свойственен фистулипоринам и гексагонеллинам из цистопорид. Кроме того, цистопориды обладали непостоянством локуса почкования зооциев, что вело к произвольному недетерминированному росту колоний, очень удобному в густонаселенных рифовых экосистемах. Укрепление колоний осуществлялось посредством везикулярной ткани, хорошо развитой у фистулипорин.

Массивные и грубоветвистые трепостомиды, присутствующие в рифогенных фациях, также входят в число слабо интегрированных форм. У них зооциальный полиморфизм или отсутствует совсем (*Esthoniopora*, *Homotrypella*) или развит незначительно (акантостили рода *Stenoporella*). Рифолубы-трепостомиды обладают также изменчивым локусом почкования зооциев, компактно расположенных в зоариях. Примечательно то, что биогермы слагаются обычно мшанками одного рода (*Stenoporella*) и даже вида (*Esthoniopora communis*) трепостомид. Фенестеллиды, хотя и отличаются постоянством локуса почкования, практически мономорфны. Зооциальный полиморфизм у них также практически отсутствует.

В палеозойских рифах часто поселялись мшанки, апертуры зооидов которых открывались обычно с одной стороны поверхности зоариев: пластинчатые и массивные цистопориды и трепостомиды, сетчатые филлопоринины и фенестеллины. Исключение составляют криптостомиды, обладающие двухслойно-симметричными зоариями с фиксированным локусом почкования. Основным барьером, препятствующим поселению рабдомезид в рифовых экосистемах с густонаселенной биотой, служил их правильный винтовой рост, постоянный локус почкования и строго закономерное распределение апертур по всей поверхности зоариев.

Анализ доминирующих форм роста и обладающих ими таксонов ограничен тафономическими искажениями, связанными с разрушением скелетов. По мнению А. Смита и К. Нелсона (Smith, Nelson, 1993), свободноживущие и прямые сетчатые формы с жестким скелетом среди современных мшанок наиболее стойки по отношению к абразии в противоположность многочисленным инкрустирующим формам, которые значительно слабее. Следовательно, выводы по эволюции рифовых мшанок в палеозое основаны на менее искаженных фактах, поскольку среди них преобладают пластинчатые и массивные, хотя и легко разрушающиеся, а также сетчатые.

ИГЛОКОЖИЕ

Иглокожие – исключительно морские животные, известные с нижнего кембрия (атдабанский век) и дожившие до современности. Они играли и играют важную роль во многих морских биоценозах, но эта роль была различной в разные эпохи геологической истории и зависела как от достигнутого на данный момент уровня организации иглокожих, преобладания тех или иных групп этого разнообразного типа и особенностей их образа жизни и питания, так и от условий внешней среды, в первую очередь от характера солености морской воды и от тем-

пературы. От всех этих условий особенно сильно зависела их роль в рифовых и биогермных фациях.

Среди современных иглокожих известно пять классов: морские ежи, морские звезды, офиуры, голотурии и морские лилии. Особенно заметную роль в современных рифовых и биогермных сообществах играют первые два класса – морские ежи и морские звезды. Мы не рассматриваем здесь потоки вещества, и энергии, усваиваемые и переносимые иглокожими в биоценозах, так как их трудно достаточно точно подсчитать в современных биоценозах и почти невозможно в ископаемых. Но вклад иглокожих в строительство самого рифового тела оценить вполне возможно: обычно довольно скромный, так как они продуцируют относительно небольшое количество кальцитового материала. Более того, в некоторых случаях он деструктивный. Например, современные морские звезды *Acanaster* поедают коралловые полипы на Большом барьерном рифе, что приводит последних к гибели, замене экологической ниши кораллов водорослями и к структурной перестройке рифа. Некоторые морские ежи способны высверливать полости в рифовом теле, что способствует его быстрому разрушению. Роль голотурий, офиур и морских лилий как источника кальцитового материала для строительства биогермов обычно еще меньше.

В палеозое картина была совсем иной. Число классов иглокожих было более двадцати. Свободноподвижные иглокожие (морские звезды и морские ежи, а также голотурии и офиуры) составляли лишь небольшую часть палеозойских иглокожих, как по массе, так и по разнообразию, тогда как прикрепленные иглокожие, в первую очередь морские лилии, были преобладающими во многих биоценозах, играли колоссальную породообразующую роль. Во всем палеозое, кроме кембрия, хорошо известны криноидные известняки, толщи которых часто достигают большой мощности, т.е. морские лилии в палеозое были одной из основных групп животных, способных перерабатывать кальций из морской воды и осаждают его в виде кальцита. Их роль в поддержании кальциевого баланса в морской воде, начиная с ордовика, трудно переоценить.

Кальциевый обмен, как известно, является очень важным в жизнедеятельности всех животных, и концентрация ионов кальция в морской воде оказывалась очень важным фактором, регулирующим состав биоценозов. Поэтому роль иглокожих в тех биоценозах, где они составляли значительную часть населения, являлась нередко определяющей для состава и плотности сообщества. Таким образом, иглокожие, особенно морские лилии, в палеозое являлись одними из основных переработчиков кальция и поставщиками кальцита в морских осадках. Они не могли не играть значительную роль в биогермных и рифовых сообществах, где переработка и осаждение кальция в виде карбоната обычно играет определяющую роль в развитии рифа как структуры. В разные эпохи и в разных бассейнах иглокожие принимали большее или меньшее участие в рифовых сообществах, но их роль как поставщиков кальцита всегда определялась особенностями их скелета.

Особенности скелета иглокожих заключаются в следующем:

1) Обычно скелет построен большим количеством отдельных элементов, соединенных между собой органической связкой. Поэтому после смерти животного он распадался на множество небольших отдельных табличек, которые могли переноситься, скапливаться в защищенных от волнения местах или заполнять пустоты в теле рифа.

2) Для каждого скелетного элемента иглокожих характерна сильная пористость, так как все они построены кальцитовыми спикулами, соединенными в трехмерную решетку, так называемый стереом. Размер пор, точнее "пустого" пространства между балочками стереома, обычно составляет до 50–70% объема таблички. Это определяет низкий удельный вес скелетных остатков иглокожих и возможность их легкого переноса потоками воды. Кроме того, при одинаковой массе продуцируемого кальцита иглокожие поставляли его в значительно большем объеме. Это всегда усиливает их роль как поставщиков кальцита по сравнению с другими группами такой же кальцитовой продуктивности.

3) Каждый скелетный элемент иглокожих представлял собой по существу монокристалл, имел единую оптическую ось и спайность. После смерти животного таблички могли легко раскалываться по спайности даже при не очень сильно подвижной воде, и эти мелкие обломки могли заполнять очень незначительные полости в теле рифа. Но особенно сильно это сказывалось на диагенезе осадков с большим количеством детрита иглокожих. Благодаря монокристаллическому строению захороненных частиц скелета иглокожих на них легко осаждался синтаксиальный кальцит из циркулировавших в осадке растворов и быстро консолидировал такой осадок в монолитную крепкую массу.

Таким образом, высокая кальцитовая продуктивность иглокожих наряду с особенностями их скелета позволяет им поставлять большие объемы кальцита, но легкая посмертная расчленяемость скелета не дает им хорошей возможности быть каркасостроителями рифа или биогерма. Невозможность для иглокожих строить каркас рифа связана и с тем, что все представители этого типа исключительно одиночные животные, и колониальные среди них никогда не встречаются. Этими особенностями и определяется роль иглокожих в рифо- и биогермостроении.

Впрочем, известен один случай, когда представитель иглокожих являлся каркасостроителем. В отложениях среднего ордовика Балтийского бассейна в кейласком и оандуском (карадок) горизонтах близ Таллина (пос. Вазалемма) расположена зона с большим количеством рифогенных фаций. Биогермы сложены отчасти скрытокристаллическим известняком, отчасти рыхлым известняком, богатым окаменелостями и их фрагментами. По периферии биогерма встречаются линзовидные прослойки глинистого мергеля. Биогермы окружены толщей так называемых цистовидных известняков, состоящих из фрагментов табличек теки и члеников стебля диплопоритной цистоидеи *Hemicosmites* (Рыбусокс, 1970). Плотная порода центральной части биогермов обычно в значительной степени сложена кубковидными теками эдриоастероидеи

Syathocystis rhisophora. Каждый такой кубок имеет высоту до нескольких сантиметров, довольно толстую монолитную стенку и прирастает к другим кубкам, образуя каркас центральной части биогерма. Необычное для иглокожих строение теки из единой "таблички", характер расположения по отношению к другим кубкам, как бы имитирующий колониальность, быстрое размножение и высокая скорость роста позволили *Syathocystis* стать каркасостроителем биогермов. По периферии этого биогерма селилось много другой разнообразной фауны, среди которой местами преобладали мшанки, а в большинстве случаев другие иглокожие. Систематическое разнообразие иглокожих в этой периферийной зоне было очень велико, но по скелетной массе преобладали представители *Hemicosmites*. Несомненно, что продуктивность живших здесь иглокожих была очень велика и позволила заполнить окружающее биогермы пространство мощным слоем детрита иглокожих. Общий объем поступавшего с периферии биогерма детрита значительно превышал объем всего тела биогерма. Получавшееся таким образом седиментологическое окружение играло большую роль в развитии самого тела биогерма, так как создавало вокруг него своеобразный гидродинамический режим. К тому же, значительная часть детритового слоя осадков быстро цементировалась кальцитом, синтаксиально осаждавшимся на монокристаллических частицах иглокожих из циркулировавшего в осадке раствора. Получавшийся таким образом твердый слой, имевший сложные топографические отношения с телом биогерма, бронировал и защищал его от размывания. Таким образом, на этом примере мы видим, что роль иглокожих, живущих на биогермах, особенно важна для формирования околорифовых фаций и для заполнения пустот между каркасостроителями. Кроме того, при определенном солевом режиме, как будет показано дальше, иглокожий детрит легко консолидируется в единую плотную массу, чем сильно укрепляет биогермное тело.

Сходную картину показывают данные по силурийским рифам Голланды (Manten, 1971). В центральной части многих этих рифовых тел остатки морских лилий составляли по объему около 3–6% тела рифа, а на периферии – до 25%. Видимо, такое соотношение было характерно для многих палеозойских рифов.

Способность детрита иглокожих легко консолидироваться в плотную массу делает роль иглокожих в построении биогермов сходной с их ролью в образовании твердых грунтов, что ярко проявляется в нижнем палеозое и особенно в ордовике. Это связано прежде всего с раннеордовикской радиацией иглокожих, в результате которой многие пельматозойные иглокожие, в первую очередь морские лилии, приобрели длинный, иногда превышающий один метр, стебель. Это позволило им впервые освоить придонный слой воды высотой до одного метра, тогда как в кембрии они не поднимались выше 10 см (Bottier & Ausich, 1986; Рожнов, 1993, и др.).

В геологической летописи самые древние скелетные остатки иглокожих известны в атдабанском ярусе нижнего кембрия на территории

Северной Америки, Великобритании и Сибири. Они были представлены сразу несколькими классами, в том числе и эокриноидеями. В среднем и верхнем кембрии число классов несколько увеличилось. Возросло их разнообразие и на более низких таксономических уровнях. Но общая кальцитовая продуктивность иглокожих увеличилась не очень сильно, так как для всех кембрийских иглокожих характерны небольшие размеры. Особенно важно то, что в кембрии не было иглокожих, которые были бы способны возвышаться над грунтом более, чем на десять сантиметров. Поэтому в кембрийских биогермах и рифовых системах они не играли практически никакой роли. Впрочем, небольшие прослои, сложенные иглокожими, встречаются уже и в нижнем кембрии, например, в археоциатоводорослевых рифах на р. Лене, но мощность их не превышает первых нескольких сантиметров. Со слабой кальцитовой продуктивностью кембрийских иглокожих связано крайне ограниченное распространение в кембрии твердого морского дна. Так как в нижнем палеозое механизм образования твердого дна тесно связан с особенностями развития иглокожих и характером солености морской воды, то на этом примере яснее становится и роль иглокожих в образовании рифов и биогермов, тем более, что твердое морское дно и биогермы нередко и топографически соседствуют друг с другом.

Твердое морское дно, или "гладкое каменное дно" (Геккер, 1960), является эквивалентом англоязычного термина *hardground*. В геологической литературе им обозначают внутрiformационные твердые поверхности дна, связанные с перерывами и в осадконакоплении. Имеется и седиментологическое определение, основанное на изучении цементации в современных морях. В нем упор делается на практически одновременное с осадконакоплением отложение карбонатного цемента в первичных поровых пространствах (Wilson & Palmer, 1992). Важно отличать такое каменное дно от результатов трансгрессии или размыва, секущих бывшую поверхность дна.

В кембрии твердое морское дно было распространено крайне ограниченно. В нижнем кембрии это были в основном полузакрытые ниши в археоциатовых биогермах и рифах, известные в Сибири (Журавлев, личное сообщение) и описанные из Западной Невады и Лабрадора (James and oth., 1977). В этих скрытых нишах были обнаружены водоросли, губки, молодые археоциаты, агглютинированные фораминиферы, несколько проблематичных остатков и сверления *Truanites*. Поселения иглокожих здесь полностью отсутствуют. Но уже в среднем кембрии Гренландии обнаружено твердое дно с возможными поселениями иглокожих, получившееся в результате раннего диагенетического замещения цианобактериальных матов фосфатными минералами. На некоторых из этих матов и обнаружены маленькие прикрепительные образования, скорее всего иглокожих (Wilson & Palmer, 1992). В верхнем кембрии Невады, Монтаны и Вайоминга обнаружены поселения эокриноидей на плоских гальках, вымытых из осадков, видимо, штормами и вскоре после этого сцементированных (Brett and oth., 1983). Цементации галек способствовал иглокожий детрит, накапливавшийся между ними

после отмирания иглокожих. Таким образом, в кембрии твердое дно встречалось очень редко, и его образование было связано либо с отмирающими частями археоциатовых или водорослевых биогермов, либо с наличием галек на твердом морском дне. Лишь в верхнекембрийском сообществе такого дна иглокожие начинают играть заметную роль, причем кембрийские сообщества, селившиеся на таком твердом грунте, не были способны увеличивать его площадь или создавать новое твердое дно. Значение иглокожих для формирования как твердого морского дна, так и биогермов в кембрии минимально. Это связано не только с уровнем организации иглокожих, не позволявшим им достигать больших размеров, но и с особенностями химизма кембрийской морской воды.

Дело в том, что в фанерозое периоды отложения в морском мелководье низкомагнезиального кальцита (кальцитовые моря) чередовались с периодами отложения арагонита (и, соответственно высокомагнезиального кальцита (арAGONитовые моря) (Sandberg, 1975, 1983; Mackenzie & Pigot, 1981; Wilkinson and oth., 1982). Известные исследователи твердого дна М. Уилсон и Т. Палмер (Wilson & Palmer, 1992) считают открытие этого чередования самым основным событием за последние несколько лет в области изучения мелководноморского карбонатного диагенеза. Эти выявленные изменения объясняются сильным влиянием на осаждение карбоната соотношения растворенного углекислого газа и ионов магния в осаждающих карбонат водах. Изменение этого соотношения предположительно связано со спредингом морского дна и скоростью субдукции, но детальные механизмы этого уровня неясны. Во всяком случае установлена связь между высоким уровнем воды в морях и широкой распространенностью твердых грунтов и, соответственно, кальцитовых морей, с которыми твердые грунты тесно связаны. Поэтому минералы, первоначально цементирующие морской грунт, в разные геологические эпохи были тоже разными: низкомагнезиальный кальцит, высокомагнезиальный кальцит, арагонит. Кальцитовый детрит иглокожих не мог цементироваться арагонитом. Поэтому при широком распространении арагонитовых морей (например, в пенсильвании и перми) твердые грунты мало распространены. Соответственно, роль иглокожих в построении биогермов и рифов сильно менялась в зависимости от химизма окружающей морской воды.

В кальцитовых морях первичный цемент, осаждавшийся в порах грунта, состоял преимущественно из кальцита. Этот кальцит легко осаждался на монокристаллических обломках скелета иглокожих, служивших в этом случае затравкой, и быстро цементировал детрит в единую монолитную массу. Это приводило к быстрой и сильной консолидации рифового тела и околорифовых отложений. В этом случае процессы формирования рифового тела преобладали над процессами его разрушения, что при соответствующих геотектонических условиях (медленном погружении, соответствующем скорости роста рифа) приводило к сильному вертикальному росту и увеличению его объема. Консолидация околорифовых отложений препятствовала разрушению основания рифа и способствовала приобретению телом рифа крутоконической формы.

При отсутствии погружения с достаточной скоростью рифового участка дна тело рифа быстро достигало поверхности воды и прекращало свой вертикальный рост, но зато оставалась большая возможность расти по периферии, расширяясь на ближайшие участки морского дна. Тело рифа или биогерма принимало ширококоническую форму, а нередко и кольцевую, особенно четко проявлявшуюся при слабом погружении морского дна.

Примером могут служить губковые (?) биогермы в нижнем ордовике к востоку от Санкт-Петербурга. Небольшие биогермные тела, сформированные, по всей вероятности, губками, среди которых застревал многочисленный мелкий детрит, быстро приобретали кольцевую форму, так как они росли на мелководье и не имели большой возможности расти вверх. Первоначально это было, видимо, моновидовое, чисто губковое сообщество. Из окружающего пространства сюда поступал многочисленный очень мелкий детрит, преимущественно иглокожный. Он заполнял пространство между губками, быстро цементировался кальцитовым цементом и консолидировал основание биогерма. В центре этой кольцевой структуры откладывался тонкий глинистый материал, в который иногда заносились членики морских лилий, мелкие брахиоподы и др. При некотором погружении дна и повышении уровня моря эти кольцевые структуры значительно разрастались, некоторые части их отмирали и размывались. В этих благоприятных условиях селилось большое количество иглокожих, нередко эндемичных. Например, только здесь встречена своеобразная эокриноида *Simonovicrinus*, особняком стоящая от всех других эокриноидей и выделенная в самостоятельный отряд (Рожнов, 1991). Эти иглокожие поставляли огромное количество детрита, который при небольшом притоке глинистого материала быстро консолидировался, и вокруг биогермного тела образовывалась широкая зона твердого морского дна. При значительном притоке глинистого материала образовывались глинистые прослои с большим количеством различных фрагментов иглокожих. Поэтому участки твердого дна вокруг биогерма чередовались с пониженными илистыми участками, нередко переполненными огромным количеством фрагментов иглокожих. Таким образом, в данном случае биогермное тело образовывало единый комплекс с окружающим его твердым морским дном. Сообщества собственно биогерма, окружающего его мягкого и твердого грунтов причудливо проникали друг в друга.

