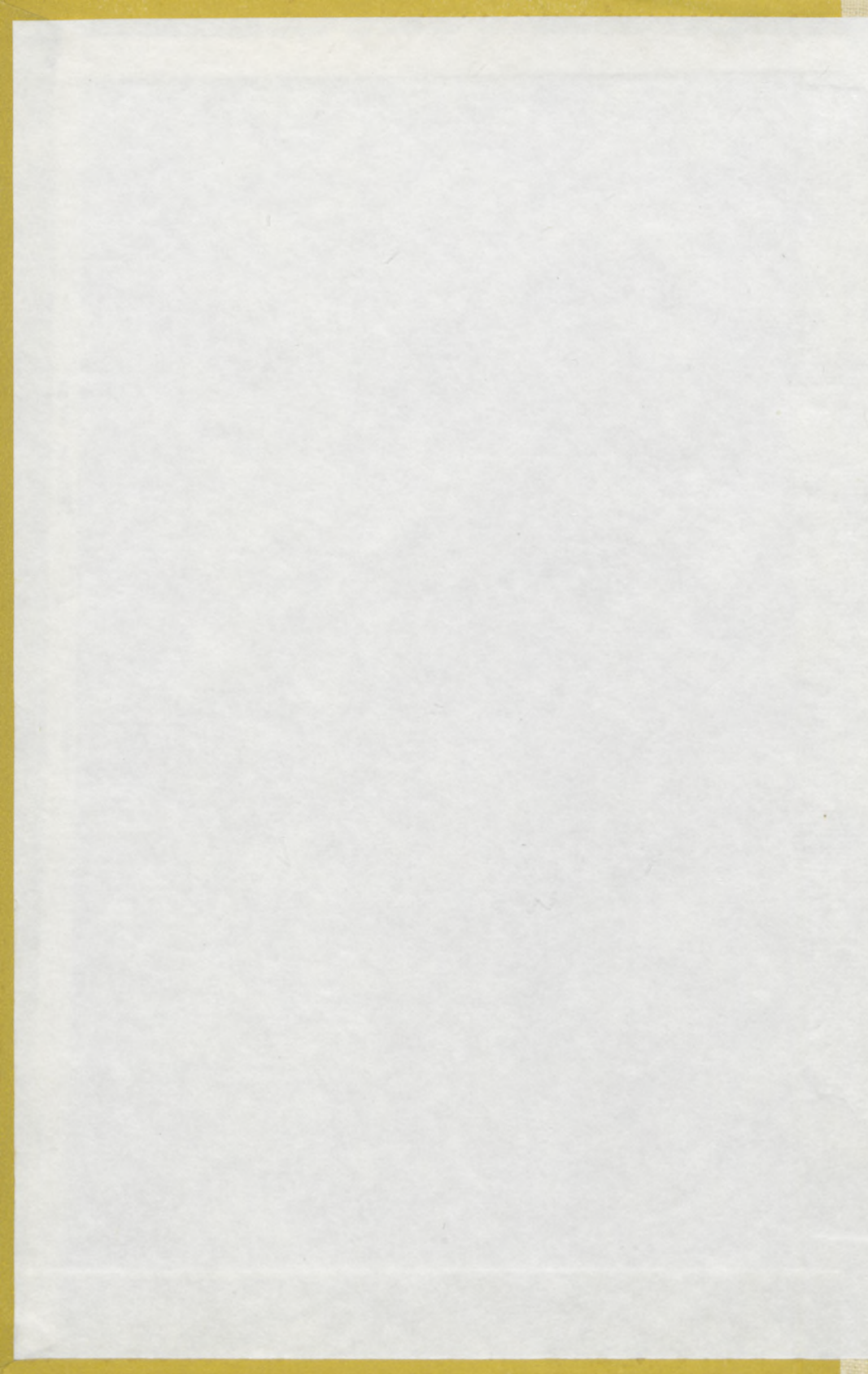


Важнейшие биотические события в истории Земли





Eesti
Teaduste Akadeemia
Geoloogia Instituut

Nr 42

ВАЖНЕЙШИЕ БИОТИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ В ИСТОРИИ ЗЕМЛИ
Major biological events in Earth history



Проект «Глобальные биособытия»
Project «Global Bioevents»

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
ALL-UNION PALEONTOLOGICAL SOCIETY
ACADEMY OF SCIENCES OF ESTONIA
INSTITUTE OF GEOLOGY

MAJOR BIOLOGICAL EVENTS IN EARTH HISTORY

Transactions of the XXXII session of
All-Union Paleontological Society

Editors-in- chief
D. Kaljo, T. Modzalevskaya, T. Bogdanova

TALLINN 1991

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНИИ
ИНСТИТУТ ГЕОЛОГИИ

ВАЖНЕЙШИЕ БИОТИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ В ИСТОРИИ ЗЕМЛИ

**Труды XXXII сессии Всесоюзного
палеонтологического общества**

Ответственные редакторы
Д. Л. Кальо, Т. Л. Модзалевская, Т. Н. Богданова

ТАЛЛИНН 1991

УДК 56.017+56.074.6+552.143 (016.3)

Редакционная коллегия:

Акад. Б. С. Соколов (председатель), Л. И. Хозацкий (зам. председателя), Т. Н. Богданова, Э. М. Бугрова, И. В. Васильев, Л. М. Донакова, И. М. Колобова, Н. В. Кручинина, Г. Я. Крымгольц, Т. Л. Модзалевская, акад. В. В. Меннер, А. Н. Олейников, Д. Л. Степанов.

Рецензент: Т. Корень.

Художник: П. Уртсон

Сборник посвящен изучению важнейших событий эволюции биосферы Земли в геологическом прошлом. Рассматривается их связь с глобальными геологическими событиями, отражение в палеонтологическом материале, а также возможность их использования в целях стратиграфической корреляции, палеогеографии и других смежных наук.

Сборник рассчитан на широкий круг палеонтологов и геологов.

Академии наук Эстонии, 1991
© Институт геологии

ПРЕДИСЛОВИЕ

На XXXII сессии Всесоюзного палеонтологического общества, совпавшей с 70-летним юбилеем ВПО, особое внимание было уделено вопросам, связанным с изучением важнейших событий в эволюции биосферы Земли в геологическом прошлом. Актуальность темы зафиксирована в проекте Международной программы геологической корреляции. Во вступительном слове президента общества Б. С. Соколова отмечено, что данную сессию можно рассматривать как национальный вклад в разработку этой проблемы. Поэтому основная часть докладов была посвящена свидетельствам крупных событий в развитии органического мира и отражению их в палеонтологическом материале (А. В. Жирмунский с соавторами, В. П. Корчагин, В. Ф. Левченко и Я. И. Старобогатов, О. Н. Зезина, Г. А. Заварзин). В ряде статей показана взаимосвязь обстановки осадконакопления с развитием фауны и флоры в ордовикский, силурийский, девонский периоды, на их рубежах в Палеобалтийском бассейне (Д. Л. Кальо с соавторами, Х. Э. Нестор с соавторами, А. А. Кыртс с соавторами, Э. Ю. Марк-Курик, Т. И. Мяср, П. К. Мустейкис) и на юге Новой Земли (Л. В. Нехорошева, Д. К. Патрунов).

Формирование ряда групп фауны и ее эволюция в определенные моменты истории Земли рассмотрены в статьях В. Н. Шиманского, А. Н. Соловьева и А. Н. Миронова, В. И. Железко, В. Н. Верещагина. В статьях В. И. Бондарева и А. И. Губанова изложены результаты анализа форм древних палеозойских организмов.

Использование палеонтологического метода с привлечением палеоэкологии и этапов развития фауны и флоры для детального расчленения и корреляции осадочных толщ в позднем палеозое, на палеозойско-мезозойском рубеже и в течение мезокайнозойской истории Земли отражено в статьях А. Д. Григорьевой и Л. М. Донаковой, А. Л. Цагарели, Г. Н. Садовникова, Е. В. Нестеровой, Н. Ю. Филипповой, О. Д. Моськиной и В. М. Мацуй.

Приветственное письмо Р. Ф. Геккера к участникам XXXII сессии ВПО и ее итоги, подведенные в Резолюции, заключают материалы данного сборника.

СОБЫТИЯ В БИОСФЕРЕ

Б. С. Соколов

Мы собрались в самый канун 70-летнего юбилея нашего Общества, которое первоначально называлось Русским: в феврале 1916 г. в Петрограде, в Геологическом комитете состоялось первое собрание 53-х его учредителей, избравшее свой первый Совет. Уставом общества ясно была определена его главная цель — разработка отечественной палеонтологии вообще и тесно соприкасавшихся с ней дисциплин: зоологии, ботаники и геологии, широкое распространение палеонтологических исследований и палеонтологических знаний с использованием всех полезных Обществу международных достижений. Общество с первых же шагов своей деятельности оказалось чрезвычайно эффективной организацией в резком подъеме роли геологической службы, совершенствовании естественно-исторического образования и материалистического миропонимания. Эта роль Общества, ставшего сейчас крупнейшим в мире, хорошо известна. Отмечу только два важных обстоятельства. Во-первых, окрепшее двуединство его идейно-научной базы, связанной с успехами современных наук о Земле и жизни, но не изменившее корневой связи палеонтологии с питающими соками геологической документалистики. Во-вторых, развивающаяся уже четвертое десятилетие традиция ежегодных тематических сессий Общества, собирающих от 350 до 700 специалистов, среда которых все более отвечает первоначальной идее мультидисциплинарности: остающаяся неизменной профессиональная доминанта палеонтологов и биостратиграфов все шире дополняется участием в наших работах не только геологов разного профиля, но и зоологов, ботаников, гидробиологов, экологов, молекулярных биологов и генетиков, географов, океанологов, специалистов по физике и истории атмосферы, солнечно-земным связям, космофизике, математическому моделированию и т. д.

Совершенно нет оснований считать эту интеграционную тенденцию какой-то специфической современной чертой в развитии наших наук. Это вообще доминирующая черта современного синтеза знаний, переживших (или еще переживающих)

свою узкую специализацию, связанную с естественной дифференциацией наук, но теперь все более нуждающихся в новых связях, еще недавно считавшихся ненужными и непредсказуемыми. Общеизвестно, что новое знание, как искра, высекается на стыке наук. Палеонтология является именно такой областью знания, где не только соприкасаются, но и тесно переплетаются геология и биология.

Наша главная задача заключается в организации и реализации таких исследовательских и прикладных программ в палеонтологии, которые дали бы: 1) **теоретической биологии** — явно недостающее ей фундаментальное звено, целостно рисующее принципиальный ход сложного процесса прогрессивной эволюции; 2) **исторической геологии** — непротиворечивую, практически эффективную и максимально детальную для всего фанерозоя (и в доступной мере протерозоя) биостратиграфическую базу, способную обеспечить планетарную корреляцию разнофациальных стратисферных толщ континентов и Мирового океана; 3) **общему учению о биосфере (панбиосфере)** — биохронологически полную (от первых «палеонтологических молекул» до Земли, охваченной популяцией *Homo sapiens*) непрерывную картину периодических экосистемных перестроек подчиненного порядка (или порядков) с доказательным выявлением физических и биологических причин этих перестроек.

Таковы три главных аспекта предстоящих исследований, которые могут опираться лишь на изучение палеонтологического материала и палеонтологической истории органического мира, охватывающей около четырех миллиардов лет специфически земного биосферного процесса, начавшего свой путь сразу с прокариотического уровня организации живой материи; вся предыстория остается пока областью гипотез и лабораторного моделирования. Легко понять, что поставленные проблемы требуют мультидисциплинарных знаний. Однако лишь палеонтология имеет реальное основание поставить эти проблемы перед наукой и, вместе с геологией, открыть реальные источники информации, дать материал для всех видов необходимой аналитики.

Выдвигаемая на обсуждение проблематика для палеонтологии не нова. Вопрос заключается в другом: насколько наши коллективы и группы исследователей подготовлены к работам по синтетическим программам и каков уровень их общей подготовленности, скажем, в области современной биологии. Мы много говорили о необходимости прорывов в знании, но готовы ли мы к ним в действительности?

На этот вопрос я без колебаний ответил бы удовлетворительно. Генерируют идеи, конечно, критически мыслящие личности, индивидуальности. Но у нас уже давно сложился хороший опыт коллективных исследований по внутриинститутским, различным: всесоюзным и межведомственным программам; во-

многих случаях с большим успехом работают национальные исследовательские группы по международным проектам. Исключительно эффективными в этом отношении оказались Международная программа геологической корреляции, другие программы Международных союзов геологических и биологических наук, аналогичная программа «Человек и биосфера» и ряд других. Можно даже сказать, что национальный результат некоторых международных проектов оказался более ощутимым, чем ожидаемый в будущем результат исследований по тому или иному международному проекту в целом. Во многом это верно в отношении «экостратиграфического движения» (определение А. Мартинссона), для которого у нас раньше, чем в какой-либо другой стране, была подготовлена почва блестящими исследованиями Р. Ф. Геккера. Такими же результативными оказались новейшие исследования по некоторым важнейшим стратиграфическим границам (докембрия и кембрия, ордовика и силура, силура и девона, мела и палеогена, эоцена и олигоцена, плейстоцена и плиоцена и др.).

Итак, мы приобщились к программным коллективным исследованиям, научились их организовывать и более того: убедились в их эффективности в условиях ведомственной разобщенности наших исследовательских и разработческих организаций.

В общем росте биологической культуры палеонтологов успехи совершенно очевидны, но я бы рискнул сказать, что они не приобрели той яркости и адекватности, на которую можно было бы рассчитывать, зная удивительный взлет биологической мысли в России и в СССР до злополучной сессии ВАСХНИЛ (1948). Не хочется разбирать, что в лысенковщине было невежеством, что — политическими спекуляциями; важно, что эта роковая страница перевернута и советская биология и генетика заняли прежние высокие позиции. Однако нашим палеонтологам; обычно хорошо знающим западные источники и легко воспринимающим новые биологические, палеонтологические и геологические концепции, полезно напомнить, как быстро в прошлом наша научная мысль ассимилировала творческую мысль Запада, как успешно сама ее питала и, вместе с тем, как легко обнаруживается в зарубежной литературе отсутствие ссылок на важнейшие приоритетные труды русских и советских биологов. Приведу лишь немногие примеры.

Западная литература ясно свидетельствует о плохом знакомстве (или просто незнании): 1) с широкой подготовленностью русской биологической мысли уже к середине прошлого века и гораздо раньше (Б. Е. Райков, 1952—1959) к восприятию эволюционной теории селекционизма Ч. Дарвина и в равной мере — эволюционной концепции Ж.-Б. Ламарка, утвердившего в эволюции адаптацию; 2) с оценкой Ж. Кювье — как «одного из крупнейших палеонтологов всех времен и всех

народов», по мнению Л. Ш. Давиташвили (1937), а не примитивного катастрофиста, впервые показавшего роль «переворотов», т. е. биологических кризисов—революций в развитии органического мира; 3) с подлинно целостным и завершенным учением В. И. Вернадского о биосфере, ее структуре, направленности развития и геологической вечности; 4) с законом гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова — столь важным для развития последующих представлений о параллелизмах; 5) с работами основателя генетики популяций С. С. Четверикова, придавшего самой генетике эволюционное содержание и перевернувшего наши представления о мутационной неустойчивости вида; 6) с замечательной работой Н. К. Кольцова о «наследственных молекулах», ставшей началом современной молекулярной генетики; 7) с исследованиями А. С. Серебровского и его учеников (Н. П. Дубинин и др.) по искусственному получению мутаций и ступенчатому аллеломорфизму, сыгравшими выдающуюся роль в формировании наших взглядов на биологические механизмы микроэволюции; 8) с блестящими работами по изменчивости, наследственности и эволюции Ю. А. Филипченко; 9) с классическими исследованиями А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузена, В. Н. Беклемишева и многих других зоологов-эволюционистов, концепции которых, высказанные еще в 20-х и 30-х годах нашего века, опирались на превосходное знание палеонтологического материала. Я уже не говорю о наших великих палеонтологах-эволюционистах прошлого века, начиная с К. Ф. Рулье и В. О. Ковалевского и кончая многими современниками, из которых я особенно хочу отметить первого президента нашего общества Н. Н. Яковлева и создателя первого палеонтологического института страны А. А. Борисяка.

Выборочно названные здесь имена биологов и палеонтологов знаменуют крупные (но далеко не все) научные школы, а сформировавшиеся в них идеи и труды составляют наше национальное достояние.

Многие научные концепции рождаются на наших глазах. Я не уверен, что существует резкая грань между процессами микро- и макроэволюции, но палеонтологию прежде всего привлекают концепции макроэволюции, учитывающие как факторы эволюции биосферного (макроэкосистемного) процесса, так и те скрытые, а часто даже неожиданные преобразования, которые вскрываются сейчас в непостоянстве генома.

С учетом этих бегло изложенных предпосылок, мне хочется привлечь ваше внимание к основной проблеме нашего обсуждения — к важнейшим биотическим событиям в истории Земли и поставить ряд важных вопросов. Разумеется, эти вопросы ставятся не впервые, но концентрация внимания к ним стала складываться лишь в последние годы, особенно в период подготовки к Московской сессии Международного геологиче-

ского конгресса и прошлой Генеральной ассамблеи Международной палеонтологической ассоциации (1984), генеральный секретарь которой проф. О. Валлизер наиболее полно сформулировал цели и программу соответствующих исследований, а Научный комитет МПГК утвердил особый международный проект под № 216 «Глобальные биологические события в истории Земли». Открывающуюся сессию Всесоюзного палеонтологического общества мы рассматриваем как опыт начального национального вклада в разработку этой фундаментальной теоретической проблемы палеонтологии и смежных с нею наук.

В скорейшей разработке и в привлечении научных сил и средств нуждается целый ряд проблем. Какими путями мы устанавливаем биотические события, имеющие глобальное значение? Каковы продолжительность и качественный эффект этих событий на общем фоне флюктуирующего, но направленного и никогда не прерывающегося биосферного процесса? Какие существуют и могут быть выработаны методические подходы и приемы изучения этих событий, включая частные методики, непредугадывающие глобальный смысл события? Что представляет собой биотическое событие как процесс, если оно не является мгновенным; имеет ли этот вопрос прямое отношение к проблеме вымирания и филетическим радиациям? Что в плане этих исследований представляет собой эволюционная история — классический градуализм, прерывистое равновесие (пунктуализм) или более реальные плюральные варианты эволюции? И, наконец, какова природа событий — несомненно множественных по своему физическому происхождению и экологическим реакциям? В каком взаимоотношении оказываются теория и практика событийной стратиграфии и развивающиеся ныне доминирующие концепции и методы биостратиграфии?

Все эти вопросы — в их общей и конкретной постановке — многие годы составляют предмет неослабевающего интереса различных по своим взглядам естествоиспытателей и философов, создавших огромную литературу — значительную по своему научному содержанию, но вместе с тем, противоречивую, дискуссионную, а иногда просто отдающую дань моде. Достаточно назвать проблему вымирания динозавров или биологических последствий климатических кризисов и космических катастроф. Время увлекательных гипотез, конечно, не прошло. Однако все поставленные вопросы слишком важны для науки, чтобы геологи и палеонтологи не ввели их в русло строгой, точной и взаимосвязанной разработки.

Разумеется, проект должен иметь разумные ограничения, и это связано не только с официальными рамками МПГК. Он может быть раздвинут до пределов всей проблемы органической эволюции и всей истории биосферы. Но наша задача — сосредоточить свое внимание на выборочных интервалах гигантской геологической колонки, произвести строгую селекцию этих ин-

тервалов, учитывая их ранговое значение в геобиологической истории, определить опорные регионы и разрезы для постановки исследовательских работ и рассматривать эти интервалы как модельные, с точки зрения биособытийной глобальной корреляции. При этом не должно быть смещения цели в сторону проблем, разрабатываемых другими проектами МПГК — такими, как «Редкие события в геологии» (№ 199), «Экостратиграфия» (№ 53), геологические явления в пределах некоторых периодов — например, мелового (№ 58, 191), на границах стратиграфических систем или отделов с типизацией этих границ — например, кембрия и докембрия (№ 29), неогена и квартера (№ 41), эоцена и олигоцена (№ 174) и др. Проблемы, решаемые этими проектами, имеют по преимуществу свою специфическую методику и цели, однако с некоторыми из них, особенно с первым из названных, должен быть установлен тесный контакт. В центре нашего проекта должны быть глобальные события, происходящие в самой биоте и на её ограничениях типа биомеров А. Пальмера [7], тогда как анализ природы воздействующих абиотических причин — земных и космических — в значительной мере может быть привлечен из материалов параллельно разрабатываемых проектов МПГК.

И все же, несмотря на обширную литературу, посвященную глобальным событиям в истории Земли, которым часто приписывается тот или иной по масштабу ритм проявления глобальных биотических и абиотических явлений, а также событий геохимической и биогеохимической истории формирования стратиферной оболочки планеты, цикличности тектогенеза, магматизма, трансгрессий и регрессий, эпох периодических оледенений и термальной стабилизации, пенеппенизации и почвообразования, эвстатических колебаний уровня Мирового океана, атмосферного разноса земного или космического экзотического материала и всякий раз — с теми или иными явными или предположительными биотическими и экологическими последствиями — несмотря на эти десятки тысяч публикаций, мы только недавно стали подходить к пониманию того, что все-таки испытываем острый недостаток в нужной и полноценной палеонтологической, экологической, геологической, литологической, геохимической, палеогеофизической и т. п. информации.

Для целей, которые мы сейчас перед собой ставим, необходима информация предельной точности и детальности безусловно документированных полевых наблюдений, обновленных данных всей физико-химической аналитики, отвечающей уровню развития современной техники и исследовательской аппаратуры, заново поставленных и проведенных во всех измерениях палеонтологических исследований на уровне современного понимания динамики видовых популяций, экосистемных приспособлений и т. д. Центр тяжести работы палеонтолога должен быть решительно перемещен в поле, в среду, которую

для нас с вами правильное всего понимать как насыщенное различными явлениями и процессами геологическое пространство. С этой точки зрения должна быть переоценена и используемая литература.

Палеонтологическая литература не устаревает — прежде всего с морфолого-таксономической точки зрения. Именно поэтому непреходящую национальную и международную ценность имеют все палеонтологические музеи мира и хранилища палеонтологических коллекций. В то же время быстро устаревают методы изучения, документации и коллекционирования палеонтологического материала в поле; приемы и теоретические основы его изучения и осмысливания (как биологические, так и геологические) в лабораторных условиях и, кроме того, возникают и добавляются многие новые методы, идущие из физики, химии и даже кибернетики и вычислительной техники. Понятно, что столь мощный арсенал должен применяться лишь при изучении материала, адекватно отвечающего силе новой научной и технической вооруженности.

Нет сомнения, что такой подход отвечает требованиям и эволюционной, и прикладной (т. е. геологической) палеонтологии. Однако, как уже отмечалось, по ряду причин мы должны ограничить геохронологические рамки по предлагаемой программе исследований, вычленив некоторые поучительные интервалы и рубежи экосистемных изменений и перестроек в прошлой эволюции биосферы и, используя последовательность новых научных данных, подойти к значительно более строгим и корректным обобщениям в области эволюционной теории и её согласованности с соперничающими геологическими геодинамическими концепциями. Даже сравнительно частные обобщения, подобные превосходной монографии В. А. Красиловой [1], представляли бы огромный научный и практический интерес. Ведь даже на важнейший стратиграфический вопрос: является ли ярус суммой зон и каких зон — мы даем противоречивые ответы. Эта проблема должна быть согласована с такими основными (или общими) законами эволюции, как: её течение с разной скоростью в разные периоды; разная скорость эволюции различных типов организмов; её непереносное протекание в рамках популяции, охваченной мутированием, отбором и переносом (дрейфом) генов и др. Здесь опять возникает вопрос о соотношении нашей канонической биостратиграфической шкалы с событийной стратиграфией, которая равно несет биотическую и абиотическую нагрузку.

Мак-Ларен [5, 6], так много сделавший для выбора стандарта границы силурийской и девонской системы и — что еще важнее — выработки биологического принципа стандартизации стратиграфических границ в фанерозое вообще, возможно одним из первых в современной литературе признал существование границ как указанного типа («постепенных» — вполне гра-

дуалистических), в которые для удобства (именно для удобства!) забивается «золотой гвоздь», так и стратиграфических, на которых «что-то случилось». Наиболее наглядным проявлением последних являются хорошо известные стратиграфические перерывы. Биотические перескоки на этих, образно говоря, «парижских» границах и породили некое пугало — «синдром катастрофизма». Однако важнейшие, в том числе глобальные биотические события отнюдь не всегда проявляются в такой физической резкости, чаще всего имеющей лишь региональное значение! Роль событийной стратиграфии очень велика, и для русской стратиграфии она не является чем-то совершенно новым.

Позвольте теперь коротко коснуться некоторых важнейших **рубежных событий** глобального характера, которые в дальнейшем должны привлечь наше особое внимание, но не отвлекать его от той, на первый взгляд, тривиальной палеонтологической и биостратиграфической работы, потенциальные возможности и значение которой для разработки всей проблемы мы, по всей вероятности, еще недооценивали.

Самым фундаментальным событием в развитии жизни на Земле было становление самой биосферы, т. е. начало функционирования первых живых систем, создавших первую экологическую прокариотическую систему еще в условиях Земли, лишенной свободного кислорода. Как и когда это случилось — мы не знаем, но как могло быть — уже можем представить по самым феноменальным новейшим открытиям бактериальной жизни в глубинах Мирового океана в условиях жесткого гидротермального режима и с использованием реакций, связанных с серой в качестве энергетического механизма. В дальнейшем эта роль принадлежала реакциям брожения и кислороду, с геохимической историей которого, начавшейся состройки аппарата фотосинтеза уже в бактериальную клетку — вероятно изначально самую важную биологическую структуру на Земле, связано все развитие жизни, вплоть до появления многоклеточных мегаскопических растений и животных. Поворотный момент в их развитии — появление коллагеновой ткани, что было бы невозможно без высокого уровня содержания свободного атомарного кислорода в земной атмосфере. Этот путь достаточно хорошо освещен в литературе, в частности, в последнем капитальном исследовании под редакцией В. Шопфа [9]. Наша пространная (не без критики) рецензия на эту книгу, вероятно, многим известна [2].

Несмотря на видимую монотонность на самом длительном отрезке геологического времени (не менее трех миллиардов лет), докембрийская, а лучше сказать — довендская эволюция прошла свои фундаментальные критические рубежи, связанные с созданием структур наследственной информации (и прежде всего самого строительного материала, сборки элементарных

внутриклеточных структур, их дубликаций и т. д.). Нерешенной окончательно остается проблема происхождения эукариотической клетки, функционально связанных (но как?) клеточных агрегаций, мейоза, митоза и, наконец, разных и сложных в живом мире типов полового размножения. Нам еще предстоит узнать, были ли, и какие именно связи у этих важнейших шагов органической эволюции с процессами экологических и этологических адаптаций к процессу геологических и физико-химических преобразований в геологической, т. е. жизненной среде нашей планеты, но мы уже знаем (и никакие биологические модели не могут заменить этого геологического знания!), когда примерно, с какой протяженностью во времени и в каком темпе происходили эти биологические изменения жизни на Земле.

У нас нет намерений исследованиями нового типа подменять совершенствование или ревизию существующей в мире стратиграфической шкалы для последних 650 ± 10 млн. лет или несколько больше — быть может до подошвы рифея, хотя она, несомненно, нуждается и в том и в другом. Однако этого нельзя делать сплеча или, как говорил мой учитель Михаил Эрастович Янишевский, — *ex abrupte*.

Но я разделяю возникающее стремление некоторых ученых (О. Валлизер, Д. Мак-Ларен, С. В. Мейен и др.) использовать для обозначения изучаемых геобиотических событий планетарного биосферного характера особую номенклатуру, отличающуюся от принятой стратиграфической номенклатуры, разумеется, четко привязав эти события к соответствующим моментам и интервалам геохронологической шкалы.

Остановимся на определенных событийных уровнях, которые следует тщательно изучить в пределах проекта МПГК № 216.

1. За последние тридцать лет необычайно продвинулись наши знания о вендском геологическом периоде [3]. Интерес биологов-эволюционистов, морфологов, систематиков, палеонтологов и микробиологов, не говоря уже о геологах, приобрел к вендо-эдикарской биоте (а это не только бесскелетные животные) прямо-таки взрывной характер: открыто новое, многообразное, совершенно реальное, но далеко еще неосознанное (не только геологической элитой) звено в понимании эволюционного процесса, опытов, поставленных самой природой.

В столкновении идей защитников градуализма или прерывистого равновесия в эволюции (впрочем, как и интересов эволюционистов-физиологов), вендский палеонтологический материал представляется открытием почти затерянного мира с предсказуемыми, но не установленными истоками и также неожиданно оборванной ступенью перехода к кембрию. Тщательному изучению по всему миру подлежит рубеж рифея и венда (назовем его условно лапландским или скандинавским событием). С ним близко связана эпоха позднейших докембрийских оледе-

ний, одна из величайших эпиконтинентальных трансгрессий и, конечно, климатический скачок. Другое событие приурочено к середине венда, когда редкинская биота (а это и есть типовая эдикарская фауна бесскелетных, достигших удивительного гигантизма), казалось бы, без особенно ярких физических событий в кратчайшее время сменилась котлинской биотой с богатейшей вендотениевой флорой, установленной во множестве мест, по крайней мере, всего Евразийского материка. Назовем это событие подольским или днестровским и отметим, как заметный физический эпизод, устанавливаемое сейчас существенное опреснение поздневендского бассейна и дальнейшее повышение уровня Мирового океана с образованием на низких равнинах мелководных, хорошо прогреваемых полузамкнутых морей-озер.

2. Со времен Ч. Дарвина не уменьшается притягательность, действительно фундаментальной и глобальной биотической проблемы широчайшего и геологически быстрого распространения древнейших скелетных организмов, представленных очень крупными по рангу и многочисленными новыми таксонами, поразительными по своей биомассе. Это явление давно получило название «популяционного взрыва» и принесло много гипотез о его происхождении. Все попытки представить растянутость во времени этого раннетоммотского (в широком смысле) и даже немакит-раннетоммотского удивительного биотического эпизода до продолжительности всего вендского периода и даже до рифея не выдерживают строгой фактической проверки — ни качественной (поиски таксономических предшественников), ни тем более — количественной. Неоспоримым фактом остается кратковременное, всесветное, политаксонное распространение мелкомерной скелетной фауны в условиях (и это требует особого внимания!) экстраординарного повышения фосфатонакопления на рубеже венда и кембрия и впервые использованного морскими организмами в качестве строительного элемента своего скелета фосфора. Нижняя граница распространения фауны подной томмотской ассоциации принимается сейчас в качестве международного биологического принципа определения подошвы кембрийской системы. Это важнейшее биологическое событие в истории развития морской фауны может быть названо алданским или анабарским.

3. Многолетняя дискуссия о границе ордовика и силура завершилась сейчас принятием предложения, фактически выработанного советскими специалистами по граптолитам — она поднялась на одну зону. Но, как я подчеркивал на международной Колымской экскурсии (1979 г.) во время Тихоокеанского конгресса, родилась так называемая «перскульптусовая проблема»: биологическая трактовка события на рубеже ордовика и силура с резким обновлением фаунистических ассоциаций, очень широким на многих континентах выпадением ба-

зальных слоев силура, в его прежнем понимании, и несомненным фактом установления на этом рубеже крупного оледенения, оказавшего влияние на планетарные процессы, связанные с эвстатикой Мирового океана. Дальнейшие исследования в разных регионах Земли и особенно в СССР, с его широким развитием разнообразных морских отложений на этом интервале геологической истории, могли бы обогатить наш проект детальными палеобиотическими наблюдениями, что имело бы большое методическое значение. Я затрудняюсь дать собственное название рассматриваемому событию, но, учитывая район выбранного стратотипа границы, быть может, его можно назвать шотландским или добслинским, или даже африканским.

4. Важен методический аспект проекта. Его разработка могла бы развернуться на базе нашего опыта работы по проекту «Экостратиграфия», широко затронувшего силурийские отложения Русской и Сибирской платформ. Особенно привлекательными представляются рубежи между лландоверийским и венлокским, венлокским и лудловским ярусами, с чем связана еще научно (не формально!) незавершившаяся дискуссия о внутреннем делении силурийской системы по поводу границы между двумя отделами. Палеобиотический анализ здесь пока явно не полон. Большой вклад в эту проблему уже сделан по Скандо-Балтийскому и Сибирскому регионам, в которых проведены интереснейшие экостратиграфические и палеобиоцено-тические работы.

5. После столь успешных работ по выбору типовой границы между силуром и девонем (баррандиенское событие), давшим новый импульс всем стратиграфическим работам на всех континентах, пока, вероятно, нет необходимости возвращаться к специальным исследованиям по этому рубежу и примыкающим к нему интервалам силурийского и девонского периодов. Хотя резкая разнофациальность, проявившаяся в это время, и условия экспансии ихтиофауны рано или поздно заставят нас по-новому использовать огромную накопленную информацию, частично обобщаемую сейчас под руководством Артура Буко.

Еще более насущной стала проблема событий на рубеже франского и фаменского ярусов (кельвассерское событие в Гарце, по О. Валлизеру). Пожалуй, она отодвинула на второй план даже события на границе девона и карбона (события Рейнских сланцевых гор — Штокум, или Мугоджар). Физическим выражением кельвассерского события оказалось появление горизонта своеобразных черных сланцев, широко теперь прослеженного на этом уровне в разных странах. С этим событием связываются огромные биотические последствия — коренное обновление органического мира фамена, последовавшее за вымиранием многих групп фауны во франском веке. В природе периодически появляющихся в истории всей стратисферы «черносланцевых горизонтов» (судя по известной работе

С. Г. Неручаева (1982), постоянно обогащенных планктоногенным органическим веществом и ураном, а нередко — фосфором) многими усматривается мощный фактор мутагенного эффекта (средний кембрий, верхний девон, верхняя юра, эоцен и др.). Д. Мак-Ларен [6], следуя популярной сейчас гипотезе Л. и У. Альваресов и их коллег [4], придерживается болидной (т. е. космической) теории происхождения впечатляющих биотических событий на рубеже франа и фамена, приведших к резкому сокращению не только таксонов, но и огромной биомассы в самом конце франа за период не более полумиллиона лет, судя по конодонтовым зонам.

6. Глобальные биотические процессы, произошедшие в конце перми и в начале триаса, даже если относиться с некоторым скепсисом к таксономической основе предпринимаемых статистических подсчетов [8], принадлежат к числу грандиозных, хрестоматийных в биологических и геологических трактатах. Они, вероятно, образуют сгусток причинно связанных следствий огромного оледенения Гондваны, сдвигов климатической зональности и гигантского осушения густо населенного позднепермского шельфа, надолго разрушившего устоявшиеся экологические ниши. Последние без особой борьбы осваивались позднее, с началом мезозойских трансгрессий, новыми ценозами с новыми пищевыми связями; перепад в уровне Мирового океана, возможно, достигал нескольких сотен метров. Это событие может быть названо иранским, аракским или нанкинским.

7. В наших представлениях о глобальных биотических событиях нет более популярного хрестоматийного примера, чем пограничное мел-палеогеновое вымирание меловых динозавров на суше, а также аммонитов, рудистов, иноцерамов в океане. Речь идет о крупнейших преобразованиях в типах планктона, наземной растительности и т. д. Даже защитники теории плавных фоновых вымираний на принимаемых нами стратиграфических рубежах не имеют оснований говорить о какой-либо постепенности в смене биоты мела на биоту палеогена. Принимая протяженность маастрихтского вымирания (шесть миллионов лет), мы не можем определять её иначе, как эпоху вымирания на фоне огромного, хотя и флюктуирующего процесса «нормальной» мезозойской эволюции. И этот ярчайший биотический рубеж особенно очевиден при сравнении с совершенно новыми доминантными группами фауны и флоры (на суше и на море), занявшими в начале палеогена ниши своих могучих предшественников. Здесь особенно было бы важно установить контакт с проектом «Редкие события в геологии», изучающим разрезы в Туркмении и Казахстане, где зафиксированы иридиевая аномалия и кварц со следами ударного метаморфизма. Поиски близких по возрасту астроблем несомненно должны продолжаться, но аппенинское событие Альваресов может иметь значительно более широкое биотическое толкование, чем ставшая

сейчас модной космической теория. Очень важны точные сравнительные данные по всему мезозою.

Важнейшие кайнозойские события, среди которых особое внимание привлекают процессы, происходившие на рубеже эоцена и олигоцена, будут подробно освещены во многих докладах и выступлениях. Но я не могу в заключение не подчеркнуть значение событий недавнего прошлого (в частности, калабрийское вымирание мамонтовой фауны и др.), так как они позволяют нам правильное понятие основную естественно-историческую тенденцию биосферного процесса, имеющую огромную прогностическую ценность. Новейшая глобальная геологическая ситуация мира такова, что человек оказался новой мощнейшей биосферной силой, способной разрушить уникальный мир Земли, создававшийся сотни миллионов и миллиарды лет. Этой последней катастрофы не должно произойти. Палеонтологи в этой сфере компетентнее многих политиков, так как знают историю своей планеты и её возможное будущее.

Литература

1. Красильов В. А. Меловый период. Эволюция земной коры и биосферы. М., 1985.
2. Соколов Б. С., Бурсин М. Б. Древнейшая биосфера земли: ее происхождение и эволюция. // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1985. № 7. С. 136—140.
3. Соколов Б. С. (ред.). Вендская система. Палеонтологическое и историко-геологическое обоснование. М., 1985.
4. Alvarez, L. M., Alvarez, W., Asaro, F. & Michel, H. V. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction // Science. 1980. P. 1095—1108.
5. McLaren, D. J. Frasnian-Famennian extinctions // Geol. Soc. Amer., Spec. Pap. 1982. Vol. 190. P. 477—484.
6. McLaren, D. J. Ammonoids and extinctions // Nature. Vol. 313. 1985. P. 12—13.
7. Palmer, A. R. Biomere — a new kind of biostratigraphic unit // Journ. Paleont. 1965. Vol. 39. P. 149—153.
8. Raup D. M., Sepkoski, J. J. Mass extinctions in the marine fossil record // Science. 1982. Vol. 215. P. 1501—1503.
9. Schopf, W. (Edit.). Earth's earliest biosphere. Its origin and evolution // Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey, 1983.

СИСТЕМЫ РИТМИЧНОСТИ В ЖИВОЙ И НЕЖИВОЙ ПРИРОДЕ

А. В. Жирмунский, В. И. Кузьмин, В. Д. Наливкин

Основные законы диалектического материализма хорошо отражают ритмичность природы. Известно, что при накоплении количественных изменений неизбежны качественные переходы. Эти переходы осуществляются скачкообразно. В результате происходит чередование более длительных этапов эволюционного развития и более коротких революционных перестроек. Эволюционные и революционные этапы противоположны и в то же время едины. Законы единства и борьбы противоположностей и отрицания также характеризуют те или иные стороны ритмичности.

Систем ритмичностей в природе много. По-видимому, их можно разделить на две основные группы:

- 1) равномерные ритмичности, в которых перестройки разделены примерно равными промежутками;
- 2) неравномерные ритмичности, в которых этапы перестроек разделены единообразно сокращающимися или единообразно увеличивающимися промежутками.

Примерами равномерных ритмичностей могут служить: суточная, сезонная, одиннадцатилетний цикл солнечной активности*, тридцатимиллионный цикл морских трансгрессий, повторяемость гиперзон в изменении магнитной полярности Земли, 180-миллионный цикл основных складчатостей и целый ряд промежуточных циклов, выделяемых как по климатическим изменениям, так и по другим признакам.

Необходимо отметить, что наблюдаемые промежутки между ритмами не бывают строго одинаковыми, да они и не могут быть таковыми. В природе редко действуют только 2—3 причины, обычно их бывает гораздо больше. Много и систем ритмичностей, влияющих друг на друга. При таком взаимодействии неизбежны искажения, нарушающие строгость основной

* Фактически, усиление солнечной активности, происходящее через 11 лет, является полуволном; полный цикл хода пятен на Солнце равен 22 годам.

изучаемой ритмичности, которая возникает при взаимодействии двух причин. Примером почти строгой ритмичности служит движение небесных тел, обусловленное, в подавляющей степени, силой тяготения и силой инерции.

Обычно ритмичность бывает не строгой, поэтому её иногда называют псевдоритмичностью. Так, например, продолжительность циклов трансгрессий изменяется примерно от 20 до 40 млн. лет, а гиперзон смены магнитной полярности земли — от 24 до 70 млн. лет. При этом необходимо отделять природные колебания ритмичности от тех, которые связаны с неточностью наших наблюдений, а именно, с неточностью геохронологической шкалы и неточностью в определении возраста тех или иных событий.

Известно, что с ритмичностью геологического развития связаны этапы эволюции органического мира. При этом чем крупнее геолого-тектонический ритм, тем более существенные изменения происходят в составе фауны.

Сопоставление геологических событий с числом вымерших родов морских животных, приходящихся на 1 млн. лет, дано на рис. 1 [7, 8]. Из семнадцати эпох регрессий (по тридцать миллионов лет) тринадцать совпадают с максимумами вымираний. На изменение состава фауны оказывают существенное влияние и более мелкие ритмы, вызывающие смену фациальных обстановок во времени. При этом различные группы организмов реагируют на них по-разному. При смене глин карбонатами увеличивается число видов ругоз, которые предпочитают жить

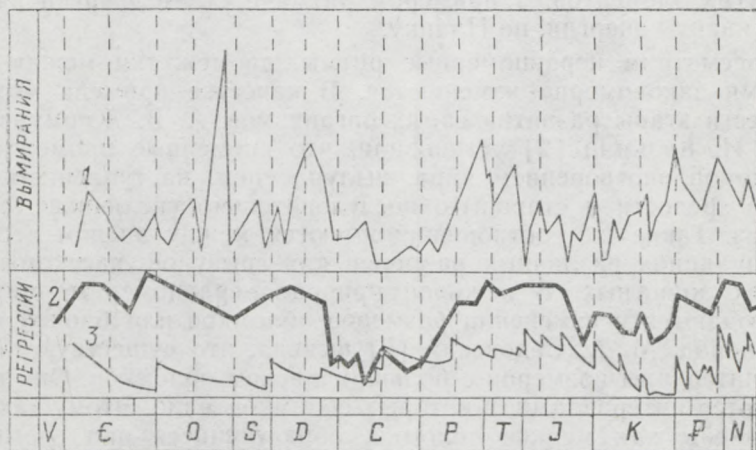


Рис. 1. Сопоставление кривой (1) вымирания морских животных [7, 8] с кривой (2) регрессий и трансгрессий для Русской плиты [1] и с кривой (3) трансгрессий и регрессий [9].

в чистой воде, и наоборот, при смене карбонатов глинами — растет количество видов двустворок и гастропод. Это обстоятельство также может служить причиной нарушения правильности ритмичности.

Д. В. Наливкин в неопубликованных материалах по вспышкам формообразования писал: «Вспышки формообразования являются противоположностью эволюции. Эволюция идет медленно, длительно, постепенно; изменения, вызываемые ею, обычно небольшие, нередко едва заметные, скорее носящие количественный, чем качественный характер. Вспышки формообразования, наоборот, идут быстро, непродолжительно, скачкообразно. Изменения, вызываемые ими, громадны, нередко принципиальны. Происходит внезапное образование новых видов, родов и даже семейств, а также более крупных таксонов. Вспышки приурочены к началу этапов. Чем значительнее вспышка, тем большие по размерам этапы она начинает. Формообразование во время вспышек значительно больше формообразования, создающегося эволюцией. Эволюция в основном создает количественные изменения уже существующих признаков. Новые же, ведущие признаки, возникают во время вспышек чаще всего скачкообразно. Вспышки и эволюция взаимно противоположны и теснейшим образом связаны друг с другом. В своей совокупности они создают величественную картину развития органического мира земного шара».

Выше была рассмотрена ритмичность во времени, однако существует равномерная ритмичность также и при изменении размеров и энергий. Примерами равномерной ритмичности в размерах служат постоянные длины волн излучения водорода и других элементов, а примером ритмичности в энергии являются кванты энергии, по Планку.

Рассмотрим неравномерные ритмы, промежутки между которыми закономерно изменяются. В качестве примера можно привести этапы развития самих организмов. А. В. Жирмуцкий и В. И. Кузьмин [2] установили, что временные промежутки между оплодотворением яйца, вылуплением, наступлением половой зрелости и старостью последовательно увеличиваются в 15 раз. Такие же соотношения имеются между числом особей в популяциях различных размеров для грызунов, насекомых и других животных. В неживой природе неравномерные ритмы наблюдаются в изменении размеров обломков или блоков горных пород. М. А. Садовский [5] выявил, что существуют особые интервалы размеров с большим числом обломков. Они разделяются интервалами, в которых обломков мало. Этому закону подчинены как мелкие обломки, образующиеся при взрывах, так и крупные блоки земной коры и даже планеты. Соотношения между преимущественными размерами последовательно увеличиваются в 2—5 раз. Этому закону также подчинены размеры платформенных структур, льдин на морях и мелкие

блоки, выкальзываемые трещинами отдельности [4]. Такие же неравномерности видны в распределении масс. Например, кривые, отражающие изменения запасов месторождений нефти и газа [3], имеют изломы. Эти изломы свидетельствуют о скачкообразным изменении темпа увеличения числа месторождений по мере уменьшения их запасов, т. е. массы нефти или газа. Расстояния между изломами последовательно увеличиваются примерно в 3 раза.

Периодичность наблюдается даже в силе голоса певца в зависимости от высоты его тона. Расстояния между максимумами силы голоса увеличиваются в 2,7 раза. Подобных примеров прерывистости и ритмичности можно привести очень много. В их число войдут и соотношения, имеющиеся в таблице Менделеева, и целый ряд астрономических единиц.

Из вышесказанного следует, что существуют, по крайней мере, две разновидности неравномерной ритмичности. В одной множителем служит цифра 3, в другой — 15. Если же рассмотреть только более строгие и чистые зависимости, то цифра 3 уточняется до 2,7. Последняя же равна основанию натуральных логарифмов или так называемому числу Непера-е. Эта цифра не является случайной. Она выводится в качестве постоянной из уравнения, описывающего процессы развития систем, которое учитывает влияние предыстории на текущий характер развития. Цифра 15 представляет собой основание натуральных логарифмов — e в степени e , т. е. e^e .

Интересно, что системы равномерных ритмов различного масштаба отстоят друг от друга скорее всего закономерно. Промежутки между системами равномерных ритмов последовательно увеличиваются примерно в 3 раза. Если расположить последовательно системы равномерных ритмов, выделяемых И. И. Красновым [6], и провести среднюю линию, то её наклон будет соответствовать увеличению промежутков между системами ритмов в 2,7 раза. Иначе говоря, системы ритмов объединяются в еще более крупную систему, которая является уже неравномерной.

Поскольку существуют равномерные и неравномерные ритмы, то возникает вопрос, в каких случаях происходит совпадение рубежей тех и других. Ясно, что при совпадении любые перестройки и изменения будут более значительными, чем в случае несовпадения рубежей. Расчеты показали, что в один неравномерный ритм укладывается три равномерных. При этом в конце неравномерного ритма выделяется этап перестройки, размером в одну четверть этого ритма. Сопоставление расчетных равномерных и неравномерных ритмов и моментов их синхронизации с различными геологическими событиями приведено в таблице, опубликованной в книге А. В. Жирмунского и В. И. Кузьмина [2], и там же приведено математическое обо-

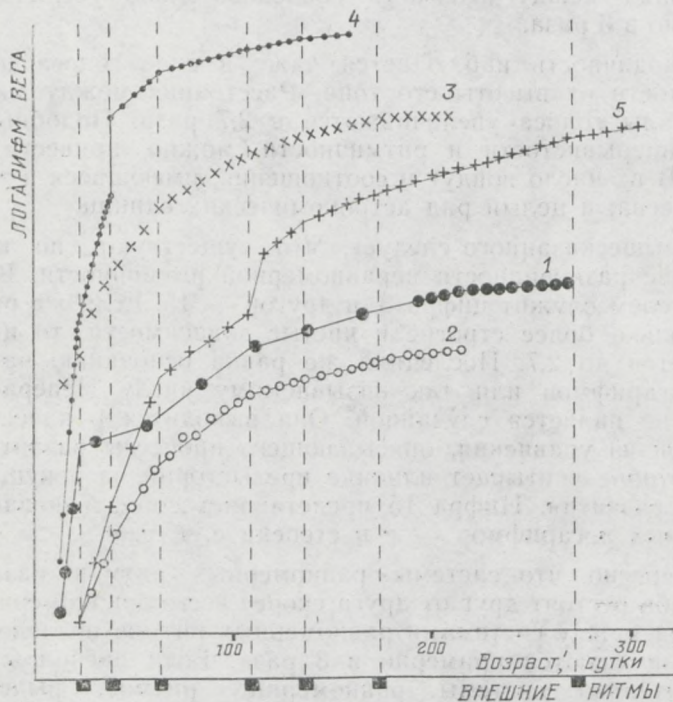


Рис. 2. Сопоставление изменения веса отдельных организмов на начальном периоде их развития между собой и с внешними ритмами: 1 — человек (эмбрион); 2 — белые леггорны (куры); 3 — белые мыши; 4 — морские свинки; 5 — свиньи. Масштаб по вертикальной оси логарифмический и относительный (кривые сдвинуты по вертикали). По горизонтальной оси нанесены внешние ритмы, полученные исходя из синхронизации движений солнца и луны, а также продолжительность развития в сутках.

снование получения расчетных рубежей, и подробно проанализирована степень их совпадений.

Отметим, что для фанерозоя (без неогена и четвертичного периода) из 15 принятых геологических рубежей с расчетными совпадают 14 (90%). При этом по значимости совпадают 10 рубежей (70%), а из 20 расчетных рубежей с геологическими совпадают 14 (70%) и по значимости 10 (50%). С расчетными рубежами хорошо совпадают границы систем и отделов. Большинство несовпадений приходится на геологические рубежи, проявленные не очень сильно.

Помимо воздействия внешних ритмов на органический мир, существуют ритмы и стадийности, присущие каждому организму. К их числу относятся известные биоритмы человека — периодическое чередование физических, психических и эмоциональных спадов и подъемов. Когда спады всех этих трех систем совпадают, у людей часто возникают кризисные ситуации. Биоритмы не выдуманы. После того, как в Японии перестали выпускать на линию шоферов в дни ожидаемого спада в биоритмах, число аварий сократилось. Биоритмы учитываются и при тренировке космонавтов. Такой же характер носит и стадийность развития организмов — созревание яйца, рождение или вылупление, половая зрелость, старость. Рубежи между этими стадиями взаимодействуют с внешней ритмичностью и, по-видимому, вписаны в неё. Об этом говорит совпадение изменений темпа увеличения веса различных организмов на начальных периодах их развития как между собой, так и с внешними ритмами (рис. 2).

Д. В. Наливкин в тех же неопубликованных материалах писал: «... одного механического воздействия внешних условий недостаточно. Объяснение надо искать во взаимной связи, во взаимном воздействии внешней среды и внутреннего строения организмов, каких-то тенденций в их изменениях».

Биоритмы, вероятно, задаются внешней средой в момент рождения или зачатия. Иначе говоря, они тоже в какой-то степени связаны с общей системой ритмичности.

Таким образом, можно говорить о существовании единой, сложной системы ритмичности всей природы. Эта система, скорее всего, управляет развитием природы, является той основой, которая придает ей единство. Организмы же и тела, не встроенные в систему, просто не могут существовать и разрушаются. Системы ритмичности как бы являются организующим началом всей природы. Знание ритмичности имеет и практическое значение. Оно помогает правильнее выделять этапы развития, проводить классификацию разных объектов, выделяя при этом естественные, а не условные группы и, наконец, давать прогноз, основанный на относительной выдержанности ритмичности.

Литература

1. Атлас литолого-палеогеографических карт СССР / Под ред. А. П. Виноградова. М., 1967—69. Т. 1—4.
2. Жирмунский А. В., Кузьмин В. И. Критические уровни в процессах развития биологических систем. М., 1982. С. 178.
3. Наливкин В. Д., Кузьмин В. И., Лукьянова В. Г. Естественные границы в ряду распределения месторождений нефти и газа по запасам // Докл. АН СССР. 1982. Т. 266, № 4. С. 947—951.
4. Наливкин В. Д., Кузьмин В. И., Лукьянова В. Г. Дискретность в распределении и развитии природных систем // Тектоника и нефтегазоносность складчатых поясов. Фрунзе, 1984. С. 27—35.
5. Садовский М. А. Естественная кусковатость горной породы // Докл. АН СССР. 1979. Т. 247, № 4. С. 829—831.
6. Krasnov I. I. Stratigraphische Korrelation der Quartärablagerung im östlichen Gebiet fennoskandischen Vereisung // Schriftner. geol. Wiss. Berlin, 9 (1977). S. 69—79.
7. Raup D., Sepkoski J. J. Mass Extinction in Marine Fossil Record // Science. 1982 Vol. 215, N 4539.
8. Raup D. M., Sepkoski J. J. Periodicity of extinctions in the geologic past: Proc. Nat. Acad. Sci. USA. Febr. 1984. Vol. 81, N 3. P. 801—805.
9. Seismic Stratigraphy — applications to hydrocarbon exploration // Ed. C. E. Payton. AAPG. Tulsa. Okl. USA, 1977. P. 516.

ИЗМЕНЕНИЯ ГРАВИТАЦИОННОГО ПОЛЯ ГАЛАКТИКИ И СВЯЗЬ С НИМИ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА ЗЕМЛИ

В. П. Корчагин

В последнее время для объяснения эволюционных кризисов биосферы (несомненно очень сложных и многообразных), все чаще привлекаются космические явления. К ним обычно относят близкие к нам взрывы Сверхновых, прохождение Солнечной системы сквозь гигантские молекулярные комплексы, бомбардировку поверхности Земли телами астероидальных размеров и т. д. Эти и другие космические явления происходили на протяжении всей эволюции биосферы и вряд ли были в целом опасными для жизни на Земле, но могли в прошлом существенно повлиять на эволюцию. Названные явления происходили и до зарождения жизни, при её становлении и развитии и, вероятно, оказывали воздействие на эволюцию органического мира. Однако связь конкретных критических моментов в развитии биосферы с астрофизическими явлениями остается крайне незначительной. Следовательно, скачкообразное изменение видового состава биосферы должно быть связано с достаточно более глубокими изменениями экологических условий.

Остродискуссионными являются вопросы о периодичности «великих вымираний» в истории биосферы. Кризисные эпизоды в эволюции биосферы за последние 280 млн. лет, обнаруживающие периодичность с длительностью циклов 25—26 и 30—32 млн. лет, обусловлены в основном другими причинами. Вымирания, гигантизм фауны и соответствующие глобальные геологические процессы должны быть связаны, по мнению крупных геологов, с какой-то общей причиной, имеющей космическую природу. Главной причиной, по мнению автора, должны быть изменения гравитационного поля Галактики, связанные с вращением Солнечной системы вокруг её центра.

Материи присуще особое универсальное свойство — тяготение, которое проявляется в том, что все материальные частицы (начиная с атомов и молекул до сколь угодно больших тел) тяготеют друг к другу независимо от их физических и

химических свойств и среды, разделяющей эти объекты. Вокруг каждой материальной частицы (или тела) возникает поле тяготения или, как говорят, гравитационное поле, обладающее свойством, при котором на каждую попавшую в это поле частицу действует вполне определенная по величине и направлению сила. На тело, расположенное на поверхности Земли, действует еще и центробежная сила инерции, возникшая вследствие вращения Земли. Сумма сил притяжения Земли и центробежной силы, есть сила тяжести. Центробежная сила увеличивается от полюсов (где тело находится на оси вращения и центробежное ускорение равно нулю) к экватору, уменьшая силу притяжения и соответственно силу тяжести, которая не может быть постоянной во времени. Изменение силы тяжести от полюса ($983,2 \text{ см/с}^2$) до экватора ($978,0 \text{ см/с}^2$) составляет $5,2 \text{ см/с}^2$ [6].

Если тело перемещается в гравитационном поле на значительное расстояние, то совершается работа против сил гравитационного притяжения. В ускоренно движущихся системах возникают силы инерции, которые направлены в сторону, обратную направлению движения (ускорения). Силы, вызывающие ускорение данного тела, и силы инерции, возникающие вследствие ускорения, согласно первому и второму законам Ньютона, всегда равны по величине и противоположны по направлению. Во время движения Земли с ускорением силы инерции (дополнительная тяжесть) и притяжение Земли направлены вдоль одной линии. В этом случае силы тяжести возрастают, вес тела на Земле увеличивается. Если же движению тела замедляется, дополнительная, фиктивная сила тяжести направлена в сторону, противоположную направлению земного тяготения. Сила тяжести и вес тела в этом случае уменьшаются.

Гравитационные силы воздействуют на сравнительно крупные объекты, размеры которых на Земле лежат в диапазоне приблизительно от $0,1 \text{ мм}$ до 100 км (более мелкие частицы практически не испытывают сил притяжения, а для более крупных — силы гравитации начинают приобретать преобладающее значение) [2]. В связи с этим крупные животные, человек и растения вынуждены постоянно противодействовать силам гравитации. Эти силы действуют постоянно, стимулируя развитие мышц, способы самостоятельного передвижения, а главное — непрерывное самоусовершенствование организмов, стремящихся преодолеть могучее воздействие [2].

Несмотря на незначительное изменение силы тяжести ($5,2 \text{ см/с}^2$), максимальный вес современных животных изменился в семь раз — от $650\text{—}700 \text{ кг}$ (лось, белый медведь) на севере, до 450 кг (слон, бегемот) на экваторе. Если распространить это положение на юру и мел, где некоторые представители динозавров достигали веса не менее 45 т. , т. е. были в 10 раз тяжелее, чем современные крупные сухопутные животные, то

сила тяжести на экваторе в то время была, естественно, меньше.

Наша Галактика (Млечный путь) имеет линзообразную форму и напоминает круглый сильно сжатый диск. Как и диск, Галактика имеет плоскость симметрии, разделяющую её на две равные части, и ось симметрии, проходящую через центр системы и перпендикулярную плоскости симметрии. В Галактике звезды располагаются тем теснее, чем ближе данное место к оси симметрии. Наибольшая звездная плотность — в самом центре Галактики. При удалении от плоскости и оси симметрии звездная плотность убывает, причем при удалении от плоскости симметрии она убывает значительно быстрее. Солнце находится почти точно в плоскости симметрии Галактики, но от оси симметрии (и, следовательно, от центра) отстает на расстояние около 10 кпс, т. е. оно ближе к краю Галактики, чем к её центру.

