

Х.Э. Нестор

СТРОМАТОПОРОИДЕИ
В ШЕЛЬФОВЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ПАЛЕОЗОЯ
И ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ГИДРОСФЕРЫ

В настоящее время, несмотря на некоторые противоречивые высказывания [10, 17], господствует мнение, что свободный кислород в атмосфере и гидросфере Земли является главным образом продуктом фотосинтеза растительных организмов и его количество изменялось существенно в геологической истории Земли [1, 9]. В связи с жизнедеятельностью организмов происходила существенная геохимическая эволюция атмосферы и гидросферы [2, 7]. Это не могло не отразиться на равновесии экосистем и определило постоянную смену сообществ, а также экогенез отдельных групп организмов.

В настоящей статье мы попытаемся оценить влияние геохимической эволюции гидросферы на возникновение, экогенез и вымирание строматопороидей в палеозойской эре.

Палеозойская кораллово-строматопоровая ассоциация и ее формирование. Начиная со среднего ордовика и до конца девона строматопороиды играли заметную роль в определенной ассоциации бентосных организмов, способных в подходящих условиях создавать органогенные постройки. В эту ассоциацию входили различные колониальные кораллы (табуляты, ругозы, гелиолитоиды), мшанки, различные известковые водоросли и иглокожие (цистоиды, криноиды). Эта ассоциация замещала

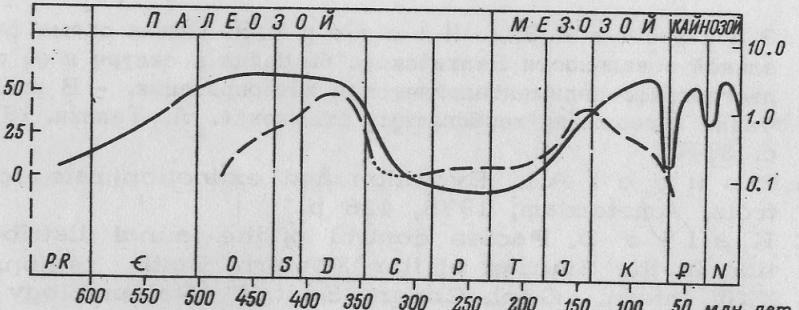


Рис. 1. Кривые распределения фитопланктона (сплошная линия) и строматопороподобных гидроидных полипов (прерывистая линия) в геологической истории Земли. Слева по оси ординат показано абсолютное число родов строматопороидей; справа — отношение количества родов фитопланктона к количеству современных родов фитопланктона (в логарифмической шкале).

водорослево-губковую ассоциацию позднего кембия — раннего ордовика и уступила в карбоне свое место различным водорослево-мшанково-губковым ассоциациям [12].

Бросается в глаза значительное совпадение стратиграфического распространения кораллово-строматопоровой ассоциации с крупным палеозойским максимумом развития фитопланктона (главным образом, акритарх). Для демонстрации такой явной трофической зависимости на составленную Г. Таппан [16] кривую распределения фитопланктона в фанерозое (рис. 1) автор нанес кривую родового разнообразия строматопороподобных гидроидных полипов, используя данные новейшей сводки Э. Флюгеля [11]. Несмотря на то что данные кривые составлены на неодинаковых основах (полулогарифмическая кривая распределения фитопланктона отражает отношение к количеству современных родов, а кривая гидроидных полипов учитывает абсолютное число родов), они достаточно отчетливо определяют палеозойский и мезозойский максимумы расцвета обеих групп и находившийся между ними минимум продолжительностью от карбона до триаса.

Предпосылки для формирования кораллово-строматопоровой ассоциации создавала, по всей вероятности, геохимическая эволюция гидросферы. В начале ордовика представители целого ряда типов беспозвоночных (брахиоподы, остракоды, головоногие моллюски, мшанки, иглокожие, кишечнополосстные), раньше совсем лишенные скелета или имевшие фосфатный, хитиновый или кремнистый скелет, стали выделять известковый скелет. Автору кажется, что это было связано с возникновением обширных, очень мелководных платформенных морей в теплом климатическом поясе, где вследствие повышения температуры увеличивалась насыщенность воды карбонатом кальция. Одновре-

менно в этих мелководных бассейнах интенсивно развивались донные водоросли и фитопланктон, которые расходовали при фотосинтезе углекислый газ, отклоняя тем самым гидрохимический режим морской воды еще больше в сторону щелочности. Насыщенность воды карбонатом кальция создавала для различных представителей животного царства предпосылки к постройке известкового скелета. Пышное развитие фитопланктона, видимо, способствовало эволюционной вспышке скелетообразующих беспозвоночных, обеспечивая их кислородом и пищей.