Рост вторичного кальцита на монокристаллическом детрите иглокожих, цементация этого детрита и формирование на этой основе твердого морского дна доказывает, что на дне моря из растворов, циркулировавших в осадке, осаждался именно кальцитовый цемент. При этом арагонит, составлявший, например, раковины головоногих моллюсков, растворялся. Об этом свидетельствуют внутренние ядра раковин цефалопод, на которые приросли прикрепительные образования морских лилий. Поэтому образование собственно биогермного тела в данном случае обязано именно кальцитовой цементации мелкого детрита, в значительной степени иглокожного, застревавшего в губковых зарос-

лях. Ведь сами губки не образовывали постоянный каркас биогерма, так как после смерти рассыпались на отдельные спиккулы. Таким образом, рост биогермов здесь был обусловлен целым комплексом сложных взаимоотношений нескольких сообществ разных грунтов, менявшихся с ростом биогерма. На ранних стадиях роста губкового биогерма детритовый материал поступал преимущественно из сообществ иглокожих, населявших близлежащее мелководье. Сильное волнение истирало фрагменты иглокожих и скелеты другой фауны в мелкий порошок, оседавший в зарослях губок. Там этот детрит быстро цементировался, и получавшийся таким образом каркас биогерма, его твердая основа, способствовали разрастанию губок, принимавшему обычно кольцевую форму. При медленном погружении участка дна или повышении уровня моря биогерм мог разрастаться в высоту, что создавало вокруг него особый гидродинамический режим. Благодаря этому некоторые части его отмирали, частично размывались, биогерм приобретал более сложную форму, и на его теле образовывалось большое количество участков, очень благоприятных для поселения разнообразных иглокожих. Поэтому иглокожие, преимущественно морские лилии и эокриноидеи, селились здесь в огромном количестве. Погибавшие особи поставляли огромное количество детрита. Например, одна морская лилия высотой 1 м и диаметром стебля 5 мм могла покрыть тонким миллиметровым слоем около одной четверти квадратного метра или заполнить объем в 0,00025 кубического метра. А иглокожие селились в таких местах многими десятками и сотнями особей на квадратном метре. Возникавшее вокруг биогерма в результате цементации поступающего детрита большое пространство твердого морского дна также способствовало поселению большого количества иглокожих. Это также увеличивало поступление детрита, что в свою очередь приводило как к расширению твердого морского дна, так и к заполнению детритом губковых зарослей, формированию твердого тела биогерма и появлению новых биогермов. Поэтому в районах к югу от Ладожского озера, где существовали, видимо, благоприятные тектонические условия, такие биогермы местами формировались в массовом количестве. С изменением этих условий в начале кундаского времени эти биогермы прекращали свое существование.

В арагонитовых морях роль иглокожих в развитии тела рифов и биогермов иная. В эти эпохи их поселения на биогермах могли быть не менее массовыми, чем в эпохи кальцитовых морей. Для иллюстрации этого достаточно указать на нижнепермские (артинский ярус) биогермные фации Приуралья, располагавшиеся в западной части Предуральского краевого прогиба, в зоне его перехода в восточный край Русской платформы. Они вытягивались меридианально на 850 км, и ко многим местам их распространения приурочены крупные местонахождения морских лилий и других иглокожих (Арендт, 1970). Многие десятки видов морских лилий самого разного размера, живших на склонах биогермов, поставляли огромное количество кальцитового монокристаллического детрита, целых скелетов и фрагментов, заполнявших меж-

биогермное пространство. Но все эти остатки не могли конседиментационно цементировать, так как из циркулировавших растворов мог осаждаться только арагонит или высокомагнезиальный кальцит. Поэтому вся эта огромная масса кальцитового материала оставалась лежать на дне моря неконсолидированной и не могла, таким образом, укреплять рифовое тело. Разнообразные каркасостроители биогермов (мшанки, губки, водоросли) создавали очень большое разнообразие экологических ниш, благоприятных для жизни иглокожих. Поэтому здесь встречено очень большое систематическое и экологическое разнообразие морских лилий: от бесстебельчатых до имевших толстый и длинный стебель, от микроскопических до гигантских, от одноруких до многоруких. Таким образом, роль в обмене веществом и энергией в рифовом сообществе, в поглощении кальция и углекислого газа и осаждении кальцита морских лилий здесь была несомненно очень велика. Но их роль в строительстве самого тела рифа сводилась лишь к смягчению его форм и выполнению околорифовых и межрифовых пространств. В этом заключается наиболее крупное различие между ролями иглокожих в построении биогермов в кальцитовых и арагонитовых морях.

Выводы. Роль иглокожих в построении рифовых и биогермных систем в палеозойских морях определялась их реофильностью, высокой кальцитовой продуктивностью, быстрой диссоциацией скелета после смерти на многочисленные мелкие скелетные элементы, монокристаллическостью и пористостью последних. Поэтому прямого участия в построении каркаса рифа иглокожие обычно не принимали.

Высокая кальцитовая продуктивность иглокожих проявлялась в течение почти всего палеозоя, начиная с раннего ордовика в рамках пальматозойных групп (цистоидеи, эокриноидеи и криноидеи в ордовике, преимущественно криноидеи с силура до перми) Это совпадает во времени с освоением иглокожими метрового придонного слоя воды. В подходящих условиях остатки иглокожих составляли несколько процентов объема в центральной части рифа и первые несколько десятков процентов на периферии рифа.

В эпохи кальцитовых морей детрит иглокожих, заполнявший пустоты в биогермах и окружающее морское дно, быстро цементировался благодаря тому, что монокристаллические обломки скелета иглокожих служили затравкой для кристаллизации кальцита из поровых растворов, циркулировавших в морском грунте. Они имеют стереомное строение и высоко магнезиальный состав образующегося кальцита. Последний не так легко растворим, как арагонит, но более подвижен, чем высоко магнезиальный кальцит. В сочетании с пористостью, способствующей свободной миграции поровых растворов, такие особенности обеспечивают быстрое формирование стабильного твердого дна. Это значительно укрепляло биогермное тело. В эпохи арагонитовых морей (пенсильваний, пермь) иглокожий детрит оставался неконсолидированным и лишь смягчал формы рифового тела.

СУКЦЕССИИ НА РИФАХ

Коралловые рифы отличаются наибольшим видовым разнообразием среди всех экосистем Мирового океана. Они широко распространены в тропическом поясе Земли и играют важнейшую роль в минеральном балансе Мирового океана, накапливая огромные массы карбоната кальция. Риф непременно сопряжен с определенными геоморфологическими структурами, которые в совокупности с комплексом физико-географических и биотических параметров и определяют специфичность рифовой экосистемы. Биоценоз рифа исключительно разнообразен в таксономическом отношении, представлен продуцентами и консументами, образующими единую трофическую цепь.

Рифовая экосистема – одна из древнейших на Земле и в то же время самая устойчивая, сложная, активная. О ее продуктивности можно судить хотя бы по тому, что годовая продукция карбоната кальция на современных коралловых рифах составляет около 2,5 млрд тонн. В условиях стабилизированного уровня океана на 1 м^2 производится в среднем 4–5 кг CaCO_3 в год, тогда как при интенсивном росте рифов, например в эпоху нарастания голоценовой трансгрессии – до 20 кг (Сорокин, 1990). Значительная часть этого материала выносится за пределы рифа. Суточная первичная продукция фотосинтеза в пассатной зоне составляет в среднем $0,15\text{--}0,30 \text{ г С/м}^2$, тогда как в коралловых сообществах фитобентоса, перифитона и симбиотических зооксантелл – $5\text{--}20 \text{ г С/м}^2$. Активность микрофлоры в коралловых биогеоценозах в 10–20 раз выше, чем в толще окружающих олиготрофных тропических вод. Процессы биогеохимического круговорота веществ в рифовой экосистеме происходят во много раз интенсивнее, чем в окружающих водах.

Сообщество коралловых рифов – классический пример биогеоценоза как автотрофного сообщества, которое само формирует свою физическую основу и химическую среду. Эти ценозы четко обособлены от окружающих олиготрофных вод и исключительно разнообразны в таксономическом отношении, представлены продуцентами и консументами, образующими единую трофическую цепь.

Основными строителями каркаса рифа являются разнообразные известковые водоросли, которые иногда дают до 70% всего карбонатного вещества. Выделение карбонатов кальция и магния функционально связано с фотосинтезом, поэтому герматипность организмов определяется прежде всего их способностью к симбиозу с водорослями, с

зооксантеллами. Среди современных животных – рифостроителей мы встречаем кораллов (иногда они поставляют до 30% объема карбонатного вещества); значительно меньше роль герматипных моллюсков, фораминифер, мшанок, губок, полихет, иглокожих.

Одна из главных особенностей развития экосистем коралловых рифов состоит в образовании разномасштабных положительных форм рельефа путем отложения карбоната кальция, причем не только путем седиментации рыхлого материала, но, в первую очередь, путем создания каркасной структуры, дающей основу для всего комплекса рифа. Седиментация играет важную роль, объем накопления первоначально рыхлого материала на рифе может превышать объем каркаса, однако она вторична по отношению к процессу образования каркаса.

Фундаментальное свойство всех экосистем – способность к развитию. Смена стадий развития, или экологическая сукцессия, является едва ли не самым спорным и интересным объектом исследования экологов. Вероятно, коралловые рифы являются наиболее ярким примером, свидетельствующим в пользу концепции самоорганизации и оптимизирующей стратегии сукцессии экосистем. Больше других этот вопрос исследовали фитоценологи, однако сукцессии водных экосистем с сидячей фауной также неоднократно были объектами для проверки теоретических концепций. В частности, и рифы как развивающаяся экосистема рассматривались многократно. Дж. Коннелл, один из теоретиков сукцессии, является специалистом именно по коралловым рифам (Connell, 1978; Connell & Slatyer, 1977).

Главным в сукцессии может быть выделена тенденция к возрастанию видового разнообразия, усложнению экосистемы, росту числа обратных связей, стабильности. В энергетическом отношении экосистема развивается в сторону увеличения количества энергии, расходуемой на поддержание, по отношению к энергии, расходуемой на продукцию и размножение (Одум, 1986), и в сторону снижения энтропии системы в целом.

Внешне сукцессия выражается в последовательной смене групп организмов, составляющих биотическую часть экосистемы. При этом изменяется также абнотическая ее составляющая. Подобные изменения характерны, в частности, для рифовых экосистем. Благодаря созданию рифостроителями каркаса рифа, в котором они сохраняются в прижизненном положении, имеется возможность восстановить пространственную структуру рифового сообщества, т.е. распределение видов рифостроящих и сопутствующих организмов на определенных отрезках времени, или стадиях сукцессии. И, если для большинства ископаемых фаций нахождение организмов в прижизненном положении – явление сравнительно редкое, в случае рифов мы имеем дело с танатоценозом, по крайней мере в каркасной части рифа.

Сложнее проводить палеорекострукции в тех частях рифов, где накапливаются рыхлые осадки, поскольку они отличаются высокой активностью биотурбаторов и почти полной переработкой как следов исходного осадконакопления, так и остатков обитавших организмов.

Однако с помощью корреляции фаций можно в значительной степени восстановить картину на конкретном временном срезе. Вертикальные последовательности в разрезах интерпретируются как более или менее полные свидетельства экологической сукцессии. При этом методика ретроспективного анализа сукцессии не будет различной в зависимости от того, какой геологический возраст имеет данный риф, поскольку на "живых" современных рифах так же изучается ископаемая часть, как и на древних. Источником для актуалистических построений в большей степени служат данные о зональности на современных рифах и наблюдения за краткосрочными рифовыми сукцессиями, происходящими после катастроф (вторичные сукцессии), или сукцессиями на новом субстрате (первичные сукцессии).

Следует отметить, что, хотя кораллы и другие рифостроящие организмы чаще не бывают доминантами во всех зонах рифа, сукцессия сообщества рифостроителей в большинстве случаев может рассматриваться как сукцессия всей экосистемы, поскольку именно их рост является определяющим в развитии рифа. Разумеется, это упрощение, которое не учитывает такие важные с точки зрения трофики рифа сообщества как, например, поля морских трав.

Механизмы и движущие силы сукцессии. Наряду с признанием существования сукцессии в экосистемах, имеются широкие расхождения во взглядах на движущие силы и механизм сукцессии. Попытки натурной и экспериментальной проверки различных концепций показали, что движущие силы и механизмы могут сменять друг друга во времени или действовать одновременно, что скорее подводит к синтезу, а не разделению на процессы. Хотя различия в концепциях значительны, можно выделить два основных подхода, которые включают в себя все остальные – холистический и индивидуалистический.

Холистическая концепция была выдвинута Ф. Клементсом (Clements, 1916, и др.). Его работы несли идею экологической сукцессии как организованного процесса развития экосистемы. Суть этой концепции состоит в контроле биогенной частью экосистемы (сообществом) абиотической части (физической среды), т.е. это концепция самоорганизации системы. Движущей силой сукцессии, по Клементсу, и является изменение среды сообществом, в результате чего она постепенно становится более благоприятной для поселения других, вторичных видов, сменяющих прежние, первичные. Он выделял в сукцессии три фазы: инициирование, продолжение и окончание, имея в виду под последней то, что называется климаксной стадией сукцессии. Концепция Клементса в дальнейшем подверглась критике и модернизации. Указывалось, например, что положение об изменении среды первичными видами в благоприятную для их конкурентов сторону противоречит принципу естественного отбора. Разрабатывались также альтернативные гипотезы, опиравшиеся на индивидуалистический подход.

Индивидуалистическую концепцию выдвинул Г. Глисон (Gleason, 1926, цит. по Одум, 1986). Главное в этой гипотезе состоит в том, что сукцессия определяется борьбой особей и видов за ресурсы, взаимными

влияниями и реакциями продуцентов и консументов (Другу & Nisbet, 1973; Horn, 1975), эволюционной стратегией (дарвиновский отбор, конкурентное исключение) и жизненными циклами отдельных видов.

Жесткая детерминированность сукцессии климаксом действительно выглядит чересчур схематичной в условиях действия большого количества факторов, влияющих на развитие экосистемы. Рост числа видов и увеличение биомассы экосистемы можно интерпретировать просто как их накопление со временем, ведь любая сукцессия начинается с нулевых значений того и другого. Однако в случае рифов трудно опровергнуть очевидную тенденцию к оптимизирующей самоорганизации системы. Последовательное прохождение сходных стадий (см. схему на рис. 3.1), приводящее первоначально очень простое сообщество "кораллов без рифа" к сложной системе с замкнутыми циклами ограниченных биогенных элементов, с высокой первичной продукцией вне зависимости от окружающих водных масс, к выраженному рельефу (т.е. рифу, равновесному с волноэнергетическими условиями и др. рельефообразующими факторами) и т.д., — все это говорит о детерминированности процесса сукцессии достижением максимальной независимости и устойчивости, способности к самоподдержке. Это детерминированность не климаксом, а переходом из неустойчивого состояния в устойчивое, оптимизированное со средой, от системы с высокой энтропией к системе с низкой энтропией. При этом каждая последующая стадия характеризуется более устойчивым состоянием, чем предыдущая.

Очевидно, учитывая связи биогенной составляющей экосистемы с абиогенной (физической средой), нельзя оставлять без внимания взаимодействия внутри биоты и собственные свойства самих организмов. В частности, взаимодействия внутри биотической составляющей (наряду с другими) рассматривались иногда как механизм сукцессии. Справедливости ради следует отметить, что и Клементс предполагал один из видов биотических взаимодействий — конкуренцию — ведущим процессом на второй стадии сукцессии ("продолжение").

Значительным продвижением в концепции сукцессии был синтез или, вернее, набор альтернативных моделей, предложенных Дж. Коннелом и Р. Слейтгером (Connell & Slatyer, 1977). Каждая из этих моделей проверяема (в природе), что повлекло за собой целый ряд работ, подтверждающих или опровергающих эти модели.

Первая из трех моделей — модель стимуляции, или модель влияния (facilitation model). Она близка концепции Клементса: определенные ранние сукцессионные виды колонизируют места с благоприятными для них условиями. Это виды-оппортунисты, или *r*-стратеги. Далее происходит рост сообщества и изменение им среды до состояния, более благоприятного для поздних колонистов, которые и сменяют ранние виды.

В модели толерантности, или устойчивости (tolerance model), предполагается, что ранние и более поздние виды могут различаться не стратегией, а лишь скоростью роста, более ранним попаданием первых в данное место, более ранним захватом ими пространства. Отметим, однако, что последнее обычно и есть проявление *r*-стратегии. В даль-

нейшем происходит смена первичных видов вторичными не за счет "подготовки" и изменения среды, а за счет их вытеснения видами более толерантными к недостатку ресурсов, перехваченных ранними видами. Вторичные виды растут медленнее, но живут дольше и более успешны в борьбе за пространство. По сути, это типичная К-стратегия. Получается, что в этой модели авторы добавляют лишь возможное попадание среди ранних видов тех из них, которые не являются типичными оппортунистами.

Третья модель Коннела–Слейтьера – модель ингибирования (inhibition model). Начало сукцессии не отличается от модели толерантности, но смена первичных видов вторичными происходит только в результате стрессов (физические нарушения, выедания, болезни), создающих бреши в сообществе. Эти свободные места в дальнейшем могут быть заняты любым видом (r- или К-стратегом), и не происходит изменений среды до состояния, при котором преимущества получают более толерантные виды.

Таким образом, в обеих последних моделях, виды последовательно исключаются за счет конкуренции, но в модели толерантности это конкуренция за ресурсы, тогда как в модели ингибирования исключение видов идет под воздействием нарушений, при которых одни оказываются более устойчивыми по сравнению с другими. В действительности, Дж. Коннелл и Р. Слейтьер, хотя и подчеркивали влияние и критическое значение взаимодействия растений (или сессильных морских беспозвоночных) с травоядными животными, хищниками и патогенами, рассмотрели в своих моделях только один аспект взаимодействий внутри биоты: влияние видов, доминирующих на ранних стадиях сукцессии, на более поздние виды-доминанты.

Следует отметить, что кроме кратко описанных выше моделей попытки синтеза предпринимались неоднократно, в первую очередь фитосокологами. В частности, С.М. Разумовский (1981) в качестве механизма сукцессии предполагает тройной отбор видов в данных условиях: абиотической средой, ценотической средой и конкуренцией с экологически сходными видами. Новым у него по сравнению с рассмотренными выше моделями является ценотический отбор, который действительно может ярко проявляться в некоторых экосистемах.

Другой распространенный подход – рассмотрение сукцессии как процесса дифференциации экологических ниш (напр., Миркин, 1985; Джиллер, 1988). Механизм сукцессии в этом случае представляется в виде заполнения видовыми нишами существующих в среде "лицензий" – ресурсов и условий. Появление в сообществе новых видов может происходить как за счет освоения недоступных прежним видам ресурсов (или недостаточных для прежних видов их количеств), так и за счет внедрения видов в уже существующие ниши, их сужение, или занятие положения с перекрыванием ниш. Отсюда следует, что видовое разнообразие при невозможности дальнейшего расширения ресурсов оказывается конечным, что приведет к замедлению и остановке сукцессии, т.е. к климаксу (Джиллер, 1988).

Не претендуя на всеохватность анализа концепций сукцессии, отметим, что большинство из них содержит тот или иной рациональный элемент, отражающий истинные процессы, происходящие в развивающихся экосистемах, или являются методически оправданным подходом для изучения конкретного типа экосистем. Генеральная идея развития экосистемы никем не отрицается. Вот как представляет механизм сукцессии известный американский эколог Ю. Одум: "Сукцессия происходит в результате изменений сообществом физической среды и взаимодействий. Конкуренция – сосуществование на популяционном уровне. Таким образом, сукцессия контролируется сообществом, несмотря на то, что физическая среда определяет характер и скорость изменения, а часто и ограничивает пределы развития" (Одум, 1986, т. 2, стр. 166). По сути, это синтез идей Ф. Клементса об изменении среды сообществом с последующими идеями о роли взаимодействий внутри биотической части экосистемы в механизме сукцессии. Сомнение вызывает лишь ограничение "на популяционном уровне".