Как известно, галактики вращаются вокруг своей короткой оси, перпендикулярной к плоскости их экватора. В районе Солнца угловая скорость равна $0''$, 0047 в год. Это соответствует периоду обращения в 275 млн. лет (нами для удобства округлено до 280 млн. лет). Обычно именно эту величину — период обращения Солнца вместе со звездами около центра нашей звездной системы — считают периодом вращения Галактики и называют галактическим годом. Но следует помнить, что общего периода вращения для всей Галактики нет, она вращается не как твердое тело, все точки которого описывают круг за один и тот же промежуток времени, а подобно вращающейся жидкости в тазу, — т. е. угловая скорость вращения уменьшается с удалением от центра. Совместно с Галактикой по эллиптической орбите вращается и Солнечная система, то приближаясь к её центральным массам, то удаляясь. Звезды и Солнце движутся не в пустом пространстве, а в реальной физической среде, наделенной многими свойствами. Полный оборот вокруг центра Галактики, как уже сказано, Солнечная система совершает за 280 млн. лет. Это время равно геологической эре. Солнечная система обращается вокруг центра Галактики со скоростью 220 км/с, что значительно превосходит скорости остальных космических движений (скорость вращения Земли вокруг своей оси, вокруг Солнца и т. д.). Следовательно, основное наше движение — это участие во вращении около центра Галактики [1]. Если скорость полного обращения Солнечной системы более или менее постоянна, то в течение галактического года она несколько меняется. При удалении от центральных масс скорость движения планет и Солнца уменьшается, а при приближении — увеличивается (следствие второго закона Кеплера). Изменение расстояния между центром Галактики и Солнечной системой приводит к изменению галактического гравитационного поля, которое наиболее сильно в центральной части

Галактики, а по мере удаления от нее ослабевает в связи с уменьшением общей массы небесных тел.

В удаленных от центра Галактики районах, где гравитационное поле слабее, а скорость обращения планет минимальная, наступает тектоническое затишье, отвечающее глобальному циклу растяжения земной коры и увеличения радиуса Земли (рис. 1). В это время стихает горообразование, уменьшается альbedo Земли, отступают ледники, усиливаются морские трансгрессии, наблюдается глобальное потепление и выравнивание климата, в океанскую воду поступает значительно больше углекислого газа. Возникают более благоприятные условия для расцвета фауны и флоры; наступает её гигантизм (например, во время юры и мела, для которых характерно наиболее слабое гравитационное поле). Впервые в истории органического мира гигантизм наблюдался у эдиакарской фауны. Затем — в ордовике и силуре, где значительное развитие получили головоногие моллюски, достигавшие двух-, а ракоскорпионы — трехметровой длины; «выросли» трилобиты — длина некоторых экземпляров доходила до полутора метров и более; наutilus тоже вырастают до двух и более метров. Но самым важным событием явилось завоевание суши растениями в силуре и пер-

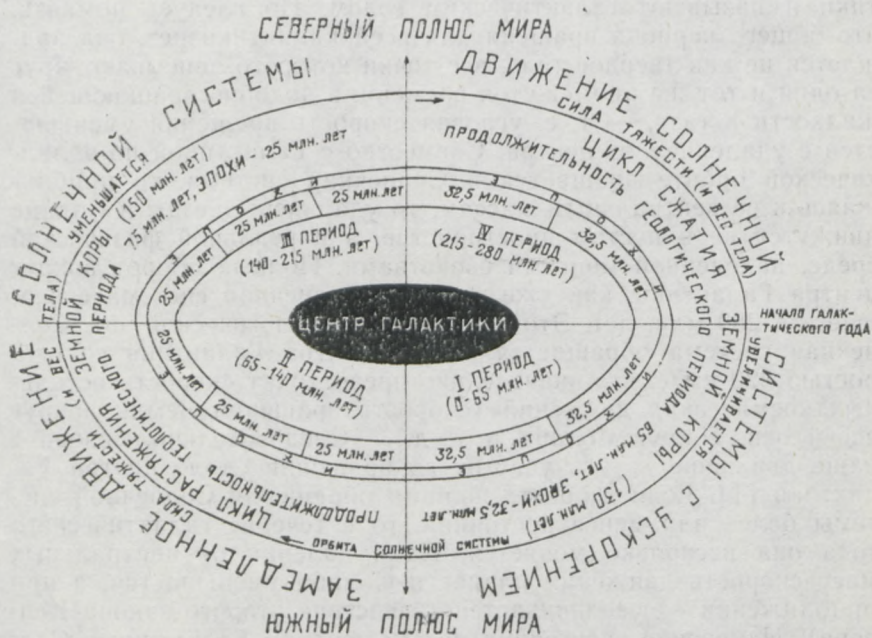


Рисунок. Движение Солнечной системы вокруг центра Галактики в течение одного галактического года (геологической эры).

выми животными в конце силура—начале девона. В девоне растения уже были довольно большими. Эти события произошли в самом слабом гравитационном поле и в самой удаленной точке орбиты Солнечной системы. В следующем цикле слабого гравитационного поля (юра-мел) появились гигантские формы наземных растительных и хищных динозавров (некоторые достигали чудовищных размеров), а также летающие ящеры с размахом крыльев до 20 м, которые могли летать только в слабом гравитационном поле. В настоящее время такие птицы из-за более сильного гравитационного поля, чем в юре и мелу, летать не могут (примером может служить страус). В конце цикла растяжения и начале цикла сжатия — например, в конце мела и в начале палеогена — резко возросла сила тяжести, увеличился вес тел животных, что привело в геологически очень короткий срок к коренным преобразованиям: в морях исчезли аммониты, достигавшие в мелу размеров до 3 м в диаметре, рудисты; целиком вымерли гигантские пресмыкающиеся как на суше, так и в море. Вместо них появились сумчатые и плацентарные млекопитающие и беззубые облегченные птицы, более приспособленные к жестким условиям существования. Следует отметить, что перегрузки, даже незначительные, но с постепенным нарастанием в течение миллионов лет, так или иначе должны были привести к биологическому дискомфорту, а затем и к массовой гибели, в первую очередь, крупных животных, вес которых в слабом гравитационном поле достиг максимума. Вероятно, динозавры к концу мела настолько «потяжелели», что это стало опасно для жизни и в конце концов привело к их гибели.

При приближении Солнечной системы к центру Галактики и вхождении её в более сильное гравитационное поле, после истечения определенного времени происходит увеличение скорости обращения Солнечной системы вокруг центра Галактики и уменьшение скорости вращения Земли вокруг Солнца. Это время отвечает глобальным циклам сжатия и уменьшения радиуса Земли, в процессе которых активно проявляются складко- и горообразовательные процессы, морские регрессии, сокращается поступление углекислоты в океанскую воду, наблюдается глобальное похолодание и очередная перестройка биосферы. Так, в начале перми, когда образовался суперконтинент Гондвана, резкая смена физико-географических условий (бурное развитие оледенения, охватившего огромную территорию, сокращение площадей мелководных эпиконтинентальных морей) привела к полному вымиранию трилобитов, рогоз и других мелководных морских беспозвоночных и бурному развитию земноводных и насекомых. Континентальный климат и резкое похолодание вызвали интенсивную смену растительности. Почти половина допермской флоры погибла. В то же время большого разнообразия достигли голосеменные растения.

Кроме того, в процессе движения Солнечной системы вокруг центра Галактики, вероятно, происходят периодические изменения светимости Солнца. Торможение Солнечной системы при входе её в более сильное гравитационное поле приводит к «быстрому» перемешиванию солнечных недр и понижению температуры солнечного ядра. Это явление должно сопровождаться довольно значительным понижением светимости Солнца (на несколько процентов) и повышением температуры на поверхности Земли. При удалении от центра Галактики и переходе в слабое гравитационное поле светимость Солнца увеличивается, температура поверхности Земли соответственно понижается [3].

Таким образом, циклы сжатия и растяжения земной коры происходят периодически (Земля пульсирует) и зависят в основном от положения Солнечной системы на галактической орбите. Принятая продолжительность циклов сжатия — 130 млн. лет, циклов растяжения — 150 млн. лет [4, 5]. Организмы приспособляются к космическим циклам и регулируют (конечно, бессознательно) свои биоритмы так, чтобы находиться в гармоническом единстве с окружением. Однако интенсивное вмешательство космических сил в биоритмы и циклы, особенно при резкой смене гравитационных полей Галактики, вероятно, может внести дисгармонию в биохимические процессы и окончиться катастрофой для организмов.

Однако обращением вокруг галактического центра движение Солнца не исчерпывается. Оно одновременно совершает колебательные движения относительно галактической плоскости. Как известно, основная часть массы нашей Галактики сосредоточена в относительно тонком диске. Когда Солнце находится выше этого диска, его гравитационное поле притягивает Солнце, и, набирая скорость, оно «падает» на диск и по инерции его «проскакивает». По другую же сторону диска Солнце движется, удаляясь от него до тех пор, пока возвращающая сила гравитационного поля не заставит наше светило двигаться в обратную сторону, вновь «падая» на диск, но с другой стороны. Амплитуда колебания (максимальное удаление от галактической плоскости) составляет несколько десятков парсек [3]. Зная эпоху и период, нетрудно рассчитать моменты пересечения галактической плоскости Солнечной системой. Продолжительность геологического периода, по нашим данным, 65—75 млн. лет, т. е. через каждые 32,5 млн. лет (в сильном гравитационном поле) и 25 млн. лет (в слабом гравитационном поле), соответствующим геологическим эпохам, Солнце пересекает плоскость Галактики. Эволюционные кризисы, очевидно, наступают всякий раз, когда мы пересекаем галактическую плоскость, где гравитационное поле максимально, т. е. в одних случаях через 25, а в других — через 32,5 млн. лет.

Таким образом, наиболее мощной движущей силой, управ-

ляющей процессами эволюции земной коры и органического мира, по нашему мнению, является изменение гравитационного поля Галактики. Это влечет за собой смену тектонических режимов, периодические изменения географического расположения континентов и находящихся между ними океанов, в связи с чем, с одной стороны, периодически существенно меняются физико-географические условия обитания фауны и флоры, благоприятные то для одних, то для других видов растительного и животного мира, а с другой стороны, это приводит к гигантизму (слабое гравитационное поле) и вымиранию (сильное гравитационное поле) крупных животных. Одновременно происходит и смена магнитного поля, что, очевидно, также не безразлично для крупных животных, особенно для перелетных птиц, пользующихся магнитными силовыми линиями. К этому можно добавить запыленность Солнечной системы, которая, вероятно, возникает во время её торможения при смене интенсивности гравитационного поля Галактики.

Избыточное выделение из верхней мантии в конце циклов растяжения таких химических элементов, как иридий и осмий, может отравлять гидросферу и атмосферу и также способствовать гибели животных и растений. Л. Альварес, У. Альварес, Ф. Асаро и Г. Мишель (США) сообщили, что в слое глубоководной красной глины, соответствующем переходу от мезозоя к кайнозою, обнаружена аномально высокая концентрация иридия и осмия. Подстилающие и перекрывающие эти глины слои содержат «нормальную» фоновую концентрацию данных элементов. С этим же промежутком времени совпадает вымирание морских простейших в отдельных регионах [3]. Иридий и осмий встречаются в ультраосновных породах в ассоциации с платиной. Эти химические элементы, относительно редкие в земной коре, гораздо более обильны в веществе метеоритов. Данное обстоятельство свидетельствует о принадлежности иридия и осмия к нижним горизонтам верхней мантии, до которых глубинные разломы распространяются довольно редко, а также к внутренним частям малых тел Солнечной системы, обломки которых при столкновении и разрушении падали на Землю. По нашему мнению, иридий и осмий выделяются из мантии в конце глобального цикла растяжения, насыщая глубоководные осадки близ глубинных разломов и отравляя океаническую воду, что приводит к гибели, в частности, морских простейших. Л. Альварес и его коллеги аномалию повышенного содержания этих элементов объясняют столкновением Земли с небольшим астероидом. Однако падение астероида должно сопровождаться «мгновенным» скачком в смене фауны. Между тем, динозавры начали вымирать еще до времени, отмеченного «иридиевой» аномалией, а, возможно, какое-то время существовали и после этого момента.

Литература

1. Агениян Т. А. Звезды, галактики, Метагалактика. М., 1982. 416 с.
2. Баландин Р. К. Каменная летопись Земли. М., 1983. 168 с.
3. Владимирский Б. М., Кисловский Л. Д. Космические воздействия и эволюция биосферы. М., 1986. 64 с.
4. Корчагин В. П. Геохронометрическая шкала // Геология и полезные ископаемые юга Восточной Сибири: Тез. докл. Всесоюз. конф. Иркутск, 1984. С. 34—36.
5. Корчагин В. П. Глобальные циклы сжатия и растяжения земной коры, их периодичность и связь с ними магнетизма и эндогенных рудных месторождений (принципиальная схема). М., Деп. в ВИНТИ, № 6119-85. 27 с.
6. Куликов К. А. Вращение Земли. М., 1985. 159 с.

ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОСИСТЕМ И ГЛОБАЛЬНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КАТАСТРОФЫ

В. Ф. Левченко, Я. И. Старобогатов

Идеи катастрофизма давно находят свое отражение в палеонтологии и глобальной экологии, что объясняется наблюдаемыми фактами резкой смены состава органических остатков от горизонта к горизонту, а также задачами биостратиграфии (выявление маркирующих отложений определенного возраста по всему земному шару).

Обычно смену видového состава органических остатков связывают с видообразованием. При этом часто допускают по крайней мере две ошибки. Во-первых, не оговаривают то немаловажное обстоятельство, что возникновение нового вида (или более крупного таксона) и его широкое распространение (события), обусловлены разными причинами, которые могут отстоять друг от друга во времени на десятки и даже сотни миллионов лет. Так, например, появление первых голосеменных относится к девону, тогда как широкое распространение они получили только начиная с карбона, т. е. почти через 30 млн. лет. Во-вторых, во многих теоретических построениях не учитывают, что возникновение новых видов и таксонов более высокого ранга происходит в конкретных экосистемах (или на их границах — экотонах) и без соответствующей изначальной «предрасположенности» родительских экосистем немислимо. Таким образом, все перестройки жизни, наблюдавшиеся в прошлом, если это только не последствие пространственного смещения существовавших в то время экосистем, являются результатом эволюции экосистем или, другими словами, эволюции всей совокупности взаимозависимых жизненных форм, составляющих то или иное сообщество [1, 3, 5, 8, 9].

Вопросы эволюции экосистем только начинают разрабатываться исследователями [2, 5, 6]. Нередко пытаются подойти к этой проблеме, анализируя сукцессионные процессы. По мнению авторов, это неверно. Для сукцессионных рядов характерна закономерность, а часто цикличность и повторяемость, что не имеет прямого отношения к эволюции. Традиционное изуче-

ние сукцессионного ряда скорее напоминает изучение разных стадий онтогенеза организма, когда подробно анализируется то или иное квазистационарное состояние. Об эволюционных же явлениях в экосистемах свидетельствуют именно нарушения закономерного ряда фаз сукцессии и неповторяемость явлений [6, 9].

Эволюционные явления, происходящие в экосистемах, можно классифицировать по разным признакам. Если говорить о мелкомасштабных эволюционных изменениях, то здесь следует выделить следующие четыре типа, часто наблюдающиеся одновременно: дивергенционный (пространственно разобщенные части одной экосистемы из-за различия условий дивергируют); анагенетический (в связи с изменением условий изменяется экосистема в целом); интродукционный (изменение вызвано вселением новых организмов); диверсификационный (вселение извне ограничено, и система меняется за счет коэволюции и дивергенции составляющих её организмов). Во всех этих процессах видообразование является элементарным актом эволюции экосистем, необратимо меняющим связи внутри них и взаимоотношения между различными организмами [5, 8, 9].

Если же говорить об изменениях структуры трофических уровней и взаимоотношениях между последними, то здесь следует обращать внимание на взаимодействие экосистем со средой и на тенденции, проявляющиеся при соприкосновении видовых популяций. Естественно, что только соприкосновение видов (экологический «симбиоз» или экобиоз) обеспечивает неопределенно долгое существование экосистемы и соответственно видовых популяций. Взаимозависимость популяций в экосистеме означает, что между ними существуют замкнутые связи «по существованию», сужающие спектр возможных направлений эволюции [4, 9].

При неизменных условиях среды соприкосновение осуществляется асимптотически, что обусловлено всё более точной «подгонкой» реализованных ниш популяцией к предоставляемым всей экосистемой и средой условиям. Такие условия, или точнее — многомерная область предоставляемых условий, в дальнейшем будут называться лицензией [4, 6, 8, 9]. С формальной точки зрения лицензии существуют везде, где есть источники вещества и энергии. Во избежание неясностей в статье сознательно ограничивается понятие лицензии и говорится лишь об условиях, в принципе пригодных для существования тех или иных форм органической жизни. При таком подходе каждому трофическому уровню экосистемы, характеризующемуся лишь ему присущими типами входного и выходного потоков вещества и энергии (например, световой и химической в виде органического вещества растений), соответствует своя лицензия. Естественно, что лицензия какой-либо популяции может или полностью совпадать с реализованной нишей, или

быть шире, но тогда она неизбежно будет подразделена на две или несколько частей, одна из которых совпадает полностью.

Во многих сложившихся экосистемах, где видовые популяции связаны между собой экологическим симбиозом, лицензии трофических уровней используются популяциями практически полностью, какая бы фаза сукцессионного ряда не изучалась. Изменения условий (лицензий), приводящие к истощению среды на одной фазе, предопределяют появление последующей фазы. При этом из факта полного использования лицензии не вытекает постоянство видового состава. В пределах одной лицензии возможно наличие нескольких реализованных ниш, другими словами, сосуществование конкурирующих, но экологически близких популяций разных видов. При этом может наблюдаться микроэволюция, не приводящая, однако, к эволюции экосистемы в целом (нефинальная эволюция [10]). В этом случае, несмотря на изменение реализованных ниш, групповая реализованная ниша лицензии не меняется [3].

Наоборот, в экосистемах, ещё не сложившихся, лицензии могут быть не заполнены целиком. Незаполненные части лицензий будут называться свободными лицензиями, заполненные — занятыми. Возможно длительное существование свободных лицензий. Последнее обусловлено, по-видимому, морфогенетическими ограничениями эволюции потенциальных потребителей неиспользуемого вещества в энергии, или иначе — ограничениями изменения фундаментальных (потенциальных) ниш видов, существующих в экосистеме и сопредельных с нею областях.

Если появляется новый вид, способный занять свободную лицензию, то такой процесс происходит без конкуренции, причем, в историческом масштабе крайне быстро. Очевидно, что здесь мы имеем дело с процессом быстрого распространения вида. При этом меняется структура внутренних связей в экосистеме, соотношения между численностями популяций её составляющих, а также другие макрохарактеристики (например, параметры входного и выходного потоков вещества и энергии). Напротив, при отсутствии свободных лицензий даже появление множества новых видов не всегда приводит к коренной перестройке экосистемы, поскольку их широкое распространение ограничено конкуренцией. Естественно, конкуренция является важнейшим направляющим фактором и на самом этапе видообразования.

Из изложенного следует, что наблюдающиеся резкие перестройки экосистем, для которых характерно изменение видового состава сообществ (часто со значительным возрастанием численности малозаметных до этого популяций), — результат заполнения свободных лицензий.

Появление свободных лицензий может быть вызвано, по крайней мере, двумя причинами:

1) освобождением ранее занятых лицензий вследствие падения численности занимавших их популяций (например, селективное вымирание какой-либо популяции из-за воздействия на неё неблагоприятных факторов);

2) возникновением новых лицензий вследствие улучшения (или просто изменения) среды из-за изменения биотических и абиотических факторов (при ухудшении среды и сужении лицензий происходит упрощение или разрушение экосистемы).

Как уже говорилось, на заполнение свободных лицензий далеко не всегда имеются «кандидаты», и тогда некоторые лицензии длительное время остаются не полностью заполненными. При этом часто возникает ситуация, когда органическое вещество, вырабатываемое на том или ином трофическом уровне экосистемы, не используется последней, а выносится за её пределы. В эволюционном аспекте тенденции к заполнению свободных лицензий проявляются в сокращении продолжительности углеродного цикла экосистемы. Именно те экосистемы, в которых вся вырабатываемая органика не теряется вовне, а целиком используется системой, имеют, по-видимому, минимально возможный (с данными продуцентами) период углеродного цикла.

Возникающая в результате этих процессов общая картина сводится к оптимизации использования экосистемой среды, что можно описать в терминах оптимизации использования углерода — ускорения его круговорота. Первые шаги здесь всегда определяются оптимизацией перехода углерода в восстановленное органическое состояние, что осуществляют автотрофы. Увеличение количества одновременно представленного восстановленного углерода может приводить к усложнению пищевых цепей гетеротрофов, ускоряющих его окисление. Поскольку первый процесс в эволюции несколько опережает второй (особенно в том случае, когда имеются морфогенетические ограничения эволюции гетеротрофов), выделяются эпохи, когда много углерода захоранивается в восстановленном состоянии [6]. Типичный пример — эпохи угленакопления.

Чем меньше остается свободных лицензий, и соответственно более оптимизируется круговорот углерода, тем в большей степени усиливается соприиспособление видовых популяций экосистемы. Возникает полностью сложившаяся экосистема, при неизменных условиях среды не меняющая своих макрохарактеристик в течение длительного времени (время усреднения больше периода сукцессионного цикла). Видообразование внутри неё, если и идет, то приводит к появлению экологически подобных видов; групповые реализованные ниши сохраняются. Иная ситуация наблюдается при изменении среды, в которой существует такая экосистема. Как правило, эти из-

менения затрагивают традиционные каналы поступления вещества и энергии в систему. В этом случае возможно возникновение новых свободных лицензий и уничтожение части заполненных старых. Чем более высокоприспособленной была экосистема, тем более чувствительна она к нарушениям потоков вещества и энергии. Так, относительно небольшое уменьшение потока солнечной энергии или содержание углекислоты — «прерывание» — ведет к её дезорганизации и, как следствие, к значительному нарушению её структуры или разрушению [3, 4]. Появившиеся свободные лицензии могут быть быстро заняты малозаметными ранее компонентами, поскольку конкуренция здесь ослаблена. В случае восстановления условий возврат численностей популяций к первоначальным невозможен без конкурентной борьбы.

Таким образом, восстановление условий после «прерывания» в общем не приводит к исходному состоянию, гораздо чаще начинают преобладать почти незаметные ранее компоненты, которые были приурочены, например, к начальным этапам сукцессионного ряда или экотонам. Возникновение при «прерывании» недостатка органики, вырабатываемой продуцентами, приводит к тому, что для них меняется направленность отбора. Среди растений в выгодном положении оказываются те, которые более эффективно усваивают солнечную энергию. Это чаще всего означает, что они обладают увеличенным листовым индексом [4].

Напротив, при неизменных условиях среды отбор в сложившейся экосистеме имеет главным образом стабилизирующий характер. «Прерывания» приводят к возникновению сообществ с увеличенным листовым индексом и его закономерному росту в течение фанерозоя [4, 6]. Наиболее значительные из них обусловлены уменьшением газоотделения углекислоты из недр Земли и происходят примерно каждые 200 млн. лет [7]. Следующие по значимости «прерывания» происходят с периодом в несколько десятков тысяч лет и связаны с изменениями солнечной инсоляции в зависимости от колебаний параметров земной орбиты.

Изложенная схема хорошо объясняет, в частности, быстрый переход покрытосеменных к доминированию, происшедший в середине мела (впрочем, доминирование здесь относительное, поскольку голосеменные и сейчас занимают такие же площади, что и покрытосеменные). Обычно для таких «катастроф» ищут какую-то грандиозную внеземную причину, забывая о том, что незначительное изменение лицензий может быть толчком, возбуждающим лавинообразный процесс перестройки сложившихся экосистем [3].

Относительно истории изменения среднего периода углеродного цикла в масштабе всей биосферы отметим следующее:

I. Каждое усовершенствование эффективности фотосинтеза

(появление эукариотного ядра, хроматофоров, ультраструктурное усовершенствование последних, формирование кроны) влетает за собой замедление круговорота углерода.

II. Усложнение трофических цепей для консументов, увеличение их разнообразия приводит к ускорению круговорота углерода.

III. Суммарный эффект этих двух процессов — замедление круговорота углерода, поскольку среднее время нахождения углерода в восстановленном состоянии увеличивается пропорционально увеличению времени жизни продуцентов.

Изложенные взгляды на эволюцию экосистем хорошо согласуются со стохастической моделью фаунистического разнообразия [11]. На первых этапах, когда преобладают диверсификационные процессы, разнообразие быстро возрастает. Затем наступает насыщение (доминируют интродукционные, дивергенционные и анагенетические процессы). В результате скорости появления и исчезновения видов уравниваются.

Анализ микроэволюционных преобразований конкретных форм животных и растений значительно облегчается пониманием общего хода эволюции экосистем и изменений их трофической структуры. Развиваемые в нашей работе идеи не отрицают эволюционного самодвижения экосистем, тогда как внешние по отношению к ним факторы (прежде всего абиотические) играют роль пусковых механизмов, ограничителей, а иногда — разрушителей.

Литература

1. Жерихин В. В., Расницын А. П. Биоценотическая регуляция макроэволюционных процессов // Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. С. 77—81.
2. Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М., 1977. 256 с.
3. Левченко В. Ф. О внутренних связях и консервативности структур экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 21—23.
4. Левченко В. Ф. Физическая модель эволюции биосистем // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45, № 2. С. 158—163.
5. Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И. Эволюция экосистем и глобальные экологические катастрофы // Важнейшие биотические события в истории Земли. Таллинн, 1986. С. 44—45.
6. Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И. Два аспекта эволюции жизни: физический и биологический // Физика: проблемы, история, люди. Л., 1986. С. 102—142.
7. Ронов А. Б. Вулканизм, карбонатакопление, жизнь // Геохимия. 1976. № 8. С. 1252—1277.
8. Старобогатов Я. И. Эволюция экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 70—72.
9. Старобогатов Я. И. Проблема видообразования // Итоги науки и техники. Сер. общая геология. М., 1985. Т. 20. 96 с.
10. Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М., 1973. 216 с.
11. Raup D. M., Gould S. J., Schopf Th. J. M., Simberloff D. S. Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity // J. Geol. 1973. Vol. 81. N 5. P. 525—542.

О ЗНАЧЕНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ И УСЛОВИЙ ПИТАНИЯ В ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ МОРСКОЙ БИОТЫ

О. Н. Зезина

Одна из задач морских биологов — исследование истории формирования современной фауны и выявление тех условий, при которых возник и сложился наблюдаемый ныне облик морского населения с определенным систематическим составом, географической зональностью и экологическими особенностями распределения жизни. В ходе таких исследований обычно решается вопрос: какие события геологической истории определили или могли определить те или иные черты состава и распределения современного морского населения.

Исторический подход к изучению донной макрофауны тесно связан со структурным подходом. Исследование биологической структуры океана показывает, что важнейшими факторами, определяющими состав и экологические характеристики донного населения, являются климат и трофические ресурсы, изменение которых влечет за собой крупные биотические перестройки.

Климат в океане зависит прежде всего от более или менее контрастного распределения тепла вдоль меридиана. При этом наиболее общее значение имеет набор планетарных круговоротов в верхнем полутораклометровом слое воды, охватывающем поверхностную и промежуточную гидрологические структурные зоны. В современном океане набор планетарных круговоротов выглядит следующим образом (рис. 1). К северу и к югу от экватора в центральной части океанов располагаются самые крупные субтропические антициклонические круговороты, слагающиеся из пассатных течений и крупнейших трансокеанических течений: Северо-Атлантического, Северо-Тихоокеанского и Циркум-Антарктического. К полюсам от субтропических круговоротов расположены субполярные циклонические круговороты. Подповерхностные воды, в которых происходит распад органического вещества, синтезированного в верхних слоях, обогащены биогенными элементами. В центре циклонических круговоротов происходит подъем этих вод в освещенную зону, что вызывает обильное развитие планктонных водорослей. Осе-

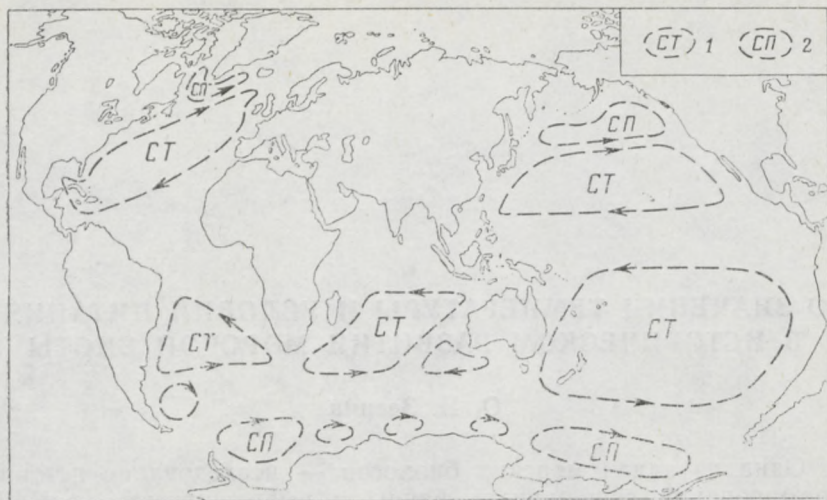


Рис. 1. Схема расположения субтропических и субполярных круговоротов поверхностных вод в современных океанах. 1 — субтропические антициклонические круговороты, 2 — субполярные циклонические круговороты.

дая на дно, водоросли и питающиеся ими планктонные животные обеспечивают высокое содержание органического вещества в осадках, поэтому под субполярными круговоротами океанское дно обогащено жизнью. В центре антициклонических круговоротов, напротив, происходит опускание поверхностных вод, в которых биогенные элементы уже исчерпаны, а подток их к поверхности ослаблен, и на дне океанов под субтропическими круговоротами расположены области, наиболее бедные жизнью — так называемые «субтропические океанские пустыни».

Связь современной гидробиологической обстановки с распределением жизни на дне океана хорошо отражает схема (рис. 2), разработанная М. Н. Соколовой в результате исследования трофической структуры глубоководного бентоса [10, 11]. Эвтрофными названы области и зоны, где преобладают крупные донные животные, питающиеся осадком, олиготрофными — области и зоны, где таких животных мало или вообще нет; в бентали преобладают сестонофаги, питающиеся взвесью из толщи воды. Расположение глобальных эвтрофных зон связано с распределением осадков, обогащенных органическим веществом. Эвтрофными оказываются, в частности, все приконтинентальные районы океанического ложа, они слагаются в приконтинентальную эвтрофную зону. В открытом океане планетарные эвтрофные зоны соответствуют распространению кремнистых осадков.

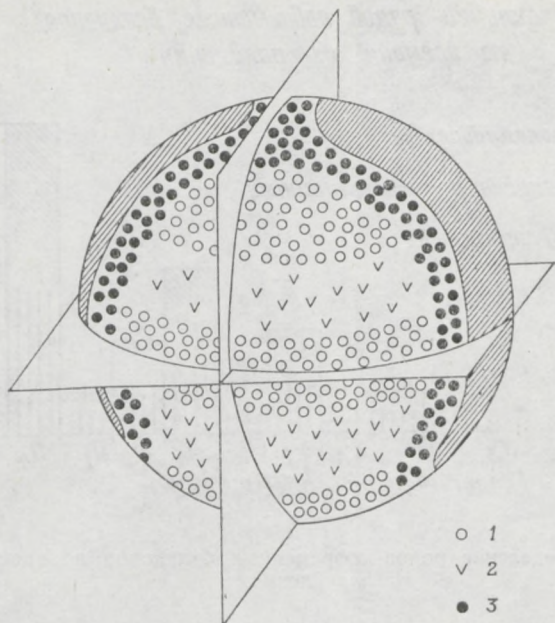


Рис. 2. Планетарные трофические зоны глубоководного макробентоса (по М. Н. Соколовой). 1 — широтные эвтрофные зоны, 2 — широтные олиготрофные зоны, 3 — приконтинентальная эвтрофная зона.

О том, как давно возникла и существует та структура донной фауны, которую мы наблюдаем сегодня, можно судить как по смене осадков во времени, так и по времени появления современных таксонов донных животных. Для глубоководного океана показано, что осадки, характерные для современных высокоширотных планетарных эвтрофных зон, прослеживаются в колонках только с конца палеогена [1]. Если же анализировать состав родов современных брахиопод по времени появления с учетом характера их географического распространения (рис. 3), то оказывается, что современные холодноводные эндемики на уровне рода появились в олигоцене, а тепловодные и широко распространенные современные роды известны и с более раннего времени с существенным максимумом их появления в эоцене. Сходная картина распределения современных тепловодных и холодноводных родов по времени их появления получена и по некоторым другим систематическим группам морской фауны. Следовательно, современные холодноводные таксоны относятся к относительно новым, молодым.

*Распределение родов современных брахиопод
по времени их появления*

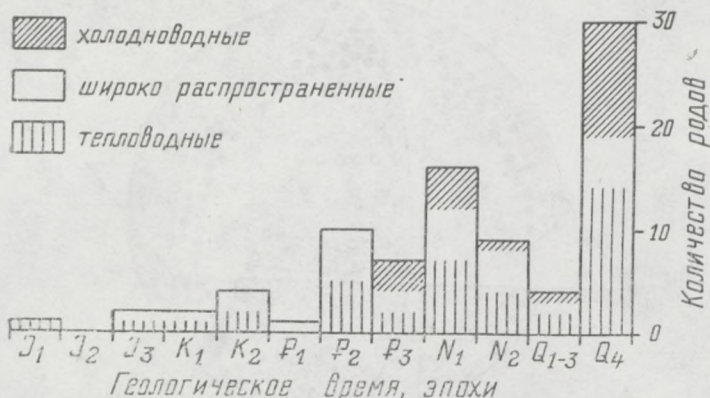


Рис. 3. Распределение родов современных брахиопод по времени их появления.

Эти данные согласуются с представлением о сравнительно недавней смене гидрологической обстановки к океану, связанной с формированием современных субполярных круговоротов, которые определяют черты так называемой кайнозойской океанической циркуляции [6]. Установление кайнозойской циркуляции мобилисты сопоставляют с такими глобальными событиями как отчленение Австралийского континента от Антарктиды и возникновение, а затем и окончательное формирование Циркум-Антарктического течения. Предполагается, что именно это течение и его гомологи в северном полушарии (Северо-Атлантическое и Северо-Тихоокеанское) увеличили изоляцию высокоширотных районов океана и обеспечили контрастность климатических зон, характерную для настоящего времени.

Особое внимание в биоокеанологии уделяется сейчас трофическому направлению. Исследование источников и способов питания морских животных позволяет проводить экологическую типизацию биоценозов на трофологической основе. Такой анализ был выполнен и на палеонтологическом материале для палеобиокомплексов палеогеновых и поздне меловых морей [5, 8, 9]. Анализ показал, что трофическая структура донных сообществ характеризуется высокой степенью стабильности, и изменения этой структуры отражают существенные перестройки геоморфологии и гидрологии древних водоемов. Трофология в

историческом плане — это новое и перспективное направление, помогающее понять событийную основу биотических изменений. В этой области сделаны лишь первые шаги, но они показывают, что смена условий питания — один из важнейших факторов переформирования морской биоты.

Остановимся на одном примере, существенном для изучения истории развития брахиопод и моллюсков, но имеющем и более широкое значение. Речь идет о результатах, полученных американской исследовательницей Таппан [13, 14], об обилии и составе фитопланктона в фанерозое (рис. 4). Изменение продукции и биомассы фитопланктона даны ею в самой общей форме по запасам захороненного органического вещества планктонного происхождения, а состав фитопланктона восстановлен по конкретным находкам разных систематических групп планктонных водорослей. Схема Таппан показывает, что морские животные, питающиеся из толщи воды, в палеозойских морях имели совершенно иную кормовую базу, чем сестонофаги мезозойских и кайнозойских морей. Важным отличием мезозойско-кайнозойского планктона оказалось появление, а затем и преобладание в его составе толстостенных водорослей (диатомовых, кокколитофорид, силикофлагеллат), отсутствовавших в палеозое. Экспериментально доказано [12], что замковые брахиоподы современный планктон не потребляют и относятся к нему как к нежелательной взвеси. Представители отрядов замковых, пережившие палеозойско-кайнозойский рубеж, оказались приспособленными к питанию продуктами деструк-

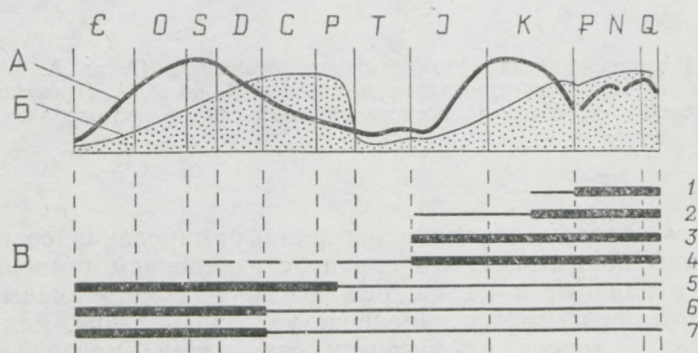


Рис. 4. Изменение продукции /А/, биомассы /Б/ и качественного состава /В/ фитопланктона в фанерозое (по Н. Таппан [13, 14] с изменениями по А. П. Жузе [2]). 1 — силикофлагеллаты, 2 — диатомовые, 3 — кокколитофориды, 4 — динофлагеллаты, 5 — зеленые, 6 — синезеленые, 7 — акритархи. (Масштаб времени палеозоя сжат в полтора раза).

ции фитопланктона и впоследствии заселили не мелководья, а глубины склонов, за пределами фотической зоны. Мелководные же районы мезозойско-кайнозойских морей были успешно освоены двустворчатыми моллюсками, эволюция которых сопровождалась интенсивным развитием сифонатных форм на новой кормовой базе. Можно предположить [3, 4], что смена брахиопод двустворчатыми моллюсками в шельфовых биоценозах (рис. 5) имела в своей основе не конкурентное вытеснение, а заполнение освобожденных экологических ниш при сменившихся пищевых ресурсах.

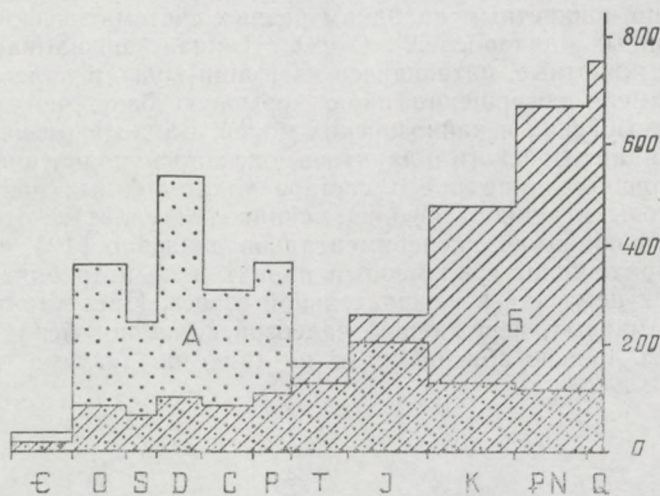


Рис. 5. Изменение числа родов замковых брахиопод (А по А. Williams, J. M. Hurts [15]) и двустворчатых моллюсков (Б по Л. А. Невеской [7]) в фанерозое. Масштаб времени палеозоя сжат в полтора раза.

Таким образом, изучение истории формирования современной фауны показывает, что наряду с изменением температуры не менее важным и подчас решающим фактором смены морской биоты оказывается изменение условий питания. Если при переходе от эоцена к олигоцену становление новой океанической циркуляции стало причиной перераспределения тепла на шельфах и органики на ложе океана, то при переходе от палеозоя к мезозою смена систематического состава морских донных сестонофагов на шельфах была тесно связана со сменой состава планктонных организмов, что следует рассматривать как крупную перестройку всей экосистемы Мирового океана.

Литература

1. Богданов Ю. А., Николаев С. Д. Изменение климата бассейна Тихого океана в мезозое-кайнозое // Морская микропалеонтология. М., 1978. С. 127—139.
2. Жузе А. П. Роль диатомей в процессе осадкообразования в морях и континентальных водоемах // Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Л., 1974. Т. 1. С. 80—100.
3. Зезина О. Н. К гидробиологической оценке перемен в истории развития брахиопод и моллюсков на рубеже палеозоя и мезозоя // Моллюски, основные результаты их изучения. Л., 1979. С. 49—51.
4. Зезина О. Н. Современные брахиоподы и проблемы батинальной зоны океана. М., 1985. 247 с.
5. Кузнецова А. П., Осипова А. И., Геккер Р. Ф. Трофический облик донного населения Ферганского залива палеогенового моря Тетис и его изменения в связи со сменой палеоэкологической обстановки // Экология донного населения шельфовой зоны. М., 1979. С. 78—87 // Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова АН СССР.
6. Лисицын А. П., Богданов Ю. А., Левитан М. А. и др. История мезозойско-кайнозойской седиментации в Мировом океане // Геологическая история океана. М., 1980. С. 407—427.
7. Невеская Л. А. Геологическая история класса *Bivalvia* // Палеонтологический журнал. 1972. Вып. 3. С. 43—55.
8. Собецкий В. А. Донные сообщества и биогеография поздне меловых платформенных морей юго-запада СССР // Тр. Палеонтологич. ин-та АН СССР. М., 1978. Т. 166. 181 с.
9. Собецкий В. А., Балан Т. М., Беньямовский В. Н. и др. Донные сообщества и бионмия поздне меловых морей востока Прикаспийской впадины. М., 1985. С. 155—206.
10. Соколова М. Н. Трофическая зональность глубоководного макробентоса как элемент биологической структуры океана // Океанология. 1976. Т. 16, № 2. С. 336—342.
11. Соколова М. Н. О глобальном распространении трофических областей на ложе океана // Докл. АН СССР. 1979. Т. 246. С. 250—252.
12. McSammon H. M. The food of articulate brachiopods // J. Paleontol. 1969. Vol. 43, N 4. P. 976—985.
13. Тарпан Н. Primary production, isotopes, extinctions and the atmosphere // Paleogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1968. Vol. 4. P. 287—210.
14. Тарпан Н. Microplankton, ecological succession and evolution: Proc. N. American Paleontol. (Sept. 1969). 1971. P. H. P. 1050—1103.
15. Williams A., Hurts J. M. Brachiopod evolution // Patterns of evolution as illustrated by the fossil record. Amsterdam. 1977. P. 79—121.

ПРИЧИНЫ И МЕХАНИЗМ МОРФОГЕНЕЗА. НОВЫЕ МЕТОДЫ АНАЛИЗА ФОРМЫ ДРЕВНИХ ОРГАНИЗМОВ

А. П. Губанов

Информация об организме и окружающей его среде помогает решению проблемы вида. Это важно как в теоретическом, так и в практическом плане. Дальнейшее увеличение детальности биостратиграфических схем невозможно без четких критериев выделения вида. Другой важной стороной развития палеоэкологии является то, что она рассматривает организм, не отрывая его от среды обитания. Этим устраняется кажущееся противоречие между биостратиграфическим и литостратиграфическим методами. Видимо последним обстоятельством вызвано появление и бурное развитие экостратиграфии, которая объединяет оба метода на новой теоретической основе. Прогресс в стратиграфии осадочных пород связывается именно с этим направлением.

Палеоэкология основывается на очень немногих методах, в основе которых лежит принцип актуализма. Все они обладают существенным недостатком: чем древнее организм, тем меньше достоверность суждения о нем. В некоторой степени это может быть компенсировано расширением методической базы. Особенно за счет методов, используемых физикой, химией и биологией.

Несомненно, что источником информации должен выступать объект исследования. В палеоэкологии это — остатки организмов и вмещающие их породы — «следы былых биосфер». Огромное количество информации, как об организме, так и о среде несет его форма, которая непосредственно входит в понятие фенотипа — «совокупности всех признаков организма (его внешнего вида), представляющих собой результат взаимодействия генотипа со средой» [6]. С другой стороны, форма организма — признак, чаще всего сохраняющийся в ископаемом состоянии, в то время как внутренние структуры присутствуют крайне редко.

Естественно, начинать анализ формы следует методами геометрии. В этом направлении сделано и делается много [1, 7, 9]. Получила применение довольно молодая отрасль геометрии — топология [8]. Однако причинно-следственные связи организма со средой часто выпадают из рассмотрения. Этот недостаток в значительной мере восполняется универсальным принципом симметрии Кюри, перенесенным из кристаллографии в физику. П. Кюри [5] расширил понятие симметрии, рассматривая её как состояние пространства, характерное для среды, где происходит данное явление. Так же как невозможно рассматривать организм без окружающей среды, невозможно рассматривать симметрию организма в отрыве от симметрии пространства. По такому же пути исследования, возможно, независимо от работы Кюри, пошла Зенкенбергская группа, работы которой в последнее время получили большую известность. Основная идея этих работ совпадает с универсальным принципом Кюри и заключается в том, что «все части тела должны ограничиваться формообразующими элементами, организованными во всех основных направлениях пространства» [3]. Безусловно, основными направлениями пространства являются физические векторы. Они определяют структуру среды, которая, в свою очередь, формирует структуру организма. Эта связь организма со средой поддерживается ориентировкой животного и постоянством его биотопа. Взаимодействие организма и среды осуществляется по принципу обратной связи: любое воздействие среды вызывает ответную реакцию организма. Он может либо изменить свою форму, приведя её в соответствие со структурой среды, либо будет стремиться занять удобное положение. Изменение формы или структуры может быть осуществлено при помощи ростовой реакции организма (тропизма), а изменение положения — при помощи двигательной или поведенческой реакции — таксиса.

Структура пространства (среды) определяется физическими полями и их взаимодействиями. Из них основные — гравитационное, тепловое и электромагнитное поля. Влияние последнего на организм практически не изучено, а его формообразующая роль проблематична. Скорее всего, она ограничивается проводящими системами. По действию на организм наиболее сильным фактором является сила тяжести. Она может воздействовать как непосредственно на организм — гравитационная дифференциация, так и опосредованно — в виде гидростатического давления и реакции опоры на границах сред. Любое взаимодействие теплового и гравитационного полей приводит к тепло-массе, переносу и возникновению динамических сил. Роль динамического фактора в природе огромна, и по влиянию на организм он сравним с действием гравитационного фактора. Из других факторов можно упомянуть свет, действие которого ограничивается в основном фотосинтезирующими организмами.

Пространственное положение организма определяет план его строения, отличающийся у разных групп из-за различного влияния факторов среды. Планктон, подвергающейся в основном действию гидростатических сил, имеет изометричную форму с бесконечно большим числом осей симметрии. Нектон, подверженный воздействию динамических сил, — вытянутую форму с одной осью симметрии, совпадающей по направлению с динамическим вектором. Бентос, на который действует только сила тяжести, также имеет форму с одной осью симметрии, параллельной вектору силы тяжести. При одновременном воздействии силы тяжести и динамического фактора возникает билатеральная симметрия, причем плоскость симметрии параллельна векторам этих двух сил (рисунок). Каждому формообразующему фактору среды отвечает определенная реакция организма: гравитационному — геотропизм, световому — фототропизм и т. д. Существуют реакции и на динамическое воздействие. Эти реакции можно объединить в группу динамотропизмов.

В соответствии с существованием изотропного и анизотропного воздействия среды, тропизмы можно разделить на две группы — изотропизмы и анизотропизмы. К первым относятся хемотропизмы, вызванные действием химических веществ (в том числе соленость), а также, видимо, реакция на гидростатическое давление, которую можно условно назвать статотропизмом. Ко второй группе относится подавляющее большинство ростовых реакций. Следует отметить, что реакции могут быть как положительными, когда действие среды и организма однонаправлены, так и отрицательными, когда они имеют противоположные направления. Положительные реакции часто носят патологический характер, в то время как отрицательные реакции, как правило, приводят к меньшей зависимости организма от среды, к автономности и как следствие — к расширению ареала.

Как отмечалось выше, структура среды определяется физическими полями, которые представляют собой потоки энергии. Для организмов важную роль играет пищевой (трофический) поток. Направление этого потока контролируется гравитационными и динамическими силами. Во многом зависит от них и концентрация пищи. В зависимости от характера пищи и её концентрации различают следующие способы питания: диффузионно-осмотический и фильтрационный, седиментационный или пассивный фильтрационный, илоедный, макрофагия (трупоеды и хищники). Первые два случая подразумевают пассивный образ жизни. Два остальных — активный. При определении типа питания важно учитывать отношение размеров пищевых частиц к размерам их потребителей.

Среда прежде всего воздействует на внешнюю оболочку организма. Через нее идет транспорт вещества и обмен энергии.

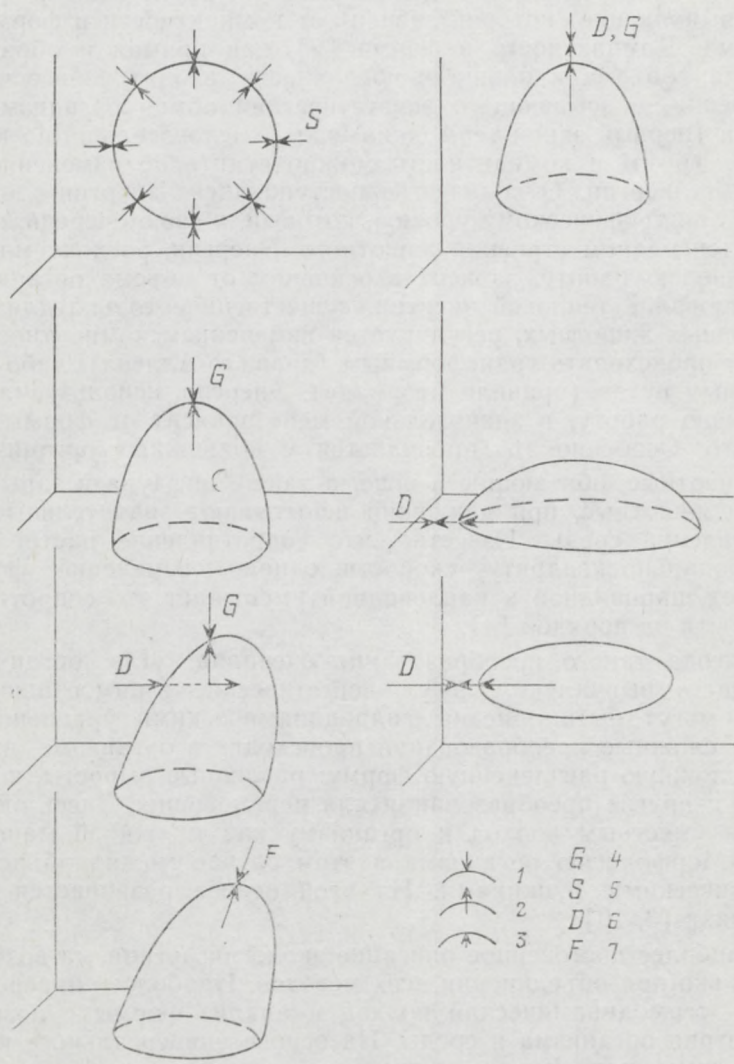


Рисунок. Схемы взаимоотношений организмов с факторами среды: 1 — действие среды, 2 — таксисы, 3 — тропизм; факторы среды: 4 — гравитационный, 5 — статический, 6 — динамический, 7 — фотический.

Поступающая энергия используется на совершение внутренней работы — создание и поддержание биологических структур. Часть ее выделяется в виде тепла. Внешняя оболочка играет при распределении энергии важную регулятивную функцию, выполнение которой зависит от компактности и форм организма. Компактность и форма [2], как прямая и обратная функции объема и площади поверхности, входят во все части уравнения, описывающего энергетический обмен организма со средой (первый закон термодинамики), следовательно, по изменению формы и компактности можно судить об изменениях в потоках энергии. О количестве поступающей энергии можно судить по трофическому уровню, который, в свою очередь, определяется планом строения животного. Энергия, расходуемая на внутреннюю работу, зависит в основном от объема организма. Расходование тепловой энергии, существенное только для теплокровных животных, регулируется изменением компактности и может происходить трансформным (правило Аллена), либо конформным путем (правило Бергмана). Энергия, используемая на внешнюю работу, в значительной мере зависит от формы животного. Особенно это проявляется у подвижных организмов.

Животные, обитающие в воде, а также инфауна и зарывающиеся животные, при движении испытывают значительные сопротивления среды. Известно, что сопротивление растет пропорционально квадрату скорости, однако, изменение формы тела от шаровидной к каплевидной уменьшает это сопротивление почти на порядок [4].

Выгода такого преобразования очевидна. Для организма, имеющего выпуклую форму, энергетические взаимоотношения легко могут быть описаны гидродинамическими уравнениями. Более сложные преобразования происходят в организме, имеющем сложную расчлененную форму: различные выросты, конечности и другие преобразования для перемещения. Здесь оказывается уместным подход к организму как к «живой машине» [11]. Морфологию организма в этом случае можно объяснить механическими функциями. На этой основе развивается биомеханика [3, 10].

Наиболее достоверное описание экологии организма возможно только при объединении всех методов. Наиболее универсальны — термодинамический подход и анализ формы с позиции симметрии организма и среды. На основе универсального принципа симметрии Кюри реконструируется положение организма в среде относительно основных энергетических векторов и образ жизни: планктонный или бентосный. Затем, применяя термодинамический подход, устанавливаются возможные потоки энергии в организм (трофический уровень животного) и из организма в среду. Оценка энергетических потоков позволяет выявить основные формообразующие факторы и определяет возможности применения других методов, например, для под-

вижных животных — гидродинамического или биомеханического. Важно отметить, что метод актуализма не теряет своего значения. Применение традиционных методов позволяет проводить взаимный контроль над выводами. Наиболее точные результаты могут быть получены при учете изменчивости организмов в сочетании с методами популяционного анализа.

На основе анализа формы организма могут быть проведены стратиграфические границы, в основе которых лежат физические и химические явления. Так, граница появления скелетной фауны связана с появлением свободного кислорода. Появляются попытки проведения границы по появлению геотропных организмов, что связано с переходом через критическое значение силы тяжести. Однако основной задачей палеоэкологии остается решение проблемы вида и развитие экостратиграфии, а на их основе — увеличение надежности стратиграфических границ.

Литература

1. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных // М., 1964. Т. 1, 2. 876 с.
2. Губанов А. П. Форма раковины гастропод и ее связь со средой обитания и образом жизни // Геолого-геофизические исследования в Сибири. Новосибирск, 1984. С. 53—57.
3. Гутман В. Ф. Конструкционная морфология и филогенетическая реконструкция // Палеонтология. 27-й МКК. С. 02. (докл.) Т. 2. М., 1984. С. 46—50.
4. Кухлинг Х. Справочник по физике. М., 1982. 129 с.
5. Кюри П. Избранные труды. М., 1966. 400 с.
6. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. 460 с.
7. Наливкин Д. В. Элементы симметрии органического мира // Изв. Бюлл. НИИ при Пермском ун-те. Вып. 8. Т. 3. 1925. С. 291—297.
8. Преснов Е. В., Исаева В. В. Перестройки топологии при морфогенезе. М., 1985. 191 с.
9. Федонкин М. А. Проморфология вендских Bylateria и проблема происхождения метамерии Artikulata // Проблематика позднего докембрия и палеозоя. М., 1985. С. 79—92.
10. Хозацкий Л. И. Функционально-морфологические исследования в палеонтологии на основе биомеханики // Роль палеонтологии в развитии отечественной геологии: Труды XXVII сессии ВПО. Л., 1985. С. 69—80.
11. Gray G. E. J. The effect of environmental factors on the physiology of fish // Fish Physiology. 6. W. S. Hoav, D. J. Randall (Eds.). N. Y. — London, 1971.

МОДЕЛИРОВАНИЕ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ КРИПТОЗОЯ

Г. А. Заварзин, Л. М. Герасименко

Имеющиеся палеонтологические свидетельства о сообществах криптозооя относятся, главным образом, к так называемым эпиконтинентальным морям — мелководным соленым бассейнам, где складывались благоприятные условия для захоронения микроорганизмов и их превращения в микрофоссилии. Это вовсе не означает, что совпадающие с ними по времени планктонные сообщества океана или наземные сообщества отсутствовали. Напротив, предположение о развитии последних (соответствующего эволюционного уровня) весьма вероятно, но поскольку прямых остатков не сохранилось, обсуждать этот вопрос преждевременно.

Для обсуждения эволюции сообществ криптозооя в качестве опорной можно выбрать мироедихинскую свиту (возраст около 1 млрд. лет) [9]. Это полностью сформированное сообщество прокариотных и эвкариотных микроорганизмов с отлично сохранившимися достаточно сложными эвкариотными водорослями. К этому времени, следовательно, закончилось господство исключительно прокариотных организмов. Другой вехой может служить сообщество Ганфлинта (возраст 2 млрд. лет) [10, 13], представленное разнообразными прокариотами. К этому времени разнообразие прокариотных микроорганизмов, включая цианобактерии (синезеленые водоросли), было вполне сопоставимо с современными нам цианобактериальными сообществами.

Обнаруживаемые в геологической летописи микрофоссилии служат лишь индикаторными формами. При имеющихся условиях наблюдения они могут быть изучены лишь на уровне световой микроскопии (как их живые аналоги изучались примерно сто лет назад). Поэтому пока приходится использовать принцип аналогии и считать вероятным, что микрофоссилин-индикаторы сопутствовали бактериям, свойственным ныне существующим сообществам, но не сохранились в палеонтологической летописи. При этом важно знать степень соответствия палеоформ ныне живущим. Для цианобактерий это соответствие

достаточно полное: сообщества глеокапсовых цианобактерий с характерной морфологией прослеживаются непрерывно на протяжении почти 2 млрд. лет [6]. Отсюда следует весьма важный постулат о возможности основываться на свойствах сообществ прошлого.

Однако при использовании метода аналогии необходимо учитывать, что геохимические условия на Земле в рассматриваемую эпоху существенно отличались от нынешних. Следовательно, невозможно опираться только на современные аналоги, развивающиеся в естественных условиях. Приходится прибегать к моделированию жизнедеятельности сообществ в контролируемых условиях лаборатории.

Считается, что главным отличием геохимических условий на Земле в период криптозоя был иной, чем сейчас, состав атмосферы и связанных с ним осадочных пород, таких как карбонаты, окислы металлов, сульфаты моря. Неясно, сколько O_2 содержала атмосфера криптозоя, который целиком считается биогенным. Относительно CO_2 также существуют вопросы, хотя математическое моделирование фотохимии в атмосфере показывает, что его не могло быть слишком много. То же относится и к другим микропримесям, обладающим парниковым эффектом, таким как CH_4 . Ясно также, что атмосфера не была сильно восстановительной. Все эти предположения, с одной стороны, не дают возможности микробиологу задать начальные условия в лабораторном моделировании. С другой стороны, они обеспечивают современные естественные аналоги, так как эти сообщества микроорганизмов развиваются в заведомо кислородной атмосфере.