Конкретное осуществление отмеченной предпосылки для формирования кораллово-строматопоровой ассоциации зависело от возникновения подходящих климатических и гидрохимических условий. Прежде всего такие условия сложились на Североамериканской платформе. В раннем ордовике, в Бикмонтайне в шельфовом море на востоке Североамериканского кратона образовывались преимущественно литоральные карбонатные отложения с однообразной фауной и обильными водорослевыми структурами [14]. Лишь в чезийском веке, после тектонической инверсии в Аппалачской геосинклиналии, на окраине платформы в районе оз. Чэмплейн образовалось краевое море с устойчивым нормальным гидрохимическим режимом, где впервые в типичном виде формировалась кораллово-строматопоровая ассоциация. Солитовые и сгустковые отложения типа багамитов, сочетающиеся с отложениями, содержащими кораллы и строматопороидей, свидетельствуют о жарком тропическом климате.

Аналогичной была ситуация в ордовикском бассейне на Сибирской платформе, располагавшейся уже с начала ордовика в экваториальном поясе [4, 6]. В раннем ордовике в этом бассейне были очень изменчивые условия, часто отлагались пестроцветные терригенные, доломитовые и гипсоносные отложения. Нормальный морской режим восстановился в этом бассейне лишь в криволуцком веке. Тогда же появились и первые строматопороиды.

Иной была обстановка в Балтийско-Скандинавском бассейне. Нормальное морское карбонатное осадконакопление с богатым разнообразным биосом началось здесь уже в арениге. Тогда сразу же появились некоторые элементы кораллово-строматопоровой ассоциации — мшанки и цистоиды. Появление самих кораллов и строматопороидей в этом регионе, однако, задержалось. В. Януссон [13] предполагает, что в раннем и среднем ордовике Балтоскандинавия находилась еще в умеренном климатическом поясе, что, очевидно, объясняет отсутствие колониальных кораллов и строматопороидей. Последние появляются лишь в конце среднего ордовика, одновременно с отложениями типа багамитов, свидетельствующими, согласно В. Януссону, о повышении температуры воды до уровня, характерного для тропиков или субтропиков.

Таким образом, кораллово-строматопоровая ассоциация появляется в ордовикских платформенных морях по мере возникновения условий жаркого гумидного климата в сочетании с нормальным морским гидрохимическим режимом.

Распределение строматопороидей на материковых шельфах. Наиболее широко строматопороиды распространены на древних материковых шельфах, имеющих карбонатный тип осадконакопления. Автор настоящей статьи в одной из предыдущих работ [15] пытался уточнить, какие части такого шельфа были заселены строматопороидами, определить оптимальные зоны их местообитания и установить изменения, которые нашли место в течение геологической истории от ордовика до девона. Ниже кратко излагаются основные положения этой работы.

Согласно седиментологическим моделям платформенных бассейнов с карбонатным типом осадконакопления [5, 8], в пределах шельфового моря выделяются три основные гидродинамические и седиментологические зоны:

I. Прибрежная, гидродинамически спокойная литорально-лагунная зона (отгороженный шельф), где образовались первичные доломитовые или известковые илистые отложения (глинистые доломиты, доломитовые микриветровые известняки, сгустково-микриветровые известняки).

II. Гидродинамически активная зона волнения или отмельная зона, где образовались преимущественно зернистые (спаритовые) известковые отложения (сортированно-детритовые, обломочно-детритовые, оолитовые, сгустковые, биоморфные известняки) и часто развивались органогенные постройки. Геоморфологически данная зона нередко выступала на дне моря в качестве подводного барьера.

III. Гидродинамически спокойный открытый шельф ниже базиса волн, где образовались несортированные илисто-зернистые отложения с примесью терригенного ила (комковатые детритово-микриветровые известняки).

В зависимости от типа бассейна (краевое или внутреннее море и т. д.) ширина и относительное значение этих зон могут сильно изменяться.

Посмотрим на примерах некоторых наиболее изученных платформенных бассейнов, как приурочены строматопороиды к отложениям названных выше трех зон шельфа (рис. 2).