Сукцессии на современных и древних рифах. Попытаемся оценить действие различных из предлагавшихся выше механизмов в условиях рифовых экосистем. Как уже отмечалось выше, и в современных (т.е. голоценовых), и в древних (от ордовика до плейстоцена) рифах исследуется вертикальная смена одних групп рифостроящих организмов другими, что и принимается за сукцессию. Существуют современные рифы, развивавшиеся унаследованно в течение значительной части кайнозоя, т.е. в течение многих миллионов лет, и имеющие сложную историю. Сукцессии коралловых сообществ на протяжении таких длительных отрезков времени происходят многократно в связи с климатическими изменениями, относительными колебаниями уровня моря, тектоническими событиями и др. Возникает вопрос, считать ли первичной аутогенной сукцессией на таких рифах только ту, что отмечена первым поселением кораллов на нерифогенном субстрате? Однозначного ответа нет, поскольку вероятны различные варианты нарушений, в том числе и такие, которые полностью уничтожают сообщество рифостроящих кораллов. Начинаящуюся вновь коралловую сукцессию в таком случае следует считать первичной. Однако вторичные аллогенные сукцессии на рифах значительно преобладают по частоте и количеству. Даже разделенные несогласием сукцессии могут оказаться вторичными, связанными, например, с локальными тектоническими движениями или эвстатическими изменениями уровня моря, при которых гибнет лишь часть (верхняя) рифового сообщества, или происходит его миграция на нижние части рифовых склонов. В общем случае вторичные аллогенные сукцессии характеризуются большим видовым разнообразием на начальных стадиях сукцессии.

Голоценовые рифы представляют хороший объект для изучения сукцессии. В большинстве случаев их история не превышает 8 тыс. лет при мощности в несколько метров; максимальная мощность равна 33 м (Macintyre and oth., 1977). В них хорошо видна вертикальная смена одних групп рифостроителей другими. В частности, по наблюдениям

В.Н. Космынина в шпорах рифа Лю Ки (Looe Key) на рифах Флорида Кис, целиком представляющих собой каркасную часть рифа, удается снизу вверх выделить до трех стадий: толща, сложенная *Асгорога palmata*, очень пористая, богатая интерстициальной фауной; меньшая или равная по мощности толща *Montastrea annularis*, менее пористая, но с крупными полостями; верхняя толща – незначительная по мощности или отсутствующая в местах, где риф не достиг еще положения, близкого к уровню моря, сложенная *Миллерога* и корковыми *Сораллипасеа*. Общая мощность этого разреза до 7–8 м, а время начала сукцессии 4–6 тыс. л. назад. Подобная или со сменой других жизненных форм сукцессия имела место и на рифах Индотихоокеанской провинции.

Сходные двух-трехэтажные сукцессии описаны и для древних, в частности, палеозойских рифов. Вертикальную смену рифостроителей в силурийском рифе района Великих американских озер изучил Х. Лоуэнстам (Lowenstam, 1957). Он выделил три последовательные стадии развития рифов (physical stages), связанные со сменой глубины и энергии волн: тиховодную, умеренно-бурную и волноустойчивую. Рифы начинали расти в приглубой спокойной обстановке, подготавливая субстрат для последующей стадии с более активной гидродинамикой, а затем риф переходил в стадию бурной гидродинамики, где существовало сложное сообщество, способное противостоять сильному воздействию волн.

Позднее Д. Никол (Nicol, 1962) считал возможным стадии, выделенные Х. Лоуэнстамом, рассматривать как стадии экологической сукцессии (serial stages): пионерную, предклимаксную и климаксную. К интерпретации присоединились и исследователи, рассматривающие смену сообществ в том же силурийском рифе как пример аутигенной сукцессии, происходившей в результате внутренних экосистемных процессов.

При изучении более древних (среднеордовикских) органогенных построек Теннесси была разработана модель, включающая четыре стадии (Alberstadt and oth., 1974). Первая (стабилизационная), в течение которой под воздействием биологических или неорганических процессов создавался прочный субстрат. Затем он заселялся пионерным сообществом (колониционная стадия), которое позже сменялось разнообразным климаксным сообществом (диверсификационная стадия). При ухудшении условий происходило обеднение сообщества, и в нем начинали преобладать один-два таксона, представлены преимущественно инкрустирующими формами (доминантная стадия). Все эти стадии выявлены как на небольших, мощностью до 10 м, постройках, так и на рифах мощностью до 100 м. Это дает основание считать, что гидрологический контроль и глубина имели меньшее значение, чем прогрессивное создание местообитаний для развития сообществ и увеличения их разнообразия в процессе сукцессии (Wilson, 1975).

Четырехстадийная модель впоследствии была принята рядом исследователей (James, 1979, 1983; Mendez-Bedia & Soto, 1984). Обсуждая особенности строения и развития раннепалеозойских рифов, П. Коппер (Copper, 1974) предложил следующие названия для стадий экологической сукцессии: пионерная, промежуточная и зрелая (климаксная).

Сходная трехстадийная модель была использована Д. Туми и Дж. Ци-сом (Тоomey & Cys, 1979) при описании сукцессии в водорослево-губковых раннепермских биогермах Нью-Мехико, но стадии назывались несколько иначе: пионерная, климаксная и терминальная. Двухстадийная модель была разработана Р. Скоттом и П. Бренклом (Scott & Brenkle, 1977) при изучении меловых рудистовых рифов Аризоны; стадии получили названия "пионерная" и "климаксная". Впоследствии эта терминология была принята и П. Коппером (Copper, 1988), который, обсуждая общие проблемы экологической сукцессии в фанерозойских рифовых экосистемах, пришел к заключению, что двухстадийную модель следует считать универсальной.

Таким образом, согласно П. Копперу (Copper, 1988), экологическая сукцессия рифовых экосистем – организованный и направленный процесс развития сообществ и видов от пионерной стадии до климаксной, который осуществляется там, где внешние физико-химические факторы не претерпевают значительного изменения. Экологическая сукцессия приводит к возрастанию биологического контроля среды и стабилизации экосистемы при росте рифа.

Каков же механизм сукцессии, что вызывает смену видов рифостроителей? Концепция Ф. Клементса об изменении сообществом физической среды, на наш взгляд, применима к рифовой экосистеме более, чем к какой-либо другой. Одно из главных свойств данной экосистемы – рельефообразование. С ростом рифа значительно увеличиваются градиенты среды (света, гидродинамики и др.) и ее дифференцированность, значительно возрастает площадь субстрата. Все это не может не влиять на видовой состав сообщества. Даже если не происходит быстрой смены видов-доминант среди рифостроителей, общее число видов, как правило, возрастает. Рассмотрим сукцессию по стадиям.

Начальная (стартовая, пионерная) стадия рифовой сукцессии обычно короткая по продолжительности и, если не нарушается стрессами, быстро сменяется последующими. Но именно на этой стадии происходят значительные изменения среды вполне в соответствии с представлениями Ф. Клементса. Характер начальной стадии сукцессии зависит от сочетания таких факторов как субстрат, гидродинамика, литодинамика, расстояние от источника личинок, способность имеющихся видов начать сукцессию в данных условиях.

Так, вопреки известному предпочтению планулами кораллов скального, преимущественно известкового субстрата, основание многих рифов покоится на рыхлых осадках. Этот кажущийся парадокс заключается в том, что скальные субстраты чаще расположены выше по подводному береговому склону или ближе к поверхности моря, где гораздо сильнее действие течений и волн. Последние могут препятствовать как оседанию планул, так и росту колоний, нанося им физический ущерб главным образом за счет абразии. Во время работы на Сейшельской банке неоднократно отмечалось отсутствие кораллов или слабое их развитие на подводных скалах и некоторых участках берегов, сложенных гранитами и сиенитами (материалы В.Н. Космынина). Это

говорит о том, что подобный субстрат малопригоден для поселения кораллов. Будучи известковым, он должен пройти подготовительные серии сукцессии еще без кораллов, при которых микрофитобентос сменяется известковыми корковыми водорослями, усоногими, фораминиферами, мшанками, превращая субстрат в карбонатный (Pichon, 1981). В дальнейшем здесь уже смогут поселиться и расти кораллы (рис. 3.1б, стадия 1г). Однако при росте на субвертикальных скальных (некарбонатных) склонах кораллы быстро преодолевают предел прочности прикрепления за счет собственного веса. "Помогают" преодолеть предел прочности также волны. Корковые формы кораллов поселяются лишь на субгоризонтальных участках при отсутствии абрадирующего действия обломочного материала. Таким образом, гораздо чаще для поселения планул более пригодными оказываются приглубые участки берегового склона, скорее пологие и со спокойным литодинамическим режимом, обычно аккумулятивные, сложенные рыхлым материалом.

На рыхлых грунтах пионерные стадии начинаются с поселения кораллов на крупных обломках, например, на раковинах и створках отмерших моллюсков и т.п. В дальнейшем, разрастаясь, колония может покоиться на рыхлом субстрате, иногда достигая крупных размеров, либо, отмирая, сама послужит субстратом для других колоний.

Переход от рыхлого субстрата к твердому, типично рифовому, может происходить в несколько стадий, пока на дне не сформируется структура наподобие решетки или отмостки. Например, сросшаяся на песчаном дне "решетка" из регенерировавших обломков *Acropora palifera* площадью в несколько квадратных метров была обнаружена с северо-восточной стороны о-ва Коэтиви (Сейшелы) на глубине 7 м на внешнем пологом склоне рифа.

Отмостка рифной степени развития, вплоть до стадии сукцессии, сменяющей пионерную (аналогичная стадии 2а на схеме рис. 3.1), была описана у входа в бухту Матули Харбор на о. Новая Британия. Молодые рыхлые пирокластические осадки (крупнозернистые пески и лапилли) в большей степени на приглубых участках или в меньшей — на отмелях освоены фауной рифостоящих кораллов в зависимости от развития отмостки (рис. 3.2). В нижней части профиля (глубина 14–24 м), где действие волн незначительно, а приливно-отливные течения создают хороший водообмен, сукцессия миновала стартовую стадию, и отмостка покрывает дно сплошным слоем, словно битым шифером. Подобная структура создавалась ростом кораллов-пионеров, в особенности листовидными формами, такими, как *Pachyseris speciosa*, *Pectinia lactuca*, *Oxuroga glabra*, а также многочисленными *Fungia* spp. В верхних частях склона сукцессия еще не продвинулась далее начала пионерной стадии. Со временем подобная отмостка послужит основанием для роста колоний основных рифостроителей и, если не произойдет катастрофических изменений, здесь сформируется риф, в основании которого будут находиться рыхлые осадки.

Другой вариант рифовой сукцессии, начинающейся на рыхлых осадках, "наступление" на собственный лагунный или предрифовый шлейф.



Рис. 3.1. Экологическая сукцессия кораллового рифа.

Стадии: I – подготовительная/пионерная, II – докаркасная, III – быстрого роста, IV – терминальная

Подобный процесс наблюдается в лагуне атолла Дерош (Амирантские о-ва), где ветвистые *Acropora* sp. нарастают на лагунный шлейф со стороны риффлета наподобие корней мангровых деревьев. Основное условие сукцессии кораллового сообщества на рыхлых грунтах – скорость седиментации не должна превышать скорость роста кораллов.

Трудно согласиться с точкой зрения, что "...в донных биотопах рифа постоянно существует лимит твердого субстрата ввиду необычайно плотного заселения сидячей донной фауной и прежде всего – самыми кораллами" (Сорокин, 1990, стр. 286). Напротив, участки с высоким процентом проективного покрытия кораллами занимают обычно незначительную часть рифа, исключая небольшие, целиком каркасные постройки типа пэтч-риффов. Гораздо чаще проективное покрытие кораллами составляет менее 50%, а в некоторых местах на рифах можно встретить большие пространства твердого субстрата, почти лишенные кораллов. Часто огромные пространства, соседствующие с рифами, и

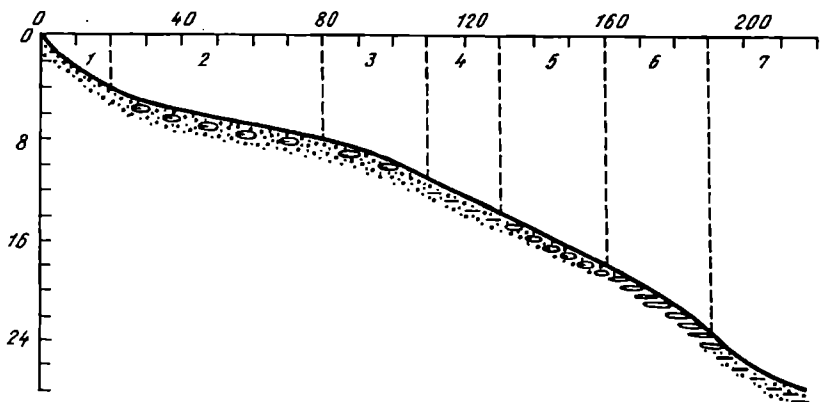


Рис. 3.2. Пионерная стадия сукцессии рифового сообщества на подводном береговом склоне в бухте Матупи Харбор, о-в Новая Британия (Папуа Новая Гвинея). Выделяются следующие зоны:

1 – крупнозернистые вулканогенные пески, проективное покрытие кораллами менее 5%. Неприкрепленные формы *Euphyllia glabrescens*, *Trachyphyllia geoffroyi*, *Fungia* spp.; 2 – крупнозернистые вулканогенные пески с примесью грубообломочного материала, проективное покрытие кораллами менее 5%. Неприкрепленные формы *Trachyphyllia geoffroyi*, *Pocillopora* sp.; 3 – крупнозернистые вулканогенные пески с примесью карбонатного грубообломочного материала, проективное покрытие кораллами 5–10%. Неприкрепленные формы *Acropora* sp., *Seriatorpora hystrix*, *Goniopora* sp., *Fungia* spp.; 4 – вулканогенные илестые пески, кораллы отсутствуют; 5 – отмстка из рыхло лежащих коралловых обломков, прикрепляясь к которым растут кораллы. Проективное покрытие 25–50%. *Pectinia lactuca*, *Acropora* sp., *Pocillopora* sp., *Seriatorpora hystrix*, *Goniopora* sp., *Galaxea fascicularis*; 6 – отмстка плотно упакованными крупными обломками листовидных кораллов. Они же и другие формы кораллов растут, прикрепляясь к этому субстрату. Проективное покрытие около 50%. *Oxypora glabra*, *Pachyseris* sp., *Pectinia lactuca*, *Goniopora* sp., *Fungia* spp.; 7 – вулканогенные средне-тонкозернистые илестые пески с примесью коралловых обломков. Проективное покрытие кораллами 5–10%. Неприкрепленные формы *Euphyllia glabrescens*, *Oxypora glabra*, *Pterogyra sinuosa*, *Diaseris dictorta*, *Fungia* sp.

сложенные плейстоценовыми известняками, будучи, казалось бы, вполне удобным субстратом для кораллов, тем не менее остаются весьма слабо заселенными. Таковы значительные поверхности в пределах Сейшельской банки, барьера Флорида Риф Тракт и др. Очевидно, что заселение рыхлых субстратов происходит не ввиду отсутствия твердых, а благодаря более благоприятным для роста кораллов условиям именно на подобных грунтах.

Интересными с точки зрения перехода от рыхлых субстратов к твердым на начальных стадиях сукцессии являются фации с преобладанием родолитов и неприкрепленных колоний рифостроящих кораллов. В частности, по наблюдениям В.Н. Космынина, они широко распространены в западной части Индийского океана на погруженных рифах Сигал и Оуэн (Сейшельская банка) и банки Сая-де-Малья, на погруженной части кольца атолла Дерош и на террасах наветренных подводных склонов Амирантских островов. Эти участки отличаются активной гидродинамикой, но не настолько сильной, чтобы производить абразию.

Рост колоний кораллов и желваков известковых водорослей происходит на поверхности обломков, которые время от времени испытывают смещение или даже перевертывание. Рост родолитов и неприкрепленных кораллов приводит к многократному увеличению веса по сравнению с исходным обломком; их подвижность уменьшается. В дальнейшем этот субстрат также превратится в твердый и неподвижный.

Каковы видовой состав и разнообразие кораллов на стартовой стадии сукцессии? Противники концепции Ф. Клементса утверждают, что уже в самом начале присутствуют все или почти все виды, а преимущество получают на первой стадии быстрорастущие виды с малой продолжительностью жизни, уступая затем место долгожителям. Не оспаривая вероятности нахождения различных видов кораллов в начале сукцессии, отметим, что среди них существуют группы как с явно выраженной г- или К-стратегией, так и кораллы, развивающие ту или другую из них на разных этапах жизни и в различных условиях. Последнее отмечается также и для растительных сообществ на суше (Работнов, 1993). Преобладание г-стратегов или присутствие смешанных сообществ на начальной стадии сукцессии зависит от многих условий. При вторичных сукцессиях на освободившихся после стресса участках, когда смежные участки остаются ненарушенными, есть все условия для возникновения смешанных сообществ, поскольку близко располагается источник планул различных видов. В случае удаленных участков и, в особенности, при первичных аутогенных сукцессиях на новых субстратах преимущество получают виды с развитой г-стратегией.

Удаленность – это не только расстояние, необходимо также учитывать такие факторы как состав рифового сообщества, система течений, их направление и скорости, а также время, необходимое планулам для достижения данного участка при данной скорости течения. Эти факторы не всегда поддаются реконструкции при изучении древних рифов.

К первичным рифовым сукцессиям применимы принципы островной биогеографии, согласно которым на ранних стадиях заселения преобладают организмы с дальним разносом (т.е. г-стратегии) и лишь по прошествии времени возрастает вероятность попадания видов с малым разносом, т.е. К-стратегов, вслед за чем наступает период равновесной плотности популяций, что постепенно приводит к доминированию К-стратегов (MacArthur & Wilson, 1967).

Существуют и другие факторы, ограничивающие число видов кораллов на стартовой и последующих стадиях сукцессии, например, климатические условия. Так, по краям рифового пояса, где температурные стрессы и гибель от них кораллов часты, преимущественно со стартовых стадий сукцессии имеют виды формы, устойчивые к низким температурам, такие как *Goniastrea* и *Turbinaria*. В частности, они преобладают на о. Рауль (о-ва Кермадек, 29° ю.ш.), хотя отмечено также присутствие по крайней мере еще 10 других видов.

В случае первичной сукцессии вблизи развитых коралловых сообществ, служащих источником планул, стартовая стадия сукцессии может начинаться со смешанного сообщества кораллов, поскольку вероят-

ность попадания на новый субстрат планул кораллов с разной стратегией одинакова, хотя и в этом случае стратегия "оппортунистов" дает некоторые преимущества. Так, типичные К-стратеги выметывают гаметы сезонно, тогда как г-стратеги, например, *Pocillopora damicornis* размножаются планулами ежемесячно. Таким образом, г-стратеги при этом получают преобладание на начальных стадиях сукцессии. Однако очевидно, что в этом случае доминирование К-стратегов наступит быстрее, чем на удаленных участках. Наблюдавшаяся стартовая стадия первичной сукцессии на молодом вулканическом субстрате (предлагаемый возраст около 15 лет) у о. Эпи (Новые Гебриды) представляет собой смешанное (акропориды, поциллопориды, а на крутых склонах и под нависаниями – *Tubastrea* sp. и *Distichopora* sp.) с некоторым преобладанием г-стратегов.

Переход к последующим стадиям рифовой сукцессии характеризуется возникновением более устойчивого сообщества с высокой скоростью накопления каркасного карбоната кальция. Эту стадию можно назвать стадией активного вертикального роста. На современных рифах на этой стадии могут преобладать различные жизненные формы кораллов в зависимости от условий среды. В низкоэнергетических условиях могут быть образованы постройки, целиком состоящие из тонковетвистых акропорид. Виды акропорид с массивными ветвями, такие как *Acropora palmata* на карибских рифах и *A. palifera* на индотихоокеанских, напротив, могут доминировать при образовании каркаса в высокоэнергетических условиях. Подобные разозные формы среди палеозойских кораллов были редки, а имевшиеся ветвистые не играли такой роли. В целом на стадии активного вертикального роста преобладают массивные полусферические и уплощенные щитовидные формы, прежде всего фавид, поритид, а также некоторых других семейств при общем высоком видовом разнообразии. Наряду со случайным распределением кораллов в популяциях, очень часто встречается групповое распределение с моновидовыми зарослями кораллов. Моновидовые агрегации могут возникать вследствие локальных различий в параметрах среды и приспособляемости к ним различных видов кораллов в связи с особенностями размножения и ценотического отбора.

Смена доминирующих видов на этой стадии сукцессии (или на промежуточной стадии, согласно 2а на схеме рис. 3.1) зависит также от условий, в которых развивается риф. Это может быть постепенное замещение пионерных видов К-стратегами – видами, живущими дольше, дорастающими до больших размеров и, скорее более толерантными к различным стрессам, чем к недостатку ресурсов.

Риф по мере развития не столько "выбирает" ресурсы из среды, сколько создает новые. По мере роста рифа и дифференциации его ландшафтной и трофической структуры развиваются сообщества с высокой первичной продукцией. Помимо того, что большинство современных рифостроящих кораллов зооксантеллятные и поэтому сами создают первичную продукцию, на рифах развиваются высокопродуктивные сообщества водорослей-макрофитов и морских трав, дающих

начало многочисленным трофическим пастбищным и детритным цепям. И другие ресурсы, такие, как пространство, возрастают по мере роста рифа. Таким образом, смена видов происходит не в результате истощения ресурсов, и модель толерантности ограничена в своем применении лишь отдельными участками рифов с лимитирующими значениями какого-либо ресурса, например, света.

Длительное развитие сообщества без стрессов выводит на первый план конкурентные взаимоотношения. При продолжительном отсутствии стрессов проективное покрытие рифа кораллами может достигать высоких значений, и тогда начинается конкуренция за такие ресурсы как пространство и свет. Возникают многослойные и многоярусные структуры сообществ кораллов, которые можно наблюдать на подветренных внешних склонах рифов, защищенных от штормовых волнений.

Модель ингибирования так же, как и модель толерантности, не может быть признана универсальной, хотя смена видов в соответствии с предполагаемым в ней механизмом может происходить на рифах. Локальные стрессы, происходящие в результате штормовых разрушений или других физических воздействий, выедания, подобные тому, что происходят в результате катастрофического размножения звезд *Acantaster planci* или пандемий кораллов, приводят к неоднократному вселению случайных видов на свободные места и вторичным аллогенным сукцессиям. Во время подобных сукцессий вновь может происходить постепенное замещение г-стратегов К-стратегиями, а также видами, толерантными к повторяющимся стрессам.

В качестве механизма сукцессии на стадии быстрого нарастания может быть рассмотрен процесс дифференциации экологических ниш по мере роста рифа и усложнения его рельефа и структуры. Возникают новые "лицензии" среды за счет дифференциации таких ресурсов, как свет, пространство, источники питания или таких лимитирующих факторов, как волнение, седиментация и др. Дж. Коннелл рассматривал кораллы как группу видов, генерализованных по потребностям ресурсов пищи, пространства и света (Connell, 1978). Такая точка зрения справедлива лишь отчасти и является определенным упрощением. Даже очень близкие, так называемые, "сестринские" виды кораллов, лишь недавно выделенные внутри ранее существовавшего одного вида, показывают значительную специализацию по биотопам рифа. Возникновение новых биотопов с различными характеристиками в процессе роста рифа как формы рельефа приводит к возникновению специализации кораллов по новым биотопам, т.е. к дифференциации экологических ниш. Следует, однако, признать, что часть кораллов обладает более широким диапазоном толерантности и вступает в конкурентные отношения с более специализированными кораллами, т.е. они оказываются способными занимать не одну нишу. Формирующуюся на рифе зональность можно рассматривать как результат дифференциации ниш или один из механизмов сукцессии, но в то же время он порожден ростом рифа и изменением среды сообществом "по Клементсу".

Следует упомянуть также о двух других факторах, вступающих в

действие на стадии активного вертикального роста. По мере постройки каркаса рифа отмечается все большее развитие интерстициальных организмов: известковых корковых водорослей, мшанок, полихет, криптофильных кораллов, гидрокораллов и др. вносящих свою лепту в укрепление каркаса. Если действие волн по мере роста вверх становится ощутимым, практически параллельно с конструкцией каркаса рифа идут процессы цементации и литификации обломочного материала внутри него (Marshall, 1983).

На палеозойских рифах стадия активного вертикального нарастания выделяется также вполне отчетливо. На этой стадии ведущую роль в постройке рифа играли уплощенные и куполовидные формы кораллов (альвеолитиды, фавозитиды, гексагонариды) со всеми переходными между ними жизненными формами (рис. 3.2, б). Они также содержат богатую интерстиционную фауну. Есть все основания предполагать те же механизмы сукцессии, что и на современных рифах: толерантность, ингибирование, дифференциацию и заполнение ниш по мере роста рифа. Это подтверждается существованием смешанных сообществ наряду с доминированием и отчетливой зональностью на палеозойских рифах.

Климаксные стадии сукцессий современных и палеозойских рифов обычно связываются с дорастанием рифа до уровня моря (до приливного интервала). Мы рассмотрим именно этот общий случай, но отметим, что климаксная стадия рифовой сукцессии не обязательно связана только с уровненными рифами.

В условиях волн умеренной и высокой энергий при приближении рифа к поверхности моря происходят особенно значительные изменения среды самим рифом. В вершинной части создаются условия, все менее пригодные для рифостроителей, доминировавших на предыдущей стадии. Их исключение идет не прямой конкуренцией, а лимитирующими значениями параметров среды: разрушением волнами, повышенными значениями светового потока, периодическим обсыханием во время экстремальных отливов, распреснением поверхностного слоя дождевыми водами и т.п. Можно считать, что механизм сукцессии на этой стадии близок таковому по концепции Ф. Клементса – сообщество меняет среду до условий, оказывающихся более пригодными для другого сообщества. И здесь нет противоречия с принципом естественного отбора, так как своим ростом "первичные" кораллы не исключают свои экологические ниши, а создают новые условия, т.е. увеличивают число потенциальных ниш, усложняя стратифицированность и биологическую организацию системы. В более низких от поверхности зонах продолжают сохраняться условия для роста тех же кораллов, что были доминантами на предыдущей стадии. С другой стороны, как отмечалось выше, приводится в действие механизм, сходный с моделью ингибирования: действие волн, приливов, избытка солнечной радиации и т.д. Ограничение роста рифа уровнем моря интерпретируется как климакс, поскольку наступает лимит расширения диапазона ресурсов и условий.

Настоящие климаксные сообщества развиваются в бесстрессовых

условиях с подветренной стороны рифа или в защищенных условиях, тогда как на наветренном внешнем склоне это скорее будут условия так называемого "катастрофического климакса", при котором локальные стрессы постоянно прерывают сукцессию до достижения сообществом "регионального климакса", то есть климакса, достигаемого в данном месте при отсутствии катастроф.

Хотелось бы подчеркнуть, что как климаксную следует рассматривать всю экосистему на стадии дорастания рифа до поверхности моря, несмотря на то, что отдельные части никогда не достигают регионального теоретического климакса из-за циклических стрессов. Конец таких циклов обычно и рассматривается как катастрофический климакс. К зрелым рифам скорее приложима концепция поликлимакса (Одум, 1986), поскольку вершинная поверхность, наветренный и подветренный склоны, лагуны рифа будут иметь свои климаксы, аналогичные эдафическим климаксам сложных экосистем суши в соответствии с местными физико-географическими условиями.

На стадии климакса при дорастании современных рифов до уровня моря отмечается смена основных рифостроящих кораллов гидрокораллами *Millerora* и известковыми корковыми *Rhodophyta*, более устойчивыми и конкурентоспособными в условиях перечисленных стрессов. На среднедевонских рифах кораллы в этой стадии сменяются главным образом массивными строматопоридеями (рис. 3.3.2 в).

При характеристике видового разнообразия даже современных рифов реально обсуждается видовое разнообразие лишь отдельных групп организмов (кораллов, рыб и т.д.), но не экосистемы в целом. Нет ни одной работы, где бы приводился полный перечень видов на рифе. Несомненно, видовое разнообразие экосистемы рифа возрастает от пионерных стадий до климакса благодаря росту биомассы, стратификации ниш и усложнению биологической организации системы. В стадию климакса в зависимости от местных условий разнообразие видов кораллов может сохраняться высоким или несколько снижаться из-за стрессов. Отмечается высокая степень пространственной организации рифа на этой стадии (Венауаху, Лоя, 1977; Соррег, 1988); в зависимости от местных условий разнообразие видов кораллов может сохраняться высоким или несколько снижаться из-за стрессов.

Теоретически риф может находиться в климаксом равновесном состоянии неограниченно долго, но реально он выводится из этого состояния действием многочисленных факторов, таких, как эвстатические изменения уровня моря, климатические колебания и другие уже отмечавшиеся выше стрессы, способные остановить развитие рифа до достижения им регионального климакса. Следует учитывать и действие автогенных факторов, среди которых можно выделить постоянную продукцию и аккумуляцию рифом карбоната кальция в виде огромных масс рыхлого материала. Часть его выводится за пределы рифа литодинамическими процессами, но часть накапливается. Этот процесс продолжается и после дорастания рифа до уровня моря и в конечном итоге также приводит к изменениям в экосистеме: заполняется лагуна и

каркас рифа, шлейф наступает на склон и, напротив, как описывалось выше, риф может "наступать" на шлейф, что при благоприятных условиях может послужить началом рифовой сукцессии.

Большинство авторов рассматривает связь сукцессии рифа с его ростом по одной схеме: риф растет с некоторой глубины до поверхности моря. Между тем существуют различные варианты роста рифов при относительных изменениях уровня моря. Например, для голоценовой трансгрессии А. Нойман и И. Макинтайр выделяют три схемы: "безнадежное" отставание (т. е. переход в погружение); рост вдогонку и достижение уровня моря во время его стабилизации; компенсированный рост не отставая от поднимающегося уровня моря (Neumann, Macintyre, 1985). Ясно, что при регрессии моря может включиться "реверс", и погруженные или отставшие рифы могут пройти "дорастание" и соответствующие стадии сукцессии за счет снижения уровня моря. Мощности, соответствующие стадиям роста, и выраженность в структуре рифа в этом случае будут гораздо меньшими, чем при дорастании рифа до стабилизировавшегося уровня моря. В то же время у отстающих от поднимающегося уровня моря рифов сукцессия носит специфический характер: она как бы идет, наоборот, от более мелководных сообществ к более глубоководным. Все же преобладающей схемой и у современных, и у древних рифов является рост "вдогонку" или, что аналогично, рост с некоторой глубины до относительно стабильного уровня. Это может быть объяснено тем, что при трансгрессии литодинамические системы находятся в неравновесном состоянии, что благоприятно для роста кораллов. При стабилизации уровня моря вырабатываются равновесные литодинамические системы (например, в береговой зоне моря), и появляется больше благоприятного для роста кораллов пространства на мелководьях. Сказанное о связи роста рифов с колебаниями уровня моря следует иметь в виду и при анализе сукцессии на древних рифах, учитывая многократные колебания уровня моря различной скорости и природы на протяжении всего фанерозоя. Материал для сравнения может быть анализ близко расположенных древних разновозрастных рифов, развивавшихся на разных гипсометрических уровнях.

Характеристика сообществ в рифовой экологической сукцессии на ископаемых рифах, как и характеристика любого сообщества, включала на момент формирования такие параметры, как биотические связи, энергетика сообщества и биомасса. На пионерной стадии общая рифовая биомасса крайне мала, но продуктивность сообщества может быть высокой. Использование субстрата скелетными организмами неполное, иногда на мягких грунтах преобладают зарывающиеся формы, например, полихеты (Gray, 1981). Видовое разнообразие на этой стадии рифовой экологической сукцессии низкое, пищевые цепи простые. В сообщество, осваивающее новое местообитание, питательные вещества поступают извне (Одум, 1986). Это должно выражаться в поступлении детрита в рифовое сообщество на пионерной стадии извне и/или в использовании планктона из толщи воды. Однако для современных склерактиний характерна значительная автотрофность благодаря сим-

биозу с зооксантеллами, что делает сообщество рифостроящих кораллов мало зависящим от поступлений извне.

Поскольку субстрат на пионерной стадии экологической сукцессии может быть относительно подвижным и неустойчивым, он может погребать заселяющие его организмы или препятствовать их правильному питанию, что часто выражается в циклическом чередовании различных пионерных видов в основании ископаемых рифов. Как отмечалось выше, основные факторы, контролирующие развитие рифового сообщества на пионерной стадии – абиотические, конкурентные взаимоотношения в связи с низким разнообразием и невысокой плотностью популяции, ограничены (Corrigan, 1988). В подавляющем большинстве случаев на этой стадии экологической сукцессии доминируют один-два вида рифостроителей, по численности составляющие до 80%.

На климаксовой стадии экологической сукцессии в рифовых сообществах общая биомасса высока, но продуктивность экосистемы может быть относительно низкой. Сообщество не только полностью покрывает дно, образуется и множество дополнительных местообитаний за счет изменения архитектуры рифа и роста его вверх, причем роль и значение этих местообитаний как экологических ниш крайне велико (Logan and oth., 1984; Kobluk & Lysenko, 1986). Зарывающиеся организмы редки в каркасной части рифа и могут встречаться только на внутреннем склоне рифа, в лагуне, между пятнистыми рифами или в осадке на дне пещер в рифе, поскольку на рифе в целом преобладает цементированный субстрат, а на внешнем склоне рифа субстрат слишком подвижен, чтобы укрытия зарывающихся организмов могли существовать сколько-нибудь длительное время (Corrigan, 1988).

Большая часть биогенных веществ на климаксовой стадии рифовой сукцессии циркулирует в пределах сообщества. Основные факторы контроля всякого сообщества на климаксовой стадии – внутренние, биологические (Одум, 1986).

Характерно, что на климаксовой стадии рифы одного и того же геологического возраста обладают очень сходным зональным распределением сообществ. Это особенно ярко проявлялось в девоне, когда по всей широчайшей площади развития рифовых построек встречалось значительное число общих таксонов (Corrigan, 1974; Wilson, 1975).

Сукцессия в органогенных постройках нашей страны изучена слабо. Одной из причин этого является то, что выявлению изменений состава сообществ в рифах препятствуют интенсивная наложенная доломитизация, тектонические нарушения и перерывы в росте рифов. Все же в верхнеордовикском крупном (более 100 м) массиве на р. Б. Косью (Сев. Урал) намечена последовательность палеоценозов, отвечающая стадиям стабилизации и колонизации (Антошкина, 1994).

В.П. Шуйский, изучавший силурийские рифы западного склона Урала, отметил, что начало рифообразования фиксируется по появлению инкрустирующих водорослей и афросальпингид, которые стабилизировали субстрат. Затем следуют отложения, представляющие разные варианты сукцессионных серий, и со временем плотность популяций, так-

сономическое разнообразие и биомасса возрастают. Климатическое сообщество, включающее значительное количество известковых водорослей, завершает рост рифа. Автор считает, что признание ископаемого сообщества климаксным требует всестороннего анализа палеонтологического материала по изучаемой климатической зоне или бассейну. Критериев выбора несколько, но решающее значение имеют два из них: положение в сукцессионных сериях выше всех остальных типов сообществ и отсутствие признаков направленного прогрессивного развития (Шуйский, 1986).

В нижнепермском рифогенном массиве Шахтау, наиболее полно изученном геологами и палеонтологами, сукцессия не описана. По-видимому, сукцессия не могла отчетливо проявиться потому, что развитие рифа временами прерывалось то вследствие погружения, когда на месте рифа возникала банка, находившаяся вне зоны активной гидродинамики, то из-за вертикальных тектонических движений, приводивших к размыву ассельского органогенного массива и последующему отложению детритовых известняков. Синтез палеонтологических и палеоэкологических данных по Шахтау и многолетний опыт изучения органогенных сооружений разного геологического возраста дали И.К. Королук (1985) основу для выявления особенностей экосистемы рифа в полном его развитии: 1) значительное родовое разнообразие при незначительном видовом; 2) богатый, разнообразный в систематическом отношении состав населения на каждом участке постройки и крайне редко- и массовое развитие какого-либо одного вида; 3) сложные биоценозы при наличии специфических групп (сверлильщиков, пожирателей, каркасостроителей и т. п.), а также совместное нахождение органических остатков из резко отличных экологических группировок, что определяется чрезвычайным разнообразием экологических ниш; 4) быстрая изменчивость комплексов в пространстве; 5) признаки быстрого роста организмов и быстрого захоронения их остатков. Представляется, что это те критерии, по которым при палеоэкологическом анализе ископаемых построек может быть установлена экосистема климаксного рифа.

В верхнеуртинских отложениях западного склона Урала на р. Сылве у г. Кунгура развиты органогенные постройки, известные как "сылвенские рифы". Р.Ф. Геккер (1941 и др.) описал их как типичные биогермы и проследил смену комплексов организмов во времени. В разрезе выделены три толщи:

1. Слоистые известняки с разнообразными брахиоподами и мшанками, а также двустворками, гастроподами, наутилоидеями, редкими морскими ежами и одиночными ругозами *Amplexocarinia*. В верхней части появляются остатки трубчатых *Shamovella* или *Tubiphytes*. Мощность 15 м.
2. Биогермная толща, представленная массивными известняками, в которых преобладают как основные каркасостроители *Tubiphytes*, меньшее значение имеют мшанки, представленные в большинстве своем крупными колониями *Polypora*. Встречаются брахиоподы и двустворки, селившиеся в основном на склонах биогерма, есть мелкие криноиды и одиночные ругозы. Мощность биогерма составляет 35 м в центральной части и уменьшается на склонах до полного замещения межбиогермными тонкозернистыми известняками.
3. Известняки тонкозернистые и мелкодетритовые с редкими мелкими брахиоподами и мшанками, преимущественно фенестеллидами. Мощность толщи 8–10 м.

Отложения первой толщи, по интерпретации Р.Ф. Геккера, образовывались в условиях, благоприятных для многих беспозвоночных. Появление Tubiphytes рассматривалось как показатель некоторого ухудшения условий, приведших позже к обеднению состава бентоса и далее к массовому развитию каркасостроителей (вторая толща). Во время отложения третьей толщи каркасостроители исчезли, но на созданных ими цоколях продолжали жить редкие представители мшанок и брахиопод. Угнетенный облик бентоса объясняется повышенной соленостью вод бассейна (Куликов, 1943). Рассматривая эти факты с иной точки зрения, можно предположить, что появление Tubiphytes сверху первой толщи отмечает начало сукцессии – стадию стабилизации, а в значительной по мощности второй толще при более детальном изучении, вероятно, можно выделить стадии колонизации и диверсификации. Отложения третьей толщи, образовавшиеся при ухудшении условий, отвечают, по-видимому, доминантной стадии сукцессии.

Даже приведенное выше краткое рассмотрение рифовой сукцессии показывает сложность этого процесса и многочисленность факторов, определяющих его характер. Сукцессия на рифе происходит как самоорганизация системы, при которой увеличивается биомасса, растут разнообразие и специализация видов, возрастают параметры рельефа, усложняется экосистема, увеличиваются ее устойчивость и способность к самоподдержке. Процесс сукцессии по своему характеру и основным результатам аналогичен на палеозойских и современных рифах.

Характер первичной сукцессии и видовое разнообразие на стартовой стадии определяются местными физико-географическими условиями и удаленностью от источника планул кораллов или характером течений, связывающих с этим источником. В удаленных районах на ранних стадиях заселения нового субстрата преобладают кораллы с выраженной г-стратегией. Это происходит благодаря более широкому разнесу из планул и более раннему попаданию в удаленные места, большей плодовитости в условиях пионерного поселения. Со временем вероятность попадания К-стратегов возрастает, и они также осваивают новый район. Позднее наступает состояние равновесной плотности популяций, что благоприятствует К-стратегам и приводит к смене доминантов среди рифостроителей на фоне общего роста видового разнообразия. Обычно именно такое сообщество создает основную часть рифа.

Дорастание рифа до уровня моря связывается с климаксовой стадией сукцессии – наступает предел расширения диапазона ресурсов и условий. На данной стадии происходят наибольшие изменения среды со времени пионерной стадии. Смена видов происходит в связи с изменениями среды сообществом, т. е. механизм смены близок предполагаемому Ф. Клементсом. Однако разные части рифа развиваются в соответствии с локальными условиями, и к рифу в целом применима концепция поликлиматса.

ПОЛЕЗНЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ В ПАЛЕОЗОЙСКИХ РИФАХ

НЕФТЬ И ГАЗ

В России первый приток нефти из рифа (раннепермского) был получен в 1929 г. в районе Чусовских Городков в Предуральском краеом прогибе (Верхнечусовское месторождение). Этим было положено открытие всей богатейшей Волго-Уральской провинции и в том числе серии нефтяных, а затем газоконденсатных и газовых месторождений в рифах Предуральского прогиба. В первой половине 1960-х годов были открыты залежи нефти в верхнедевонских рифах и связанных с ними структурах платформенной части Волго-Уральской области, и несколько позже – в девонских рифах Тимано-Печорской провинции. Наиболее крупные месторождения открыты в последнее время в палеозойских рифах Прикаспийской впадины.

В настоящее время продуктивные рифы известны от нижнего кембрия до верхней юры включительно. С ними связано более 31% запасов нефти и около 29% запасов газа, сосредоточенных в карбонатных отложениях в нашей стране. Важной особенностью рифовых месторождений является обычно высокая удельная плотность запасов на единицу площади.

Палеозойские рифовые месторождения связаны с провинциями древних платформ. В пределах Восточно-Европейской платформы это прежде всего Волго-Уральская провинция, где наиболее древние продуктивные рифы датируются живетским ярусом среднего девона и распространены в Саратовском Поволжье. Одиночные куполовидные и подковообразные рифы мощностью до 100 м располагаются на пологих склонах древних поднятий и содержат залежи нефти (Соколовогорское, Балаевское и др. месторождения). Покрышкой служат глинистые отложения. Более широко развиты франские и фаменско-нижнетурнейские рифы разных типов. Это асимметричные рифовые системы, обрамляющие Камышинскую впадину в Волгоградском Поволжье, а также Камско-Кинельскую впадину в пределах Татарии, Башкирии, Пермской, Самарской и Оренбургской областях (Котовское, Хи, Голубковское и др. месторождения), а также одиночные куполовидные и атолловидные рифы, располагающиеся непосредственно во впадинах (Чермасанское и другие месторождения). Покрышкой нефтяных залежей служат глины, реже глинистые микрозернистые известняки. Следует специально подчеркнуть роль этих рифов в формировании структуры вышележащих

отложений, так как большинство залежей связано именно с этими покрывающими рифы отложениями. В ряде случаев, в верхнетурнейских отложениях, по-видимому, развиты биогермы и мелкие рифы, которые осложняют локальные структуры и содержат залежи нефти (Красноярское и др. месторождения). Третий важный стратиграфический уровень продуктивности достоверных рифов – нижняя пермь западного борта Предуралья Краевого прогиба, где в его южной части выявлено более тридцати нефтяных (на севере), газоконденсатных и газовых (на юге) месторождений (Ишимбаевское, Столяровское, Совхозное и др.). Экранирующими толщами являются кунгурские слои.

Следует также отметить небольшие залежи (Бобровское, Герасимовское, Спиридоновское, Покровское, Погромненское и другие месторождения), связанные с биостромно-биогермными фациями серпуховского яруса нижнего карбона, ловушками которых являются пологие антиклинальные структуры. Они расположены в южной части провинции и экранируются эвапоритовыми образованиями.

Высока роль рифовых месторождений в Тимано-Печорской провинции. Здесь широко распространены франские и фаменские рифовые системы, обрамляющие склоны некомпенсированных впадин, с которыми связаны многочисленные залежи нефти (Жарьгинское, Пашшорское, Западно-Тэбукское и др. месторождения). Менее распространены залежи в одиночных изолированных рифах, развитых среди глубоководных отложений (Северо-Хоседаюское месторождение). Экранируются залежи глинистыми и глинисто-карбонатными отложениями, покрывки распространены относительно ограничено и имеют зональный характер. Другим стратиграфическим комплексом, где развиты продуктивные рифы, является нижнепермский. Здесь в рифовых системах известны залежи на Южно-Хылчуйском Ярейском, Возейском и др. месторождениях.

Исключительно велика роль рифов в Прикаспийской провинции, поскольку тут они имеют ведущее значение как вмещающие углеводородов. Само количество открытых рифов пока относительно невелико, но они весьма крупные, что и определяет значительные запасы отдельных месторождений. Основные промышленные залежи связаны с изолированными рифами, формировавшимися в глубоководной впадине – верхневизейско-нижнебашкирскими (Тенгиз, частично Жанажол) и средневерхнекаменноугольными – нижнепермскими (Карачаганак, Урихтау, частично Жанажол). Небольшие залежи известны в нижнепермских рифах и покрывающих их отложениях, обрамляющих Прикаспийскую впадину по ее северному и северо-западному бортам (Западно-Тепловское, Гремячинское, Южно-Кисловское и др. месторождения), а также в одиночных рифах, развитых на зарифовом шельфе (Южно-Уметское и др.). Региональной покрывкой являются кунгурские соли, глины и кремнисто-карбонатоглинистые отложения.

Существенно меньшее значение имеют рифовые месторождения внутриплатформенного авлакогена (рифта), с которыми связана Днепровско-Припятская провинция. В Припятской впадине многие нефтяные

залежи межсолевых отложений связаны с бистромно-биогермными фациями (Давыдовское, Осташковичское, Речицкое и др. месторождения). Юго-восточнее в пределах Донбасса открыты газовые залежи в крайних рифах серпуховского яруса (Муратовское месторождение). Наконец, нижнепермские бистромно-биогермные образования входят в объем резервуара на ряде месторождений Днепровско-Донецкой впадины (Лялековское и др.).

На другой древней платформе – Сибирской – промышленная продуктивность связана с рифовыми образованиями венда – низов кембрия. Сами постройки весьма своеобразны – их отличает большая площадь при малой высоте и очень пологих склонах. Сложены они водорослями (в том числе строматолитами) и археоцитами и обрамляют склоны крупных пологих поднятий – Байкитского и Непско-Ботуобинского, наряду с морфологически выраженными биогермными массивами (Среднеботуобинское и Марковское месторождения), имеются и залежи, приуроченные к бистромным массивам (Талаканское месторождение). Региональной покрывкой служат соли нижнекембрийской усольской свиты.

ДРУГИЕ ПОЛЕЗНЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ

Из металлических полезных ископаемых с рифами в той или иной степени связаны месторождения бокситов, полиметаллов, железомарганцевых руд, в меньшей степени сурьмяно-ртутное оруденение.

Основные месторождения бокситов этого типа располагаются на Урале. Эвгеосинклинальные бокситы распространены на восточных склонах Полярного, Приполярного, Северного и Среднего Урала. Возраст подрудных рифовых известняков изменяется от середины пржидолия до середины живета. Соответственно, рудоносные бокситовые горизонты имеют различный возраст – середина лохкова (субровский горизонт), низы эйфеля (козьереченский) и низы живета (богословский). Рудные залежи располагаются на закарстованной поверхности рифовых известняков и перекрываются темно-серыми слоистыми известняками.

Миогеосинклинальные бокситы располагаются на Западном Урале в восточной части Чусовской зоны Южного и Среднего Урала и Сергинской подзоне Елецкой зоны Среднего и Полярного Урала. Бокситоносные горизонты залегают на франских рифах и перекрываются известняками фамена.

В Алтае-Саянской складчатой области месторождения и рудопроявления бокситов (Обуховское, Бердско-Майское, Новогоднее, Октябрьское и др.) связаны с девонской рифовой системой, обрамлявшей с юго-запада Центрально-Салаирское поднятие. Бокситовые залежи располагаются на поверхности светлых рифовых известняков на нескольких уровнях – в основаниях девона, нижнего эмса, нижнего и верхнего эйфеля. Рудные тела перекрыты темно-серыми, иногда почти черными известняками. Таким образом, палеогеографическое положение и характер залегания руд на Урале и Салаире аналогичны, а стратигра-

фические уровни бокситоносности близки или практически синхронны.

Ряд непромышленных бокситопроявлений зафиксирован в девонском барьерном рифе в Южной Фергане.

В палеозойском разрезе установлено по крайней мере три стратиграфических уровня полиметаллического оруденения, в той или иной мере связанного с рифовыми образованиями – кембрийский, верхнесилурийский и фаменский.

Наиболее древнее оруденение выявлено в Еравнинском рудном поле Западного Забайкалья (Байкальская складчатая область) и связано с атдабанским ярусом нижнего кембрия. Вещественный состав весьма разнообразен – здесь выявлены колчеданные свинцово-цинковые, цинково-колчеданные, сульфидно-магнетитовые, барит-полиметаллические, сульфидно-гематитовые, колчеданно-сидеритовые, сидеритовые, гематитовые и магнетитовые руды. Колчеданное полиметаллическое оруденение распространено северо-западнее цепи рифовых построек и приурочено к склоновым и предрифовым фациям – предрифовым брекчиям, темным глинисто-карбонатным, туфогенно-осадочным отложениям, обогащенным органическим материалом. Считается, что рудное вещество поступало за счет газо-гидротермальной деятельности и частично метасоматически замещало карбонатные предрифовые отложения, частично осаждалось в западинах и углублениях с восстановительными условиями, т. е. в целом оруденение эксгальционно-осадочное. Юго-восточнее рифовой системы формировались пластовые постройки – биостромы, с которыми связаны сидеритовые руды. На юго-западе Сибирской платформы в междуречье Ангары и Подкаменной Тунгуски в Вельминской впадине в краевых частях средне-верхнекембрийских биостромных массивов выявлены рудопроявления сульфидов меди.

На севере Сетте-Дабанской зоны Верхояно-Колымской складчатой системы барит-полиметаллические руды локализуются в межбиогермных прогибах и краевых участках лудловских биогермных массивов. Близкое по возрасту верхнесилурийско-девонское сурьмяно-ртутное оруденение джаспероидного типа связано с рифами этого возраста Зеравшан-Гиссарского сегмента Южного Тянь-Шаня.

Оруденение следующего уровня – фаменского установлено в Большечекаратауской зоне Срединного Тянь-Шаня и в меньшей степени Ата-суйском районе Центрального Казахстана. Барит-свинцово-цинковая минерализация связана обычно со склоновыми отложениями – брекчиями, тонкослойными и темноцветными детритовыми и микрозернистыми известняками и доломитами.

Месторождения марганца распространены примерно на тех же стратиграфических уровнях, что и полиметаллические колчеданные месторождения.

Наиболее древнее Усинское месторождение (Ивановское им. М.А. Усова) находится в средней части Кузнецкого Алатау Алтае-Саянской складчатой области и приурочено к ленскому ярусу нижнего кембрия. Оруденение связано с отложениями нижней части рифовых

склонов. Первичные руды представлены родохрозитом и манганокальцитом в ассоциации с лептохлоритами и в меньшей степени кварцем, тонкорассеянным графитизированным углеродистым веществом и сульфидами железа. Вторичные окисленные руды развиты локально и представлены псиломеланом, в меньшей степени вернадитом и пиролюзитом.

Второй уровень марганцевого оруденения – лудловско-эйфельский – установлен в Зеравшанском хребте Тянь-Шанской складчатой системы на месторождениях Тахта-Карача, Дауташ, Кзыл-Байрак, Зиаэтдинском и др. Марганцевые руды, как и в предыдущем случае, локализуются в кремнисто-глинисто-карбонатных отложениях предрифтовых и внутририфтовых депрессий, однако состав руд здесь более разнообразен. Среди первичных, наряду с карбонатными родохрозит-манганокальцитовыми, присутствуют окисные браунит-гаусманитовые, а также вторично окисленные пиролюзит-вернадитовые руды.

В месторождениях третьего – фаменского – уровня наряду с марганцевыми имеются и железные руды. Месторождения расположены в Атасуйском районе Центрального Казахстана. Фаменско-турнейские иловые холмы замещаются относительно глубоководными темноцветными и розовато-красными микрозернистыми кремнисто-глинисто-карбонатными отложениями часто флазерной узловой текстуры с прослойками туффитов, туфов и основных эффузивов. Именно в этих пририфтовых фациях присутствуют горизонты железо-марганцевых руд – гематитовых, магнетитовых, сидеритовых, браунитовых, гаусманитовых, манганокальцитовых и псиломелановых.

Непромышленные рудопроявления марганца известны на рифах Юрюзано-Сылвенской депрессии Предуральского краевого прогиба. Прослой родохрозитовых и манганокальцитовых руд локализуются в теле рифов и в их кровле, располагаясь однако ближе к склонам.

Все промышленные марганцевые и железомарганцевые месторождения связаны с толщами, в той или иной степени содержащими вулканогенный материал или замещающимися вулканогенными формациями. Правда, эти эпохи характеризуются общим ослаблением вулканизма, когда относительно усиливается роль подводных газово-жидких эксгаляций. Поэтому считается, что рудное вещество имеет эндогенную природу, а осаждение и накопление выпавших из растворов тонких рудных взвесей происходило в межрифтовых и внутририфтовых депрессиях, которые служили благоприятными ловушками со спокойной гидродинамикой. Характер вулканизма определял состав рудных ассоциаций – в случае кислого магнетизма (усинский тип) формировались чисто марганцевые руды, в случае основного (атасуйский тип) – железомарганцевые. На состав марганцевых руд влияли, видимо, и геохимические обстановки – при сравнительно небольших глубинах и восстановительных обстановках формировались карбонатные руды (Усинское, Тахта-Карача), при больших глубинах и окислительной среде – окисные (Атасуйская группа).

Из неметаллических полезных ископаемых, тем или иным путем

связанных с рифами, важнейшими являются фосфориты, промышленные месторождения которых приурочены к нижнему палеозою. Кембрийские месторождения открыты в Горной Шории Алтае-Саянской складчатой области, хребте Джагды Амуру-Охотской складчатой системы, Киргизском хребте (Северный Тянь-Шань). Во всех случаях фосфориты связаны с кремнисто-карбонатными и вулканогенно-карбонатными формациями, карбонатные члены которых представлены в основном рифами. Пласты и линзы фосфоритов залегают обычно на склонах рифтовых массивов, реже в межрифовых проливах, внутририфовых и зарифовых лагунах и ассоциируются с карбонатными предрифовыми брекчиями или располагаются в зоне перехода рифов в депрессионные относительно глубоководные сланцево-кремнистые и вулканогенно-кремнистые толщи.

В Тастыколь-Коксорской зоне Северного Казахстана фосфоритовосность связана с тастыкольскими слоями карадока. Здесь пласты и линзы фосфоритов залегают согласно с вмещающими породами и, как и в предыдущем случае, располагаются в предрифовом шлейфе и на склоне в пачках переслаивания карбонатных аргиллитов, туфов и туффитов, а также в светлых микрозернистых известняках внутририфовых лагун.

Непромышленные фосфатные залежи обнаружены в ложбинах и впадинах склонов нижнепермских рифов Предуральяского краевого прогиба.

Формирование фосфоритовых руд происходило, видимо, путем хемогенного и биохемогенного (за счет жизнедеятельности водорослей, существенно менявшей рН среды) осаждения. Это не исключает поступления фосфора в бассейны в результате подводного вулканизма и эксгальций.

Важную промышленную ценность представляют карбонатные, в том числе мраморизованные карбонатные породы самих рифов в металлургической, стекольной промышленности, производстве разнообразных строительных материалов, в том числе декоративных и облицовочных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рифовая экосистема в истории Земли оказалась значительно устойчивее любой другой, поскольку единственным необходимым и достаточным условием для ее процветания всегда оставался только сам факт существования тропической зоны, а все остальные экологические требования всегда контролировались самой экосистемой, всем сообществом животных и растений. Если в наши дни рифовая система специализированных биотопов практически аналогична и на атоллах и на барьерных рифах, причем в самых различных районах Земли, то так, вероятнее всего, было всегда, начиная с момента зарождения экосистемы.

Главнейшим фактором, влиявшим на рифообразование, были глобальные тектонические процессы. Соединение материковых литосферных плит сокращало площади шельфов, тем самым уничтожая потенциальные области, благоприятные для формирования рифов. Дробление же материков приводило к увеличению протяженности береговой линии и площади мелководий. Изменение климата и направлений морских течений так же в значительной степени обусловлены тектоническими движениями, как и положение материков в высоких или низких широтах, их относительная высота и т. д. Значение биотических факторов, конечно, тоже весьма существенно, – в разные периоды роль главных каркасостроителей играли разные группы организмов, у которых экологические требования часто бывали различными, а это, несомненно, накладывало отпечаток на процесс рифообразования в целом (рис. 4.1).

В истории Земли периоды широкого распространения биогенных структур, в том числе рифов, чередовались с эпохами, когда такие постройки если и формировались, то значительно реже.

На протяжении палеозоя отчетливо выделяются три этапа развития и распространения органогенных построек – раннепалеозойский (максимум проявления ранний кембрий – начало среднего кембрия); среднепалеозойский (силур – франкий век девона) и позднепалеозойский с максимумом проявления в перми.

Органогенные постройки первого этапа сооружались преимущественно цианобактериями (в начале кембрия также археоциатами), не формировавшими каркасов. Такие структуры в России широко распространены на Сибирской платформе и в пределах ее складчатого обрамления (Алтай, Саяны, Прибайкалье, Забайкалье), в меньшей степени – на Урале. В конце кембрия и в начале ордовика рифообразования не происходило.

Среднепалеозойский этап начался в середине ордовика и продлился

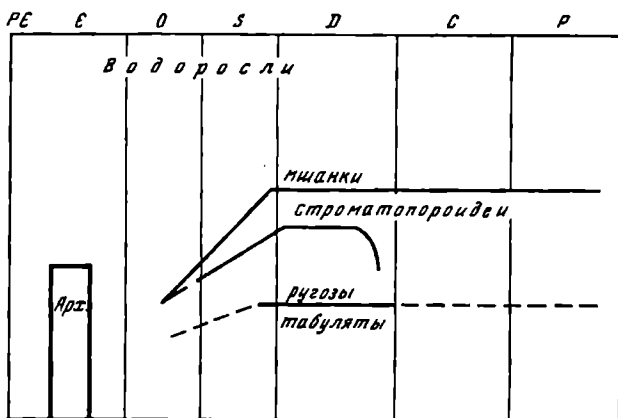


Рис. 4.1. Роль главнейших групп в рифостроении (Большакова, Геккер, Ивановский и др., 1994; Wood, 1995 с дополнениями).

Сплошной линией обозначено распространение рифостроителей, пунктиром – рифоллобов

до фаменского века. В ордовике произошло становление одной из сложнейших экосистем – экосистемы коралловых рифов, основные черты которой прекрасно прослеживаются до наших дней – древнейшие пэтч-риффы, сложенные в значительной степени кораллами, известны с карадок. Этому процессу содействовало значительное увеличение шельфовой зоны и распространение теплых эпиконтинентальных морей: в силуре и девоне раздробленные континентальные плиты оказались в тропическом поясе. Для второго этапа в целом характерно широкое распространение длительно существовавших рифов в геосинклинальных областях Урала, Азиатской части России, Средней Азии.

В конце раннего ордовика появились древнейшие каркасные постройки, характеризовавшиеся сложными экосистемами с высокой продуктивностью накопления карбоната кальция. Именно в раннем ордовике возникли организмы, которые в силуре и девоне стали основными каркасостроителями – строматопороидеи, мшанки, кораллы (водоросли известны с докембрия); подавляющее большинство их строило колонии. По-видимому, колониальность содействовала увеличению скорости скелетообразования. Возможно, на этом же рубеже некоторые представители бентоса приобрели способность вступать в симбиоз с водорослями-зооксантеллами (или же именно тогда и возникли зооксантеллы?), что повлекло за собой резкое повышение продуктивности экосистемы в отношении накопления карбоната кальция. Такое предположение имеет косвенное подтверждение в том, что с началом среднего ордовика совпадает эпоха расцвета синезеленых водорослей и широкое распространение зеленых водорослей. Во второй половине ордовика началось сближение континентов и, как следствие, возникновение (правда, кратковременное) крупных материковых глыб, расположенных в значительной степени в южной приполярной области.

Появление каркасных структур повлекло за собой локальные изменения таких параметров, как распределение света, гидродинамики, геоморфологии дна, распределение субстратов.

Известные из среднедевонских и верхнедевонских (франских) отложений России крупные рифовые постройки составляли часть рифового пояса, протянувшегося через всю Евразию.

Очередное сближение материковых плит произошло в конце позднего девона; резко сократились площади тропического шельфа, изменились направления течений, климата, и, как следствие, резко сократилось рифообразование. Кризис, начавшийся на границе франского и фаменского веков, ознаменовался массовым вымиранием строматопороидей и кораллов. Аналогичное современному каркасное рифообразование сменилось формированием "иловых холмов".

Процесс рифообразования несколько интенсифицировался в визейском веке раннего карбона. Спецификой всего этого этапа была утрата кораллами роли каркасостроителей (хотя сами кораллы и существовали на рифах). Эта роль перешла к водорослям, в меньшей степени – к мшанкам. Сближение материков в конце карбона и в перми привело к появлению субмеридианального суперконтинентального блока, так же как и в позднем ордовике расположенного, большей своей частью в южной приполярной области.

Очередной кризис каркасного рифостроения произошел в конце перми – в это время, как и в фамене – турне, рифообразование продолжалось, преимущественно водорослями, значительно в меньшей степени мшанками.

На фоне крупных этапов намечаются как бы подэтапы, фазы рифообразования, на рубежах которых резких катастрофических явлений не происходило. В этом процессе наблюдаются также определенная диссимметрия и диахронность, что опять же было обусловлено диссимметрией и диахронностью проявления тектонических событий (Ивановский и др., 1994).

Важнейшую роль эпейрогенеза в рифообразовании (изменение уровня моря влечет за собой смену рифостроителей) подчеркивают Ф. Брантон и О. Диксон (Brunton & Dixon, 1994). В мелких подвижных водах строителями рифов служат многоклеточные (строматопороидеи, кораллы, мшанки) и водоросли, тогда как в застойных, ниже базиса действия волн, афотических – сообщество кремневых губок (демоспонгииид и гексактинеллид) и кальцимикробов. Этим и объясняется чередование на протяжении фанерозоя эпох формирования органических построек обоих типов – карбонатных рифов и иловых холмов. Последние процветали в раннем кембрии, раннем-среднем ордовике, в конце силура, в конце девона, в конце раннего карбона, в поздней перми, в конце триаса и юры. Продолжительность таких этапов 5–15 млн лет, а интервалы между ними (эпохи формирования рифов) – 70–100 млн лет.

Г. Вильдер (Wilder, 1994 и др.) считает, что рифообразование в значительной степени зависело (на примере девона Германии) от привноса

питательных веществ с Древнего Красного континента – привнос происходил не одинаково, не постоянно, в циклично, это приводило к соответствующей периодичности цветения фитопланктона, отсюда – к периодичности изменений содержания свободного кислорода в воде, к периодичности изменений ее прозрачности, и в свою очередь, как следствие, – к изменению характера строения ценостеумов строматопороидей, латиламин и т. д. Конечно, все в природе взаимосвязано, но отмеченную Г. Вилдером взаимосвязь нельзя признать постоянной или глобальной закономерностью.

Как и в наши дни, каркасы палеозойских рифов строили прежде всего известковые водоросли. Следующими по значимости были спонгиоморфиды, мшанки и лишь затем – кораллы (табуляты и гелиолитоидеи, в меньшей степени ругозы).

Сейчас зачастую все (или во всяком случае в своем большинстве) каркасные органогенные постройки палеозоя называют "коралловыми рифами", благо остатки кораллов встречаются в них довольно часто. Это делается явно по аналогии с современностью, когда в первую очередь внимание привлекают разнообразнейшие, часто очень красивые кораллы, тогда как невзрачные водоросли, слагающие до 70% и более массы рифового тела, просто не бросаются в глаза. С другой стороны, мы имели возможность убедиться, что роль кораллов как каркасостроителей в палеозое была заведомо второстепенной, а в ордовике, карбоне и перми даже третьестепенной. И лишь в среднем девоне эта роль (прежде всего, роль табулятоморф) стала не просто заметной, но и существенной.

Еще в начале нашего века было высказано предположение (Яковлев, 1911), что в отношении палеозойских органогенных построек термин "коралловый риф" применять надо осторожно, а в общем случае вряд ли целесообразно, именно потому, что значение кораллов в рифостроении в палеозое и сейчас – разные вещи. Это предостережение, к сожалению, было услышано поздно (Соколов, 1955). Проведя даже такой беглый анализ представителей всех важнейших групп палеозойских рифостроителей, мы пришли к выводу о правоте Н.Н. Яковлева в том, что к констатации кораллового (или другого, в зависимости от наиболее важного строителя) рифа нужно относиться с осторожностью; призываем последовать нашему примеру и в общих случаях говорить лишь о **каркасных органогенных постройках, сформированных такими-то строителями.**

Несколько слов о сукцессиях на древних и современных рифах. Прежде всего нужно отметить, что можно различать сукцессии как нескольких порядков (во времени), так и нескольких типов (в пространстве). Среди сукцессий первого порядка выделяются две – сукцессия начального этапа каркасного рифообразования (палеозой), когда главными строителями рифов были водоросли, спонгиоморфиды (археоциаты, строматопороидеи), мшанки, кораллы – и мезозойско-современный, еще не климаксный, на протяжении которого каркасостроителями являются главным образом водоросли (70%) и кораллы (до 30%).

Что же касается сукцессий более низких порядков, характеризующимися таксонами более низкого ранга, то в каждом конкретном случае, определяемым провинциализмом, комплексом всевозможных биотических и абиотических факторов и т. д. могут оказаться свои собственные стадии, которые совершенно не должны совпадать даже в смежных областях рифообразования. Вероятно, правы те исследователи (Р. Скотт, П. Бренкл, П. Коппер и др.: кстати, все они – палеонтологи), которые усматривают в рифовых сукцессиях только две стадии – пионерную и климаксную. Они могут быть признаны универсальными независимо от систематического состава основателей рифа, его строителей, населения, характера и причины прекращения развития (временного или окончательного) экосистемы в данном пункте.

Итак, начав историю еще в докембрии, органогенные постройки на Земле формировались непрерывно вплоть до наших дней, причем до середины ордовика они были в основном бескаркасными, а в ордовике появились и каркасные. Структуры обоих этих типов широко известны и в наше время. В моменты сближения материков уничтожались наиболее благоприятные для рифообразования теплые мелководные шельфы, а в процессе раздвижения континентов возникали обширные мелководья, на которых рифообразование не только возобновлялось, но с течением времени при благоприятном стечении обстоятельств снова расцветало.

ЛИТЕРАТУРА

- Аалоз А., Нестор Х.* Биогермные фации слоев юуру (нижний лландовери) северо-западной Эстонии // Фации и фауны силура Прибалтики. Таллин, 1977. С. 71–88.
- Агафонова Г.В., Михайлова М.В.* Литофациальные особенности нижнепермских нефтегазоносных рифогенных отложений на севере Тимано-Печорской провинции // Рифогенные зоны и их нефтегазоносность. М.: ИГиРГИ, 1991. С. 157–165.
- Антошкина А.И.* Рифы в палеозое Печорского Урала. СПб.: Наука, 1994. 154 с.
- Арендт Ю.А.* Новая своеобразная известковая губка из нижнего карбона Подмосковья // Палеонтол. журн. 1959. № 2. С. 46–52.
- Арендт Ю.А.* Морские лилии гипокрииниды. М.: Наука, 1970. 220 с.
- Асташкин В.А., Варламов А.И., Губкина Н.К.* и др. Геология и перспективы нефтегазоносности рифовых систем кембрия Сибирской платформы. М.: Недра, 1984. 181 с.
- Берченко О.И.* Известковые водоросли турнейских отложений Донбасса. Киев: Наук. думка, 1981. 71 с.
- Берченко О.И.* Известковые водоросли в рифогенных толщах гор Ханбандытау (средний Тянь-Шань) // Актуальные вопросы современной палеоальгологии. Киев: Наук. думка, 1986. 158 с.
- Биогеохимия океана. М.: Наука, 1983. 367 с.
- Богданов Э.А.* К стратиграфии нижнего карбона Подмосковного бассейна // Вестн. Союзгеоразведки. 1932. № 12. С. 6–20.
- Бойко Э.В.* Сфинктозоа из позднепермских органогенных построек Юго-Восточного Памира // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 3–11.
- Бойко Э.В., Беляева Г.В., Журавлева И.Т.* Сфинктозоа фанерозоя территории СССР. М.: Наука, 1991. 224 с.
- Большакова Л.Н.* Строматопороидеи силура и нижнего девона Подолии. (М., 1973. 136 с. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 141).
- Большакова Л.Н., Геккер М.Р., Горюнова Р.В.* и др. Палеозойские коралловые рифы на территории России // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т. 2, № 1. С. 46–55.
- Большакова Л.Н., Геккер М.Р., Ивановский А.Б.* и др. Основные направления эволюции коралловых рифов // Там же. 1993. Т. 1, № 3. С. 3–8.
- Большакова Л.Н., Геккер М.Р., Ивановский А.Б.* и др. Эволюция рифовых экосистем в палеозое // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. С. 31–35.
- Большакова Л.Н., Улитина Л.М.* Строматопораты и биостратиграфия нижнего палеозоя Монголии // Тр. ССМПЭ. 1985. Вып. 27. С. 1–96.
- Бородаевская Э.В., Журавлева И.Т.* Влияние средненеолитского седиментационного барьера на структуру Атдабанского рифоида // Кембрий Сибири и Средней Азии. М.: Наука, 1988. С. 32–54.
- Булгакова М.Д.* Литология ордовикских отложений северо-востока СССР. М.: Наука, 1986. 175 с.
- Варламов А.И., Сундуков В.М.* Отложения зарифовой отмели кембрийских рифовых систем Западной Якутии // Геология рифовых систем кембрия Западной Якутии. Новосибирск: СНИИГТИМС, 1979. С. 31–49.
- Васильюк Н.П.* Кораллы и строматопороидеи // Фауна низов турне (зоны С1 та) Донецкого бассейна. Киев: Наук. думка, 1966. С. 43–56.
- Васильюк Н.П., Полякова В.Е.* Эпифиты позднепермских коралловых построек

Донецкого бассейна // Современные и древние рифовые системы. (Актуалистические реконструкции: методология и методы): Тез. докл. VI симпозиум по ископаемым рифам и рифам. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 23–24.

Воронова Л.Г. Кембрийско-ордовикские водорослевые постройки Малого Каратау и их сравнение с кембрийскими органогенными постройками Алтае-Саянской складчатой области // Кембрий Алтае-Саянской складчатой области. М.: Наука, 1980. С. 172–174.

Геккер М.Р. Влияние абиотических факторов на состав сообществ и изменчивость раннекаменноугольных ругоз бассейна Московской синеклизы // Тез. докл. XXIX сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1983. С. 13–14.

Геккер М.Р. О развитии колоний некоторых каменноугольных ругоз // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 12–20.

Геккер Р.Ф. Рифы пермского моря в районе г. Кунгура по р. Сылве // Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук АН СССР за 1940 г. М.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 273.

Геккер Р.Ф. Ископаемая фация гладкого каменного морского дна: (К вопросу о типах каменного морского дна) // Тр. Ин-та геологии АН ЭССР. 1960. Т. 5. С. 199–227.

Геккер Р.Ф. Биогермы пермского возраста на р. Сылве // Охрана природы на Урале. Свердловск, 1961. Вып. 2. С. 145–154.

Геккер Р.Ф. III Палеозолого-литологическая сессия // Палеонтол. журн. 1966. № 4. С. 117–120.

Геккер Р.Ф. Рифовые образования и вопросы палеоэкологии // Ископаемые рифы и мейодика их изучения. Свердловск, 1968. С. 18–27.

Геология и нефтегазоносность Карачаганакского месторождения. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1988. 171 с.

Геология и перспективы нефтегазоносности рифовых систем кембрия Сибирской платформы. М.: Недра, 1984. 156 с.

Геология рифовых систем кембрия Западной Якутии. Новосибирск, 1979. 153 с. (Тр. Сиб. НИИ геологии, геофизики и минерал. сырья (СНИИГГиМС): Вып. 270).

Геолого-геофизические модели и нефтегазоносность палеозойских рифов Прикаспийской впадины. М.: Недра, 1986. 149 с.

Гниловская М.Б. Известковые водоросли среднего и позднего ордовика Восточного Казахстана. Л.: Наука, 1972. 172 с.

Граница докембрия и кембрия в геосинклиальных областях. М.: Наука, 1982. 149 с.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.

Добролюбова Т.А. Изменчивость кораллов филогенетического ряда *Dibunophyllum bipartitum* (McCoy) – *Caninia okensis* Stuck. // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1948. № 2. С. 149–168.

Добролюбова Т.А. *Caninia inostranzewi* Stuck. из стешевского горизонта нижнего карбона Подмосковского бассейна // Тр. ПИН АН СССР. 1952. Т. 40. С. 71–84.

Дронов А.В., Иванцов А.Ю. Органогенные постройки в нижнеордовикских карбонатных отложениях окрестностей Санкт-Петербурга // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. 1994. № 1. С. 23–30.

Дронов А.В., Федоров П.В. Новые данные о распространении геккеревых горбов в нижнеордовикских отложениях окрестностей Санкт-Петербурга // Там же. 1994. № 2. С. 89–93.

Дронов В.И., Мельникова Г.К. Триасовые рифы Юго-Восточного Памира // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 156–161.

Ефимова Н.А. Верхнетриасовые рифогенные отложения Северного Кавказа и их микрофации // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 166–171.

Жарков М.А. Условия формирования соленосных отложений Сибири // Состояние и задачи советской литологии. М.: Наука, 1970. С. 40–48.

Журавлев А.Ю. Эволюция археоциат и палеобиогеография раннего кембрия // XXVI Междунар. геол. конгр. Докл. сов. геологов: Палеонтология. Стратиграфия. М.: Наука, 1984. С. 335.

Журавлева И.Т. Археоциаты Сибирской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 344 с.

Журавлева И.Т. Раннекембрийские органогенные постройки на территории Сибирской платформы // Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966. С. 61–84.

Журавлева И.Т. Раннекембрийские фациальные комплексы археоциат (р. Лена, среднее течение) // Проблемы биостратиграфии и палеонтологии нижнего кембрия Сибири. М.: Наука, 1972. С. 31–109.

Журавлева И.Т. Сахайская органиогенная полоса // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Вопросы экостратиграфии. Новосибирск: Наука, 1979. С. 128–154.

Журавлева И.Т., Зеленов К.К. Биогермы пестроцветной свиты реки Лены // Материалы по фауне и флоре палеозоя Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 57–78.

Журавлева И.Т., Лучинина В.А. Водоросли и органогенные постройки // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Фацин и организмы. Новосибирск: Наука, 1977. С. 103–113.

Журавлева И.Т., Лучинина В.А., Мешкова Н.П. и др. Экология иаселения раннекембрийского бассейна Сибирской платформы (на примере Атабанского рифонда) // Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. М.: Наука, 1983. С. 33–43.

Журавлева И.Т., Мешкова Н.П., Лучинина В.А., Кашина Л.Н. Биофации Анабарского моря в позднем докембрии и раннем кембрии // Организм и среда в геологическом прошлом: Палеоландшафты, биофации. Новосибирск: Наука, 1982. С. 74–102.

Журавлева И.Т., Мягкова Е.И. Особенности биотопов в некоторых органогенных постройках (археоциаты, соаниты, афросальпингиды и сфинктозоа // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Палеоэкологические проблемы. Новосибирск: Наука, 1974. С. 117–122.

Журавлева И.Т., Мягкова Е.И. О классификации современных и ископаемых органогенных построек // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Вопросы экостратиграфии. Новосибирск: Наука, 1979. С. 117–128.

Задорожная Н.М., Осадчая Д.В., Журавлева И.Т., Лучинина В.А. Раннекембрийские органогенные постройки на территории Тувы (Саяно-Алтайская складчатая область) // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Поздний докембрий и палеозой Сибири. Новосибирск: Наука, 1973. С. 53–64.

Задорожная Н.М., Осадчая Д.В., Новоселова Л.П. и др. Геологическая съемка в районах развития отложений с органогенными постройками. Л.: Недра, 1982. 328 с.

Иванов А.П. Нижнекембрийноогульские отложения Московской губернии // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1928. Т. 12, вып. 1. С. 5–36.

Ивановский А.Б., Космынин В.Н., Кузнецов В.Г. и др. Этапность рифообразования в палеозое // Стратиграфия: Геологическая корреляция. 1994. Т. 2, № 3. С. 18–23.

Ивановский А.Б., Кульков Н.П. Ругозы, брахиоподы и стратиграфия силура Алтае-Саянской горной области. М.: Наука, 1974. 122 с.

Ископаемые органогенные постройки, рифы, методы их изучения и нефтегазоносность. М.: Наука, 1975. 235 с.

Ископаемые рифы и методика их изучения. Свердловск, 1968. 252 с.

Ищенко А.А. Силурийские водоросли. Киев: Наук. думка, 1985. 115 с.

Кальо Д., Клааманн Р. Сообщества и биозоны в силуре Прибалтики. Таллин: Валгус, 1982. 139 с.

Киркинская В.Н., Василевский А.Ф., Даценко В.А. и др. Палеогеография Сибирской платформы в раннем кембрии – амгииском веке среднего кембрия // Палеогеография позднепротерозойских и раннепалеозойских бассейнов Сибирской платформы. Л.: Недра, 1975. С. 61–85.

Клааманн Э. Сообщества и биоэональность табулятоморфных кораллов силура Прибалтики // Кальо Д.Л., Клааманн Э. Теория и опыт экостратиграфии. Таллин: Валгус, 1986. С. 80–89.

Колтун В.М. Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Губки и кишечнополостные: Современное состояние и перспективы исследований. Л.: ЗИН АН СССР, 1988. С. 24–34.

Королюк И.К. Методы и результаты изучения пермского рифогенного массива Шахтау. М.: Наука, 1985. 110 с.

Королюк И.К., Михайлова М.В. Этапность процесса рифообразования и ритмичность осадконакопления рифовых фаций // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 134–142.

Королюк И.К., Михайлова М.В., Равикович А.И. и др. Ископаемые органиогенные постройки, рифы, методы их изучения и нефтегазоносность. М.: Наука, 1975. 236 с.

Котляр Г.В., Вукс Г.П., Кропачева Г.С., Кушнар Л.В. Находкинский риф и место людянинского горизонта Южного Приморья в ярусной шкале пермских отложений Тетической области // Проблемы биостратиграфии перми и триаса Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 54–63.

Кофман В.С., Горянский В.Ю. Каменноугольная система // Геология СССР. Л., 1971. Т. 1: Ленинградская, Псковская и Новгородская области: Геологическое описание. С. 245–295.

Краснов В.И., Степанов С.А., Ратанов Л.С. Рифовые системы среднего палеозоя Сибири // Теория и опыт экостратиграфии. Таллин: Валгус, 1986. С. 237–244.

Краснопеева Л.С. Археоциаты // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. М.: Госгеолтехиздат., 1955. Т. 1. С. 74–102.

Крылов И.Н., Орлеанский В.К. Лабораторная модель образования карбонатных корок в водорослево-бактериальных пленках. Новосибирск: Наука, 1988. С. 4–12.

Кузнецов В.Г. Турнейские рифы Оренбургской области // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1969. Т. 44, вып. 1. С. 78–87.

Кузнецов В.Г. Геология рифов и их нефтегазоносность. М.: Недра, 1978. 304 с.

Кузнецов В.Г. Некоторые черты эволюции рифообразования в истории Земли // Эволюция осадочного процесса в океанах и на континентах. М.: Наука, 1983. С. 162–173.

Кузнецов В.Г. Карбонатонакопление на рифах и его эволюция в истории Земли // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 110–123.

Кузнецов В.Г. Природные резервуары нефти и газа карбонатных отложений. М.: Недра, 1992. 241.

Кузнецов В.Г., Дон О.В. Органогенные постройки кембрия Непско-Ботубунской антеклизы (Сибирская платформа) // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1981. Т. 59, вып. 5. С. 63–71.

Кузнецов В.Г., Дон О.В., Баташева И.В. Специфика строения природного резервуара иижнекембрийских органогенных построек // Геология нефти и газа. 1984. № 11. С. 14–49.

Кузнецов В.Г., Курце М., Смилгис И.И. и др. Рифы нижнего кембрия Восточной Европы // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1984. № 1. С. 51–65.

Кулик Е.Л., Королюк И.К., Раузер-Черноусова Д.М. К вопросу стратиграфического и фашиального значения асельских и сакмарских известковых водорослей (по материалам из биогермного массива Шахтау, Башкирия) // Вопр. микропалеонтологии. 1978. Вып. 21. С. 216–232.

Куликов М.В. О природе сылвенских рифов // Докл. АН СССР. 1943. Т. 40. № 9. С. 427–429.

Литология и палеогеография биогермных массивов. М.: Наука, 1976. 199 с.

Лучинина В.А. Палеоальгологическая характеристика раннего кембрия Сибирской платформы. Новосибирск. Наука, 1975. 97 с.

Лучинина В.А. О находке первых известковых водорослей на Анабарском массиве // Стратиграфия позднего докембрия и раннего палеозоя Средней Сибири. Новосибирск: ИГ иГ СО АН ССР, 1983. С. 110–115.

Лучинина В.А. Водорослевые постройки раннего палеозоя // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Палеобассейны и их обитатели. Новосибирск: Наука, 1985. С. 45–50.

Лучинина В.А. Известковые водоросли в органогенных структурах силура Сибирской платформы // Фауна и флора силура Заполярья Сибирской платформы. Новосибирск, 1986. С. 160–164.

Лучинина В.А. Известковые водоросли // Микрофоссилии докембрия СССР. Л.: Наука, 1989. С. 30–32.

Лучинина В.А., Степанова М.В. Водоросли пограничных отложений иижнего и среднего кембрия Сибири // Биостратиграфия и фауна пограничных отложений иижнего и среднего кембрия Сибирн. Новосибирск: Наука, 1983. С. 118–120.

Махлина М.Х., Вдовенко М.В. и др. Нижний карбон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы. М.: Наука, 1993. 221 с.

Махнач А.С., Москвич В.А., Кручек С.А., Урьев И.И. Органогенные постройки девона Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1984. 236 с.

Методы понсков и разведки пограничных рифов. М.: Наука, 1983. 184 с.

Мирецкая Н.М. Известковые водоросли в палеобиоценозах мамонтовского времени среднего девона Салаира // Известковые водоросли и строматолиты. Новосибирск: Наука, 1988. С. 93–97.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с.

Мягкова Е.И. К экологии раннеордовикских соанитов // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Поздний докембрий и палеозой Сибири. Новосибирск: Наука, 1973. С. 65–71.

Нестор Х., Мягкова Е.И. Раннепалеозойские строматопороидеи бассейна р. Мойеро (север Сибирской платформы). Таллин: Валгус, 1976. 96 с.

Нестор Х., Нестор В. Количественное исследование двух раннелландоверийских биогермов на о-ве Кьюмаа (ЭССР). Таллин, 1977. С. 122–128.

Нестор Х., Эйнасто Р. Фациально-седиментологическая модель силурийского Палеобалтийского периконтинентального бассейна // Фации и фауна силура Прибалтики. Таллин: Валгус, 1977. С. 89–121.

Нижний кембрий юго-востока Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1986. 228 с.

Никитин И.Ф., Гниловская М.Б., Журавлева И.Т. и др. Андеркейская биогермная гряда и история ее образования // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Палеоэкологические проблемы. Новосибирск: Наука, 1974. С. 122–158.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1986. 740 с.

Опорный разрез реки Мойеро силура Сибирской платформы. Новосибирск. Наука, 1985. 175 с.

Органогенные постройки девона Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1984. 236 с.

Осадчая Д.В., Краснов Е.В. Эволюция рифообразующих организмов // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Фации и организмы. Новосибирск: Наука, 1977. С. 113–124.

Осипова А.И., Бельская Т.Н. О вендском горизонте южного крыла Подмосковского бассейна // Изв. вузов. Геология и разведка. 1965 б. № 11. С. 33–44.

Осипова А.И., Бельская Т.Н. О фациях и палеогеографин серпуховского времени в Подмосковном бассейне // Литология и полезн. ископаемые. 1965. б. № 5. С. 3–17.

Осипова А.И., Бельская Т.Н. Палеоэкологические критерии для выявления эпигенетических изменений карбонатных пород на примере нижнекаменноугольных отложений Русской платформы // Там же. 1970. № 2. С. 107–129.

Осипова А.И., Бельская Т.Н., Геккер Р.Ф. Изучение экологии и развития осевных групп бентоса в каменноугольных морях Русской платформы // Тр. ПИН АН СССР. 1983. Т. 194. С. 98–119.

Осипова А.И., Геккер Р.Ф., Бельская Т.Н. Закономерности распространения и смены фауны в поздневизейском и раиненамюрском эпиконтинентальных морях Русской платформы // Там же. 1974. Т. 130. С. 279–293.

Осипова А.И., Геккер Р.Ф., Бельская Т.Н., Кабакович Н.В. Типы местообитания и донные сообщества в визейских морях Русской платформы // Литология и тектоника каменноугольных отложений. М.: Наука, 1980. С. 128–134.

Писарчик Я.К., Минаева М.Н., Русецкая Г.А. Условия седиментации в кембрийском периоде на Сибирской платформе // Состояние и задачи советской литологии. М.: Наука, 1970. С. 175–181.

Предтеченский Н.Н. Литологические аспекты экостратиграфии силура областей СССР // XXVII Междунар. геол. конгр.: Докл. сов. геологов: Стратиграфия. Палеонтология. М.: Наука, 1984. С. 160–161.

Преображенский Б.В. Современные рифы. М.: Наука, 1986. 243 с.

Пунина Т.А. О кораллах и рифовых постройках триаса Приморья // Проблемы биостратиграфии перми и триаса востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 74–76.

Равикович А.И. Рифы и роль тектонических движений в их образовании // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1960. Т. 35, вып. 1. С. 47–68.

Радионова Е.Р., Эйнасто Р.Е. Водорослевые сообщества венлока и лудлова Эстонии и их связь с фациями // Кальо Д.Л., Клаамани Э.Р. Теория и опыт экостратиграфии. Таллин: Валгус, 1986. С. 163–185.

- Раузовский С.М.* Закономерности динамики биосферозов. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Раузер-Черноусова Д.М.* Стратиграфия визейского яруса южного крыла Подмосковского бассейна по фауне фораминифер // Труды Ин-та геол. наук АН СССР. Геол. сер. 1948. Вып. 62, № 19. С. 3–40.
- Решения четвертой палеоэколого-литологической сессии, проходившей в Крыму и Молдавии в сентябре 1966 г. / ПИН АН СССР. М., 1968. 18 с.
- Рифогенные зоны и их нефтегазоносность // Ин-т геологин и разработки горючих ископаемых. М., 1991. 176 с.
- Рифогенные и сульфатоносные формации фанерозоя СССР. М.: Недра, 1990. 291 с.
- Рифы и рифообразующие кораллы. М.: Наука, 1987. 295 с.
- Рифы Урало-Поволжья, их роль в размещении залежей нефти и газа и методика поисков. М.: Недра, 1974. 192 с.
- Рожнов С.В.* Новый отряд эокриноидей из нижнего ордовика // Палеонтол. журн. 1991. № 2. С. 33–44.
- Рожнов С.В.* Освоение иглокожими придонного слоя воды в раннем палеозое // Там же. 1993. № 3. С. № 125–127.
- Рожнов С.В.* Изменение сообществ твердого морского дна на рубеже кембрия и ордовика // Там же. 1994. № 3.
- Рыбусов А.* Стратиграфия вирусской и харьковской серий (ордовик) Северной Эстонии. Таллин: Валгус, 1970. 346 с.
- Савицкий В.Е., Асташкин В.А.* Роль и масштабы рифообразования в кембрийской истории Сибирской платформы // Геология рифовых систем кембрия Западной Якутии. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1979. С. 5–18.
- Седлецкий В.И., Бойко Н.И.* Мезозойские рифогенные образования Северного Кавказа и перспективы их нефтегазоносности // Геология рифов и их нефтегазоносность: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Карши: Узбекнефтегазгеология, 1985. С. 146–147.
- Смирнова Л.В.* Распространение строматопороидей в элетгерхынской свите // XIV Тихоокеан. науч. конгр.: Путеводитель научной экскурсии по туру IX. Магадан, 1979. С. 238–242.
- Современные и ископаемые рифы: Термины и определения: Справочник. М.: Недра, 1990. 184 с.
- Соколов Б.С.* Коралловая фауна северной части Московского бассейна: (Условия существования и стратиграфическое значение) // Тезисы докладов научной сессии Института земной коры, посвященной 120-летию со дня рождения Ф. Энгельса с 10 по 22 марта 1941 г. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. С. 7–9.
- Соколов Б.С.* Нижний карбон Вытегорского района: Основные черты стратиграфии и палеогеографии северного крыла Подмосковского бассейна // Вести. ЛГУ. Сер. геол. почв. наук. 1946. № 93, вып. 14. С. 223–258.
- Соколов Б.С.* Табуляты палеозоя европейской части ССР. Ч. 1. Ордовик Западного Урала и Прибалтики. Л.; М.: Гостоптехиздат, 1951. 171 с.
- Соколов Б.С.* Табуляты палеозоя европейской части СССР: Введение. М.; Л.: Гостоптехиздат, 1955. 527.
- Соколов Б.С., Тесаков Ю.И.* Популяционный, биоцитоический и биостратиграфический анализ табулят: Подольская модель. Новосибирск: Наука, 1984. 198 с.
- Соколов Б.С., Тесаков Ю.И.* Сообщества табулят Подолии. Новосибирск: Наука, 1986. 62 с.
- Сорокин Ю.И.* Экосистемы коралловых рифов. М.: Наука, 1990. 503 с.
- Степанова М.В.* Среднекембрийские водоросли в органических постройках Синско-Ботомской фациальной области Сибирской платформы // Геология рифовых систем кембрия Западной Якутии. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1979. С. 105–109.
- Стратиграфия и архециаты нижнего кембрия Алтае-Саянской складчатой области. М.: Наука, 1979. 212 с.
- Уилсон Дж.Л.* Карбонатные фации в геологической истории. М.: Недра, 1980. 463 с.
- Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. 232 с.
- Фомин Ю.М.* О находке архециатоподобных организмов в среднедевонских отложениях восточного склона Южного Урала // Палеонтол. журн. 1963. № 2. С. 17–19.
- Холодов В.А.* О металлогении веида и кембрия Евразии: Довендские поднятия как источник рудных компонентов // Литология и полез. ископаемые. 1970. № 2. С. 130–137.

Хромых В.Г. Стратиграфия девонских отложений и строматопоронид хребта Улахан-Сис (Северо-Восток СССР). М.: Наука, 1976. 104 с.

Хромых В.Г. Эволюция строматопоронид в органогенных постройках палеозоя // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Аспекты эволюции организмов и среды. Новосибирск: Наука, 1979. С. 53–59.

Чувашов Б.И. Пермские известковые водоросли Урала // Водоросли, брахиоподы и миоспоры из пермских отложений Западного Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974. С. 3–76.

Чувашов Б.И. Значение водорослей в формировании прибрежных биогермов палеозоя Урала // Литология и условия образования палеозойских осадочных толщ Урала. Свердловск: ИГиГУО АН СССР, 1980. С. 87–107.

Чувашов Б.И., Лучинина В.А., Шуйский В.П. и др. Ископаемые известковые водоросли: Морфология, систематика, методы изучения. Новосибирск: Наука, 1987. 224 с.

Чувашов Б.И., Шуйский В.П. Стратиграфические и фациальные комплексы известковых водорослей палеозоя Урала // Известковые водоросли и строматолиты. Новосибирск: Наука, 1988. С. 98–125.

Чувашов Б.И., Юферев О.В., Лучинина В.А. Водоросли среднего и верхнего девона Западной Сибири и Урала // Биостратиграфия палеозоя Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. С. 72–99.

Швецов М.С. Общая геологическая карта европейской части СССР. Лист 58. Северо-западная часть листа. М.; Л.: Госнаучтехиздат, 1932. 184 с.

Швецов М.С. Каменноугольная система: нижний карбон // Геология СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1948. Т. 4, ч. 1. С. 84–150.

Швецов М.С., Бирин Л.М. К вопросу о петрографии и происхождении оксидных известняков района Михайлов-Алексин. М.; Л.: ОНТИ, 1935. 86 с. (Тр. Моск. геол. треста; Вып. 10).

Шепард Ч. Жизнь кораллового рифа. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 184 с.

Шопф Т. Палеоэкология. М.: Мир, 1982. 311 с.

Шуйский В.П. Известковые рифообразующие водоросли нижнего девона Урала. М.: Наука, 1973. 155 с.

Шуйский В.П. Фациальная природа фамен-турнейских отложений Киенгопского вала // Литология и условия образования докембрийских и палеозойских отложений Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. С. 54–70.

Шуйский В.П. Некоторые результаты изучения верхнесилурийских и нижнедевонских рифов Урала // Теория и опыт экостратиграфии. Таллин: Валгус, 1986. С. 193–200.

Шульга-Нестеренко М.И. Нижнепермские мшанки Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1941. 276 с.

Щербаков О.А., Щербакова М.В. Поздиекаменноугольные рифы западного склона Среднего Урала // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 171–174.

Эйнасто Р. Основные стадии развития и фациальные модели силурийского краевого бассейна Балтии // Кальо Д.Л., Клааманн Э.Р. Теория и опыт экостратиграфии. Таллин: Валгус, 1986. С. 37–84.

Эйнасто Р., Радионова Э.П. Строматолиты и онколиты в карбонатных фациях ордовика и силура Прибалтики // Известковые водоросли и строматолиты. Новосибирск: Наука, 1988. С. 145–158.

Языр М.М. О природе нижнекембрийских биогермов побережья среднего течения р. Алдана // Учен. зап. Саратов. ун-та. Сер. геол. 1960. Т. 74. С. 157–165.

Яковлев Н.Н. Существуют ли коралловые рифы в палеозое? // Изв. Геол. ком. 1911. Т. 30, № 10. С. 847–857.

Яковлев Н.Н. О мшанковых и криноидных рифах пермского периода на Урале // Докл. АН СССР. 1945. Т. 48, № 5. С. 374–376.

Янишевский М.Э. К вопросу о стратиграфии нижнего карбона Ленинградской области // Изв. Ленингр. геол.-гидрогеод. треста. 1935. № 2/3. (7/8). С. 5–18.

Янишевский М.Э. Каменноугольные отложения // Геологическая карта южной части Ленинградской области. Масштаб 1 : 1000 000. Л., 1937. Вып. 15. С. 64–83.

Abbott B.M. Implications for the fossil record of modern carbonate bank corals // Bull. Geol. Soc. Amer. 1975. Vol. 86. P. 203-204.

Alberstadt L.P., Walker K.R., Zurawski R.P. Patch reefs in the Carter Limestone (Middle Ordovician) in Tennessee, and vertical zonation in Ordovician reefs // Ibid. 1974. Vol. 85. P. 1171-1182.

Bassler R.S. The Early Paleozoic Bryozoa of Baltic provinces // Bull. Smithsonian US Nat. Mus. 1911. N 77. P. 25-73.

Belyaeva G.V., Punina T.A. Late Triassic corals and sphinctozoa of the northeastern Caucasus // Albertiana. 1994. Vol. 14. P. 73-78.

Benayahu J., Loya F. Space partitioning by soft stony corals and benthic algae on the coral reefs of the northern Gulf of Eilat (Red Sea) // Helgoländ. wiss. Meeresuntersuch. 1977. Bd. 30. S. 362-382.

Brienheide R. Siedlungs- und Wuchsformen mitteldevonischer Korallen aus der Eifel // Natur und Museum. 1962. Bd. 52, N 1. S. 21-28.

Brikeland C. Nutrient availability as a major determinant regions of the tropics // UNESCO Rep. Mar. Sci. 1987. Vol. 46. P. 45-97.

Bitter P.H. von, Scott S.D., Schenk P.E. Chemosynthesis: An alternate hypothesis for Carboniferous biotas in bryozoan/microbial mounds, Newfoundland, Canada // Palaios. 1992. Vol. 7, N 4. P. 466-484.

Bottier D.J., Ausich W.T. Phanerozoic development of tiering in soft substrate suspension-feeding communities // Paleobiology. 1986. N 12. P. 400-420.

Brasier M.D. Early Cambrian integrowths of Archaeocyathids, Renalcis, and pseudostromatolites from South Australia // Palaeontology. 1976. Vol. 19, N 2. P. 223-245.

Brasier M., Green O., Shields G. Ediacarian sponges spiculate clusters from southwestern Mongolia and the origins of the Cambrian fauna // Geology. 1997. Vol. 25, N 4. P. 303-306.

Brett C.E., Liddel W.D., Derstler K.L. Late Cambrian hard substrate communities from Montana // Wyoming: The oldest known hardground encrusters // Lethaia. 1983. Vol. 16. P. 281-289.

Brood K. Bryozoan palaeology in the late Silurian of Gotland // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1976. Vol. 20. P. 187-208.

Brooke C., Riding R. A new look at Solenoporaceae // IV Internat. symp. fossil. algae: Abstracts. Cardiff, 1987. P. 7.

Brunton F.R., Dixon O.A. Siliceous sponge-microbe biotic associations and their recurrence through the Phanerozoic as reef mound constructors // Palaios. 1994. Vol. 9, N 4. P. 370-387.

Burchette T.P. European Devonian reefs: A review of current concepts and models // Spec. Publ. Soc. Econ. Paleontol. Miner. 1981. Vol. 30. P. 85-142.

Chave K.E., Smith S.V., Roy K.J. Carbonate production by coral reefs // Mar. Geol. 1972. N 12. P. 123-140.

Clements F.E. Plant succession: An analysis of the development of vegetation // Publ. Carnegie Inst. 1916. N 242. P. 542.

Clouth J.G., Blodgett R.B. Comparative study of the sedimentology and paleoecology of middle Paleozoic algal and coral-stromatoporoid reefs in Alaska // Proc. V Intern. coral reef symp. (Tahiti), 1985. P. 593-598.

Connell J.H. Diversity in tropical rain forest and coral reefs // Science. 1978. Vol. 199. P. 1302-1310.

Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. 1977. Vol. 111. P. 1119-1144.

Copper P. Structure and development of early Paleozoic reefs // Proc. II Intern. coral reef symp. Brisbane. 1974. Vol. 1. P. 365-384.

Copper P. Frasnian-Famenian mass extinction and cold water oceans // Geology. 1976. Vol. 14. P. 835-839.

Copper P. Ecological succession in Phanerozoic reef ecosystems: is it real? // Palaios. 1988. Vol. 3. P. 136-152.

Copper P. Enigmas in Phanerozoic reef developmet // Mem. Asspc. Australas. Palaeontol. 1989. Vol. 8. P. 371-385.

Copper P. Organisms and carbonate substrates in marine environments // Geosci. Canada. 1994. Vol. 3. P. 97-112.

- Copper P.* Reefs under stress: the fossil record // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*. 1994. Bd. 172. S. 87–94.
- Copper P., Fay I.* Early Llandoveryan (Silurian) bioherms of Ontario, Canada // *Palaeontogr. amer.* 1984. Vol. 54. P. 413.
- Coral reefs in the past, present and future: Proc. II Europ. region meeting of the Intern. Soc. Reef Studies. Luxemburg, 1995. (Publ. Serv. Geol. Vol. 29). 272 p.
- Cuffey R.J.* Delineation of bryozoan constructional roles in reefs from comparison of fossil bioherms and living reefs // Proc. II Intern. coral reef symp. Brisbane, 1974. Vol. 1. P. 357–364.
- Cuffey R.J.* Bryozoan contributions to reefs and bioherms through geological time // *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Stud.* 1977. N 4. P. 181–194.
- Cuffey R.J.* Expanded reef-rock textural classification and the geologic history of bryozoan reefs // *Geology*. 1985. Vol. 13. P. 307–310.
- Cumings E.R.* Reef or bioherms? // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1932. Vol. 43, N 1. P. 331–352.
- Debrenne F.* Archaeocyatha des lentilles calcaires de Tasemmourt (Anti-Atlas) // *Notes et mem. Serv. geol. Maroc*. 1959. Vol. 18, N 147. P. 7–26.
- Debrenne F.* Archaeocyatha: Contribution a l'étude des faunes cambriennes du Maroc, de Sardaigne et de France // *Ibid.* 1964. N 179. P. 1–265.
- Debrenne F., Zhuravlev A.Yu.* Irregular Archaeocyaths: Morphology, systematics, biostratigraphy, palaeoecology. P.: CNRS, 1992. 173 p. 38 pls.
- Debrenne F., Zhuravlev A.Yu.* Archaeocyathan affinities: How deep can we go into the systematic affiliation of an extinct group? // *Sponges in time and space: Biology, chemistry, paleontology*. Rotterdam: Balkema, 1994. P. 3–12.
- Debrenne F., Zhuravlev A.Yu.* Archaeocyatha, palaeoecology: A Cambrian sessile fauna // *Bol. Soc. paleontol. ital.* 1996. Spec. Vol. 3. P. 333–340.
- Dronov V.I., Melnikova G.K.* Facies zonation of the Triassic Basin in the SE Pamir // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*. 1994. Bd. 172. S. 275–282.
- Droste J.B., Shaver R.H.* Synchronization of deposition: Silurian reefbearing rocks on Wabash platform with cyclic evaporites of Michigan basin // *Amer. Petrol. Geol. Stud. Geol.* 1977. N 5. P. 93–109.
- Drury W.H., Nisbet I.C.* Succession // *J. Arnold Arbor etum* 1973. Vol. 54. P. 331–368.
- Fagerstrom J.A.* The evolution of reef communities. N.Y.: Willey, 1987. 600 p.
- Fernandez-Martinez E., Soto F., Méndez-Bedia I.* An example of reef development in the Middle Devonian (Canadá Fm., Givetian) in the Cantabrian Mountains (NW Spain) // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*. 1994. Bd. 1172. S. 103–110.
- Flügel E., Flügel-Kahler E.* Phanerozoic reef evolution: Basic question and dater base // *Facies*, Erlangen. 1992. Vol. 26. P. 167–278.
- Geldsetzer H.H.J., Lames N.P., Tebbutt G.E.* (eds.) Reefs, Canada and adjacent areas. Ottawa, 1989. 775 p. (Mem. Canad. Soc. Petrol. Geol.).
- Glynn P.W., De Weerd W.H.* Elimination of two reef-building hydrocorals following the 1982–83 El Nino warming // *Science*. 1991. Vol. 253, N 5015. P. 69–71.
- Gray J.S.* The ecology of marine sediments. Cambridge, 1985. 185 p.
- Hallock P., Schlager W.* Nutrient excess and the demise of coral reefs and carbonate platforms // *Palaios*. 1986. N 1. P. 389–398.
- Hamdi B., Rozanov A.Yu., Zhuravlev A.Yu.* Latest Middle Cambrian metazoan reef from northern Iran // *Geol. Mag.* 1995. Vol. 132, N 4. P. 367–373.
- Heckel P.H.* Carbonate buildups in the geologic record: A review // *Spec. Publ. Soc. Econ. Paleontol. Miner.* 1974. N 18. P. 90–154.
- Heckel Ph., Jablonski D.* Reefs and other carbonate buildups // *The encyclopedia of palaeontology*. Stroudsburg: Dowden, 1979. P. 690–705. (Encyclopedia of Earth sciences. Vol. 7).
- Hill D.* Archaeocyatha from loose material at Rhunkett Point at the head of Beardmore Glacier // *Univ. Queensland. Repr. Dep. Geology. N.S.* 1964. P. 609–622.
- Hill D.* The bearing of some Upper Palaeozoic reefs and coral faunas on the hypothesis of continental drift // *J. Proc. Roy. Soc. NSW*. 1971. Vol. 103. P. 93–102.
- Horn H.S.* In: Gody M.N., Diamond J.M. Markovian properties of forest succession // 1975. P. 196–211.

- Horne G.S., Johnson J.H.* Ordovician algae from boulders in silurian deposits of New World Island, Newfoundland // *J. Paleontol.* 1970. Vol. 44, N 6. P. 1055–1059.
- James N.P.* Reefs // *Geosci. Canada.* 1979. Vol. 5, N 1. P. 16–26.
- James N.P.* Reef environments // *Carbonate depositional environments.* Wash. (D.C.) 1983. P. 346–440.
- James N., Debrenne F.* Lower Cambrian bioherms: Pioneer reefs of the Paleozoic // *Acta paleontol. pol.* 1980. Vol. 25. P. 655–668.
- James N.P., Geldsetzer H.H.J.* Reefs – Canada and adjacent areas // *Canad. Soc. Petrol. Geol.* 1988. N 13. P. 1–7.
- James N.P., Gravestock D.I.* Lower Cambrian shelf and shelf margin buildups, Flinders Ranges, South Australia // *Sedimentology.* 1990. Vol. 37. P. 455–480.
- James N.P., Kobluk D.R., Pemberton S.G.* The oldest macrobores Lower Cambrian of Labrador // *Science.* 1977. Vol. 197. P. 980–983.
- Jux U.* Die Riffe Gotlands und ihre angrenzenden Sedimentationsraume // *Stockholm Contrib. Geol.* 1957. Vol. 1(4). P. 41–89.
- Kano A.* Quantitative compositions and reef development of the Silurian limestones of Gotland, Sweden // *Cour Forsch.-Inst. Senckenberg*, 1994. Bd. 172. S. 141–146.
- Kazmierczak J.* Further evidence for poriferan affinities of favositids // *Fossil and recent sponges.* B., Heidelberg: Springer. 1991. P. 212–223.
- Kobluk D.R., Lysenko M.A.* Reef-dwelling molluscs in open framework cavities, Bonaire N.A., and their potential for preservation in a fossil reef // *Bull. Mar. Sci.* 1986. Vol. 39, N 3. P. 657–672.
- Krautter M.* Observations on *Eudea clavata* Lamouroux (Calcarea) from the Upper Jurassic of Portugal // *Sponges in time and space: Biology, chemistry, paleontology.* Rotterdam: Balkema, 1994. P. 29–34.
- Kruse P.D., Zhuravlev A.Yu., James N.P.* Primordial metazoan calcimicrobial reefs: Tommotian (Early Cambrian) of the Siberian Platform // *Palaios.* 1995. Vol. 10. P. 491–521.
- Lowenstam H.A.* Niagaran reefs in the Great Lakes area // *Mem. Geol. Soc. Amer.* 1957. Vol. 67. P. 215–248.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of Island biogeography. Princeton (N.Y.): Princeton Univ. press, 1967. 208 p.
- MacIntyre J.G., Burke R.B., Stuckenrath R.* Thickest recorded Holocene reef section, Isla Perez core hole, Alacran reef, Mexico // *Geology.* 1977. Vol. 5. P. 749–754.
- Mackenzie F.T., Pigott J.D.* Tectonic controls of Phanerozoic sedimentary rock cycling // *J. Geol. Soc. London*, 1981. Vol. 138. P. 183–196.
- Manten A.* Silurian reefs of Gotland. Amsterdam etc. Elsevier, 1971. 539 p.
- Marshall J.F.* Lithification in Coral Reefs // *Perspectives on coral reefs.* N.Y. 1983. P. 231–239.
- May A.* Paleocology and paleobiogeography of corals and other reefbuilders from the Middle Devonian of the Sauerland (Germany) // *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*, 1994. Bd. 172. S. 147–159.
- Mayr U.* Middle Silurian reefs in southern Peary Land, North Greenland // *Bull. Canad. Soc. Petrol. Geol.* 1976. Vol. 24. P. 440–444.
- Mendez-Bedia I., Soto F.* Paleocological succession in a Devonian organic buildup (Moniello Fm., Cantabrian Mountains, NW Spain) // *Geobios.* 1984. Mem. spec. 8. P. 151–157.
- Mounjoy E.W., Riding R.* Foreslope stromatoporoid-renalid bioherm with evidence of early cementation. Devonian Ancient Wall reef complex, Rocky Mountains // *Sedimentology.* 1981. Vol. 28. P. 299–319.
- Neumann A.C., MacIntyre J.* Reef response to sea level rise: keep-up, catch-up or give-up // *Proc. V Intern. coral reef congr. Tahiti*, 1985. Vol. 2. P. 105–110.
- Newell N.D.* The evolution of reefs // *Sci. Amer.* 1972. Vol. 226, N 6. P. 54–65.
- Nicol D.* The biotic development of some Niagaran reefs – an example of an ecological succession or sere // *J. Paleontol.* 1962. Vol. 38. P. 172–176.
- Pichon M.* Dynamic aspects of coral reef benthic structure and zonation // *Proc. IV Intern. coral reef symp. Manila.* 1982. Vol. 1. P. 581.
- Pratt B.R.* The origin, biota and evolution of deep-water mud-mounds // *Spec. Publ. Intern. Assoc. Sediment.* 1995. Vol. 23. P. 49–123.

- Rees M.N., Rowell A.J., Pratt B.R. The byrd group of the Holyoke Range, Central Transarctic Mountains // *Antarct. J.U.S.* 1985. Vol. 10, N 15. P. 3-5.
- Reiswing H.M. In situ pumping activities of tropical Demospongiae // *Mar. Biol.* 1971. Vol. 9. P. 38-50.
- Reitner J., Keupp H. (ed). Fossil and Recent sponges. B.; Heidelberg: Springer, 1991. 595 p.
- Riding R. Composition, structure and environmental setting of Silurian bioherms and biostromes in Northern Europe // *Soc. Econ. Paleontol. and Miner., Spec. Publ.* 1981. N 30. P. 41-83.
- Riding R. Calcification of microbial carbonates // *Calcareous algae and stromatolites*. B.; Heidelberg: Springer, 1991. P. 21-51.
- Riding R., Gou L. Affinity of Tubiphytes // *Palaeontology*. 1992. Vol. 35. P. 37-49.
- Riding R., Toomey D.F. The sedimentological role of Epiphyton and Renalcis in Lower Ordovician mounds, southern Oklahoma // *J. Paleontol.* 1972. Vol. 46. P. 509-519.
- Riding R., Watts N. Silurian algal reef crest in Gotland // *Naturwissenschaften*. 1981. Bd. 68. S. 91-92.
- Riding R., Zhuravlev A.Yu. Structure and diversity of oldest sponge-microbe reefs: Lower Cambrian, Aldan River, Siberia // *Geology*. 1995. Vol. 7.
- Rowland S.M., Gangloff R.A. Structure and paleoecology of Lower Cambrian reefs // *Palaios*. 1988. P. 111-135.
- Rozanov A.Yu. The precambrian-Cambrian boundary in Siberia // *Episodes*, 1984. Vol. 17, N 1. P. 20-24.
- Sandberg P.A. New interpretations of Great Salt lake ooids and of ancient non-skeletal carbonate mineralogy // *Sedimentology*. 1975. Vol. 22. P. 497-538.
- Sandberg P.A. An oscillating trend in Phanerozoic non-skeletal carbonate mineralogy // *Nature*. 1983. Vol. 305. P. 19-22.
- Scoffin T.P. The conditions of growth of the Wenlock reefs of Shropshire (England) // *Sedimentology*. 1971. Vol. 17. P. 173-219.
- Scott R.W., Brenkle P.L. Biotic zonation of a Lower Cretaceous coral-algal-rudist reef, Arizona // *Proc. Intern. coral. reef. symp. Miami*, 1977. Vol. 2. P. 183-190.
- Senowbari-Daryan B., Flügel E. Tubiphytes Maslov, an enigmatic fossil: Classification, fossil record and significance through time. Pt. 1. Discussion of Late Paleozoic material // *Boll. Soc. paleontol. ital.* 1993. Spec. vol. 1. P. 353-382.
- Smith A.M., Nelson C.S. The influence of shape on abrasion of bryozoan skeletons // *Геол. и минер. ресурсы Зап. Урала*. 1993. С. 30.
- Stanley G.D. The history of Early Mesozoic reef communities: A three step process // *Palaios*. 1988. Vol. 3. P. 170-183.
- Stanley G.D. Jr. Tropical reef ecosystems and their evolution // *Encyclopedia of Earth system science*. 1992. Vol. 4. P. 375-388.
- Stanley S.M. Climatic cooling and mass extinction of Paleozoic reef communities // *Palaios*. 1988. Vol. 3, N 2. P. 228-232.
- Sugiyama T., Nagai K. Reef facies and paleoecology of reef-building corals in the lower part of the Akiyoshi Limestone Group (Carboniferous), Southwest Japan // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*. Frankfurt, 1994. S. 231-240.
- Talent J.A. Organic reef-building episodes of extinction and symbiosis // *Senckenberg. Iethaea*. 1988. Bd. 69, N 3/4. S. 315-368.
- Toomey D.F. The biota of the Pennsylvanian (Virgilian) Leavenworth Limestone, Midcontinent region. Pt. 2. Distribution of Algae // *J. Paleontol.* 1969. Vol. 43. P. 1313-1330.
- Toomey D.F., Cys J.M. Community succession in small bioherms of algae and sponges in the Lower Permian of New Mexico // *Lethaia*. 1979. Vol. 12. P. 65-74.
- Toomey D.F., Ham W.E. Pulchrilamina, a new mound-building organism from Lower Ordovician rocks of west Texas and southern Oklahoma // *Paleontology*. 1967. Vol. 41. P. 981-987.
- Toomey D.F., Nitecki M.N. Organic buildups in the Lower Ordovician (Canadian) of Texas and Oklahoma // *Fieldiana*. N.S. 1979. N. 2. P. 1-81.
- Tsien H.H. Contribution of reef building organisms in reef carbonate construction // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 1994. Bd. 172. S. 95-102.

- Vacelet J. Etude en microscopie électronique de l'association entre bactéries et spongiaires du genre *Verongia* (Dictyoceratida) // *J. Microscope Biol. Cell.* 1975. Vol. 23, N 3. P. 271-288.
- Vacelet J. Les Éponges hypercalcifées, reliques des organismes constructeurs de récifs du Paléozoïque et du Mésozoïque // *Bull. Soc. géol. France.* 1983. T. 108, N. 4. P. 547-557.
- Vicente V.P. Response of sponges with autotrophic endosymbionts during the coral-bleaching episode in Puerto Rico // *Coral Reefs.* 1990. Vol. 8. P. 199-202.
- Vogel S. Current-induced through the sponge, *Halichondria* // *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.* 1974. Vol. 147. P. 443-456.
- Watkins R. Three Silurian bioherms of the Hogklint Beds, Gotland // *Dtackholm Forhanel.* 1979. Vol. 100. P. 34-48.
- Webby B.D. Ordovician reefs and climate: A review // *Univ. Oslo. Palaeontol. Contrib.* 1984. Vol. 295. P. 89-100.
- West R.R., Kershaw S. Chaetetid habitats // *Fossil and recent sponges. B.: Heidelberg: Springer,* 1991. P. 445-455.
- Wilkinson B.H., Janecke S.U., Brett C.E. Low-magnesian calcite marine cement in Middle Ordovician hardgrounds from Kirkfield, Ontario // *J. Sediment. Petrol.* 1982. Vol. 52. P. 47-57.
- Wilkinson C.R. Sponge biomass as an indication of reef productivity in two oceans // *UNESCO Rep. Mar. sci.* 1987. Vol. 46. P. 99-103.
- Wilkinson C.R., Cheshire A.C. Patterns in the distribution of sponge populations across the central Great Barrier Reef // *Coral Reefs.* 1989. Vol. 8. P. 127-134.
- Wilkinson C.R., Evans E. Sponge distribution across Davies Reef, Great Barrier Reef, relative to location, depth and water movement // *Ibid.* 1989. Vol. 8. P. 1-7.
- Wilson J.L. Carbonate facies in geologic history. B.: Springer, 1975. 471 p.
- Wilson M.A., Palmer T.J. Hardground faunas // *Univ. Wales, Aberystwyth, Inst. Earth Stud. Publ.* 1992. N 9. P. 1-131.
- Wood R. Nutrients, predation and the history of reef-building // *Palaios.* 1993. Vol. 8, N 6. P. 526-543.
- Wood R. The changing biology of reef-building // *Ibid.* 1995. Vol. 10. P. 517-529.
- Wood R., Copper R., Reitner J. Spicules in halysitids // *Lethaia.* 1990. P. 113-114.
- Wood R., Dickson J.A.D., Kirkland-George B. Turning the Capitan Reef upside down: A new appraisal of the ecology of the Permian Capitan Reef; Guadalupe Mountains, Texas and New Mexico // *Palaios.* 1994. Vol. 9, N 4. P. 422-427.
- Wood R., Zhuravlev A.Yu., Debrenne F. Functional biology and ecology of *Archaeocyatha* // *Ibid.* 1992. Vol. 7, N 2. P. 131-156.
- Wood R.A., Zhuravlev A.Yu., Chimed Tseren A. The ecology of Lower Cambrian buildups from Zuune Arts, Mongolia: Implications for early metazoan reef evolution // *Sedimentology.* 1993. Vol. 40, N 6. P. 829-858.
- Wray J.L. Upper Devonian calcareous Algae from the Canning basin, Western Australia // *Contrib. Col. School Mines.* 1964. N 3. P. 1-76.
- Yü C.M. Distribution of rugose corals in Devonian reef complexes in South China // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg,* 1994. Bd. 172. S. 77-86.
- Zhuravlev A.Yu. Evolution of archeocyaths and paleobiogeography of the Early Cambrian // *Geol. Mag.* 1986. Vol. 123. P. 377-385.
- Zhuravlev A.Yu. Was North America ever a Chukotka terrane? // *Intern. conf. on Arctic margins: CAM Abstracts.* Anchorage, 1992. P. 66.
- Zhuravlev A.Yu. Reef ecosystem recovery after the Early Cambrian extinction // *Biotic recovery from mass extinction events. L., 1996. (Geol. Soc. Spec. Publ.; N. 102. P. 79-96).*
- Zhuravlev A.Yu., Wood R.A. Lower Cambrian reefal cryptic communities // *Palaeontology.* 1995. Vol. 38, N 2. P. 443-470.