Таким образом, моделирование приходится начинать при крайне неопределенных начальных условиях. В настоящее время мощные бактериальные сообщества с доминированием цианобактерий развиваются преимущественно в гиперсоленых водоемах и гидротермах. В обоих случаях растворимость O_2 понижена. Это может рассматриваться как свидетельство появления эвкариотов в условиях полной доступности O_2 , так как они могут к таким условиям приспосабливаться: так, красная водоросль *Cyanidium* растет при наиболее высокой температуре, а зеленый жгутиконосец *Duanaliella* при наиболее высокой солености.

В качестве естественной модели мы приняли цианобактериальное сообщество гидротерм. Гидротермы продуваются газами глубинного происхождения, которые считаются вероятными аналогами газов, формировавших атмосферу Земли. Наиболее важным компонентом этих газов является CO_2 , характерный для мофет, где обильно развиваются цианобактерии. Горячие фумаролы с H_2 и сольфатары с соединениями серы обычно лишены видимого роста бактерий. Наземные гидротермы, в отличие от вызвавших большой интерес глубоководных, имеют то

преимущество, что они освещены солнцем и в них исключены конвекционные потоки воды океана, содержащей O_2 .

При температуре 60° и ниже в гидротермах развивается мощное цианобактериальное сообщество, образующее плотную слоистую кожу — цианобактериальный мат. В верхнем слое толщиной примерно 1 мм плотно располагаются нити цианобактерий. Ведущими формами являются *Mastigoeldus laminosus* и *Phormidium laminosum*. При температуре ниже 50° появляются другие цианобактерии, а ниже 40° увеличивается их видовое разнообразие. Нитчатые цианобактерии обладают скользящим движением; перемещаясь по слизистым влажным поверхностям друг друга, они создают плотную ткань. Между слоями цианобактерий может отлагаться минеральный осадок. Например, для Узона описан слоистый мат из перемежающихся слоев *Phormidium laminosus* и серы. Иногда прослойки состоят из отмерших или утративших подвижность цианобактерий. Такое строение свойственно матам из разных гидротерм — лишь бы они имели нейтральный или слабощелочной pH и соответствующую температуру. В некоторых источниках такое сообщество пропитывается выносимым гидротермой кремнеземом, и остатки организмов фоссилизуются, создавая современные микрофоссилии, аналогичные ископаемым [6]. Иногда фоссилизация происходит за счет более редких минералов, например, сульфидов мышьяка [4]. Под слоем цианобактерий располагаются анаэробные бактерии-деструкторы [3]: метаногены и сульфатвосстанавливающие бактерии, которые при 60° составляют полную трофическую цепь деструкции. При более высокой температуре сильное преимущество получают термофильные бактерии, восстанавливающие серу в сероводород — их численность превышает 10^9 в $см^3$. Цианобактериальная пленка хорошо удерживает газы и, анализируя состав газа таких пузырьков, можно убедиться, что они содержат CO_2 , CH_4 , N_2 но не O_2 . Об этом же говорит резкий скачок потенциала на глубине более 1—2 мм, резкая убыль в содержании хлорофилла «а». Граница между верхней, продуцирующей O_2 , и нижней анаэробной частями мата отмечается слоем из глыбок кальцита.

Все эти особенности термофильных цианобактериальных сообществ воспроизводятся в лабораторных установках с конвекцией и при непрерывном освещении. Следовательно, слоистость не следует связывать ни с периодичностью освещения, ни с изменением режима источника, а относить её к свойствам самого биологического сообщества.

Как сообщество в целом, так и чистые культуры выделенных из него цианобактерий помимо обычной способности поглощать CO_2 и выделять O_2 оказываются способными поглощать H_2S с отложением серы, а также H_2 . Оба эти восстановителя многократно улучшают рост цианобактерий. Таким образом, цианобактерии служат трансформатором глубинных газов. Кис-

лород для них неблагоприятен и сбрасывается из горячей воды в атмосферу. CH_4 , который продуцируется в конце микробной трофической цепи, для цианобактерий безразличен, хотя в его присутствии их рост несколько улучшается (правда, без потребления). H_2 используется в оксигидрогенной реакции. Если цианобактерии поместить в смесь газов, имитирующих газовые выделения гидротерм, или смеси, соответствующие предполагаемой первичной атмосфере, то её состав изменится следующим образом: содержание O_2 несколько превысит 20%, а восстановители, кроме CH_4 , будут удалены. Следовательно, O_2 в концентрации около 20% становится фактором, задерживающим рост цианобактерий. Можно ли из этого сделать вывод, что именно O_2 в атмосфере приостановил развитие цианобактерий как господствующей группы продуцентов? Вряд ли, так как в период фотосинтеза цианобактерии находятся в условиях насыщения среды 100% O_2 , ибо последний удерживается тканью мата.

Поэтому вопрос о содержании O_2 в атмосфере Земли и термодинамические расчеты этой атмосферы для криптозоы имеют лишь ограниченное значение. С момента появления кислородного фотосинтеза на Земле создались геохимические барьеры со скачком потенциала 300—600 мвольт, рН на 2—3 единицы. На них происходило отложение минералов в зависимости от питающих растворов. Так, при замене гидрокарбонатного буфера фосфатным, в мате происходит отложение не кальцита, а апатита, причем существенную роль играет полисахаридная матрица из водорослевой слизи, в которой идет реакция осаждения, а затем кристаллизация (по С. Н. Голубеву). Следовательно, минеральный состав различных строматолитов определяется, главным образом, составом питающих растворов, изменяющихся на биологическом барьере.

Кислородный фотосинтез должен повлечь за собой появление аэробов, удаляющих избыток O_2 , что необходимо для существования сообщества. Признанным предшественником бактерий-аэробов, по молекулярно-биологическим данным, считаются пурпурные бактерии. Это подтвердило точку зрения Г. Лиса [7] о них как о центральной группе бактериальной эволюции. Пурпурные бактерии в термофильном мате практически отсутствуют, появляясь лишь в холодных его частях [3]. Их место занимает зеленая бактерия *Chloroflexus*, генетически совершенно удаленная от других фотосинтетиков. Это фотогетеротрофный трихомный организм, развивающийся в наиболее горячих частях мата часто в сообществе с одноклеточной цианобактерией *Synechococcus*, клетки которой плотно прилегают к нитям *Chloroflexus*. Горячая вода в термальном источнике течет поверх слоя цианобактерий, которые опускаются в нижние, более холодные слои. Органические вещества, экстрагируемые из водорослей, конвекционным током переносятся к месту нагрева, и *Chloro-*

flexus перехватывает их здесь вместе с биогенными газами, которые она может окислять кислородом.

Отсутствие пурпурных бактерий в термофильном сообществе гидротерм побуждает искать иную модель. Ею может служить цианобактериальное сообщество гиперсоленых водоемов. Издавна известно, что в соленых лагунах дно выстлано толстой кожей осцилляториевой цианобактерии *Microcoleus*, которая объединяет по несколько трихом в общем мощном слизистом влагилице. Этот организм доминирует при солености выше 6% и ниже 20%, когда его сменяет красная *Dunaliella*. Кожа *Microcoleus* распространена очень широко. В качестве модели мы выбрали Сиваш, так как этот водоем находится в конце длинного пути от океана, являясь в этом смысле характерным для предполагаемых эпиконтинентальных морей. Соленые маты гораздо мощнее термофильных и достигают 10—20 см в толщину. Однако живая часть мата и размеры слоев те же, что у термофилов. Слой активно фотосинтезирующих цианобактерий составляет 1—2 мм, над ним располагается красноватый слой флексибактерий в виде пленки менее 1 мм. Между этими слоями иногда образуются пузырьки кислорода. Слой цианобактерий является водо- и газупором, отделяющим воду над кожей от располагающегося под нею галофильного анаэробного сообщества. Коэффициент проницаемости мата для воды составляет $2 \cdot 10^{-6}$ см сек⁻¹, а для подстилающего слоя — $1 \cdot 10^{-2}$ см сек⁻¹. В пределах слизистой матрицы перенос вещества осуществляется только диффузией — как в слое агара. Питание мата водой происходит снизу. Граница между аэробной и анаэробной зонами отмечается глыбками кальцита и гапса, погруженными в вишневый слой пурпурных бактерий. Химизм сообщества гиперсоленых водоемов задается мощной сульфатредукцией, располагающейся ниже слоя пурпурных бактерий. Выделяемый H₂S частично окисляется пурпурными, частично попадает в зону между пурпурными и цианобактериями. Здесь энергично работает короткий серный цикл: окисление H₂S в So микроаэрофильными или факультативно анаэробными серобактериями и восстановление в H₂S сероредукторами [1].

Микрозональное строение галофильного цианобактериального сообщества было хорошо изучено в 30-х гг. Б. В. Перфильевым, а современные зарубежные работы прибавили в основном иллюстративный материал, доказывающий широкое распространение таких сообществ по всей тёплой части морских побережий на земном шаре [12]. Эти сообщества, по общему признанию, аналогичны предшественникам плоских строматолитов. Действительно, в таком сообществе легко наблюдать полный трубчатый след, оставленный ползущей *Lyngbya*, который не отличим от *Eumyctopsis*. Неважно, след ли, сама ли *Lyngbya*, но и то и другое служат свидетельством существования аналогичного сообщества в криптозое.

Если в сообществах гидротерм происхождение горючих газов приписывается глубинным процессам, то здесь H_2S , CH_4 , H_2 образуются чисто биогенным путем. Удаляются они также сообществом бактерий. В чем же причина сходства этих столь различных прокариотных сообществ? Очевидно, их структура задается прежде всего сходством функций организмов. Организация трофических цепей в сообществе в общем одна и та же. Оксигенный фотосинтез прижат к верхнему слою толщиной в 1—2 мм и здесь же происходит практически полное поглощение света. В деструкционной ветви важное значение имеет серный цикл.

Какова мощность такого сообщества как продуцента O_2 ? Об этом можно судить по содержанию хлорофилла «а». В термофильном мате содержание его составляет до 1000 мгм^{-2} , что примерно вдвое превышает плотность хлорофилла в зелени высших растений. Кроме того, грунт термальных площадок без видимого роста содержит сотни мг. м^{-2} хлорофилла за счет почвенных водорослей. Распространение водорослевых такыров по всей Сахаро-Гобийской фитоценологической провинции [8] свидетельствует о том, что цианобактерии могли быть существенным источником O_2 и для континентальных областей в криптозое. Остается непонятным, вышло ли Микроколеусное сообщество в лагунах из водоема, или же это водорослевый такыр, сползший в море. В последнее время стало очевидным, что первичная продукция океана в значительной мере определяется цианобактериями пикопланктона — Синехококками. Следовательно, мощность биологического источника O_2 в криптозое, когда не было ни эвкариотных организмов, ни наземных сосудистых растений, немногим уступала нынешней. Продукция определялась возможной площадью освещенной увлажненной поверхности. В отсутствие конкуренции цианобактериальные маты могли развиваться на поверхности земли в эфемерных водоемах гумидной зоны так, как они теперь развиваются в лужах. Примером развития бактериальных сообществ в континентальных водоемах могут служить биоценозы в содовых озерах [5], которые рассматриваются как аналоги древних водоемов, развивающихся на изверженных породах за счет их выщелачивания.

В бентосных цианобактериальных сообществах их деструкция осуществляется преимущественно анаэробами. Найти микрофоссилии самих бактерий представляется маловероятным. Однако можно попытаться найти следы их жизнедеятельности. Архебактерии (чаще метановые), замыкающие трофическую цепь в отсутствие соединений серы, т. е. в континентальных условиях, оставили характерные липиды в углях. Нефтеобразование, по-видимому, связано с деструкцией в морских условиях: заключительный этап осуществляют по преимуществу сульфидогены. Сохранение в горных породах восста-

новленного углерода — необходимое условие накопления в атмосфере O_2 , геологическим источником которого является CO_2 . Хотя приведенные примеры и не относятся к криптозою, они доказывают участие анаэробов в завершающих этапах разложения и консервации органического вещества.

Значение анаэробных процессов, осуществляемых только бактериями, побуждает рассмотреть третью модель: прокариотного сообщества без фотосинтеза. Обильное развитие животных у гидротермальных выходов в глубоководных частях океана привлекло внимание к хемосинтезу как источнику первичной продукции [11]. Обитающие там бактерии являются либо симбионтами тиобиоса, либо создают обрастание, на котором развиваются бентосные организмы. В обоих случаях и свободно живущие организмы и симбионты в качестве окислителя используют O_2 , доставляемый либо конвекцией, либо транспортной системой организма-хозяина. Таким образом, вопрос заключается лишь в возможной мощности процесса. Тем не менее, в гидротермах могут развиваться и анаэробные организмы, не зависящие от фотосинтетического кислорода. Они распространены в гидротермах при очень высокой температуре. Здесь нас интересуют две группы: сульфидогены и метаногены.

Метаногенез в подводных гидротермах за счет реакции $H_2 + CO_2$ описан Штеттером [14] при температуре около 100° . Такие же организмы найдены и в глубоководных гидротермах, что указывает на биогенное происхождение CH_4 . Действительно, в грязевых котлах Узона установлен метаногенез и из $H_2 + CO_2$ и из ацетата при 98° . Однако метаногенез не оставляет геохимических следов. Напротив, биогенный сульфидогенез может быть причиной образования сульфидов в гидротермах. Сульфидогены, разлагающие сложные органические вещества, например, пептон или крахмал, были выделены из гидротерм Узона и Кунашира [12]. Они растут вплоть до 98° . Численность их очень высока и на грамм грунта термальной площадки Узона превышает 10^5 .

Другая архебактерия была выделена из вод с соленостью до 30% и оказалась термофилом, растущим при температуре до 58° [15]. Возможность существования в таких рассолах, применяемых при консервировании, не предполагалась. Подобные рассолы есть, например, в Красном море.

Пока неясно, существовали ли такие организмы в криптозое, однако с уверенностью можно утверждать, что условия для них в это время были. И в настоящее время дно океана выделяет H_2 и CO_2 , в криптозое же эти процессы шли более обнаженно.

Если вернуться к геологической истории, то окажется, что эволюционная картина представляет собой не раскидистое дерево многообразия форм (как считали в конце XIX века), а скорее пирамиду сообществ, в основании которой лежит прокариотное сообщество. Оно до сих пор продолжает играть веду-

щую роль в геохимических циклах и в диагенетических процессах. Кроме того, бактерии вполне способны конкурировать с высшими растениями и в продукционных процессах — в условиях, не наблюдаемых в природе, но моделируемых в лаборатории.

Литература

1. Бонч-Осмоловская Е. А. Экстремально-термофильные сероредуцирующие бактерии // Мат. Всесоюз. конф. по хемосинтезу. М., 1986.
2. Бонч-Осмоловская Е. А., Слесарев А. И., Мирошниченко М. Л., Светличная Т. А. *Desulfurococcus amilolyticus* n. sp. — новый вид экстремально-термофильных археобактерий из гидротерм // Докл. АН СССР (в печати).
3. Горленко В. М., Бонч-Осмоловская Е. А. Продукция и анаэробная деструкция органического материала в цианобактериальных матах сероводородных источников // Матер. Межд. совещ. «Круговорот серы». Таллинн, 1983.
4. Ерошев В. А., Карпов Г. А., Киреев Ф. А., Бочко Р. А. Термальное озеро Фумаральное на Камчатке — бассейн современного рудообразования // Изв. АН СССР, Сер. геол. № 9. 1985. С. 86—99.
5. Исаченко Б. Л. Микробиологические исследования над грязевыми озерами // Труды Геол. комиссии. 1927. Нов. сер. Вып. 148 (перездание: Исаченко Б. Л. Избр. труды. 1951. Вып. 2. С. 26—142.)
6. Крылов И. Н., Орлеанский В. К., Заварзин Г. А. Окрем-термальных источников Камчатки // Докл. АН СССР. 1983. Т. 268, № 6. С. 1483.
7. Лис Г. Биохимия автотрофных бактерий. М., 1958. 126 с.
8. Новичкова-Иванова Л. Н. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л., 1980. 255 с.
9. Тимофеев Б. В., Герман Т. Н., Михайлова Н. С. Микрофосилии докембрия, кембрия и ордовика. Л., 1976. 106 с.
10. Barghorn E. S., Tyler S. A. Microorganisms from the Gunflint chert // Science. Vol. 147. 1965. P. 563—577.
11. Jannasch H. W. Deepsea life on the basis of chemical synthesis // Naturwissensch. 1984. Vol. 72. P. 285—290.
12. Microbial Mats: Stromatolites (eds. Cohen Y., Castenholz R. W., Halvorson H. O.), Allan R. Liss. Int., New-York, 1984.
13. Schopf W. (ed.) Earth's earliest biosphere. Its origin and evolution // Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey, 1983.
14. Stetter K. O. Extrem thermophile Bakterien // Naturwissensch., 1985. Vol. 72. P. 291—301.
15. Zhilina T. N. Methanogenic bacteria from hypersaline environments // Appl. Syst. Microbiol. 1986.

ГЕОТРОПИЗМ И РАЗВИТИЕ АРХЕОЦИАТ

В. И. Бондарев

Тропизм — ростовые реакции организмов на определенные факторы внешней среды. Известно, что тропизмы в процессе роста как растений, так и животных формируют их морфы и определяют геометрически пространственную ориентацию. Поэтому возможным и реальным становится изучение тропических реакций и на вымерших видах организмов.

Накопленный автором богатый материал по изучению археоциат севера Сибирской платформы — рр. Котуй, Фомич, Рассоха (колл. ИГиГ СО АН СССР № 755) — заставляет вновь вернуться к вопросу о тропизме археоциат, на этот раз — к их геотропной реакции.

На севере Сибирской платформы, в Прианабарье, остатки археоциат известны в отложениях медвежинской, эмяксинской и кындынской свит. Встречаются они в большинстве случаев в археоциатно-водорослевых и водорослево-археоциатовых органических постройках, биогермах. Обладая исключительной сохранностью, археоциаты этого региона характеризуются самыми ранними, докубковыми стадиями развития, представляя собой горизонтальные пластинки, радикатус, с неразвившимся еще кубком. Детальное изучение этих стадий, проводимое непосредственно в обнажениях, а затем в образцах и шлифах, показало, что кубки археоциат вырастают из слоистых, пластинчатых, различных размеров и форм образований. Эти пластинчатые образования впоследствии служили прикреплением к субстрату, образуя каблочки прирастания [2]. Изучение ранних стадий развития археоциат рассмотрено в процессе восстановления кубка *Euarchaeocyathi*. На плотном, известково-глинистом субстрате, эдафите [5], непосредственно на его поверхности образовалась слабо обызвествленная, насыщенная органическим веществом пленочка. Размеры этого первичного пластинчатого образования — слоевища — от 10 до 200 мм². Оно могло занимать и большие площади, облекая или заполняя неровности субстрата, благодаря чему формировались его морфы. По мере развития слоевища количество пленочек, наслаиваемых одна на другую,

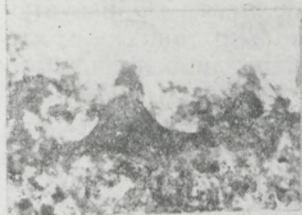
увеличивалось. При трех-пятислойном строении рост слоевища становится приуроченным к локальным областям. Образуется меристремальная зона роста [7] или несколько таких зон, что в дальнейшем служит предпосылкой развития либо одиночного кубка, либо цепочечной колонии (табл. I, фиг. 1, 3). Увеличение количества слоев в слоевище приводит к тому, что слоевище приобретает гетеротрихальное строение. Обычно эта стадия наблюдается при 8—10 слойном слоевище (табл. I, фиг. 2). Далее в меристремальной зоне роста образуется скелетное ядро — зачаток будущего скелета (табл. I, фиг. 4). Этим заканчивается зародышевая, докубковая стадия развития археоциатового слоевища и начинается кубковая стадия *Euarthaeocyathi* (табл. I, фиг. 6, 7).

С момента появления зачатка скелета кубка, рост слоевища полностью переходит в меристремальную зону и направлен, при условии постепенного роста, всегда строго вверх, согласно условиям отрицательной геотропной реакции (табл. I, фиг. 8).

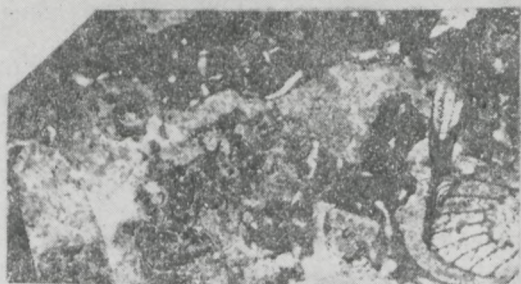
Рассмотренные этапы развития слоевища позволяют выделить две принципиально различные стадии в онтогенезе археоциат. Первая — докубковая или зародышевая стадия — охватывает догетеротрихальное и начало гетеротрихального развития слоевища. Вторая — кубковая — начинается с момента образования зачатка кубка и охватывает стадию юного, молодого кубка и все этапы его дальнейшего развития (рисунок).

		СТРЕНИЕ СЛОЕВИЩА		
СТАДИИ РАЗВИТИЯ	АРХЕЦИАТ	КУБКОВАЯ		МОЛОДОЙ КУБК
				
	ДОКУБКОВАЯ		ГЕТЕРОТРИХАЛЬНОЕ	
			ДОГЕТЕРОТРИХАЛЬНОЕ	
				

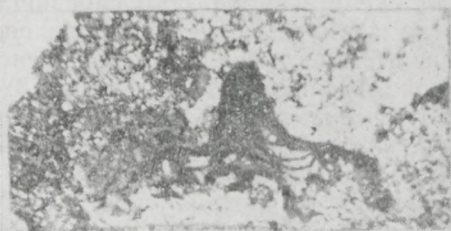
Рисунок. Стадии развития слоевища и кубка археоциат.



1



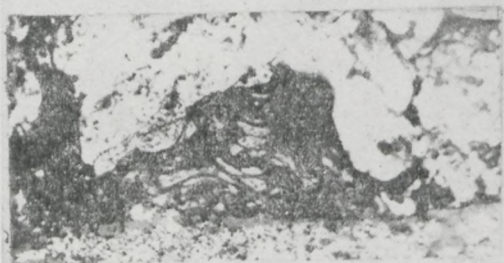
8



2



7



3



4



5



6

Очень схожее с описанным здесь развитием археоциат можно наблюдать у миксомицетов в процессе их размножения и формирования стебля, выносящего над поверхностью субстрата спорообразующую часть [1].

Существование слоевищ, не образующих кубков в виде нескольких модификаций горизонтальных известковых пластин и корок, можно считать доказанным [3].

Морфологическое различие в строении слоевищ, состоящих только из горизонтально стелющихся пластин, и слоевищ, имеющих гетеротрихальное кубковое строение, обусловлено различной степенью геотропной реакции археоциат на действие силы тяжести, которая является стимулом их роста вверх, что необходимо для образования вертикальной части слоевища-кубка.

Таблица I

Фиг. 1. Возникновение слоистого бугорка слоевища — первая докубковая стадия геотропной реакции археоциат. Наблюдаемая слоистость обусловлена чередованием зон различного насыщения органическим веществом.

Север Сибирской платформы, р. Фомич; нижний кембрий, атдабанский ярус.
Колл. ИГиГ СО АН СССР № 755, шл. 83—50—61×20.

Фиг. 2. Гетеротрихальное строение слоевища — вторая докубковая стадия развития археоциат. Выделяются две части слоевища — стелющаяся и вертикальная.

Север Сибирской платформы, р. Фомич; нижний кембрий, атдабанский ярус.
Колл. ИГиГ СО АН СССР № 755, шл. 83—35—9×20.

Фиг. 3. Возникновение нескольких меристемальных зон роста слоевища. Наблюдается два центра с гетеротрихальным строением слоевища, что предшествовало возникновению цепочечных колоний археоциат. В основании слоевища четко видна линия поверхности субстрата.

Север Сибирской платформы, р. Фомич; нижний кембрий, атдабанский ярус.
Колл. ИГиГ СО АН СССР № 755, шл. 83—35—45×20.

Фиг. 4. Гетеротрихальное строение слоевища — кубковая стадия развития археоциат. В центре вертикальной части слоевища — зачаток скелета будущего кубка.

Север Сибирской платформы, р. Фомич; нижний кембрий, атдабанский ярус.
Колл. ИГиГ СО АН СССР № 755, шл. 83—50—52×15.

Фиг. 5. Новообразующийся скелет кубка археоциат — светлое ядро, развивается внутри вещества вертикальной части слоевища. Север Сибирской платформы, р. Фомич; нижний кембрий, атдабанский ярус. Колл. ИГиГ СО АН СССР № 755, шл. 83—50—6×25.

Фиг. 6. Кубковая стадия развития слоевища. Вертикальный, с еще не проявившейся морфологией внутреннего строения, непористый юный кубок, с горизонтальной частью слоевища в основании (каблук прирастания). Север Сибирской платформы, р. Фомич; нижний кембрий, атдабанский ярус.
Колл. ИГиГ СО АН СССР, № 755, шл. 83—35—59×30.

Фиг. 7. Стадия юного кубка *Robustocyathus sp.* Поры и частично интервалом заполнены концентрически-слоистыми образованиями — производными вещества слоевища. В основании кубка — каблук прирастания.

Север Сибирской платформы, р. Котуй; нижний кембрий, атдабанский ярус.
Колл. ИГиГ СО АН СССР, № 755, шл. 82—28—18 тангенциальное сечение кубка ×15.

Фиг. 8. Юный кубок *Robustocyathus sp.* (справа), прикрепленный к наружной стенке лежащего взрослого кубка.

Север Сибирской платформы, р. Рассоха; нижний кембрий, атдабанский ярус.
Колл. ИГиГ СО АН СССР № 755, шл. 83—50—73×10.

Геотропная реакция организма отсутствует, если порог нагрузки превышает физиологические возможности роста [12], или если организм не получает достаточно кислорода, необходимого для работы транспортной системы ауксина, гормона роста [1]. Именно причинами отсутствия геотропной реакции у водорослевых талломов протерозойских строматолитообразующих водорослей можно объяснить их длительное существование в догеротрихальной стадии развития.

Возникновению в палеозое гетеротрихального строения слоевищ, а следовательно археоциат, предшествовало повышение содержания в атмосфере Земли свободного кислорода [6], что по достижении оптимального значения силы тяжести, определило работу транспортной системы ауксина — необходимой составной части процесса геотропной реакции. О наличии у археоциат, включая их зародышевую стадию развития, биологически активных веществ, способных нести гормональную функцию роста, можно судить по факту содержания у них сложных молекул полисахарид, выделенных наряду с аминокислотами и сахарами из органического вещества скелета [8]. Полисахариды (крахмал, гликоген) являются ауксином роста организма в поле силы тяжести [11].

Повышению содержания свободного кислорода в атмосфере Земли предшествовало уменьшение значения силы тяжести до критического, порогового для реализации геотропии. Известно, что с повышением содержания свободного кислорода в атмосфере усиливаются процессы окислительного метаболизма; это приводит к резкому увеличению потребности организма в ионе Ca^{2+} и повышенному выделению его из клетки. В истории Земли этому отвечает факт массового появления в органическом мире конца вендского периода скелетообразующих организмов [4, 9, 10]. Лишь спустя некоторое время появляются археоциаты и водоросли, обладающие наряду с карбонатным скелетом геотропией, прогрессивно осваивающей третье измерение пространства — высоту. Именно этому рубежу отвечает в настоящее время граница докембрия и палеозоя.

Рассмотренные причины гетеротрихального типа строения слоевищ в условиях увеличения содержания свободного кислорода в атмосфере Земли и уменьшения силы тяжести, отразились в новом качестве морфогенеза растений и животных, их физиологии, привели к возникновению археоциат и ряда новых палеозойских групп фауны и флоры.

Изложенные принципы и данные по геотропии и развитию археоциат требуют систематического определения их докубковой стадии, свойственной онтогенезу.

Литература

1. Вилли К. А. Биология. М., 1968. 302 с.
2. Журавлева И. Т. Археоциаты Сибирской платформы. М., 1960. 327 с.
3. Журавлева И. Т., Саютина Т. А. Симбиоз археоциат и хасактий // Проблематики палеозоя и мезозоя. М., 1984. С. 33—38.
4. Палеонтология докембрия и раннего кембрия: Тез. докл. Всес. симпозиума. Новосибирск. 1976. 203 с.
5. Пяновская И. А. Этапы развития строматолитов и микрофитолитов // Среда и жизнь в геологическом прошлом. М., 1985. С. 86—97.
6. Руттен М. Происхождение жизни. М., 1973. 395 с.
7. Седова Т. В. Основы цитологии водорослей. Л., 1977. 170 с.
8. Сергиенко И. З., Бобылева М. И., Егорова И. А., Фонины В. Д. Аминокислотный и углеводный состав органического вещества в скелете тенциальных археоциат // Докл. АН СССР. 1970. Т. 190, № 3. С. 725—728.
9. Швырев А. А. Проблемы происхождения раннекембрийской фауны // Палеонт. журн. 1962. № 4. С. 43—57.
10. Шенфиль Ю. В. Проблемы проявления скелета у древних организмов // Докл. АН СССР. 1983. Т. 272, № 6. С. 1465—1468.
11. Andrus L. I. Plant geosensors // I. Exp. Bot., 1979. Vol. 30, N 119. P. 1051—1073.
12. Shropshire W. Stimulus perception // Pysiol. Movements. Berlin e. a., 1979. P. 10—41.

ПОЗДНЕОРДОВИКСКОЕ ОЛЕДЕНЕНИЕ И ЕГО ОТРАЖЕНИЕ В ОСАДКОНАКОПЛЕНИИ ПАЛЕОБАЛТИЙСКОГО БАССЕЙНА

Д. Л. Кальо, Х. Э. Нестор, Л. Я. Пылма, Р. Э. Эйнасто

Крупное материковое оледенение в конце ордовикского периода, установленное в Северной Африке [15], Аравии [18] и Южной Америке [11], иногда называемое Сахарским оледенением, вызвало значительные фациальные и биотические изменения на границе ордовика и силура. Это одно из глобальных событий в истории Земли, влияние которого на осадконакопление и фауну подробно рассматривалось У. Берри и А. Буко [11] и П. Бренчли и Г. Ньюэллом [13].

Сахарское оледенение.

Следы ордовикского материкового оледенения обнаружены по всей Северной Африке от Мавритании до Эфиопии, а также в Саудовской Аравии, Южной Африке и Южной Америке (Аргентина, Боливия, Перу). Установлены как тиллитовые отложения, так и ледниковые шрамы. Морские ледниковые отложения ашгиллского возраста с большой достоверностью установлены в Испании, Португалии [19], а также во Франции — в Нормандии и Бретани [14].

По мнению Бренчли и Ньюэлла [13], ледниковый щит покрывал Гондванский материк до широты 50° , а плавающие льдины распространялись до широты 40° .

Продолжительность Сахарского оледенения остается еще спорной. По некоторым представлениям, существовала целая ледниковая эпоха, охватывавшая интервал от конца карадока до конца среднего лландовери продолжительностью около 20 млн. лет, в пределах которой особенно заметна фаза оледенения в самом конце ордовикского периода. Существование столь долгой гляциальной эпохи в позднем ордовике и раннем силуре вполне вероятно, так как оно сравнимо по масштабам с плейстоценовым оледенением, составляющим лишь одну из стадий кайнозойской ледниковой эпохи, начавшейся в Антарк-

тиде 15 млн. лет назад (средний миоцен). Бесспорных доказательств существования столь продолжительной ледниковой эпохи в конце ордовика—начале силура пока нет, но можно отметить, что в разрезах Прибалтики в верхнем ордовике и в нижнем—среднем лландовери повторно чередуются пачки сравнительно чистых скрытокристаллических известняков с более глинистыми известняками и мергелями (рис. 2). Возможно, что такое явление вызвано чередованием аридных и гумидных периодов, которые сопровождались колебанием интенсивности поступления в бассейн терригенного материала, уменьшающегося в ледниковые и увеличивающегося в межледниковые периоды. Конечно, не исключены и другие объяснения этого явления.

Наиболее достоверно установлен возраст ордовикских ледниковых отложений в Марокко, где И. Детомбу [15] в горах Анти-Атлас в межледниковых отложениях удалось обнаружить так называемую хирнантиевую фауну. Следовательно, по крайней мере максимум оледенения падает на самый конец ордовика; его продолжительность оценивается Бренчли и Ньюэллом [13] в 1—2 млн. лет, что вполне сравнимо с плейстоценовым оледенением. Последнее оледенение привело к гляцио-эвстатическому снижению уровня океана на 100—150 м. Такого же порядка понижение (до 100 м) предполагается и в конце ордовика, что привело к осушению большинства шельфовых морей. Это вызвало значительные изменения как в процессах седиментации, так и в составе сообществ шельфовых экосистем.

Для гляцио-эвстатических колебаний уровня океана характерны сравнительно кратковременная резкая регрессия, ведущая к восстановлению доледниковых батиметрических обстановок. Вследствие этого в геологических разрезах такие ледниковые события проявляются в виде заметно более мелководных осадков, перерыва в осадконакоплении или размыва уже сформировавшихся отложений [13]. В конце ордовика такое резкое обмеление отмечается почти во всех разрезах мира, независимо от тектонических и батиметрических условий.

В эпохи оледенения климатическая зональность становится более контрастной, увеличивается аридность в тропиках и температурный градиент, что ведет к возникновению новых систем океанических течений и хорошей аэрации придонного слоя воды в открытых бассейнах.

Ниже рассматривается влияние указанных процессов на ход осадконакопления в Палеобалтийском бассейне.

Типы разрезов

На территории Прибалтики распространен разнообразный комплекс пограничных ордовикско-силурийских отложений, образовавшихся в различных фациальных обстановках (рис. 1, 2).

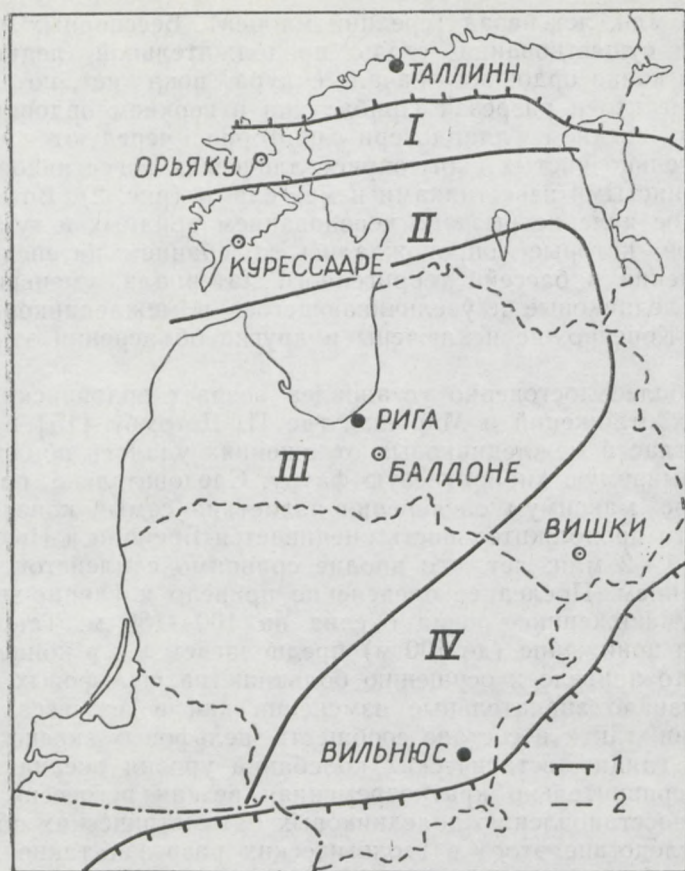


Рис. 1. Распространение основных типов разрезов пограничных отложений ордовика и силура на территории Прибалтики. 1 — контур современного распространения ашгилло-среднедевонских отложений; 2 — границы республик Прибалтики.

I тип — разрезы северной окраины бассейна (на склоне Балтийского щита), в которых установлен ряд более или менее значительных перерывов. Разрезы представлены в основном различными известняками. Ордовик кончается раннепоркунскими чистыми известняками, вторичными доломитами и известковыми песчаниками (эринаская свита) с сообществом *Streptis*, образовавшимися в прибрежно-отмельных условиях. Над ними со стратиграфическим перерывом залегают юрусские скрытокристаллические и глинистые илестодетритовые известняки (варболаская свита) с сообществом *Stricklandia* [20].

II тип — переходные разрезы между северным бортом и осевой частью бассейна. Они содержат меньше перерывов, отложения относительно более глубоководные. Доминируют различные мергели и пелитоморфные известняки. Ордовикская последовательность заканчивается обломочно-детритовыми или глинистыми известняками, на которых с перерывом различной длительности лежат мергели ыхнеской свиты юурусского горизонта с сообществом *Clorinda*.

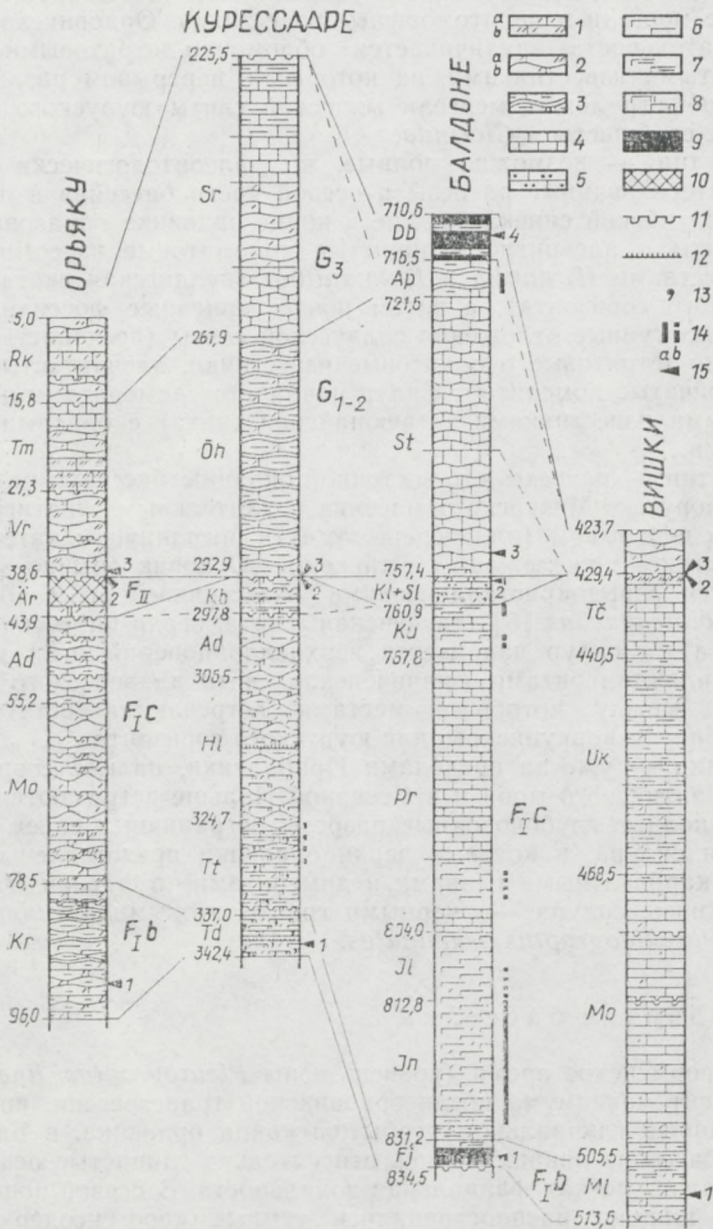
III тип — возможно полные, но палеонтологически мало охарактеризованные разрезы в осевой части бассейна в пределах Балтийской синеклизы, где в конце ордовика образовались домериты и алевроитисто-глинистые доломитовые известняки с сообществами *Hirnantia* и *Dalmanitina* (кулдигская свита поркунского горизонта), а затем почти лишенные фоссилий отшельно-лагунные отложения салдусской свиты (песчанистые обломочно-детритовые и оолитовые известняки, алевроитистые микрослойчатые домериты). Силур начинается домеритами и афанитовыми известняками (стаюнайская свита) с редкими фоссилиями.

IV тип — разрезы юго-восточной окраины бассейна на склоне Белорусско-Мазурского массива с длительным стратиграфическим перерывом (или перерывами) в пограничном интервале и размывом нижележащих отложений. Ордовик обычно заканчивается скрытокристаллическими известняками с сообществом *Holorchynchus* [5] (таучёнская свита, верхи пиргусского горизонта), а силур начинается верхнелландоверийскими мергелями или домеритами (швянчёнская свита адавереского горизонта), между которыми местами встречаются остаточные линзы пород поркунского или юурусского горизонта.

V тип — уже за пределами Прибалтики, на юге современного Балтийского моря и в Северной Польше встречаются наиболее полные глубоководные разрезы пограничных слоев ордовика и силура, в которых верхи ордовика представлены темными карбонатными глинами и домеритами с фауной *Hirnantia*, а низы силура — черными граптолитовыми аргиллитами зоны *Parakidograptus acuminatus*.

Развитие бассейна

В вормисское время (уровень зоны *Pleurograptus linearis*), в момент максимума позднеордовикской трансгрессии, предшествовавшей гляциальному событию конца ордовика, в Балтийском бассейне накапливались относительно глинистые осадки и появлялась четкая фациальная зональность. В осевой зоне бассейна широко распространялись темные керогенсодержащие граптолитовые глины (фьякаская свита), а по окраинам бассейна более или менее детритистые карбонатно-глинистые отложения (тудулиннская и мейлунская свиты). В наиболее север-



ных разрезах представлена фация сероцветных известковых осадков (кыргессаареская свита). Вормсиская трансгрессия принесла и значительное количество новых элементов фауны [3].

Развитие бассейна в пиргуское время было довольно сложным. В разных частях бассейна и в различное время отлагались известковые илы (пелитоморфные известняки), чередующиеся с известково-глинистыми осадками. В осевой части бассейна последние являются преимущественно красноцветными (юнсторпская, куйлиская свиты), а по периферии более карбонатными, содержащими раковинный детрит (адилаская, укмяргская свиты). На фоне заметной изменчивости фациальных условий чувствуется общая тенденция к обмелению. В осевой части бассейна в начале пиргуского времени это выражается в смене граптолитовых глин с красноцветными известково-глинистыми осадками, а на периферии — в широком распространении известковых илов с сифоновыми водорослями *Dasyporella* (моэская, оострикуская, халликуская, балтинавская, сведасайская свиты). В конце пиргуского времени в ряде мест можно предполагать существование стратиграфического перерыва и, отчасти, заметного размыва нижележащих отложений, так как вышележащие кулдигская и салдусская свиты поркуниского горизонта трансгрессивно залегают на разновозрастных пиргуских и более древних отложениях [4, 10, 17].

Хотя поркуниские отложения отчасти залегают трансгрессивно на пиргуских, по общему фациальному облику они являются более мелководными. Очевидно они образовались уже во время Сахарского оледенения (в узком понимании). На северной окраине бассейна в раннепоркуниское время отлагались

Рис. 2. Колонки основных типов разрезов пограничных отложений ордовика и силура. 1 — мелко-/а/ и грубодетритовые /б/ известняки; 2 — илито-детритовые /а/, мелкодетритисто-иловые доломитистые /б/, комковатые известняки; 3 — чередование комковатых глинистых известняков и мергелей; 4 — афанитовые известняки; 5 — алевитистые известняки; 6 — известковые мергели; 7 — глинистые мергели; 8 — доломитовые мергели; 9 — граптолитовые аргиллиты; 10 — биогермные известняки; 11 — поверхности перерыва; 12 — прослойки метабентонита; 13 — примесь глауконита; 14 — красно-/а/ и пестроцветные /б/ породы; 15 — уровни фациальных карт /1—4/.

Стратиграфические индексы: F_{1b} — вормсиский горизонт: K_г — кыргессаареская свита, T_d — тудулиннская св., F_г — фякасая св., M₁ — мейлунская св.; F_{1c} — пиргуский горизонт: M_о — моэская св., A_d — адилаская св., T_t — тоотсиская св., H₁ — халликуская св., K_б — кабалаская св., J_п — юнсторпская св., J₁ — елгавская св., P_г — паровойская св., K_у — куйлиская св., U_к — укмяргская св., T_с — таученская св.; F₁₁ — поркуниский горизонт: A_г — эринаская св., K₁ — кулдигская св., S₁ — салдусская св.; G₁₋₂ — юурусский гор.: V_г — варболаская св., T_т — тамсалуская св., O_h — ыхнеская св., S_t — стационайская св.; R_к — райккюлаский гор.: R_к — райккюлаская св., S_г — саардеская св., A_р — апашьяская св., D_б — добельская св.

в основном зернистые карбонатные отложения прибрежно-отмельного типа с кораллово-мшанково-иглокожной ассоциацией фауны (эринаска свита). Позднепоркунискому времени здесь, очевидно, соответствовал континентальный перерыв [8]. На юго-восточной окраине бассейна перерыв был более длительным и охватывал практически все поркуниское время. В осевой части бассейна, в пределах Балтийской синеклизы, в первой половине поркуниского времени накапливались глинисто-карбонатные отложения с брахиоподово-трилобитовой (хирнантневодалманитиновой) ассоциацией фауны (кулдигская свита), а во второй половине поркуниского времени накапливались глинисто-карбонатные отмельные и лагунные отложения с очень редкими остатками организмов (салдусская свита). Наличие перерыва остается открытым. В устьевой части платформенного бассейна, в Северной Польше, на юге Швеции и современного Балтийского моря (V тип разрезов) в течение гляциального максимума продолжалось накопление сравнительно глубоководных глинистых или алевролитисто-глинистых осадков, но на смену ранее существовавшей пелагической граптолитовой ассоциации пришла трилобитово-брахиоподовая.

Последовавшая после эвстатического минимума раннесилурийская трансгрессия развивалась очень быстро. В устьевой части бассейна восстановилось накопление граптолитовых илов, лишенных бентосных форм. В осевой же части отлагались сравнительно однородные известковые илы (стацонайская свита), а в переходной полосе к северному борту бассейна — известково-глинистые илы (ыхнеская свита). В северном крыле бассейна началось накопление раковинно-детритовых глинисто-карбонатных отложений (варболаская свита) с брахиоподовым сообществом *Stricklandia* и с тонкой базальной пачкой известковых илов (афанитовые известняки койгиской пачки). Они рассматриваются как местами сохранившиеся отложения быстро трансгрессировавшего раннелландоверийского моря [7]. В дальнейшем в осевой части бассейна (Балтийская синеклиза) началось погружение с постепенным углублением дна, в результате которого откладывавшиеся известковые илы замещались сначала известково-глинистыми, отчасти красноцветными осадками (ремтская свита), а затем, в среднем лландовери — черными граптолитовыми илами (добельская свита). В северном крыле бассейна после начального постгляциального эвстатического углубления в течение раннего и среднего лландовери повторно произошло обмеление (в конце юурусского, в середине и конце райккюлаского времени), характерное образованием отмельно-биогермных (тамсалуская свита) и лагунных отложений (середина и верхи райккюлаской свиты). В среднем лландовери дифференцированное тектонико-эвстатическое развитие различных частей бассейна привело снова к образованию четкой фациальной зональности. При новой всеобщей трансгрес-

сии, наступившей в позднем лландовери (адавереское время) [6], восстановилось осадконакопление на юго-восточной окраине бассейна (швянчёнская свита).

Влияние оледенения.

Влияние материковых оледенений на морские экосистемы проявляется в следующем:

- 1) изменение температуры воды (климатический эффект);
- 2) колебание уровня мирового океана (эфстатический эффект);
- 3) усиление океанских течений и аэрации водных масс (эффект океанской циркуляции).

Рассмотрим, как эти стороны позднеордовикского гляциального события проявились в Палеобалтийском бассейне:

1. Климатический эффект. Согласно подавляющему большинству палеогеографических реконструкций в ордовике территория современной Прибалтики постепенно переместилась в направление экватора и в конце периода находилась уже полностью в тропическом климатическом поясе. По данным Ф. И. Жмура и П. А. Степановой [2], кукерситонакопление происходило в среднем ордовике Прибалтики при температуре 20—28 °С. А судя по наличию оолитовых и сгустковых отложений в эринаской и салдусской свитах (вохилайдеская и пилтенская пачки) поркуниского горизонта, можно предположить, что в это время на шельфе Балтийского бассейна температура достигала 26—28° [16]. Так как Прибалтийский бассейн находился далеко от прямого влияния оледенения, в нем не наблюдалось понижения температуры воды. Напротив, обмеление на обширной площади и ухудшение водообмена вызывали её повышение в момент максимального оледенения. Об этом свидетельствует локальная вспышка в развитии поркуниской кораллово-строматопоровой фауны [3]. Быстрое углубление и распространение прохладных вод в ходе послеледниковой раннесилурийской трансгрессии, по-видимому, вызвали экологический стресс у мелководных теплолюбивых организмов. Основным климатический эффект выражался в аридизации, достигшей в рассматриваемом регионе максимума в конце ордовика. Это подтверждается присутствием в камарикусской пачке эринаской свиты (Северная и Средняя Эстония) существенного количества флюорита, указывающего на раннюю стадию засоленности бассейна [1], а также распространением раннедиагенетического доломита в кулдигской и салдусской свитах (Латвия) и нахождением в последней (броценская пачка) скелетных форм каменной соли [9]. На аридизацию климата указывает и образование известковых оолитов, впервые появившихся в карбонатном разрезе древнего палеозоя Прибалтики именно в поркуниское время.

2. **Эвстатический эффект.** Как отмечено выше, с конца вормского времени (зоны *Pleurograptus linearis*) началось регрессивное развитие Балтийского бассейна. В течение пиргуского времени понижение уровня моря не превышало пределов обычных для данного бассейна тектонико-эвстатических колебаний. Пиргуское время, вероятно, закончилось седиментационным перерывом (или перерывами) на значительной территории палеобассейна и частичной денудацией нижележащих отложений (см. выше). Поскольку перерыв слабо фиксируется в последовательности фаций, имеет различную длительность и смещается во времени в разных частях бассейна, вопрос о его связи с оледенением остается открытым. Явные признаки влияния гляциоэвстатики проявляются в заметном скачкообразном обмелении бассейна, которое четко фиксируется и в седиментации. В начале поркуниского времени на северной окраине бассейна наблюдается замещение адиласких открытошельфовых детритисто-иловых осадков зернистыми детритовыми и биогермными отмельными отложениями эринаской свиты, а в осевой зоне бассейна это выражается в замещении карбонатных и карбонатно-терригенных иловых осадков пиргуского времени осадками, содержащими заметно больше раковинного детрита, алевритисто-песчанистого материала и раннедиагенетического доломита (кулдигская свита). В это время на юго-восточном борту бассейна уже начался перерыв в осадконакоплении.

В середине поркуниского времени наблюдается второй четкий рубеж изменения режима осадконакопления, когда в осевой части бассейна кулдигские детритистые известково-глинистые осадки замещались песчанисто-детритовыми, оолитовыми и конгломератовыми осадками отмельного типа (пилтенская пачка салдусской свиты), а иногда лагунными микрослойчатыми алевритистыми иловыми отложениями с трещинами усыхания (броценская пачка салдусской свиты). В это время, видимо, бортовые части бассейна превратились уже в сушу.

Подобное двухступенчатое гляцио-эвстатическое обмеление подробно описано Бренчли и Ньюэллом по верхнеордовикским разрезам окрестностей Осло и других регионов [12, 13].

Регрессивная последовательность фаций позволяет судить о значительном обмелении осевого прогиба Палеобалтийского бассейна в течение поркуниского времени. Как известно, водоросли в подстилающих пиргуских отложениях отсутствуют, следовательно, дно моря в это время, очевидно, находилось в афотической батиметрической зоне моря. В конце ордовика дно переместилось ближе к уровню моря, на что указывает наличие оолитов и трещин усыхания в салдусских отложениях. Это позволяет оценить эвстатическое понижение уровня моря на 70—80 м как минимум.

Характер перехода от поркуниского горизонта к юурусскому и литологическое строение разреза последнего свидетельствуют

о быстром углублении бассейна, что также указывает на гляцио-эвстатический характер событий [13].

3. **Эффект океанской циркуляции.** В период максимальной позднеордовикской трансгрессии (вормсское время) в более глубоководной части Балтийско-Скандинавского платформенного бассейна (в том числе в Балтийской синеклизе) накапливались темные керогенсодержащие граптолитовые илы, свидетельствующие о возникновении анаэробных (эвксинитных) условий. В начале пиргусского времени в тех же местах стали образовываться красноцветные морские отложения, указывающие на существование окислительной среды. Обратный процесс наблюдается в конце раннего лландоверни, в райккюлаское время, когда в осевом прогибе Прибалтийского бассейна восстановились эвксинитные условия. Насколько такие гидрохимические явления могут быть связаны с усилением и преобразованием течений в ледниковую эпоху, судить трудно, так как они могут быть объяснены также колебанием нижнего предела зоны аэрации согласно изменениям глубины моря.

С усилением океанской циркуляции в ледниковые эпохи иногда связывают и явления миграции и космополитизации фаун. Этим, вероятно, можно объяснить исключительно широкое географическое распространение хирнантиевой фауны в конце ордовика и космополитный характер лландоверийской фауны, хорошо прослеживаемые в Балтийском бассейне [3].

Литература

1. Вийдинг Х., Ораспыльд А. Литология и минералогия кама-рикуской пачки поркунского горизонта // Изв. Акад. наук ЭССР. Химия. Геология. Т. 21, № 3. С. 245—258.
2. Жмур Ф. И., Степанова П. А. Изотопный состав углерода и кислорода карбонатов сланценосной толщи Эстонского месторождения // Горючие сланцы. 1987. Т. 4, № 1. С. 30—35.
3. Нестор Х. Э., Клаамани Э. Р., Мейдла Т. Р., Мянник П. Э., Мянниль Р. П., Нестор В. В., Нылвак Я. Р., Рубель М. П., Сарв Л. И., Хинтс Л. М. Динамика фауны в Балтийском бассейне на границе ордовика и и силура // Важнейшие биотические события в истории Земли: Тр. XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 79—86.
4. Лапинскас П. П. Литостратиграфия верхнеордовикских — нижне-силурийских отложений запада Южной Прибалтики // Стратиграфия нижнего палеозоя Прибалтики и корреляция с другими регионами. Вильнюс, 1968. С. 155—169.
5. Мянниль Р. М., Пылма Л. Я., Хинтс Л. М. Стратиграфия в-русских и харьюских отложений (ордовик) Средней Прибалтики // Стратиграфия нижнего палеозоя Прибалтики и корреляция с другими регионами. Вильнюс, 1968. С. 81—110.
6. Нестор Х. Э. О возрастном диапазоне слоев с *Pentamerus oblongus* и о характере позднелландоверийской трансгрессии в Северной Европе // Изв. Акад. наук ЭССР. Химия. Геология. 1972. Т. 21, № 4. С. 344—350.
7. Нестор Х. Э., Кала Э. А. Ревизия стратиграфии низов силура Северной Прибалтики // Стратиграфия нижнего палеозоя Прибалтики и корреляция с другими регионами. Вильнюс, 1968. С. 188—214.

8. Ораспыльд А. Литология поркуниского горизонта в Эстонии // Уч. зап. Тартуского госуниверситета. 1975. Вып. 359: Тр. по геологии. Вып. VII. С. 33—75.
9. Пылма Л. Сравнительная литология карбонатных пород ордовика Северной и Средней Прибалтики. Таллинн, 1982. 163 с.
10. Ульст Р. Ж., Гайлите Л. К., Яковлева В. И. Ордовик Латвии. Рига, 1982. 294 с.
11. Berry W. B. N., Boucot A. J. Glacio-eustatic control of Late Ordovician early Silurian platform sedimentation and faunal changes // Geol. Soc. America Bull. Vol. 84, No. 1. P. 275—284.
12. Brenchley P. J., Newall G. A. Facies analysis of the Upper Ordovician regressive sequences in the Oslo region, Norway — a record of glacio-eustatic changes // Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol. 1980. Vol. 31, N 1. P. 1—38.
13. Brenchley P. J., Newall G. Late Ordovician environmental changes and their effect on faunas // Bruton D. L. (Ed.) Aspects of the Ordovician system / Paleontol. Contributions from the University of Oslo. 1984, N 295. P. 65—79.
14. Dangeard L., Dore F. Facies glaciaires de l'Ordovicien Supérieur en Normandie // Mem. Bur. Rech. Geol. Minieres. 1971, N 73. P. 119—128.
15. Destombes J. Sur la nature glaciaire des sédiments du group du 2^{me} Bani, Ashgill supérieur de l'Anti-Atlas (Maroc) // Compte rendu Acad. Sci. Fr., Fr., Ser. D. 1968. 267. P. 684—686.
16. Jaanusson V. Aspects of carbonate sedimentation in the Ordovician of Baltoscandia // Lethaia. 1973. Vol. 6, N 1. P. 11—34.
17. Kaljo D., Nestor H., Põlma L. East Baltic / Coşks L. R. M., Rickards R. B. (Eds.). A global analysis of the Ordovician — Silurian boundary. British Mus. (Nat. Hist.) Bull., Geol. 1988, Vol. 43. P. 85—91.
18. McClure H. A. Early Paleozoic glaciation in Arabia // Paleogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 25. P. 315—326.
19. Robardet M. Late Ordovician tillites in the Iberian Peninsula / Hambrey M. J., Harland W. B. (Eds.) Earth's pre-Pleistocene glacial record. Cambridge Univ. Press. 1981. P. 585—589.
20. Rubel M. On the distribution of brachiopods in the lowermost Llandovery of Estonia // Eesti NSV Tead. Akad. Toimetised. Keemia. Geoloogia. 1970. Kd. 19. N 3. Lk. 69—79.

ДИНАМИКА ФАУНЫ В БАЛТИЙСКОМ БАССЕЙНЕ НА ГРАНИЦЕ ОРДОВИКА И СИЛУРА

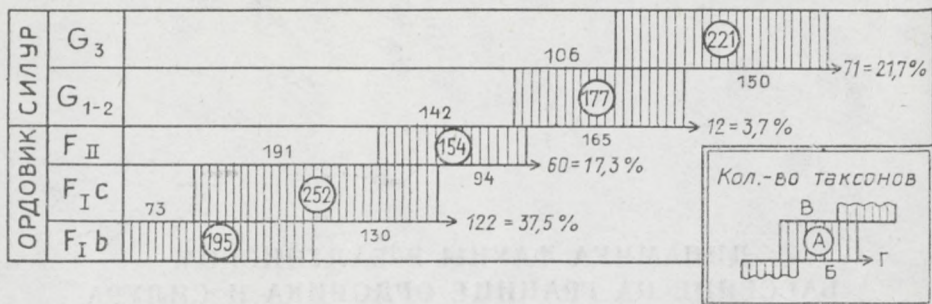
Х. Э. Нестор, Э. Р. Клааманн Т. Р. Мейдла, П. П. Мянник,
Р. П. Мянниль, В. В. Нестор, Я. Р. Нылвак, М. П. Рубель,
Л. И. Сарв, Л. М. Хинтс

В истории Земли известен [7 и др.] ряд уровней массового вымирания организмов. Рауп и Сепкоски [8] пришли к выводу, что из них только четыре (в конце ордовика, перми, триаса и мела) отличаются статистически четко от фонового уровня вымирания, т. е. от обычного постепенного обновления фауны. Берри и Буко [3], Шихан [10, 11], Януссон [5], Бренчли [4] связывают вымирание фауны в конце ордовика с основной фазой древнепалеозойского материкового оледенения Гондваны, приведшего к гляциоэвстатическому понижению уровня Мирового океана и обширной регрессии платформенных морей. П. Бренчли дал наиболее подробный анализ этого события, но отметил, что пока существует мало статистических данных для оценки биотических изменений.