В ордовике первые находки строматопороидов на разных платформах приурочены к спаритовым калькаренитам, то есть строматопороиды прежде всего заселяли подвергавшуюся волновому действию отмельную зону с накоплением раковинных и оолитовых песков. Строматопороиды с самого начала своего появления участвовали в органогенных постройках. Отмельная зона оставалась оптимальной для строматопороидов в течение всего ордовика [15]. Оттуда они начали заселять соседние шельфовые зоны. Уже в начале времени отложения слоев

(а) ОРДОВИК (Североамериканское эпиконтинентальное море)



(б) СИЛУР (Палеобалтийское периконтинентальное море)



(в) ДЕВОН (Зибельский бассейн на западном склоне Урала)



- Ⓐ массивные строматопороиды
- Ⓑ цилиндрические строматопороиды
- Ⓒ биогермы

Рис. 2. Изменение местообитания строматопороидов на континентальных шельфах. Заметна миграция местообитания в направлении внешнего края шельфа.

Блэк Ривер в Северной Америке представители специфического рода *Cryptophragmus* встречаются в отложениях, считающихся литоральными или лагунными. Наличие строматопороидов в этой зоне шельфа было все же нетипичным явлением, возможным, видимо, лишь при отсутствии на шельфе топографически выраженного барьера, вследствие чего в прибрежно-тиховодной полосе сохранялся близкий к нормальному гидрохимический режим.

В самом конце среднего ордовика и в позднем ордовике строматопороиды местами образовали изолированные поселения на открытом шельфе вблизи базиса волн, но все же до конца ордовика они оставались нехарактерными для этой фациальной зоны (рис. 2, а).

В силуре в отличие от ордовика открытый шельф заселялся строматопороидами уже постоянно и практически до пределов его внешнего края. Оптимальной областью обитания оставалась отмельная зона и открытый шельф вблизи волнового базиса (рис. 2, б).

Для девона частично применима та же принципиальная схема, но начиная со среднего девона отмечаются случаи, когда оптимальная зона обитания строматопорид перемещалась из внутренней, отмельной части шельфа к его внешнему краю, где они участвовали в образовании сложных рифов барьерного типа (эйфельские рифы Западного Урала, позднедевонские рифы Западной Канады и Западной Австралии). На обширной внутренней части шельфа (между барьерным рифом и берегом) в таких случаях господствовали полулагунные или лагунные условия, где из строматопорид могли существовать лишь амфибориды (рис. 2, в).

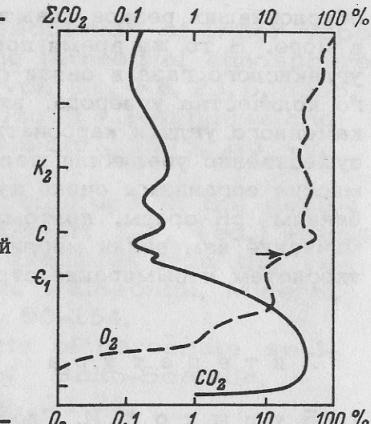
Правда, некоторые рифовые гряды на внешнем крае шельфа известны уже в ордовике (мшанковый риф Голстон в среднем ордовике Аппалачей; позднеордовиковые (дуланкаринские), водорослевые рифы вдоль западной окраины Чингиз-Тарбагатайской эвгесинклинали Казахстана), но кораллы и строматопориды в их строении не участвовали.

Причины перемещения центра рифообразования к краю шельфа. Возможной причиной перемещения оптимальной зоны обитания кораллово-строматопоровой ассоциации из внутренней части шельфа к его внешнему краю является увеличение содержания кислорода в атмосфере и гидросфере в связи с быстрой эволюцией наземной растительности в девонском периоде, как это показано на графике, составленном Р.В. Фэйрбриджем [7] (рис. 3).

Автор настоящей статьи предполагает, что впервые в истории Земли только в девонском периоде произошла аэрация океанических вод до самого дна океана и тогда же сложились вертикальные перемещения океанических вод современного типа. Как известно, в наши дни поднимающиеся по материковому склону более холодные, обогащенные кислородом, нитратами и фосфатами глубинные течения океана играют большую роль в увеличении биопродукции в области современных барьерных рифов.

В раннем палеозое океанические течения такого типа, возможно, отсутствовали. Уровень кислорода был тогда еще настолько низким, что в глубинах океанов, вероятно, существовали восстановительные условия. Автор предполагает, что Мировой океан того времени в гидрохимическом отношении мог напомнить современное Черное море с сероводородным заражением глубинных вод. В пользу такой гипотезы говорят хорошо известные противоречия, связанные с происхождением граптолитовых сланцев. По ряду литологических признаков, по широкому распространению и по палеогеографическому положению в геосинклинальных системах (признаемых в свете новой глобальной тектоники остаточными частями замкнувшихся океанов) типичные граптолитовые сланцы можно считать океаническими (абиссальными) образованиями [3, 5]. Но из-за явных признаков образования в восстановительной среде они по сей день

Рис. 3. Колебания содержания кислорода и углекислого газа в атмосфере и гидросфере (по Фэйрбриджу, 1970). Внизу по оси абсцисс: обозначено содержание кислорода по отношению к содержанию в современной атмосфере и гидросфере; вверху — суммарное содержание CO_2 в современной земной коре, атмо- и гидросфере. Стрелка у кривой кислорода указывает на момент появления высшей наземной растительности.