В настоящей статье анализируются изменения систематического состава фауны в пограничных отложениях ордовика и силура Прибалтики. Данный регион отличается сравнительно полными разрезами пограничных отложений, содержащими богатый комплекс органических остатков как в верхах ордовика, так и в низах силура. В статье рассматривается стратиграфический интервал от низов ашгилла до конца среднего лландовери, включающий пять горизонтов: в ордовике — вормсиский (F_{Ib}), пиргуский (F_{Ic}) и поркуниский (F_{II}); в силуре — юрусский (G_{1-2}) и райккюлаский (G_3). Эта работа тесно связана со статьей Д. Л. Кальо и др. [1], в которой рассматриваются фациальные изменения в бассейне, в том же стратиграфическом интервале. Количественные изменения в таксономическом составе восьми групп фауны показаны на рисунках (рис. 1—4) и анализируются ниже.

Строматопораты вновь появились в разрезах Прибалтики в вормсиское время после их кратковременной инвазии в среднем кардоке. На их расселение благоприятное влияние оказало

а) Распределение видов



б) Распределение родов

в) Распределение семейств

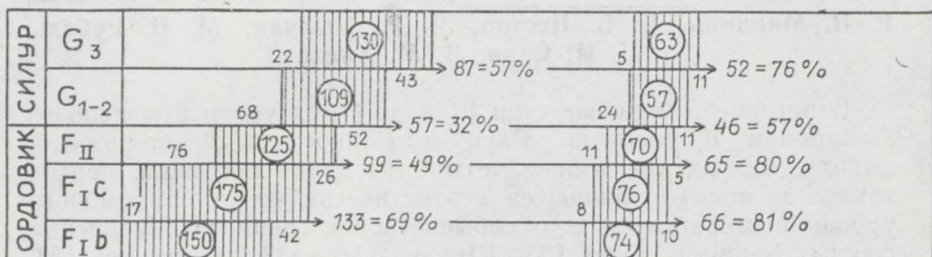


Рис. 1. Количественное распределение таксонов в пограничных горизонтах ордовика и силура Прибалтики. Объяснения стратиграфических индексов см. на стр. 79. Номерами обозначено: А — количество таксонов в горизонте, Б — появившихся на данной границе таксонов, В — исчезнувших таксонов, Г — переходящих таксонов.

прогрессирующее обмеление бассейна, наблюдаемое в течение ашгилла, что вызвало увеличение численности, разнообразия и ареала распространения строматопоратов. В ашгиллской фауне встречаются вместе представители древнего отряда *Labechiida* и нового филогенетического ствола — *Clathrodictyida*, занимавшего в поркуниское время уже господствующее положение. В лландовери строматопораты связаны с более разнообразными фациями, в связи с чем, начиная со второй половины юрусского времени, происходила их сильная видовая радиация. Наиболее четкий рубеж по строматопоратам — граница между пиргуским и поркуниским горизонтами (общими являются лишь 25% из родов и 50% из семейств и ни одного вида). Исчезают типичные ордовикские семейства *Stromatoceridae* и *Plumatalinidae* и роды *Cystostroma*, *Stromatocerium*, *Plumatalinia*. На границе между поркуниским и юрусским горизонтами изменяется лишь видовой состав строматопорат.

Табулятоморфные кораллы аналогично строматопоратам вновь появлялись в Прибалтике в вормсское время. Они сразу достигали заметного таксономического и экологического разнообразия, в частности, гелиолитоидеи. В горизонтах ордовика много короткоживущих родов. В силур переходили долгоживущие, более разнофациальные и многочисленные роды (*Catenipora*, *Palaeofavosites*, *Heliolites*, *Propora*, *Mesofavosites*). По табулятам наиболее резко отличается фауна поркуниского и южурского горизонтов, в которых общих видов всего 5%, родов — 33%, и семейств — 45%. На этом рубеже исчезли представители пяти типичных ордовикских семейств — *Protaraeidae*, *Syringophyllidae*, *Palaeoporitidae*, *Proheliolitidae*, *Tetradiidae*. На родовом уровне довольно резко также граница между фауной пиргуского и поркуниского горизонтов (40% общих форм).

Брахиоподы. В начале ашгилла отмечалась миграция в более глубоководную, осевую часть Балтийского бассейна т. н. фолиоменовой фауны (*Cyclospira*, *Glyptorthis*, *Christiania*), генетически связанной с фауной Средиземноморской провинции [11]. Обновление таксономического состава брахиопод на уровне родов и семейств в основном было равномерным и отражало общую тенденцию филогенетического развития группы. Это заключается в уменьшении значения ортид и строфоменид и увеличении роли пентамерид и спириферид. В поркуниском горизонте наблюдается заметное обеднение таксономического состава брахиопод на видовом и родовом уровнях, что объясняется мозаичностью фаций и прерывистостью разрезов, обусловленных заметным обмелением краевых частей бассейна. В осевой части бассейна в это время была развита космополитная хирнантиевая фауна брахиопод (ассоциации *Hirnantia* и *Dalmanella*). В лландовери сохранялся и укреплялся космополитный облик брахиоподовой фауны.

Трилобиты. Позднеордовикская фауна трилобитов четко дифференцируется в Прибалтике на мелководную и более глубоководную ассоциации. Мелководная ассоциация, включающая иллениды, лихиды и птеригометопиды, имеет провинциальный характер. Глубоководная ассоциация в осевой части бассейна содержит элементы так называемого Средиземноморского типа [5], имеющие широкое географическое распространение. В вормсском и пиргуском горизонтах это — третасписовая фауна, в поркуниском горизонте — далманитовая. В течение позднего ордовика постепенно вымерли трилобиты типичных ордовикских семейств: *Remopleuridae*, *Raphiophoridae* — в конце вормсского времени; *Trinucleidae*, *Harpidae* и *Panderidae* — в конце пиргуского; *Pterygometopidae*, *Asaphidae* и роды *Chastops*, *Flexicalymene*, *Brongniartella* — в конце поркуниского времени. В конце пиргуского времени видовой и родовой составы обеднели почти на 1/3. Еще более резкое обеднение произошло в конце поркуниского времени.

Остракоды. Позднеордовикская фауна остракод, в которой ведущее место принадлежало эврихилинацеям и холлинацеям, подразделялась на два фациальных комплекса (как и трилобиты). Подокопиды (*Bairdiacea*, *Healdiacea*) менее зависели от фаций, и именно они составляли основную часть тех сравнительно долгоживущих таксонов, которые перешли в силур. Максимальное разнообразие остракодовая фауна имела в пиргуском горизонте. Она сильно обеднела в конце пиргуского и поркуниского времени. Новых форм остракод в пограничном интервале появлялось заметно меньше, чем исчезало, поэтому можно говорить о массовом вымирании остракод в конце ордовика, по крайней мере, на уровне видов и родов.

Конодонты. Наиболее богата пиргуская фауна конодонтов — установлен 21 вид из 17 родов. В поркуниском горизонте найдено 4 вида и рода, в юруском — 8. Наиболее четкие изменения прослеживаются на границе пиргуского и поркуниского горизонтов (общих родов 39%), на которой исчезли такие типичные ордовикские формы, как *Drepanoistodus*, *Eocarinodus*, *Hamarodus* и появился характерный для силура род *Ozarkodina*. На границе ордовика и силура изменяется в основном лишь видовой состав и в юруском горизонте появляются два новых рода — *Distomodus*, *Oulodus*.

Хитинозои. В распределении хитинозой прослеживается постепенное обеднение таксономического состава и частоты встречаемости в течение позднего ордовика, а затем почти такое же постепенное обогащение в течение лландовери. Подобное распределение хорошо согласуется с регрессивно-трансгрессивным ходом развития бассейна и связано с уменьшением роли хитинозой в более мелководных фациях. Экологический кризис хитинозой достиг максимума во второй половине поркуниского времени, обуславливающего перерыв в их распространении. Его преодолели представители наиболее широко распространенных родов: *Cyathochitina*, *Conochitina*, *Ancyrochitina*, *Coronochitina*, переходящих в силур и образующих юруский комплекс хитинозой.

Граптолиты. Отмеченный Б. Рикардсом [9] первый глубокий «кризис» граптолитов в конце ордовика четко прослеживается и в Прибалтике. Регрессивное развитие бассейна в ашгилле привело к их почти полному исчезновению уже в начале поркуниского времени, за исключением глубоководной устьевой части бассейна в Северной Польше. В Прибалтике граптолиты вновь появились в конце юруского времени. Преодолели кризис лишь немногочисленные диплограптиды (*Diplograptus*, *Orthograptus*, *Glyptograptus*, *Climacograptus*), которые, по мнению Берри, Буко [2] и Кальо [6], являлись в силуре более мелководными, чем монограптиды. Последние появились и дали интенсивную таксономическую радиацию в райккюлаское время (в осевой части бассейна восстановились глубоководные условия и началось накопление темных граптолитовых илов).

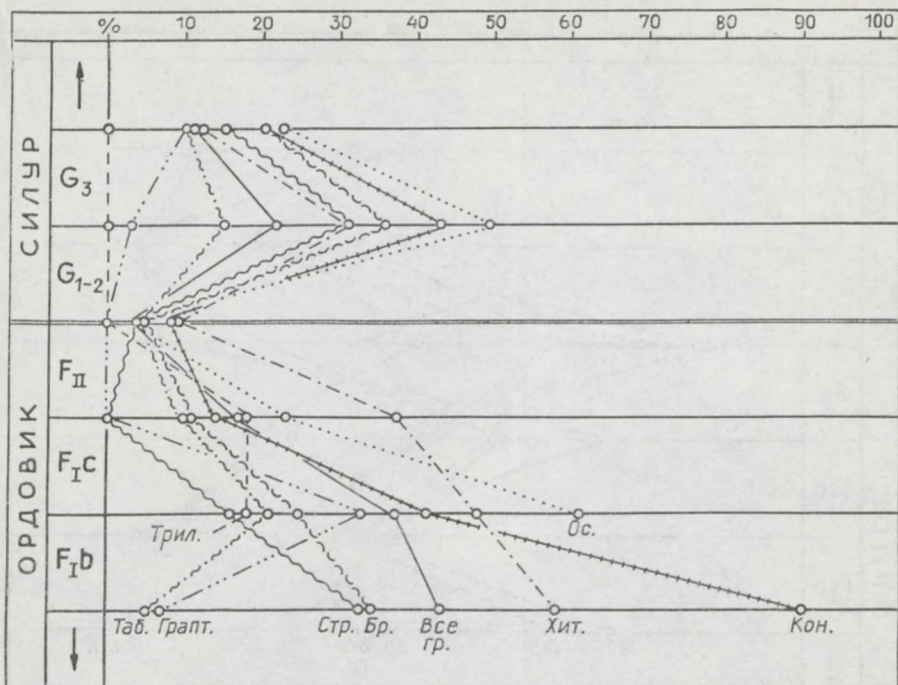


Рис. 2. Графики вариации относительного количества (%) переходящих видов на границах горизонтов для восьми групп организмов и суммарные показатели всех групп.

Анализ данных по всем группам фауны показал, что в конце ордовика в Прибалтике скорость вымирания отчетливо возрастала. Так, в конце поркунического времени исчезло 92% видов, 54% родов и 34% семейств, распространенных в данном горизонте. Это превышает средние показатели для видов в 1,5 раза, а для родов и семейств — почти в 3 раза. Если добавить, что в конце пиргусского времени количество исчезнувших родов было почти таким же, а для видов и семейств даже заметно превышало средние показатели, то суммарный эффект исчезновения получится довольно внушительным. В то же время появление новых таксонов происходило более или менее равномерно (лишь с некоторым ускорением — до 1,5 раза в юруское время). Это не компенсировало исчезновение таксонов и поэтому происходило общее обеднение таксономического состава. Видовое разнообразие дошло до минимума в поркуническое, разнообразие родов и семейств — в юруское время. Суммарное обновление фауны, учитывая исчезновение и появление, было наибольшим на границе ордовика и силура, где количество общих видов составляет лишь 3,5%, общих родов 32%, а семейств — 57% от суммарного количества соответствующих таксонов в поркуническом и юруском горизонтах, что заметно меньше фонового уровня (рис. 2—4).

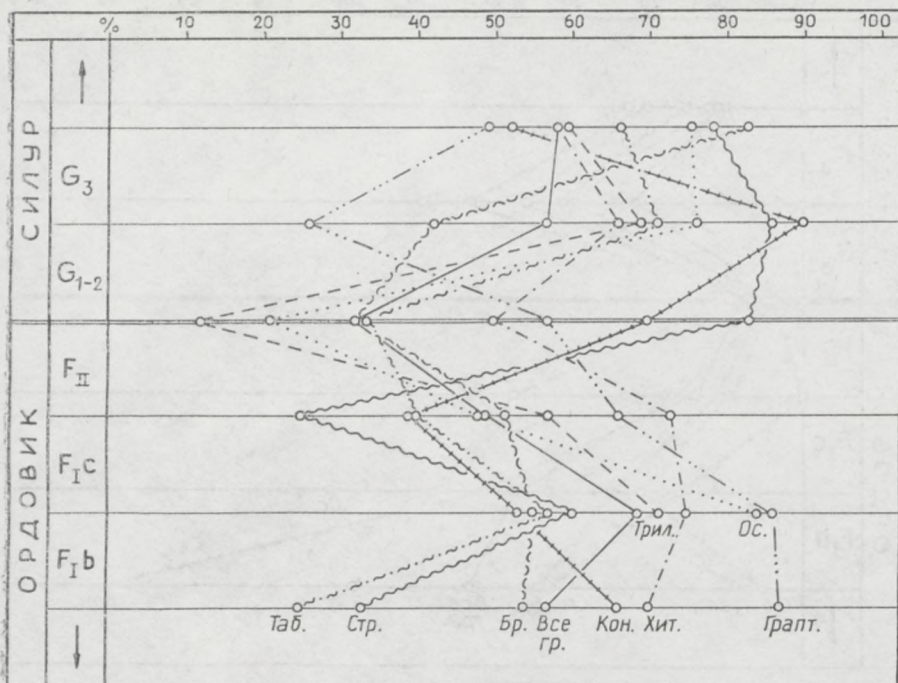


Рис. 3. Графики вариации относительного количества переходящих родов на границах горизонтов.

Ускорение темпа вымирания в конце ордовика явно связано с гляцио-эвстатическим понижением уровня моря и обмелением бассейна, достигавшем максимума в поркунское время. П. Бренчли [4] показал, что в ходе гляцио-эвстатической регрессии фауна постепенно вытеснялась со своих широких платформенных ареалов на более крутой склон, где площадь обитания сильно сократилась, что губительно повлияло на многие таксоны.

Экологическое влияние эвстатической регрессии было дифференцированным. Первым началось вытеснение наиболее глубоководных ассоциаций: граптолитов — в пелагической фауне, трилобитов — в бентосной. Вследствие этого стратиграфический интервал, характеризующийся обедненными ассоциациями граптолитов, превышает таковой у хитинозой и конодонтов. Сильнее всего обмеление повлияло на глубоководные бентосные группы — трилобиты и остракоды. В их вымирании четко прослеживаются два приблизительно одинаково выраженных уровня: конец пиргу и поркуни. Эта фауна четко подразделялась на батиметрические комплексы. Возможно, что в первой стадии регрессии в основном вымерли более глубоководные формы, а затем и более мелководные.

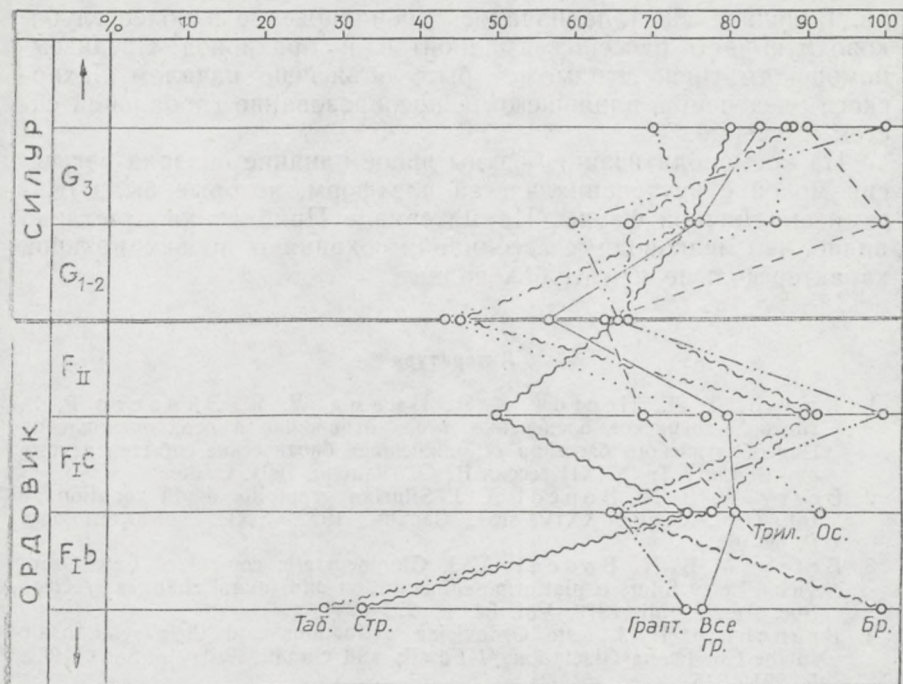


Рис. 4. Графики вариации относительного количества переходящих семейств на границах горизонтов для шести групп организмов.

Для мелководных групп — кораллов и строматопорат в ходе регрессии создались благоприятные условия, что четко проявилось в первой половине поркуниского времени. Напротив, резкое повышение уровня моря после оледенения в начале силура, вследствие чего значительная площадь моря оказалась слишком глубоководной, содействовало вымиранию более специализированных форм.

Отсутствуют доказательства прямого влияния понижения температуры на фауну Балтийского бассейна, который в то время располагался в тропиках [1].

Косвенное влияние оледенения на динамику фауны заключалось, видимо, в следующем: с увеличением климатического градиента в периоды оледенения усиливалась циркуляция океанических течений, что способствовало миграции организмов. В Балтийском бассейне четко прослеживается постепенное преобразование эндемичной среднеордовикской фауны в космополитную — лландоверийскую. Уже во второй половине среднего ордовика началось обогащение фауны за счет иммигрантов из Северо-Американской провинции, что, по Виллиамсу [12], объясняется сужением замыкающегося Протоатлантического океа-

на. В начале ашгилла началось проникновение в более глубоководную часть бассейна трилобитов и брахиопод Средиземноморского типа. Это может быть объяснено началом Сахарского оледенения, повлиявшего на преобразование глобальной системы течений.

На космополитизацию фауны явное влияние оказала регрессия морей с внутренних частей платформ, которые были очагами эндемичной фауны. На материале Прибалтики отчетливо видно, что мелководные ассоциации сохраняют провинциальный характер дольше, чем глубоководные.

Литература

1. Кальо Д. Л., Нестор Х. Э., Пылма Л. Я., Эйнасто Р. Э. Позднеордовикское оледенение и его отражение в осадконакоплении Палеобалтийского бассейна // Важнейшие биотические события в истории Земли / Тр. XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 68.
2. Berry W. B. N., Boucot A. J. Silurian graptolite depth zonation // Int. Geol. Congr. XXIV sess. Canada. 1972. Sect. 7. Paleontology. P. 59—65.
3. Berry W. B. N., Boucot A. J. Glacioeustatic control of Late Ordovician-Early Silurian platform sedimentation and faunal changes // Geol. Soc. Amer. Bull. 1973. Vol. 84. P. 275—284.
4. Brenchley P. J. Late Ordovician extinctions and their relationship to the Gondwana Glaciation // Fossils and climate. Wiley & Sons. 1984. P. 291—315.
5. Jaanusson V. Ordovician // Treatise on Invertebrate paleontology. A. Introduction. Fossilification (Taphonomy), Biogeography and Biostratigraphy. Lawrence. 1979. P. 136—166.
6. Kaljo D. On the bathymetric distribution of graptolites // Acta Palaeontologica Polonica. 1978. Vol. 23, No. 4. P. 525—531.
7. Newell N. D. Revolutions in the history of life // Allbritton. C. C. (Ed.). Uniformity and simplicity. Geol. Soc. Amer. Spec. Paper. 1967. No 89. P. 62—92.
8. Raup D., Sepkoski J. J. Mass extinctions in the marine fossil record // Science. 1982. Vol. 215. P. 1501—1503.
9. Rickards R. B. Major aspects of evolution of the graptolites // Acta Palaeontologica Polonica. 1978. Vol. 23, No 4, P. 585—594.
10. Sheehan P. M. The relation of Late Ordovician glaciation to the Ordovician — Silurian changeover in North American brachiopod faunas // Lethaia, 1973. Vol. 6. P. 147—154.
11. Sheehan P. M. Swedish Late Ordovician marine benthic assemblages and their bearing on brachiopod zoogeography // Gray J. and Boucot A. J. (Ed.) / Historical Biogeography, Plate Tectonic and the Changing Environment. 1979. P. 61—73.
12. Williams A. Plate tectonics and biofacies evolution as factors in Ordovician correlation // Basset M. G. (Ed.) / The Ordovician System. Cardiff, 1976. P. 29—66.

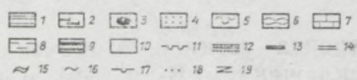
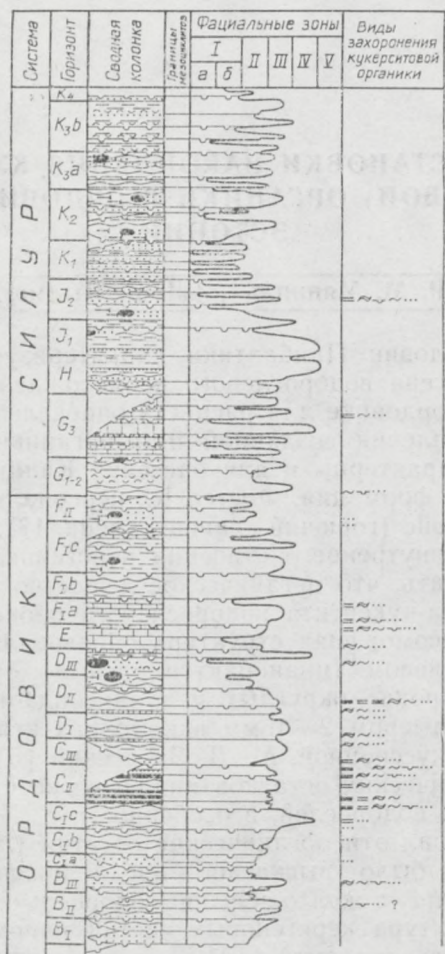
ЭТАПЫ И ОБСТАНОВКИ НАКОПЛЕНИЯ КУКЕРСИТОВОЙ (ВОДОРΟΣЛЕВОЙ) ОРГАНИКИ В ОРДОВИКЕ И СИЛУРЕ ЭСТОНИИ

А. Л. Кыртс, Р. М. Мянниль, Л. Я. Пылмэ, Р. Э. Эйнасто

Средний ордовик Прибалтики характеризуется огромными залежами керогена водорослевого происхождения. Благоприятные условия в ордовике для расцвета определенного типа водорослей и накопления созданной ими органики были, помимо Прибалтики, характерны и для бассейна Каннинг в Австралии (голдвайерская формация, Фостер К., персональное сообщение) и штата Иллинойс (горючий сланец Галена, 17).

Специфика внутреннего строения керогенных частиц позволяет предполагать, что органическое вещество Прибалтийского горючего сланца-кукерсита водорослевого происхождения. Возможно, глеокапсоморфная структура образовалась в разлагающемся водорослевом (цианобактериальном) органическом веществе, но природа округлых и эллипсоидальных структурных единиц диаметром 2—4 мм в комочках керогена остается до сих пор дискуссионной. М. Д. Залесский [5] видел в строении этих органических остатков аналогию со строением таллома синезеленых водорослей, в особенности с *Gloeocapsa*, по которой он и назвал эти органические остатки *Gloeocapsomorpha prisca*. Позже было высказано предположение о сходстве *Gloeocapsomorpha* с желто-зеленой водорослью типа *Botryococcus* (т. к. структура керогеновых частиц напоминает строение пальмеллоидного таллома) [19] и с энтофизалиевыми водорослями [15].

Кероген кукерсита установлен почти во всех горизонтах ордовика (за исключением B_1 и F_{1B}) и на трех стратиграфических уровнях нижнего силура (рис. 1) в рассеянном виде в основной массе породы или же концентрированно в виде прослоев, линз и заполнений ходов илоедов. Термин «кероген кукерсита» (КК) охватывает агрегаты гомогенной органики и органические остатки с хорошо сохранившейся глеокапсоморфной структурой (по петрографическим терминам соответственно коллоальгинит и талломоальгинит). На всех стратиграфических



уровнях проявление кукурсита связано с сохранившимися наиболее прибрежными отложениями. Скопления водорослевой органики достигли максимума в среднем ордовике в ухакуское и кукрузское времена. Для выяснения зависимости появления КК от фациальных обстановок нами построена фациальная кривая по всему карбонатному разрезу ордовика и силура. Фациограмма составлена на уровне циклитов мезопорядка с учетом того, что кривая отражает амплитуду смены фаций в пределах циклита не в одном конкретном разрезе, а на площади всего мелководного стабильного шельфа: изображены наборы крайних фаций внутри циклита. Для обозначения максимума трансгрессии использованы фации самой удаленной полосы шельфа, а для максимума регрессии — самой прибрежной полосы из сохранившихся от денудации отложений. Частая встречаемость в разрезе КК и разнообразие типов его захоронения ограничены средним ордовиком (рис. 1). Только в пределах его КК образует выдержанные пласты мощностью 10—70 см. Выше границы кейлаского и оандуского горизонтов, одного из самых крупных переломных рубежей осадконакопления в течение всего ордовика и силура [11, 14], КК встречается реже, в основном рассеяно в илистой массе как глинистых, так и чистых карбонатных пород. Здесь скопления КК редки и связаны с глинистыми известняками и поверхностями перерыва (границы Е, подошва G₁₋₂, верхи G₃, средняя часть J₂).

Таким образом, общий стратиграфический интервал многократного появления КК в разрезе охватывает почти весь после-

Рис. 1. Сводный разрез, фациальная кривая шельфовых карбонатных отложений ордовика и силура Эстонии с видами захоронения кукурситовой органики.

Стратиграфические индексы горизонтов: В₁ — латорпский, В₁₁ — волховский, В₁₁₁ — кундаский, С_{1а} — азерский, С_{1в} — ласнамягский, С_{1с} — ухакусский, С₁₁ — кукрузский, С₁₁₁ — идавереский, D₁ — йыхвисский, D₁₁ — кейлаский, D₁₁₁ — оандуский, Е — раквереский, F_{1а} — набалаский, F_{1в} — вормсиский, F_{1с} — пиргуский, F₁₁ — поркуниский, G₁₋₂ — юурусский, G₃ — райккюлаский, Н — адавереский, J₁ — яаниский, J₂ — яагарахуский, K₁ — роотсикюлаский, K₂ — паадлаский, K_{3а} — курессаареский, K_{3в} — каугатумаский, K₄ — охесаареский.

Фациальные зоны: I — прибрежно-тиховодная; а — лагунная, б — обособленно-шельфовая, II — отмельно-баровая, III — открыто-шельфовая, IV — склоновая, V — депрессионная.

Обозначения литологические: 1 — лагунные доломиты, 2 — глинисто-карбонатные отложения с примесью некукурситовой органики, 3 — биогермы, 4 — зернистые известняки, 5 — ракушняки, 6 — илисто-зернистые комковатые известняки, 7 — афанитовые известняки, 8 — мергели, 9 — кукурсит, 10 — стратиграфические пробелы, 11 — поверхности перерыва (на границах мезоциклитов), 12 — прослой метабентонита; виды захоронения кукурсита: 13 — пластами, 14 — прослоями, 15 — линзами, 16 — заполнениями ходов илоедов, 17 — заполнениями карманов поверхностей перерыва, 18 — рассеянно в породе, 19 — зернистыми агрегатами в косослоистых породах.

тремадокский ордовик и нижний силур. Выше самого верхнего уровня нахождения КК в разрезе — как в Московской синеклизе (D_{II}, Чудовское месторождение), так и на острове Сааремаа (J₂M) — распространяются доломиты лагунных фаций (митинская и варлыгинская свиты, сельгазеская пачка яагарахуской свиты, роотсикулаская свита), где условия седиментации существенно и на длительное время отклонялись от нормально-морских и не благоприятствовали массовому развитию рассматриваемых водорослей.

Несмотря на большое количество разных стратиграфических уровней захоронения КК, фациальное разнообразие типов вмещающих его пород невелико. Кроме известкового песчаника с раковинным детритом (V_{III}P), образовавшегося в зоне постоянного движения воды, все остальные типы вмещающих КК пород фациально относятся к мелководной полосе открытого шельфа с субтурбулентной гидродинамикой. Наиболее часто КК связан с неотсортированным микритисто-детритовым глинистым известняком и известковым мергелем, а выше указанного рубежа — со скрытокристаллическим чистым известняком. Как ни парадоксально на первый взгляд, но до сих пор нет ни одной находки КК в отложениях прибрежно-тиховодной зоны. Это касается не только лагунных первичных доломитов, но и разных типов отложений закрытого шельфа, для которого часто характерна примесь пелитоморфного органического вещества (керогена) другого генетического типа в микритовой глинисто-карбонатной основной массе породы, особенно в более глинистых (до мергеля) прослоях — сиугеская пачка (F_{II}S), мозская (F_IC_M), саардеская (G₃S), яагарахуская (J₂J) свиты.

В последовательности событий в развитии бассейна выявляются некоторые закономерности стратиграфического распространения КК. По аналогичным стадиям осадконакопления средний ордовик сравнивается с ранним силуром — максимум трансгрессии (C_IC) со стадией наиболее интенсивного прогибания Латвийской синеклизы (G₃) (рис. 2). Аналогичными событиями, кроме вышеуказанных, являются соответственно: 1) крупный перерыв в осадконакоплении на северном борту бассейна на границах C_{II}/C_{III} и G₃/H с выклиниванием 2/3 объема залегающих ниже и выше горизонтов; 2) образование после перерыва базального комплекса открытошельфовых отложений в начале идавереского и адавереского времен; 3) накопление в стадии высокого эвстатического уровня океана наиболее глинистых отложений с частыми прослоями метабентонитов (позднеидавереско-йыхвисское и позднеадавереско-яанисское времена); 4) обширное обмеление шельфа и развитие крупных биогермных комплексов в отмельной зоне бассейна (позднекейласко-оандуское и раннеяагарахуское времена); 5) широкая регрессия на удаленной от открытой части заливогообразного бассейна и наступление в пределах мелководного

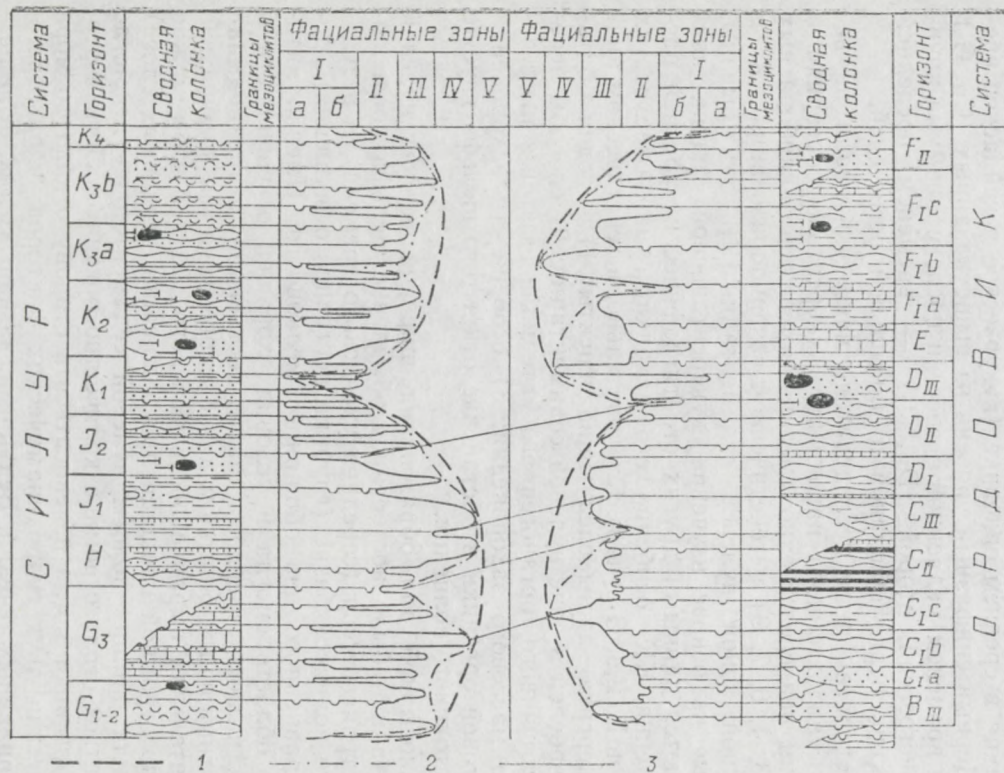


Рис. 2. Синфазная корреляция среднего ордовика и нижнего силура. Прерывистая линия (1) — мегациклы; штрих-пунктирная линия (2) — макроциклы; сплошная линия (3) — мезоциклы.

шельфа лагунного режима с накоплением гипсоносных первичных доломитов (митинское и варлыгинское время), эвриптеровых и других седиментационных доломитов (позднеагабахское и роотсикюлаское времена).

Оказывается, рубежи накопления кукерситовой органики в силуре (конец райккюлаского, середина агабахского времени) хорошо сопоставляются с обоими максимумами массового ее образования в среднем ордовике (кукурзское и кейлаское времена). Первый синфазный уровень из вышеуказанных (G_1 , G_2) является временем медленной регрессии после максимума крупных трансгрессий, второй (D_{II} , J_2) — временем последней трансгрессии перед обширной и длительной регрессией.

В последнее время исследователи чаще указывали на вероятность аллохтонного накопления кукерситовой органики в отношении непосредственно вмещающих глинисто-карбонатных пород [3, 4, 6, 7, 9] и генетической связи образования КК с прибрежной зоной нулевой седиментации [9]. Эти выводы, сделанные на основе изучения кукерситоносной толщи, подтверждаются данными других стратиграфических уровней распространения КК, особенно его находками на поверхностях перерывов E , F_{1a} , G_{1-2} и J_2 . Следовательно, в генетическом анализе кукерсита важны следующие аспекты: 1) условия обитания водорослей в зоне нулевой седиментации; 2) способы переноса устойчивого органогенного материала из этой зоны в полосу его массового захоронения; 3) особенности захоронения кукерситовой органики в обстановке открытого шельфа глубже зоны постоянного волнения.

Предпосылкой для образования широкой полосы нулевой седиментации было постепенное обмеление шельфа после обширной трансгрессии (середина агабахского времени), в результате чего волновой базис (глубина постоянного волнения) достиг выравненного дна обширного мелководья. Именно литоральная область смогла в условиях хорошей освещенности и аэрации, наличия твердого дна и постоянной гидродинамики стать оптимальным биотопом для бурного развития водорослей. Исключительная выравненность морского дна (об этом можно судить по огромной площади прослеживания отдельных слоев) определила ширину полосы нулевой седиментации, где могло образоваться столь огромное количество органики. Легкая зернистая органика могла переноситься в сторону открытого моря при действии двух гидродинамических факторов: вдольбереговых и приливных течений. Ведущими, на наш взгляд, были приливные течения, обуславливающие наиболее интенсивный водообмен в условиях столь малой глубины, как зона волнения. С увеличением глубины ниже волнового базиса, начиналось осаждение илового карбонатно-глинистого материала на твердое дело, и оптимальные условия для массового развития водорослевого покрова исчезли.

Особенности строения кукурситоносной толщи в краевой части сланцевого бассейна (асимметричное распределение мощности отдельных пластов, характер их выклинивания — вытянутость в сторону бассейна) указывают на образование отдельных пластов кукурсита на пологом подводном склоне ниже волнового базиса [1, 8]. Этот пологий склон без заметно выраженного барьера переходит в нормальный открытый шельф, где накапливались глинисто-известковые илы с неотсортированным детритом. Инофациальные прослои и поверхности перерыва отсутствуют, что указывает на средние глубины шельфа (по аналогии с осадками современного Каспия — глубже 50 м) [2]. Эти шельфовые глинистые известняки распространены на огромной территории Шведско-Латвийской структурно-фациальной зоны и в сторону депрессионной части бассейна переходят в граптолитовые аргиллиты через зону мергелей небольшой мощности (рис. 3) [7, 18]. Следовательно, среднеордовикская фациальная модель Балтийского бассейна времени массового накопления кукурситовой водорослевой органики на пологом шельфовом склоне отличается от соответствующих силурийских моделей следующим: 1) отсутствием лагунной и аккумулятивной отмельно-баровоной зон; 2) существованием вместо них весьма широкой приливной зоны нулевой седиментации; 3) малой мощностью мергелей переходной зоны от шельфовых карбонатных отложений к депрессионным илово-терригенным [10, 13].

Коренная фациальная перестройка в Балтийском бассейне, отражающаяся в отмеченных особенностях фациальных рядов (моделей) среднего ордовика и силура, происходила в течение второй половины кейлаского и в оандуское время. На этом переломном интервале на северо-западе Балтийского бассейна в зоне волнения впервые образовались аккумулятивные отмели, сложенные почти целиком биоклассическим материалом (детритом), часто с органогенными постройками, отгораживающими прибрежную мелководную зону, что привело к периодическому формированию микритовых осадков обособленного шельфа. В подвижной среде началось формирование зернистого карбоната багамского типа (сгустковые пески), в субтурбулентных условиях периодичности (до конца среднего лландовери) накапливались чистые известковые илы [14].

Перечисленные седиментационные и биотические изменения на границе вирусской и харьюской эпох обусловлены, предположительно, в первую очередь, климатической перестройкой — сменой умеренного гумидного климата тропическим [12, 17]. После этого переломного рубежа массовые скопления кукурситовой водорослевой органики в Прибалтике неизвестны.

Подытоживая сказанное, подчеркнем, что к настоящему времени стратиграфическая амплитуда распространения КК расширилась до верхов нижнего силура, число же фациальных разновидностей вмещающих КК пород осталось ограниченным.

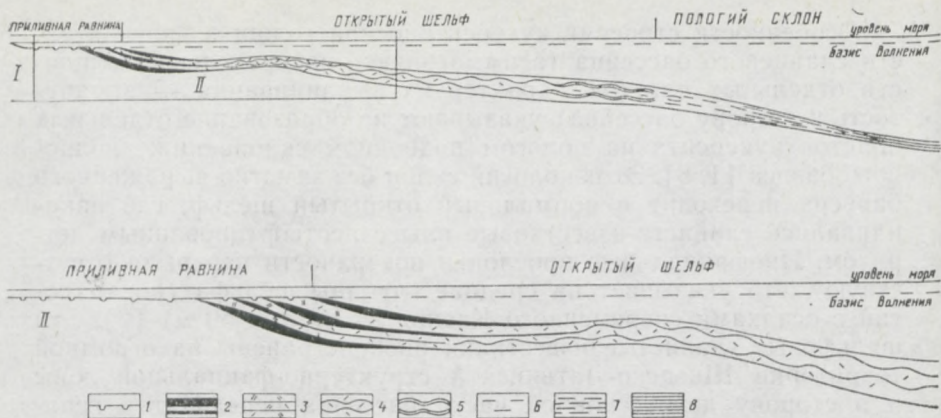


Рис. 3. Модельный профиль Балтийского бассейна для этапа интенсивного накопления кукерситовой органики (Северо-Восточная Эстония — Западная Латвия — Сконе). 1 — твердое дно зоны нулевой седиментации, 2 — кукерситовая водорослевая органика, 3 — известковые илы с неотсортированным детритом, 4 — волнистослоистые глинисто-известковые илы с сортированным детритом, 5 — сильноглинистые известковые илы с редким мелким детритом, 6 — сильнокарбонатно-глинистые илы, 7 — слабокарбонатно-глинистые илы, 8 — глинистые илы с примесью органики.

Все эти разновидности связаны с отложениями верхней части открытого шельфа. Кероген кукерсита до сих пор не установлен в отложениях обособленного шельфа. Оптимальные условия для генерирования органического вещества существовали, вероятно, во время первой регрессии после обширной трансгрессии или, во время последней трансгрессии перед существенной регрессией.

В этих палеогеографических ситуациях логично предположить существование необычайно широкой приливной равнины с экологическим оптимумом для водорослевых матов на твердом дне.

Литература

1. Аалое А. Строение промышленной пачки А—F₂ // Строение сланцевой толщи Прибалтийского бассейна горючих сланцев — кукерситов. Таллинн, 1986. С. 38—47.
2. Алексина И. А. Осадки и рельеф подводного склона восточного побережья средней части Каспийского моря // Геологическое строение подводного склона Каспийского моря. М., 1962. С. 122—193.
3. Бауков С. С. Геотектонические условия сланценоакпления // Тр. Ин-та геол. АН ЭССР. 1957. Т. 1. С. 95—104.
4. Бауков С. С. Кукерситы Эстонской ССР и Ленинградской области // Формации горючих сланцев. Таллинн, 1973. С. 17—38.
5. Залесский М. Д. О некоторых ископаемых сапропелитах // Геол. вестник 1916. Т. 2, № 5—6. С. 227—234.
6. Клесмент И. Р. О генезисе прибалтийских горючих сланцев // Горючие сланцы. 1985. Т. 2, № 1. С. 12—22.
7. Мянниль Р. История развития Балтийского бассейна в ордовике. Таллинн, 1966. 200 с.
8. Мянниль Р., Бауэрт Х. Строение кукерситоносной толщи C_{1c}²—C₁₁ // Строение сланценоносной толщи Прибалтийского бассейна горючих сланцев—кукерситов. Таллинн, 1986. С. 25—37.
9. Мянниль Р., Бауэрт Х., Пуура В. Закономерности распределения и накопления кукерситов // Строение сланценоносной толщи Прибалтийского бассейна горючих сланцев-кукерситов. Таллинн, 1986. С. 48—54.
10. Нестор Х. Э., Эйнасто Р. Э. Фациально-седиментологическая модель силурийского Палеобалтийского периконтинентального бассейна // Фации и фауна силура Прибалтики. Таллинн, 1977. С. 89—121.
11. Пылма Л. Я. Состав и количество детрита в отложении северной фациальной зоны ордовика Прибалтики (по скважине Рапла) // Изв. АН ЭССР. Хим. Геол., 1972. Т. 21. С. 326—332.
12. Пылма Л. Я. Сравнительная литология карбонатных пород ордовика Северной и Средней Прибалтики. Таллинн, 1982. 164 с.
13. Эйнасто Р. Э. Основные стадии развития и фациальные модели силурийского краевого бассейна Балтики // Теория и опыт экостратиграфии. Таллинн, 1986. С. 37—54.
14. Эйнасто Р. Э., Пылма Л. Я. Фациальные особенности и этапы развития раннепалеозойского карбонатонакопления в Балтийском бассейне // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1983. Т. 58, вып. 3. С. 137.
15. Adamczak, E. Gloeocapsomorpha prisca Zalessky (Sinice) z ordowickich glazow harzutowych Polski // Acta. Paleont. Polonica. 1963. Vol. 8, No 4, P. 465—473.
16. Burns D. A. A transmission electron microscope comparison of modern Botryococcus braunii with some microfossils previously referred to that species // Revista Espanola Micropaleont. 1982. Vol. 14. P. 165—185.
17. Jaanusson, V. Aspects of carbonate sedimentation in the Ordovician of Baltoscandia // Lethaia. 1973. Vol. 6, N 1. P. 11—34.
18. Modlinski, Z. Rozwoj litofacjalny i paleotektoniczny ordowiku na obszarze platformy prekambryjskiej w Polace. Warszawa, 1982.
19. Travers, A. Occurrence of the forming alga Botryococcus in lignites and other Tertiary sediments // Micropaleontology. 1955. Vol. 1. P. 343—250.

РАЗВИТИЕ СООБЩЕСТВ БРАХИОПОД В СИЛУРЕ ЛИТВЫ

П. К. Мустейкис

В результате проведения детальных работ при составлении фациальных, формационных и экостратиграфических моделей для силурийского бассейна Прибалтики было выявлено распространение сообществ брахиопод по площади для каждого горизонта и показана их связь с фациальными зонами [3, 4, 5, 7, 8, 9, 11, 13]. До сих пор выделение сообществ, как и показ их распространения в разрезах силура Прибалтики, проводились по материалам, собранным для других целей. Приведенные здесь данные позволяют впервые проводить существующие представления о распространении брахиоподовых сообществ на систематически опробованных разрезах, имеющих весьма подробную фациальную и стратиграфическую характеристику. Расчленение изученных разрезов (рис. 1) проводилось по региональной стратиграфической схеме силура Прибалтики [12] с учетом граптолитовой и конодонтовой зональных шкал [1, 10] и в соответствии с седиментологической моделью Х. Э. Нестора и Р. Э. Эйнасто [9]. Общее развитие изученного бассейна в силуре сведено на литолого-геологическом разрезе субширотного направления (рис. 1, 2).

В силурийских отложениях Литвы установлен 91 вид брахиопод. Фактическое их распространение обобщалось по свитам (если они были фациально однородные во всех разрезах) или по слоям (если свита сложена разными фациями) следующим образом: подсчитывалась доля проб с данным видом от общего количества проб в процентах по каждому фациально однородному интервалу во всех изученных разрезах. Кроме того, оценивалось относительное количество экземпляров каждого вида в пробах по трехбалльной системе (много, умеренно и единично). Исходя из этих количественных данных определялись преобладание и повторение одинаковых ассоциаций в разрезах, т. е. выделялись сообщества и устанавливалась их фациальная приуроченность. При этом под термином «сообщество» понимались повторяющиеся более или менее одинаковые

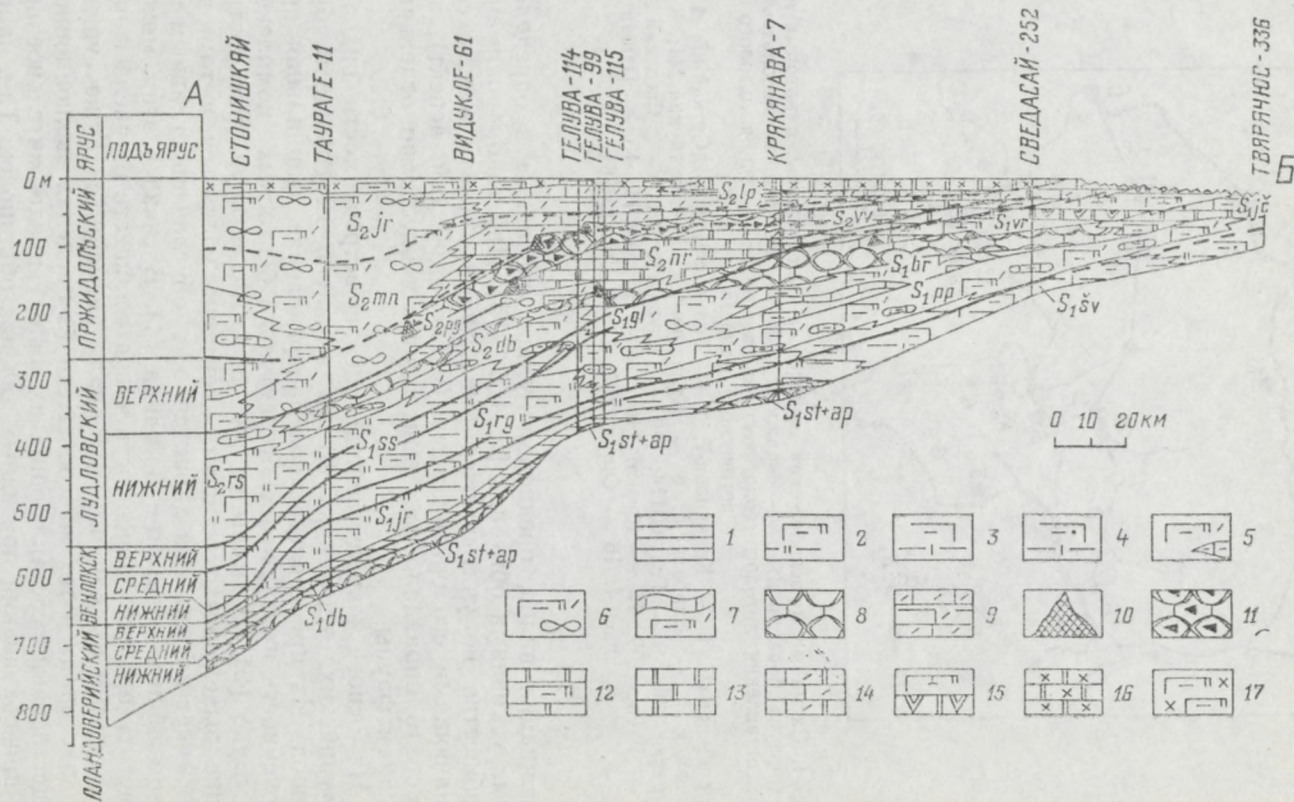


Рис. 1. Схема месторасположения скважин. а — скважины, в которых изучена фауна брахиопод; б — скважины, данные по которым использованы при составлении литолого-геологического разреза; в — линия литолого-геологического разреза.

Скважины: 1 — Крякянава-7; 2 — Гелува-99; 3 — Суткай-87; 4 — Пренай-3; 5 — Вирбалис-5; 6 — Калвария-2; 7 — Буткунай-241; 8 — Твярячюс-336; 9 — Гелува-114; 10 — Гелува-115; 11 — Сведасай-252; 12 — Ячёнис-299; 13 — Крюкай-146; 14 — Таураге-11; 15 — Пашалтуонис-94; 16 — Стонишкяй; 17 — Видукле-61.

ассоциации видов, предположительно связанные с определенными условиями обитания [2, 4, 14, 15]. При таком понимании сообщества не учитываются биологические связи между составляющими его организмами (биоценотический аспект), однако это оправдано при выделении сообществ по отдельным группам фауны.

На основе количественной оценки встречаемости видов в силурийских отложениях Литвы выделено 12 сообществ брахиопод. Их пространственное распределение, фациальная приуроченность и положение относительно бентосных комплексов А. Буко [2] отражены на рис. 3, 4. Анализируя распространение выделенных сообществ, нетрудно убедиться в том, что оно имеет каузальный характер, т. е. обусловлено главным образом общим развитием бассейна [4]. В связи с этим можно отметить прямую зависимость числа сообществ от числа фаций по каждому выбранному интервалу времени, а также существование одних и тех же сообществ (в пределах эволюционного существования составляющих их видов) продолжительное время при сохранении пригодных для них обстановок. Так, например, в лландовери Литвы существовали относительно глубоководные сообщества, которые в сторону береговой линии образо-



вали ряд: «*Clorinda*» sp., *Dicoelosia-Skenidioides* и *Atrypa* (*Gotatrypa*) *hedei* (рис. 3, 4).

В раннем и среднем венлоке продолжают существовать сообщества «*Clorinda*» sp. и *Dicoelosia-Skenidioides*, исчезает сообщество *Atrypa* (G.) *hedei* и появляется сообщество *Glassia obovata*. Исчезновение сообщества *Atrypa* (G.) *hedei* связано с эволюционным вымиранием его доминанты на границе лландовери и венлока. Несколько сложнее объяснить появление сообщества *Glassia obovata*, занимавшего сходное экологическое положение с сообществом *Dicoelosia-Skenidioides*. Возможно, сообщество *Glassia obovata* заселяло участки дна с ограниченными количеством кислорода [15, с. 233, 257], что подтверждается приуроченностью его остатков преимущественно к серым доломитистым мергелям с прослоями микрокристаллических известняков и серых доломитистых глин (фации IV₁ и V₁) (рис. 2, 3). Если предположить, что наиболее подходящей средой для сообщества *Dicoelosia-Skenidioides* являлись участки дна с нормальным кислородным потенциалом, где формировались зеленовато-серые фаии такого же состава, что и сероцветные, то хорошо объясняются довольно сложные взаимоотношения между этими сообществами в изученных разрезах (рис. 3, 4).

Рис. 2. Литолого-геологический разрез силурийских отложений по линии АБ. 1 — черные сланцеватые глины и аргиллиты с граптолитами (фация V₂; см. [9]); 2 — серые доломитистые мергели и доломитистые глины с граптолитами и редкими прослоями микрокристаллических известняков (фация V₁); 3 — зеленоватые глинистые мергели и известковистые глины (фация IV₂); 4 — зеленоватые глинистые мергели с алевроитом и песком и прослоями известковистых глин (фация IV₂); 5 — серые и зеленовато-серые глинистые доломитистые мергели с прослоями микрокристаллического известняка (фация IV₁); 6 — зеленовато-серые глинистые доломитистые мергели с комками известняка (фация III₄); 7 — волнисто-слоистые глинистые известняки и доломитистые мергели с комками известняка (фация III₃); 8 — глинистые детритовые и афанитовые комковатые известняки с прослоями мергелей (фация III₂); 9 — переслаивание детритовых и комковатых глинистых известняков, глинистых мергелей с комками известняков и известковистых глин (фация III₁); 10 — биогермовые и обломочно-органогенные известняки (фация II₂); 11 — битуминозные глинистые детритовые комковатые известняки с прослоями черных мергелей с детритом (фация II₁); 12 — глинистые доломиты с прослоями зеленовато-серых глинистых доломитов мергелей (фация I₂); 13 — глинистые доломиты (фация I₂); 14 — переслаивание глинистых доломитов, доломитовых и доломитистых мергелей и детритовых известняков (фация I₃); 15 — зеленовато-серые доломитовые глинистые тонкослоистые мергели и доломиты с гипсом (фация I₁); 16 — частично пестроцветные доломиты с прослоями доломитовых и доломитистых мергелей (фация I₁); 17 — частично пестроцветные доломитовые и доломитистые мергели с прослоями глинистых доломитов (фация I₁).

Стратиграфические индексы: S_{1st}+ар — стаюная свита; S_{1db} — добельская свита; S_{1jg} — юрмальская свита; S_{1šv} — швянченская свита; S_{1rg} — рижская свита; S_{1pp} — папреняйская свита; S_{1jč} — ячёнская свита; S_{1br} — бирштонская; S_{1vr} — вяркнеская свита; S_{1gl} — гелуваская свита; S_{1ss} — сесартская свита; S_{2rs} — руснеская свита; S_{2db} — дубисская свита; S_{2pg} — пагеяйская свита; S_{2ng} — нерисская свита; S_{2mp} — минияская свита; S_{2jg} — юраская свита; S_{2w} — вевиская свита; S_{2lp} — лапеская свита.

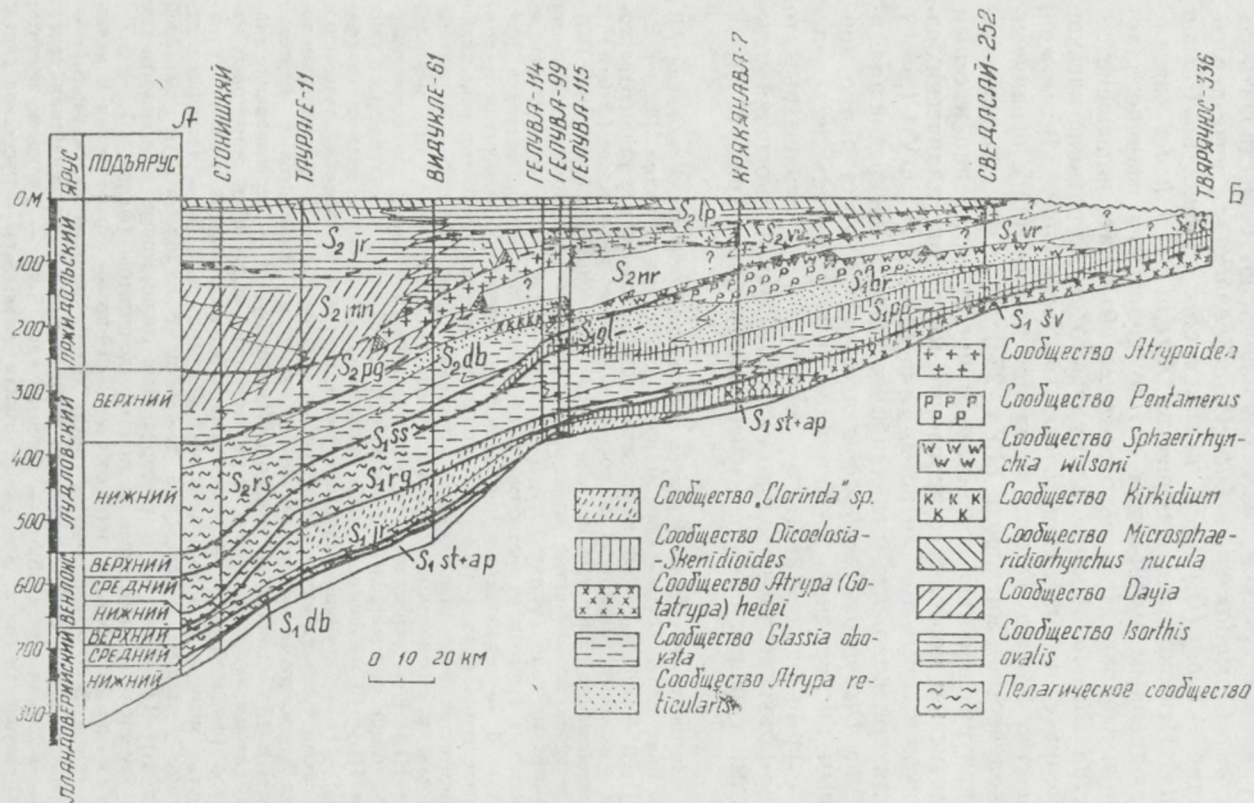


Рис. 3. Распространение сообществ брахиопод силура Литвы по разрезу АБ.

Гео-логический возраст	Фациальная зона	"Депрессионная" V	Переходная IV	Открытосельфовая III	Отмельная II	Лагунно-литоральная I
ПРЖИДОЛИЙ		?	<i>Dayia</i> 3 (3-4)	<i>Isorthis ovalis</i> (3)	<i>Microsphaeriodiorhynchus nucula</i> (2-3)	?
ЛУДЛОВ				<i>Atrypa reticularis</i> (3)	<i>Atrypoides</i> 2	?
ВЕНЛОК	Пелагическое сообщество		<i>Glassia obovata</i> (3-4)	<i>Kirkidium</i> (3)	<i>Sphaerirhynchia wilsoni</i> (2-3)	?
СРЕДНИЙ И ВЕРХНИЙ ПЛАНДОВЕРИ		" <i>Clorinda</i> " sp. 5	<i>Dicoelosia-Skenidioides</i> 4	<i>Pentamerus</i> 3		?
			<i>Atrypa (Gotatrypa) hedei</i> (4)			?

Рис. 4. Сообщества замковых брахиопод силура Литвы.

Во второй половине венлока и первой половине лудлова с распространением в изученных разрезах мелководных фаций появляются и более мелководные сообщества, которые вместе с продолжающими существовать сообществами образуют следующий ряд в сторону береговой линии: *Glassia obovata* или *Dicoelosia-Skenidioides*, *Atrypa reticularis*, *Pentamerus* или *Kirkidium*, *Sphaerirhynchia wilsoni*. В середине венлока исчезает сообщество «*Clorinda*» sp., биотоп которого частично занимает *Glassia obovata* (рис. 3). В начале лудлова из-за вымирания представителей рода *Pentamerus* в Прибалтийском бассейне опустевшую экологическую нишу занимает сообщество *Kirkidium*.

Во второй половине лудлова появляются сообщества *Dayia* и *Atrypoides*, исчезают — *Sphaerirhynchia wilsoni*, *Atrypa reticularis*, *Glassia obovata* и *Kirkidium*. Исчезновение последнего, очевидно, связано с вымиранием его доминанты *Kirkidium knightii* (Sow.) в рассматриваемом бассейне. Появление сообщества *Atrypoides* совпадает с развитием рифовых построек и возникновением за ними мелководно-застойных условий обитания, благоприятных для атрипоидей. К концу лудлова возрастает роль рифовых построек, что явилось, вероятно, основной причиной замещения сообществ *Atrypa reticularis* и *Sphaerirhynchia wilsoni* сообществом *Atrypoides*. Причиной же исчезновения сообщества *Glassia obovata* в митувское время послужило, очевидно, повышение кислородного потенциала, о чем свидетельствует смена сероцветных фаций зеленоцветными

сходного состава в разрезах Западной Литвы. В результате сообщество *Dicoelosia-Skenidioides* должно было бы занять место сообщества *Glassia obovata*, но этого не случилось из-за увеличения привноса терригенного материала в бассейн с запада и повышения скорости седиментации [6, с. 111]. Это наглядно иллюстрируется увеличением мощностей лудловских и пржидольских отложений в разрезах Западной Литвы (рис. 2). Увеличение кислородного потенциала и замутненности воды с привносом терригенного материала, возможно, послужили основной причиной вытеснения сообщества *Glassia obovata* сообществом *Dayia*, более приспособленным к этим условиям, чем сообщество *Dicoelosia-Skenidioides*.

В раннем пржидоли продолжали существовать сообщества *Dayia* и *Atrypoides*, но появились и новые — *Isorthis ovalis* и *Microsphaeridiorhynchus nucula*. Причем сообщества *Dayia*, *Isorthis ovalis* и *Microsphaeridiorhynchus nucula* заселяли дно перед рифовыми постройками и лишь сообщество *Atrypoides* обитало за ними. В минийское время увеличение замутнения вод и проникновение их дальше на восток обусловило исчезновение рифовых построек, что, в свою очередь, послужило причиной замещения сообщества *Atrypoides* сообществом *Microsphaeridiorhynchus nucula*. Общая регрессия бассейна в конце юрского времени вызвала исчезновение сообщества *Dayia*, а за тем и *Isorthis ovalis* (рис. 3).

В итоге можно сказать, что распространение сообществ брахиопод силура во времени и пространстве в основном отражает изменения среды в ходе геологической истории бассейна. При этом в мелководных частях бассейна частая смена сообществ связана с быстрой сменой фаций. В более глубоководных частях бассейна с меньшей изменчивостью обстановок седиментации смену сообществ могли вызвать такие факторы, как кислородный потенциал, скорость седиментации, интенсивность привноса терригенного материала и замутненность воды (сообщества *Dicoelosia-Skenidioides*, *Glassia obovata*, *Dayia*).

Изученный материал подтверждает предположение, что мало разнообразные сообщества (например, *Atrypoides*, *Pentamerus*, *Kirkidium*) распространены в мелководных, а более разнообразные (например, *Dicoelosia-Skenidioides*, *Glassia obovata*) — в глубоководных частях бассейна [2, 4]. Наибольшее разнообразие сообществ брахиопод совпадает с границей открытошельфовой и переходной фациальных зон. Здесь следует отметить, что разнообразие сообществ уменьшается не только к берегу от этой границы, как это предполагалось ранее [2, 4], но и в сторону осевой части бассейна (например, сообщества *Dayia*, «*Clorinda*» sp.). Более того, разнообразные сообщества проявляют большую толерантность к условиям обитания, чем менее разнообразные, т. е. первые распространены в двух-трех фациях, а вторые обычно приурочены к одной какой-либо фа-

ции. Так, мало разнообразное сообщество *Pentamerus* приурочено только к фации комковатых известняков, а более разнообразное сообщество *Dicoelosia-Skenidioides* — к фациям детритовых мергелей, мергелей и микрокристаллических известняков и зеленоватых мергелей и глин (фации III₄, IV₁, IV₂) (рис. 2, 3). Такие разнообразные сообщества как *Dicoelosia-Skenidioides*, *Glassia obovata*, *Isorthis ovalis* имели большие преимущества для выживания, чем менее разнообразные. В зависимости от смены условий среды они могли давать различные модификации. Например, для сообществ *Dicoelosia-Skenidioides* и *Glassia obovata* विकариантом было умеренно разнообразное сообщество *Atrypa reticularis*, а для сообщества *Isorthis ovalis* — умеренно разнообразное сообщество *Microsphaeridiorhynchus nucula*. Доминантами в таких модифицированных сообществах обычно становились эврифациальные виды, а часть видов «материнского» сообщества не смогла приспособиться к смене обстановок [15, с. 240].

В заключение следует подчеркнуть, что отмеченные закономерности распространения сообществ брахиопод являются результатом одновременного воздействия многих факторов, причем в определенных условиях отдельные факторы могут приобретать ведущее значение. Только смена сообщества *Pentamerus* сообществом *Kirikidium* на одном биотопе и исчезновение сообщества *Atrypa (Gotatrypa) hedei* в начале венлока могут быть объяснены воздействием эволюционных факторов.

Литература

1. Бразаускас А. З. Конодонтовые зоны силурийских отложений Литвы // Научн. тр. вузов ЛитССР. Геология. (в печати).
2. Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М., 1979. 318 с.
3. Кальо Д. Л., Вийра В. Я., Клаамани Э. Р., Мянниль Р. П., Мярсс Т. И., Нестор В. В. Нестор Х. Э., Рубель М. П., Сарв Л. И., Эйнасто Р. Э. Экологическая модель силурийского бассейна Восточной Прибалтики // Тр. ПИН АН СССР. 1983. Вып. 194, С. 43—61.
4. Кальо Д., Рубель М. Связь сообществ брахиопод с фациальной зональностью (силур Прибалтики) // Сообщества и биозоны в силуре Прибалтики. Таллинн, 1982. С. 11—34.
5. Клаамани Э. Р., Эйнасто Р. Э., Вийра В. Я., Мянниль Р. П., Нестор В. В., Рубель М. П., Сарв Л. И. Фациальные закономерности распространения фауны в верхнем лландовери и уэнлоке Северной Прибалтики // Экостратиграфия и экологические системы геологического прошлого / Тр. XXII сессии ВПО. Л., 1980. С. 38—46.
6. Коркутис В. А., Лапинскас П. П., Лашков Е. М. Литология и фации нефтеносных отложений нижнего палеозоя Южной Прибалтики // М., 1972. 179 с.
7. Лапинскас П. П. О фациальной зональности и нефтеносности лудловских отложений Польско-Литовской впадины: Тез. докл. VII научн. конф. геологов Прибалтики и Белоруссии. Таллинн, 1970. С. 62—65.
8. Мустейкис П. К. Надсемейство Enteletacea и сообщества брахиопод силура Литвы // Автореф. канд. дисс. Вильнюс, 1985. 24 с.

9. Нестор Х. Э., Эйнасто Р. Э. Фациально-седиментологическая модель силурийского Палеобалтийского периконтинентального бассейна // Фации и фауна Силура Прибалтики. Таллинн, 1977. С. 89—121.
10. Пашкевичюс И. Ю. Биостратиграфия и граптолиты силура Литвы // Вильнюс, 1979. 267 с.
11. Пашкевичюс И. Ю. Схема экостратиграфической модели Прибалтики // Научн. тр. вузов ЛитССР. Геология, 1980. Т. 1. С. 16—33.
12. Решения межведомственного регионального стратиграфического совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем Прибалтики 1976 г. с унифицированными стратиграфическими корреляционными таблицами. Л., 1978. 85 с.
13. Теория и опыт экостратиграфии: Тез. докл. всег. совещания. Таллинн, 1982. С. 52—53, 68.
14. Johanson M. E. Paleobathymetry and the community concept // Lethaia. 1978. Vol. II, P. 258.
15. Watkins R. Benthic community organization in the Ludlow Series of the Welsh Borderland // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol. 1979. Vol. 31, N 3. P. 175—280.

УСЛОВИЯ РАЗВИТИЯ ФАУНИСТИЧЕСКИХ АССОЦИАЦИЙ В СИЛУРИЙСКОМ МЕЛКОВОДНО- МОРСКОМ БАССЕЙНЕ НА ЮГЕ НОВОЙ ЗЕМЛИ

Л. В. Нехорошева, Д. К. Патрунов

В конце 70-х годов на юге Новой Земли было проведено комплексное литолого-стратиграфическое изучение ряда наиболее полных преимущественно карбонатных разрезов силурийских отложений [6, 7]. Разностороннее изучение материалов (как палеонтологических, так и литологических), собранных в этих разрезах, с учетом детальных экологических наблюдений позволило дать не только надежное обоснование стратиграфической схемы региона, но и охарактеризовать развитие фауны и фаций в мелководно-морском силурийском Южновоземельском бассейне.

Разрез силурийских отложений на юге Новой Земли представлен рядом прекрасных обнаженных естественных выходов силурийских толщ, детальное исследование которых выявило непрерывную последовательность мелководно-морских, преимущественно карбонатных, реже глинисто-карбонатных отложений от лландовери до пржидоли включительно, общей мощностью свыше 2000 м. Эти отложения охарактеризованы разнообразной бентосной фауной, в распределении которой в разрезах и на площади, а также в составах разнообразных ассоциаций и сообществ установлены специфические особенности. Это представляет определенный интерес в связи с тем, что в целом палеогеографические условия следует признать благоприятными для развития бентоса, исходя из следующих соображений:

1. Согласно общепринятым представлениям о силурийской палеогеографии и климате, район юга Новой Земли принадлежал к тропическому поясу [1, 2].

2. Обобщения материалов по силуру юга Новой Земли и смежных регионов показывают, что бассейн был открытым и мелководным.

3. Судя по фациальным особенностям отложений, рассматриваемый район в силуре был областью накопления мелководных карбонатных осадков.

Об открытости Южновоземельского бассейна в силуре свидетельствует характер его осадков, среди которых преобладают известковые разновидности. Наличие в составе различных групп бентоса родов и видов, имеющих широкое географическое распространение, предполагает связь Южновоземельского моря с другими силурийскими бассейнами. В составе раннесилурийских бентосных ассоциаций установлены общие представители с одновозрастными фаунами Прибалтики, Подолии, Урала, Сибири, Таймыра, Северной Земли и других областей, причем преобладают европейские и уральские.

Состав южновоземельской фауны позднего силура особенно большое сходство имеет с одновозрастными ассоциациями островов Вайгач и Долгий, а также западного склона Урала. Наряду с этим в позднесилурийских ассоциациях юга Новой Земли установлены общие элементы одновозрастной фауны Прибалтики, Подолии, о. Готланд, Канадского арктического архипелага, и встречены некоторые представители сибирской фауны, в частности, раннелудловских остракод северо-запада Сибирской платформы [6, с. 157—163].

Глубины силурийского Южновоземельского бассейна вряд ли превышали мощность фотического слоя и, скорее всего, достигали первых десятков метров, а во время понижения уровня моря — первых метров вплоть до осушения. Об этом свидетельствует как широкое распространение водорослевого компонента в карбонатных породах силура юга Новой Земли, так и обилие в них фауны, что могло быть следствием богатой «кормовой базы», т. е. фитопланктона и зоопланктона. В целом, характер осадочных фаций соответствует отложениям наклонного шельфа — «рампы» с временными отмелями.

Несмотря на мелководность, бассейн характеризовался достаточно полным водообменом, однако при весьма умеренной гидродинамической активности. В разрезах почти полностью отсутствуют намывы или наносы ракушки и четкие признаки сортировки фауны, из чего следует, что гидродинамическая активность была невысокой. На это же указывает отсутствие карбонатных песчаников, отмытых карбонатно-обломочных осадков, а также широкое распространение заиленности осадков: наличие разнообразных иловых известняков и вакстонов в сочетании с водорослевыми разновидностями. Гидродинамическая активность проявилась в основном в образовании органогенно-обломочных разновидностей пород.

Относительная тиховодность силурийского Южновоземельского бассейна отразилась в широком распространении в нем карбонатных илов и водорослевых покровов. Преобладали осадки иловой консистенции, а накопление зернистых осадков, представляющих благоприятный субстрат для развития бентосных сообществ, происходило лишь эпизодически. Илы накапливались более или менее устойчиво с достаточно высокой ско-

ростью. Иловый состав мелководных осадков отражался в их зыбкости и вязкости, а присутствие водорослевого компонента (в основном продуктов жизнедеятельности низших водорослей) — в токсичности. Перечисленные факторы среды были неблагоприятными для развития бентоса и определяли своеобразие его состава. Оно отразилось в таком явлении, как изменчивость соотношений сообществ во времени и на площади, что позволяет отчетливее понять роль среды, которая управляла этим соотношением.

В мелководном Южновоземельском бассейне процесс осадконакопления и развития фауны проходил в условиях неоднократной смены трех основных обстановок: литоральной, сублиторальной и открытоморской — наиболее оптимальной для развития разнообразного бентоса. В разрезах на юге Новой Земли открытоморские обстановки наиболее ярко выражены на нескольких уровнях: в верхнем лландовери, в венлоке, в верхнем лудлове и в пржидоли (таблица). На этих интервалах разреза встречено незначительное количество водорослевых известняков. Это дает основание предполагать, что в соответствующие отрезки силурийского времени такой наиболее «сильный» отрицательный фактор среды, как обилие продуктов жизнедеятельности низших водорослей, вероятно отсутствовал или был незначительным. Что же определяло состав, разнообразие и характер распространения сообществ в это время?

В позднем лландовери доминировали строматопоровые, коралловые сообщества и монотаксонные сообщества пентамерид. В разрезах они представлены в неоднократно повторяющихся строматопоровых, коралловых и брахиоподовых прослоях, чередующихся с существенно иловыми известняками. Характер распределения колоний строматопорат и кораллов соответствует поселениям типа лугов и небольших зарослей, а пентамериды образуют банки. Органогенные постройки (биогермы и биостромы) практически отсутствуют. В плотных поселениях строматопорат и кораллов, как правило, преобладают колонии небольших размеров, а в разреженных — более крупные. Такая разница может быть объяснена тем, что при достаточно интенсивном и преимущественно иловом осадконакоплении в условиях умеренной активности среды плотные поселения и заросли строматопорат и табулят являлись «хорошими» аккумуляторами ила. Относительно четко выраженная унификация в составах и формах поселений позднелландоверийских бентосных сообществ, среди которых преобладали разреженные поселения, свидетельствуют о наличии в бассейне биотопов, близких по основным параметрам.

В венлоке происходило постепенное обмеление бассейна, сопровождавшееся усилением регрессивных тенденций в развитии осадконакопления, проходившего в основном в литоральных и сублиторальных обстановках. Это нашло свое выражение в от-

Соотношение бентосных сообществ в силурийском Южновоземельском бассейне					
Возраст	Сообщества, ассоциации**				Факторы среды*
Пржи-доли	Сообщество <i>Atrypella</i>	Сообщество <i>Fistulipora arctica</i>	Сообщество <i>Collarothyris</i>	Сообщество <i>Howellella</i>	A
Лудлов	Сообщество <i>Didymothyris</i>	Сообщество <i>Thecia swinderniana</i> <i>Laceripora cribrosa</i>	Сообщество <i>Enteophyllum polymorphum</i> <i>Nordastraea coronifera</i>		а, б ₂
Венлок	Строматопорово-парастриатопоровое сообщество		Остракодовое сообщество		Б
	Кораллово-строматопорово-пелелиподовая ассоциация				
	Сообщество <i>Ecclimadictyon cystosum</i> , <i>Favosites moyeroensis</i>		Сообщество <i>Megalomus</i>		б ₂
	Сообщество <i>Actinodictyon javorskii</i>		Сообщество <i>Hogmochilina</i> , <i>Herrmannina</i>		б ₁
	Сообщество <i>Clathrodiction</i>				б ₂
Лландовери	Строматопорово-кораллово-пентамеридная ассоциация				
	Сообщество <i>Clathrodiction variolare</i>	Сообщество <i>Favosites gothlandicus</i>	Сообщество <i>Pentamerus oblongus</i>		а
	Сообщество <i>Palaeofavosites alveolaris</i> , <i>P. maximus</i>		Сообщество <i>Virgiana barrandei</i>		б ₂
	Сообщество <i>Meristina hatanzeica</i>		Сообщество <i>Zygospiraella duboisi</i>		A
	Сообщество <i>Clathrodiction boreale</i> , <i>Palaeofavosites paulus</i>		Сообщество <i>Virgianella</i>		а

* — факторы среды, сдерживавшие или угнетавшие развитие бентоса: А, а — влияние иловой седиментации (А — сильное, а — слабое); Б, б — влияние жизнедеятельности низших водорослей и бактериально-водорослевой ассоциации (Б — сильное, б₁ — умеренное, б₂ — слабое).

Вертикальными линиями разделены сообщества, существовавшие одновременно, но занимавшие разные экологические ниши; ломаными линиями разделены однообразные, часто моноксонные сообщества, неоднократно появляющиеся в разрезе и имеющие пятнистое распределение на площади (их появление было связано с усилением гидродинамической активности); ступенчатыми линиями показано тесное сосуществование сообществ в одинаковых условиях.

** — фауна изучена следующими специалистами: строматопораты — Х. Э. Нестором, табуляты — М. А. Смирновой, ругозы — М. В. Шурыгиной, мшанки — Л. В. Нехорошевой, брахиоподы — Т. Л. Модзалевской, остракоды — А. Ф. Абушик.

носителем монотонного состава бентосных сообществ, представленного главным образом эврибионтными формами, а также в отчетливом увеличении водорослевого компонента в осадках. Некоторое усиление трансгрессивных тенденций в развитии осадконакопления в середине венлока выразилось в широком распространении кораллово-строматопоровых биостромов и локальных мегаломусовых банок.

В конце венлока — начале лудлова после эвстатического снижения уровня моря акватория Южновоземельского бассейна представляла собой обширную отмель, характеризовавшуюся крайне мелководными литорально-сублиторальными и литоральными обстановками, преимущественно иловым осадконакоплением и широким развитием водорослевых покровов. Это обусловило резкое сокращение разнообразия бентосных сообществ и преобладание в их составе эврибионтных форм: среди табулят — парастриатопор, среди остракод — германин, а среди староматопорат — родов *Ecclimadictyon*, *Araneosustroma* и *Parallelostroma*. Большое сходство этой фауны на всем интервале разреза позднего венлока—раннего лудлова крайне затрудняет определение границы между венлоком и лудловом, и по фауне она не может быть установлена. Мы проводим эту границу условно с учетом тенденций развития осадконакопления, выражающихся в некотором усилении признаков открытоморской циркуляции вод. Это проявляется также в увеличении пороодообразующей роли фауны, в появлении органогенно-обломочного материала в породах. Таким образом, литологическая граница венлока-лудлова проведена по незначительному перелому в последовательности фаций [5, 6]. Такой характер границы в значительной мере обусловлен её тектонической природой; именно с уровня границы венлока и лудлова расходятся пути развития смежных седиментационных бассейнов, например, Южновоземельского и Таймырского или Сибирского.

Поздний лудлов характеризовался открытоморскими обстановками, дифференциация которых была значительна по сравнению с открытоморскими обстановками в лландовери и венлоке. Многообразие позднелудловских обстановок в Южновоземельском бассейне находит свое отражение в разнообразии бентосных сообществ (таблица).

Пржидольский уровень представлен на юге Новой Земли фациями гребенского типа, которые имеют широкое распространение не только на островах Советской Арктики (о-ва Долгий, Вайгач и др.), но тянутся и вдоль западного склона Урала вплоть до Уфимского амфитеатра [4]. Такая «узнаваемость» отложений гребенского горизонта теснейшим образом связана со значительным выравниванием обстановок осадконакопления, наступившим после кратковременного, но резкого эвстатического понижения уровня Мирового океана в самом начале пржидольского века. Среди донных сообществ этого времени доми-

нировали брахиоподовые, представленные главным образом родами *Atrypella*, *Collarothyris* и *Howellella* [6, с. 150—152]. Пятнистое распределение небольших поселений этих брахиопод, по-видимому, контролировалось импульсивным накоплением тонких терригенных осадков алевропелитового состава. Их широкое распространение в Южновоземельском бассейне обусловило расцвет перечисленных выше брахиопод, относящихся к якорному и якорно-опорному экологическому типу [3]. Раковины этих брахиопод и уплотненные комки скелетно-детритового известняка были практически единственным твердым субстратом, на котором развивалось многотаксонное мшанковое сообщество *Fistulipora arctica* [6, с. 137—139].

Итак, в мелководном силурийском Южновоземельском бассейне изменения составов фаунистических ассоциаций коррелируют со сменами обстановок осадконакопления.

Усиление регрессивных тенденций и общее обмеление бассейна к концу периода находит свое выражение в более ярком проявлении смены фаунистических ассоциаций на границах трансгрессивных и регрессивных фаз. Примером такого рубежа является граница хатанзейского и гребенского горизонтов, принимаемая нами за границу лудлова и пржидоли [4,5].

Большое сходство родовых и видовых составов бентоса силурийского Южновоземельского бассейна с одновозрастными фаунами других бассейнов указывает не только на открытость бассейна, но и на широкое развитие в силурийских бассейнах Северного полушария близких обстановок преимущественно карбонатного осадконакопления, что в условиях мелкоморья является основными факторами, определявшими развитие близких биот.

Одним из главных биотических факторов, сдерживающих или угнетавших развитие бентоса, было широкое развитие водорослевых разновидностей осадков.

Среди абиотических факторов, регулировавших изменение биоты в силурийском Южновоземельском бассейне, следует указать относительно высокую скорость накопления илов в условиях относительно слабой гидродинамической активности среды, связанной с обширными мелководными пространствами.

В характере фаций и фаунистических ассоциаций детально изученного опорного разреза проявились как палеогеографические особенности перикратонного силурийского Южновоземельского бассейна, отличавшегося широким распространением иловых осадков при слабых уклонах дна, так и палеогеографические особенности силурийского периода в целом, для которого характерны спокойный тектонический режим и существование на обширных территориях пенепленизированных материков и мелководных бассейнов [8].

Эффективность комплексных литолого-стратиграфических работ состоит в том, что они позволяют наиболее полно вскрыть

причины смены фаунистических ассоциаций в разрезе и на площади, определить роль и масштаб событий, контролировавших развитие биот.

Литература

1. Иванковский А. Б., Кульков Н. П. О биогеографическом районировании в силуре // Геология и геофизика. 1976. № 8. С. 45—49.
2. Кальо Д. Л. Биогеография и климатическая зональность силура // Труды 21-ой сессии Всесоюзного палеонтол. о-ва. Магадан, 1981. С. 64—71.
3. Модзалевская Т. Л., Никифорова О. И. Эколого-тафономический анализ венлокских брахиопод Подольи // Ежегодник Всесоюзн. палеонтол. о-ва, 1980. Т. 23. С. 159—169.
4. Нехорошева Л. В., Патрунов Д. К. Гребенский горизонт Вайгачско-Новоземельского региона // Советская геология. № 4. 1981. С. 80—85.
5. Нехорошева Л. В., Патрунов Д. К., Шурыгина М. В. Экостратиграфическая оценка объема и границ региональных и местных подразделений силура юга Новой Земли: Тезисы докладов Всесоюзного совещания «Теория и опыт экостратиграфии». Таллинн, 1982. С. 59—60.
6. Объяснительная записка к схеме стратиграфии верхнесилурийских отложений Вайгачско-Южноновоземельского региона. Л., 1981. 205 с.
7. Объяснительная записка к схеме стратиграфии нижнесилурийских отложений юга Новой Земли. Л., 1983. 93 с.
8. Стратиграфия СССР. Силурийская система. М., 1965. 531 с.

КРУПНЫЕ ФАЦИАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СИЛУРЕ-ДЕВОНЕ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ИХТИОФАУНУ

Э. Ю. Марк-Курик, Т. И. Мярсс

В связи с позднекаледонским орогенезом начался интенсивный снос кластического материала с суши. В результате, на обширных участках силурийских морских бассейнов карбонатная седиментация сменилась терригенной и стали накапливаться осадки формации Олдред. Они традиционно интерпретируются как отложения опресненной прибрежной полосы моря или, скорее всего, континентальных пресноводных водоемов. То же относится и к аналогичной формации девона.

Красноцветы силура-девона характеризуются преобладанием песчано-алевритовых пород и относительной бедностью органических остатков, в частности, беспозвоночных. На этом фоне характерны частые находки позвоночных (бесчелюстных, т. е. агнат и рыб), а также макроостатков растений, образующих местами крупные скопления. Сопутствующие беспозвоночные представлены чаще всего беззамковыми брахиоподами (лингюлидами), конхостраками, филлокаридами и др.

И. А. Ефремов еще в 1950 г. [3] подчеркивал, что фации материков докарбонического времени не сохранились до наших дней, поскольку были полностью уничтожены размывом. От дельт остались лишь подводные их части, заходящие иногда далеко в море. Ряд исследователей — Д. Гуже и А. Блик, Х.-П. Шульце, В. М. Куршс [10, 15, 4], исходя из палеонтологических, палеогеографических или литологических данных, считают девонские красноцветы морскими образованиями.

Одним из доказательств континентального происхождения формации Олдред являлось присутствие в ней остатков рыб. Однако важно подчеркнуть, что никаких биологических доказательств в пользу пресноводного образа жизни силурийских и девонских рыб нет. Эти рыбы считались пресноводными из-за характера отложений, в которых они были найдены, а затем они сами стали показателем пресноводной обстановки осадко-накопления. По скелету рыб можно лишь в общих чертах уста-

новить, относятся ли они к нектону или бентосу. Но эти группировки рыб встречаются в водоемах любой солености. В качестве примера девонских пресноводных рыб нередко приводят двоякодышащих (дипноев), исходя из образа жизни современных представителей этой группы (3 рода). Однако у нас нет оснований считать, что все многочисленные и разнообразные ископаемые дипнои (40 родов) вели тот же образ жизни. Не исключено, что легочное дыхание девонских форм является преадаптацией, которая сохранила эту группу рыб от полного вымирания.

Распространение позвоночных в разнофациальных отложениях силура можно рассматривать на примере Британских островов, Скандинавии, Прибалтики и Тимано-Печорской провинции, разрезы которых скоррелированы при помощи позвоночных. Эти регионы расположены в тропической и субтропической зонах данного периода (рис. 1). В силуре отмеченных регионов (рис. 2) наблюдается замена карбонатной седиментации терригенной на разных стратиграфических уровнях. Такие переломные уровни с появлением отложений типа Олред известны уже в конце лландовери в Емтланде (в Швеции), в конце венлока на западе Уэльса, на рубеже лудлова и даунтона в Средней Англии и на границе силура и девона в Прибалтике. Кратковременный привнос терригенного материала в эти бассейны в более значительном объеме известен на нескольких стратиграфических уровнях. Как показывает карта, составленная Э. А. Юргенсон (рис. 3), терригенный компонент поступал в Палеобалтийский бассейн как с севера, так и с юга. Источником терригенного материала Тимано-Печорского бассейна в течение всего силура был находящийся вблизи него микроконтинент.

Остатки бесчелюстных и рыб всех ихтиозон силура (рис. 2) найдены фациально в самых различных отложениях как терригенных, так и карбонатных формаций. Например, комплекс зоны *Logania taiti* в Эстонии обнаружен в морских глинистых детритовых известняках и доломитах, а в районе Осло в тонкослоистых известняках, мергелях и сланцах, которые считаются [19] литоральными и сублиторальными отложениями. Но аргиллиты, сланцы и грауваки с теми же *Logania taiti* в Шотландии, привыкли рассматривать как отложения пресного озера или опресненного прибрежного моря [9].

Богатая ихтиофауна зоны *Thelodus sculpilis* обнаружена в комковатых илесто-детритовых известняках, мергелях и доломитах как в Прибалтике, так и в Тимано-Печорской провинции. Те же виды хорошо известны в довольно грубозернистых песчаниках Сконе (Швеция).

Комплекс позвоночных зоны *Nostolepis gracilis* однообразен и состоит преимущественно из акантодов. Но и в данном случае невозможно утверждать, что преобладание акантодов было

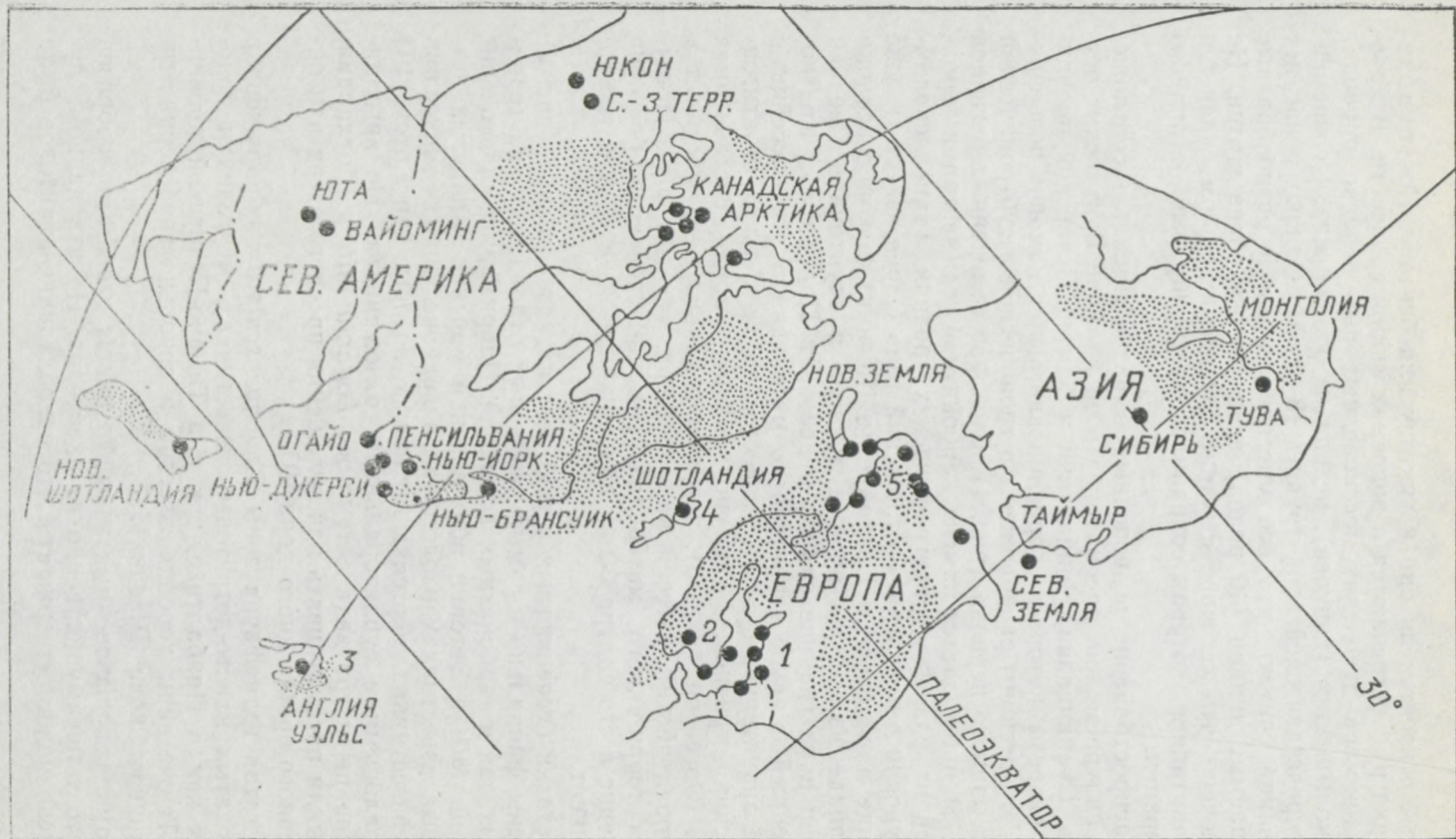
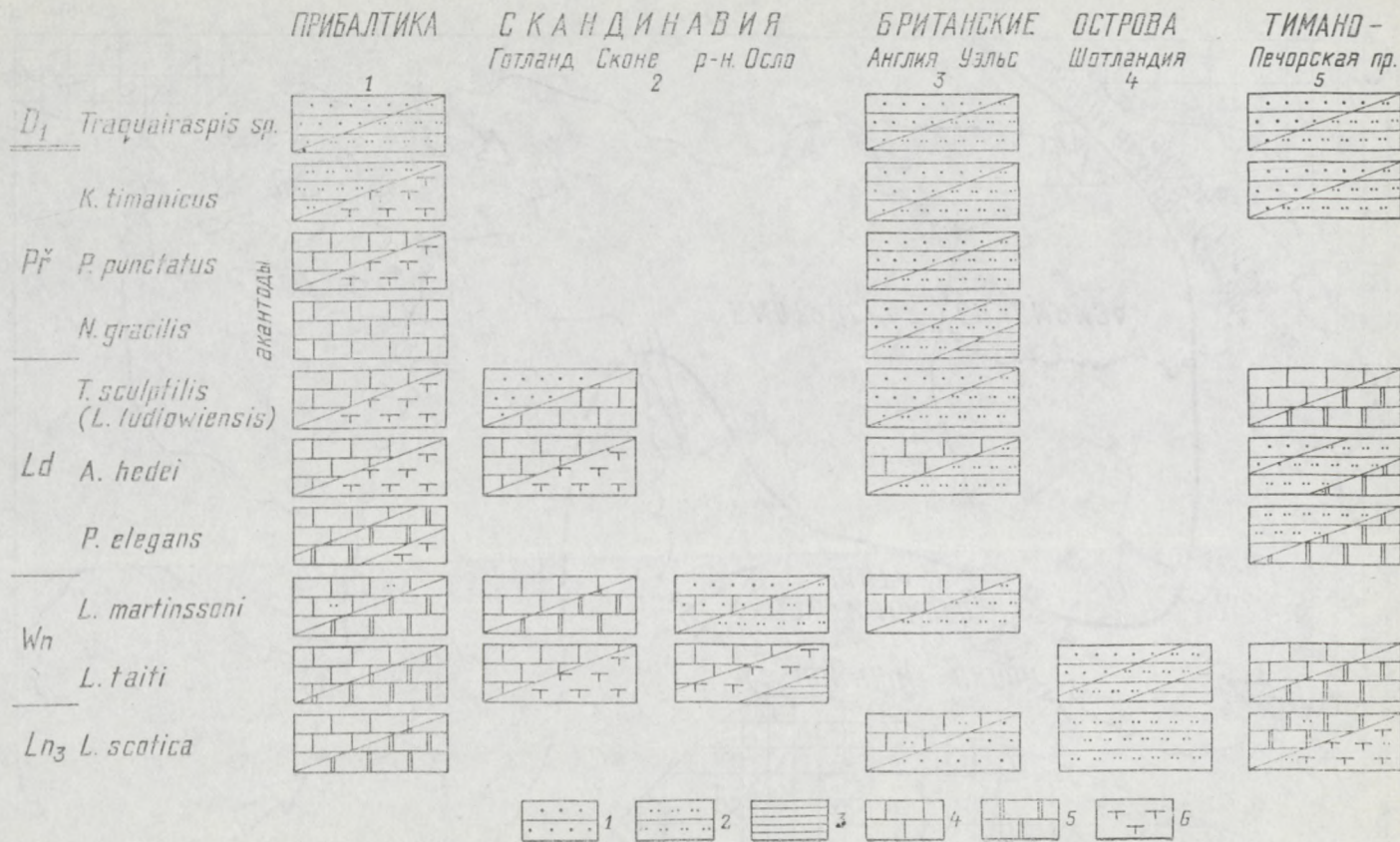


Рисунок 1



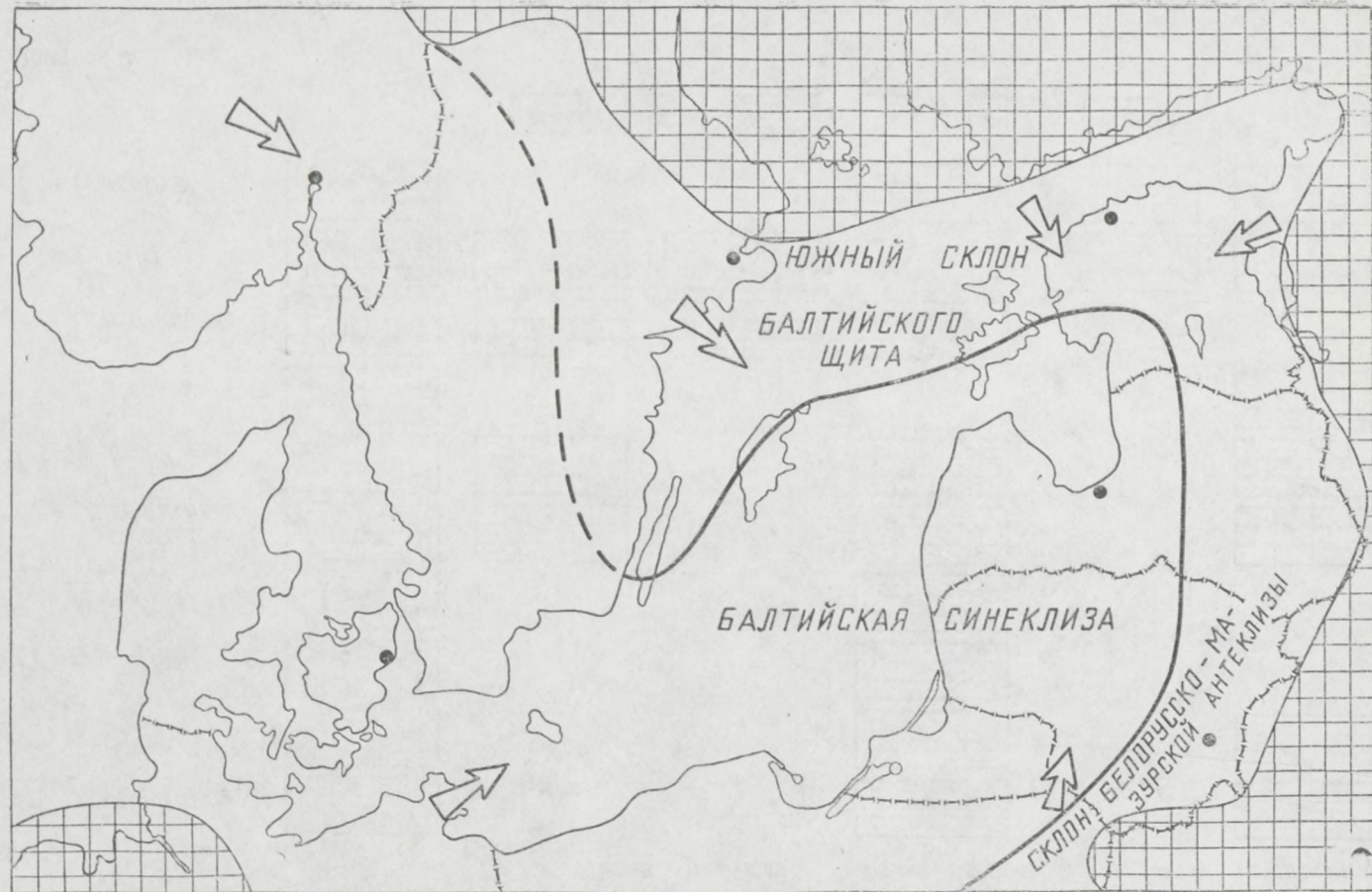


Рисунок 3

связано с предпочтением какой-либо фации. Они найдены в разных типах пород: в нормальноморских известняках Прибалтики, в сланцах Тимсайд и в песчаниках Холдгейт в Великобритании. Эти песчаники интерпретируются как литоральные или аллювиальные отложения [8, 18].

В конце пржидоли в зоне *Katorporus timanicus* Прибалтики мергели с алевритистым компонентом сменяются выше по разрезу алевритами, и в раннем девоне песчаниками. Как в карбонатных, так и в терригенных отложениях найдена чешуя тех же видов позвоночных.

По-видимому, единственная группа, реагирующая на изменения типа осадконакопления, это — нектобентосные остеоостраки. Среди них мы находим формы, характерные только для одного региона. Судя по строению тела, представители этой группы обитали ближе ко дну водоема и поэтому были более зависимы от его характера. На свободно плавающих нектонных бесчелюстных и рыб данные фациальные изменения моря не повлияли.

Возникает вопрос: как интерпретировать происхождение силурийских терригенных отложений при помощи позвоночных? По нашему мнению, эти отложения морские. В морях данного периода отлагались как пески, алевриты, глины, так и разнообразные карбонатные отложения (от зернистых до иловых). Наличие терригенного компонента показывает лишь интенсивность сноса, а не гидрохимический режим бассейна. Вероятно, несмотря на смену карбонатной седиментации терригенной, соленость воды заметно не изменилась. Это подтверждается составом бесчелюстных и рыб, который остался неизменным на видовом уровне.

Представители практически всех групп девонских агнат и рыб известны как в терригенных, так и в карбонатных отложениях и в позднем девоне имеют очень широкое (до глобального) распространение. Исходя из палеогеографии девона (рис. 4) здесь имеются, как и в силуре, тропические и субтропические рыбы. В современных морях эти рыбы приурочены к определенным температурным условиям, в пределах которых распространяются весьма широко [1].

Рис. 1. Распространение силурийских агнат и рыб. Палеогеография по Ч. Скоутс и др. [16]; точками обозначена возможная суша; номерами отмечены районы, где проведен анализ пород (рис. 2).

Рис. 2. Распространение позвоночных в разнофациальных отложениях силура. 1 — песчанники, 2 — алевриты, аргиллиты, 3 — станцы, 4 — известняки, 5 — доломиты, 6 — мергели и домериты. Использованы данные Ю. Валуяквичюса и др. [2], Р. Ольдриджа и С. Тене [7], Р. Денисона [9], А. Ричи [14], П. Тене и С. Тене [17], С. Тене [18].

Рис. 3. Поступление терригенного компонента в Палеобалтийский силурийский бассейн (по Э. Юргенсон [6]).

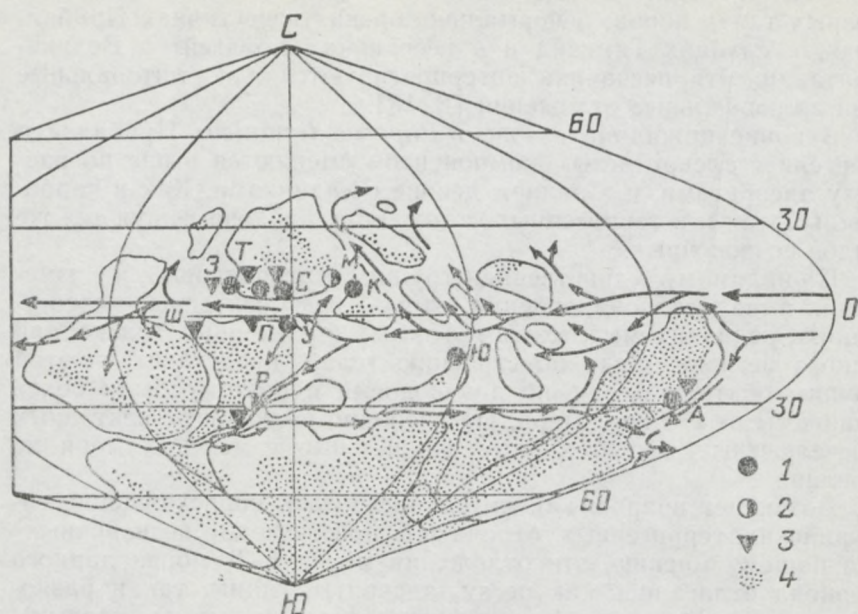


Рис. 4. Распространение некоторых поздне-раннедевонских плакодерм. Палеогеография упрощена по П. Хэкелю и Б. Вицке [12]. 1 — *Buchanosteidae*, 2 — *Tityosteus*, 3 — *Wildeaspis*, 4 — возможная суша; А — Юго-Восток Австралии, З — Северная Земля, К — Северо-Восток Казахстана, М — Минусинская впадина, П — Печорская провинция, Р — Рейнская область, С — Северо-Запад Сибирской платформы, Т — Таймыр, У — Южный Урал, Ш — Шпицберген, Ю — Южный Тянь-Шань.

В девонской фауне рыб Главного поля и Шотландии наблюдается приуроченность некоторых групп к участкам бассейнов с песчаным дном. Такими являются, например, бесчелюстные псаммостеиды, а также цефаласпиды. Сопутствующие беспозвоночные показывают такую же зависимость от донных осадков. При песчаном дне мы найдем закрывающиеся лингулиды, при илистом — свободноплавающие конхостраки. Примерно ту же закономерность можно установить в нижнем девоне Сибири, где в соответствии с характером разреза выявляются изменения в количественных соотношениях между группами рыб, причем сам групповой состав не изменился. Так, лохковский разрез Северо-Запада Сибирской платформы терригенный и содержит многочисленные остатки различных амфиаспид. В карбонатном разрезе того же возраста на о-ве Котельном (Новосибирские острова) обнаружен лишь один представитель этой группы бесчелюстных [13].

На относительную бедность беспозвоночными формации Олдред безусловно оказали влияние такие свойства среды, как большая подвижность и замутненность воды, неблагоприятные для жизни многих представителей раковинной фауны. Кроме того, совершенно необходимо учитывать роль диа- и эпигенеза терригенных отложений. Ведь редкие окремелые кораллы, строматопораты и замковые брахиоподы или ядра последних известны и из красноцветов Главного поля [5].

Карбонатные отложения силура-девона, содержащие богатую фауну беспозвоночных, бедны макроостатками рыб. По некоторым данным [11], костное вещество разрушается в морской воде чрезвычайно быстро (очевидно при условии, когда процесс захоронения протекает медленно.) Но мелкие остатки, а именно более твердые и компактные — чешуя и зубы — обнаружены в самых разнообразных типах карбонатных пород.

Итак, крупные фациальные изменения в морских бассейнах силура-девона отражались прежде всего в качественных изменениях фауны беспозвоночных, в частности, в составе бентоса. Бесчелюстные и рыбы, относящиеся к активно движущимся формам nekтона и nekтобентоса, не имеют таких заметных изменений; преимущественно количественные отличия в составе ихтиофауны связаны здесь, по-видимому, с характером дна водоема.

Безусловно, и в силуре и в девоне имело место обновление и обогащение фауны позвоночных. Но эти изменения ихтиофауны проходили постепенно и связаны, очевидно, с общими изменениями органического и неорганического мира этих периодов.

Литература

1. Алеев Ю. Г. Нектон. Киев, 1976. 391 с.
2. Валюкявичюс Ю. Ю., Гладковский В. Г., Каратайте-Талимаа В. Н. и др. Стратиграфия силура и нижнего девона Северного Тимана // Изв. АН СССР. Серия геол. Т. 10. 1983. С. 53—64.
3. Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись // Тр. палеонт. ин-та. Т. XXIV. 1950. С. 1—178.
4. Куршс В. М. Ряды фациальных типов осадков и условия захоронения рыб в ранне-среднедевонских бассейнах Латвии // Биофауна и фауна силурийского и девонских бассейнов Прибалтики. Рига, 1986. С. 61—72.
5. Сорокин В. С., Лярская Л. А., Саввантов Л. С. и др. Девон и карбон Прибалтики. Рига, 1981. 502 с.
6. Юргенсон Э. А. Осадконакопление в силуре Прибалтики. Таллинн, 1988. 175 с.
7. Aldridge R. J. and Turner, S. Britain's oldest agnathans // Geol. Mag. Vol. 112(4). 1975. P. 419—429.
8. Allen, J. R. L. and Tarlo, L. B. The Downtonian and Dittonian facies of the Welsh Borderland // Geol. Mag. Vol. 100 (2). 1963. P. 129—155.
9. Denison, R. A. A review of habitat of the earliest vertebrates // Fieldiana: Geology. Vol. 11 (8). 1956. P. 359—457.

10. Goujet, D. et Blicek, A. Le faune de Vertébrés de l'horizon «Vogti» (Groupe de Red Bay, Spitsberg). Comparaison avec les autres faunes ichtyologiques du Dévonien inférieur européen C. R. Acad. Sc. Paris. T. 284, Série D. 1977. P. 1513—1515.
11. Hecht, F. Der Verbleib der organischen Substanz der Tiere bei meerescher Einbettung // Senckenbergiana. 1933. Bd. 15. S. 165—249.
12. Heckel, P. and Witzke, B. J. Devonian world palaeogeography determined from distribution of carbonates and related palaeoclimatic indicators // The Devonian system. Spec. Papers in Palaeontology. 1979. Vol. 23. P. 99—123.
13. Mark-Kurik, E. Discovery of new Devonian fish localities in the Soviet Arctic. ENSV TA Toim. Keemia. Geoloogia. T. 23, N. 4. 1974. P. 332—335.
14. Ritchie, A. New evidence of *Jamoytius kerwoodi* White, an important ostracoderm from the Silurian of Lanarkshire, Scotland // Palaeont. Vol. 11 (1). 1968. P. 21—39.
15. Schultze, H.-P. New fossils from the Lower Upper Devonian of Miguasha // Carroll, R. L., Belt, E. S., Dineley, D. L. et al. XXIV Int. Geol. Congr. Excursion A59. Vertebrate paleontology of eastern Canada. Calgary. 1972. P. 94.
16. Scotese, C. R., Bambach, R. K., Barton, C. et al. Paleozoic base maps // J. Geol. 1979. Vol. 87. P. 217—277.
17. Turner, P. and Turner, S. Thelodonts from the Upper Silurian of Ringerike, Norway // Norsk Geol. Tidsskr. 1974. Vol. 54. P. 183—192.
18. Turner, S. Siluro-Devonian thelodonts from the Welsh Borderland // Geol. Soc. London. 1973. Vol. 129. P. 557—584.
19. Worsley, D., Aarhus, N., Bassett, M. et al. The Silurian succession of the Oslo Region // Nor. Geol. Unders. 1983. N 384. P. 1—57.

РУБЕЖИ В РАЗВИТИИ БРАХИОПОД КАРБОНА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ И СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ГРАНИЦЫ

А. Д. Григорьева, Л. М. Донакова

Брахиоподы имеют большое значение для выделения и характеристики подразделений разных систем и, в особенности, карбона Восточно-Европейской платформы. Последнее обусловлено тем, что временем наиболее пышного расцвета замковых брахиопод являлись девонская и каменноугольная эпохи, хотя первое появление их представителей относится еще к кембрию или ордовику.

В карбоне замковые брахиоподы достигают наибольшего систематического разнообразия и распространения по площади. Среди них особенно обильны и представительны продуктиды.

В настоящее время по систематике, морфологии, экологии и распространению брахиопод карбона накоплен значительный материал, полученный многими исследователями в разные годы и использованный в проекте новой стратиграфической схемы каменноугольных отложений Восточно-Европейской платформы.¹

Несмотря на то, что степень изученности различных групп брахиопод неравноценна, а их систематику (особенно семейственные и родовые категории) вряд ли можно считать удовлетворительной, общая картина развития и смены брахиоподовых ассоциаций в карбоне вырисовывается достаточно четко. Термин «ассоциация» употреблен здесь для обозначения группы сообществ замковых брахиопод, существовавших определенное время на достаточно больших территориях, характеризующихся относительно сходными условиями обитания. Ассоциация близка комплексу бентосных беспозвоночных [1], но отличается отсутствием строгой приуроченности к какой-либо зоне морского бассейна.

¹ Зоны и комплексы брахиопод для схемы выделены Т. Н. Бельской, А. Д. Григорьевой, Л. М. Донаковой, Н. В. Калашниковым, В. И. Полетаевым, О. Л. Эйнором и другими специалистами.

Первая (наиболее ранняя) ассоциация каменноугольных брахиопод в стратотипических районах большинства горизонтов отделена от соответствующих ассоциаций позднего девона значительным интервалом, во время которого море в этих районах отсутствовало. Характерная особенность её систематического состава — преобладание новых, по сравнению с поздним девонем, родов, появление которых в других районах не фиксируется в интервалах более древних, чем переходные слои от девона к карбону. Однако не менее характерна для этих таксонов их значительная близость к предполагаемым девонским предкам. В то же время у ряда родов обнаружены существенные морфологические перестройки, трактуемые исследователями как переломные в развитии тех или иных ветвей брахиопод. Своеобразный облик этой ассоциации, в первую очередь, определяется экологическими факторами. Амплитуда распространения входящих в неё сообществ достаточно велика (за счет определенной разновременности существования сходных фаций в разных частях платформы). Кроме того, многие таксоны, слагающие сообщества, эврифациальны, а потому широко распространены и легче переживают неблагоприятные моменты. К этому типу, вероятно, относятся сообщества *Crurithyris*, «*Camarotoechia*» и другие. Данной ассоциации соответствует малевско-упинский комплекс брахиопод или зона *Eudoxina-Tulathyris*.

По-видимому, приблизительно в то же время в других регионах формировалась ассоциация с преимущественным преобладанием довольно крупных толстораковинных ребристых спириферид (в основном, собственно *Spiriferidae* из группы «*S. tornacensis*»). В меньшем количестве, но не менее постоянным было присутствие продуктид, относимых к родам *Marginata*, *Ovatia* и др. Основные элементы, характеризующие сходную ассоциацию в центральных частях Восточно-Европейской платформы (черепетский горизонт), по-видимому, появляются разновременно. Если ряд спириферид (группы *tornacensis*) и некоторые продуктиды (*Ovatia* и другие) известны с начала карбона, то наибольшее разнообразие собственно спириферид, появление крупных хонетид (*Gibbochonetes*), разнообразных пустул и других продуктид совпадает с поздним турне. Этому времени, когда произошло существенное добавление таксонов в ведущих группах, отвечает зона *Palaeochoristites—Levitusia*, объединяющая два комплекса — черепетско-кизеловский и косьвинский. В центральных районах Восточно-Европейской платформы в верхней части турне и нижнем визе отсутствуют отложения, содержащие остатки брахиопод. Ассоциации брахиопод, существовавшие одна в черепетское, другая — в тульское время, резко различаются, в первую очередь, систематическим составом. В тульское время достигают обилия и разнообразия многие впервые появляющиеся здесь роды продуктид (*Productus*, *Pu-*

gilus, *Antiquatonia*, *Avonia*, *Globosoproductus*), часто встречаются крупные хонетиды (*Megachonetes*, *Delepinea*), среди спириферид доминируют *Brachythyris*, *Martinia*, *Phricodothyris* и др. По-видимому, этому временному интервалу, близкому границе турнейского и визейского ярусов, соответствует рубеж в развитии брахиопод, выразившийся вспышкой образования новых таксонов. В брахиоподовых ассоциациях практически полностью обновляется родовой состав спириферид и продуктид, приобретающих доминирующее значение. Существенная смена наблюдается и в остальных группах замковых брахиопод. Однако, если в центральных районах Восточно-Европейской платформы брахиоподовые ассоциации черепетского и тульского времени, разделенные значительным временным интервалом, практически не имеют общих черт, то в других районах (например, Урал и Донбасс) дело обстоит иначе. Смена ассоциаций происходит постепенно, так как новые таксоны появляются в разных районах одновременно. Несмотря на это, наиболее глубокие изменения брахиоподовых ассоциаций отвечают началу визейского века. Поэтому косвинский комплекс брахиопод не следует сближать с черепетско-кизеловским, хотя в некоторых районах уже в кизеловское время появляются первые крупные хонетиды *Megachonetes* и *Delepinea* и первые *Levitusia*.

В раннем визе, когда на Восточно-Европейской платформе резко сократились площади, занимаемые морским бассейном, а условия в сохранившихся водоемах мало благоприятствовали процветанию брахиопод, появились новые продуктиды. Отсюда же ведут свое начало и некоторые новые роды спириферид (*Podtscheremia* и другие). Часть этой «переходной» ассоциации соответствует радаевско-бобриковскому комплексу или нижней части зоны *Globosoproductus*.

Брахиоподовая ассоциация, существовавшая в тульское время, включает практически все основные элементы, получившие развитие и распространение в визейских и серпуховских морях Восточно-Европейской платформы. А. И. Осиповой, Т. Н. Бельской, Р. Ф. Геккером [5, с. 110] показано, что «сообщества визейского моря Московской синеклизы сохраняли устойчивость в течение длительного времени, отвечающего четырем горизонтам (тульский-веневский)». В результате многолетних и чрезвычайно детальных исследований ими была воссоздана картина жизни в визейском и серпуховском морях центра Восточно-Европейской платформы, выделены сообщества донных организмов, населяющих эти моря (в том числе 12 сообществ брахиопод), показано распределение последних в пространстве, приуроченность к различным фаціальным зонам, смена во времени и сделано сравнение с сообществами карбона в Шотландии, Англии, США. Однако, как отмечают сами исследователи, проведенное ими сравнение осложнено тем, что степень изученности экологии бентоса в других районах еще очень слаба. Это спра-

ведливо и для не столь удаленных районов Восточно-Европейской платформы. Может быть именно недостаточной изученностью объясняется и то, что попытки установить ассоциации брахиопод визейского и отдельно серпуховского ярусов, которые отвечали бы зонам *Gigantoproductus-Semiplannus* (окский комплекс) и *Gigantoproductus-Latipriductus* (тарусско-стешевский и протвинский комплексы), не увенчались успехом. Для всей Восточно-Европейской платформы можно выделить лишь длительное время существования ассоциации, в котором доминировали гигантопродуктиды и стриатиферы. Большое или меньшее разнообразие внутри этих групп, появление новых родов, а тем более видов, в комплексах замковых брахиопод в различных районах Восточно-Европейской платформы отмечается на разных уровнях и не всегда позволяет использовать брахиоподы для погоризонтальной корреляции. Существенное изменение брахиоподовых сообществ на рубеже визейского и серпуховского веков, отмечаемое в центральных районах платформы в результате смены климатических условий [5], в других районах платформы пока не наблюдалось. Если в развитии брахиопод в это время и существовал рубеж, то его ранг качественно иной, чем ранг эволюционного рубежа от турне к визе. Ассоциация, характеризующаяся гигантопродуктидами и стриатиферами, исчезает где-то между ранним и средним карбоном. В центральной части Восточно-Европейской платформы время её существования отделено от следующей ассоциации (где доминируют хориститовые группы среди спириферид и диктиоклостидно-маргиниферидные у продуктид) значительным интервалом, в течение которого осадки не отлагались.

На территории Донбасса, по данным В. И. Полетаева, в конце раннего карбона выделяются два брахиоподовых комплекса (запалтубинский и вознесенский), для которых зоны не установлены. Исчезновение гигантопродуктид и стриатифер происходило, видимо, на исходе существования запалтубинского комплекса.

Судя по немногим имеющимся материалам, для брахиопод конца раннего карбона характерно резкое обеднение систематического состава, начавшееся с протвинского времени.

В конце раннего—начале среднего карбона происходит почти полное обновление брахиопод. И хотя преемственность в отдельных ветвях между таксонами несомненно существует, отличия появившейся ассоциации в целом, также как и характер морфологических перестроек, имевших место в тех или иных группах, свидетельствуют о существенном рубеже в развитии замковых брахиопод. Характер изменений различных групп фауны на границе нижнего и среднего карбона разбирался многими исследователями и был предметом обсуждения на VIII Международном конгрессе по стратиграфии и геологии карбона (Москва, 1975).

Для начала среднего карбона в тех районах Восточно-Европейской платформы, где морской бассейн не прекращал своего существования, помимо развития хориститов группы *bisulcatiformis-pseudobisulcatus* и обилия представителей нового рода мартиниид (*Elenchus*), характерно также присутствие немногих раннекаменноугольных элементов и появление большого числа новых родов, проходящих через весь средний карбон. Дальнейшее изменение облика этой хористово-диктиоклостидной ассоциации шло постепенно и выразилось, в основном, в появлении новых видов тех же родов (или родовых групп?) и в некотором увеличении (либо снижении) разнообразия. Такое постепенное накопление изменений в конце концов привело к резкому изменению состава сообществ [3]. В интервале существования описываемой ассоциации выделены три комплекса (без зон) — раннебашкирский, позднебашкирский, верейский и три брахиоподовые зоны: зона *Choristites ex gr. priscus-Trautscholdia* (каширский комплекс), зона *Choristites mosquensis* (мячковский и подольский комплексы) и зона *Trautscholdia-Cubacula* (касимовский комплекс). Наиболее строгим критерием их разграничения является смена видовых группировок (возможно, родовых) быстро развивающейся хориститовой ветви. Эти комплексы хорошо различаются внутри одного района, а в разных частях платформы могут распознаваться только при выявлении по возможности полного систематического состава брахиопод рассматриваемого интервала. Как появление, так и исчезновение отдельных таксонов в среднем и позднем карбоне происходит одновременно и практически не может служить критерием проведения границ.

В гжельском веке резко сокращается роль и обилие хориститов, возрастает общее разнообразие систематического состава разных групп брахиопод, появляются высокоспециализированные продуктиды. Значительный процент составляют пермские элементы, т. е. представители тех родов, которые в перми обильны и разнообразны. Становление этой ассоциации начинается на рубеже касимовского и гжельского веков, время же её существования захватывает и ассельский век.

В течение каменноугольной эпохи в развитии брахиопод, как показано выше, различаются несколько рубежей, знаменующих существенные перестройки брахиоподовых сообществ, которые приводили практически к полному обновлению систематического состава на уровне не только видов и родов, но и надродовых таксонов.

Ассоциация, возникшая в начале карбона и отличающаяся пышным расцветом и разнообразием спириферид, заканчивает свое существование в интервале, близком к границе турне и виле. С ней сосуществует и ассоциация тонкораковинных, мелких брахиопод, представляющая иной тип брахиоподовых сообществ, развивающихся в аномальных условиях. Как показали

исследования советских [3, 4, 5] и зарубежных [6, 7, 8] палеонтологов, в каменноугольных морях одновременно существовало несколько типов брахиоподовых сообществ, характеризующих различные биотопы. Закономерности их распределения и смены, по-видимому, были общими для значительно удаленных бассейнов, а периодически возникающие связи между отдельными водоемами в течение каменноугольной эпохи позволяют в ряде случаев проводить достаточно точные корреляции. Однако такими исследованиями охвачены лишь небольшие площади. Вот почему для межрайонных корреляций каменноугольных отложений Восточно-Европейской платформы можно использовать только крупные брахиоподовые ассоциации, условно характеризующие участки бассейнов с нормально морским режимом. По-видимому, дальнейшие исследования позволят выделить разные типы брахиоподовых сообществ и для более поздних интервалов карбона, но пока две параллельные ассоциации условно выделяются только в турне.

Следующая крупная ассоциация брахиопод, основные элементы которой хорошо фиксируются в тульское время, а характерный облик складывается начиная с алексинского, существовала практически до конца раннего карбона.

Рубеж в развитии брахиопод между ранним и средним карбоном является наиболее существенным, ибо здесь происходит не только полное обновление систематического состава, но и исчезновение или смена ряда сообществ, что несомненно связано со значительными изменениями бассейнов. Этот же интервал охарактеризован и существенными морфологическими перестройками во многих ветвях.

И, наконец, следующим крупным рубежом, фиксируемым между касимовским и гжельским веками, была смена ассоциации хориститово-диктиоклостидного облика ассоциаций с повышенным таксономическим разнообразием продуктид и спириферид, среди которых существенную роль играли пермские элементы.

Внутри охарактеризованных выше ассоциаций все изменения в их составе не связаны с глубокими перестройками группы. Они фиксируются, главным образом, в пределах сходных сообществ одного или близких районов и могут существенно отличаться в значительно удаленных районах даже одного региона. Примером могут служить малевский и упинский или тартусский и стешевский комплексы центральных районов, практически не разделяемые по брахиоподам на территории Волго-Уральской синеклизы, в Тимано-Печорском районе и т. д.

При характеристике крупных рубежей в развитии каменноугольных брахиопод чрезвычайно важно отметить характер «переходов» между упоминаемыми выше ассоциациями. Везде, где наблюдается последовательно сменяющие друг друга во времени сообщества, отмечается очень постепенный характер их

изменений, которые в разных ветках замковых брахиопод и в разных типах сообществ фиксируются неодновременно. Обычно смена одной крупной ассоциации другой знаменуется несколько растянутым исчезновением одних и постепенным появлением новых таксонов, а также обязательным наличием так называемого переходного комплекса, отнесение которого к ранее или позднее существовавшим всегда затруднительно, а потому дискуссионно. Развитие органического мира даже в разных частях одного бассейна имеет свои характерные черты — замедлений, ускорений, вымирания или преобразования, которые растягиваются на определенный интервал времени в геологической летописи, фиксируемых в регионах на несколько различных уровнях.

Значительная зависимость замковых брахиопод от фаций и разновременность морфологических изменений в их ветвях делает затруднительным использование этой группы при установлении и корреляции стратиграфических границ. Поэтому выделение и корреляция региональных стратиграфических подразделений по брахиоподам возможны лишь при установлении связи их комплексов с фациями и определенными зонами морского бассейна.

Крупные изменения в развитии каменноугольных брахиопод, если достаточно полно изучены региональные фауны, легко фиксируются и сопоставляются по всему миру. Так, в пределах Советского Союза сходные этапы развития сообществ удалось установить даже для удаленных друг от друга Урала и Верхоянья [2]. Достаточно уверенно скоррелированы брахиоподовые ассоциации Восточно-Европейской платформы и Испании [9], возможно сопоставление с сообществами брахиопод США и т. д. Однако здесь на основании сходства брахиоподовых комплексов речь может идти только о возрастной близости временных интервалов, отвечающих достаточно крупным стратиграфическим подразделениям (отделам и, в ряде случаев, ярусам). Но даже крупные рубежи в развитии замковых брахиопод карбона, хотя и носят глобальный характер, не позволяют однозначно решать вопрос о положении границ этих подразделений. К сожалению, так же обстоит дело и с другими группами фауны.

Очевидно, без историко-геологического анализа регионов и восстановления истории развития бассейнов с помощью эко-, ритмостратиграфического и других методов установление изохронности границ невозможно.

Литература

1. Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М., 1979. 318 с.
2. Григорьева А. Д., Донакова Л. М. Сравнительный анализ комплексов брахиопод карбона Верхоянья, Урала и Русской платформы // Ежегодник ВПО. Л., 1987. С. 00.

3. Иванова Е. А. Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей // Тр. ПИН АН СССР. 1958. Т. 69. 299 с.
4. Осипова А. И., Геккер Р. Ф., Бельская Т. Н. Закономерности распространения и смена фауны в поздневизейском и раннеамюрском эпиконтинентальных морях Русской платформы // Тр. ПИН АН СССР. 1971. Т. 130. С. 279—293.
5. Осипова А. И., Бельская Т. Н., Геккер Р. Ф. Изучение экологии и развития основных групп бентоса в каменноугольных морях Русской платформы // Тр. ПИН АН СССР. 1983. Т. 194, С. 98—119.
6. Ausic W. I., Rammer Th. W., Lane N. G. Fossil communities of the Borden (Mississippian) delta in Indiana and northern Kentucky // J. Paleontol. 1979. Vol. 53, N 5. P. 1182—1196.
7. Graig G. Y. The paleoecology of the Top Hasise Shale (Lower Carboniferous) at a locality near Kilsyth // Quart. J. Geol. Soc. London. 1955. Vol. 110. P. 103—119.
8. Ramsbotton W. H. C. Carboniferous // The ecology of fossils. L., Duchworth and Co. 1978. P. 146—183.
9. Winkler-Prins C. F. A. general review of the carboniferous Brachiopods from the Contabrian Mountains (North Spain) // Contrib. Carbon Geol. et Paleont. of the Iberian Peninsula (Ed. M. J. Lemos M Sausg). Porto, 1983. P. 69—71.

ЭТАПНОСТЬ РАЗВИТИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП ЦЕФАЛОПОД

В. Н. Шиманский

Головоногие моллюски, в частности, аммоноидеи и белем-ноидеи — излюбленный объект при анализе различных событий в развитии биосферы, событий на рубежах эр и периодов. Достаточно резкая и относительно быстрая смена групп высокого таксономического ранга (отрядов и подотрядов) головоногих всегда была несколько загадочной и позволяла предполагать наличие очень крупных событий (почти катастрофического характера), вызывавших массовые изменения фауны. В связи со сказанным рассмотрим более детально проблему смены отрядной группы цефалопод во времени и попытаемся выявить наличие или отсутствие четкой этапности в развитии класса.

В настоящее время известно более 30 отрядов головоногих. Из них около 25 обладали наружной раковиной, хорошо сохранившейся в ископаемом состоянии (надотряды наутилоидей, аммоноидей, бактритоидей, актиноцератоидей, ортоцератоидей, эндоцератоидей), а около 10 либо обладали внутренней раковиной (не всегда сохранившейся), либо были лишены её вовсе (рисунки).

Только около 10 отрядов достаточно достоверно исчезают на рубежах периодов. Из аммоноидей это: климениды (конец девона), гониатитиды (конец перми), цератитиды (конец триаса), филлоцератиды, литоцератиды, аммонитиды (конец мела). Из «неаммоноидных» головоногих более или менее достоверно на рубежах исчезают: дискосориды (конец девона), ортоцератиды (конец триаса), возможно, псевдортоцератиды (конец перми). Не совсем ясен момент исчезновения бактритид (пермь или триас); вымирание белемнитид обычно относят к концу мела. Многие, однако, относят к белемнитидам и своеобразное семейство белемнитид из эоцена (в таком случае вымирания отряда белемнитов в конце мела не было). Не совсем точно установлено и время вымирания эндоцератид (конец ордовика или начало силура); объясняется это несколько разным пониманием объема отряда.

Большая часть групп не вымирает на рубежах периодов; иногда это происходит на рубежах эпох, иногда между ними (рис.).

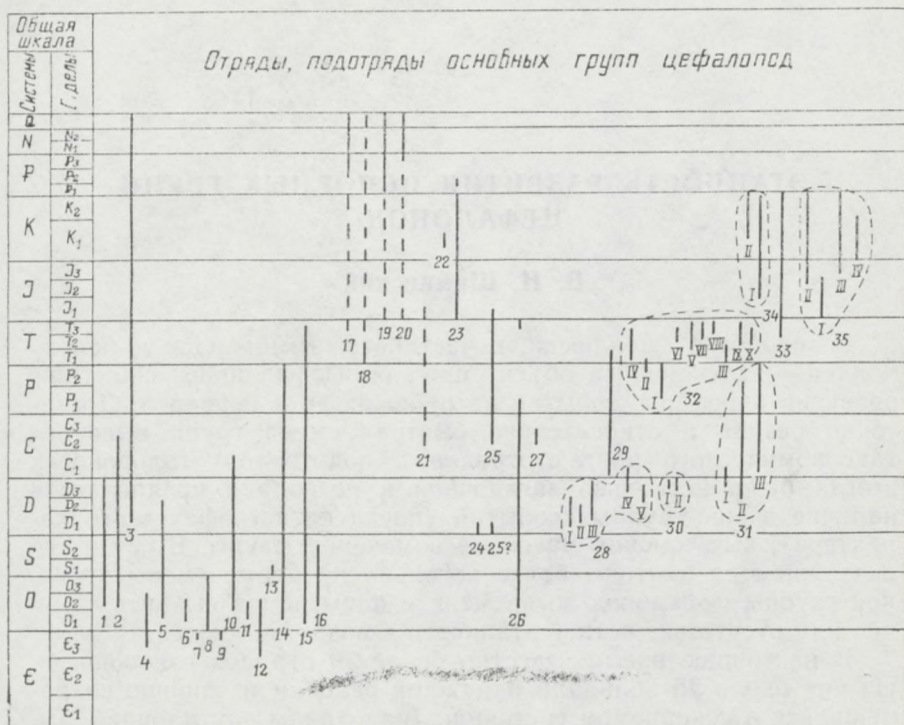


Рисунок. Распространение отрядов цефалопод и подотрядов аммоноидей (по Б. И. Богословскому, М. А. Михайловой, Ф. А. Журавлевой, К. Н. Песю, А. А. Шевыреву [1, 2, 4, 6, 7]).

Отряды: 1. *Discosorida*, 2. *Oncoceratida*, 3. *Nautilida*, 4. *Plectonoceratida*, 5. *Tarphiceratida*, 6. *Intejoceratida*, 7. *Yanhecerida*, 8. *Endoceratida*, 9. *Protactinoceratida*, 10. *Actinoceratida*, 11. *Bajkaloceratida*, 12. *Ellesmeroceratida*, 13. *Dissidoceratida*, 14. *Pseudorthoceratida*, 15. *Orthoceratida*, 16. *Ascoceratida*, 17. *Octopoda*, 18. *Vampiromorpha*, 19. *Sepiida*, 20. *Teuthida*, 21. *Phragmoteuthida*, 22. *Diplobelida*, 23. *Belemnitida*, 24. *Boletzykida*, 25. *Aulacoceratida*, 26. *Bactritida*, 27. *Annulobactritida*, 28. *Agoniatitida* (подотряды: I. *Agoniatitina*, II. *Augoceratina*, III. *Anarcestina*, IV. *Gephuroceratina*, V. *Timanoceratina*); 29. *Prolecanitida*, 30. *Clymeniida* (подотряды: I. *Clumeniina*, II. *Gonioclymeniina*); 31. *Goniatitida* (подотряды: I. *Praeglyphioceratina*, II. *Tornoceratina*, III. *Goniatitina*); 32. *Ceratitida* (подотряды: I. *Paracelmitina*, II. *Otaceratina*, III. *Meecoceratina*, IV. *Sageceratina*, V. *Ptychilina*, VI. *Megophyllitina*, VII. *Arcestina*, VIII. *Lobitina*, IX. *Pinacoceratina*, X. *Ceratinina*); 33. *Phylloceratida*, 34. *Lytoceratida* (подотряды: I. *Lytoceratina*, II. *Turritina*); 35. *Ammonitida* (подотряды: I. *Ammonitina*, II. *Haploceratina*, III. *Perisphinctida*, IV. *Ancyloceratina*)

Только относительно двух промежутков времени можно говорить о синхронном исчезновении ряда групп цефалопод отрядного ранга: это конец мела и конец триаса. Последний был наиболее интересным моментом в истории развития цефалопод, т. к. в конце этого периода прекратили существование пять подотрядов цератидов, а с ними и сам отряд. Из отряда наутилид вымирают подотряды рутоцератин и лироцератин, существовавшие почти в течение всего метазоя и включавшие всех представителей отряда. Для более ясного представления о размерах «катастрофы», постигшей эти группы в конце триаса, следует отметить, что к его концу прекратило существование около 80% аммоноидей и 90% наутилоидей, известных в периоде.

Вымирание на рубеже мезозоя и кайнозоя, когда, действительно, вымерло три отряда аммоноидей, нельзя назвать «катастрофическим» в полном смысле. Оно не оборвало жизнь групп, находившихся в расцвете, процесс их угасания начался давно. Так, если в сеномане было известно 22 семейства, то в кампане их осталось лишь 16, а в маастрихте — 11. Из них часть прекратила существование в первой половине века. Очень невелико и число родов аммоноидей, известных в этом веке. Интересно, что и эти роды в разных регионах вымирают не одновременно. Сходная картина была и с вымиранием белемнитид. Если в сеномане было известно 4—5 семейств, то в маастрихте сохранилось по одному в северном и в южном полушарии.

Значительно больше соответствует пониманию «катастрофического» вымирание головоногих в конце триаса. Правда, из 9 триасовых подотрядов цератитид, часть вымерла на разных этапах до конца периода, но большая часть, действительно, исчезла в самом конце. Сходный процесс выражен и в отряде наутилид. В развитии этой группы в триасе достаточно четко прослеживаются два этапа. В раннем и среднем триасе продолжают развиваться основные семейства, перешедшие из палеозоя. В позднем триасе происходит вспышка формообразования и возникают три (достаточно своеобразных) семейства в подотряде лироцератин. Наибольшего разнообразия эта фауна достигла в норийском веке, после чего быстро исчезла.

Рассмотрим также случаи очень быстрого вымирания групп отрядного ранга. Достаточно загадочна история климений, появившихся в позднем девоне и прекративших существование в конце периода, без какого-либо заметного постепенного уменьшения разнообразия групп. Большая же часть отрядов головоногих, существовавших одновременно с климениями, продолжала существовать. Правда, среди аммоноидей на семейственном и родовом уровнях в это время происходили значительные изменения [10].

В истории развития разных групп аммоноидей довольно

много загадочного. Так, пока трудно объяснить, почему в течение очень большого промежутка времени сосуществовали гониатитиды и пролеканитиды. Первые представляли собой мощный ствол, включающий более 150 родов, вторые объединяли менее 50. Казалось бы, при сильных изменениях фаун на родовом уровне, а подобное происходило в середине карбона — вторая ветвь должна была исчезнуть, но этого не произошло. Более того, гониатиты полностью вымерли в конце перми, а пролеканиты еще долго продолжали жить в триасе, теперь уже сосуществуя с цератитами. Правда, по мнению Ю. Захарова, пролеканитид следует разделить на два самостоятельных отряда: медликоттиид и сагецератид [5]. Это, однако, не разрешает проблему, так как первый из них появился в раннем карбоне и вымер почти в середине триаса.

Остановимся на проблеме появления таксонов цефалопод отрядного ранга, наибольшее число которых известно в ордовике, девоне и юре. Древнейшие остатки головоногих, принадлежащих к отрядам эллесмероцератид и плектроноцератид, пока найдены в отложениях верхнего кембрия. Сравнительно недавно на территории Китая установлены новые группы вымерших головоногих, выделенные в особые отряды протактиноцератид и янхецератид. Считается, что они также являются кембрийскими [9], хотя относительно возраста этих отложений существуют различные точки зрения.

В ордовике, но на разных уровнях, появляется 10 новых отрядов «неаммоноидных наружнораковинных». Это, безусловно, было одним из важнейших событий в становлении класса головоногих. Исключительно крупные события произошли в девоне, когда появились аммоноидеи (отряды агониатитид и гониатитид), отряд наутилид и какие-то своеобразные группы, считающиеся первыми колеоидеями [8]. Пока, правда, нельзя утверждать, что это были уже группы, давшие начало белемной и теутоидной ветви, как это предполагают авторы. Не исключено, что внутреннераковинность у цефалопод могла возникать неоднократно, подобно тому, как это было с образованием в разных ветвях спиральной раковины. Формы, безусловно принадлежащие к белемной стволу, совершенно достоверно известны с намюра.

На рубеже триаса и юры появились представители отрядов литоцератид и аммонитид из аммоноидей, доминирующих среди головоногих юры и мела. Начинается усиленное формирование настоящих белемнитов. Довольно быстро развивается подотряд наутилин из отряда наутилид. Следует отметить, что появление новых отрядов, как правило, происходило не на рубежах периодов, а либо в начале нового, либо в самом конце старого, когда новая группа была представлена очень небольшим числом форм.

Подводя итог всему сказанному, можно сделать вывод, что

в развитии головоногих моллюсков достаточно четко выделяются три этапа—цикла: раннепалеозойский (кембрий-силур), метазойский (девон—пермь), мезазойский (юра—мел). Каждый цикл начинается с появления или расцвета групп, возникших в конце предыдущего цикла. К концу этапа часть групп вымирает, часть лишь сильно сокращается, хотя и вымирает на следующем этапе. Триас, по развитию головоногих, ближе к метазойскому этапу, так как в это время продолжал существовать ряд таксонов, или характерных для карбона—перми (рутоцератины, лироцератины, ортоцератиды), или появившихся в перми, а расцвета достигших в триасе (цератитиды).

Естественно возникает вопрос о причинах вымирания крупных групп цефалопод. Сказать что-либо совершенно определенное по этому поводу трудно. В последние десятилетия очень широкое распространение получили взгляды импактистов, объясняющих «массовые вымирания» падением на Землю какого-то космического тела [13].

Против такого объяснения событий говорит асинхронность вымирания разных групп головоногих, наблюдаемая в большинстве случаев, а также постепенность этого процесса, даже в таком «классическом» случае, как вымирание на рубеже мела и палеогена. Совершенно очевидно, что вымирание не могло начинаться до появления фактора, его вызвавшего.

Безусловно, нельзя отрицать самого факта падения на Землю различных тел и возможного «убийственного влияния» в определенном регионе, но вряд ли оно могло сказаться на всей земной поверхности. Было бы очень интересно провести комплексное исследование по выяснению влияния «катастрофических событий» недавнего прошлого (мощные взрывы вулканов, крупные космические тела, от которых остались реальные следы взрыва) на развитие биоса в прилегающих и удаленных районах: фауны и флоры на суше, на шельфе и на глубине. Это были бы «модели», дающие возможность судить о вероятности подобных событий в далеком прошлом.

Довольно изящной кажется теория влияния межзвездной пыли, через которую периодически проходила наша система [12]. Таким путем можно, по крайней мере, объяснить постепенность вымирания. Известны попытки объяснить эти же события этапами очень сильного и продолжительного вулканизма [11]. Большинство авторов, однако, сомневаются в возможности появления единого объяснения больших событий с летальным исходом в истории развития биоса. По нашему мнению, основными причинами вымирания были изменения абиотических условий существования групп (трансгрессии и регрессии, изменение течений, температур и т. д.) и теснейшим образом связанные с этим изменения в коэволюции разных групп головоногих, а также других организмов. Эти изменения сказывались не только на возможности существования взрослых форм, но и на разно-

жении, расселении личинок и т. д. Выяснение перечисленных проблем — сложная и важная задача, что убедительно показано в сводке К. Н. Песиса [6].

Думается, многие вопросы еще ждут своего решения. Ряд интересных материалов мог бы дать сравнительный анализ захоронений головоногих. Так, не совсем понятно, почему в пермских отложениях Южного Урала аммоноидеи в очень большом количестве захоронены вместе с «ортоцероидными» головоногими, а представители отряда наutilus там почти редкость. В карбоне Подмосковья «ортоцероидных» наutilus примерно одинаковое количество, а аммоноидей единицы. В меловых отложениях Ульяновского Поволжья много аммоноидей и блемноидей, но почти нет наutilus. Совершенно очевидно, что необходимы коллективные исследования по головоногим с изучением захоронений остатков этих животных, с максимальным охватом материалов — как по возрасту, так и по регионам. Эти материалы помогут установить основные моменты экогенеза групп и выяснить причины их вымираний, а также смен по времени.

Литература

1. Безносков Н. В., Михайлова М. А. Высшие таксоны юрских и меловых Phylloceratida // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1984. Т. 49, вып. 3. С. 82—91.
2. Богословский Б. И. Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты. М., 1969. 341 с. / Тр. ПИН АН СССР. Т. 124.
3. Богословский Б. И. Девонские аммоноидеи. II. Гонииатиты. М., 1971. 228 с. / Тр. ПИН АН СССР. Т. 127.
4. Журавлева Ф. А. Девонские наutilus. Отряд Discoserida. М., 1972. 320 с. / Тр. ПИН АН СССР. Т. 134.
5. Захаров Ю. Д. Онтогенез пермских *Pronoritidae* и *Medlicottiidae* и проблема происхождения цератитов // Систематика и эволюция беспозвоночных Дальнего Востока. Владивосток, 1984. С. 23—40.
6. Песис К. Н. Океанические головоногие моллюски. М., 1985, 285 с.
7. Шевырев А. А. Система и филогения цератитов // Ископаемые головоногие моллюски. М., 1985. С. 83—104.
8. Bandel K., Reitner I., Stürmer W. Coleoids from the lower Devonian Black Slate («Hunsrück Schiefer») of the Hunsrück (West Germany) // Neues Jb. Geol. und Palaontol. Abh. 1983. Bd. 165, N 3. S. 397—417.
9. Chen Jun-Yan and Teichert C. Cambrian Cephalopoda of China // Palaeontographica. 1983. Abt. A. Bd. 181. 102 p.
10. Kullmann I. Drastic changes in Carboniferous ammonoid rates of evolution // Lecture Notes Earth Sci., 1. Bayer, U. and Seilacher A. (eds) Sedimentary and Evolutionary Cycles. Berlin-Heldelberg, (Springer), 1985. P. 35—47.
11. Officer Ch. B., Drake Ch. L. Terminal Cretaceous environment events // Science. 1985. Vol. 227. N 4691. P. 1161—1167.
12. Rocchia R., Renard M., Boclet D., Bonte Ph. Essai d'évaluation de la transition Crétacé-Tertiaire par l'évolution de l'anomalie en iridium, implications dans la recherche de la cause de la crise biologique // Bull. Soc. geol. Fr. 1984. Vol. 24, N 6. P. 1193—1202.
13. Smit I., Romein A. I. T. A sequence of events across the Cretaceous-Tertiary boundary // Earth and Planet. Sci. Lett. 1985. Vol. 74, N 23. P. 155—170.

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ГЛУБОКОВОДНОЙ ФАУНЫ ИГЛОКОЖИХ

А. Н. Соловьев, А. Н. Миронов

Освоение жизнью больших глубин Мирового океана — значительное событие в истории развития биосферы.

Современный океан заселен вплоть до максимальных глубин, т. е. до 11 000 м. Глубоководные зоны — батиаль и абиссаль — занимают более 90% площади дна океана. Среда обитания в этих зонах отличается большим своеобразием, связанным с высоким давлением (почти на 80% площади дна господствует давление свыше 300 атмосфер, а на максимальных глубинах оно достигает более 1100 атмосфер), низкими температурами, а в абиссали — преобладанием тонких илов и весьма низкими пищевыми ресурсами.

Для выяснения особенностей формирования глубоководной фауны изучение иглокожих имеет особое значение. Эта группа распространена на всех глубинах — от литорали до дна глубоководных желобов. Максимальные глубины, до которых распространены представители отдельных классов, следующие: морские ежи — 7 340 м, офиуры — 7 900 м, морские лилии — 9 700 м, морские звезды — 9 990 м, голотурии — 11 000 м [1, 6].

По мере увеличения глубины увеличивается относительная роль иглокожих в донных сообществах по сравнению со многими другими группами. В абиссали и ультраабиссали иглокожие, особенно голотурии, часто занимают ведущее положение по продуктивности, а иногда и по таксономическому разнообразию. Недаром ультраабиссаль нередко называют царством голотурий.

Иглокожие, по сравнению с большинством других глубоководных групп, неплохо представлены в палеонтологической летописи. Достаточно подробно изучены геологическая история и особенности эволюции классов морских ежей и морских лилий.

Экстремальные условия накладывают отпечаток на ряд жизненных функций глубоководных животных. Повышенное гидростатическое давление действует и непосредственно, как механи-

ческий фактор. Но главное его воздействие все же не непосредственное. «Оно опосредуется как результат влияния на физические, физико-химические и химические характеристики жидкостей, растворов — минеральных, органических и смешанных, однофазовых, двухфазовых и трехфазовых систем» [4]. Сильно меняются физиологические свойства организмов, связанные с увеличением вязкости протоплазмы, изменением проницаемости биологических мембран и другими особенностями.

Возможно, вследствие этого нередко происходят значительные изменения в морфологии. Иногда они выглядят как упрощение организации. Например, у большинства абиссальных морских ежей отсутствуют специальные органы дыхания, т. к. в амбулакрах нет обособленных петалоидных частей, а дыхание, очевидно, осуществляется всей поверхностью тела. По-видимому, для глубоководных иглокожих, для большинства других бентосных животных абиссали, характерно отсутствие стадии пелагической личинки и прямое развитие.

Значительные, а в ряде случаев и самые значительные преобразования бывают связаны с изменением стратегии питания из-за скудости пищевых ресурсов в большинстве глубоководных районов океана. Один из способов разрешения проблемы — увеличение подвижности. Очень ярко это проявляется у голотурий отряда *Elasipoda* [3]. У рода *Scotoplanes* амбулакральные ножки преобразованы в крупные выросты, служащие для быстрого перемещения по дну. У других представителей этого отряда — эльпидиид изменения еще более существенные: ножки преобразуются либо в лопасти на переднем или заднем концах тела, либо — в мягкие боковые складки. Как показали наблюдения, сделанные с автономных подводных аппаратов, с помощью этих лопастей и складок голотурии могут активно и быстро плавать. Так, *Peniagone* плавают около 3 м над дном, иногда всплывая до 70 м над его поверхностью; периодически они опускаются и питаются детритом.

Своеобразный облик свойственен представителям самого глубоководного (до 7340 м) семейства морских ежей *Pourtalesiidae*. Панцирь у них сильно удлиннен и имеет совершенно необычную для морских ежей бутылкообразную форму (роды *Pourtalesia*, *Echinocygra*). Обтекаемая форма и специализированные веслообразные иглы, по-видимому, могут обеспечивать достаточно быстрое передвижение в полужидком слое придонного осадка. Интенсивность питания достигается за счет преобразования ротового аппарата в воронку (по способу питания они являются безвыборочно захватывающими грунт детритофагами), а захват пищи осуществляется не амбулакральными ножками, как у родственных мелководных групп, а с помощью густо расположенных вокруг рта игл.

Подводные аппараты позволили наблюдать весьма необычный образ жизни глубоководных многолучевых морских звезд

семейства *Brisingiidae*, ставших сестонофагами (большинство морских звезд, как известно, являются либо хищниками, либо детритофагами). Их поведение напоминает поведение бесстельчатых морских лилий — они сидят на камнях с поднятыми кверху лучами; токи воды, подгоняющие пищевые частицы к рту, создаются в амбулакральных желобках с помощью ножек. Кроме того, эти звезды могут довольно быстро плавать в придонном слое воды, попеременно опуская и поднимая отдельные лучи.

Некоторые глубоководные морские ежи, обитающие на илистом грунте, обладают необычайно длинными изогнутыми тонкими иглами с копытцеобразными концами (*Pleisiodiadema*), препятствующими погружению этих животных в грунт. Аналогичные образования имеются и на иглах некоторых представителей мягких морских ежей семейства *Echinothuriidae*.

Сведения об ископаемых глубоководных бентосных макроскопических животных крайне скудны по следующим причинам: 1) редкость, если почти не полное отсутствие достоверных глубоководных отложений на современных континентах; 2) отсутствие докембрийских отложений в осадочном чехле современных океанов; 3) малая вероятность попадания глубоководных макроостатков в керны при глубоководном бурении (из-за малого диаметра буровых инструментов и сильной разреженности донного населения абиссали); 4) повышение растворимости карбонатных скелетов по мере увеличения глубины, что является, по-видимому, основной причиной.

Они совсем не могут захороняться ниже уровня компенсации карбонатов, который в современных океанах находится на глубине от 3500 до 5000 метров. А в более древние эпохи, в частности в позднем мелу, он находился примерно на 1000 м выше [10]. Если же учитывать чрезвычайно низкие скорости осадконакопления, то понятно, что в тралах, поднятых с абиссальных и ультраабиссальных глубин, мы находим только живых животных, а точнее тех, которые были живыми несколько часов назад; но там практически не бывает фоссильных и субфоссильных остатков организмов с карбонатным скелетом.

Следовательно, при выяснении вопросов генезиса глубоководной фауны мы можем пользоваться только косвенными данными, а сравнение возможно, главным образом, с шельфовыми фаунами прошлых геологических эпох. Это сравнение достаточно правомочно и продуктивно, если учесть, что наиболее вероятен путь происхождения глубоководной фауны от мелководной, но не наоборот, хотя обратное влияние тоже несомненно имеет место.

Кроме того, как показывают современные палеоокеанологические данные, абиссальные глубины мезозоя, в частности позднего мела с его теплым климатом, были неблагоприятны для существования донной фауны, вертикальная циркуляция была

слабой, на глубинах господствовали условия стагнации и углекислого заражения [10]. Хотя, с нашей точки зрения, это не исключает локального существования абиссальной фауны.

Большинство абиссальных родов иглокожих известны только по современным представителям. Роды, представленные в абиссали и известные по палеонтологическим материалам, имеют меловой или кайнозойский возраст (таблица).

Таблица

Возраст таксонов морских ежей, представленных в абиссальной зоне (глубины более 3000 м)

Таксоны, известные только по современным представителям	Таксоны минимального ранга, известные по ископаемым находкам	Геол. возраст наиболее древних находок
<i>Aporocidaris, Notocidaris</i>	<i>Ctenocidarinae</i>	Эоцен
<i>Hygrosoma, Sperosoma, Tromikosoma</i>	<i>Echinothuriinae</i>	В. мел.
<i>Kamptosominae, Phormosomatinae</i>	<i>Echinothurioida</i>	Юра
<i>Salenocidaris</i>	<i>Saleniidae</i>	Н. мел
<i>Dialithocidaris</i>	<i>Arbaciidae</i>	Юра
<i>Plesiadiadema</i>	<i>Aspidodiadematidae</i>	В. мел /юра ?/
<i>Echinus alexandri</i>	<i>Echinus</i>	Плиоцен
<i>Prionechinus</i>	<i>Temnopleuridae</i>	Мел
<i>Echinocyamus scaber</i>	<i>Echinocyamus</i>	Эоцен
<i>Rodocystis</i>	<i>Holasteridae</i>	Н. мел
<i>Pourtalesiidae, Calymnidae</i>	<i>Meridosternina</i>	Ср. юра
<i>Pilematechinus, Plexechinus, Urechinus, Carnarechinus</i>	<i>Urechinidae</i>	Палеоцен (в. мел?)
<i>Genicopatagus</i>	<i>Asterostomatidae</i>	Эоцен
<i>Areolampas, Homolampas</i>	<i>Loveniidae</i>	Эоцен
<i>Hemiaster expergitus, H. tenuis</i>	<i>Hemiaster</i>	Н. мел
<i>Brissopsis columbaris, B. mediterranea</i>	<i>Brissopsis</i>	Эоцен
<i>Amphipneustes</i>	<i>Schizasteridae</i>	В. мел
<i>Aeropsidae</i>	<i>Amphisternina</i>	Юра

Для ряда семейств и родов иглокожих, проникших в абиссальные глубины, характерны большие временные hiatus между современными видами и последними ископаемыми представителями тех же таксонов. Время исчезновения этих форм из палеонтологической летописи можно принимать за начало заселения ими океанических глубин. Так, палеонтологические находки наиболее поздних представителей морских ежей семейства *Urechinidae* приходится на эоцен (или миоцен?), ближайшие родственные формы для семейства *Pourtalesiidae* существовали в самом конце мела — палеоцене. Ныне это два самых глубоководных семейства [7, 8]. По мнению одного из авторов настоящей статьи (А. Н. Соловьева), первые урехиниды (роды *Pomaster*, *Garumnester*) появились в датском веке. В конце маастрихта появляется род *Galeaster*, отнесенный под вопросом к семейству пурталезид [8]. Оба эти семейства относятся к подотряду *Meridosternina*, представители которого были широко распространены (так же как и представители второго подотряда *Amphisternina*) в морях мелового периода (рисунок). После обычного значительного сокращения таксономического разнообразия на рубеже маастрихта и дания (т. е. мезозоя и кайнозоя), мы видим бурное развитие подотряда *Amphisternina* и почти полное исчезновение из палеонтологической летописи другого подотряда. Однако это было связано не с вымиранием, а с переходом его представителей к жизни на больших глубинах, где они успешно развивались. В современной фауне подотряд *Meridosternina* представлен 4 семействами и почти 20 родами.

Преимущественно глубоководное распространение в современных морях имеют голотурии семейства *Myriotrochidae*. В ископаемом состоянии склериты этих голотурий известны с юры, отдельные находки отмечаются в мелу, эоцене и олигоцене. Потом они исчезают из палеонтологической летописи. Современные мириотроходы встречаются до глубины 107 000 м [2].

Среди морских лилий, пожалуй, наибольший интерес для нас представляет семейство *Bathycrinidae*. К этой, небольшой по числу таксонов группе принадлежат стебельчатые формы, распространенные до глубины 9 700 м. Первые роды этого семейства *Palaeobathycrinus* и *Bathycrinus* появились в конце мела и в датском веке. Из трех, известных в ископаемом состоянии родов, два исчезли из палеонтологической летописи в датском веке, один — после эоцена. Таким образом, здесь мы также видим значительный hiatus в распространении группы.

Следует упомянуть о двух родах семейства *Holopodidae*: *Holopus* и *Cyathidium* — очень своеобразных мелких кубковидных и щитовидных формах, прирастающих основанием, лишенных стебля и некоторых других скелетных элементов. Эти реликтовые роды, каждый из которых представлен одним современным

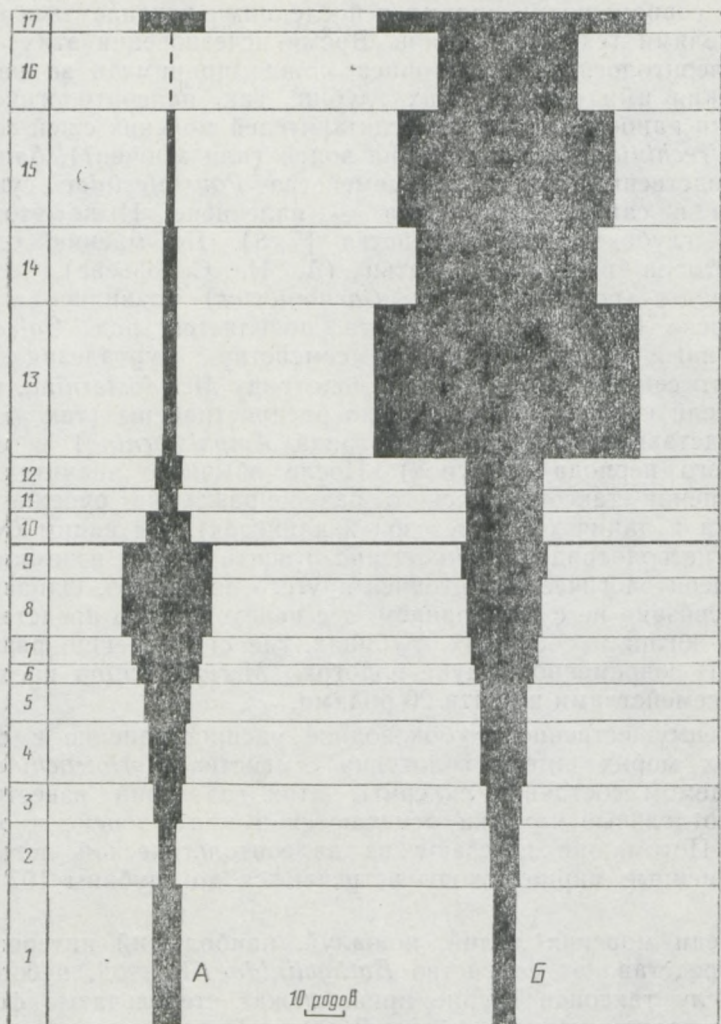


Рисунок. Диаграмма изменения количества родов отряда *Spatangoida* в меловом периоде и в кайнозое. А — подотряд *Amphiaternina*, Б — подотряд *Meridosternina*. Цифрами на рисунке обозначены следующие стратиграфические подразделения: 1 — неоком, 2 — апт, 3 — альб, 4 — сеноман, 5 — турон, 6 — коньяк, 7 — сантон, 8 — кампан, 9 — маастрихт, 10 — даний, 11 — ниж. палеоцен, 12 — верхн. палеоцен, 13 — эоцен, 14 — олигоцен, 15 — миоцен, 16 — плиоцен, 17 — современная эпоха.

видом, относятся к процветавшему в мезозое отряду *Cyrtocri-
nida*. Вид *Holopus rangii* распространен в Карибском море на
глубине около 300 м, а *Cyathidium foresti* — в центральной
Атлантике на глубинах 380—900 м. В ископаемом состоянии
первый род встречается от поздней юры до миоцена, а второй
— только в палеоцене [9].

Сопоставление данных по филогении отдельных групп игло-
кожих с характером их современного распространения позво-
ляет выявить две основные области формирования глубоковод-
ной донной фауны: Антарктику и низкие широты Индо-Вестпа-
цифики. Роды, сформировавшиеся в абиссали Антарктики, ши-
роко расселились по всему Мировому океану [5].

Для ряда родов и семейств иглокожих удастся показать, что
они первоначально сформировались в абиссали и затем про-
никли в более мелководные зоны. Можно предположить, что в
течение геологической истории глубоководные фауны в шель-
фовой зоне периодически служили источником криптогенных
групп, предков которых мы не находим в отложениях предше-
ствующих эпох.

Современная глубоководная фауна иглокожих — образова-
ние сложное: в ней мы встречаем разновозрастные группы,
основные трансформации которых происходили в кайнозойе. По-
явление ряда семейств и родов, принадлежащих в настоящее
время к обитателям глубоководных зон, приурочено к рубежу
мела и палеогена. Ранее высказывающиеся суждения о палео-
зойском возрасте некоторых групп, например, морских ежей-
эхинотуриид, не подтверждаются.

Еще раз вернемся к многоэтапности смены мезозойской
биоты на кайнозойскую. По нашему мнению, эта смена была
связана не только с вымиранием одних и появлением других
групп, но в существенной мере — с перераспределением групп
и жизненных форм в разных зонах океана, с появлением новых
жизненных форм. Так, широко распространенные на мелко-
водьях мезозоя стебельчатые морские лилии вытесняются бес-
стебельчатыми на большие глубины. Среди глубоководных го-
лотурий и морских звезд появляются свободноплавающие бен-
то-пелагические и даже настоящие нектонные формы. Среди
звезд возникает жизненная форма многолучевых сестонофагов,
копирующих поведение бесстебельчатых морских лилий и т. д.

Началом формирования современных фаунистических комп-
лексов в абиссали послужило, вероятно, интенсивное заселение
сублиторальными и батинальными животными абиссальных глу-
бин в послезоценовое время, в период становления кайнозой-
ской системы циркуляции вод в океане.

Литература

1. Беляев Г. М. Донная фауна наибольших глубин (ультраабиссали) Мирового океана. М., 1966. 248 с.
2. Беляев Г. М., Миронов А. Н. Голотурии семейства *Myriotrochidae* (*Apoda*): состав, распространение и происхождение // Тр. ин-та океанологии АН СССР. Т. 117. 1982. С. 81—120.
3. Гебрук А. В. Глубоководные семейства *Elpidiidae* (*Elasipoda*): состав, образ жизни, распространение и филогения // Автореферат дисс. на соискание ученой степени кандидата биол. наук. М., 1986. 24 с.
4. Крисс А. Е., Жизненные процессы и гидростатическое давление // М., 1973. 272 с.
5. Миронов А. Н. Роль Антарктики в формировании глубоководной донной фауны океана // Океанология. Т. 22, вып. 3, 1982. С. 486—491.
6. Миронов А. Н., Соловьев А. Н. О донной фауне глубоководных желобов западной части Тихого океана // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1978. Т. 53, вып. 3. С. 148—149.
7. Москвин М. М., Соловьев А. Н., Эндельман Л. Г. Класс *Echinoidae*. Морские ежи // Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. М., 1980. С. 116—167.
8. Соловьев А. Н. Закономерности эволюции морских ежей подотряда *Meridosternina* и происхождение глубоководных семейств *Urechinidae* и *Pourtalesiidae* // Биология морских моллюсков и иглокожих. Материалы Советско-Японского симпозиума. Владивосток, 1974. С. 147—149.
9. Шиманский В. Н., Соловьев А. Н. Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира. М., 1982. 40 с.
10. Шопф Т. Палеоокеанология. М., 1982. 312 с.

СОБЫТИЯ И БИОСТРАТИГРАФИЯ

А. Л. Цагарели

Всегда считалось, что первопричиной любых изменений в органическом мире являются какие-то геологические события. Нарушая равновесные взаимоотношения между организмами, они вызывали исчезновение одних таксонов, или их групп, возникновение и расцвет других. Эту мысль следует уточнить: возникновение новых организмов происходило эволюционным путем, может быть чаще всего с началом того события, которое изменяло среду обитания, или еще до него. Расцвет же новых организмов и исчезновение старых обуславливались борьбой за существование в новых условиях — новые, более приспособленные, вытесняли старые, расширяя свой ареал.

События могут быть весьма разнообразными как по масштабу, так и по характеру. И, несомненно, в любом случае они соответствующим образом влияют на органический мир. К сожалению, эти связи чаще всего не улавливаются исследователями. Однако этого нельзя сказать о крупнейших изменениях органического мира: обычно они увязывались с орогенезами и более или менее резкими сменами палеогеографических обстановок. В этом смысле «хрестоматийными» примерами можно считать первое появление наземных организмов, затем появление и расцвет амфибий, позже рептилий и, наконец, млекопитающих.

Собственно понятия «событийная палеонтология» и «событийная стратиграфия» впервые обсуждались на 26-м МГК в Париже. Особого внимания заслуживал доклад О. Г. Валлизера, небольшой по объему, но насыщенный по содержанию, который был представлен и на 27-м МГК [1]. По О. Г. Валлизеру, глобальные события характеризуются глобальным проявлением и узкой локализацией во времени. Различаются события первопричинные и события, вызванные ими, причем последние могут резко влиять как на биоту, так и на седиментацию, определяя, тем самым, положение опорных границ в фанерозое. Исследователь привел также некоторые примеры глобальных событий.

Новые понятия сразу привлекли внимание ученых. Несомненно, они послужат стимулом для новых перспективных исследований, которые приобретут более системный характер. В данной статье автору хотелось бы привести два примера, из которых один относится к морским организмам, другой — к наземным млекопитающим.

1. Юрские аммоноидеи (за исключением филлоцератацей и литоцератацей) с «событийной» точки зрения была рассмотрены нами в двух статьях [9, 10]. Первая касается территории Альпийского пояса СССР и Восточно-Европейской платформы. Во второй проанализированы некоторые критические отклики на первую статью и доклады, представленные на двух Люксембургских коллоквиумах по юрской системе. В них поддерживалась идея Э. Ога относительно границ «секций» юры. А именно, границы аален—байос и бат—келловей принимались за границы J_1/J_2 и J_2/J_3 , для чего приводились геологические и палеонтологические доказательства, при этом принципу приоритета отводилась лишь номенклатурная роль, как в палеонтологии.

Геологическое доказательство состояло в том, что четко различались три крупных цикла осадконакопления: раннеюрский (включающий аален), среднеюрский (байос-батский) и позднеюрский (келловей и выше). Все три цикла начинались трансгрессиями, кончались фазами орогенеза и регрессиями. Они были прослежены как на территории СССР [9], так и в глобальном масштабе — от Японии до Америки [10]. Конечно, эти несогласия не повсеместны, но наиболее распространены в юрском периоде. Главное же состоит в том, что границам трех циклов соответствуют наиболее резкие смены аммонитовых фаун, происходящие на высших таксономических уровнях. Для первого цикла характерным является единственное надсемейство — гарпоцератацеа. В начале второго цикла оно вымирает и сменяется тремя надсемействами — стофаноцератацеа, паркинсонацеа гаплоцератацеа. Никакая смена, происходящая на каком-либо стратиграфическом уровне в нижнем цикле, не выдерживает сравнения с данной сменой надсемейств. После полного обновления аммонитов на границе триас—юра это наиболее резкое изменение для всего мезозоя. Эти же три надсемейства составляют фауну третьего цикла, но смена происходит уже на уровне семейств. Ряд семейств (паркинсониды, тулитиды, стафаноцератиды, морфоцератиды и др.) остаются в среднем юре, а в верхнем появляются кардиоцератиды, макроцефалитиды, космоцератиды, пахицератиды, эвциклоцератиды и реинкеиды. Подобной резкой смены в позднем юре нет.

Итак, мы видим, что в развитии юрских аммонитов наблюдается три переломных момента, разделяющих ранне-, средне- и позднеюрскую фауны, резко различающиеся по составу и приуроченные к трем крупным циклам осадконакопления: ран-

не-, средне- и позднеюрскому. Смены совпадают с фазами орогенеза и регрессиями, экспансия новых групп — с трансгрессиями.

В этом же ряду стоит упомянутое радикальное обновление аммонитовой фауны на границе триас-юра, по всей видимости, связанное с древнекиммерийской фазой орогенеза и лейасовой трансгрессией. Этим начинается еще более крупный (над)цикл.

II. Млекопитающие Закавказья являются в основном позднелигоценными позвоночными. Упомянутая фауна исследована в нескольких очень интересных работах. Большая часть фауны найдена в морском среднем акчагыле Иорского плоскогорья (Кахетия), представляет собой некроценоз [2] и известна как Квабевская фауна. Она состоит из винторогих, саблерогих и лошадиных антилоп, косуль, гиппариона, газели, овернских медведя и свиньи, мастодонта, буйвола, даманов, носорога, страуса и др. Антилопы, буйвол и страус очень сходны с современными африканскими представителями этих групп.

Интересны также находки в других местонахождениях. Севернее Квабеби, в Тарибани, найден почти полный скелет южного слона [4], по-видимому, из верхнего акчагыла или более молодых отложений. Того же возраста, или несколько моложе, плосколобий слон и стенониева лошадь, известные из межлазовых отложений района Цалка [6]. Примерно в таких же условиях в р-не с. Гомарети найдены остатки жирафы [3].

Весь этот богатейший комплекс представляет собой фауну равнинного рельефа. Он состоит не только из африканских элементов, в нем есть и формы, общие с одновозрастными азиатскими фаунами, например, с Казахстанской (овернский мастодонт, южный слон, стенониева лошадь). Фауна Закавказья имеет много общего с такими комплексами, как молдавский, косякинский, хапровский, псекупский и др., не говоря о собственно русильонской и виллафранкской фаунах.¹ И всегда мы имеем дело с фаунами открытых равнинных пространств, где миграции не были особенно затруднены, что невозможно в современных условиях горных барьеров, непреодолимых для равнинных фаун. Следовательно, палеогеоморфологические условия должны были быть совсем иными — вместо горных преобладали равнинные ландшафты.

По истории рельефа территории Кавказа существует большая литература. Вопрос о том, что горы были пенепленизированы в неогене будто бы не вызывает сомнений, но споры ведутся относительно количества стадий выравнивания и их геологического возраста. Эта проблема подробно освещена в работе А. Л. Цагарели и С. И. Кулошвили [9]. Авторы считают, что основная стадия выравнивания происходила в верхнем плиocene. В это время по территории Кавказа могли про-

¹ Сравнения произведены А. К. Векуа [2].

ходить пути миграции равнинных фаун. Согласно А. Гансеру [5], Гималаи как хребет появляются только с конца плиоцена. Общеизвестно, что высочайшие горы Средней Азии образовались на неотектонической стадии с конца плиоцена и в течение плейстоцена; до этого на их месте существовал послегерцинский пенеплен.

Здесь уместно проанализировать эволюцию растительного покрова с точки зрения наличия равнинного ландшафта в позднем плиоцене. Считалось [7], что постепенная смена в течение плиоцена разнообразной теплолюбивой, в основном вечнозеленой растительности листопадной, умеренной и менее разнообразной растительностью верхнего плиоцена (акчагыла-куяльника) явилась следствием горообразования и похолодания. Между тем, похолодание объясняется уничтожением барьеров, которые задерживали северные воздушные массы и создавали благоприятные условия для теплолюбивой растительности.

Рассмотрено два разных примера влияния событий на развитие 1) морской и 2) наземной фауны. Оба случая подтверждают: экспансия новых групп начинается в условиях стабилизации тектонического режима — трансгрессии или выравнивания рельефа. Это начало цикла. Затем начинается дифференциация условий и адаптация организмов к разным нишам. Кончается цикл вымираниями. Из таких циклов, разделенных событиями, складывается история литосферы и биосферы. При этом часто разнопорядковые процессы, происходящие одновременно, значительно усложняют историю развития. Для её полного понимания необходимы комплексные биостратиграфические исследования.

Литература

1. Валлизер О. Глобальные события и эволюция // 27 МГК. Палеонтология. Секция С. 02 / Доклады. Т. 2. М., 1984.
2. Векуа А. К. Квабевская фауна акчагыльских позвоночных. М., 1972.
3. Габуния Л. К., Буачидзе Ц. И. О первой находке позднелиоценовой жирафы в СССР // Сообщ. АН ГССР. 1970. Т. 57, № 1.
4. Габуния Л. К., Векуа А. К. Ископаемый слон из Тарибани. Тбилиси, 1963.
5. Гансер А. Геология Гималаев. М., 1967.
6. Геология СССР. Т. X. Грузинская ССР. Ч. I. Геологическое строение М., 1964.
7. Узнадзе М. Д. Неогеновая флора Грузии. Тбилиси, 1965.
8. Цагарели А. Л. К вопросу о границах средней юры в свете материалов Люксембургских коллоквиумов // *Ann. Inst. Geol., Publ., Hung. Budapest*, 1971. Vol. LIV, fasc. 2.
9. Цагарели А. Л., Кулошвили С. И. Неотектоника Грузии // *Тектоника и металлогения Грузии*. Тбилиси, 1984.
10. Tsagareli A. L. Sur la question des limites stratigraphiques du Jurassique Moyon // *Colloque du Jurassique*. Luxembourg, 1962. Vol. C-R. et Mém. Inst. grd—duc. Sect. Sci. nat., phus. et math.

СМЕНА ФЛОРЫ И ФАУНЫ ВНУТРЕННЕЙ АНГАРИДЫ БЛИЗ ГРАНИЦЫ ПЕРМИ И ТРИАСА

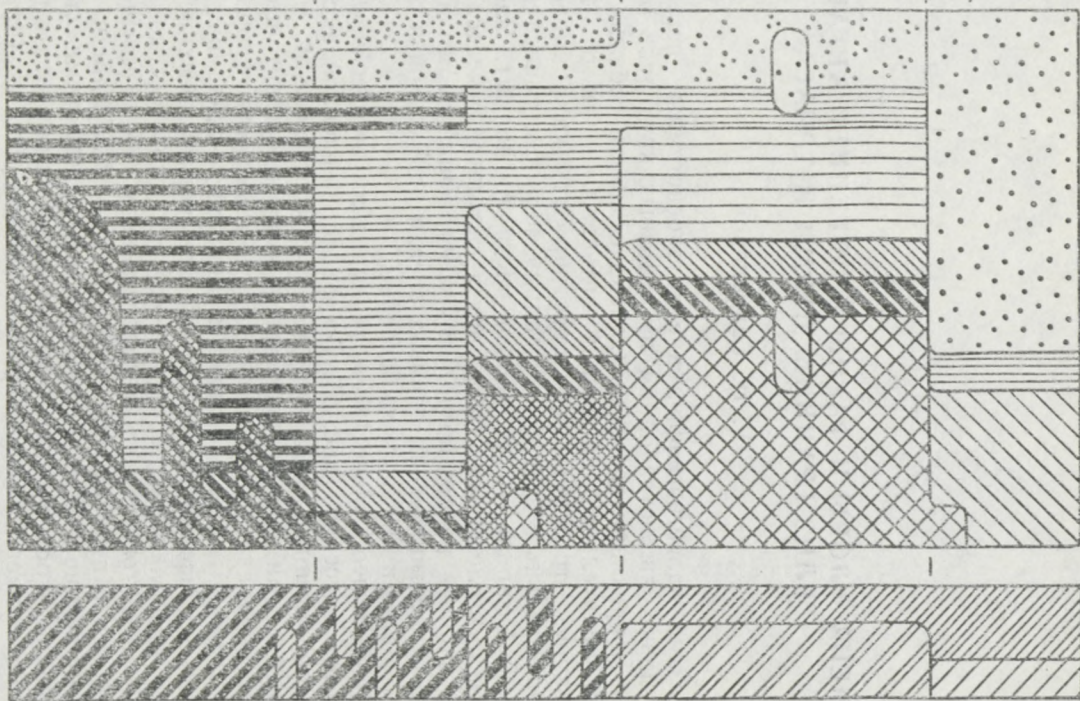
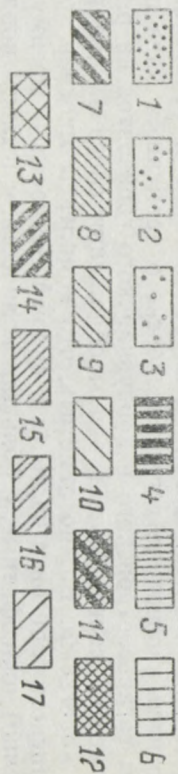
Г. Н. Садовников

Резкие палеогеографические и экосистемные перестройки, безусловно, являются одним из основных критериев расчленения и корреляции разрезов. Однако сами эти события охватывают значительный временной интервал и имеют сложную структуру. Это можно проиллюстрировать на примере смены континентальных биот близ границы перми и триаса во внутренней Ангариде (в сибирской части Ангариды). Здесь, как показали исследования последних десятилетий, имеется гораздо более полный разрез пограничных отложений перми и триаса, чем в стратотипических районах систем на Русской платформе, в Приуралье и Германском бассейне.

Наибольшее количество материалов имеется сейчас по Тунгусскому бассейну (рис. 1). Во флоре, найденной в сероцветных терригенных отложениях гагарьеостровского горизонта верхней перми, значительную роль играют кордаитовые, а среди преобладающих папоротников доминируют папоротники с пекоптероидными перышками. В пирокласто-осадочном корвунчанском горизонте листовых остатков кордаитовых нет. Здесь также преобладают папоротники, среди которых доминируют *Todites* и *Acrostichides*; из голосеменных — *Tatarina* и *Madygenia*, а в верхней части горизонта — *Madyenta* и хвойные, напоминающие *Voltzia*. Резкие различия между этими флорами — основание, чтобы именно границу между ними считать границей перми и триаса. Однако первое появление *Todites* (правда, существенно отличающихся от корвунчанских) и *Yavorskyia* относится к середине гагарьеостровского времени, а близ границы гагарьеостровского и корвунчанского горизонтов на р. Ейке отмечено чередование в одном обнажении слоев с кордаитами и *Yavorskyia*. Важно отметить, что комплексы миоспор корвунчанского горизонта часто (а в нижней его части — преимущественно) палеофитные, с большим количеством пыльцы кордаитовых. Мезофитные комплексы с преобладанием спор в нижнем подгоризонте единичны, кверху их количество существенно воз-

Г О Р И З О Н Т Ы

Гагареостровский | Корвунчанский | Путоранский | Устькельтерский



растает. Отмечено чередование палеофитных и мезофитных комплексов миоспор в едином разрезе. Е. К. Обонницкая и Г. М. Романовская [6] считают палеофитные комплексы корвунчанского горизонта переотложенными. Разумеется, исключить переотложение миоспор нельзя. Хотя при этом трудно объяснить нередкие случаи хорошей сохранности «палеофитных» миоспор и еще труднее — отсутствие их в «мезофитных» комплексах. Эти факты заставляют относиться с сомнением к тезису о переотложении. Представляется не менее вероятным, что «палеофитные» и «мезофитные» ассоциации сосуществовали в корвунчанское время, что еще больше нивелирует границу между гагарьеостровской и корвунчанской флорами.

Флора лавового путоранского горизонта сильно отличается от корвунчанской преобладанием хвойных, главным образом *Quadrocladus*, а среди папоротников — *Mertensides* и ряда других родов, не свойственных последней. Однако граница корвунчанской и путоранской флор также не идеально четкая. В путоранское время продолжает существовать ряд корвунчанских папоротников (хотя роль их резко снижается) — *Tatarina*, *Yavorskyia*, а первое появление *Quadrocladus* зафиксировано Н. К. Могучевой [5] в верхах корвунчанского горизонта. Путоранские комплексы миоспор отличаются заметным преобладанием пыльцы, а среди неё — *Lueckisporites*, которые ассоциировались с *Quadrocladus*. Палеофитные комплексы миоспор в путоранском горизонте уже не встречаются.

Более высокие горизонты в Тунгусском бассейне неизвестны. На Центральном Таймыре над лавами путоранского горизонта залегает терригенная красноцветная фадьюкудинская свита с совершенно иной флорой, представленной преимущественно птеридоспермами *Lepidopteris*. На востоке Таймыра к ним присоединяются плаунообразные *Tomioctrobis* и *Pleuromeia*, а в Верхоянье флористические ассоциации этого времени состоят почти исключительно из *Tomioctrobis*. Несмотря на резкие отличия устькельтерской флоры от более ранних флор, в её составе отмечается примесь корвунчанских папоротников, зафиксированных в одном местонахождении на Восточном Таймыре. На-

Рис. 1. Диаграмма изменения состава флористических ассоциаций во времени.

Макроостки растений: 1—2 — членистостебельные (1 — *Arthropiys*, *Phyllothea*, *Koretrophyllites*, *Neokoretrophyllites*; 2 — *Neocalamiytes*, *Equisetum*); 3 — плаунообразные (*Tomioctrobis*, *Pleuromeia*); 4—6 — папоротники (4 — *Prynadaeopteris*, *Pecopteris*; 5 — *Todites*, *Osmundopsis*, *Acrostichides*, *Cladophlebis*; 6 — *Mertensides*, *Boreopteris*); 7—13 — голосеменные (7 — *Yavorskyia*, 8 — *Tatarina*, 9 — *Madygenia*, 10 — *Lepidopteris*, II — *Cordaites*, *Ruforida*, 12 — *Voizida* (?), 13 — *Quadrocladus*). Комплексы миоспор: 14 — палеофитные с *Cordaitina*, *Cladaitina*; 15—17 — мезофитные (15 — с преобладанием спор папоротника; 16 — с преобладанием пыльцы, а среди неё — *Lueckisporites*; 17 — с преобладанием спор, включая *Aratrisporites*.)

личие *Quadrocladus*, в единичных обрывках из двух местонахождений в Верхоянье, первое появление *Lepidopteris* — в Тунгусском бассейне и *Tomiostrabus* — в Кузбассе, отмечается в середине пуротанского горизонта. В устькельтерских комплексах миоспор отсутствуют *Lueckisporites*. Это в известной степени сближает их с корвунчанскими, от которых они отличаются и присутствием спор *Aratrisporites*, связанных с *Tomiostrabus*, и рядом других признаков.

Двустворчатые моллюски нижней части гагарьеостровского горизонта представлены родами *Abiella*, *Anthraconauta*, *Anthraconaia*, *Concinella* и др. [3]. Корвунчанская же фауна гораздо беднее (рис. 2). Почти все её представители принадлежат к единственному роду *Palaeanodonta* (по Л. А. Рагозину и О. А. Бетехтиной — *Utschamiella* и частично *Ferganoconcha*). Однако смена фаун, вопреки широко распространенному заблуждению [1], происходит не на границе корвунчанского и гагарьеостровского горизонтов, а внутри последнего. Первый комплекс корвунчанской фауны (бильчанский, по И. М. Маловецкой) ассоциирует с кордаитовой флорой [2]. В корвунчанском горизонте появляется значительное количество новых видов, но наряду с ними существуют и бильчанские формы. Пуротанская фауна двустворок отличается несколько иным видовым составом *Palaeanodonta* и появлением новых видов *Anthraconauta*, *Anthraconaia*, *Myoconcha* (?).

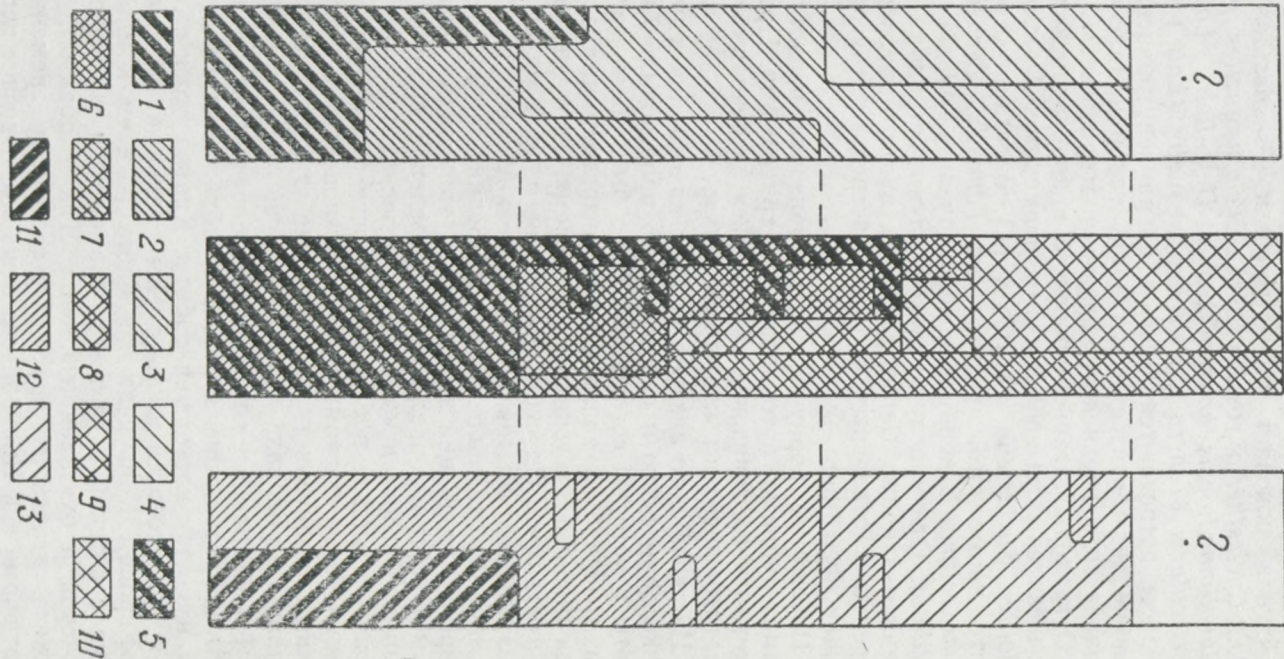
Наиболее широко распространенная фауна состоит из разнообразных представителей пермских *Bairdestheriida*. Корвунчанская же фауна совсем иная. Основную роль в ней играют различные пермские *Pseudestheria*, для верхней части горизонта характерны пермские *Leaiodea*, *Megasitum*, *Rohdendorffium*, *Echinolimnadia*. Немногочисленны *Limnadia*. Наряду с ними встречаются гагарьеостровские виды *Bairdestheriida*, чаще в виде примеси, но в отдельных прослоях ассоциации состоят исключительно из гагарьеостровских видов. Раннепуротанская фауна конхострак резко отличается широким распространением и значительным разнообразием *Limnadia* и особенно — подотряда *Falsisca*. Наряду с ними здесь встречаются как корвунчанские, так и гагарьеостровские виды. Обычно они приме-

Рис. 2. Диаграмма изменения состава основных групп фауны во времени.

1—4 — двустворчатые моллюски (1 — *Abiella*, *Antraconaia*, *Anthraconauta*, *Concinella*; 2 — *Palaeanodonta?bilichanica* Mal., P. ? Mal.; 3 — другие виды *Palaeanodonta*; 4 — молодые *Antraconaia*, *Anthraconauta*); 5—10 — конхостраки (5 — *Polygrapta*, *Rohdendorffium* и др. *Bairdestheriidae*; 6 — *Leaiodea*; 9 — *Limnadia* subgen. *Falsisca*; 10 — *Cyclestheria*, *Cycloitunguzites*, *Palaeolimnadiopsis*, *Loxomicroglypta*, *Estheriella*); 11—13 — остракоды (11 — *Tomiella*, *Tomiellina*, *Iniella*, *Kemeroviana*; 12 — *Darwinula*, *Darwinuloides*, *Suchonella*, *Tatariella*; 13 — *Gerdalia*, *Darwinula*).

Г О Р И З О Н Т Ы

Гагарьеостровский | Корвунчанский | Путоранский | Устькельтерский



шиваются к *Limnadia*, но иногда слагают ассоциации полностью. Устькельтерская фауна конхострак отличается следующим: она включает раннетриасовые *Pseudestheria kashirtzevi* Nov., *Cyclestheria rossica* Nov., *Cyclotunguzites gutta* (Lutk.), *Palaeolimnadiopsis kouznetskensis* Defr.-Lefr., *Loxomicroglypta subcircularis* (Tchern.), *Esteriina aequalis* (Lutk.) и др. Изредка здесь встречаются *Falsisca*, но раннепуторанские и более древние виды неизвестны. Однако такой комплекс конхострак появляется в верхнепуторанском подгоризонте.

Остракоды гагарьеостровского и корвунчанского горизонтов представлены разнообразными пермскими *Darwinula*, *Darwinuloides*, *Suchonella*, *Tatariella* [4]. В гагарьеостровском горизонте, кроме того, присутствуют *Tomiella*, *Tomiellina*, *Iniella*, *Kemeroviana*. В корвунчанском горизонте изредка встречаются *Gerdalia*. Отличие путоранской фауны остракод — в преобладании различных *Gerdalia* и ином видовом составе *Darwinula*. Изредка в отдельных прослоях встречаются ассоциации корвунчанского типа.

Насекомые корвунчанского горизонта представлены пермскими группами, путоранского — триасовыми. Правда, в низах путоранского горизонта «пермские» ассоциации встречаются стратиграфически выше «триасовых».

Из сказанного следует, что нет какого-либо единого рубежа, на котором резко и одновременно происходила бы смена всей биоты и который естественно было бы принять за границу систем. Смена биот начинается в гагарьеостровское и заканчивается лишь в устькельтерское время. Этот процесс сложный, многоэтапный. По существу, это не одно, а целая серия последовательных событий. Наиболее резкие смены в разных группах организмов разновременны. Нередки случаи чередования в разрезе ассоциаций пермского и триасового типа. В связи с этим попытки корреляции и проведения границы по «руководящим» формам и комплексам бесосновательны. Единственный путь — изучение последовательности биотических смен по возможно более полному набору компонентов с учетом количественных характеристик и сравнение этих последовательностей в различных районах.

Такой сравнительный анализ биотических смен пока может быть проведен лишь в первом приближении. Разбор его не входит в задачу настоящей работы. Кратко итоги его таковы. Общая последовательность смены сходна в Ангариде и вне её (в Европе). Корвунчанская биота по всем компонентам сравнима с вятской и не имеет практически ничего общего с ветлужской и бунтзандштейновой. Таким образом, она принадлежит к татарскому ярусу. Путоранскому времени на Русской платформе и в Приуралье в основном отвечает перерыв в осадконакоплении. Возможно, какой-то части путоранского горизонта соответствует асташихинская толща. Правда, последняя пока

слабо палеонтологически охарактеризована, и по имеющимся материалам нельзя полностью исключить соответствие её какой-то части устькельтерского горизонта. Возраст пуроранского горизонта определенно послевятский и доиндский. Не исключено соответствие его чаньсинскому ярусу. Он может соответствовать ветлужской серии. Но не исключено, что последняя в значительной части, а может быть и полностью, является более молодой.

Литература

1. Бетехтина О. А., Могучева Н. К. К вопросу о возрасте вулканогенной толщи Тунгусской синеклизы // Стратиграфия, фауна и флора триаса Сибири / Тр. Института геологии и геофизики СО АН СССР. 1984. Вып. 600. С. 4—8.
2. Боручинкина А. А., Кичкина С. С., Григорьев В. В. Стратиграфия вулканогенных отложений центральной части Тунгусской синеклизы // Тр. Томского гос. университета. 1974. Т. 232. С. 74—79.
3. Маловецкая И. М., Новожилов Н. И., Садовников Г. Н. Этапы развития флоры и пресноводной фауны Тунгусского бассейна в поздней перми и раннем триасе // Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов / Тр. XIII и XIV сессий Всесоюзного Палеонтологического общества. Л., 1976. С. 296—302.
4. Мишина Е. М. Возраст вулканогенных толщ Тунгусской синеклизы // Советская геология. 1973. № 8. С. 133—140.
5. Могучева Н. К. Раннетриасовая флора Тунгусского бассейна // Тр. Сибирского научно-исследовательского института геологии, геофизики и минерального сырья. 1973. Вып. 154. 160 с.
6. Обоничкая Е. К. Спорово-пыльцевые комплексы вулканогенных отложений центральной части Тунгусской синеклизы // Тр. Томского гос. университета. 1974. Т. 232. С. 160—165.

ПЫЛЬЦА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ОСНОВНЫХ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКИХ ПЕРЕСТРОЕК В МЕЛОВЕЕ ВРЕМЯ (ТУРГАЙСКИЙ ПРОГИБ, ВОСТОЧНОЕ ПРИАРАЛЬЕ)

Е. В. Нестерова

Меловой период в целом характеризуется серьезными палеогеографическими перестройками, оказавшими влияние на расселение и видообразование покрытосеменных растений.

Проследить эволюцию пыльцы покрытосеменных удалось благодаря изучению непрерывных многочисленных разрезов из скважин (1с, 2-с, 12-с, 8-с, 98, 1, 2, 3), вскрывших меловые отложения на территории Восточного Приаралья и Тургая, где из различных стратиграфических уровней были исследованы богатые палинокомплексы.

Являясь частью организма, пыльца наиболее устойчива к воздействию внешних условий. Кроме того, параллельное изучение отпечатков растений дает представление о растительных ценозах в рассматриваемые отрезки геологического времени, позволяет проследить эволюцию пыльцы покрытосеменных и проводить корреляцию в глобальном масштабе.

Исзуемая территория входит в состав Азиатской провинции Европейско-Синийский палеофлористической области [2]. В апт-альбское время она представляла собой аккумулятивную равнину, временами заливаемую морем. Морской элемент в осадках незначительный — это редкие зерна глауконита, микрофитопланктон, обломки фораминифер.

При исследовании состава пыльцы покрытосеменных аптских-нижнеальбских отложений, были отмечены единичные пыльцевые зерна простого строения — трехбороздные или трехлопастные, в обычном световом микроскопе — с едва заметной зернистой структурой. Эти находки совпадают с появлением первых покрытосеменных (в составе листовой флоры), обладающих мелкими листьями, принадлежащими, по-видимому, кустарникам или небольшим деревьям [1].

Для среднего альба характерно появление покрытосеменных с ясной сетчатой структурой экзины, трехбороздной пыльцы *Tricolpites sagax* Norris, *T. cooksonae* Dettm., а также моносулькатной и трехборозднопоровой пыльцы *Castanea vahramee-vi*, присутствие которой в комплексе непостоянно.

Этот эволюционный уровень совпадает с первым этапом развития наиболее древней среднеальбской флоры Казахстана. В составе последней отмечаются покрытосеменные растения с несовершенным типом жилкования листьев, к которым принадлежат 14 видов [5]. Больше и разнообразнее пыльца покрытосеменных представлена в отложениях верхнего альба, где наряду с многочисленной мелкой трехбороздной пыльцой, появляются новые виды: *Rouseia georgensis* (Brenner) Dettm., *Phimopollenites*, *Psilatricolpites parvulus* (Groot et Penny) Norris, *Retitricolpites*, *Tricolporopollenites triangulus* Penny et Groot и др. Такие таксоны, как *Philopollenites*, *Rouseia georgensis* (Brenner) Dettm., *Tricolpites* spp., отмечены в палинокомплексах из отложений среднего альба мелового артезианского бассейна Австралии [5], в альбских палинокомплексах США [6] и соседних палеофлористических областей [4].

В составе ископаемых флор позднего альба зафиксированы покрытосеменные растения со сравнительно крупными листьями, принадлежащими платановым и другим широколиственным растениям. Они были распространены вдоль северной окраины Европееко-Синийской области, включая Казахстан. Не исключено, что часть трехбороздных сетчатых видов пыльцы покрытосеменных принадлежала этим семействам.

Дифференциация флор в середине мелового периода проявлялась еще достаточно слабо. Это отражено в морфологическом строении пыльцевых зерен, которые, по-видимому, принадлежали к близким родовым группам растений. Они были повсеместно распространены на данном эволюционном уровне, что отмечается в многочисленных работах зарубежных авторов США [6] и Австралии [5].

Стремительное развитие и увеличение видового разнообразия пыльцы покрытосеменных растений приурочено к границе нижнего и верхнего мела, а именно — к сеноман-турону.

В сеноманских палинокомплексах много пыльцевых зерен, близких по морфологическому строению к пыльце современных платановых, ивовых, буковых и других. Наряду с ними отмечено появление полипоратной, тетраэдральной, триаритной пыльцы и пыльцы первых представителей стеммы *Normapolles—Complexiopollis*. Последние дали новую ветвь с многообразием видов, которая эволюционировала на протяжении всего верхнего мела, вплоть до середины палеогена. Как известно, наиболее ценными таксонами при корреляции являются те, которые имеют слепые ветви. Появившись на каком-то стратиграфическом уровне и просуществовав сравнительно короткий промежуток времени,

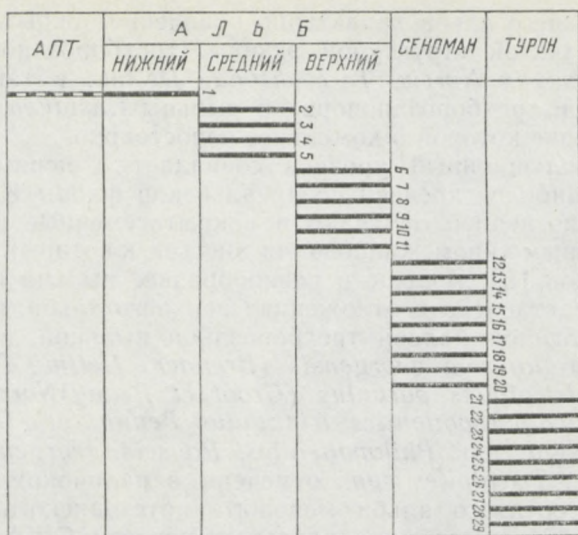


Рисунок. Стратиграфические уровни появления пыльцы покрытосеменных растений (Тургайский прогиб, Восточное Приаралье).

1 — *Tricolpopollenites* (гладкие); 2 — *Tricolpopollenites* (сетчатые); 3 — *Aricolpites sagax* Norris; 4 — *T. cooksonae* Dettm.; 5 — *Monosulcites*; 6 — *Retitricolpites*; 7 — *Rouseia georgensis* (Brenner) Dettm.; 8 — *Psilatricolpites parvulus* (Groot et Penny) Norris; 9 — *Phimopollenites*; 10 — *Tricolporopollenites*; 11 — *Ilexpollenites*; 12 — *Liliacidites*; 13 — *Tetracolpites*; 14 — *Tripoporopollenites*; 15 — *Palatanaceae*; 16 — *Menispermaceae*; 17 — *Quercites sparsus* Mart.; 18 — *Polyporites clarus* N. Mtch.; 19 — *Colplexiopollis*; 20 — *Nyssapollenites*; 21 — *Sapindaceae*; 22 — *Gothanipollis*; 23 — *Corylopsis*; 24 — *Altingia*; 25 — *Restionaceae*; 26 — *Porteacidites*; 27 — *Bombacaites*; 28 — *Striatriporites turonicus* March.; 29 — *Multiporopollenites*.

они вымерли. Широтное же распространение придает им значимость надежных коррелянтов. Но, к сожалению, встречаются подобные таксоны редко. К ним относятся: *Polyporites clarus* N. Mtch., *Striatriporites turonicus* March., *Multiporopollenites* и др.

На обширное расселение покрытосеменных в сеномане по изучаемой территории указывают находки отпечатков листовой флоры горы Тасаран, определенные П. В. Шилиным [3]. В её составе среди покрытосеменных отмечены: платаны, мениспермовые, фикусы, диоспирозы, дальбергитесы, бобовые, аралиевые, сумаховые, крушиновые, калина и др. Пыльца этих семейств в современной флоре характеризуется трехборздным и трехборздноспоровым строением с гладкой и сетчатой структурой экзины. В палинокомплексах этого флороносного горизонта также много подобной пыльцы, которая по морфологическому строению близка к ним. Находки одновременного за-

хоронения листовой флоры и пыльцы на территории Казахстана крайне редки и поэтому представляют большой интерес.

Таким образом, в конце раннего и начале позднего мела по пыльце намечается морфологическая дифференциация, позволяющая предполагать, что уже в конце альба, а особенно в сеномане, трехбороздная пыльца принадлежала большому числу семейств, что хорошо согласуется с данными листовой флоры. Вывод В. А. Вахрамеева [1] о несовпадении эволюционных рубежей листьев и пыльцы покрытосеменных данными автора не подтверждается. Кажущееся несовпадение объясняется лишь недостаточной морфологической изученностью пыльцы покрытосеменных.

С наступлением морской трансгрессии в туроне и изменением палеоландшафтной обстановки связана новая вспышка видообразования пыльцы покрытосеменных растений. Появляются новые палинотаксоны — *Altingia*, *Restionaceae*, *Bombacacites*, *Gothanipollis*, *Proteacidites*, *Striatriporites turonicus* March., *Multiporopollenites* (рисунок). Многие из них получили дальнейшее развитие во времени и дали новые ветви с многообразием видов. Наряду с ними продолжают существование палинотаксоны, появившиеся в сеномане.

Следующий этап развития флоры [5], охватывающий изучаемую территорию, называется кульденентемир-кызылжарским (поздний альб-турон). В составе флоры доминируют покрытосеменные, представленные как искусственными, так и естественными таксонами. Особая роль принадлежит сем. *Platanaceae*.

При рассмотрении эволюции пыльцы покрытосеменных растений в Тургайском прогибе и Восточном Приаралье автором намечены стратиграфические рубежи, приуроченные к определенным эволюционным уровням. Первый рубеж, совпадающий по флоре с фазой развития покрытосеменных с примитивным жилкованием, относится к апту-среднему альбу, второй, связанный с развитием широколиственной листопадной флоры — к верхнему альбу-турону.

События, происходившие в меловое время на изучаемой территории Казахстана (смена регрессий и трансгрессий, различные климатические изменения и некоторые другие), нашли отражение в рассмотрении основных таксонов среди пыльцы покрытосеменных растений.

Выделенные в статье стратиграфические рубежи, как правило, охарактеризовано появлением новых палинотаксонов. Распространение же в широтном направлении позволяет коррелировать их как внутри, так и за пределами палеофлористических областей, повышая их значение при межконтинентальной корреляции.

Литература

1. Вахрамеев В. А. Покрытосеменные и граница нижнего и верхнего мела // Палинология мезофита / Тр. III международной палинологической конференции. М., 1973. С. 131—137.
2. Вахрамеев В. А. Флоры и климаты земли в раннемеловую эпоху // Советская геология. 1984. № 1, С. 43—49.
3. Нестерова Е. В., Шилин П. В. Сенманская флора горы Тасаран (Северное Приаралье) // Палинологические исследования в Казахстане. Алма-Ата. 1981. С. 20—26.
4. Хенгрин Г. Ф. В., Хлонова А. Ф. Меловые палинофлористические провинции мира // Тр. ин-та геологии и геофизики. 1983. Вып. 556. С. 28—55.
5. Шилин П. В. Позднемеловые флоры Казахстана // Алма-Ата. 1986. С. 88—89.
6. Dettmann M. E. Upper mesozoic microfloras from southronian sediments of Eastern Australia // Spec. Publ., Geol. Sec. Aust. 1973. Vol. 4. P. 3—34.

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ РАННЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ФЛОР ЗАКАВКАЗЬЯ ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

Н. Ю. Филиппова

Значение палеоботанических исследований и, в частности, палинологических, для корреляции и стратификации нижнеплейстоценовых отложений Закавказья, представленных большим разнообразием фаций и генетических типов, трудно переоценить.

В связи с этим особую важность приобретает использование палинологических исследований для корреляции отложений Западного и Восточного Закавказья.

Происхождение флоры Кавказского региона связывают с древней тропической средиземноморской флорой, из которой еще в третичное время выработалось, по крайней мере, два типа флор — «колхидский», распространенный в Западном Закавказье, и «гирканский» — в Восточном Закавказье [5, 6]. В процессе эволюции этих третичных средиземноморских гигрофильных и ксерофильных лесных флор наблюдалось постепенное вымирание вечнозеленых элементов, замещение их листопадными, обеднение видового разнообразия. Это направление эволюции кавказской флоры в течение позднеэоценового и четвертичного периодов осложнилось миграциями (в основном из южных сопредельных областей, частично с севера), а также возникновением ксерофитной степной и полупустынной растительности, заселяющей освобождавшиеся в результате регрессии моря пространства, что особенно характерно для Восточного Закавказья. Развитие флор западной и восточной областей Кавказа шло самостоятельно и сопоставление их на каждом историческом этапе, а следовательно и корреляция синхронных с ними отложений, имеют свои особенности. Так, в результате исследования нижнеплейстоценовых отложений в Западном Закавказье выявлено 143 формы, принадлежащие 55 семействам и 86 родам [11]; в Восточном Закавказье — 153, принадлежащие 50 семействам и 119 родам; общими из них являются 27 семейств, 23 рода и 10 видов (древесные и кустарниковые). Присутствие такого количества общих форм родового и видового

рангов, стратиграфическая ценность и встречаемость которых неодинаковы, для прямой корреляции не всегда достаточно.

Палинологические исследования также показали, что спорово-пыльцевые комплексы отражают не только локальные изменения в составе растительного покрова, но и единую направленность эволюции, характеризующуюся определенной этапностью — общей для развития флоры всего Закавказья, которая и может служить надежным критерием для корреляции.

Материалом для сравнения по нижнеплейстоценовым отложениям Грузии послужили данные И. И. Шатиловой [9, 10, 11], полученные в результате изучения обнажений Гурии и скважинного материала Колхидской низменности.

Нижнеплейстоценовые отложения Азербайджана исследовались в стратотипическом разрезе «Гора бакинского яруса», расположенном на Апшеронском п-ве, в разрезе Дуздаг в Среднекуринской депрессии и некоторых других разрезах. При их анализе учитывались данные С. Бальян по Апшеронскому п-ву [3], Т. Абрамовой, проводившей исследования в Северо-Восточном Азербайджане [1] и Е. Мальгиной, определившей палинофлору из скважинного материала на акватории Каспийского моря.

Основным подразделением нижнего плейстоцена в Каспийской области является бакинский горизонт, широко распространенный на территории Азербайджана и, в частности, на Апшеронском п-ве. В Черноморской области отложениями, синхроничными бакинским, считаются чаудинские [7, 8]. На основании изменения кардинал эти горизонты делятся на нижний и верхний подгоризонты.

По вещественному составу отложения чауды и баку представлены глинами, алевролитами, песками, песчаниками, известняками, галечниками, конгломератами, встречаются прослои вулканического пепла. Они неоднократно изучались, однако единого мнения о соотношении чауды и баку с общей стратиграфической шкалой, о взаимоотношении и объемах их отдельных частей до сих пор не выработано. В связи с накопившимся палеоботаническим материалом и, в частности, данными спорово-пыльцевого анализа, появилась возможность рассмотреть эти вопросы с палеофлористической точки зрения.

В Восточном Закавказье в бакинских отложениях выявлено четыре палинокомплекса, из которых первые два и часть третьего соответствуют нижнему подгоризонту региональной шкалы, а часть последнего и четвертый — верхнему. Точная возрастная привязка палинологических данных обусловлена проводимыми параллельно макро-, микрофаунистическими, а также палеомагнитными исследованиями (таблица 1).

Первый комплекс выделяется в низах разреза и является наиболее богатым в видовом и количественном отношении. Значительно содержание пыльцы сосны, очень разнообразен видо-

Общая шкала		Черном. басс.		Закавказье				Касп. басс.		
				Западное (по данным И. И. Шатиловой)		Восточное				
Отдел	Подотдел	Гориз.	Подгориз.	Климатич. фаза	ПАЛИНОКОМПЛЕКСЫ				Подгориз.	Горизонт
					№№			№№		
Плейстоцен	нижний	Чаудинский	нижний	влажн. умер. теплая	VI	<i>Picea, Abies, Bryales</i> и др. (обедненный)	<i>Pinus</i> ед.: <i>Betula, Alnus, Chenopodiaceae</i> и др. (обедненный)	IV	верхний	Бакинский
				влажная теплая	V	<i>Fagus, Alnus, Picea, Abies, Pinus, Juglans, Quercus, Zelkova, Carpinus</i> и др.	<i>Pinus, Alnus, Corylus, Betula, Carpinus, Quercus</i> и др. <i>Artemisia, Chenopodiaceae, Ephedra, Geranium</i> , богатое разнотравье	III		
					IV	<i>Fagus, Tsuga, Sequoia, Abies, Picea, Cedrus, Juglans</i> и др.				
					III	<i>Taxodiaceae, Tsuga, Juglans, Fagus, Ilex, Abies, Picea, Cedrus, Carya, Pterocarya</i> и др.				
				сухая умер. теплая	II	<i>Pinus, Betula, Quercus</i> и др. (обедненный)	<i>Pinus</i> ед.: <i>Betula, Chenopodiaceae, Ephedra</i> и др. (обедненный)	II		
влажная теплая	I	<i>Quercus, Carya, Tsuga, Taxodiaceae, Abies, Picea, Pterocarya, Juglans, Fagus</i> Субтропич.: <i>Magnolia, Cinnamomum, Symplocos, Liquidambar, Fatsia, Platanus</i> и др.	<i>Pinus, Salix, Alnus, Betula, Corylus, Carpinus, Picea, Quercus, Tilia, Carya, Tsuga</i> и др. <i>Ephedra, Chenopodiaceae, Artemisia, Compositae</i> , богатое разнотравье	I						

вой состав листопадных пород, среди которых встречаются виды ивы, березы, лещины, граба, гикори, ореха, вяза, липы, дуба. Е. А. Мальгиной и Т. А. Абрамовой отмечаются также единичные зерна тсуги, лапины, каштана, клена, сумаха. Основную часть спектров составляют травянистые и кустарничковые виды. Обращает на себя внимание обилие пыльцы растений ксерофитных ассоциаций — эфедр, полыней, маревых, среди которых доминируют эфедры, представленные четырьмя видами. Выше по разрезу такого видового разнообразия эфедр не наблюдается. Разнотравье представлено семействами сложноцветных, гречишниковых, гвоздичных, розоцветных, зонтичных, губоцветных, норичниковых, свинчатковых, камнеломковых, гребенчиковых, бобовых, волчегодниковых, гераниевых, лютиковых, крестоцветных. Встречаются пыльцевые зерна однодольных — злаков, амариллисовых. Растительность прибрежноводных ассоциаций представлена рогузом, рдестом.

Второй спорово-пыльцевой комплекс в целом беднее. В основном он представлен пыльцой сосны, березы; остальные формы встречаются единичными зернами.

Третий комплекс характеризуется более разнообразным систематическим составом. При значительном содержании видов сосны, в спектрах доминируют полыни и маревые. Эфедры, в отличие от первого, имеют подчиненное значение. В больших количествах встречается пыльца семейств сложноцветных, березовых, камнеломковых, гребенчиковых, представителей разнотравья, среди которых преобладает пыльца герани. Встречается пыльца дуба, березы, лещины, ели, можжевельника, злаков и водно-прибрежных растений.

Верхняя часть отложений бакинского горизонта содержит незначительное количество пыльцы сосны, березы, единичные зерна ели, ольхи, маревых, полыни, составляющих четвертый спорово-пыльцевой комплекс.

В разрезе чаудинского горизонта И. И. Шатилова выделяет шесть флористических зон [9], четыре из которых относит к нижней чауде, а две — к верхней. Соответственно выделено шесть этапов в развитии раннеплейстоценового растительного покрова Западного Закавказья (снизу вверх):

1. Зона дуба и гикори;
2. Зона сосны;
3. Зона тсуги, таксодиевых, ореха, падуба и др. широколиственных пород;
4. Зона тсуги и бука;
5. Зона ели, пихты, сосны и широколиственных пород с преобладанием бука;
6. Зона ели и пихты.

Анализ палинокомплексов бакинских и чаудинских отложений показывает, что коренные, необратимые изменения в их составе происходят на границе первого и второго комплексов

(зон) и являются региональными. Составы же II, III, IV спорово-пыльцевых комплексов бакинского горизонта и II, III, IV, V, VI комплексов чаудинского горизонта отражают определенные абиотические и биотические изменения, происходящие соответственно в Восточной и Западной частях закавказского региона, выражающиеся в колебаниях процентного соотношения таксонов в общем выработавшегося систематического состава флоры (таблица II).

Эти изменения, видимо, происходили либо не всегда одновременно и имели локальный характер, либо не с одинаковой степенью детальности отражались в спектрах, что и определило количественное несоответствие комплексов (в Восточном Закавказье — 4, в Западном — 6).

На границе I и II спорово-пыльцевых комплексов в Западном Закавказье (Западная Грузия) в составе спектров исчезают такие формы как циатеа, подокарпус, камфорный лавр, восковица, платикария, энгельгардия, нисса, фелодендрон, характерные для прошлых эпох. Сокращается видовое разнообразие спор папоротников и пыльцевых зерен тсуг, представленных выше по разрезу уже тремя видами, вместо десяти, а также количество пыльцы таксодиевых, достигших своего максимума в нижнечаудинских отложениях: спектры приобретают умеренно-мезофильный характер.

В Восточном Закавказье на этой границе из состава спорово-пыльцевых комплексов полностью выпадают пыльцевые зерна гикори, тсуги, сокращается видовое разнообразие и количество пыльцы древесных и кустарничковых пород — сосен, грабов, эфедры и др. Спектры приобретают более ксерофильный облик.

Вышележащие отложения, соответствующие II, III, IV, V, VI флористическим зонам чаудинского горизонта (Западное Закавказье) и характеризующиеся II, III и IV комплексами бакинского горизонта (Восточное Закавказье), содержат палинофлору, систематический состав которой близок к современному.

Таким образом, на основании распространения палинофлоры по разрезу, мы выделяем в развитии раннеплейстоценовой флоры Закавказья два этапа. Первый — менее продолжительный, охватывающий время формирования нижней части бакинских и чаудинских отложений, характеризующихся I комплексом и, видимо, являющийся продолжением эоплейстоценового этапа. Второй — соответствующий времени формирования вышележащих отложений.

Первый этап характеризуется широким распространением лесных формаций, отличающихся большим видовым разнообразием, в состав которого наряду с мезофильными, умеренными входили многие субтропические и теплоумеренные элементы, ныне во флоре Кавказа отсутствующие. Хвойные леса состояли

ем ксерофитной растительности, доминирующими элементами которой являлись маревые и полыни, составляющие значительный процент и в современных полупустынях Азербайджана.

Климатические колебания, имевшие место на Кавказе в течение раннеплейстоценового времени и отразившиеся соответствующим образом на растительном покрове, несомненно являются проявлениями периодов похолодания и потепления во всем Северном полушарии. Эпохи ледниковый и межледниковый в высоких широтах на Кавказе выражались в чередовании аридных и плювиальных условий и, как следствие, — регрессий и трансгрессий Черноморского и Каспийского бассейнов. Хронологические соотношения оледенений и межледниковый с аридами и плювиалами внеледниковых областей и, в частности, Каспийско-Черноморской области, представляются очень сложными и неоднозначными в каждом из звеньев плейстоцена [2, 4, 7]. В Закавказье в раннем плейстоцене выделяются четыре климатические фазы или подцикла и, соответственно им, трансгрессивно-регрессивные стадии в истории Черноморского и Каспийского бассейнов.

Начало раннего плейстоцена, отвечающее I этапу развития флоры Закавказья, характеризуется плювиальными условиями и соответствует трансгрессивной стадии морского режима как в Западном, так и в Восточном Закавказье.

Во II этапе выделяются три климатические фазы и, соответственно им, режимные стадии. Отложения II спорово-пыльцевого комплекса в Восточном Закавказье и II флористической зоны в Западном характеризуются очень бедными палинологическими остатками, что косвенно указывает на регрессивный режим как Черноморского, так и Каспийского бассейнов. Систематический состав этих обедненных комплексов свидетельствует о сухих, в Западном Закавказье — об умеренно-теплых, а в Восточном — о более жарких климатических условиях.

Следующей трансгрессивной стадии в Восточном Закавказье отвечают отложения, содержащие III спорово-пыльцевой комплекс, включающий довольно разнообразный состав пыльцы древесных и травянистых видов, характеризующих более мягкие климатические условия. В Западном Закавказье трансгрессивная стадия охватывает время формирования III, IV, V флористических зон. Ей присущ влажный и теплый климат.

Верхи бакинского и чаудинского горизонтов, охарактеризованные обедненными спектрами IV спорово-пыльцевого комплекса в Восточном Закавказье, и V, VI — в Западном, соответствуют регрессивной стадии.

Подводя итоги палинологических исследований нижнего плейстоцена Закавказья, отметим их возрастающую роль в стратификации антропогенных отложений этого региона, в решении проблемных вопросов, касающихся четвертичной геологии Азербайджана, Грузии и сопредельных районов, а также

ряда палеофлористических проблем. Надеемся, что они внесут свой вклад в успешное проведение крупномасштабного картирования территории Кавказа.

Литература

1. А б р о с и м о в а Т. А. Результаты палеоботанического исследования четвертичных отложений западного побережья Каспийского моря // Комплексные исследования Каспийского моря. 1972. Вып. 3.
2. А б р а м о в а Т. А. Реконструкция палеогеографических условий эпох четвертичных трансгрессий и регрессий Каспийского моря (по данным палеоботанических исследований) // Автореф. дис. канд. геогр. наук, М., 1974.
3. Б а л ь я н С. А. Пыльца и споры из бакинских отложений горы Бакинский ярус (Азербайджанская ССР) // Изв. АН Арм. ССР. Сер. геол. и геогр. наук. Т. 16, № 4—5, 1963.
4. В а с и л ь е в Ю. М. Колебание уровня внутренних водоемов // Проблемы геологии и истории четвертичного периода (антропогена). М., 1982. С. 200—204.
5. В у л ь ф Е. В. Историческая география растений. М.—Л., 1944.
6. Г р о с с г е й м А. А. Фолра Талыша. Тифлис, 1926.
7. Ф е д о р о в П. В. Плейстоцен Понто-Каспия // Тр. ГИН АН СССР. М., 1978. Вып. 310.
8. Ц е р е т е л и Д. В. Плейстоценовые отложения Грузии. Тбилиси, 1966.
9. Ш а т и л о в а И. И. Палинологическая характеристика куяльницких, гурийских и чаудинских отложений Гурии. Тбилиси, 1967.
10. Ш а т и л о в а И. И. Палинологическое обоснование геохронологии верхнего плейстоцена и плейстоцена Западной Грузии. Тбилиси, 1974.
11. Ш а т и л о в а И. И., М ч е д л и ш в и л и Н. Ш. Палинологические комплексы чаудинских отложений Западной Грузии и их стратиграфическое значение. Тбилиси, 1980.

РАЗВИТИЕ АКУЛ В КРИТИЧЕСКИЕ МОМЕНТЫ МЕЗОКАЙНОЗОЙСКОЙ ИСТОРИИ ЗЕМЛИ

В. И. Железко

В мезозойском и кайнозойском отрезках геологического прошлого Земли исключительно сильные преобразования в биоте произошли на рубежах триаса и юры, мела и палеогена.

На границе триасового и юрского периодов наблюдается резкое изменение в составе морских беспозвоночных, в смене комплексов цефалопод: полностью вымирают цератидаи и начинается бурное развитие аммоноидей. Исчезают все конодонты, появляются белемниты. Начинается мезокайнозойская фаза расцвета морских лилий и фораминифер, тетрапод и других групп организмов.

На рубеже мела и палеогена происходит вымирание многих групп организмов: крупных пресмыкающихся, аммонитов, белемнитов, иноцерамов, морских ежей, фораминифер и др. [9, 10].

Интерес представляет развитие и обновление на этих рубежах селахиновых рыб (акул и скатов) нектонных животных, населяющих в мезозое и кайнозое различные биотопы; их остатки повсеместно встречаются в мезокайнозойских осадках Земного шара.

I. Граница триаса и юры.

Селахии триаса унаследованы от верхнепалеозойских. В триасовых отложениях обнаружены остатки акул и отрядов *Polyacrodontida*, *Hybodontida* и *Xenacanthida* (см. рисунок). Преобладали гибодонтиды и полиакродонтиды [12—15].

Гибодонты — это, в основном, пресноводные моллюскоядные селахии с тупыми одновершинными (или без вершин) и коническими остроконечными или притупленными многовершинными коронками, орнаментированными ребрышками, гребешками, бугорками. Составляли подавляющее большинство в селахиаконкомплексах триаса.

С юры начинается верхнемезозойско-кайнозойский этап развития. Происходит крупная перестройка систематического и экологического состава селажий, очевидно, связанная с возникновением и ростом океанов, а также расширением площади эпиконтинентальных морей. Заметно изменились полиакродонты и гибодонты. В поздней юре они успешно заселили прибрежные и придонные участки морей. Начинается история новых селажий, царствующих в меловых, третичных и современных нормально-соленых и опресненных бассейнах. Возникло 7 семейств в надотряде кархарин — *Hexanchidae*, *Squatinidae*, *Ginglimostomatidae*, *Rhinobatidae*, *Asterodermidae*, *Palaeospinacidae*, *Scyliorhinidae* и семейство *Orthacodontidae* в группе ламноидных акул [1, 2].¹ Анализ эволюционного развития многочисленных семейств меловых ламноидных акул говорит о том, что их предковые формы появились в юре.

Таким образом, рубеж триаса и юры является важнейшим событием в эволюции эласмобранхий: триас по селажиям относится к палеозойско-раннемезозойскому, а юра — к позднемезозойско-кайнозойскому этапу развития органического мира.

II. Граница мела и палеогена.

В меловом и палеогеновом периодах господствовали ламноидные акулы — большая группа хищных рыб с хорошо развитым зубным аппаратом с конусовидными, шиловидными и режущими коронками [1,3—8].

Возможными предками ламн были юрские гибодонты, однако много времени ушло на существенные преобразования и усовершенствования, прежде чем эти новые селажии прочно завоевали различные биотопы. В нижнемеловых отложениях они редки и лишь с позднего альба их остатки постоянно встречаются в различных фациях во всех районах Земного шара.

В меловое время существовало 8 семейств ламноидных акул: *Cretoxyrhinidae*, *Scaranorhynchidae*, *Odontaspidae*, *Otodontidae*, *Anacoracidae* и 3 новых семейства (А, В, С). Представители *Scaranorhynchidae* и *Odontaspidae* — сравнительно небольшие акулы с шиловидными и кинжаловидными зубами — преобладали в мелководных и прибрежных бассейнах мела. Акулы других семейств с крупными рвуще-режущими зубами — пелагические рыбы с широкими ареалами распространения. Количество видов и родов в семействах ламноидных акул неуклонно и быстро возрастало от альба до сантона включительно, стабилизировалось в раннем кампане, а с позднего кампана уже шло неуклонное уменьшение общей численности как видов, так и родов. В маастрихте число родов селажий сильно умень-

¹ В данной работе принята систематика селажий, предложенная Л. С. Гликманом [1, 2].

шилось, а в семействах *Pseudoisuridae*, *Cretoxyrhinidae*, *Cre-taspidae* сократилось до минимума. Эти семейства в маастрихте вымирают.

— Границу мел—палеоген пересекают семейства *Scapanorhynchidae*, *Odontaspidae*, *Otodontidae* и одно новое семейство. Обновляется видовой и родовой состав акул. Скапаноринхусы осваивают глубокие воды и встречаются редко. Представители основных семейств, наоборот, представлены многочисленными видами, увеличиваются в размерах, осваивают пелагиаль умеренных, субтропических и тропических вод всех океанов.

В палеогене возникли и успешно развивались ламноидные акулы семейств *Lamiostomatidae*, *Alopiidae*, *Jaekelodontidae* — прибрежные и пелагические средних и крупных размеров с широкими ареалами распространения.

Наряду с ламноидными в меловых морях было много гибодонтных селажий семейств *Hybodontidae* и *Ptychodontidae*. В первом семействе преобладали акулы с коническими, остроконечными или притупленными многовершинными зубами и радиальными ребрышками. Эти рыбы мелководные и придонные. Птиходонты — пелагические селажии-склерофаги. Зубы дробящие. Коронки с толстым слоем эмали с крупными поперечными ребрами типа «стиральной доски» или гранулами. Расцвет птиходонтов приходится на сеномен—туронское время, с позднего сантона идет быстрое вымирание видов, в кампане они встречаются крайне редко. Гибодонтные акулы прекращают существование в маастрихте, в палеоген не переходят.

В мелу существовали различные ортодонты, около 15 семейств: *Polyacrodontidae*, *Hexanchidae*, *Heterodontidae*, *Squatinae*, *Ginglimostomatidae*, *Rhinobatidae*, *Squalidae*, *Dalatiidae*, *Pristiophoridae*, *Pristidae*, *Rajidae*, *Trigonidae*, *Hypolophidae*, *Palaeospinacidae*, *Scyliorhinidae*. Это были немногочисленные обитатели придонных и прибрежных вод средней величины. Зубы отличались большим морфологическим разнообразием. У полиакрадонтов коронки притупленные, многовершинные, кеглеобразной формы с продольным килем и поперечными морщинами; у гексанхид зубы сложного строения, коронки уплощенные, гребневидной формы; в семействах, относящихся к отряду *Squatina*, зубы мяккие, высотные или крестообразные.

В мелу вымирает семейство *Polyacrodontidae*. Гексанхиды и селажии других семейств продолжают существовать и в палеогене. Подчеркнем, что филогения гексанхид и многих семейств других ортодонтов еще не исследована и поэтому данные об их развитии на рубеже мела и палеогена недостаточны.

В палеогене появляются и достигают расцвета новые семейства ортодонтных селажий: *Cetorhinidae*, *Myliolatidae*, *Torpedinidae*, *Echinorhinidae*, *Triakidae*, *Carcharhinidae*. Из них *Cetorhinidae*, *Torpedinidae*, *Echinorhinidae* и *Triakidae* — рыбы не-

большие, с часными острыми или притупленными дробящими зубами — прибрежные и придонные, в палеогене сравнительно редкие. *Myliobatidae* и *Carcharhinidae* — весьма примечательные животные. Милиобатиды возникли в позднем мелу, в прибрежных водах, а в палеогене перешли к освоению открытых пространств. Зубы у них плоские, дробящие, крупные и немногочисленные. Кархариниды — акулы с режущими коронками с зазубринами по краям — обитатели сублиторали, являются прародителями основной массы высокоорганизованных селахий, господствующих ныне в тропических, субтропических зонах океанов.

Рубеж мела и палеогена в развитии селахий проявляется очень четко, фиксируется вымиранием 7 семейств: *Polyacrodontidae*, *Ptychodontidae*, *Hybodontidae*, *Pseudoisuridae*, *Cretoxyrhinidae*, *Cretaspidae*, *Anacoracidae*. С лица земли исчезли не просто отдельные группы рыб — канули в лету планы строения зубных аппаратов: гибодонтный и птиходусный. Безраздельно господствующие в мелу, крупные пелагические акулы вымерли одновременно с их жертвами: аммонитами и крупными рептилиями. В палеогене появились новые семейства ламн, укрепили свои позиции ортодонты, а некоторые, интенсивно развиваясь, заняли экологические ниши меловых акул-склерофагов.

Однако рубеж мела и палеогена не может сравниться с рубежом триаса и юры по масштабности происходящих событий. Граница триаса и юры отделяет главные этапы развития эласмобранхий, а рубеж мела и палеогена — две фазы второго этапа.

Перечислим основные события мезокайнозойской истории селахий:

1. Триасовый период. Продолжение истории палеозойских селахий. Широкое развитие пресноводных акул. Вымирание ксенакантов.

2. Юрский период. Глубокие изменения в составе акул. Освоение гибодонтами и полиакродонтами морских бассейнов. Появление первых ламноидных акул и предков современных селахий — ортодонтов.

3. Меловый период. Первая фаза расцвета ламноидных акул. Появление и бурная радиация птиходонтов. Возникновение многочисленных ортодонтных акул.

4. Палеогеновый период. Вторая фаза расцвета ламноидных акул. Усиление роли селахий ортодонтов, появление кархаринид и расцвет милиобатид.

В последние годы внимание исследователей привлекает граница эоцена и олигоцена. Предполагалось, что этот рубеж является крупным событием в геологической истории Земли [11]. Однако, как показали работы по проекту № 174 «Геологические события на границе эоцена и олигоцена», проводимые под эгидой Международного союза геологических наук, на этом

рубеже не происходило изменений в составе биосферы. Граница эоцена и олигоцена в развитии акул проявляется в смене видового и родового состава селакхий и не сопоставима с развитием и обновлением акул на границе мела и палеогена, а тем более — триаса и юры.

Литература

1. Гликман Л. С. Подкласс *Elasmobranchii*. Акуловые // Основы палеонтологии. Бесчелюстные и рыбы. Л., 1964. С. 196—237.
2. Гликман Л. С. Акулы палеогена и их стратиграфическое значение. М., 1964а. 229 с.
3. Гликман Л. С. Эволюция меловых и кайнозойских акул. М., 1980. 245 с.
4. Гликман Л. С. Железко В. И. Акулы // Граница сантона и кампана на Восточно-Европейской платформе / Тр. ин-та геологии и геохимии. Свердловск, 1979. Вып. 48. С. 90—105.
5. Гликман Л. С., Железко В. И. Акулы палеогена Мангышлака и граница эоцена и олигоцена // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1985. Т. 60. Вып. 5. С. 86—99.
6. Железко В. И. Новое местонахождение олигоценовой ихтиофауны в Южном Зауралье // Ежегодник—1984 ин-та геологии и геохимии им. акад. А. Н. Заварицкого УНЦ АН СССР / Информационные материалы. Свердловск, 1985. С. 3—5.
7. Железко В. И. О местонахождениях палеогеновых акул на Урале // Новые данные по геологии, биостратиграфии и палеонтологии Урала / Информационные материалы. Свердловск, 1985. С. 105—112.
8. Железко В. И., Гликман Л. С. О сеноманских отложениях Западного Казахстана и некоторых меловых акулах—склерофагах // Проблемы геологии Зап. Казахстана / К 60-летию акад. А. Л. Яншина. АН Каз. ССР, Алма-Ата, 1971. С. 179—188.
9. Найдин Д. П. Граница мела и палеогена // Границы геологических систем. М., 1976. С. 225—257.
10. Шиманский В. Н., Соловьев А. Н. Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира. М., 1982. 40 с.
11. Cavelier C., Chateaufneuf J. J., Pomerol C. a.o. The geological events at the Eocene/Oligocene boundary // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1981. Vol. 36, N 4—3. P. 223—248.
12. Jonson Gary D. Xenacanthoidii (chondrichthyes) from the Tecovas formation (Late Trissic) of west Texas // *J. Paleont.* 1980. Vol. 54. P. 923—932.
13. L a m a u d P. Pour mineux comprendre les requins fossiles // *Miner. et fossiles.* 4 part. 1983. Vol. 9, N 102. P. 32—36.
14. Thies D., Reif W. E. Phylogeny and evolutionary ecology of Mesozoic Neoselachii // *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh.* 1985. Vol. 169, N 3. P. 333—361.
15. Young T. Neoselachion Sharks from the Middle Jurassic of England // *J. Univ. Sheffield Geol. Soc.* 1982. Vol. 8, N 1. P. 24—31.

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ОСНОВНЫХ ТИПОВ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПОЗДНЕМ КАЙНОЗОЕ (НА ПРИМЕРЕ ЗАПАДНОГО АЛТАЯ И ПРИАЗОВЬЯ)

О. Д. Моськина, В. М. Мацуй

Мелкие млекопитающие позднего кайнозоя, как показала практика геолого-палеонтологических исследований последних лет, являются наиболее благоприятной группой для биостратиграфического расчленения и корреляции континентальных верхнекайнозойских отложений и анализа палеогеографических событий этого времени. Выявленные этапы развития основных типов сообществ мелких млекопитающих увязываются и согласуются с выводами палеомикротириологических исследований юга европейской [3, 4, 6—8 и др.] и азиатской [1, 2, 5 и др.] частей СССР. В позднем кайнозое в пределах обширных сухопутных пространств юга Евразии можно выделить пять основных типов сообществ мелких млекопитающих, охватывающих неравнозначные по длительности отрезки геологического времени:

1. Миоцен-плиоценовые (крицетидно-лагоморфное);
2. Позднеплиоценовые (вилланийно-мимомисное и доломисно-плиомисное);
3. Эоплейстоценовое (лагуродонто-аллофайомисное);
4. Плейстоценовое (лагурусно-микротусное);
5. Голоценовое.

Эти сообщества, с одной стороны, отвечают известному понятию «фаунистический комплекс млекопитающих», с другой — выступают как понятия более высокого ранга, так как подразделяются (наиболее изученные из них) на несколько фаунистических комплексов, характеризующих короткие отрезки времени. Особенности и различия в развитии фауны мелких млекопитающих в пределах комплекса позволяют выделить фазы или стадии фаунистических комплексов, при смене которых наблюдаются существенные отличия от преобразований, отмечающихся при смене сообществ и фаунистических ком-

плексов. Таким образом, смена во времени ископаемых сообществ и их стадий фиксирует биостратиграфические рубежи стратиграфических подразделений.

Ниже приводится характеристика основных черт сообществ мелких млекопитающих позднего кайнозоя.

1. **В миоцен-плиоцене** (верхний миоцен — нижний—средний плиоцен) на юге Евразии сформировалось крицетидно-лагоморфное сообщество, для которого характерны древние бугорчатозубые (*Cricetodon*, *Cricetops* и др.); зайцеобразные — крупные формы проохотон и представители рода *Ochotonoides*; архаичные тушканчиковые (*Lophocricetus*, *Scirtodipus* и др.); древнейшие представители подсемейства микротин, которые здесь редки и представлены самыми древними из известных форм — *MicrotoscOPTes*, *Ischymomys*; представители рода корнезубых цокоров (*Prosiphneus*). На формирование и развитие крицетидно-лагоморфного сообщества Западного Алтая и востока Казахстана заметное влияние оказало проникновение элементов центральноазиатской фауны — *Ochotonoides*, *Lophocricetus*, *Ischymomys* и др., которые были автохтонами Азии и не известны западнее Прииртышья. С другой стороны, представители родов *Proochotona* и *Cricetodon* входят в группу видов с широким ареалом.

Крицетидно-лагоморфное сообщество положило начало формированию плейстоценовой и, в конечном итоге, современной фауны мелких млекопитающих. Для последующих, сменяющихся во времени сообществ и микротернологических комплексов, характерно увеличение видов, присущих плейстоцену и голоцену, и вымирание представителей неогеновой фауны. Причем, в составе каждого сообщества более примитивные формы тяготеют к низам геологических разрезов, вмещающих остеологические остатки. В каждом последующем сообществе отмечается уменьшение роли центральноазиатских видов и заметное влияние европейских элементов. Крицетидно-лагоморфное сообщество мелких позвоночных во времени и пространстве тесно взаимосвязано с известным гиппарионовым комплексом крупных млекопитающих. Микро- и макротернофауна позднего миоцена — раннего плиоцена, будучи неразрывно связанной со средой обитания, характеризует биотопы открытых степных пространств типа современных африканских лесостепей и саванн. На это указывает и формационный анализ континентальных миоцен-плиоценовых толщ, представленных красноцветной карбонатной формацией. Формирование последней происходило в условиях жаркого климата со сменой увлажненных и засушливых периодов.

2. **В позднем плиоцене** на большей части юга Евразии сформировалось сообщество корнезубых полевок, среди которых господствующее положение занимают вилланийно-мимомисная и доломисно-плиомисная группы. Некорнезубые формы микро-

тин полностью отсутствуют. В позднем плиоцене на большей части юга Евразии преобладали бесцементные полевки вилланийской группы, близкие к венгерским *Villanyia petenyia* Meh. Цементные корнезубые полевки рода *Mimomys* уступают по численности вилланийской группе и представлены наиболее древними видами номинального подрода — *M. pliocaenicus* и *Mimomys reidi*. Сравнительно небольшой процент остатков принадлежит корнезубым полевкам рода *Dolomys*. В Восточном Казахстане родовой состав полевок по сравнению с европейским несколько обеднен. Анализ видового состава позднеплиоценового сообщества Восточного Казахстана показал заметное влияние европейских элементов на его состав и уменьшение роли «чисто азиатских форм». Некоторые представители позднеплиоценового сообщества — такие как *Mimomys*, *Villanyia* и др. в позднем плиоцене были широко представлены на большей части юга Евразии, занимали обширные ареалы от Нижне-Дунайской низменности на западе до Забайкалья, Монголии и Китая на востоке. Эти виды корнезубых полевок являются руководящими и широко используются при стратиграфическом расчленении и межрегиональной корреляции верхнеплиоценовых континентальных толщ. Вилланийно-мимомисное сообщество в пределах юга европейской части Союза фиксирует рубеж плиоценовой и собственно антропоценовой (эоплейстоценовой) эпох.

Охарактеризованное сообщество мелких млекопитающих во времени и пространстве тесно связано с ханжарской (европейская часть Союза) и илийской (Казахстан) фауной крупных млекопитающих. В целом, группа мелких и крупных млекопитающих позднего плиоцена характеризует биотопы открытых пространств степного типа. Отложения, заключающие остатки позднеплиоценовых млекопитающих, в большинстве случаев представлены красноцветными глинистыми образованиями. В горных районах формируется сероцветная углистая формация.

3. **Эоплейстоцен** знаменуется становлением нового лагурдонтно-аллофайомисного сообщества, в состав которого входят представители некорнезубых полевок. На границе позднего плиоцена и эоплейстоцена вымирают роды и виды, имевшие широкое распространение в неогене (роды *Ochotonoides*, *Dolomys*, *Pliomys* и др.). Для наиболее ранней фаунистической группировки эоплейстоцена (раннетаманский комплекс) характерна высокая численность в его составе арханчного элемента, представленного полевками вилланийской группы, а также доминирование среди цементных корнезубых полевок рода *Mimomys*—*M. reidi*. Во второй половине эоплейстоцена (позднетаманский/ногайский/комплекс) преобладает уже некорнезубый элемент в фауне полевок. Доминантная роль вилланийской ветви теряется, а фоновой группировкой становятся примитивные

пеструшки рода *Lagurodon* и примитивные формы некорнезубых полевок цементной линии развития (род *Allophaiomys*). С этого времени доминирование некорнезубых полевок в эоплейстоцене и плейстоцене остается постоянным. Среди корнезубых полевок рода *Mimomys* переход к позднеатаманскому времени сопровождался полным вымиранием архаичных *M. pliocaenicus* и *reidi*, расцветом высокоспециализированных цементных форм из группы *intermedius* и последних представителей в линии развития мелких полевок ex gr. *pusillusnewtoni*. Некорнезубые полевки представлены формотипами с более выраженными чертами прогрессивной организации. В составе позднеатаманской фауны появляются наиболее древние микротипы рода *Microtus* (подрод *Pitymys*).

Анализ видового состава мелких млекопитающих эоплейстоцена свидетельствует о том, что большинство видов являются общими или близкими к западно- и восточноевропейским, а наличие цокоров явно отражает влияние центральноазиатской фауны. Широкие ареалы некоторых видов (*M. intermedius*, *V. petenyii*, *A. pliocaenicus* и др.) и серийность сборов их остатков позволяют считать эти виды ценными для стратиграфического расчленения и корреляции эоплейстоценовых континентальных отложений Евразии. Данное сообщество мелких млекопитающих во времени и в пространстве тесно связано с таманской фауной крупных позвоночных. Из экологического состава фауны следует, что ландшафты Западного Алтая и Приазовья в эоплейстоцене были мозаичными: пространства открытых равнин чередовались с приречными кустарниками и древесной растительностью. Эоплейстоценовые отложения подразделяются на сероцветные озерно-подовые и аллювиально-озерные, обогащенные органикой осадки, а также красноцветные субаэральные образования.

4. В плейстоцене с его многократными планетарными коренными изменениями климата, наиболее ярко выразившимися в смене ледниковых и межледниковых эпох, формировались различные палеоэкологические группировки в разных климатических обстановках. При этом происходило смешение животных различных природных зон и далекое проникновение к югу холодолюбивых элементов. В плейстоцене происходит становление своеобразного сообщества мелких млекопитающих — лагурусно-микротусного, представители которого дожили до современности, что несомненно свидетельствует о прогрессивном характере этой группы. Отличия плейстоценовой фауны от эоплейстоценовой значительны. В составе плейстоценового сообщества совершенно отсутствуют примитивные лагуриды, полностью вымирают корнезубые полевки, широко распространена лагурусно-арвикола-микротусная группа, а в связи с похолоданием появляется группа арктических видов.

Плейстоценовое сообщество млекопитающих, в том числе и

мелких, подразделяется на четыре сменяемых во времени фаунистических комплекса, соответствующих нижнему, началу среднего, среднему и верхнему плейстоцену. Для комплексов нижнего плейстоцена (солоновская и осихинская фауны Восточного Казахстана, тираспольская — юга европейской части Союза) также характерно наличие эоплейстоценовых форм, к числу которых относятся *M. intermedius*, *M. ex gr. pusillus-newtoni*, *Prolagurus posterius* и др., которые можно рассматривать как эоплейстоценовые реликты. Последние полностью вымирают к началу среднего плейстоцена. Для этих комплексов характерно присутствие подавляющего большинства видов, обитающих и в настоящее время в пределах юга Евразии. Господствующее положение среди лагурид принадлежит представителям родов *Lagurus* и *Eolagurus*. Полевки рода *Microtus* представлены несколькими видами, распространены водяные полевки рода *Arvicola*, слепушонка рода *Ellobius*, тушканчики, суслики и т. п. Существенным событием в эволюции грызунов Азии является появление некорнезубых циков рода *Myospalax*. В этом комплексе эволюционные различия с предшествующей группировкой достигают еще родового ранга. В дальнейшем изменение форм происходит только на видовом уровне. Подавляющее большинство родов и видов грызунов раннеплейстоценовых комплексов — общее с формами юга Восточной Европы. Цокоры, монгольская пищуха и др. продолжают указывать на древнюю фаунистическую связь с восточными районами. Охарактеризованная фаунистическая группировка четко фиксирует рубеж эоплейстоценовой и собственно плейстоценовой эпох. Этот комплекс во времени и пространстве тесно связан с тираспольской (юг Восточной Европы) и кошкурганской (Казахстан) фаунами крупных млекопитающих.

В среднем плейстоцене лагурусно-микротусная группировка характеризует мощную генерацию лессовых пород, соответствующих времени днепровского и самарского оледенений. От предыдущего комплекса её отличает обилие полевок родов *Lagurus*, *Microtus*, *Ellobius* — типичных представителей современной фауны, полное отсутствие корнезубых форм рода *Miomys* и примитивных пеструшек рода *Prolagurus*. Из лагурусной группы здесь широко распространены степные и полупустынные виды — *L. lagurus* и *E. luteus*. Степная пеструшка (*L. lagurus*) впервые появляется в составе этого сообщества и представляет собой, вероятно, следующую эволюционную ступень развития рода *L. transiens*. Из микротусной группы преобладающим видом является узкочерепная полевка *M. ex gr. gregalis*. Наряду с названными обитателями открытых пространств (современных степных и более аридных пространств отмечены редкие остатки субарктических элементов — лемминги (*p. Dicrostonyx*). Это сообщество мелких млекопитающих тесно связано с хазарской фауной крупных позвоночных.

В позднем плейстоцене лагурусно-микротусная группировка характеризует верхнюю генерацию лессовых пород. В ее составе доминирующее положение занимают формы, очень сходные со среднеплейстоценовыми комплексами. Преобладающим видом является степная пеструшка (*L. lagurus*). Второе место по обилию остатков занимает микротусная группа. Эта группировка тесно связана с верхнепалеолитическим комплексом крупных млекопитающих.

Фауна мелких млекопитающих (как и крупных) плейстоцена характеризует открытые пространства степного типа. На это указывает полное отсутствие типичных лесных элементов в фауне млекопитающих и преобладание современных представителей степного (*L. lagurus*) и полупустынного (*E. luteus*) комплексов. С нижнего плейстоцена обнаруживаются фаунистические доказательства сильного похолодания: продвижение на юг субарктических элементов фауны (род *Dicrostonyx*). Красноцветная формация начала плейстоцена сменяется ледниковой, лессовой, сероцветной грубообломочной формациями.

5. В голоцене на базе плейстоценового биоценоза сформировались ландшафты и фауны мелких млекопитающих современного облика. В составе голоценовой фауны довольно многочисленны полевки родов *Microtus* и *Lagurus*. У некоторых видов, сохранившихся до геологической современности, изменились границы их распространения под влиянием естественных причин.

Приведенный анализ позволил наметить историю формирования и расселения основных типов сообществ мелких млекопитающих юга Евразии в позднем кайнозое. Этапы развития мелких и крупных млекопитающих в целом во времени совпадают, что объясняется общими причинами, влияющими на ход изменения органического мира, а ряд этапов развития млекопитающих полностью совпадает с этапами накопления строго определенных типов континентальных толщ. Смена форм млекопитающих в сообществах и образование новых сообществ мелких млекопитающих происходит в подавляющем большинстве случаев эволюционным путем в результате трансформации одних видов в другие. Роль мигрантов незначительна. Линии развития, существующие весьма длительное время, доказывают наличие генетической преемственности комплексов млекопитающих.

Каждая новая находка остатков мелких млекопитающих, встречаемая с единичными костями крупных позвоночных, позволяет полнее изучить историю формирования фаунистических сообществ, отражающих важнейшие биотические события в позднекайнозойской истории юга Евразии.

Литература

1. Ербаева М. А. История антропогеновой фауны зайцеобразных и грызунов Селенгинского среднегорья. М., 1970. 132 с.
2. Зажигин В. С. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири // Труды АН СССР. Геол. ин-т. М., 1980. Вып. 339. 156 с.
3. Маркова А. К. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. М., 1982. 196 с.
4. Мацуй В. М., Моськина О. Д. Стратиграфия пограничных слоев неогена и плейстоцена Северного Приазовья / Препринт 85-25. Киев, 1985. 36 с.
5. Моськина О. Д. Стратиграфия верхнего кайнозоя Восточного Казахстана по остаткам грызунов // Автореф. канд. дисс. Киев, 1973. 24 с.
6. Сухов В. П. Позднеплиоценовые мелкие млекопитающие Аккулаевского местонахождения в Башкирии. М., 1970. 94 с.
7. Топачевский В. А. Грызуны таманского фаунистического комплекса Крыма. Киев, 1973. 236 с.
8. Топачевский В. А., Скорик А. Ф. Грызуны раннетаманской фауны тилигульского разреза. Киев, 1977. 251 с.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ И ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ МАМОНТОВОЙ ФАУНЫ

Н. К. Верещагин

Изучение мамонтовой фауны включает организационные, методические, методологические и теоретические проблемы. Здесь будет дан лишь краткий обзор деятельности Мамонтового комитета АН СССР за последние 20 лет и его планов на ближайшие годы.

Прежде всего — что такое мамонтовая фауна и почему она вызывает особенно теперь такой живой интерес? Эта фауна была непосредственной предшественницей современной и формировалась в антропогене (четвертичном периоде) на протяжении серии великих оледенений и кратких межледниковий на нашей планете [2]. В последние 70 тысячелетий четвертичного периода — в так называемое рисс-вюрмское (днепровско-валдайское) межледниковье и вюрмское (валдайское) оледенение она достигла расцвета.

Нам известно теперь не менее 80 видов вымерших крупных и мелких животных, популяции которых отличались высокой численностью, так как их ископаемые остатки обильны в отложениях разного типа и генезиса. Истоки, корни этой фауны находятся где-то в пограничных временах четвертичного периода и плиоцена, за 800 тысячелетий до наших дней.

Биологам (териологам в частности) мамонтовая фауна дает возможность изучить и понять экологическую среду той древней эпохи, характер и скорость морфологических изменений организмов, границ их ареалов во времени и пространстве, постичь суть географической изменчивости современных животных и, наконец — познать некоторые причины вымирания видов.

Исследуя мерзлые трупы мамонтов, носорогов, лошадей, бизонов, овцебыков, извлеченных из толщ многолетней мерзлоты, генетики не теряют надежды если не оживить их, то хотя бы получить представление об их палеогеномах, нитях ДНК. Физиологи намерены решать проблемы длительности анабиоза тканей и клеток, эволюции животных белков, долговременной со-

хранности жирных кислот. Микробиологи пытаются понять природу иммунитета, открыть новые формы микробов и вирусов.

Для антропологов и археологов эта териофауна, её состав в разных регионах важны с точки зрения познания кормовых рационов и сред обитания первобытных человеческих племен, их охотничьих приемов и техники, истоков изобразительного искусства, зарождения его «зверового» стиля. Для геологов, палеогеографов, тафономов, палеоклиматологов остатки мамонтовой фауны являются существенным источником информации при построении геоморфологических, биостратиграфических и палеогеографических схем и выводов. Таким образом, связи со смежными науками у палеозоологов здесь, как и во многих других случаях, прочны и многосторонни.

Комитет по изучению мамонтов и мамонтовой фауны, созданный по инициативе академика Е. Н. Павловского в 1948 году при Президиуме АН СССР для быстрого реагирования на информацию о ценных находках мерзлых мамонтов, объединяет в настоящее время до 200 ученых из разных академических институтов и музеев. В основном это зоологи, зоопалеонтологи, археозоологи (45%); геологи — четвертичники (25%), археологи (12%). В Якутске, в Институте геологии ЯКФАН, имеется Мамонтовая комиссия, подчиненная Комитету. Комитет имеет рабочую группу (21 человек) из числа сотрудников ряда ведущих научно-исследовательских институтов. Комитет находится в Ленинграде, при Зоологическом институте АН СССР, где сосредоточена наиболее крупная в стране коллекция остатков четвертичных млекопитающих.

За последние 20 лет Комитет (его Бюро) организовал 4 Всесоюзных координационных совещания, выпустил 5 сборников трудов и 2 научно-популярные работы. В исследованиях и составлении сборника по Магаданскому мамонтенку приняли участие 52 ученых из СССР и США.

Перечислим наиболее значительные экспедиционные и камеральные работы Зоологического института и Комитета: раскопки пещер по Сучану в Приморье (1968—1975 гг.); исследование Берелехского «кладбища» мамонтов в Якутии (1970—1980 гг.); изучение трупа Селериканской лошади (1968—1974 гг.); исследование Шандринского мамонта (1974 г.); раскопки скелета Чурапчинского носорога (1973 г.); раскопки Хатангского мамонта (1978 г.) и Юбирейского мамонта (1979 г.). Продолжались, разумеется, и давние связи с археологами, работающими на Русской равнине и на Кавказе.

По ранее разработанному плану Комитет провел следующие мероприятия: выступление автора данной статьи с лекцией по «Йоркшир телевижн» (Англия, 1979 г.), демонстрацию мумии Магаданского мамонтенка в Лондоне на торгово-промышленных выставках (1979 г.) и в Гавре (1980 г.); специальные выставки «Все о мамонте» в Японии (1980—1981 г.) и в Финляндии

(1985 г.). В трех городах Японии за два года нашу выставку посетило 1,5 миллиона человек, а в Финляндии только за 2 месяца — 150 тысяч.

Кроме того, удалось организовать работу над общесоюзным Кадастром опорных месторождений остатков мамонтовых фаун. Основная проблема в организации новых полевых исследований — своевременная информация с мест об особо ценных находках мерзлых трупов мамонтов и их «спутников». Пожалуй, «спутники» теперь представляют даже больший интерес — например, трупы пещерного льва или пещерного медведя. Наши попытки увеличить приток такой информации при помощи прессы, издание специальных листовок, дали пока мизерные результаты (как и в 30-х годах — со времени первой листовки, подписанной академиком В. Л. Комаровым).

Отчасти, проблема заключается в вознаграждении первооткрывателей. На полигонах золотых приисков, по свидетельству геологов, ежегодно обнаруживаются мерзлые трупы разных животных, в том числе и мамонтов. Однако, как правило, их торопят поскорее вновь закопать в отвалах, чтобы не терять времени, и не осложнять плана добычи золота. Не всегда уровень культуры бригады старателей таков, как был в Сусумане в 1977 году. Бригада, обнаружившая и сохранившая труп Магаданского мамонтенка, не получила за это ничего, кроме благодарности от президента АН СССР. Такие находки, разумеется, должны высоко оцениваться и премироваться. Ведь Магаданский мамонтенок при поездке на выставку в Лондон был застрахован на 10 миллионов рублей.

Утверждения некоторых администраторов из Академии наук о том, что первооткрыватели диковинных зверей должны быть «счастливы самим фактом находки» и якобы обязаны, бросив дела (!) ехать за сотни километров извещать ученых, объяснимы только полным непониманием реальных условий существования в тундре и Сибирской тайге.

Сопутствующая проблема — необходимость быстрого реагирования на сигналы о находке трупов мамонтов. Здесь нужен, прежде всего, резерв средств для организации экспедиции, для срочного выезда на место находок в тундру.

Раскопки и освоение мерзлых туш вымерших зверей должны быть, конечно, комплексными, с привлечением специалистов разного профиля — зоологов, микробиологов, тафономов, геологов. На раскопках палеонтологи должны учитывать все малейшие факты, следы, связанные с происхождением, природой захоронений, вести протоколы, зарисовки. Случается, однако, что в такие экспедиции выезжают люди, не способные оценить даже элементарные тафономические факторы, и поэтому разрушающие захоронения. Так, размывая мотопомпой в 1972 г. скелет Шандринского мамонта, бригада Геологического института ЯкФАН раскрошила мощными струями, бившими между ребер,

все мерзлые органы грудной клетки. В результате из внутренних органов уцелел только кишечник, армированный каньгой.

Не менее трагичной была история и с Хатангским мамонтом в 1977 г. Посланная на Таймыр для его охраны партия Ленинградского и Красноярского академических институтов, вместо укрепления черепа щитом и песком неожиданно занялась самостоятельными раскопками. Участники этой партии не только разморозили голову, но и изрезали на куски хобот самого крупного и древнего мамонта, бросив обрезки на месте!

В противоположность таким «специалистам», простые старатели в Сусумане, дав телеграмму в Магадан академику Н. А. Шило об уникальной находке, до последней минуты пытались не допустить размораживания Магаданского мамонтенка, обкладывая его льдом!

Благодаря широким палеозоологическим разведкам в пределах СССР, нам удалось выявить и опубликовать ряд сведений по эволюции ареалов четвертичных млекопитающих, а пользуясь радиоуглеродными датировками, проследить эту эволюцию в абсолютном и относительном исчислении.

Зоологический институт АН СССР готовит к печати Атлас карт распространения четвертичных млекопитающих Советского Союза. Хронологические даты поздних находок позволяют выделить участки последних убежищ ряда исчезающих видов и их приуроченность и зависимость от разных факторов среды, понять причины вымирания [3].

В палеофаунистическом и зоогеографическом плане большой интерес представляет открытие А. В. Шером (Палеонтологический институт АН СССР) в 70-х годах ранней и средней плейстоценовой териофауны в низовьях Колымы — по рекам Чукочьей и Крестовке. Это — некрупные виды волкообразных собак, росомах, овцеобразной зоргелии, ранних овцебыков, широколобого лося и бобра трогонтерия. Единичные находки, например, остатков очень крупных лошадей и бобра трогонтерия встречались на северо-востоке Сибири и ранее, но о существовании на территории древней Берингии целой териофауны — предтечи мамонтовой фауны — лишь строились догадки.

Изучение природы захоронений остатков четвертичных млекопитающих дает основание для особого обсуждения известных палеозоологических материалов и фактов. Тафономические наблюдения в долинах рек Русской равнины, в пещерах Кавказа, в тундрах Сибири позволили проследить и понять характер захоронений остатков млекопитающих в осадочных толщах различного типа и генезиса. Как известно, наличие мерзлых трупов гигантских животных на северо-востоке Сибири долгое время было загадкой для ученых. По этому поводу существовало немало несостоятельных теорий. Прежде всего, трупы, их мягкие ткани потому и сохранились в Арктике, что звери жили и гибли в холодном климате, на многолетнемерзлых грунтах. Как

только труп попадал под «текучий» солифлюкционный грунт оползня или в ледовую промоину — ледовый колодец, либо в замываемую песком и илом старицу — пойменное озеро, сразу появлялся шанс его сохранения на тысячелетия при температуре $-4-10^{\circ}\text{C}$ (если он достаточно быстро перекрывался осадками и позднее не размораживался). Основная же масса трупов зверей, умиравших от старости на водоразделах или погибавших в реках и озерах на непрочном льду, разлагалась. Хорошо сохранялись только скелеты, обрывки шкур, сухожилий и волос. Обилие скелетных остатков, например, на Берелехском «кладбище» мамонтов, объясняется тем, что трупы утонувших зверей сносились там в периодически пересыхающую старицу.

Для получения реального представления об экологии мамонтовой фауны в Северной Евразии, были использованы разные методологические подходы: обсуждение фаунистического состава; исследование палеобиологических черт вымерших видов и их внешней морфологии; тафономические наблюдения в данные смежных наук — палеоботаники, мерзлотоведения, палеогеографии.

И. Е. Кузьмина [7] сделала критический обзор истории формирования териофауны арктической тундры, а также произвела личные наблюдения в долине Анабара. Автор и Г. Ф. Барышников [4] опубликовали палеоэкологические очерки о мамонтовой териофауне Северной Евразии и сопоставили её с териофауной Африканской саванны [5]. Мы пришли к выводу, что по своей экологической сущности это была фауна степная, луго-степная, тундровостепная, приуроченная к открытому ландшафту с плотными грунтами при крайне суровом резко континентальном климате. Характерные представители: лошади, куланы, сайгаки, бизоны, яки — это все степные формы, не живущие в болотах и в лесу. Существовал парадоксальный экологический вариант — крупным травоядным холодной плейстоценовой степи Евразии соответствовали травоядные Африканской саванны.

Новые исследования трупов вымерших зверей (Селериканской лошади, Чурапчинского носорога, Суторохского бизона, Шандринского, Хатангского и Юрибейского мамонтов) подтвердили, что все это были животные травоядные, в меньшей степени — веткоядные и очень «тепло одетые».

Исследовав серию бивней мамонтов (187 экз.) с шельфа моря Лаптевых и с Берелехского «кладбища», мы установили следующие основные жизненные константы вида:

1. Соотношение полов (близкое 1 : 1);
2. Наибольшую продолжительность жизни (75—80 лет);
3. Наступление половой зрелости (в 20—25 лет);
4. Наиболее интенсивный рост бивней (в пределах 25—40 лет);
5. Предназначение бивней (не для разгребания снега, как

думали раньше, а для обдирания коры деревьев, растущих в долинах рек, например, лиственницы, ивы, чозении). Зимой мамонты скоблили лед на вертикальных стенках заледеленых холмов и выламывали его из грунтовых трещин, когда отсутствие воды и снега при температуре минус 60—80°С принуждало их к этому.

Наши палеоэкологические выводы подтверждаются превосходными исследованиями ряда палеогеографов, особенно А. А. Величко [1], и мерзлотоведов — С. В. Томирдиаро [9] и других. Много новых морфологических и других данных было получено при изучении Магаданского мамонтенка [8]. Советские ученые выявили у него хорошую сохранность жирных кислот липидов мозга, детали строения кровеносной системы и других внутренних органов. Сенсационной находкой американских ученых было обнаружение в капиллярах у этого мамонтенка сохранившихся форменных элементов крови, сложного белка альбумина, что подтвердило ранее существовавшее мнение о том, что мамонт генетически ближе к азиатскому слону, чем к африканскому. Если бы не «забавлялись» с размороженным трупом любители, была бы летняя погода над Охотским хребтом, — мамонтенок Дима, его ткани «рассказали» бы науке гораздо больше.

Составлен также небольшой Атлас микрофотографий волос мамонта, лошади Черского, волосатого носорога и бизона. Преимущественно, это исследования акад. В. М. Соколова, которые могут быть весьма полезными для биостратиграфов.

О проблеме вымирания четвертичных млекопитающих и птиц во всепланетном масштабе в США в 1985 г. была издана большая сводка под редакцией ученых из Аризоны Поля Мартина и Ричарда Клейна [10].

Широкое использование радиоуглеродных анализов позволило значительно уточнить выводы о последних датах жизни ряда видов зверей и птиц (от мастодонта до птицы моа) на всех островах и континентах. Поль Мартин придерживается своих прежних взглядов (1965—1967 гг.) о том, что вымирания в голоцене — преимущественно следствие прямого и косвенного влияния расселяющегося человека, и в меньшей степени — климатических изменений. Наименьшие потери понесла фауна Африки. По Северной Евразии обзор четвертичных вымираний в том же томе [10] опубликован автором данной статьи и Г. Ф. Барышниковым (русский текст [6]). Мы пришли к выводу, что эти вымирания были, во-первых, очень неоднородными, в разных систематических группах и регионах. Мамонты же и их индикаторные «спутники» (носороги, гигантские олени, бизоны) вымерли в конце последней ледниковой эпохи — около десяти тысяч лет назад в результате экологической катастрофы — смены резкоконтинентального климата более влаж-

ным и теплым, и от размораживания луго- и тундростепей Арктики и Субарктики.

В южных районах страны уцелевшие популяции названных выше видов были постепенно уничтожены мезо-неолитическими и позднейшими племенами. Часть крупных видов животных: куланов, антилоп оронго и яков, как известно, уцелела в нагорных степях Монголии и Тибета до времен путешествий Н. М. Пржевальского в прошлом веке и даже до наших дней. Долгая сохранность копытных в нагорье Центральной Азии обусловлена относительным безлюдьем, суровым холодным климатом, малоснежьем и возможностью круглогодичного выпаса на скудных кормах. То обстоятельство, что Н. М. Пржевальский уже не застал в Тибете ни пещерной гиены, ни пещерного льва можно объяснить тем, что для их существования требовалась еще большая плотность популяций копытных.

Остается сказать несколько слов о вероятных судьбах тех остатков могучей фауны ледникового периода Евразии, которые достались нам в наследство после всех событий в истории древнего голоцена и соответственно — последующей исторической эпохи. Можно смело утверждать, что это целиком зависит от характера освоения природных ресурсов человеком. Если эти ресурсы — ландшафты пустынь, степей, лесных массивов, тундры и морских побережий будут осваиваться столь же стремительно и порой безоглядно хищнически, как до сих пор, то дальнейшее обеднение фауны популяциями и видами будет идти неизмеримо интенсивнее, чем когда-либо за все прошедшие века и тысячелетия. Заповедники тут мало помогут.

Известно, что богатейшую териофауну степей Русской равнины и Южной Сибири мы потеряли почти целиком и безвозвратно. От мощной степной группировки крупных животных, существовавшей еще в XVII веке — лошадей, оленей, косуль, сайгаков, туров, бизонов, баранов — уцелели пока лишь косули, сайгаки и бараны (в Казахстане).

В тайге, несмотря на хищнические рубки леса, вероятно, сохранятся пока бурые медведи и лоси, но исчезнут лесные северные олени, как это уже произошло в подзоне южной тайги. В тундре и лесотундре, возможно, увеличится численность тундровых северных оленей, если вместо расстрела их стад с воздуха, воды и земли, удастся наладить разумную эксплуатацию и охрану миграционных оленьих потоков и мелиорацию замшелых тундр путем осушки озер и использования их дниц под луговоеводство.

Возможности сохранения и умножения ресурсов диких животных определяются теперь главным образом коренной перестройкой сознания, прививкой экологических идей представителям всех групп населения, деятелям планирующих органов и органов власти, широким развитием идей гармонического освоения природных ресурсов.

Литература

1. Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М., 1973, 256 с.
2. Верещагин Н. К. Основные черты формирования териофаун в антропогене Голарктики // Зоологич. журн. 1963. Т. XI II, вып. 11. С. 1696—1698.
3. Верещагин Н. К. Почему вымерли мамонты. Л., 1979. 196 с.
4. Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф. Палеоэкология поздней мамонтовой фауны в Арктической зоне Евразии // Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 2. С. 5—19.
5. Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф. Экологическая структура мамонтовой фауны Евразии // Зоол. журн. 1983. Т. L XII, вып. 8. С. 1245—1251.
6. Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии // Тр. Зоологич. Ин-та АН СССР. 1985. Т. 131. С. 3—38.
7. Кузьмина И. Е. О происхождении и истории териофауны Сибирской Арктики // Тр. Зоологич. ин-та. Т. 63. С. 18—55.
8. Магаданский мамонтонок / Под ред. Н. К. Верещагина и В. М. Михельсона. Л., 1981. 295 с.
9. Томирдиаро С. В. Лёссово-ледовая формация Восточной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1980. 184 с.
10. Martin P. S., Klein R. G. Ed-s. Quaternary Extinctions // The University of Arizona Press. Tucson. 1984. 892 p.

ПРИВЕТСТВЕННОЕ ПИСЬМО УЧАСТНИКАМ
XXXII СЕССИИ ВПО
«ДВЕ НОГИ»

Р. Ф. Геккер

Дорогие палеонтологи!

Вы находитесь в старом Таллинне. На примере этого города с его Вышгородом можно наглядно показать, как должны работать биостратиграфы. Несомненно, вас удивит подобное сравнение. Но это так, что и попробую доказать.

В Вышгород ведут две дороги, два пути — один пешеходный, второй проезжий. В старину их называли «короткая нога» и «длинная нога». Эти названия сохранились со средних веков до наших дней. Наверное, знакомясь с городом, вы по ним прошли.

Изучая отложения морей геологического прошлого различного возраста в разных частях нашей огромной страны, я увидел, что биостратиграфия, которой нас обучали в высшей школе, — наука односторонняя. Она представилась мне «одноногой», т. е. стоящей только на одной ноге. Ведь нас учили определять разновозрастность отложений по нахождению в них одних и тех же окаменелостей, одних и тех же руководящих форм или их комплексов. А я вскоре убедился, что в природе часто имеет место противоположное: в явно разновозрастных слоях мы находим разные окаменелости. Сейчас все знают, что это происходит от разнообразия фаций, ранее недостаточно учитываемого. Большие работы по ископаемым морям, проведенные в последние десятилетия, показали, что в случае присутствия разнофациальных отложений очень важно сперва выяснить закономерную смену фаций и их бентоса в пространстве и во времени, и только после этого надёжно коррелировать отложения. Это — необходимая «вторая нога», на которой должна стоять биостратиграфия.

Первый метод корреляции — по руководящим формам — прост и осуществим в короткие сроки. Поэтому его можно сравнить с «короткой ногой» подъема на Вышгород.

Второй метод — с использованием рядов фаций для его осуществления — требует значительно больше времени. Его можно сравнить с «длинной ногой» в Таллинне.

Так как иметь две ноги выгоднее, чем одну — для лучшей связи Нижнего Таллинна с Вышгородом — то просто НЕОБХОДИМО стратиграфам пользоваться находящимися в их распоряжении ОБОИМИ МЕТОДАМИ работы, притом пользоваться ОДНОВРЕМЕННО.

Таким образом, друзья и коллеги, покинув Таллинн, всегда в своей работе помните о «КОРОТКОЙ И ДЛИННОЙ НОГАХ» этого города. Они ведут высоко — на Вышгород, так же как и оба метода, примененные вместе, обязательно приведут вас к правильным выводам в области стратиграфии.

РЕЗОЛЮЦИЯ

XXXII сессии Всесоюзного палеонтологического общества (27—30 января 1986 г.)

XXXII сессия ВПО, организованная Институтом геологии Академии наук Эстонской ССР, состоялась в Таллинне 27—30 января 1986 г.

Сессия совпала с 70-летним юбилеем ВПО и продолжила многолетнюю традицию ежегодных тематических сессий, дающих возможность расширения междисциплинарных связей палеонтологов и биостратиграфов, геологов и биологов, ученых в других областях естествознания. Тема сессии — «Важнейшие биотические события в истории Земли» — одна из актуальных проблем, что выявилось в период подготовки к XXVII сессии Международного геологического конгресса и прошедшей Генеральной ассамблеи Международной палеонтологической ассоциации (1984 г.). Научный комитет Международной программы геологической корреляции утвердил международный проект № 216 «Глобальные биологические события в истории Земли». Проводится организационная работа по Международной геосферно-биосферной программе «Глобальные изменения», в которой видное место отводится изучению важнейших событий эволюции биосферы Земли в геологическом прошлом как моделей для прогноза изменений в биосфере будущего. Состоявшаяся сессия может рассматриваться как опыт национального вклада в разработку этих фундаментальных и имеющих важное практическое значение проблем палеонтологии и смежных с нею наук.

В работе сессии приняли участие 350 членов ВПО из 143-х учреждений: институтов Академии наук СССР и союзных республик, научно-исследовательских институтов и производственных организаций Министерства геологии СССР, Министерства нефтяной промышленности СССР и Министерства газовой промышленности СССР, высших учебных заведений, геологических музеев, — расположенных в 60-ти городах Советского Союза. В сессии также участвовала группа студентов Московского и Тартуского университетов.

Было заслушано и обсуждено 49 научных докладов и сообщений. На сессии обсуждались следующие вопросы:

1. Свидетельства крупных событий в развитии органического мира. Критические периоды в эволюции отдельных экосистем и биосферы в целом.

2. История формирования основных типов сообществ (планктона, бентоса, континентальных биомов). Свидетельства появления новых типов питания живых организмов.

3. Проблемы вымирания и усиленной адаптивной радиации различных групп организмов. Характер обновления фаун и флор на крупных геосторических рубежах.

4. Связь важнейших биотических событий с глобальными геологическими и космическими событиями, их отражение в палеонтологическом материале.

5. Использование биотических событий для целей стратиграфической корреляции — межрегиональной и планетарной.

Доклады и их обсуждение показали, что детальный анализ глобальных биотических событий прошлого может значительно изменить существующие представления об эволюции организмов и экосистем, открыть новые возможности в решении вопросов стратиграфии, палеогеографии и других наук о Земле. Отмечалось, что выявление глобальных биотических и абиотических событий не может основываться лишь на обобщении и переосмыслении ранее собранного фактического материала, а требует получения новой информации, основывающейся на специально организуемых методически совершенных исследованиях. Необходимо расширение круга применяемых методов физики, химии, вычислительной техники. Арсенал современных технических средств должен применяться к материалу, отвечающему современным требованиям по представительности и точности документации.

Участники сессии с беспокойством отметили трудности, с которыми уже долгие годы сталкиваются палеонтологи многих отраслевых институтов и производственных организаций. Руководство этих учреждений недооценивает роль и место палеонтологических исследований в практике геологических изысканий. Сложившееся положение отчасти связано с тем, что оценка экономической эффективности палеонтолого-стратиграфических работ — это сложная и пока совершенно не разработан-

ная проблема, как и вообще экономическая оценка региональных геологических исследований в целом.

XXXII сессия ВПО постановила:

1. Развернуть методические и конкретные исследовательские работы, направленные на выявление глобальных биотических и абиотических событий геологического прошлого и на внедрение полученных результатов в практику геологических изысканий.

2. При организации и проведении этих работ совершенствовать методику сбора и обработки материалов, обращая особое внимание на широкое комплексирование исследовательских методов. Исследование биотических и абиотических событий геологического прошлого должно иметь ярко выраженный междисциплинарный характер, требует широкого взаимодействия круга дисциплин от момента изучения разреза в поле до анализа и синтеза полученных материалов.

3. Особое внимание уделить исследованию биотических событий докембрия, составляющего около 7/8 истории Земли. Это имеет фундаментальное научное значение и большую практическую ценность, поскольку позволит создать современную биостратиграфическую шкалу докембрия, в отложениях которого сконцентрированы крупнейшие месторождения железа, урана, золота.

4. Расширить применение событийного подхода к анализу эволюции наземной биоты. Обратит внимание производственных организаций на возможность выделения путем событийного подхода к стратиграфии практически изохронных маркирующих горизонтов, пригодных для использования в практике геологосъемочных и поисковых работ.

5. Установление глобальных и важнейших региональных событий требует как можно более полного знания и учета всей соответствующей отечественной и зарубежной информации, что должно быть обеспечено созданием единой базы данных, широким обменом опытом как в СССР, так и с зарубежными участниками проекта № 216, совместным изучением ключевых разрезов для разработки методик исследований и диагностики событий.

6. В связи с важностью изучения глобальных биотических событий прошлого для палеонтологии и стратиграфии, следует шире обсуждать в научной и научно-популярной литературе указанную проблематику и периодически публиковать основные результаты исследований на страницах периодических изданий Академии наук СССР и Министерства геологии СССР.

7. Проблема важнейших биотических событий в истории Земли, как и другие крупные проблемы, рассматривавшиеся на предыдущих сессиях ВПО, должна находить отражение в учебных курсах палеонтологии, стратиграфии и исторической геологии, читаемых на геологических факультетах университетов и

других вузов, а также в спецкурсах, входящих в учебный план для специализации «Палеонтология». В связи с этим сессия ВПО решила обратиться с просьбой к Научно-методическому совету по высшему геологическому образованию Министерства высшего и среднего специального образования СССР о периодическом (желательно раз в пять лет) пересмотре программ названных дисциплин и внесении в них соответствующих изменений и дополнений, направленных на дальнейшее повышение качества подготовки специалистов — геологов и палеонтологов и приведение её в соответствие с современными задачами геологической службы страны по обеспечению геологической карты СССР крупного масштаба.

8. Обратить внимание Министерства геологии СССР, Министерства газовой промышленности СССР и Министерства нефтяной промышленности СССР на то, что подготовка кадров палеонтологов и биостратиграфов страны для проведения крупномасштабных съемок может быть реализована только при наличии заявок на кадры.

В связи с этим просить Министерство геологии СССР и Министерство высшего и среднего специального образования СССР о восстановлении специальности палеонтолога-стратиграфа, а также об увеличении аспирантов по этой специальности.

9. Признать желательным более активное участие в работе последующих сессий молодых специалистов. Просить содействия в этом руководителей геологических и учебных организаций, заинтересованных в росте кадров палеонтологов-стратиграфов.

10. Просить Академию наук Эстонии опубликовать Труды XXXII сессии ВПО.

11. Очередную XXXIII сессию ВПО провести в Ленинграде в 1987 году и посвятить теме «Теоретические и прикладные аспекты современной палеонтологии».

Участники XXXII сессии ВПО выражают глубокую благодарность Академии наук Эстонии, коллективу Института геологии АН Эстонии, Совету ВПО и членам оргкомитета: Д. Л. Кальо, Х. Э. Нестору, Л. И. Сарву, Э. Ю. Курику, Р. М. Клаасу, Я. Р. Нылваку, Л. М. Донаковой, Н. В. Кручининой, Т. Л. Модзалевской, Л. В. Мироновой, В. А. Гавриловой, Е. И. Титовой, С. А. Дерпгольц за прекрасную организацию сессии и обеспечение её успешной работы.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Соколов Б. С. События в биосфере	7
Жирмунский А. В., Кузьмин В. И., Наливкин В. Д. Системы ритмичности в живой и неживой природе	20
Корчагин В. П. Изменения гравитационного поля Галактики и связь с ними эволюции органического мира земли	27
Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И. Эволюция экосистем и глобальные экологические катастрофы	35
Зезина О. Н. О значении температуры и условий питания в историческом развитии морской биоты	41
Губанов А. П. Причины и механизм морфогенеза. Новые методы анализа формы древних организмов	48
Заварзин Г. А., Герасименко Л. М. Моделирование микробных сообществ криптозоя	54
Бондарев В. И. Геотропизм и развитие археоциат	62
Кальо Д. Л., Нестор Х. Э., <u>Пылма Л. Я.</u> , Эйнасто Р. Э. Позднеордовикское оледенение и его отражение в осадконакоплении Палеобалтийского бассейна	68
Нестор Х. Э., <u>Клааманн Э. Р.</u> , Мейдла Т. Р., Мянник П. Э., Мяниль Р. П., Нестеров В. В., Нылвак Я. Р., Рубель М. П., Сарв Л. И., Хинтс Л. М. Динамика фауны в Балтийском бассейне на границе ордовика и силура	79
Кыртс А. Л., <u>Мяннийль Р. М.</u> , <u>Пылма Л. Я.</u> , Эйнасто Р. Э. Этапы и обстановки накопления кукерситовой (водорослевой) органики в ордовике и силуре Эстонии	87
Мустейкис П. К. Развитие сообществ брахиопод в силуре Литвы	96
Нехорошева Л. В., Патрунов Д. К. Условия развития фаунистических ассоциаций в силурийском мелководно-морском бассейне на юге Новой Земли	105
✓ Марк-Курик Э. Ю., Мярсс Т. И. Крупные фациальные изменения в силуре-девоне и их влияние на ихтиофауну	112
Григорьева А. Д., Донакова Л. М. Рубежи в развитии брахиопод карбона Восточно-Европейской платформы и стратиграфические границы	121

Шиманский В. Н. Этапность развития основных групп цефалопод	129
Соловьев А. Н., Мионов А. Н. История формирования глубоководной фауны иглокожих	135
Цагарели А. Л. События и биостратиграфия	143
Садовников Г. Н. Смена флоры и фауны Внутренней Ангариды близ границы перми и триаса	147
Нестерова Е. В. Пыльца покрытосеменных как показатель основных палеофлористических перестроек в меловое время (Тургайский прогиб, Восточное Приаралье)	154
Филиппова Н. Ю. Этапы развития раннеплейстоценовых флор Закавказья по палинологическим данным	159
Железко В. И. Развитие акул в критические моменты мезокайнозойской истории Земли	168
Моськина О. Д., Мацуи В. М. История формирования основных типов сообществ мелких млекопитающих в позднем кайнозое (на примере Западного Алтая и Приазовья)	174
Верещагин Н. К. Некоторые итоги и проблемы изучения мамонтовой фауны	181
<u>Геккер Р. Ф.</u> Приветственное письмо участникам XXXII сессии ВПО	189
Резолюция XXXII сессии Всесоюзного палеонтологического общества	190

УДК 56.01

События в биосфере. Соколов Б. С. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 7.

Рассмотрено современное состояние и тенденции развития палеонтологической науки и в этом свете — задачи Всесоюзного палеонтологического общества. Отмечается роль Международной программы геологической корреляции как стимулятора дальнейших исследований. Говорится о важнейших биотических событиях раннего фанерозоя и о некоторых методических аспектах событийной стратиграфии.

Лит. 9 назв.

УДК 55 : 601.5

Системы ритмичности в живой и неживой природе. Жирмунский А. В., Кузьмин В. И., Наливкин В. Д. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 20.

Приведены примеры равномерных и неравномерных ритмичностей, имеющих различные масштабы и свойственные как живым, так и неживым объектам. Показано, что изменения в развитии живых организмов коррелируют с геологическими этапам, а переломные моменты развития одного организма — с внешней ритмичностью. Высказано мнение о существовании общей сложной системы ритмичности, придающей единство Природе.

Лит. 9 назв. Илл. 2 рис.

УДК 550.2 : 56.017

Изменения гравитационного поля Галактики и связь с ними эволюции органического мира Земли. Корчагин В. П. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 27.

Рассматривается ведущая роль изменений гравитационного поля Галактики, действующих на скорость вращения Земли вокруг Солнца и вокруг центра Галактики. Результатом является смена тектонических режимов и соответственно физико-географических обстановок обитания животных и растений.

Лит. 6 назв. Илл. 1 рис.

УДК 56.074.6±56.017

Эволюция экосистем и глобальные экологические катастрофы. Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 35.

Все известные видовые популяции являются компонентами тех или иных экосистем. Взаимозависимость популяций в экосистеме накладывает значительные ограничения на направление микроэволюционных процессов. В работе анализируется влияние состояния экосистем на микроэволюционные процессы, рассматриваются принципы эволюции экосистем, объясняются некоторые тенденции глобальной эволюции биосферы.

Лит. 11 назв.

УДК 56.074.6

О значении температуры и условий питания в историческом развитии морской биоты. Зезина О. Н. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 41.

Изучение истории формирования современной донной макрофауны показывает, что смена условий питания не менее существенна при смене морской биоты, чем климатические колебания. При переходе от эоцена к олигоцену становление новой океанической циркуляции стало причиной не только перераспределения тепла на шельфах, но и органического вещества на ложе океана. При переходе от палеозоя к мезозою смена систематического состава морских донных сестонофагов была тесно связана со сменой состава планктонных организмов.

Лит. 15 назв. Илл. 5 рис.

УДК 56.074.6

Причины и механизмы морфогенеза. Новые методы анализа формы древних организмов. Губанов А. П. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 48.

В статье рассматриваются причины и механизмы морфогенеза. Соответствие структур и среды организма корректируется реакциями организма — тропизмами и таксисами. Вводятся понятия динамотропизма и (изо)статотропизма. Обсуждается возможность применения новых методов анализа формы организмов для восстановления условий среды и образа жизни, а также использование крупных морфологических перестроек, вызванных действием глобальных внешних факторов, для проведения стратиграфических границ.

Лит. 11 назв. Илл. 1 рис.

УДК 56.074.6

Моделирование микробных сообществ криптозоя. Заварзин Г. А., Герасименко Л. М. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991, С. 54.

Сделана попытка использовать метод микрокосмоса для моделирования геохимических условий на Земле в период криптозоя. Установлено, что цианобактериальные сообщества гидротерм способны при заданных разных первичных условиях получению газового состава атмосферы, близкого к воздушному.

Лит. 15 назв.

УДК 563.668 : 56.017

Геотропизм и развитие археоциат. Бондарев В. И. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 62.

В статье рассмотрены ранние стадии развития кубков археоциат в условиях оптимального значения силы тяжести, определяющей геотропную реакцию роста организмов вверх. Археоциаты являются первыми на Земле геотропными организмами, освоившими третье измерение пространства роста — высоту. Как биотическое событие геотропия археоциат наблюдается повсеместно на рубеже кембрия и докембрия.

Лит. 12 назв. Илл. 1 рис., 1 фототаблица.

УДК 551.336 : 551.733.1(474)

Позднеордовикское оледенение и его отражение в осадконакоплении Палеобалтийского бассейна. Кальо Д. Л., Нестор Х. Э., Пылма Л. Я.,

Эйнасто Р. Э. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 68.

Рассмотрены характеристики Сахарского оледенения конца ордовика и его влияние на геологические процессы. В Прибалтике выделено пять типов разрезов пограничных отложений ордовика и силура и описаны важнейшие события развития бассейна. Влияние оледенения прослежено в изучении климата, эвстатике и океанической циркуляции.

Лит. 20 назв. Илл. 2 рис.

УДК 56.017.2:551.733.13/31(474)

Динамика фауны в Балтийском бассейне на границе ордовика и силура.

Нестор Х. Э., Клаамани Э. Р., Мейдла Т. Р., Мянник П. Э.

Мянниль Р. П., Нестор В. В., Нылвак Я. Р., Рубель М. П., Сарв Л. И., Хинте Л. М. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 79.

Анализируются изменения таксономического состава представителей восьми групп ископаемых организмов: строматопорат, табулятоморфных кораллов, трилобитов, остракод, брахиопод, конодонтов, хитинозой, граптолитов в пограничных отложениях ордовика и силура Прибалтики. Наиболее резкие изменения произошли на границе поркунского и юрусского горизонтов, что объясняется крупной регрессией моря в конце ордовика вследствие гляциоэвстатического понижения уровня мирового океана в связи с оледенением в Северной Африке. Экологическое влияние эвстатической регрессии было дифференцированным по отношению к разным группам организмов: сильнее пострадали более глубоководные формы. Наблюдается прогрессирующая космополитизация фауны Прибалтики в течение позднего ордовика.

Лит. 12 назв. Илл. 4 рис.

УДК 552.58 : 551.733.1/3(474.2)

Этапы и обстановки накопления кукерситовой (водорослевой) органики в ордовике и силуре Эстонии. Кыртс А. А., Мянниль Р. М., Пылма Л. Я.,

Эйнасто Р. Э. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 87.

Рассматриваются уровни проявления и виды захоронения керогена кукерсита в карбонатных отложениях ордовика и нижнего силура Эстонии (от аренига до среднего венлока). На основе составленной фациограммы рассмотрена связь накопления кукерситовой органики с седиментационной цикличностью: наиболее благоприятные условия для массового образования водорослевой органики существовали в приливной зоне с нулевой седиментацией в течение первой регрессии после обширной трансгрессии и во время последней трансгрессии перед общей регрессией.

Предложен модельный профиль бассейна для времени наиболее интенсивного накопления кукерситовой органики в среднем ордовике.
Лит. 19 назв. Илл. 3 рис.

Развитие сообществ брахиопод в силуре Литвы. Мустейкис П. К. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 96.

На основе количественной оценки встречаемости видов в силурийских отложениях Литвы выделено 12 сообществ брахиопод. Благодаря детальному фациальному и стратиграфическому расчленению изученных разрезов выявлено пространственное распространение выделенных сообществ. Установлено, что вертикальная и горизонтальная последовательность сообществ брахиопод главным образом отражает изменения среды их обитания в ходе геологической истории бассейна. Рассмотрены основные закономерности распространения сообществ в силурийском бассейне Литвы.

Лит. 15 назв. Илл. 4 рис.

УДК 556.074.6 : 551.3.051 : 551.733.3(470.117)

Условия развития фаунистических ассоциаций в силурийском мелководно-морском бассейне на юге Новой Земли. Нехорошева Л. В., Патрунов Д. К. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991, С. 105.

Комплексное литолого-стратиграфическое изучение непрерывного преимущественно карбонатного разреза (2000 м) на юге Новой Земли выявило важную роль биотических и абиотических факторов развития и распределения фауны. Широкое распространение водорослевых осадков и высокая скорость накопления илов в силурийском Южновоземельском бассейне сдерживали и ограничивали жизнедеятельность бентоса, несмотря на прочие благоприятные условия его существования. В результате влияния перечисленных неблагоприятных факторов бентосные сообщества приобрели такие черты, как: 1) приуроченность к определенным фациям; 2) богатство и разнообразие бентосных групп на одних интервалах разреза и монотонность — на других; 3) разобщенность по разрезу характерных (руководящих) фаунистических ассоциаций; 4) пятнистость поселений бентоса. Специфическая среда отразилась и в несовершенстве рифовых структур.

Лит. 8 назв. Илл. 1 табл.

УДК 551.733.3/.734.022 : 567

Крупные фациальные изменения в силуре-девоне и их влияние на ихтиофауну. Марк-Курик Э. Ю., Мярсс Т. И. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 112.

В силуре и девоне ряда регионов (Великобритания, Скандинавия, Прибалтика, Тиман, Северная Земля) на разных уровнях наблюдается замена карбонатной седиментации терригенной. На основании изучения остатков позвоночных эти терригенные отложения имеют морское происхождение. В морях этих периодов отлагались как пески, алевриты, глины, так и разнообразные карбонатные отложения. Наличие терригенного компонента говорит об интенсивности сноса, а не о гидрхимическом режиме бассейна.

Лит. 19 назв. Илл. 4 рис.

Рубежи в развитии брахиопод карбона Восточно-Европейской платформы и стратиграфические границы. Григорьева А. Д., Донакова Л. М. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 121.

Рассмотрены количественно различные рубежи в развитии каменноугольных замковых брахиопод Восточно-Европейской платформы, сделаны выводы о значимости проведения соответствующих региональных стратиграфических границ и дана оценка границ высокого ранга в межрегиональном и планетарном масштабе.

Лит. 9 назв.

УДК 564.53

Этапность развития основных групп цефалопод. Шиманский В. Н. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 129.

Проанализирован обширный материал по головоногим моллюскам фанерозоя, насчитывающим свыше 30 отрядов. Отчетливо выделяются три этапа: раннепалеозойский, метазойский и мезокайнозойский. Смена эволюционных этапов головоногих не совпадает с рубежами периодов. Главную роль при этом играют изменения условий существования и особенности коэволюции разных групп головоногих, а также головоногих с другими группами фауны.

Лит. 13 назв. Илл. 1 рис.

УДК 563.9

История формирования глубоководной фауны иглокожих. Соловьев А. Н., Миронов А. Н. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 135.

Современные иглокожие [И] населяют все зоны океана вплоть до ниж. горизонтов ультраабиссали (11 000 м). В абиссали и ультраабиссали [И] нередко доминируют по продуктивности, а иногда и по таксономическому разнообразию. Особенно хорошо представлены в ископаемой летописи морские ежи [МЕ] и морские лилии [МЛ], что дает возможность привлекать палеонтологические данные для решения вопросов истории формирования глубоководной фауны. Некоторые группы [МЕ] (Urechinidae, Pourtalesiidae) и [МЛ] (Bathyrhinidae) появились в мелководных отложениях на рубеже мезозоя и кайнозоя (маастрихт-даний). Отсутствие этих групп в послепалеоценовых шельфовых отложениях не связано с их вымиранием, а свидетельствует о переходе к жизни на больших глубинах; ныне эти группы широко представлены в абиссали. Ряд групп современных глубоководных [И] представлен бенто-пелагическими формами (голотурни-элазиподы, морские звезды-бризингиды). Значительное увеличение подвижности, а также переход последней группы к сестонофагии отражают изменения в стратегии питания в условиях, характеризующихся низкими пищевыми ресурсами. Основные области формирования глубоководной фауны — Арктика и низкие широты Индо-Вестпафифики. Формирование современных фаунистических комплексов абиссали, по-видимому, началось в послезоценовое время, в период становления кайнозойской системы циркуляции вод в океане.

Лит. 10 назв. Илл. 1 рис.

События и биостратиграфия. Цагарели А. Л. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 143.

Рассмотрены два примера влияния событий на развитие морской и наземной фауны. Подтверждено мнение, что начало очередного цикла совпадает с экспансией новых групп фауны в условиях стабилизации тектонического режима. Затем происходит дифференциация условий и адаптация организмов к разным нишам. Кончается цикл вымиранием.

Лит. 10 назв.

Смена флоры и фауны Внутренней Ангариды близ границы перми и триаса. Садовников Г. Н. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 147.

Смена биот начинается в гагарьеостровское и заканчивается лишь в устькельтерское время. Это процесс сложный, многоступенчатый. Единого рубежа, на котором происходила бы смена всей биоты, нет. Наиболее резкие смены в разных группах организмов разновременны. Нередки случаи чередования в разрезе ассоциаций пермского и триасового типа. Межрегиональные корреляции и проведение границы между системами возможны только на основе сравнения последовательностей биотических смен по возможно более полному набору компонентов.

Лит. 6 назв. Илл. 2 рис.

Пыльца покрытосеменных, как показатель основных палеофлористических перестроек в меловое время (Тургайский прогиб, Восточное Приаралье). Нестерова Е. В. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 154.

В результате изучения пыльцы покрытосеменных из меловых отложений Приаралья и Тургая выделены богатые палинокомплексы. Они приурочены к двум стратиграфическим уровням: неоком-апту и апту-нижнему альбу. Полученные сведения о появлении и развитии покрытосеменных растений на данной территории совпадают с таковыми для Австралии и Канады. Сделан вывод о единой климатической зоне умеренных широт для этих регионов в неокомтуронское время.

Лит. 6 назв. Илл. 1 рис.

Этапы развития раннеплейстоценовых флор Закавказья по палинологическим данным. Филиппова Н. Ю. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 159.

На основании результатов проведенных исследований и литературных данных проанализировано распространение палинофлоры в нижнеплейстоценовых отложениях Закавказья и произведено сопоставление раннеплейстоценовых палинокомплексов Западного и Восточного Закавказья. Выявленные этапы и рубежи в развитии раннеплейстоценовых флор Закавказья могут служить надежным основанием для проведения межрегиональной корреляции отложений этой территории.

Лит. 11 назв. Илл. 2 табл.

Развитие акул в критические моменты мезокайнозойской истории Земли. Железко В. И. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 168.

На основании изучения акуловых рыб в мезокайнозойское время установлено, что масштабы эволюционных изменений на границе мела-палеогена и эоцена-олигоцена разного ранга.

Лит. 15 назв. Илл. 1 рис.

УДК 569.32. : 551.77(477.6+574.4)

История формирования основных типов сообществ мелких млекопитающих в позднем кайнозое (на примере Западного Алтая и Приазовья). Москина О. Д., Мацуей В. М. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 174.

Рассмотрены основные типы сообществ мелких млекопитающих позднего кайнозоя. Для различных регионов Евразии эти сообщества могут быть разделены на более мелкие единицы (фаунистические комплексы или группировки и т. п.), которые характеризуют дробные стратиграфические подразделения, используемые преимущественно при региональных корреляциях.

Лит. 8 назв.

УДК 569.61

Некоторые итоги и проблемы изучения мамонтовой фауны. Верещагин Н. К. // Важнейшие биотические события в истории Земли. Труды XXXII сессии ВПО. Таллинн, 1991. С. 181.

Мамонтовая фауна, населявшая Северную Евразию на протяжении 70 тысячелетий валдайского оледенения (вюрма Европы, висконсина Сев. Америки), была четко адаптирована к сухому и холодному климату. Мерзлые трупы представителей этой териофауны — прямой предшественницы современной — являются ценнейшим источником разнообразной информации. В организационном отношении основные затруднения в изучении названной фауны заключаются в получении своевременных сведений о новых находках трупов зверей, вытаявающих из многолетней мерзлоты. Научные итоги в области исследования мамонтовой фауны изложены в серии трудов Мамонтового комитета, изданных за последние 20 лет.

Лит. 10 назв.

Академия наук СССР. Всесоюзное палеонтологическое общество. Академия наук Эстонии. Институт геологии.

Важнейшие биотические события в истории Земли.

Труды XXXII сессии ВПО. На русском языке. Редакционно-издательский совет АН Эстонии, Таллинн.

Редактор Л. Левина. Подписано к печати 27. 11. 91. Бумага 60×90/16. Печатных листов 12,75. Условно-печатных листов 11,86. Учетно-издательских листов 11,31. Тираж 750. Заказ № 3371. Тартуская типография, 202400 Тарту, Юликооли 17/19.

IK

Важнейшие биотические события в истории Земли