многими исследователями считаются отложениями в той или иной степени отгороженных частей водоемов. Если допустить, что в додевонское время Мировой океан отличался от современного восстановительными условиями в глубинах, то отмеченное противоречие в происхождении граптолитовых сланцев можно считать преодоленным.

Естественно, что при отсутствии доступа кислорода и нутриентов со стороны открытого океана, в ордовике и силуре оптимальные условия существования рифостроющих организмов сложились во внутренней, более прибрежной части шельфа, гуще всего заселенной водорослями и фитопланктоном, которые обеспечивали рифостроющие организмы кислородом и пищей.

Исчезновение палеозойской кораллово-строматопоровой ассоциации. Внезапное уменьшение значения кораллово-строматопоровой ассоциации в конце девона — начале карбона, которое сопровождалось полным вымиранием существовавших родов строматопорид и большинства табулят, объяснялось по-разному. Наиболее серьезного внимания в этом отношении заслуживают мнения, высказанные Г. Таппан [16] и Р.В. Фэйрбриджем [7].

Г. Таппан [16] подчеркивала совпадение вымирания ряда групп беспозвоночных с позднепалеозойским резким сокращением фитопланктона. По ее мнению, катастрофическое уменьшение фитопланктона на границе девона и карбона объясняется сокращением и пенепленизацией континентов. Вследствие этого уменьшилось поступление в море нитратов, фосфатов и витаминов, необходимых для обеспечения высокой первичной биопродукции морей. С пенепленизацией связано и понижение температурного градиента Мирового океана, что понизило роль океанических течений, необходимых для обеспечения круговорота нутриентов в самом Мировом океане.

Р.В. Фэйрбридж [7] объясняет вымирание ряда групп морских беспозвоночных (в том числе строматопорид) в конце девона и в начале карбона возникновением на материках почв,

обусловивших резкое повышение поступления щелочных металлов в море. В то же время понизился общий уровень содержания углекислого газа в связи с выпадением из круговорота большого количества углерода, входившего в состав мощных залежей каменного угля и карбонатных отложений. Оба эти процесса существенно увеличили щелочность морских вод. Известно, что многие организмы очень чувствительны даже к ничтожным колебаниям pH среды, поэтому вполне реально, что такие гидрохимические изменения могли вызвать значительную перестройку экосистем и вымирание строматопороидов.

Л и т е р а т у р а

1. Б удыко М.И. Глобальные проблемы палеоэкологии. - В кн.: Экостратиграфия и экологические системы геологического прошлого. Тезисы докладов XXII сессии Всес. палеонтол. общества (26-30 янв. 1976 г.). Л., 1976, с. 16-17.
2. В и ноградов А.П. Введение в геохимию океана. М., 1967, 213 с.
3. Гарецкий Р.Т., Яншина А.Л. О распределении глубоководных осадков в разрезах складчатых областей. - Изв. АН СССР, сер. геол., 1970, № 4, с. 112-124.
4. М ягкова Е.И., Нестор Х.Э., Эйнасто Р.Э. Разрез ордовика и силура р. Мойера (Сибирская платформа). Новосибирск, 1979.
5. Нестор Х.Э., Эйнасто Р.Э. Фациально-седиментологическая модель силурийского Палеобалтийского периконтинентального бассейна. - В кн.: Фации и фауна силура Прибалтики. Таллин, 1979.
6. Н иколаева И.В., Бородавская З.В., Сухаренко А.В., Голубова Г.А., Зеркалова М.И. Минералы группы глауконита в ордовикских отложениях юга Сибирской и северо-запада Русской платформы. - Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1971, вып. 144, с. 52-80.
7. Ф эйр бридж Р.В. Карбонатные породы и палеоклиматология в биохимической истории планеты. - В кн.: Карбонатные породы, т. 1. [Чилингар Дж., Биссел Г., Фэйрбридж Р (ред.)]. М., 1970, с. 357-386.
8. A nderson E.J. Environmental models for Palaeozoic communities. - Lethaia, 1971, vol. 4, No. 3, p. 287-302.
9. B erkner L.V., M arshall L.C. The history of growth of oxygen in the earth's atmosphere. - In: Brancazio P.J., Cameron A.G.W. (ed.). The origin and evolution of atmospheres and oceans. New York - London - Sydney, 1964, p. 102-126.

10. B rinkmann R.T. Dissociation of water vapor and evolution of oxygen in the terrestrial atmosphere. - J. Geophys. Research, 1969, vol. 74, No. 23, p. 5355.
11. F lügel E. Fossile Hydrozoen - Kenntnisstand und Probleme. - Paläontol. Zeitschr., 1975, Bd 49, N 4, S. 369-406.
12. H eckel P.H. Carbonate buildups in the geological record: a review. - In: Laport L.F. (ed.) Reefs in time and space. Selected examples from the recent and ancient. - Soc. Econ. Palaeontol. Mineral. Spec. Publ., 1974, vol. 18, p. 90-154.
13. J aansson V. Aspects of carbonate sedimentation in the Ordovician of Balto-Scandia. - Lethaia, 1973, vol. 6, No. 1, p. 11-34.
14. L aporte L.F. Paleozoic carbonate facies of the Central Appalachian shelf. - J. Sedim. Petrology, 1971, vol. 41, No. 3, p. 724-740.
15. N estor H. On the ecogenesis of the Palaeozoic stromatoporoids. - Mem. Bur. Rech. Geol. Minier. Paris, 1976.
16. T appan H. Primary production, isotopes, extinctions and the atmosphere. - Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1968, vol. 4, No. 3, p. 187-210.
17. V an V aleen L. The history and astability of atmospheric oxygen. - Science, 1971, vol. 171, No. 2, p. 439-443.

Н.В. К а л а ш н и к о в

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ЭКОЛОГО-БИОНОМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ОРГАНИЗМОВ И ОСАДКОВ ДРЕВНИХ МОРЕЙ

Палеоэкология в настоящее время приобретает все большее значение и признание среди геологов и палеонтологов и превращается в метод познания геологического прошлого и в дальнейшем должна занять одно из ведущих мест в науке о Земле и жизни на ней. Современная палеоэкология по праву может считаться одним из методов геологической практики, на основании которого можно разрешить многие вопросы палеобиогеографии, палеогеографии, фациального анализа, судить об условиях осадконакопления и генезиса некоторых полезных ископаемых. Палеоэкология как наука отличается рядом особенностей от экологии современных организмов, но многие методы экологии могут быть использованы в палеоэкологии и для познания

биономии древних морей, причем решающую роль здесь играют два момента – реконструкция и время.

Палеоэкология в основном рассматривает следующие вопросы: 1) образ жизни отдельных животных, 2) конкретные взаимоотношения между отдельными организмами и формы их сожительства (симбиоз, паразитизм и т. д.), 3) экологические типы животных, их зависимость от изменения среды, 4) конвергенцию в строении организмов, обитающих в сходных экологических условиях, и корреляционные изменения в их строении, 5) миграцию организмов, ее причины, темпы и последствия и т. д.

Основной метод – метод сравнительного анализа экологии животных, современных и вымерших.

Биономия – это отрасль биологии, рассматривающая законоомерности распространения организмов по экологическим средам. Например, биономия моря рассматривает расселение организмов по дну моря и в толще воды, биономия суши – распространение организмов на материках по их наземным экосистемам. Основными вопросами, рассматриваемыми биономией моря, будут следующие: 1) основные среды жизни организмов (биономические или экологические зоны моря), 2) возникновение и распространение биономических зон в бассейне в зависимости от геотектоники и геоморфологии, 3) приуроченность экологических типов животных и растений к биономическим зонам моря, 4) расселение и миграция организмов в зависимости от внешних факторов (течений, палеогеографических изменений и т. д.), 5) связь биономии с палеоэкологией и палеогеографией, 6) оценка степени участия водной среды в создании данного скопления остатков организмов (тафономия) и другие вопросы.

Основной метод – метод сравнительного анализа биономии морей, современных и древних.

Взаимоотношения между палеоэкологией и биономией самые тесные: они характеризуют две стороны основной закономерности природы – единства организмов и среды.

Экологические классификации. Важнейшей характеристикой ^в вида является его экология, образ жизни. Любой вид животных во всех без исключения случаях характеризуется определенной степенью приспособленности к комплексу тех условий, которые привели к его возникновению.

Приспособление к определенным условиям среды (адаптация) у животных проявляется в образе жизни, питании, внутреннем и внешнем строении скелета и тела животного. На этих принципах и должны быть построены типично экологические классификации древних животных.

Для современных животных классификация экологических групп (жизненных форм), занимающих определенные экологические ниши, заключается в выделении биоморф (экобиоморф). Б. Г. Иогансен [4] выделяет четыре типа адаптаций у гидробионтов: