

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ПРОБЛЕМЫ
ДОАНТРОПОГЕННОЙ
ЭВОЛЮЦИИ
БИОСФЕРЫ



МОСКВА «НАУКА» 1993

Проблемы доантропогенной эволюции биосферы.— М.: Наука, 1993.— 320 с.— ISBN 5-02-004538-1

Книга посвящена обсуждению результатов изучения разных аспектов эволюции древней биосферы: ритмичности и цикличности ее развития, кризисных и устойчивых ситуаций, принципов распознавания разных состояний биосферы. Анализируются события разного ранга в истории развития органического мира и сопряженные с ними абиотические изменения. Обсуждаются возможное влияние биосферы на формирование атмосферы, формирование климата и т. д., и влияние на нее внешних факторов. Большое место уделено значению микробных сообществ в ранней истории биосферы.

Для экологов, биологов и геологов, занимающихся изучением развития биосферы.

Problems of Pre-antropogenic evolution of the Biosphere

This book contains papers on different aspects of the study of the ancient biosphere evolution. The issues of the cyclic nature and periods of its development are elucidated, changes in the taxonomic diversity are analysed. There is noted the role of the bacterial (microbe) factor at early stages of the biosphere evolution. The problems of palaeoclimatic and geochemical environments and the evolution of sedimentation are tackled; the analysis of isotope data is described as well as the possibility of recognition of crisis situation symptoms, at the beginning and at the end of them.

For ecologists, biologists and geologists.

Ответственный редактор
доктор геолого-минералогических наук
А. Ю. РОЗАНОВ

Рецензенты: *М. А. Федонкин, М. А. Семихатов*

П1 $\frac{1904000000-292}{042(02)-93}$ 229-93, I полугодие

ISBN 5-02-004538-1

© Российская академия наук, 1993
© Коллектив авторов, 1993

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемый читателю сборник составлен по материалам рабочего совещания, проведенного на базе Ростовского государственного университета по теме «Основные особенности эволюции ведущих компонентов биосферы, закономерности ее современного состояния и тренда дальнейшего развития» (секция «Эволюция биосферы») в рамках Программы биосферных и экологических исследований РАН СССР.

На совещании, в котором принимали участие специалисты разных институтов РАН СССР, МинГео и университетов, были подведены предварительные итоги по вопросам изучения различных этапов развития древней биосферы, ритмичности и цикличности, кризисных и устойчивых ситуаций симптоматики кризисов, принципов распознавания разных состояний биосферы, геохимических закономерностей эволюции биосферы. Большое внимание было уделено значению и развитию микробных сообществ в истории Земли. Обсуждались общие характеристики взаимодействия микроорганизмов в реликтовых цианобактериальных сообществах, которые могут служить современным аналогом для понимания биогеохимических процессов в ископаемых микробных сообществах. Обсуждались проблемы накопления и образования древних осадочных пород, роль древних организмов в минерализации, диагенетических преобразований в геологическом прошлом, роль биогенных факторов в формировании древних фосфоритов. Широкий круг вопросов был затронут в связи с изучением климатических изменений в истории Земли. В результате обсуждений было зафиксировано, что эволюция биоты в истории Земли наиболее доказательно зафиксирована в таксоногенезе. Анализ динамики таксономического разнообразия путем учета новообразованных и вымерших таксонов разного ранга на конкретных геосторических этапах является в настоящее время наиболее объективным методом установления рубежей перестроек биоты. Подчеркивалась необходимость комплексного исследования разновозрастных биот, развивавшихся в разных условиях, важность изучения кризисных событий на представителях разных групп ископаемых беспозвоночных и позвоночных животных. Ряд основных положений вошли в составную часть Международной программы МПГК ЮНЕСКО. В связи с реорганизацией Академии Наук и созданием Государственной программы «Глобальные изменения природной среды и климата», программы секции «Эволюция биосферы» органически переросли в соответствующие ресурсы Государственной программы (проект 29, 303).

Б. С. Соколов

ОТ БИОСФЕРЫ ПРОШЛОГО К ЕЕ БУДУЩЕМУ

Среди важнейших направлений фундаментальных исследований АН СССР Программа биосферных и экологических исследований (Комиссия по проблемам экологии Президиума Академии наук) заняла сейчас первостепенное положение. Трудно назвать другую программу, более отвечающую духу и предназначению Академии, ее уникальной подготовленности к мультидисциплинарному охвату проблемы и ее моральному праву и обязанности формулировать независимые от ведомственных позиций суждения и экспертные заключения о состоянии жизненной среды, путях гармонизации отношений природы и общества. Первоначально предложенная концепция программы замыкалась на проблемах экологии современной среды человеческой жизни, экологического мониторинга, изучения факторов биосферного риска и совершенно не затрагивала геоисторический аспект биосферного процесса. В ходе обсуждения мы пришли к необходимости введения в программу раздела «Эволюция глобальной экологии. Выпадение из поля зрения прошлого биосферы, ее предьстории (в чем устойчиво и традиционно грешат почти все экологи-прагматики) легко понять: современное состояние биосферы, надвигающиеся планетарные климатические и гидрологические кризисы, региональные экологические катастрофы столь тревожны, что именно нынешнее состояние окружающей среды во всех ее измерениях оказалось в центре внимания множества людей, государств и мировой политики. Можно сказать больше: угрожающий миру зловещий призрак ядерной войны начинает отступать под натиском реальных, глобальных по своим последствиям экологических трагедий. Они реально могут затронуть все геосферные оболочки, привести к общему кризису, за чертой которого одинокая планета перестанет быть, возможно, единственной во всей Вселенной носительницей высших форм жизни.

Однако следует знать (и ученые-естествоиспытатели обязаны это объяснить), что биосфера возникла не вдруг; в длительном развитии (многие сотни миллионов лет) она прошла ряд кризисов и ее современное состояние не есть изначальное или плавно сформировавшееся в ходе эволюции жизни и поддерживающих ее различных абиотических факторов. Чрезвычайная специфика современной биосферы лишь в одном (конечно, самом главном!) — в ход ее нерав-

номерного, но естественноисторического развития вторгся человек со своей безрассудной (хоть он и *Homo sapiens*) и всесветно очень плохо контролируемой промышленной, военной и различной хозяйственной деятельностью. Геологически нормальное течение биосферного процесса роковым образом исказилось. «Природа больна людскими безумиями», — сказал Н. К. Рерих («Семь тайн космоса»), и в этом жестоком приговоре он совершенно прав.

Человечество оказалось в техногенной ловушке им же самим созданной и продолжающей усиленно создаваться во всех средах существования и проникновения человека. Отравляются и замусориваются уже не только суша и воды, но и космическое пространство, у рубежей риска оказываются регулирующие и стабилизирующие параметры атмосферы и климата Земли. Можно ли было этого избежать? Думаю, что нет. Жизнь (начиная от ее самых древних самовоспроизводящихся молекулярных систем), укрепившись на Земле однажды — вероятно, около 4 млрд лет тому назад, — уже никогда с тех пор не прерывалась, как единый процесс, и, как показал великий В. И. Вернадский, стала мощнейшим геобиологическим фактором формирования атмо-, гидро- и литосферы с ее уникальным феноменом — почвенным покровом, обеспечившими формирование и эволюцию самой биосферы. Важнейшая особенность последней — исключительное разнообразие ее таксономических, ценологических и вообще экологических компонентов. Но палеонтологическая летопись свидетельствует, что в их соотношении не было хаоса, хотя биосферная эволюция и прошла через целый ряд кризисов, в том числе и глобальных, связанных с великими вымираниями и экспансиями. В этом развитии существовала достаточно жесткая последовательность, направленность, чтобы не сказать предопределенность. И раз возникшие биологические и биотические структуры с неизбежностью вели эволюционное развитие в основном по ступеням усложнения и дифференциации, хотя и с зигзагами. Одним из путей явилась цефализация (ее зачатки обнаруживаются уже в венде), которая в ветви с ярко выраженным прогрессом высшей нервной деятельности вызвала появление гоминид с их доминантной вершиной — человеком. Этот «триумф эволюции» закономерно может быть вписан в ее программу, растянутую на миллионы лет, но только сейчас приходит понимание экстраординарного и, возможно, рокового смысла положения, занятого на планете единственным биологическим видом из великого множества живых существ, созданных творящей силой природы.

Мы хорошо понимаем причины, поставившие человека и человеческую популяцию в особое положение: это совершенствующийся разум, ищущий почву борьбы за сохранение вида и стремящийся подчинить себе природные стихии; это накапливающийся и передающийся опыт бесчисленных поколений; это неизбежное производство нового знания и открытие путей его материализации уже в рамках социума, а не стада. Только ретроспективный взгляд позволяет понять, что с появлением человека произошла величайшая

биологическая революция с непредсказуемыми последствиями для судьбы самой биосферы. Наши знания еще слишком скудны, чтобы представить суть событий, произошедших на этом пороге (не поэтому ли человеческая мысль так цепко держится за Творца и провидение?), но совершенно очевидно, что на Земле появилась сила, которой суждено было стать силой геологического масштаба, и начавшийся процесс ее развития невозможно было задержать ни на самых ранних стадиях (например, охотничьих или пастушеских), ни в XX в., когда научное знание и техническая цивилизация открыли пути и к необычайному взлету качества жизни, и к ее катастрофической деградации и возможности тотального уничтожения.

Слова слепого провидца Жана-Батиста Ламарка, сказанные около двух столетий тому назад: «Человеку суждено истребить самого себя, после того, как он сделает Землю непригодной для обитания», одними оказались неслышанными, другие, хоть и восприняли их зловещий смысл, оказались беспомощными в противоречивом и расчлененном мире. Опутанные предрассудками, утопическими догмами, экономической и политической конъюнктурой, страдающие близорукостью временщиков, мы лишь сейчас становимся свидетелями пробуждения Разума — и больше под влиянием страха, чем подлинного понимания повелительной необходимости жить с природой в гармонии и согласии, отбрасывая вековой императив покорения природы. Безнравственность этого императива, защищавшего многими интеллектуалами-пророками, претендующими на философское и социальное лидерство, только теперь входит в структуру нового критического мышления. Нарастающее противостояние экологической культуры бездумной технической цивилизации вселяет оптимизм и надежду на то, что роковой ход геоисторических событий в антропогене может еще быть исправлен, что биосфера будущего не останется безлюдной.

В нашем обществе очень модной стала вера в ноосферу, но это понятие подвергается редкостной вульгаризации, что обычно и случается с атрибутами массовой культуры. Сфера разума — еще очень отдаленное состояние биосферы, и путь к нему лежит не через веру, а через глубоко осознанную деятельность нравственно зрелого всего человеческого общества.

Приступая к реализации академической программы биосферно-экологических исследований, мы исходим прежде всего из общего учения В. И. Вернадского, рассматривая, таким образом, современную биосферу как экологическую систему первого порядка, являющуюся итогом планетарного биосферного процесса, необратимо развивавшегося на протяжении гигантского геологического времени, важнейшие биосферно-экологические события которого (перестроенные, кризисные и т. п.) могут теперь иметь достаточно точные изотопные датировки своего начала и протяженности. Эта геосторическая составляющая биосферы отнюдь не второстепенная ее характеристика, хотя вполне естественно, что многие другие аспекты биосферы, глобальной и региональной экологии вызывают значи-

тельно более широкий и острый интерес. Изучение отдаленного и ближайшего прошлого биосферы, ее эволюции позволяет обнаружить естественноисторический ход событий на Земле без влияния антропогенного фактора и лишь в недавнем историческом прошлом — с его ослабленным влиянием. Представляется очень важным вскрыть естественные тенденции эколого-биосферного процесса на Земле, выявить те или иные причины и закономерности возникновения глобальных и региональных биотических событий, выяснить, как природа сама справлялась с кризисными ситуациями, какое направление приобретало течение эволюционного процесса после тех или иных перестроек, особенно катастрофического (революционного) характера.

Сфера исследований, к которой обращено наше внимание, лежит главным образом в рамках геологических наук и палеонтологии и опирается на разнообразные реконструкции геологического и биологического прошлого планеты. Лишь на первый взгляд проблема эволюции биосферы воспринимается как сугубо академическая, не связанная с практическими задачами. Она и в самом деле относится к числу фундаментальных проблем науки, но включает по крайней мере два направления исследований, следствия из которых исключительно важно учитывать в прикладных разработках.

Прежде всего это представление о чрезвычайно длительных путях формирования устойчивости и надежности экологических систем всех порядков, систем равновесных, саморегулируемых и сформировавшихся только в земных условиях. Неприложный вывод из этого научно и твердо установленного факта — требование величайшей осторожности со стороны различных промышленных, хозяйственных и военных ведомств всех стран и обращении с этими природными системами. В известных пределах (научно жестко ограниченных) они способны залечивать наносимые раны, но легко перейти критическую грань равновесия, за которой неминуемо последует распад экологической системы, ее деградация или просто гибель. Используемое при осуществлении крупных промышленных проектов прогнозно-экологическое моделирование обычно находится на крайне низком уровне, а часто и не может учитывать все параметры масштабности природного феномена, и прежде всего в р е м я (нередко десятки и сотни миллионов лет), израсходованные природой на достижение устойчивости экосистем, геоисторически твердо вписанных в определенную ландшафтно-геологическую обстановку. Сказанное имеет прямое отношение к нашим так называемым проектам века: Байкал и его окружение, переброска стока северных рек, Арал и Каспий, изменение всего режима Волжского бассейна, отчленение Невской губы, освоение Западно-Сибирской низменности и т. п., не говоря уже о бесчисленных совершенно некомпетентно реализованных локальных экологических экспериментах (а правильнее сказать — преступлениях), связанных в том числе и с размещением АЭС и химических производств в зонах развития древнего карста (Европейская Россия), древних солеродных бассейнов, в сейсмически

активных районах (Закавказье и др.) и т. д. Даже в обращении с глобальными сферами Земли (атмосфера, Мировой океан) нельзя забывать, что, например, на формирование защитного озонового экрана Земли потребовалось не менее 2 млрд лет, и только с его образованием органическая жизнь могла охватить всю поверхность суши и гидросферы (от 600 до 1000 млн лет тому назад). Но на исходе XX в. разрушительный вектор технической цивилизации человека добрался и до этого главного гаранта живого на Земле, а в дополнение — грозит климату Земли непредсказуемыми последствиями рост парникового эффекта из-за избытка CO_2 в атмосфере.

Другое важнейшее направление использования историко-биосферных знаний, получаемых с помощью палеонтологии и связанных с ним наук о Земле, устремлено на создание и совершенствование (с учетом эколого-ценотического и биогеографического анализа) опорной эохронологической (биостратиграфической) базы геологии (событийное расчленение и корреляция осадочного чехла континентов и дна Мирового океана). Эта база — одна из теоретических основ геологических синтезов, поисковых прогнозов, научной геологической картографии, выявления этапности в активизации роли самого «живого вещества». Но чисто геологические результаты исследований в рамках названного направления здесь совершенно не рассматриваются, хотя в биосферно-экологической программе на них постоянно приходится опираться, поскольку фундаментальное для эволюции биосферы понятие о «былых биосферах» целиком берется из геологии и палеонтологии.

Геологическая история биосферных преобразований длительна, многообразна, а понимание ее хода чрезвычайно важно в прогнозных целях. Особый, конечно, интерес представляет новейший этап геологической истории, переходящий в будущее. В нашей программе он занимает самостоятельное положение и рассматривается отдельно. Однако ведущие линии биосферного процесса были заложены в глубокой древности (в частности, связанные с эволюцией экосистемы бактерий и других микроорганизмов), и именно они в совокупности с изменениями абиотических (геологических, географических, климатических) факторов среды жизни являются предметом обсуждения первой научной сессии по программе, посвященной проблеме эволюции ведущих компонентов биосферы. Можно назвать некоторые общие темы, которые сейчас и в дальнейшем будут в центре внимания мультидисциплинарной группы исследователей, которые связывали свои интересы с событиями, произошедшими в докембрии и фанерозое:

выявление основных этапов развития экосистем в геологическом прошлом, возникновение экологических кризисов, их истолкование, пути проникания и последствия;

великие вымирания и их причины, ход возрождения сообществ в опустошенных экологических нишах;

установление времени формирования экосистем, прошедших путь

до современности, их трансформации и возможные направления дальнейшего развития;

влияние изменений климата на пространственное распределение организмов и возможные изменения темпов эволюции, расселение и образование центров происхождения новых групп организмов;

миграции в связи с изменениями региональной и глобальной палеогеографии, положением литосферных блоков и изменениями уровня Мирового океана;

влияние изменений в составе атмосферы на эволюцию и состав ассоциаций органического мира, начиная с докембрия;

определение влияния изменений геохимического фона (регионального и глобального), а также геохимических циклов на процессы развития и расселения организмов и т. п.

Это лишь примерный набросок тематических исследований, которые так или иначе тесно между собой связаны и которые в комплексе способны пролить свет на целостность биосферного процесса от его достаточно еще таинственного начала к ряду менявшихся состояний на протяжении позднего протерозоя и фанерозоя вплоть до современности и прогнозируемого будущего.

Обобщаемая обширная геологическая и палеонтологическая информация должна вскрыть естественный механизм корреляции всех геосферных и собственно биосферных (биотических) процессов прошлого, позволивший биосфере Земли пережить все ее катаклизмы и кризисы, избежать за миллиарды лет полной гибели живого, сохранять сотни миллионов лет бесконечное разнообразие жизни, несмотря на периодическое вымирание не только огромных видовых популяций, но и крупнейших таксонов типового ранга, и в конечном счете достигнуть этого экологического равновесия, нарушить и сломать которое ныне оказался способным лишь один-единственный из полутора миллионов видов — *Homo sapiens*. Разнообразие жизни и форм адаптации, возможно, главное условие сохранения жизни: периодически опустошаемые экологические ниши неизбежно становились ареной экспансии новых форм биоса. Ошибочно думать, что последние всегда более прогрессивны, т. е. имеют более высокий уровень организации, они прежде всего более адаптивны. Легко представить, например, что элиминация человека и сопутствующих ему форм жизни из биосферы не привела бы еще раз к новому прогрессивному эволюционному скачку. Это могло произойти только однажды. Вот почему человек уже нравственно обязан сохранить современную земную биосферу и вложить свой Разум в ее благоустройство, как достойную его среду обитания.

ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ДРЕВНЕЙ БИОСФЕРЫ

Составной частью Программы биосферных и экологических исследований АН СССР являлось исследование закономерностей развития биосферы прошлого.

Естественно, что изучение эволюции биосферы (а именно так назывался один из блоков проектов) во всех аспектах является само по себе весьма значительной и многоплановой проблемой, требующей специального длительного (если практически не бесконечного) и мультидисциплинарного изучения.

Поэтому в рамках упомянутой программы и затем государственной программы «Глобальные изменения природной среды и климата» необходимо было сконцентрироваться на наиболее общих вопросах изучения эволюции биосферы, провести исследования по возможному определению положения сегодняшней биосферы в разномасштабных ее циклах и на основе разработки модели кризиса определить стадию современной кризисной ситуации.

Изучение эволюции биосферы началось фактически со времени появления термина «биосфера». С тех пор прошло немало времени, и мы на сегодня имеем лишь самую общую картину, не позволяющую пока подойти к достаточно строгому прогнозу ее развития на последующие времена.

Накопленный опыт, однако, позволил исследователям сделать ряд очень важных выводов, в значительной мере определяющих направления дальнейших исследований. Наиболее важными из них следует считать вывод о циклическом и периодическом характере развития биосферы и высокой степени ее саморегуляции и вывод о том, что пока единственным реальным путем распознавания состояния биосферы в прошлом является анализ изменения таксономического разнообразия. В последнее время прошло также и осознание огромной роли в функционировании и развитии биосферы ее бактериальной (микробной) составляющей. В результате Г. А. Заварзиным было сделано очень важное предположение о «двухъярусном» строении биосферы, состоящей из бактериального основания и эукариотической надстройки. При этом оказалось, что основа крайне консервативна и устойчива, в то время как надстройка гораздо менее устойчива и изменяется достаточно быстро. В этой связи большой научный интерес стали представлять исследования ранних (докембрийских) этапов эволюции биосферы, где микробная часть долгое время, вероятно, была преобладающей.

Одним из кардинальных является вопрос о том, насколько внешние причины, такие, как космическая периодичность, тектонические процессы, климатические изменения и т. д., соотносятся с внутренней саморегулируемостью и периодичностью развития биосферы, на-

сколько эти процессы («абиотические» и «биотические») влияют друг на друга.

На сегодня сложились по крайней мере три разных позиции. Одни исследователи полагают, что космическая периодичность всех порядков находит отражение в периодичности тектонических движений, изменениях уровня океана, климатических флуктуациях и соответственно вызывает периодические изменения в биосфере.

Другая позиция сводится к тому, что биосфера, как саморазвивающаяся и саморегулируемая система лишь отвечает защитными реакциями на все внешние воздействия и в значительной мере сама формирует такие явления, как, например, климатические изменения. Более правдоподобен, вероятно, промежуточный вариант. Поскольку мы не можем не признать независимость периодичности космических явлений от земных причин и, вероятно, не можем отрицать саморазвитие и саморегулирование биосферы, то суммарная картина должна получиться из сложения векторов как тех, так и других с учетом векторов запаздывающих тектонических и их производных (изменения уровня океана и т. п.) явлений.

Однако получение конкретных данных, подкрепляющих или опровергающих данную позицию или позиции, и восстановление исторической картины изменений биосферы сопряжены в большой степени и с разницей в подходе к интерпретации ископаемого материала, отраженном в породе. Даже в таком, казалось бы, «просто» вопросе, как оценка динамики разнообразия, нет единого подхода и нет единого представления о степени валидности тех расчетов, которые были уже произведены.

Вероятно, в нашей дальнейшей работе необходимы выработка и употребление хотя бы единого подхода. Это дало бы нам шанс оперировать с систематической ошибкой и, таким образом, не очень ошибаться в качественной характеристике процессов. Кроме того, надо иметь в виду, что анализ биологического разнообразия в силу огромного объема информации не может уже плодотворно проводиться без машинной обработки.

Среди основных задач изучения эволюции биосферы наиболее прагматичным и в значительной мере беспристрастным будет составление так называемого «календаря событий», хотя, исходя из разных представлений о роли тех или иных факторов в эволюции биосферы, определенные разночтения могут существовать и при его составлении.

При этом, вероятно, событием следует называть любое изменение таксономического и структурного состава биоты, а его ранг (его значение) будет определяться ареалом его проявления.

В этой связи крайне интересно на первой стадии составление календаря по отдельным регионам и лишь потом — общего. Естественно, что при сложении региональных календарей могут возникнуть трудности из-за расхождений в межрегиональной корреляции разрезов. Именно поэтому в процессе работ по изучению эволюции

биосферы необходимо будет в ряде случаев проведение специальных стратиграфических исследований.

Существенным затруднением в изучении изменений в биосфере является то обстоятельство, что фиксируемое таксономическое разнообразие не может отразить все важнейшие моменты в эволюции биосферы. Действительно, как это было отмечено еще в подготовительной программе «Эволюция биосферы», огромное влияние на изменение биосферы и пути ее развития имели такие события, как возникновение эукариотических организмов, колонизация суши бактериями, водорослями, грибами, беспозвоночными, а затем позвоночными. Но именно эти события сегодня не могут быть уловлены более или менее достоверно нашим основным методом, и следует искать новые подходы в распознании времени проявления этих новаций.

В ряде случаев даже при глобальных биосферных перестройках мы не в состоянии фиксировать крупные события, поскольку вообще имеем минимум информации об организмах. Это прежде всего относится к докембрию. При этом невозможно пренебречь этим этапом, так как он составляет около $7/8$ истории нашей планеты, и, таким образом, самые крупные циклы не могли бы быть распознаны без понимания этого отрезка времени.

Биосферные изменения в докембрии (кроме венда) могут быть пока фиксированы в основном лишь опосредованно, через анализ эволюции осадочного процесса, распространения и характера биогенных пород и в особенности углеродистых их разновидностей, анализ изотопных соотношений биогенных элементов и т. д. Последнее опирается на предположение о том, что в изотопных системах элементов вод Мирового океана находят отражение глобальные процессы, происходящие в лито-, гидро- и биосфере, и это дает возможность использования изотопных данных по осадочным породам для выявления этапов глобальных перестроек в прошлом.

В связи с исследованиями ранних этапов развития биосферы возникает необходимость рассмотрения таких вопросов, как происхождение гидросферы и океанических водоемов, оценка продуктивности биосферы и реконструкция изменений биомассы во времени.

Как по первому, так и по второму вопросу наметились существенные расхождения в выводах, которые прежде всего определяются различиями в методических подходах и недостаточной статической достоверностью материалов.

История формирования гидросферы, и в частности океанов, имеет для нас принципиальное значение и может быть познана через посредство исследований состава пород и изотопного состава наиболее характерных элементов, таких, как Sr, S, C, O, а также через глобальные палеогеографические реконструкции. Последние тем труднее, чем с более древними отрезками времени мы имеем дело.

Достоверные оценки биопродуктивности биомассы на тех же этапах эволюции биосферы пока также затруднительны и порой весьма противоречивы. Предположение о том, что изменение коли-

чества накопленного в породах вещества каким-то образом отражает изменение продуктивности биосферы, возможно и справедливо, но лишь в самом общем виде.

Одним из самых существенных элементов работ по эволюции биосферы являются специальные исследования палеоклиматов. Сами по себе палеоклиматические исследования должны включать прежде всего изучение резко контрастных климатических индикаторов, таких, как тиллиты и эвапориты, попытки распознавания разных климатических обстановок, включая умеренные, и выявление на этой основе климатической зональности. Дополняя биогеографические данные, эти исследования могут дать нам реальную основу для обсуждения вопросов фауно- и флорогенеза.

К этому следует добавить, что палеогеографические построения, являясь важнейшим элементом исследований эволюции биосферы, могут быть существенно улучшены только после разработки и уточнения принципов районирования, по которым сегодня нет единых позиций. Может быть, даже не столько важна выработка единых позиций (что, вероятно, объективно трудно), сколько необходима договоренность о едином подходе к сквозному анализу по всему фанерозою.

Достаточно сложной оказывается и проблема соответствия палеогеографических реконструкций из-за существенно разной оценки исходных геологических, тектонических и палеомагнитных данных. В этой связи хочу напомнить, то для палеозоя на сегодня единственным достаточно надежным критерием проверки палеогеографических реконструкций являются биогеографические данные.

Один из важнейших аспектов изучения эволюции биосферы — распознавание не только самих событий, и особенно кризисных ситуаций, через посредство анализа динамики разнообразия, но и выяснение закономерной стадийности развития самых кризисных ситуаций от входа до выхода из кризиса. Проведенные Н. Н. Каландадзе и А. С. Раутианом в этом направлении работы по программе уже дали возможность сделать первые наброски. Модель развития кризиса, вступление и выход из него были разработаны на примере анализа мезозойских континентальных биот. Определена стадийная симптоматика кризиса. В этой связи необходимо провести апробацию упомянутой и предлагавшихся ранее моделей на других объектах (как морских, так и континентальных).

Как известно, резкое расхождение существует по вопросу о значении импактных событий на биосферные процессы.

В ходе исследования по программе Л. П. Татарина было высказано предположение практической невероятности влияния кратковременных глобальных катастроф типа астероидной зимы на массовое вымирание организмов; в связи с этим ставится вопрос о научной достоверности сценариев «ядерной зимы» (и, следовательно, определения реальной роли космических факторов в возникновении кризисов), и выяснению значения иридиевых и других геохимических аномалий должно быть уделено серьезное внимание.

Важнейший элемент изучения эволюции биосферы — исследование разномасштабной цикличности и периодичности ее развития. Проведенные Ю. М. Малиновским работы по закономерностям, проявляемым во времени определенных групп полезных ископаемых, показали принципиальную возможность распознавания биосферных ритмов по ее продуктам. Исходя из предположения, что закономерное повторение в истории определенных типов отложений является нелинейной реакцией биосферы на циклические абиотические процессы, такие, как колебания уровня океана и т. п. Кажется вполне правомерной и идея использования цикличности в развитии биосферы в качестве независимой шкалы, объекта для анализа сопряженных биотических и абиотических событий. Если же принять, что биосферные циклы достаточно равномерны, то может быть поставлен вопрос о валидности изотопных датировок практически по всему фанерозою (во всяком случае, по палеозою). Конечно, это не только весьма странно, но и, возможно, даже ошибочно, однако последние наиболее корректные данные по низам кембрия (530 млн лет) подтвердили в этой части предложенную Ю. М. Малиновским модель.

В ряду пород-биолитов особую роль играют фосфориты. Особенно интересна пространственно-временная связь древних (томмотских) фосфоритов с массовым развитием скелетной фауны. Изучение самих фосфоритов, роли биогенного фактора в их образовании и выяснение взаимосвязей фосфатонакопления и появления скелетных фаун могут быть ключевым моментом в изучении истории биосферы на пути от докембрия к фанерозою.

Я остановился лишь на некоторых аспектах изучения эволюции биосферы, вытекающих из перечисленных в начале статьи основных задач и специфики этой темы в общих исследованиях по вышеупомянутой программе.

Таким образом, может быть намечена внешне очень простая схема наших действий. Необходимо

1. Построить календарь биотических и сопряженных с ними абиотических событий для докембрия и фанерозоя и провести ранжирование событий.

2. Выявить цикличность и периодичность разных порядков, по разным признакам, которые могли бы отражать цикличность развития биосферы.

3. Разработать модели поведения экосистем и биосферы в целом в разных (кризисных и спокойных) состояниях.

4. Исходя из соответствующих моделей и цикличности, дать прогноз современного и на будущее состояния биосферы и тенденций в ее развитии. Иными словами, указать современную позицию биосферы в календаре предопределенных событий.

ОСНОВНЫЕ СОБЫТИЯ В ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

В настоящее время подход к истории жизни на Земле становится преимущественно «событийным». Интерес и самих палеонтологов, и представителей смежных, а иногда и далеких дисциплин оказывается в первую очередь связанным с крупными переворотами в ходе эволюционного процесса. Если обратиться к таким общенаучным журналам, как «Nature» или «Science», то непропорционально большая часть печатающихся здесь статей будет связана с резкими, особенно катастрофическими событиями в истории биоты Земли. Они посвящаются анализу разнообразия биоты на разных этапах ее эволюции, что позволяет выделять катастрофические ситуации, отмеченные массовыми вымираниями, или являются попытками найти причины этих катастроф. В последнем случае явное предпочтение отдается внешним по отношению к самой биоте и обычно экстраординарным факторам, таким, как падение гигантских болидов, вспышка сверхновых звезд, планетарным климатическим катастрофам. Биотическим же взаимоотношениям, внутренним причинам перестроек биоты уделяется гораздо меньше внимания. Известный энтузиаст «событийного» подхода Отто Валлизер во вступительной статье к специальному тому, посвященному глобальным биотическим событиям, призвал к более критичным, взвешанным и дифференцированным подходам к ним (Wallizer, 1986). Он рассмотрел отдельно биотические и абиотические причины кризисов, даже подчеркнул, что абиотические факторы обычно действуют на экосистемы, уже ставшие нестабильными под действием биотических изменений, но все же явно большее внимание он уделил абиотическим воздействиям.

Одна из причин повышенного интереса части палеонтологов к «событийному» подходу заключалась в надежде построить «событийную» стратиграфию с большей разрешающей способностью. При этом глобальный характер событий давал бы возможность синхронизировать изменения в биоте разных регионов, не имеющих общих видов. Строго говоря, многие «событийные» границы являются диахронными: похолодание—потепление или трансгрессия—регрессия распространяются по Земле за какое-то время, в ходе которого различные территории могут приобретать сходные ландшафт и биоту далеко не одновременно. Например, при потеплении сходные биогеоценозы будут сдвигаться по направлению к полюсам, и наоборот. Это сходство может приводить к тому, что сходные ориктоценозы местонахождений, образовавшихся в разное время, будут коррелироваться и считаться синхронными. Положение осложняется тем, что сдвиг биот не будет проходить в направлении север—юг, а будет образовывать весьма сложную траекторию в зависимости от геоморфологии и степени континентализации климата. Все сказанное можно хорошо проиллюстрировать историей плейстоценовых биот Евразии и Северной Америки. Правда, эта же история показывает, что

прохорезы биот в ответ на климатические изменения происходят удивительно быстро и, возможно, ненаблюдаемы для более древних отложений.

Настоящая работа написана в предположении, что причины биологических событий неравноценны, что среди них наибольшее значение имеют инновации в органическом мире. Классифицируя различные причины биологических событий, Валлизер указал на инновации как на наиболее частую причину биологических событий, однако несравненно большее значение имеет то, что последствия инноваций необратимы, тогда как последствия любого другого биотического, а тем более абиотического воздействия обратимы и могут легко нивелироваться биосферой. Сравнивая действие биотических и абиотических причин биологических событий, необходимо иметь в виду, что любое биологическое событие неизбежно оказывается причиной новых событий, придавая эволюции характер необратимого процесса с положительной обратной связью. Попытаемся кратко охарактеризовать те вызванные инновациями биологические события, которые образуют основу исторического развития жизни на Земле, насколько это известно к настоящему времени. Несмотря на реферативный в значительной степени характер изложения, такая работа все же кажется целесообразной. Изменения наших представлений о ходе эволюционного процесса меняются весьма быстро, и достаточно посмотреть на то, как этот процесс изложен в учебниках по теории эволюции, особенно отечественных, чтобы обнаружить, что представления авторов по этому предмету часто совершенно фантастичны. Теория эволюции оказывается удивительным случаем создания теории процесса, фактология которого почти совершенно неизвестна, а зачастую и известные факты продолжают в течение длительного времени игнорироваться. Остается непонятным, каким образом можно фальсифицировать гипотезы о причинах эволюционных изменений при игнорировании многих даже твердо установленных фактов о ходе самого процесса. Для связности изложения будут повторены некоторые соображения, уже высказанные ранее (Пономаренко, 1984), которые тогда были даны очень кратко из-за ограниченности объема публикации. Кроме того, появился целый ряд новых палеонтологических данных, что заставляет изменять, причем существенно, представления о строении и функционировании многих древних экосистем, несмотря на незначительность времени, прошедшего с момента предыдущей публикации.

Жизнь возникает как система с адаптацией, способностью изменяться так, чтобы обеспечить ее существование в окружающей среде, однако уже с самых ранних стадий ее развития у нее появляется и еще одна важнейшая инновация — уже древнейшие, наиболее примитивные прокариотные экосистемы приобретают способность кондиционировать окружающую среду, изменять ее свойства благоприятным для себя образом. Представляется, что в первую очередь это осуществляется за счет развития способности обеспечивать весьма экономные круговороты вещества и энергии, мини-

мизирующие их потери (Горшков, 1985). Эти способности, наиболее полно реализуемые в социальных системах, и было предложено рассматривать в качестве основы эволюции экосистем, а степень их совершенства в качестве главного критерия прогресса биоты. Прогресс биоты оказывается связанным с распространением в ней социальных, в широком смысле, свойств, как уже предполагалось ранее (Пономаренко, 1972).

Древнейшие прокариотные экосистемы, несомненно, были водными и традиционно рассматривались как морские. Во всяком случае, такими считались строматолиты вплоть до последнего времени, когда И. Н. Крылов и Г. А. Заварзин (1988) предложили наземную интерпретацию их образования. При этом, как кажется, никем не рассматривался вопрос о том, что такое «море» и «суша» в глубоком докембрии. Молчаливо предполагается строение земной поверхности было принципиально тем же, что и сейчас. Однако даже если исключить вполне возможное предположение, что могли быть иная гравитационная постоянная и иной характер тектоники, остается вполне определенное отличие ландшафтной картины Земли уже за счет совершенно иного характера эрозии при отсутствии высшей наземной растительности. Водорослево-бактериальные маты дают достаточно плотную пленку, которая могла бы препятствовать эрозии, но они способны существовать только на горизонтальной поверхности; водоросли и лишайники могут обитать и на скалах, но рыхлые наклонные субстраты — элювий, делювий и пролювий — остаются незащищенными и будут размываться очень быстро, так что ландшафт будет контрастироваться, состоя почти из вертикальных скал и почти горизонтальных равнин, простирающихся на огромном протяжении и находящихся вблизи уровня моря. Приливные и штормовые волны могли проходить по этим равнинам на большие расстояния, и береговая черта практически отсутствовала. Водорослево-бактериальные маты могли занимать всю эту равнину, при этом они существовали не в море и не на суше в их современном понимании, а в некоторых особых, почти или полностью не существующих условиях. На них больше всего походят ватты, где, однако, не образуются водорослево-бактериальные маты, которые сохраняются только в гиперсалинных или в вулканических условиях, в других же местах они конкурентно вытесняются высшими растениями. Конечно, и в это время характер ландшафта в первую очередь определялся тектоническими движениями, описанные различия существовали при прочих равных и должны сравниваться одни и те же стадии горообразовательного процесса. По-иному должны были проявляться и различия в уровне выпадения осадков. В настоящее время пустыни существуют при недостатке воды, превышении испарения над выпадением осадков, что сдерживает развитие растительности. При отсутствии растений ландшафт был тем более пустынным, чем больше выпадало осадков, вода активнее размывала горные породы, прорезая глубокие русла, при выходе на равнину давала конгломераты, дальше по равнине распространялись разроз-

ненные по поверхности псефиты, названные В. П. Твердохлебовым (1971) «равнинным пролювием». Ныне такие отложения слагают лишь конусы выноса. Водоросли, активно фотосинтезируя, создавали окислительные условия в ближайшем окружении, при разложении захороненного органического вещества среда становилась восстановительной независимо от количества свободного кислорода в атмосфере. Биомасса и продукция были относительно невелики, во всяком случае трудно принять концепцию В. И. Вернадского о постоянстве количества живого вещества. Из-за нерегулируемой эрозии количество уходящего в осадки органического вещества должно было быть весьма велико, но рыхлость, рассредоточенность и многократная переработка осадков должны были приводить к его значительному окислению, накопление кислорода в атмосфере шло медленно.

Сток с суши был преимущественно плащевым, равнинные реки, где могла бы происходить разгрузка пелитового материала, отсутствовали, стекавшая с суши вода была мутной. Мутность наиболее богатых биогенами прибрежных участков затрудняла утилизацию последних фитопланктоном из-за узости фотической зоны, высокое из-за мутности положение скачка создавало стратификацию водной массы, затрудняло или вообще исключало существование донной фауны. Таким образом, и в водных экосистемах ни биомасса, ни продукция не могли быть значительными. Трудность утилизации поступающих с суши биогенов ухудшала условия существования прокариотного фитопланктона, особенно из-за мелких размеров прокариот, которые не позволяли им выделяться из окружающей водной массы, перемещаться относительно ее. Казалось бы, осмотическое снабжение водных организмов биогенами должно благоприятствовать их миниатюризации для максимизации отношения поверхности к объему. Однако мелкие организмы, лишенные способности передвигаться относительно окружающей среды, быстро истощают биогены в окружающем объеме и оказываются в условиях дефицита. На этот парадокс, как кажется, впервые обратил внимание Б. В. Виленкин. Для преодоления этого обстоятельства существует два способа — приобретение фиксированного положения, что и осуществляют прокариоты при строительстве строматолитов, или заметное увеличение размеров. Последний путь реализуется прокариотами при образовании агрегатов, но он затруднителен, так как строение клеточных стенок прокариот не обеспечивает клеточного взаимодействия. В качестве генеральной линии этот путь реализован эвкариотами. Появление эвкариот оказалось огромным биологическим событием. Увеличение размеров самих клеток, и особенно совершенные способы их агрегации за счет возможности непосредственного клеточного взаимодействия, т. е. появление многоклеточности, несравненно расширили их возможности по сравнению с прокариотами. Важное значение имело и увеличение способности создания запасов питательных веществ у эвкариот, в первую очередь у многоклеточных. Практически лишенные этих запасов прокариоты обречены реагировать на изменения содержания биогенов изменением плот-

ности популяции, что неизбежно связано с потерями биогенов и энергии — при росте снабжения потери происходят из-за обычно недостаточного темпа размножения при его стабилизации, а тем более при его снижении к еще большим потерям приводит неизбежная гибель организмов. Запасные вещества и резервная биомасса крупных организмов позволяют им в меньшей степени реагировать на изменение плотности ресурса изменением плотности популяции и сглаживать сами колебания плотности ресурса. Одноклеточные водоросли вообще теряют значительную часть синтезируемого органического вещества, оно диффундирует в окружающую водную среду и при этом не только теряется органика, но и ухудшается снабжение кислородом из-за его затрат на окисление этой органики. Учитывая все сказанное о преимуществах эвкариот, можно только по присутствию следов установить, что уже существовали не только эвкариотические, но и многоклеточные организмы.

Способность увеличивать размеры была реализована эвкариотами в вендской фауне, состоящей из необыкновенно крупных организмов, но низко разнообразных и одинаковых по всей Земле. Образование этих сообществ, несомненно, оказалось одним из важнейших биотических событий. Однако большинство вендских организмов исчезло, не оставив потомков, такое «лобовое» использование своих преимуществ вскоре сменилось более совершенным формированием высоко разнообразных сообществ специалистов на каждый отдельный случай жизни. Представление о том, что более разнообразные сообщества и более устойчивы, является классическим, восходя по крайней мере к А. Уоллесу, но только в последнее время они были оценены по достоинству и приобрели достаточно широкое распространение. Высокое разнообразие экосистем было связано с совершенным перераспределением в них поступающих ресурсов и низкими их потерями (McArthur, Wilson, 1967; Valentine, 1971). Процесс роста разнообразия значительно, а, возможно, и принципиально ускоряется в кембрии. Это изменение совпадает с еще двумя биологическими событиями — распространяются организмы с минерализованным скелетом и появляются членистоногие, и среди них весьма совершенные фильтраторы, образующие фекальные пеллеты. Первому событию посвящено очень много исследований, хотя оно еще далеко не только от полного причинного анализа, но и от исчерпывающего феноменологического описания. Второе событие гораздо менее популярно, и на нем стоит остановиться несколько подробнее. Оказалось, что в современных морях попадающий в них тонкий пелитовый материал, например пыль, очень быстро отфильтровывается, упаковывается в фекальные пеллеты и отправляется на дно. Без пеллетного механизма мутность воды была бы несравненно выше. Органическое вещество в пеллетах также транспортируется на дно, при этом в воде увеличивается содержание кислорода, а донные осадки обогащаются органическим детритом. Тем самым ухудшаются условия существования бактерий и фильтраторов, но улучшаются условия илоедов. Действительно, мы видим в кембрии

расцвет таких групп, как трилобиты или приапулиды. Запасание органического вещества в осадке позволило сделать его переработку гораздо более равномерной и улучшило снабжение кислородом придонных слоев.

С ордовика начинает формироваться биота, характеризующаяся лучшим освоением толщи воды. Первыми здесь начали играть большую роль граптолиты, затем другие группы беспозвоночных и позвоночных. Проведенный Дж. Сепкоски (Sepkoski, 1978, 1979, 1984) анализ изменений разнообразия фанерозойских морских организмов, показал существование своеобразной кембрийской (сохранившейся и после кембрия) фауны и значительное единство сообществ палеозоя. Новый этап в развитии морских фаун начинается с мезозоя и существует до настоящего времени. Эту фауну Сепкоски назвал «современной». Она характеризуется увеличением роли nekтона, илоедов при сокращенной роли потребителей придонной взвеси.

История развития жизни на суше содержит заметно большее число крупных событий, связанных с биологическими инновациями. Обычно под «выходом на сушу» понимается появление прибрежных куксониевых сообществ. Однако, как уже было сказано, есть основания считать, что водорослево-бактериальные маты существовали в зонах переходных от суши к морю, скорее всего уже в докембрии. Под ними, особенно при перекрывании матов пелитовыми осадками, возникали примитивные почвы, также известные уже в докембрии. В верхнем ордовике, т. е. задолго до появления куксониевых сообществ, удалось найти почвы с ходами каких-то червеобразных животных (Retallack, 1985). Это могли быть малощетинковые черви или членистоногие. С находкой кембрийских морских многоножкоподобных животных (Robinson, 1990) их существование и на суше в раннем палеозое становится весьма вероятным, хотя древнейшие находки многоножкоподобных форм, кампекарид из континентальных отложений известны только начиная с верхнего силура (Almond, 1985). Разнообразие наземных членистоногих в девонских местонахождениях, где присутствуют большинство их групп (Rolfe, 1985), может считаться свидетельством в пользу их достаточно длительной предыстории. Явно наземные Тригонотарбы известны с лудлова (Rolfe, 1990), когда еще не существовало достаточно распространенных куксониевых сообществ и известны лишь дисперсные кутикулы без устьиц. В это время биомасса и продукция континентальных экосистем не могли быть высокими. По высказанным ранее соображениям, трудно определенно назвать их собственно наземными или сообществами континентальных водоемов, хотя маты должны были находиться в воде по крайней мере большую часть времени. Существование настоящих континентальных водоемов, как текучих, так и стоячих, представляется весьма проблематичным вплоть до того, как в девоне сосудистая растительность несколько снизила эрозию и стабилизировала береговую линию.

Возникновение наземных растений с жесткими вертикальными осями, появление камбиальной ткани и вторичной древесины, без

которых рост таких растений не мог происходить, несомненно, оказались величайшим новообразованием. Оно изменило ситуацию сразу в нескольких направлениях. Появилась возможность резко увеличить интенсивность образования органического вещества, так как фотосинтезирующие структуры располагались теперь в трехмерном пространстве, а не на плоскости. Вертикальное положение стволов сделало растения устойчивыми к занесению смываемым мелкоземом, тем самым уменьшились потери органики. Обеспечение жесткости стволов требовало значительного количества древесины, дававшей после гибели растения много детрита, который, как известно, из-за медленности разложения оказывает стабилизирующее действие на экосистемы. Поддержание вертикального положения требовало развития достаточно мощной корневой системы, что повышало противоэрозийные свойства растительности. Можно видеть, что все эти изменения в общем стабилизировали экосистемы. Одновременно этот процесс создавал преимущества для более сложных, долгоживущих и не склонных менять плотность популяции организмов, несомненно способствуя прогрессивному развитию живой природы. В карбоне возникают мощные лепидофитные леса, характеризующиеся большими запасами биомассы и, по-видимому, высокой продуктивностью. По оценке В. В. Плотникова (1979), запасы биомассы и продукция лепидофитных лесов могла достигать 2—3 тыс. т/га, не уступая современным дождевым тропическим лесам. Как отметил тот же автор, характер роста лепидофитов с их очень поздним ветвлением предполагает высокий уровень отпада подроста, что должно было вести к образованию мощной, крупномерной и высококвацинной подстилки и существенным потерям органики. Разнообразию и противоэрозийные свойства этих лесов были невелики, произрастали они на тех же выровненных поверхностях, где до того обитали водорослево-бактериальные маты, часто заливались водой, образуя своеобразные, заполненные крупномерной органикой, водоемы. Это не были торфяные болота, на торфяных болотах деревья вырастают над торфом, тогда как в карбоновом «лесу» органическая масса накапливалась в виде мощной подстилки и деревья росли сквозь нее. Большой отпад при высокой эрозии, обеспечивающей его быстрое захоронение, приводил к тому, что значительная часть неокисленного органического углерода уходила из экосистемы и превращалась в запасы каменного угля.

Граница между палеозоем и мезозоем характеризуется самым сильным в истории Земли падением разнообразия морской биоты, носившим кризисный характер. Число семейств морских организмов уменьшилось более чем вдвое, тогда как во время других крупнейших вымираний исчезала только четверть семейств, при знаменитом вымирании между мезозоем и кайнозоем — только шестая часть (Sepkoski, 1984). Этому гигантскому вымиранию в море не соответствует сколько-нибудь значительное изменение органического мира суши, фауны конца перми и начала триаса отличаются не больше, чем соседние фауны внутри перми или внутри триаса.

Меньше всего изменился состав позвоночных, несколько больше — насекомых. Смена флоры также была весьма постепенной, в Европе она началась раньше, на Гондване, наоборот, палеозойские доминанты арбериевые еще долго существуют в триасе. На Ангариде изменения более резки, близ границы перми и триаса исчезают пермские доминанты кордаиты. Отсутствие кризисных явлений на суше показывает, что причина морского кризиса была не глобальной, а чисто морской. Ее не удается связать с какими-то биотическими инновациями, но в результате кризиса сильно изменились состав морской биоты и экологическая роль групп. Дальнейшая история морской и континентальной биот также была различной.

Анализ изменений разнообразия позволяет рассматривать мезокайнозойскую историю морской биоты как достаточно единый этап (Sepkoski, 1984), несмотря на наличие кризисного вымирания, заметного изменения состава биоты от мела к палеогену, причем в некоторых планктонных группах вымирание было поистине катастрофичным. В то же время в течение всего мезокайнозоя, за исключением времени кризиса, разнообразие постоянно росло, тогда как на предыдущих этапах — кембрийском и палеозойском — после недолгого периода роста разнообразия устанавливалось равновесие между появлением новых таксонов и вымиранием. По-видимому, имеется некое фундаментальное различие между первыми двумя отрезками истории биоты и мезокайнозоем, позволяющее биоте в ходе последнего столь долго наращивать разнообразие, обеспечивая все большую устойчивость экосистем. Какие-либо достаточно обоснованные соображения о характере этих отличий отсутствуют, но можно предполагать, что они связаны в первую очередь с организацией совершенных цепей выедания за счет нектонных организмов. Наиболее устойчивыми и разнообразными сообществами стали образованные водорослями и герматипными кораллами и моллюсками рифовые постройки.

На континентах мезозойская и кайнозойская биоты различаются сильнее, хотя тенденцию к постепенному нарастанию разнообразия можно видеть и здесь. Она была продемонстрирована для насекомых (Дмитриев, 1988), существует, по-видимому, для позвоночных, разнообразие флор слабо увеличивается в триасе и юре, сильнее в мелу и особенно в кайнозое. Мезозой от кайнозоя отделяет знаменитый мел-палеогеновый кризис, ранее привлекавший к себе внимание в связи с вымиранием динозавров, а в последнее время особенно с представлением о «астероидной зиме» — резком похолодании из-за запыленности атмосферы после взрывов и пожаров от упавшего на Землю астероида. Вполне возможно, что это событие действительно произошло и привело к вымиранию некоторых организмов, например последних динозавров, однако оно скорее было поводом к кризису, чем его причиной. Ко времени катастрофы органический мир уже давно был в кризисе. Главной причиной изменения биоты, скорее всего, было появление и распространение в меловом периоде покрытосеменных растений. Вымирание дино-

завров связывали с этим издавна, не обращая внимания на то, что покрытосеменные распространились в середине мела, а динозавры не только вымерли через более чем 30 млн лет после этого, но и процветали большую часть позднего мела. За это время вместе с покрытосеменными существовало примерно столько же видов динозавров, сколько и за всю их предшествующую историю. Зубные системы поздних динозавров явно адаптированы к потреблению наземных, скорее всего травянистых покрытосеменных. И все же, по-видимому, именно покрытосеменные создали мир, в котором динозавры не прижились. Происхождению покрытосеменных и их экологической роли посвящена огромная литература, из которой здесь приведен один из последних обзоров (Friis, Chaloner, Craul, 1987). Интересные данные о смене мезозоя кайнозоем были получены при изучении насекомых, анализируя эволюцию которых В. В. Жерихин (1978) обнаружил, что главное изменение их состава произошло посередине мелового периода, примерно одновременно с распространением покрытосеменных, и сделал вывод о последнем как причине первого. Позднее А. П. Расницын (1988) более детально проанализировал изменения разнообразия насекомых и нашел, что их значительные изменения начались с начала мела, т. е. задолго до массового появления покрытосеменных. Представляется, однако, что все эти временные несовпадения есть неизбежные черты единого процесса перехода от мезозоя к кайнозою, и основным двигателем здесь является ангиоспермизация — возникновение и распространение среди голосеменных отдельных черт строения, соединение которых в дальнейшем дало покрытосеменных. В. А. Красилов (1989), рассматривая этот процесс, употребляет для растений с отдельными признаками покрытосеменных название проангиоспермы, но почти все внимание уделяет признакам генеративной сферы. Из них на экологическую роль покрытосеменных больше всего влияет широкое распространение у них энтомофилии, позволяющей образовывать леса со столь большим разнообразием, что плотность деревьев одного вида может падать до одного на гектар. Хотя покрытосеменные не монополисты энтомофилии и далеко не все они энтомофильны, все же ныне энтомофилия для них несравненно более характерна, а голосеменные ныне, пожалуй, заметно менее энтомофильны, чем в мезозое. Можно отметить, что распространенность энтомофилии явно коррелирует с разнообразием и устойчивостью лесных экосистем. Еще большее значение для экологической экспансии покрытосеменных имела их склонность давать за счет неотении травянистые формы, использовать вегетативное размножение и образовывать дерновины. Тем самым свойства покрытосеменных как пионерных растений, особенно при колонизации наклонных рыхлых субстратов, и их противозероэрозийные способности возросли несравненно. Эффективность сукцессионных систем по кондиционированию среды — предупреждению эрозии, совершенствование почвы как буфера против вымывания биогенов, перевод стока в преимущественно подпочвенный привело к возникновению новых типов ландшафта с

гораздо большей пестротой гидро- и педологической характеристики. Больше всего регулирование стока воды и биогенов должно было сказаться на континентальных водоемах, значительно облегчив их олиготрофикацию. Однако этот процесс затянулся на длительное время вплоть до распространения в неогене злаковников и водоемов с пышным развитием погруженных некрофитов.

Изложенная схема имеет во многом предварительный и (или) даже провокационный к дискуссии характер. Однако ее главное назначение — быть предложенной в качестве некоторой схематической основы, с которой могут соотноситься и тем самым организовываться палеонтологические данные. Конечно, не следует думать, что процесс экосистемной эволюции как создание все более совершенных способов регулирования поступления и переработки ресурсов был абсолютно однонаправленным. Напротив, практически любое внешнее воздействие, будь то, например, «астероидная зима», климатический пессимум, значительное оживление тектоники, отбрасывало экосистемы назад, снижало их разнообразие и способность к саморегулированию. Внешние воздействия не могли быть конечной причиной прогресса, но, разрушая существующие системы, они перераспределяли экологические роли, выводили на авансцену новые группы, возникавшие в относительно стабильные и благополучные периоды медленного постепенного нарастания устойчивости и разнообразия.

ЛИТЕРАТУРА

- Горшков В. Г. Устойчивость биогеохимических круговоротов // Эколог. 1985. № 2. С. 3—12.
- Дмитриев В. Ю., Жерихин В. В. Изменение разнообразия семейств насекомых по данным метода накопленных появлений // Меловой биоценотический кризис в эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 208—215.
- Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 198 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 165).
- Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.
- Крылов И. Н., Заварзин Г. А. Условия образования карбонатных толщ в верхнем рифее Южного Урала // Докл. АН СССР. 1988. Т. 300, № 5. С. 1213—1215.
- Плотников В. В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 275 с.
- Пономаренко А. Г. О некоторых критериях прогрессивного развития в живой природе // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 294—301.
- Пономаренко А. Г. Эволюция экосистем, основные события // 27-й Международный геологический конгресс. Палеонтология: Доклады. М.: Наука, 1984. Т. 2. С. 71—74.
- Расницын А. П. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 191—207.
- Твердохлебов В. П. О раннетриасовом пролювии Приуралья и времени проявления складко- и горообразовательных процессов на Южном Урале // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1971. № 4. С. 42—50.
- Almond J. E. The Silurian-Devonian fossil record of the Myriapoda // Phil. Trans. R. Soc. L.; B., 1985. Vol. 309. P. 227—237.
- Friis E. M., Chaloner W. G., Craul P. R. (eds.). The Origin of angiosperms and their biological consequences. Cambridge Univ. Press. Cambridge — N. Y., 1987. 358 p.

- McArthur R. H., Wilson E. O. The Theory of Island Biogeography. Princeton: Univ. Press, 1967. 203 p.
- Retallack G. J. Fossils soils as grounds for interpreting the advent of large plants and animals on land // Phil. Trans. R. Soc. L.; B., 1985. Vol. 309. P. 105—142.
- Robinson R. A. Earliest-known uniramous arthropod // Nature. 1990. Vol. 343. № 6254. P. 163—164.
- Rolfe W. D. I. Early terrestrial arthropods: a fragmentary record // Phil. Trans. R. Soc. L.; B., 1985. Vol. 309. P. 207—218.
- Rolfe W. D. I. Seeking the arthropodes of Eden // Nature. 1990. Vol. 348, № 6297. P. 113—114.
- Sepkoski J. J. Jr. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders // Paleobiol. 1978. Vol. 4, № 3. P. 223—251.
- Sepkoski J. J. Jr. A kinetic model of Phanerozoic diversity. II. Early Phanerozoic Families and multiple equilibria // Paleobiol. 1979. Vol. 5, № 3. P. 222—251.
- Sepkoski J. J. Jr. A kinetic model of Phanerozoic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinction // Paleobiol. 1984. Vol. 10, № 2. P. 246—267.
- Valentine J. W. Resource supply and species diversity patterns // Lethaia. 1971. Vol. 4, № 1. P. 51—61.
- Walliser O. H. Towards a more critical approach to bioevents // Global Bio-Events / O. Walliser ed. Lecture Notes in Earth Sciences. Vol. 8. Berlin, Heidelberg, Springer Verlag. 1986. P. 5—16.

В. А. Захаров, А. Л. Бейзель, О. А. Бетехтина, В. С. Волкова,
 Р. Т. Грацианова, Е. А. Елкин, И. Т. Журавлева, В. С. Зыкин,
 Н. П. Кульков, Н. И. Курушин, Н. В. Сenniков, Т. Н. Троицкая

ОСНОВНЫЕ БИОТИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ В ФАНЕРОЗОЕ СИБИРИ

В соответствии с учением В. И. Вернадского современная биосфера — это итог развития биосфер геологического прошлого. Следы былых биосфер сохранились в стратисфере — верхней оболочке Земли, продуцированной круговоротами в палеобиосферах. Исследование былых биосфер по их следам позволяет понять некоторые закономерности эволюции, оценить современное состояние биосферы и разработать модель будущего ее состояния.

Наиболее чутким индикатором среды в прошлом, как и ныне, была биота. Ее превращения наиболее точно фиксировали историю биосферы. Доказана непрерывность, преемственность и направленность ее развития. Установлено, что относительно спокойная эволюция прерывалась кризисами. В периоды кризисов, сопровождавшихся массовыми глобальными или субглобальными вымираниями, сокращалось таксономическое разнообразие биоты и разрушались прежние структуры в сообществах. В истории биосферы Земли насчитывается несколько этапов глобальных и субглобальных перестроек биоты.

Самые существенные из них — дофанерозойские: возникновение цианобактерий, появление эукариот, многоклеточных, скелетизированных животных и растительных организмов связаны, вероятно, с коренными преобразованиями среды обитания, причем скорее всего с участием самих организмов предшествующих эпох. Причины дра-

Рис. 1. Главнейшие рубежи в перестройке биоты в фанерозое. Составил В. А. Захаров, 1989

Геологическое время		Рубежи перестройки биоты	Возраст млн. лет	Триггеры	Свидетельства	
квартер	Голоцен		0,01	резкие изменения климата, импакт	биога; тектиты, платиноиды	
	Плейстоцен		1,6			оледенение
Неоген	Плиоцен		5,3	регрессия	эвапориты, осадки, биота	
	Мессиний					
	Серравалии					
	Лангий					
Палеоген	Олигоцен		23	похолодание, импакт	биота; микротектиты, иридий	
	Эцен		34			
	Даний		65			импакт, регрессия
	Маастрихт		91			изменение климата, эвстатика, аноксия, импакт
Коньяк						
Турон						
Сеноман						
Мел	Альб		135	изменение климата, палеомагнетизм	биота, осадки, падение Mg	
	Баррем					
Юра	Келловей		155	трансгрессия; климат, палеомагнетизм	осадки, биота, падение Mg и спокойное магнитное поле	
	байос					
	аален					
	Тоар					
	Плинсбах		188	регрессия, похолодания	осадки, биота	
	геттанг		205			регрессия
	рэт					

Пермь	Триасовый		250	огнесланец, ретресивы контракт	глины, осадки, аргиллы в Китае
	Варшавский		290	огнесланец	глины
Карбон	Фрагмент		355		
	Фрагмент		367	огнесланец, глино- звистливая, известняк, дылакт (?)	глины в Бразилии, осадки (черносланцевые, флюктуантные карбонаты); породы и платина в Америке различны
Девон			470		
			438	огнесланец, глино- звистливая, известняк	глины в Гватемале, осадки (черносланцевые)
Кембрий	Верхний		510	ретресивы	осадки, бокситы
	Средний				
	Нижний Ашуровский Ломоносов		550	ретресивы, вулканиты ретресивы, дылакт	осадки, хлориды осадки, фауна, известняк в Китае
Венд	Эдкарский		590	огнесланец	глины в Западной Африке, Австралии

матических фанерозойских глобальных перестроек биоты до сих пор дискутируются. Среди них указываются: климатические, эвстатические, космические, геомагнитные.

Наиболее распространена климатическая гипотеза, в соответствии с которой критические состояния биосферы связываются с периодами похолоданий. В особенности ярко эта связь проявилась на последнем, четвертичном, этапе развития биоты — в так называемую ледниковую эпоху; массовое вымирание крупных групп наземных млекопитающих: мамонтов, шерстистых носорогов, исполинских оленей, пещерных медведей — отмечается на рубеже плейстоцена — голоцена (около 10 тыс. лет назад).

Однако в последнее десятилетие получены свидетельства связи перестроек в палеобиосферах с космическими явлениями. Примером служит массовое вымирание групп морских и наземных животных в конце мезозоя: в пограничном слое между мелом и палеогеном в стратисфере зафиксированы следы массовых пожаров, резких похолоданий и сменяющих их засух, которые специалисты связывают с импактом Земли и кометы.

КРИТИЧЕСКИЕ РУБЕЖИ В ИСТОРИИ БИОТЫ ФАНЕРОЗОЯ

В истории биоты планеты отмечаются 5 крупных перестроек, следы которых обнаружены в глобальном масштабе: 1) на границе ордовика и силура — 438 млн лет (с массовым вымиранием в ашгилле); 2) в конце девона — 367 млн лет (с массовым вымиранием во вране); 3) на границе перми и триаса — 250 млн лет (вымирание в гваделупии); 4) на границе триаса и юры — 205 млн лет (вымирание в карнии); 5) на границе мела и палеогена — 65 млн лет (с массовым вымиранием в маастрихте). Позднвендское вымирание, возможно, также было глобальным. Хотя о его масштабе судить трудно.

Кроме перечисленных, в ряде мест фиксируются менее значительные (как по масштабу, так и по площади распространения) следы перестройки всей или части биоты (рис. 1). Большинство этих кризисов отмечены на мезо-кайнозойском этапе развития биосферы: 1) плинсбахский кризис; 2) келловэйский кризис; 3) готеривский кризис; 4) сеноманский кризис; 5) эоценовый кризис; 6) мессинский (позднемиоценовый) кризис; 7) конечноплиоценовый кризис; 8) конечноплейстоценовый кризис; 9) голоценовый кризис (не закончившийся в настоящее время). Еще менее значительные (и более локальные) перестройки отмечаются на ряде рубежей, которые признаются не всеми специалистами. К таким относятся: ааленский рубеж в морской биоте, альбский рубеж в развитии растительности Южного полушария. В палеозое в качестве критических рубежей второго ранга могут быть указаны следующие: конечнооттомтский, погранично ранне-среднекембрийский.

Легко заметить, что большинство критических рубежей в развитии биоты приходится на границы геостратонов: систем и ярусов или расположено вблизи этих границ. Этот факт не вызывает особых разногласий. Наиболее острые дискуссии, как и во времена великих европейских натуралистов, возникают вокруг предполагаемых при-

чин перестроек биоты и их возможной периодичности. Тот факт, что перестройки биоты довольно часты и они относительно равномерно распределены по всему фанерозою, свидетельствует, вероятно всего, об имманентной «потребности» биосферы к периодическим обновлениям путем ломки «старых» структур. Однако этот общеприятный постулат нуждается в материальных свидетельствах для каждого конкретного случая.

Объяснения привлекаются из арсенала в основном трех наук: биологии, геологии и космологии. В литературе подняты, пожалуй, все мыслимые возможные причины перестроек биоты (Давиташвили, 1969). Однако среди палеонтологов, работающих в геологии, наиболее популярны геологические и космологические объяснения. Вполне возможно, что как раз эти категории причин далеки от истинных, но зато они реально наблюдаемы в разрезах. Точнее сказать, не сами причины (= явления), а их «следы»: геохимические, минералогические, литологические, палеомагнитные и пр. В то время как объяснения, основанные на последних достижениях, скажем молекулярной генетики, пока не обнаруживают материальных следов ни в породах, ни в фосс依лиях.

В связи с тем, что «вес» любой геологической или космологической гипотезы прямо связан с частотой встречи «следа» (например, черных сланцев или аномальных содержаний иридия) на поверхности Земли в строго определенном временном интервале, большое значение приобретает исследование разрезов на всех континентах и во всех крупных геологических структурах.

Исторически сложилось так, что материалы с Сибирского субконтинента внесли пока весьма скромный вклад в исследование причин и периодичности кризисов в развитии биоты, совершенно не соответствующих имеющемуся здесь материалу. Более того, первые же исследования в этом направлении показывают, что на Сибирском субконтиненте могут быть обнаружены (может быть, уже обнаружены) новые временные рубежи перестроек биоты, пока не описанные в литературе.

Настоящая статья лишь в незначительной степени восполняет этот досадный пробел.

Основной ее недостаток, который хорошо видят и авторы,— это фрагментарность материала. Исследованы лишь фрагменты фанерозойской шкалы, возможно, не всегда адекватные тем событиям, которые имели место в истории фанерозоя Сибирского субконтинента и которые еще предстоит раскрыть в будущем.

Ранний кембрий

Раннекембрийская эпоха, вероятно, важнейшая в развитии биоты фанерозоя: 1) в ее начале появились первые организмы с твердым покрытием и 2) в течение этой эпохи возникли все типы животных, которые позже лишь «дробились» в филетических линиях (Фанерозой ..., 1984).

Исследование ранних этапов развития морской биоты на сибирском материале представляют особый интерес, поскольку здесь наиболее полные разрезы нижнего кембрия, представленные отложе-

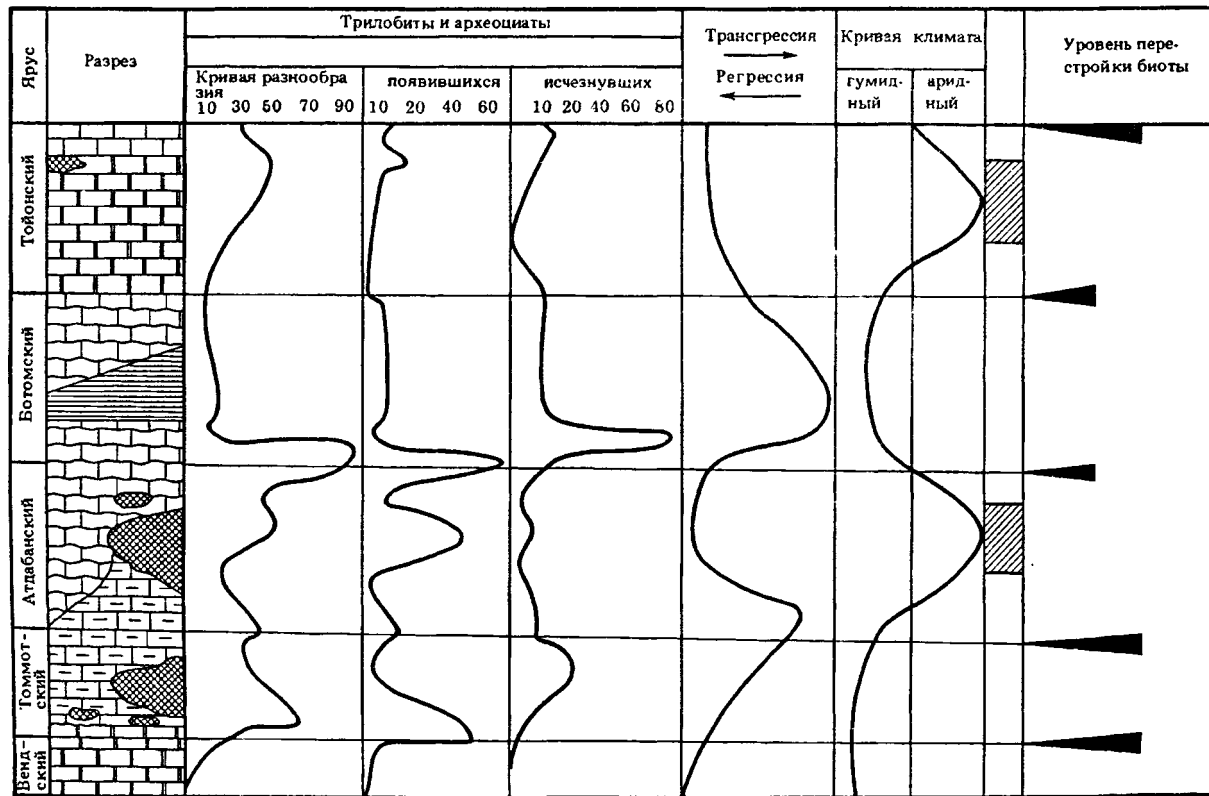


Рис. 2. Основные события в раннем кембрии на юго-востоке Сибирской платформы. Составили: И. Т. Журавлева, Л. Н. Репина, 1990

ниями, формировавшимися на протяжении всей раннекембрийской эпохи в разных фациальных зонах: от крайнего мелководья до внешнего шельфа. Важно также то, что к настоящему времени монографически изучены (и опубликованы) остатки практически всех крупных групп органического мира, а их в раннем кембрии насчитывается около 30.

На протяжении раннего кембрия выделяются несколько этапов в развитии морской биоты с пятью четкими рубежами перестройки (рис. 2)* (Zhuravleva et al., 1990). Наиболее крупный рубеж приурочен к границе венда-кембрия. Основная специфика этого рубежа — массовое появление минерализованного скелета у организмов. Впервые в томмотском веке появились 38 родов, среди которых наиболее многочисленными были представители таких крупнейших стволов (типов) беспозвоночных, как археоциаты и брахиоподы, моллюски и др. Однако, несмотря на резкое (и глобальное) обновление биоты на рубеже венда-кембрия, этот крупнейший рубеж имеет свою специфику: в отличие от всех последующих крупных вымираний, массовое вымирание вендской (= эдиакаровой) биоты произошло задолго до появления мелкораковинного бентоса, предшественников которого почти не установлено в вендской биоте, кроме, возможно, нескольких представителей таких томмотских групп, как *Angustiochreida*, *Nyolithelminthes*, *Calcibionta* и некоторых других, появившихся непосредственно перед ранним кембрием (Ярусное расчленение..., 1984).

Рубеж между томмотским и атдабанским веками нашел отражение в резком вымирании скелетных проблематик и появлении трилобитов. Для этого рубежа характерна также смена водорослей — каркасостроителей рифогенных построек: место *Renalcis* занял *Eriphyton*. Атдабанская биота существовала в обстановке четкой дифференциации фаций на регрессивном этапе развития морского бассейна.

На рубеже атдабанского и ботомского веков основные новации отмечаются в сообществах трилобитов и в меньшей степени среди археоциат. Еще менее яркой была перестройка биоты на рубеже ботомского и тойонского веков, хотя за пределами района состав биоты претерпевает существенные изменения на уровне семейств и надсемейств.

Наиболее крупное биотическое событие на рубеже раннего и среднего кембрия — это массовое вымирание типа археоциат, имеющее общепланетарный масштаб. Здесь же отмечаются крупные перестройки в таксономическом составе трилобитов, брахиопод и хиолитов. Таким образом, в течение раннего кембрия в морской акватории юго-запада Сибирского кратона сменились четыре биоты, каждая из которых имела свои особенности. Если причины перестройки биоты связывать с региональными событиями, то наиболее

* По данным исследований, в районе стратотипов нижнекембрийских ярусов (р. Лена, Алдан).

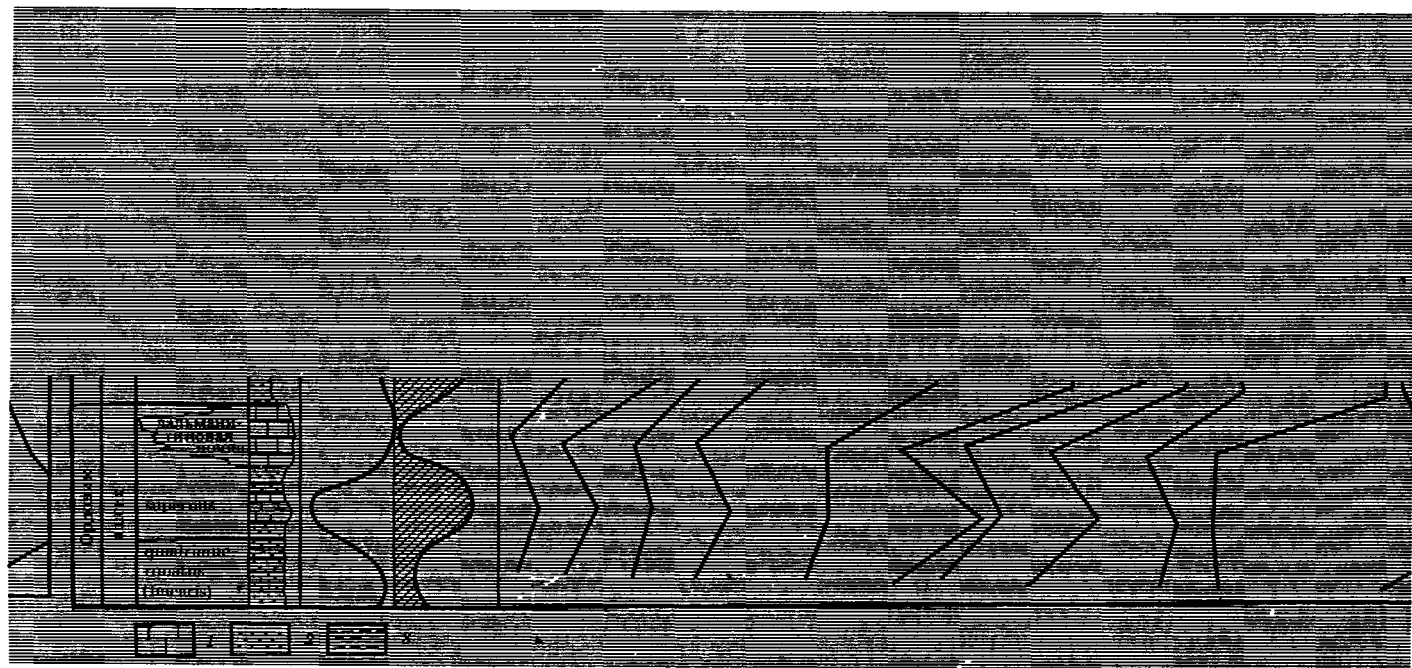


Рис. 3. Биособытия в Алтайском палеобассейне на рубеже ордовика и силура по результатам изучения граптолитовых ассоциаций и содержанию элементов. Составил В. Н. Сенников, 1990

четкая связь устанавливается между разнообразием бентоса и трансгрессиями и регрессиями (см. рис. 2): на судьбу томмотской биоты оказала влияние атдабанская регрессия; обновление состава трилобитовых сообществ в ботомский век связано с расширяющейся трансгрессией, которая привела к углублению бассейна и сокращению местообитаний благоприятных для биогермных организмов: археоциат и кальцибионт, мигрировавших за пределы бассейна. Из-за резкой смены фаций между ботомским и тойонским веками невозможно оценить масштаб вымираний и новообразований на этом рубеже.

Помимо трансгрессивно-регрессивных серий в нижнекембрийских отложениях фиксируются два этапа эвапоритовой седиментации: в атдабанском и тойонском веках. В какой-то мере трансгрессивно-регрессивный процесс влиял и на характер осадконакопления, но все же логичнее связывать этапы эвапоритовой садки с аридизацией климата.

Из рассмотренных нами пяти перестроек раннекембрийской биоты, по крайней мере, две имеют планетарный масштаб и поэтому сопровождающие их вымирания не могут быть связаны только с региональными событиями.

Среди причин массового вымирания эдиакаровой фауны многоклеточных чаще указывается похолодание климата, вызванное оледенением (следы обнаружены в южном полушарии) и связанной с ним регрессией на кратонах.

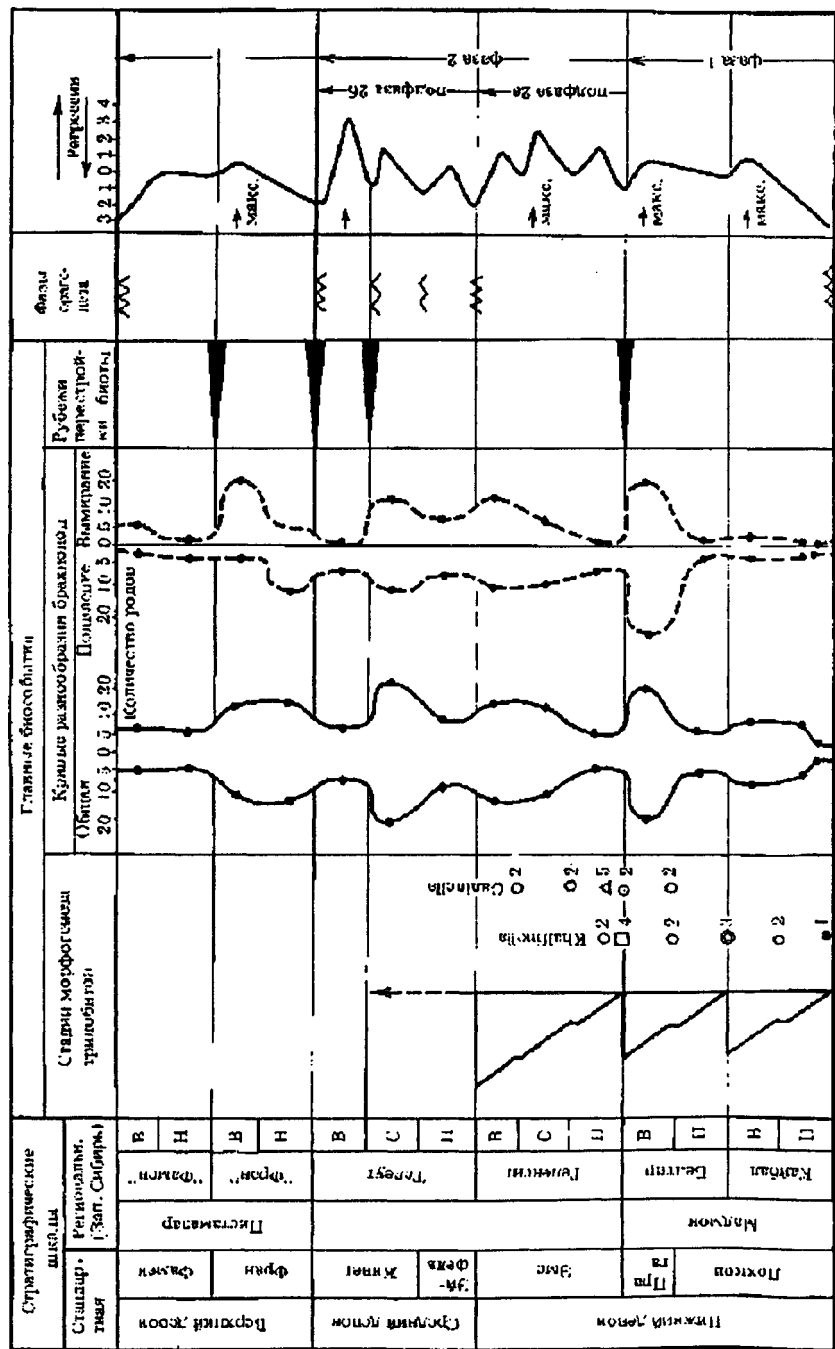
Появление первых мелкораковинных форм объясняют по-разному: давлением хищников или разрушением мягких тканей илоедами, что привело к созданию минерализованного скелета, выполнявшего защитную функцию; привнесом аномального количества фосфатов, способствовавших биоминерализации. Все эти гипотезы исходят из того, что организмы существовали еще до того, как органический матрикс начал полностью контролировать скелетную минерализацию (Lowenstam, 1980).

Окончательное вымирание археоциат в конце раннего кембрия могло быть спровоцировано геотектонической перестройкой, сопровождавшейся регрессией и осушением окраинных мелководий, а также активизацией вулканической деятельности, следы которой отмечаются в разрезах, пограничных между нижним и средним кембрием слосв. Однако следует иметь в виду, что сокращение таксономического разнообразия археоциат началось уже в ботомском веке и с этого времени число вымерших таксонов не компенсировалось вновь появившимися.

Ашгильский кризис

Массовое вымирание морских беспозвоночных в конце ордовика общепризнанно: темпы вымирания в ашгилле достигали 19,3 семейства за 1 млн лет (Raup, Sepkoski, 1982). В особенности большие потери понесли животные, обитавшие в пелагиали: граптолиты, конодонтофоры, несколько позднее пострадали брахиоподы и трилобиты.

В Сибири одними из лучших являются разрезы пограничных между ордовиком и силуром слосв в Чинете (Северо-Западный Алтай). Здесь в черносланцевой толще отмечается непрерывная последовательность граптолитовых зон с сопутствующими конодонтами



и трилобитами (рис. 3). Изучение динамики разнообразия граптолитов на видовом уровне показало резкое его падение в кровле зоны *supergus* (Дальманитовая пачка). Ниже и выше этого уровня флуктуации не достигают столь критического значения. Геохимические исследования (был проведен полуколичественный спектральный анализ Ti, Mg, Na, Co, Ni, V, Cr, Pb, Zr, Al, Fe, Sr, K, Zn) показали некоторое (иногда значительное) возрастание содержания обозначенных выше первых 11 элементов на границе ордовика-силура и двух-трехкратное падение содержания Sr, K, Zr (см. рис. 3). В дальманитовой пачке, на уровне которой происходит резкое сокращение разнообразия граптолитов, содержание указанных 11 элементов, наоборот, падает. В отсутствие данных по платиноидам (в частности, по иридию) затрудняется причинно-следственный анализ. Китайские исследователи, получившие высокие значения иридия на границе ордовика-силура в разрезе Фынъян (Ичан), связывают ашгильское массовое вымирание с космическими причинами (Wang, Chai, 1989). Англичане объясняют аномалии хрома и иридия в разрезе Добс—Линн (Южная Шотландия) с выносом в область седиментации продуктов разрушения ультраосновных пород (Wilde et al., 1986).

Импакт, как причина массового вымирания в конце ордовика, серьезно не обсуждается в литературе. Большинство исследователей связывает эту крупнейшую в палеозое перестройку биоты с ашгильским оледенением, масштабы которого сравниваются с четвертичным (Barnes, 1986).

Тем не менее ряд крупных бентосных беспозвоночных, как отмечалось, не претерпел коренной перестройки. Так, замковые брахиоподы пограничных между ордовиком и силуром слоев в ракушниковых магнафациях демонстрируют преэмественность в основных филолиниях. На разрезах Северо-Западного Алтая, близких к рассмотренным выше, установлено значительное количество общих, переходящих границу родов (Кульков, 1990). Этот факт свидетельствует не только об устойчивости отдельных групп среди животного мира к изменениям какого-то фактора (или факторов) среды, но и об избирательности вымираний, связанной, возможно, с эколого-филетической лабильностью уцелевших групп. Во всяком случае, если искать примеры защитной биотической реакции на дестабилизирующую среду, то это следует делать среди устойчивых форм.

Фран-фаменский кризис

В конце девона произошла коренная перестройка морской биоты. Вымирание коснулось таких крупных групп беспозвоночных, как фораминиферы, кораллы, строматопораты, трилобиты, тентакулиты, во фране закончили существование последние представители древ-

Рис. 4. Главные биотические и абиотические события в девоне на юге Западной Сибири. Стадии морфогенеза трилобитов:

1 — исходный морфотип, 2—4 — уровни морфогенезов, 5 — смена направления морфогенеза. На кривых разнообразия брахиопод крупными точками показаны временные уровни подсчета числа родов. Составили: Р. Т. Грацианова, Е. А. Елкин, 1990

нейших рыбо-стракодерм. В позднем девоне число семейств уменьшилось на 11—14% (Raup, Sepkoski, 1982).

Исследование динамики разнообразия в течение девона двух крупных бентосных групп брахиопод и трилобитов (дехенеллид) на разрезах юга Западной Сибири (Салаир) выявило пульсационный характер этого процесса (рис. 4). Сокращение разнообразия родов замковых брахиопод отмечается по крайней мере на 6 уровнях: в основании девона, в лохкове (на границе горизонтов кайбал—белтир), в основании эмса (теленгита), в основании эйфеля (телеута), в середине живета (подошва верхнего телеута), в основании верхнего девона, на границе франа-фамена. Как правило, число вымерших родов компенсировалось близким числом появившихся. Исключение составляет граница франа-фамена, на которой сокращение разнообразия связано целиком с вымиранием в конце франа более 20 родов брахиопод.

В филморфогенезе трилобитов (дехенеллид) фиксируются три этапа, отвечающие существенным перестройкам в направлении морфогенеза (Елкин, 1983). Они совпадают с границами местных стратонов: надгоризонтов и горизонтов (или их более мелких подразделений). Устанавливается определенная связь перестроек в донных сообществах с трансгрессивно-регрессивными событиями на юге Сибири (см. рис. 4), которые, в свою очередь, как часто отмечается в публикациях, связаны с орогенезом.

Сокращение разнообразия брахиопод и морфогенетические перестройки у трилобитов чаще совпадают с завершением регрессивных и началом трансгрессивных этапов развития бассейна, но в ряде случаев стадии морфогенеза трилобитов и разнообразие брахиопод не были связаны ни с эпейрогенезом, ни с эвстатикой. Массовое вымирание брахиопод на юге Западной Сибири в конце франа, совпадающее с коренной глобальной перестройкой биоты (событие Келльвассер), следует связывать с общепланетарными причинами, среди которых в литературе чаще всего указываются климатические, вызвавшие резкое похолодание на границе живета—франа, которое сопровождалось покровным оледенением (тиллиты в Бразилии), гляциоэвстатикой в конце франа (черносланцевые толщи во многих частях мира), последовавшим затем похолоданием в начале фамена и новым эвстатическим подъемом в его конце (события Хангенберг). Для бентоса в море губительными были аноксидные обстановки, в условиях которых формировались черносланцевые толщи (события Келльвассер и Хангенберг).

Среди других причин, вызвавших массовое вымирание во фране, в последнее время называется импакт: падение болида в Южном полушарии. Поводом для такого заключения послужило обнаружение повышенных концентраций иридия и платины в разрезах франа-фамена Австралии (Playford et al., 1984).

Таким образом, терминальное девонское (франское) вымирание, охватившее все основные группы морских животных, было связано с климатическими флуктуациями. Возможно, что главная причина,

вызванная необратимые изменения в биоте и коренную ее перестройку, заключалась в частых, кратковременных и широкоамплитудных колебаниях основных факторов среды, так или иначе связанных с температурой.

Заслуживает внимания соображение Сендберга с соавторами (Sandberg et al. 1988), изучавших разрезы пограничных отложений франа-фамена в Америке и Европе и пришедших к выводу о том, что все конечное девонские эвстатические события укладываются в 100 тыс. лет, а массовое вымирание заняло не более 20 тыс. лет.

Позднекарбоновые и пермские биособытия на Ангариде

Образование в позднем палеозое крупного материка Ангариды привело к широкому распространению на нем обширных солоновато-водных и пресноводных бассейнов, в которых формировались угленосные толщи. Ядром биоты этих бассейнов явились моллюски, прежде всего двустворчатые, остатки которых (ядра, отпечатки, реже — раковины) довольно полно сохранились в ископаемом состоянии и являются хорошим материалом для реконструкции палеоэкосистем.

Одним из обширных бассейнов на юге Западной Сибири в конце карбона и перми был Кузнецкий (Бетехтина, 1988). Изучение динамики разнообразия двустворок на протяжении указанного времени позволило выявить ряд особенностей в их развитии: в течение позднего карбона и перми наблюдаются флуктуации систематического состава: сокращение и увеличение разнообразия, связанные как с вымиранием и возникновением новых таксонов (таксоногенез), так и с миграцией—эмиграцией и иммиграцией родов и видов (биогеографическая дифференциация) (рис. 5). На основе анализа кривой разнообразия и динамики таксоногенеза выделяются 4 рубежа перестройки сообществ двустворок в основании алыкаевского, промежуточного, усятского и митинского горизонтов. Наиболее яркими являются рубежи на границе карбона и перми (подошва промежуточного горизонта) и на границе уфимского и казанского ярусов (подошва митинского горизонтов). В первом случае наблюдается максимальное разнообразие в составе сообществ (более 20 родов), связанное, с одной стороны, с иммиграцией холодноводнолюбивых морских двустворок из Восточно-Европейской области, проникавших на восток одновременно с похолоданием климата, а с другой стороны, с интенсивным таксоногенезом, приведшим к образованию эндемичных родов.

Вторая крупная перестройка также вызвана иммиграцией евразийских родов в связи с очередным слабым похолоданием.

Оба указанных рубежа: на границе карбона и перми и вблизи границы нижней и верхней перми прослеживаются и в других палеобиогеографических областях, что служит основанием для фиксации этих границ, а так же показателем того, что гло-

бальные изменения (в данном случае климатические пертурбации) оставляют след в любых экосистемах, в том числе и существенно изолированных.

Биособытия в бореальном мезозое

В умеренных и высоких широтах Сибирского субконтинента широко распространены мезозойские отложения, заключающие фосилии бореального типа. Главная особенность бореальных отложений — резкое преобладание терригенных осадков: песков, алевроитов и глин; а для бореальной биоты характерно значительно меньшее таксономическое разнообразие фауны и флоры по сравнению с тетической (тропической) областью и присутствие таксонов, видового и родового (очень редко семейственного) ранга, продолжительное время обитавших в высоких широтах и лишь эпизодически проникавших в низкие широты.

Если исходить из общепринятого факта, что в течение мезозоя на Земле существовала климатическая зональность, а стало быть, имелаась иммиграция климатических зон во времени, то наилучшим объектом для проверки столь естественного предположения является бореальная биота.

Самой многочисленной группой среди ископаемых морских беспозвоночных были моллюски, прежде всего головоногие и двустворчатые, отличающиеся также высокими темпами формообразования. Сообщества двустворчатых моллюсков, кроме того, хорошо структурированы. Анализ таксономического разнообразия двустворок на родовом уровне совместно с изучением структуры донных сообществ бентоса выявил три состояния морской биоты, сменявшиеся во времени: кризисное, нивелировки и дифференциации (Захаров, Сакс, 1980). В течение мезозоя эти состояния менялись 40 раз, причем 13 раз морские донные сообщества претерпевали кризисы (рис. 6). Некоторые из них совпадают с глобальными и региональными. Например, самая ранняя идская ассоциация двустворок характеризуется таксономической бедностью (известно всего 16 родов из 70 бореальных триасовых) и упрощенной структурой сообществ. Это, конечно, связано с предшествующей послекризисной ситуацией в конце перми, когда произошло массовое вымирание крупных групп морских животных (в джульфе 15,7 семейств за 1 млн л.; Raup, Sepkoski, 1982).

Следующая крупная перестройка приходится на границу триаса

Рис. 5. Главные рубежи перестройки ассоциаций двустворчатых моллюсков и основные абиотические события в конце карбона и перми на юге Западной Сибири. Аббревиатура ярусов:

карбон — C_1^2 — серпуховский; C_1^{1-2} — башкирский, московский; C_3^{1-2} — касимовский, гжелский; нижняя пермь — $P_1^{sak., ass.}$ — ассельский, сакмарский; $P_1^{art.}$ — артинский; $P_1^{kun.}$ — кунгурский; верхняя пермь: $P_2^{uf.}$ — уфимский; $P_2^{kz.}$ — казанский. В разрезах среднего — верхнего карбона и перми Ангариды отсутствуют морские горизонты, поэтому для расчленения верхнего палеозоя используются региональные биостратиграфические горизонты, сопоставление которых с подразделениями стандартных шкал карбона и перми условны. Составила Бетехтина О. А., 1990

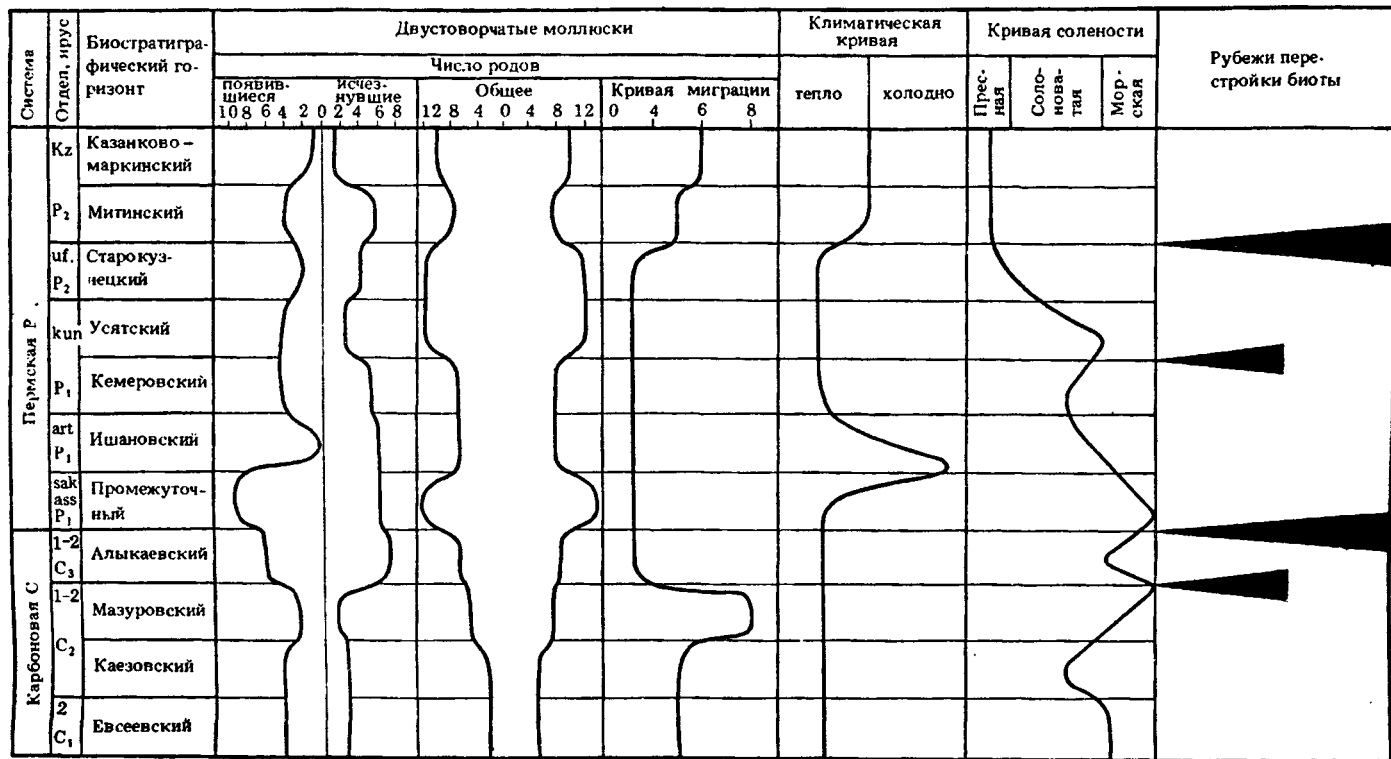


Рис. 6. Основные события в мезозое на севере Сибири. Подъярусы: Н — нижний, Ср — средний, В — верхний. Штриховка — разные состояния биоты: зубчатая — кризисное, вертикальная — дифференциальное, горизонтальная — нивелировки. Составили В. А. Захаров, А. Л. Бейзель, Н. И. Курдшин, 1990

и юры. Как известно, на этой границе биота переживает один из крупнейших глобальных кризисов, которому предшествовало значительное вымирание в нории: 10,8 семейств за 1 млн лет (Raup, Sepkoski, 1982).

В северосибирских морях к концу триаса (в рэтском веке) вдвое сокращается родовой состав и из 90 позднеюрских видов двустворок в юру переходят только 2 (Кипарисова и др., 1966).

В геттанге преобладают пионерные донные сообщества: слабоструктурированные, с низким таксономическим разнообразием и низкой популяционной плотностью (Палеогеография..., 1983). Перестройки в донных сообществах на границе триас—юра в региональном масштабе хорошо объясняются обширной регрессией в конце триаса. Но глобальную перестройку биоты чаще всего объясняют климатическими причинами, хотя отдельные региональные вымирания иногда связывают с импактом (кратер Маникауган, провинция Квебек, Канада).

Среди региональных кризисов в литературе по юрской системе чаще других упоминаются плинсбахский и келловейский. На Сибирском субконтиненте наиболее остро проявился плинсбахский кризис, причем на двух уровнях: ранний плинсбах и граница плинсбаха—тоара.

На большей части территории Сибири отсутствуют отложения, соответствующие этим временным интервалам (Палеогеография..., 1983). Таким образом, коренную перестройку биоты, скорее всего, вызвала обширная плинсбахская регрессия (см. рис. 6). Однако, по данным палинологии, в это же время отмечается существенное похолодание в Северном полушарии. По-видимому, с похолоданием связано проникновение в низкие широты (Средиземноморье) типичного бореального рода аммонитов *Amaltheus*. В карбонатных отложениях плинсбаха отмечается падение содержания стронция и магния.

Келловейский кризис в какой-то степени сходен с плинсбахским. Он коснулся лишь среднекелловейской биоты (см. рис. 6). При этом резко сократилось таксономическое разнообразие моллюсков, в морских донных сообществах на севере Сибири сохранились только 7 родов двустворок (из 18, известных из раннего келловейя) и один род гастропод, а среди семипелагических — один род белсмнитов и 4 рода аммонитов. Столь значительная деструкция морской биоты в региональном плане объясняется хотя и кратковременной, но обширной регрессией моря на севере Сибири. О значительном вымирании таксонов говорить не приходится, так как почти все известные в раннем келловее роды двустворок вновь появляются в морях позднего келловейя. Следовательно, их исчезновение в среднем келловее объясняется эмиграцией на время регрессии моря. Тем не менее среднекелловейский деструктивный эпизод заслуживает внимания: на Земле или в океане должно было случиться что-то действительно значительное, если обширная поздне-среднеюрская (бат-

келловейская) бореальная трансгрессия была временно остановлена и даже отступила в среднем келловее.

Помимо описанных, отмечаются еще три критических рубежа в юре на севере Сибири: конечнотюарский-раннеааленский, байосский и позднекимериджско-ранневолжский, которые в мировой литературе с глобальных позиций почти не обсуждаются. Все рубежи характеризуются резким сокращением разнообразия морской биоты и упрощением структуры сообществ. Особенно значительным был самый поздний.

В разрезах разных фаций в пределах Хатангского бассейна в указанном стратиграфическом интервале выпадают разные части последовательности, но обычно отсутствуют частично или полностью нижневолжские отложения. Кстати, такая же картина наблюдается и в Лено-Виллюйском, Западно-Сибирском и Тимано-Печорском бассейнах (Стратиграфия..., 1976). Таким образом, деструкция морской биоты на этом этапе так же, как в ранней и средней юре, была связана с регрессией моря (см. рис. 6). В наземной растительности каких-либо ярких перестроек не обнаружено. На юге Сибири по формационно-литологическим данным отмечается аридизация климата (Гольберт, 1987). Хотя ранневолжский кризис слабо затронул одновозрастную западноевропейскую морскую биоту, здесь также наблюдаются перестройки, вызвавшие прекращение рифообразования, в частности на юге Германии (Месежников, 1989).

Байосский кризис, по крайней мере для территории Арктики, относится к числу наиболее резких. Это был переломный момент в развитии морской биоты и режиме осадконакопления. Именно в течение этого времени преимущественно тихоокеанское влияние на биоту сменилось североатлантическим, одновременно начали формироваться филолинии, автохтонно развивавшиеся в арктическом бассейне до начала мела (см. рис. 6). Крупная палеотектоническая перестройка произошла на Северо-Востоке России: в результате колымской фазы складчатости сократились площади и объемы морских бассейнов на границе Арктического и Тихого океанов. Одновременно с регрессией моря в байосе произошла аридизация климата на юге Сибири, хотя по сравнению с ааленом предполагается некоторое падение среднегодовых температур в акватории (Захаров, Сакс, 1980).

Раннеааленская перестройка не была столь существенна, как две описанные, и не сопровождалась крупными вымираниями каких-либо групп, но общее оскудение фауны нуждается в объяснении, которого пока нет. Следы трех упомянутых перестроек в морской биоте Сибири предстоит найти в других частях бореального пояса и за его пределами, а также выяснить причины, вызвавшие эти перестройки.

Среди меловых биотических кризисов чаще всего упоминаются барремский, сеноман-туронский и знаменитый маастрихтский. Помимо этих в разных частях Земли отмечаются перестройки в биоте

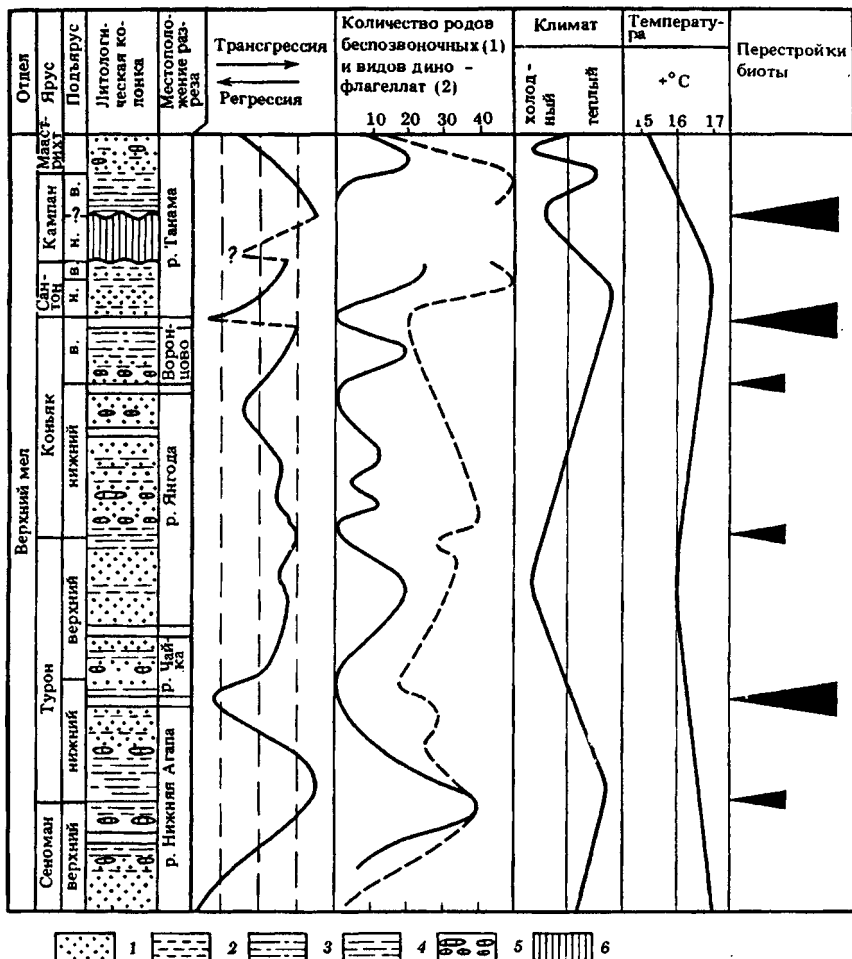


Рис. 7. Главные биотические события в позднем мелу на севере Сибири (Усть-Енисейская впадина)

1 — пески; 2 — алеуриты; 3 — глинистые алеуриты; 4 — глины; 5 — горизонты конкреций; 6 — отсутствие отложений. Составили: В. А. Захаров, А. Л. Бейзель, 1990

апта-альба (наземная растительность в Южном полушарии), на границах альб-сеномана (наземная растительность в бореальной области) и турона-коньяка (морская биота в Атлантике).

На Сибирском субконтиненте из-за отсутствия морских отложений баррема, апта, альба (скважинами в Западной Сибири вскрыта лишь часть морского альба) и большей части сеномана нет возможности судить о морских биособытиях. В наземной флоре, как на всем земном шаре, происходит смена мезозойской и кайнозойской флор.

Позднемеловые события в морской биоте наиболее полно изучены для Усть-Енисейской впадины, где 6 ярусов верхнего мела заключают морские осадки. Здесь в течение позднемеловской эпохи установлены два типа биособытий: один связан с перестройкой состава и структуры сообществ, другой — с резким обогащением их разнообразными группами беспозвоночных. Следы первого типа событий отмечены в среднем туроне, коньяке, сантоне и основании кампана. Туронское и кампанское биособытия наиболее значительны.

Биособытия второго типа представлены несколькими горизонтами, характеризующимися изобильными остатками аммонитов (скафитов), двустворок, гастропод, морских ежей, зубов акул и динофлагеллат. Большинство этих биособытий хорошо коррелируются с седиментационными событиями. Например, черными сланцами на сеноман-туронской границе, конденсированными слоями на турон-коньякской границе, региональным хиатусом, заключающим большую часть или весь нижний кампан. Имеется хорошая корреляция между упомянутыми событиями и трансгрессивно-регрессивными ритмами как местной, так и глобальной природы (рис. 6 и 7). Так, обширная конечносеноманская — начально-туронская трансгрессия, сопровождавшаяся отложением черных сланцев и широким распространением аноксидных обстановок в морях, привела к смене космополитных видов-индексов: *Inoceramus pictus* I. *labiatus*.

Еще более резкая перестройка морской биоты произошла в середине турона. Она коснулась как донных сообществ моллюсков, так и ассоциаций динофлагеллат и была связана с крупной регрессией, охватившей также всю Северную Атлантику (см. рис. 7). На турон-коньякской границе отмечается конденсированный слой, обогащенный динофлагеллатами. Местная регрессия отмечается в конце коньяка и начале сантона. На этом рубеже произошла коренная перестройка в составе донных сообществ. В особенности резко изменились ассоциации иноцерамов: на смену видам группы *Inoceramus* и *Stennooceramus* пришла группа видов *Sphenoceramus*.

В конце сантона и начале кампана донные сообщества претерпевают полную деструкцию: из их состава полностью исчезают иноцерамы, составляющие до этого ядра сообществ. Это можно объяснить значительными палеогеографическими перестройками и прекращением прямых связей с североатлантическими морями.

Позднекампанская трансгрессия была непродолжительной и к началу маастрихта уступила место регрессии. Маастрихтские сообщества отличаются качественной бедностью и низкими популяционными плотностями мелкораковинных двустворчатых моллюсков. Одновременно с регрессией в конце маастрихта на севере Сибири изменяется и климат: он становится более прохладным, а главное менее стабильным (см. рис. 7).

К сожалению, в Сибири не могут быть достаточно всесторонне изучены маастрихт — датский рубеж глобальной перестройки биоты и, конечно, маастрихтское вымирание из-за отсутствия переходных между мелом и палеогеном слоев на поверхности. Имеющийся кер-

Система		Характерные фаунистические комплексы		Кривая климата		Уровни перестройки биоты										
Четвертичная	Эоплейстоцен	Поддел	Возраст в млн. л.	Палеомагнитная шкала	Регионы	Горизонт	Млекопитающие	Моллюски		Холодный	Теплый	Морские фауны	Континентальные фауны			
								Пресноводные	Наземные							
Неоген	Плиоцен	верхний	1	Матуяма	Кочетовский	Кочетовский	Раздольинский	Карагазский	Карагазский			Сыктарий	Верхний			
			2	Гаусс	Селетинский	Иртышский	Лебяжинский	Муккурский	Муккурский					Пьяченца	Виллафранк	
			3	Гилберт	Кочетовский	Иртышский	Кызыл-Айгирский	Кызыл-Айгирский	Кызыл-Айгирский							Занзлий
	4	нижний	Прииртышский	Новостаничный	Битекейский	Битекейский	Битекейский	Битекейский	Битекейский					Занзлий	Русиний	
	5															Черлакский
	6	Миоцен	верхний	6	Павлодарский	Новостаничный	Новостаничный	Новостаничный	Новостаничный					Новостаничный	Занзлий	Русиний

Рис. 8. Главные фаунистические и климатические перестройки в плиоцене и эоплейстоцене на юге Западной Сибири. Составил Зыкин В. С., 1990

новый материал недостаточно представлен, что затрудняет установление самой границы по следу события импактной природы, фиксируемого по всему Земному шару, в том числе и по океаническим разрезам.

Биособытия в неогене Западной Сибири

В кайнозое Сибирь переживала геократический этап. Морские отложения на большей ее части отсутствуют: либо, как в Западной Сибири, перекрыты более молодыми четвертичными осадками, либо, как в Восточной Сибири, почти полностью размыты. Неоген (конец миоцена и плиоцен) лучше всего изучен на юге Западной Сибири по разрезам континентальных (наземных и пресноводных) отложений, заключающих остатки моллюсков и млекопитающих (Зыкин и др., 1989).

В конце миоцена на юге Западной Сибири отмечается массовое вымирание млекопитающих, которое связывают с резкой аридизацией климата, вызвавшей редукцию гидросети и заполнение речных долин субаральными, преимущественно золовыми красноцветными карбонатными отложениями. Эта аридная фаза по биостратиграфии

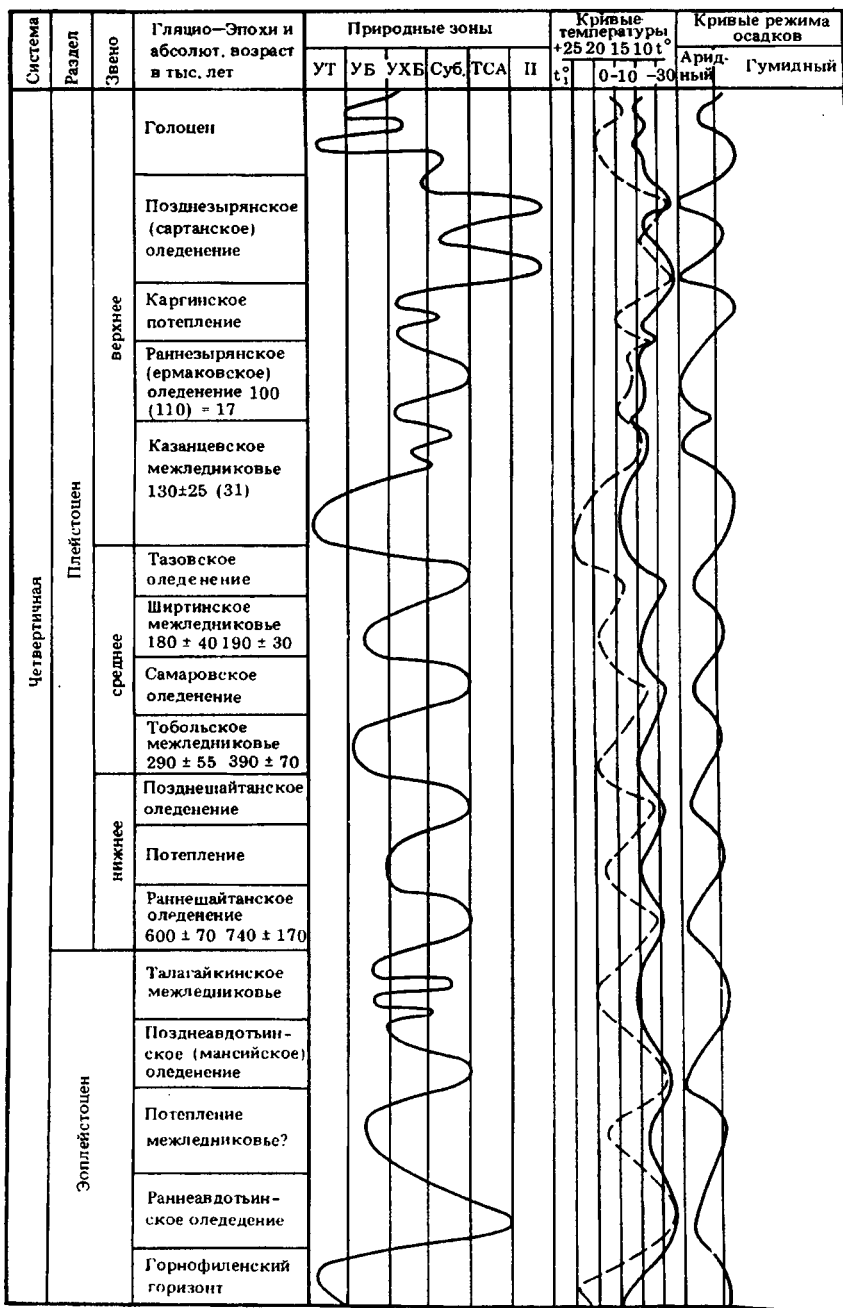
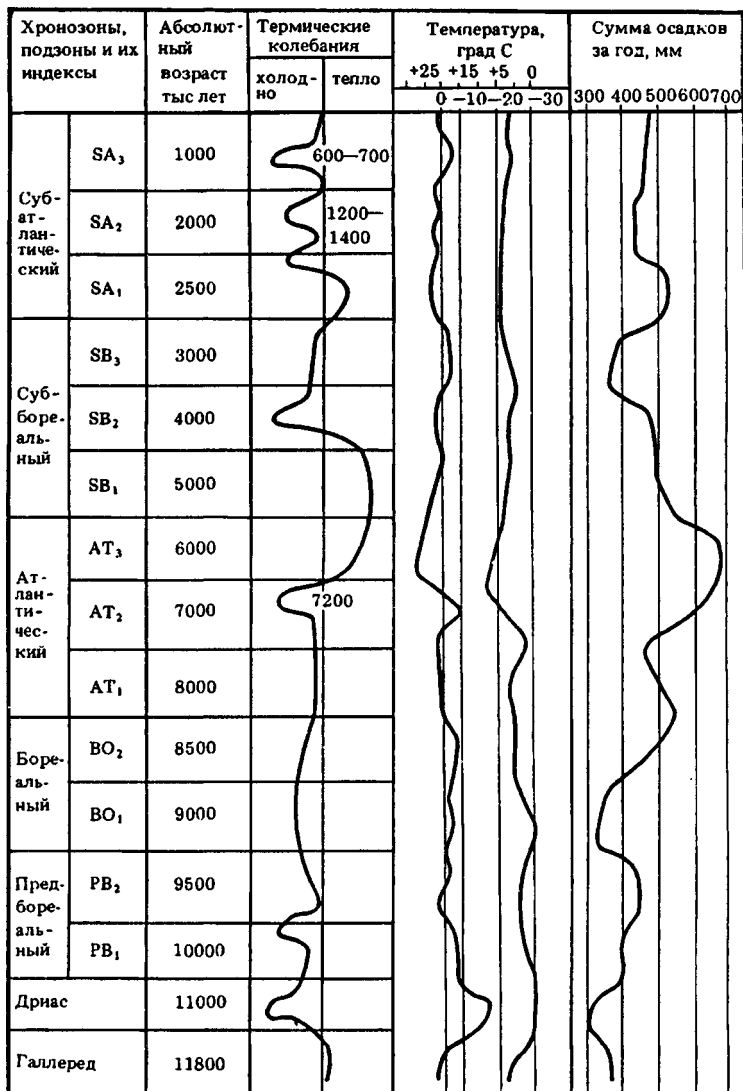


Рис. 9. Флуктуации климата и природных зон в плейстоцене Западной Сибири (ледниковая и внеледниковая области). Аббревиатура:

УТ — умеренно-теплый, УБ — умеренно-бореальный, УХБ — умеренно-холодный, Суб. — субарктический, ТСА — тундрово-степной арктический, П — перигляциальный арктический. Даты ТЛ взяты из работы С. А. Архипова (1987). Составила В. С. Волкова, 1990

Рис. 10. Климатические флуктуации в голоцене Западной Сибири. Составила В. С. Волкова, 1990



ческим и палеомагнитным данным сопоставляется с мессинским кризисом в Средиземноморье (рис. 8).

На рубеже около 5,4 млн лет (граница миоцена и плиоцена) появилась русцинийская фауна млекопитающих и большое количество (45% от общего разнообразия) современных палеоарктических видов и родов пресноводных моллюсков. Эта перестройка в сообществах совпадала со сменой аридного климата на гумидный. В раннем плиоцене климат был умеренно-теплый.

Рубеж между прииртышским и кокчетавским временем (около 3,2 млн лет назад по палеомагнитной шкале — ПШ) характеризуется сменой русцинийской фауны млекопитающих на виллафранскую, одновременным вымиранием всех теплолюбивых элементов и широким расселением палеоарктических групп в пресноводной малакофауне (см. рис. 8).

Эти перестройки в биоте были связаны с резким похолоданием климата, который лишь немногим стал теплее современного. Важно отметить, что это был также рубеж смены (3,2 млн лет) теплого относительно стабильного климата на холодный неустойчивый с постоянными флуктуациями.

Рубеж между селетинским и иртышским временем (около 2,5 млн лет назад по ПШ) отмечается сменой ранневиллафранской (кызыл-айгирской) фауны млекопитающих на средневиллафранскую (лебяжинскую) и дальнейшим вымиранием теплолюбивых пресноводных моллюсков, приобретением малакофауны современного облика.

Описанные изменения в наземной биоте были вызваны дальнейшим похолоданием климата, приблизившегося к современному. Этот связанный с похолоданием рубеж, по-видимому, имеет глобальный характер и отчетливо прослеживается в Евразии, Северной Америке и в Южном полушарии.

Незначительное обогащение комплексов малакофауны произошло в конце позднего плиоцена (муккурское время) и было связано с потеплением климата, вызвавшим проникновение теплолюбивых среднеазиатских групп моллюсков на юг Западной Сибири.

Рубеж между иртышским и кочковским временем (около 1,8 млн лет по ПШ) обозначен сменой средневиллафранской (лебяжинской) фауны млекопитающих на поздневиллафранскую (кизихинскую) и исчезновением на юге равнины всех теплолюбивых групп в пресноводной малакофауне. Климат становится близким современному западносибирскому. Этот рубеж примерно совпадает с границей неогена и четвертичной системы, как ее устанавливают в Средиземноморье (под сантернием)

Биособытия в четвертичное время

Эволюция биосферы на протяжении последнего миллиона лет представляют особый интерес в связи с разработкой актуалистической модели. Наиболее ярко эта модель связана с климатом, а изменения климата — с гляциодинамикой. Структура и динамика оледенений

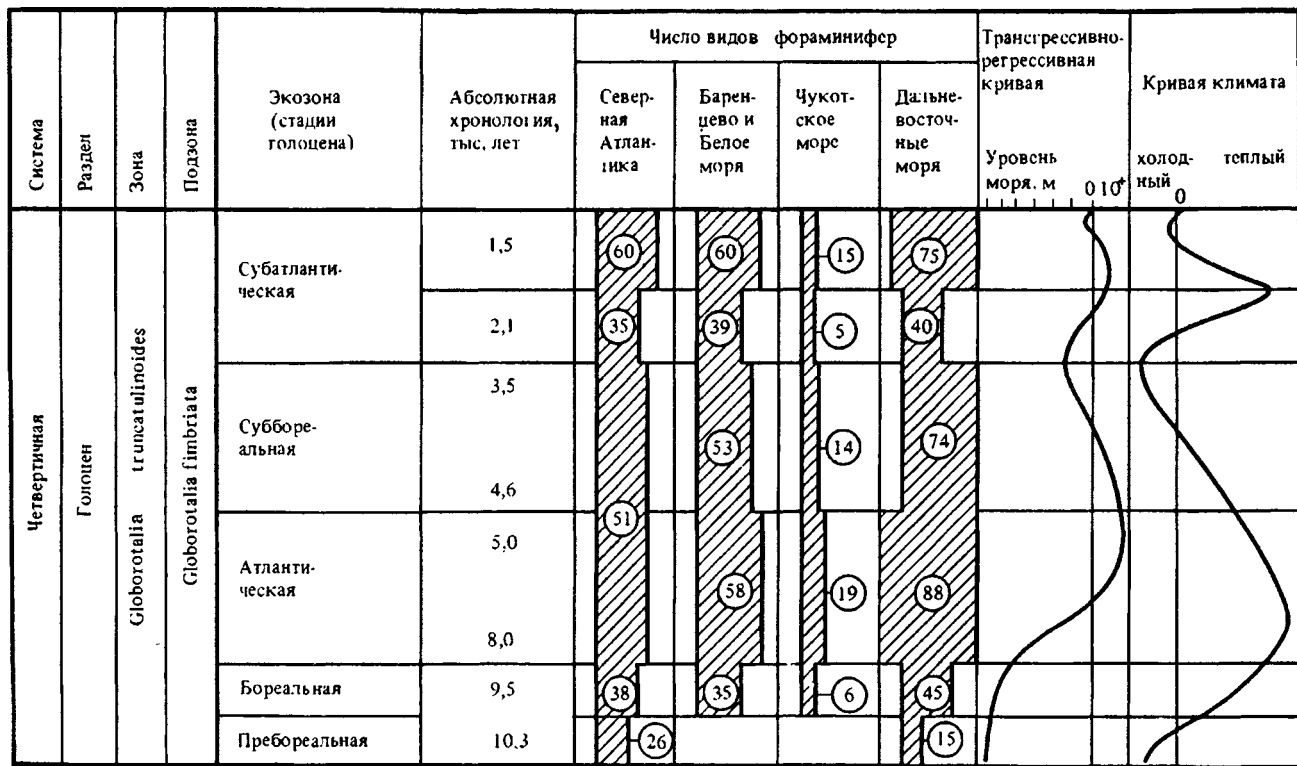


Рис. 11. Главные голоценовые события в арктической и бореальной областях. Составили: Т. Н. Троицкая, С. А. Гуськов, Л. К. Левчук, 1990

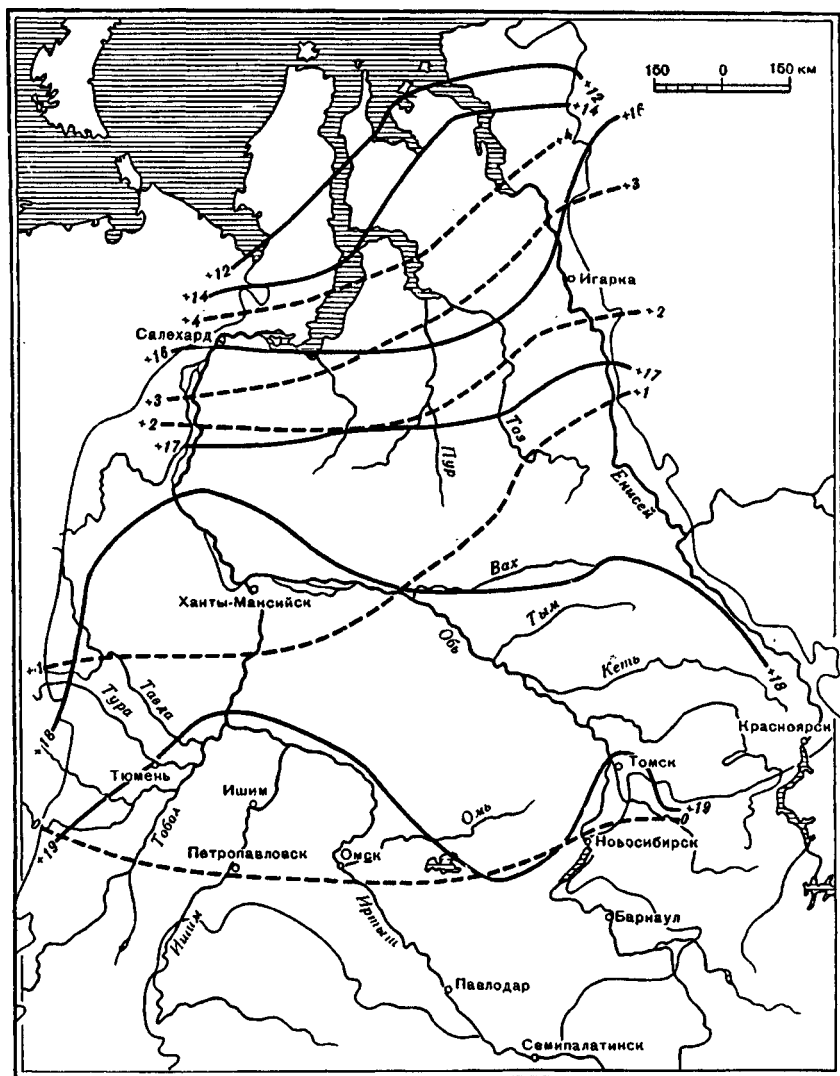
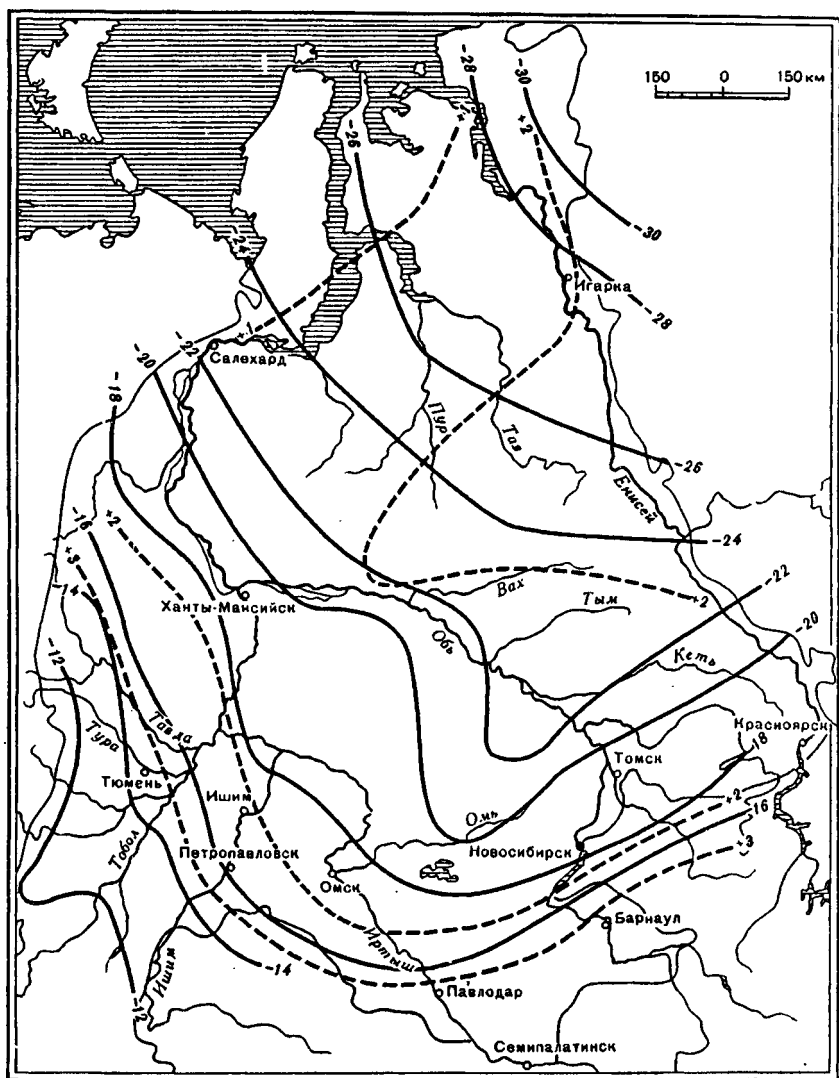


Рис. 12. Атлантический оптимум 5—6 тыс. лет назад:

a — изотермы июля (сплошная линия), рассчитанные поправки на современные значения (пунктир), *б* — изотермы января (сплошная линия), рассчитанные поправки на современные значения (пунктир). Составил В. А. Климаков по материалам В. С. Волковой, 1990



и межледниковой изучена в деталях и позволяет предложить прогнозную модель. Западная Сибирь является, пожалуй, одним из самых информативных районов для реконструкции плейстоценового и голоценового этапа развития биосферы. На основе палинологопалеокарпологических исследований был реконструирован климат (температура и влажность) в динамике за последний 1 млн лет и изменение природных условий (рис. 9). Как отчетливо видно на кривой, тундровые и перигляциальные арктические условия даже в периоды оледенений, несмотря на довольно-таки частые изменения

природных обстановок в плейстоцене, устанавливались крайне редко и по существу только в конечное позднезырянское (сартанское) оледенение.

Последний — голоценовый этап межледниковья изучен наиболее детально (рис. 10). На территории Западной Сибири отмечаются два резких похолодания на рубежах 11 тыс. и 10 тыс. лет. Это время вымирания крупных плацентарных млекопитающих: мамонта, пещерного медведя, шерстистого носорога, исполинского оленя.

Возможно, что причиной массового вымирания этих млекопитающих послужили не конкретные похолодания, частая смена холодных и теплых режимов с широким диапазоном тепловых колебаний в средних и высоких широтах Северного полушария Земли. Неустойчивость главных факторов среды обитания ослабляла эффективность защитных реакций организмов. В этих условиях любое дестабилизирующее событие могло послужить толчком в массовому вымиранию.

Таким толчком могло быть столкновение Земли с кометой. Следы предполагаемого столкновения фиксируются в виде полосы «тектитового дождя», выпавшего примерно 10 тыс. лет назад на территории Австралии, Юго-Восточной Азии, Средней Азии и Западного Казахстана. Тектиты указывают траекторию кометы. С одним из последних крупных ее «кусков» связывается образование кратера Жаманшин на Южном Урале (Изох, Ан, 1988). Следующие похолодания приходились на 7200 лет, 4000 лет, 1200—1400 лет и самое последнее — 600—700 лет. Если судить по периодичности, соответствующей примерно 600-летнему циклу, Сибирь и вообще северная часть Евразии должны входить в фазу очередного похолодания. Однако как данные по наземной флоре, так и морской фауне — фораминиферам (рис. 11) свидетельствуют о тенденции климата к потеплению. Что могло нарушить естественную периодичность климата? Однозначно на этот вопрос ответить трудно. Среди причин можно предполагать антропогенное влияние. Ясно одно, что биосфера Земли в настоящее время, если сравнивать ее с биосферой предшествующих этапов мезозоя и кайнозоя (палеогена и неогена), находится в естественном напряженном состоянии, вызванном эпохами оледенений, как считается, нехарактерными для истории Земли. Искусственное нарушение существующего весьма неустойчивого равновесия может привести к необратимым последствиям прежде всего для высших узкоспециализированных животных существе на Земле. Что может случиться при сохранении тенденции к потеплению климата?

В качестве модели дальнейшего развития Западной Сибири по предполагаемому сценарию можно использовать эпизод Атлантического оптимума примерно 5 тыс. лет назад (рис. 12, а, б). Анализируя изотермы июля и января, рассчитанные по растительным сообществам того времени (сплошные линии), и поправки — превышения над современным фоном, хорошо видно, что они сгущаются к северу. Этот факт однозначно свидетельствует, что при повышении температуры наибольшим разрушениям будут подвержены биогеоценозы

тундры и ледовый бассейн Арктики. Быстрая сукцессия природных зон к северу будет иметь катастрофические последствия всего сущего севернее Полярного круга. Таяние покровного материкового льда поднимает уровень Мирового океана минимум на 40 м. Последствия столь высокого стояния вод Мирового океана катастрофически отразятся на местообитаниях человека: наиболее благоприятные из них окажутся под водой.

Заключение

Изучение динамики разнообразия отдельных, главным образом широко распространенных и важных для геологии групп организмов, а на отдельных временных интервалах также и структуры сообществ позволило установить ряд критических рубежей в фанерозойской эволюции биоты на Сибирском субконтиненте.

Из 5 «великих» глобальных вымираний биоты на территории Сибири выявлены 4 (маастрихтское вымирание не доказано из-за отсутствия подходящих разрезов). Показано, что поздневендское вымирание в интервале 580—570 млн лет следует отнести к глобальным вымираниям высшего ранга.

В фанерозое Сибири обнаружены следы почти всех перестроек биоты среднего ранга. Описаны ранее мало известные критические рубежи в кембрии, девоне и перми. Ранг этих кризисов предстоит выяснить.

Основная причина кризисов в развитии биоты, сопровождающаяся вымираниями и перестройками структуры сообществ, связывается нами с изменениями климата, часто вызываемыми оледенениями и эвстатикой Мирового океана. Признаки соударения (импакта) Земли с космическим телом (кометой?) обнаружены только на границе плейстоцена и голоцена (возраст прослая с тектитами около 10 тыс. лет).

Выявлена тенденция к потеплению климата за последние 600 лет, которое продолжается и ныне. Эта тенденция противоречит расчетной (теоретической) периодичности, согласно которой в настоящее время должно начаться похолодание климата в умеренных и высоких широтах Северного полушария. Причина потепления климата на севере Евразии связана, возможно, с антропогенным воздействием.

ЛИТЕРАТУРА

- Архипов С. А. Стратиграфия четвертичных отложений Тюменского нефтегазоносного района. Новосибирск: ИГГ СО АН СССР, 1987. 52 с.
- Бетехтина О. А. Основные этапы в истории развития и расселения неморских двусторчатых моллюсков в позднем палеозое // Становление и эволюция континентальных биот. Л.: Наука, 1988. С. 35—40.
- Гольберт А. В. Основы региональной палеоклиматологии. М.: Недра, 1987. 222 с.
- Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969. 437 с.
- Елкин Е. А. Закономерности эволюции дехенеллид и биохронология силура и девона. М.: Наука, 1983. 116 с.
- Захаров В. А., Сакс В. Н. Палеоэкология Арктического бассейна в юре и неоко-

- ме//Междунар. геол. конгр.: Докл. сов. геологов: Палеонтология. Стратиграфия. М.: Наука, 1980. С. 126—132.
- Зыкин В. С., Зажигин В. С., Присяжнюк В. А. Стратиграфия плиоцена юга Западной Сибирской равнины//Кайнозой Сибири и Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1989. С. 9—18.
- Изох Э. П., Ле Дык Ан. Геологическая позиция тектитов и их значение для четвертичной геологии и геоморфологии Вьетнама//Актуальные вопросы метеоритики в Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. С. 205—230.
- Кипарисова Л. Д., Бычков Ю. М., Полуботко И. В. Позднетриасовые двустворчатые моллюски Северо-Востока СССР. Магадан, 1966. 312 с.
- Кульков Н. П. Граница ордовика и силура по замковым брахиоподам//Геология и геофизика. 1990. № 8.
- Месежников М. С. Титонский, волжский и портландский ярусы: (Геологические и биологические события, корреляция)//Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени: Стратиграфия и палеонтология. М.: Наука, 1989. С. 100—107.
- Палестгеография севера СССР в юрском периоде. Новосибирск: Наука, 1983. 190 с. (Тр. ИГГ; Вып. 573).
- Стратиграфия юрской системы севера СССР. М.: Наука, 1976. 435 с.
- Фанерозой Сибири. Т. 1. Венд, палеозой. Новосибирск: Наука, 1984. 189 с.
- Ярусное расчленение нижнего кембрия//Стратиграфия. М.: Наука, 1984. С. 184.
- Barnes Ch. R. The faunal extinction event near the Ordovician-Silurian boundary: A climatically induced crisis//Lect. Notes Earth Sci. 1986. Vol. 8. P. 121—126.
- Lowenstam H. A. What, of anything, happened at the transition from the Precambrian to the Phanerozoic?//Precambrian Res. 1980. Vol. 11, N 2. P. 89—91.
- Raup D. M., Sepkoski J. J. Mass extinctions in the marine fossil record//Science. 1982. Vol. 215, N 4539. P. 1501—1503.
- Playford P. E., McLaren D. J., Orth C. J. et al. Iridium anomaly in the Upper Devonian of the Canning Basin, Western Australia//Ibid. 1984. Vol. 226. P. 437—439.
- Sandberg Ch. A., Ziegler W., Dreesen R., Butler J. L.//LPI Contrib. 1988. N 676. P. 160—161.
- Wang Xiaofeng, Chai Zhifang//Acta geol. sinica. 1989. Vol. 63, N 3. P. 255—264.
- Wild P., Berry W. B. N., Quinby-Hunt M. S. et al. Iridium abundances across the Ordovician-Silurian stratotype//Science. 1986. Vol. 233, N 4761. P. 339—341.
- Zhuravleva L. T., Repina L. N., Rozanov A. Yu. Stage subdivision of the Lower Cambrian//Третий Междунар. симпоз. по кембрийской системе: Тез. докл. Новосибирск, 1990. С. 178—179. Ротапринт.

А. Г. Пономаренко, В. Ю. Дмитриев

ЭВОЛЮЦИЯ РАЗНООБРАЗИЯ И УСТОЙЧИВОСТЬ ЭКОСИСТЕМ

В последнее время проблема органического разнообразия привлекает все большее внимание и в биологии, и в палеонтологии. Хотя представления о большой роли биологического разнообразия, о повышенной устойчивости более разнообразных систем являются классическими, восходя по крайней мере к А. Уоллесу, специально изучаться оно начало недавно. До этого знания о разнообразии органического мира просто накапливались в ходе описания все новых и новых видов животных, растений и микроорганизмов. Фундаментальная роль разнообразия вновь привлекла к себе внимание с развитием кибернетики, когда на основе Десятой теоремы К. Шеннона У. Эшби сформулировал «Закон необходимого разнообразия».

В биологии также оживился интерес к проблеме разнообразия сообществ; оно было связано с устойчивостью и характером поступления и распределения в экосистемы ресурсов (McArthur, Wilson, 1967; Valentine, 1971). Понимание важности биологического разнообразия привело и к осознанию необходимости его сохранения для устойчивого выживания природных резерватов, была принята специальная программа ЮНЕСКО по изучению и охране органического многообразия.

В палеонтологии анализ органического многообразия, пожалуй, еще важнее, чем в неонтологии. Именно он тот главный источник сведений, по которым палеонтолог может вообще узнать что-либо о функционировании древних экосистем, падение их разнообразия свидетельствует о неблагополучии в них, по значительным падениям разнообразия мы диагностируем кризисные ситуации в эволюции биосферы. Обычно при анализе разнообразия палеонтологами используется следующий набор показателей: общее число таксонов, число появившихся и вымерших, доля появившихся и вымерших, число таксонов на миллион лет, число появившихся и вымерших на миллион лет, относительная скорость появления и вымирания. Характер поведения этих показателей зависит от характера протекания эволюционного процесса. При равномерном его прохождении первые три показателя зависимы от продолжительности используемых стратиграфических подразделений, второй, третий и пятый — от общего числа таксонов. Если верна модель эволюции как процесса с положительной обратной связью, предложенная Л. Ван-Валеном, то относительные величины будут зависимыми от абсолютных. В катастрофической модели число и доля вымерших будут вполне адекватными показателями. Измерение скоростей сильно затруднено из-за грубых погрешностей радиометрических данных о продолжительности веков и других подразделений. Наглядное представление о направленности эволюционного процесса (но не о масштабе преобразований) дает индекс когерентности, предложенный В. В. Жерихиным (1978) и модифицированный А. П. Расницыным (1988). Обращенные Лайеллевы кривые, показывающие долю вымерших таксонов, могут как характеризовать процесс целиком, так и использоваться для анализа списков по отдельным местонахождениям, участки возрастания на кривой указывают на наличие существенных различий между близкими по возрасту местонахождениями по каким-то тафономическим, экологическим или биогеографическим характеристикам. Интервалы более интенсивных вымираний хорошо выделяются когортным анализом Д. Раупа (1978). Исследование эволюционных изменений разнообразия в последнее время оказалось связанным в первую очередь с работами Дж. Сепкоски, который с конца 70-х годов начал систематически заниматься изучением диверсификации ископаемых морских организмов, наземные, по его мнению, не давали достаточно сведений для статистической обработки. В серии статей (Sepkoski, 1978, 1979, 1984), опубликованных под общим названием «Кинетическая модель таксономического раз-

нообразия в фанерозое», была предложена логистическая модель диверсификации морских таксонов с линейно возрастающей по мере роста разнообразия относительной скоростью вымирания и линейно убывающей относительной скоростью появления новых таксонов. Идеология модели была в общем заимствована из равновесной теории островной биогеографии (MacArthur, Wilson, 1967). Анализировались изменения числа таксонов от века к веку. Модели лучше соответствуют эмпирические данные по росту разнообразия на уровне отрядов. Число отрядов очень быстро росло в венде и раннем кембрии, стабилизировалось при равновесии появления и вымирания со среднего кембрия. В ордовике идет быстрое нарастание числа отрядов новой, палеозойской фауны, равновесие устанавливается на более высоком уровне и существует донныне с некоторыми колебаниями и значительным вымиранием на границе перми и триаса. В изменении разнообразия на семейственном уровне (рассмотрено около 3800 семейств) можно видеть три разных участка кривой, которая в начале в общем совпадает с кривой изменения разнообразия на уровне отрядов. Равновесное состояние продолжается до конца палеозоя, тем самым здесь выделяется особый палеозойский этап. После сильного вымирания на границе перми и триаса в мезозое идет непрерывное, но довольно медленное нарастание многообразия, равновесного состояния не наступает донныне. Этому замечательному отличию мезо-кайнозоя от предыдущих этапов не было уделено достаточного внимания, не было объяснено, какие особенности мезо-кайнозойской морской биоты позволяют ей наращивать многообразие в течение столь долгого времени. Интерпретация данных о изменениях разнообразия, позволяющая лучше выделить долговременные тенденции, была предложена одним из авторов (Дмитриев, 1989). Соотносилось мгновенное число таксонов на границах подразделений (как таковое рассматривалось число общих в двух подразделениях таксонов) с общим числом накопленных таксонов. При подобном анализе данных Сепкости, в частности, оказалось, что разнообразие отрядов в мезо-кайнозое растет сходно с разнообразием семейств.

На процесс нарастания разнообразия, определяющийся, по мнению Сепкости, скорее падением фонового вымирания, чем ускорением новообразований, наложены резкие падения разнообразия, связанные с относительно кратковременными вымираниями большего или меньшего масштаба. Попытки установления периодичности таких вымираний в последнее время можно видеть в тех же работах Сепкости, в окончательном виде он остановился на периоде в 37 млн лет для палеозоя и около 26 млн лет для мезо-кайнозоя. Высказываются, однако, сомнения в правильности определения этой периодичности, в наличии ее как таковой и даже в справедливости установления ряда эпизодов вымирания. Строгая периодичность вымираний заставила бы искать их причину, или по крайней мере причину синхронизации вымираний во внесезонных воздействиях, хотя более правильными и продуктивными представляются все же

поиски земных и особенно биотических причин экосистемных перестроек. Как бы там ни было, именно колебания разнообразия биоты всеми рассматриваются как показатель неустойчивости или развала экологических систем.

Более подробно изменение разнообразия в ходе экологического кризиса в середине мела было изучено В. В. Жерихиным (1978) и на более современном уровне А. П. Расницыным (1988, 1989). Было показано, что кризисная ситуация не возникает в результате одноmomentного вымирания, вызванного какой-то одной причиной, а складывается в результате длительного процесса, основой которого являются внутренние изменения, внешние же воздействия скорее всего могут только синхронизировать кризисные явления, убыстряя уже идущие процессы. Анализ еще одной кризисной ситуации в наземных экосистемах представлен в статье Н. Н. Каландадзе и А. С. Раутиана в настоящем сборнике. Важнейшим для нас выводом из анализа кризисных ситуаций является тот, что в результате кризисной перестройки, как правило, не только восстанавливается прежнее разнообразие биоценозов, но оно оказывается заметно выше, т. е. вновь возникающие экосистемы имеют тенденцию к более плотной упаковке экологических ниш, чем существовала до кризиса. Этот вывод не может не свидетельствовать в пользу представлений о внутренних причинах возникшего кризиса, кризисная ситуация (но не всегда кризис) возникает в результате сопротивления сложившейся структуры экосистем повышению их разнообразия. В результате кризиса возникают новые структуры на основе уже существовавших компонентов, которые лучше обеспечивают это нарастание разнообразия.

Высокая устойчивость более разнообразных сообществ вовсе не означает их неизменности и тем более неизменности входящих в них компонент. Более того, процесс нарастания разнообразия, по-видимому, на ранних этапах является процессом с положительной обратной связью, с ростом разнообразия он убыстряется, пока не исчерпываются в рамках сложившейся экосистемы возможности к фрагментации экологических ниш. После этого система стабилизируется, но оказывается чреватой тенденцией к попаданию в кризисную ситуацию. Здесь уместно затронуть вопрос о условиях появления новообразований. Традиционно считается, что основные новообразования возникают в нестабильных, сильно изменчивых условиях. Последней попыткой формализовать такие представления были сформулированные В. А. Красиловым понятия о когерентной и некогерентной эволюции (1969). Существуют, однако, и противоположные взгляды. Можно вернуться к привлекшей в 70-е годы внимание палеонтологов дискуссии между П. Бретским и Д. Лоренцом (Bretsky, Lorentz, 1970), с одной стороны, и Н. Элдриджем (Eldredge, 1974) — с другой. Первые авторы привели обоснованные аргументы в пользу того, что именно высокообразные устойчивые сообщества, в частности морские достаточно глубоководные, весьма активно эволюируют, являясь основным местом возникно-

вения новообразований, которые появляются главным образом у К-отобранных форм. Напротив, весьма нестабильные в экологическом времени сообщества, например морские прибрежные, оказываются построенными из генетически и морфологически вариабильных r -отобранных видов и слабо изменяются в геологическом времени. Несмотря на убедительность аргументации и солидность теоретического основания, большинство присоединилось к последнему автору, отстаивавшему традиционные представления (см., например: Sepkoski, Sheehan, 1983). Концепцию преимущественного появления новообразований в устойчивых и разнообразных тропических сообществах развивал в свое время в зоогеографии Ф. Дарлингтон (1966), говоря о «тропическом давлении». С аналогичной концепцией «фитоспредиинга» недавно выступил С. В. Мейен (1987). Более справедливой представляется точка зрения о преимущественном возникновении эволюционно существенных новообразований в весьма насыщенных и устойчивых сообществах.

Таким образом, повышение устойчивости более разнообразных сообществ весьма вероятно. Конечно, повышенная устойчивость достигается не только за счет увеличения разнообразия. Она может быть результатом и просто повышенной устойчивости самих членов сообщества. При этом повышенная устойчивость определенного вида достигается разными способами, которые, следуя Л. Г. Раменскому, можно назвать пациентным и эксплерентным. В первом случае повышается индивидуальная устойчивость, поднимается порог вредного воздействия окружающей среды. Эксплеренты же обладают способностью быстро восстанавливать оптимальную плотность популяции после ее падения в результате какого-либо неблагоприятного воздействия. Именно из таких организмов рекрутируются сорняки и вредители сельского хозяйства, перед которыми оказываются бессильными все ухищрения сельскохозяйственных технологий. Обе эти эволюционные стратегии могут сочетаться, как у прокариот, которые обладают и высочайшей индивидуальной устойчивостью, и замечательными способностями к восстановлению численности. Устойчивость прокариот очень высока, водорослево-бактериальные маты практически без изменений сохранились за миллиарды лет с глубокого докембрия доныне, и тем не менее прокариоты были вынуждены уступить высшим растениям и животным большую часть поверхности Земли.

Что же эвкарियोты смогли противопоставить колоссальной индивидуальной и популяционной устойчивости прокариот? Именно свое несравненно большее разнообразие. Прежде всего, эвкарियोты создали консуремтов, которых они в несколько порядков встроили между продуцентами и редуцентами. Удлинилась цепь передачи внутри экосистемы энергии в виде восстановленных углерода и водорода, а также биогенов. Удлинение цепи облегчало замыкание круговорота и уменьшало потери энергии и биогенов, захоронение их в осадках или уход с планеты. Нелишне подчеркнуть, что в природе отбираются не более продуктивные, а более экономные сообщества, сообщества

способные минимизировать потери и максимально замкнуть круговорот (Горшков, 1985). Именно это плохо умеют делать прокариоты и даже одноклеточные эукариоты. Хотя бережливость природы подчеркивал уже К. Бэр, последнее обстоятельство еще недостаточно принимается во внимание. Человек в своем хозяйстве создает высокопродуктивные и малоразнообразные агроценозы, но зато вынужден сам обеспечивать их равновесие ценой все больших вложений в агротехнику. Тем более необходимо охранять высокое разнообразие естественных ценозов, способное регулировать равновесное состояние биоты.

ЛИТЕРАТУРА

- Горшков В. Г. Устойчивость биогеохимических круговоротов//Эколог. 1985. № 2. С. 3—12.
- Дарлингтон Ф. Зоогеография. М.: Прогресс, 1966. 519 с.
- Дмитриев В. Ю. О диверсификации морских животных фанерозоя//Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. М.: Наука, 1989. С. 6—13.
- Дмитриев В. Ю., Жерихин В. В. Изменение разнообразия семейств насекомых по данным метода накопленных появлений//Меловой биоценотический кризис в эволюции насекомых. М.: Наука, 1988. С. 208—215.
- Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 198 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 165).
- Красилов В. А. Филогения и система//Проблемы филогении и систематики. Владивосток, 1969. С. 12—30.
- Мейен С. В. География макроразнообразия у высших растений//Журн. общ. биол. 1987. Т. 48, № 3. С. 291—310.
- Расницын А. П. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода//Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 191—207.
- Расницын А. П. Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоценотического кризиса//Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. М.: Наука, 1989. С. 35—40.
- Bretsky P. W., Porentz D. W. An essay on genetic-adaptive strategies and mass extinction//Bull. Geol. Soc. Amer. 1970. Vol. 81. P. 2449—2456.
- Eldredge N. Stability, diversity and speciation in Paleozoic aperiodic seas//J. Paleontol. 1974. Vol. 48, N 3. P. 540—548.
- McArthur R. H., Wilson E. O. The Theory of Island Biogeography. Princeton: Univ. Press, 1967. 203 p.
- Raup D. M. Cohort analysis of generic survivorship//Paleobiology. 1978. Vol. 4, N 1. P. 1—15.
- Sepkoski J. J. Jr. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders//Paleobiol. 1978. Vol. 4, N 3. P. 223—251.
- Sepkoski J. J. Jr. A kinetic model of Phanerozoic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria//Paleobiol. 1979. Vol. 5, N 3. P. 222—251.
- Sepkoski J. J. Jr. A kinetic model of Phanerozoic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinction//Paleobiol. 1984. Vol. 10, N 2. P. 246—267.
- Sepkoski J. J. Jr., Sheehan P. M. Diversification. Faunal Change and Community replacement during the Ordovician Radiation/Teversz M. J. S., McCall P. L. (eds.)//Biotic Interaction in Recent and Fossil Benthic Communities. N. Y.: Plenum Press, 1983. P. 673—717.
- Valentine J. W. Resource supply and species diversity patterns//Lethaia. 1971. Vol. 4, N 1. P. 51—61.

ЮРСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ КРИЗИС СООБЩЕСТВА НАЗЕМНЫХ ТЕТРАПОД И ЭВРИСТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ СОПРЯЖЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ СООБЩЕСТВА И БИОТЫ

Эта статья подготовлена в соответствии с программой «Проблемы эволюции ведущих компонентов биосферы» (Соколов, 1988). В первой части, посвященной юрскому кризису, она продолжает исследования по филоценогенезу, проводившиеся в лаборатории членистоногих Палеонтологического института РАН (Жерихин, Сукачева, 1973; Калугина, 1974, 1977; Калугина, Жерихин, 1975; Жерихин, Калугина, 1980, 1985; Пономаренко, Калугина, 1980; Назаров, 1984; Пономаренко, 1984, 1986; Дмитриев, Жерихин, 1988), но на материале наземных (неморских) тетрапод. Во второй части статьи предложена модель, развивающая представления В. В. Жерихина о ценоотической регуляции филогенеза (Родендорф, Жерихин, 1974; Жерихин, 1978—1987; Жерихин, Расницын, 1980; Расницын, 1988—1990). Она, в частности, помогает понять природу крупных экологических кризисов, подобных юрскому.

Результаты наших исследований по филоценогенезу отражены в ряде предварительных публикаций (Каландадзе, Раутиан, 1979—1984; Раутиан, 1980; Раутиан, Каландадзе, 1989). В развитие комплекса работ палеознтомологов и наших, но на рецентном материале вышла серия публикаций А. А. Вахрушева (1984—1988).

ЮРСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ КРИЗИС СООБЩЕСТВА НАЗЕМНЫХ ТЕТРАПОД

Обнаружение юрского кризиса связано с нашими исследованиями по исторической зоогеографии (Каландадзе, 1974; Каландадзе, Раутиан, 1977—1990; Раутиан, Каландадзе, 1984). Результатом их, в частности, явилась реконструкция зоогеографических областей прошлого для наземных (неморских и нелетающих) тетрапод (рис. 1), которая впервые дает последовательное палеонтологическое обоснование современным зоогеографическим областям А. Р. Уоллеса (Элтон, 1960; Wallace, 1876). Наши реконструкции произведены по эпохам, начиная с ранней перми и кончая плейстоценом, исключая лишь раннюю и среднюю юру. Последнее связано с феноменальной бедностью фаун этого времени и настолько слабыми фаунистическими связями, что мы не рискнули дать зоогеографическую реконструкцию на столь скудном материале. При этом географическая представленность местонахождений наземных тетрапод оказалась удивительно широкой: кроме Антарктиды, они представлены на всех материках, включая Мадагаскар (Каландадзе, Раутиан, 1983). Сходная ситуация наблюдалась лишь на заре экологической экспансии тетрапод в девоне, когда их остатки известны из Северной и Южной

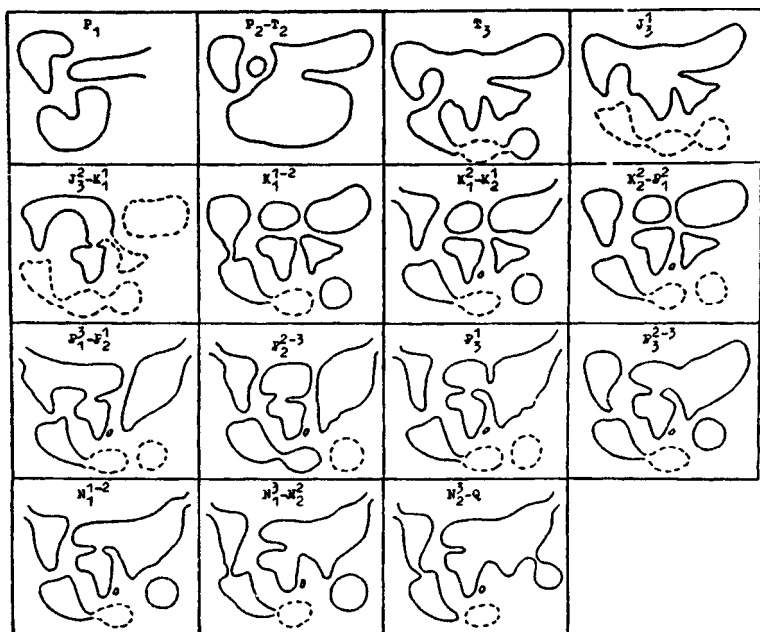


Рис. 1. Реконструкция фаунистических (историко-зоогеографических) областей прошлого по наземным тетраподам

Америки, Гренландии, Восточной Европы, Сибири и Австралии, но их фауна еще беднее и состоит из уникальных для каждого местонахождения форм (Лебедев, 1985). Пример климатического обеднения дает фауна карбона, когда появляется выраженная климатическая зональность, отсутствовавшая в девоне (Вахрамеев и др., 1970; Мейен, 1984, 1988). Фауна тетрапод карбона представлена только в Северной Америке и Западной Европе, что, очевидно, связано с расположением этих стран в тропической зоне (Вахрамеев и др., 1970; Мейен, 1984, 1988), нахождением Северного полюса на северо-востоке современной Сибири и оледенением Гондваны в позднем карбоне (Вегенер, 1984; Рид, Уотсон, 1981). Она значительно богаче ранне-среднеюрской и в пределах фаунистически охарактеризованных стран вполне поддается зоогеографической интерпретации (Каландадзе, Раутиан, 1980, 1981). Уникальность юрского события для всего интервала, начиная с карбона и до современности, заставила проанализировать его более подробно.

Динамика таксономического разнообразия семейств и родов наземных тетрапод (рис. 2) обнаружила для ранней—средней юры абсолютный минимум разнообразия для всей их палеонтологически документированной истории начиная с позднего карбона. Разнообразие тетрапод в это время оказалось сопоставимым с таковым для среднего карбона Северной Америки и Западной Европы.

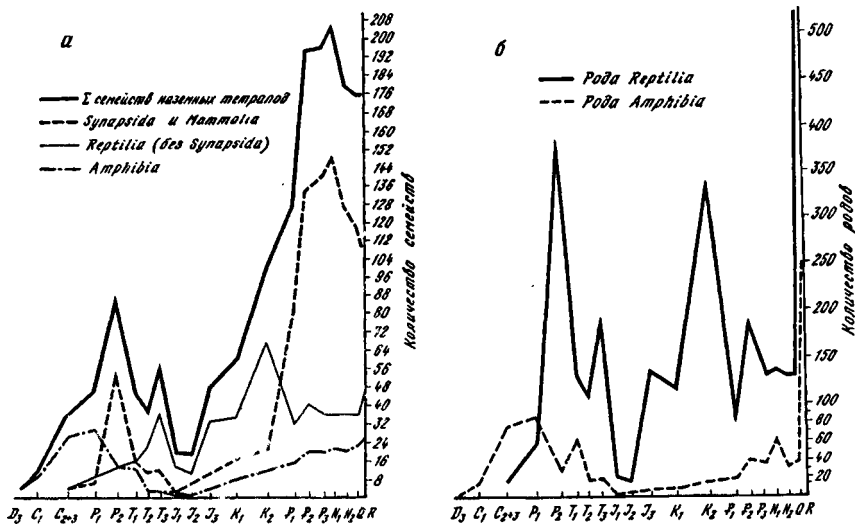


Рис. 2. Динамика таксономического разнообразия наземных тетрапод:

а — семейства, б — рода

Мы также проанализировали динамику впервые и в последний раз встречающихся в палеонтологической летописи таксонов. Оказалось, что при грубом рассмотрении (с точностью до эпохи и не ниже родового уровня) динамика появляющихся и исчезающих таксонов не обнаружила качественных отличий от таковой для существующих в каждый данный момент времени семейств и родов. Этот результат хорошо согласуется с укоренившимся представлением об относительно высоком среднем темпе эволюции тетрапод и быстрой смене их таксономического разнообразия во времени (Симпсон, 1948; Расницын, 1987). Количество появляющихся и исчезающих семейств и родов в первом приближении пропорционально наличному в данный момент разнообразию. По этой же причине на нашем материале не дали эффектных результатов расчеты разного рода индексов когерентности и оборота фауны, с успехом использованные палеоэнтомологами (Жерихин, 1978, 1979; Расницын, 1988). Это связано с тем, что при расчете всех этих индексов так или иначе используются соотношения существующих, появляющихся и исчезающих таксонов. Поэтому мы приводим здесь только динамику разнообразия существующих в каждый момент семейств и родов. Но и эти данные достаточно красноречиво свидетельствуют о беспрецедентном сокращении разнообразия наземных тетрапод в ранней—средней юре.

М. Бентон (Benton, 1985—1989), независимо от нас предпринявший исследование динамики таксономического разнообразия наземных тетрапод, получил очень близкую картину.

Зоогеографическая раздробленность. Повышать стратиграфическую и таксономическую точность при глобальном исследовании динамики разнообразия тетрапод на протяжении всего времени их существования вряд ли целесообразно, по крайней мере по причинам зоогеографического порядка. Сложение таксономического разнообразия разных, географически изолированных стран с весьма контрастной фауной (рис. 1) осмысленно лишь для самых ориентировочных экологических оценок и оправдано лишь необходимостью преодолевать пространственную неполноту палеонтологической летописи, которая временами досадно велика. Например, пик разнообразия амфибий позднего карбона — ранней перми известен только для Евразийской зоогеографической области. В поздней перми их разнообразие резко сокращается, несмотря на добавление Гондвандской области, т. е. большей части суши (см. рис. 1). Таким образом, сокращение разнообразия амфибий в Евразии было более резким, чем на глобальной картине (Каландадзе, Раутиан, 1983). В Гондване в это время уже появляются группы, потомки которых образовали раннетриасовый максимум родового разнообразия амфибий (рис. 2, б). Это свидетельствует в пользу более ранней смены разнообразия амфибий в Гондване, возможно связанной с пермокарбонным оледенением. Аналогичные трудности глобального анализа разнообразия встречаются во все периоды зоогеографической раздробленности (см. рис. 1).

Для временной окрестности интересующего нас кризиса проблема зоогеографической раздробленности сведена к минимуму. Ему предшествует зоогеографическая «пангея» позднего триаса — эпоха максимальной консолидации фаун различных континентов за весь исследованный период, уничтожившая предшествующее зоогеографическое деление (Каландадзе, Раутиан, 1980, 1981, 1983, 1991).

А был ли кризис? Бедные местонахождения наземных тетрапод ранней—средней юры, к сожалению, не подвергались подробным тафономическим исследованиям. Поэтому судить о том, не является ли резкое обеднение фауны в это время следствием тафономического артефакта, как это уже предполагалось (Несов, Казнышкина, Черепанов, 1989), приходится косвенным путем. Л. А. Несов полагает, что причиной обеднения фауны мог быть гумидный климат, создающий неблагоприятные условия захоронения. Действительно, теплый и гумидный климат юры не отличался существенным контрастом в различных частях суши. Однако не настолько, чтобы отсутствовала климатическая зональность (Хэллем, 1978; Рид, Уотсон, 1981; Вахрамеев, 1988). Поэтому трудно себе представить, чтобы условия захоронения даже крупных тетрапод во всех климатических поясах были одинаково плохими. Это соображение в сочетании с широкой географической представленностью и монотонной бедностью местонахождений, расположенных в областях с заведомо отличающимся климатом (ср. Каландадзе, Раутиан, 1983 и Вахрамеев и др., 1970; Вахрамеев, 1988), свидетельствуют не в пользу предположения Л. А. Несова. Кроме того, поздняя юра с ее гораздо более богатой

фауной тоже не отличалась значительной аридностью и климатическим контрастом.

Условия жизни в юре. Неконтрастный климат юры вряд ли мог спровоцировать глобальный экологический кризис. К таким глубоким последствиям, как в ранней—средней юре, не привели даже оледенения пермо-карбона и плейстоцена. Не было в это время и других особенно крупных физико-географических переворотов (Хэллем, 1978): особенно сильных глобальных трансгрессий или регрессий (во всяком случае, регрессия в поздней перми и трансгрессия в позднем мелу намного сильнее юрских: Борисьяк, 1934; Страхов, 1948), аномально высокой вулканической активности (Рид, Уотсон, 1981) и т. п.

Синхронное сокращение разнообразия. На любом отрезке истории тетрапод, равном по длительности ранней—средней юре, можно обнаружить семейства и группы более высокого ранга, обладающие в это время максимумом разнообразия за всю историю. Эпоха рассматриваемого кризиса является единственной, когда ни одно семейство, не говоря о таксонах более высокого ранга, не дало максимума разнообразия и не ограничивало своего стратиграфического распространения только этим интервалом. Синхронное сокращение разнообразия всех групп наземных тетрапод до семейственного уровня включительно исключает объяснение этого феномена посредством конкурентного вытеснения групп в пределах самих тетрапод.

Отсутствие синхронной реакции других групп. Нелегко представить себе другую группу животных, способную столь радикально повлиять на всех наземных тетрапод. Не наблюдается в ранней—средней юре резкой смены растительности. Насекомые, четко реагирующие на смену растительности (Жерихин, 1978—1987), также не испытали в юре значительных фаунистических перемен (Расницын, 1988; Дмитриев, Жерихин, 1988). Во всяком случае, смена тех (Вахрамеев и др., 1970; Вахрамеев, 1988; Красилов, 1989) и других (Жерихин, 1978—1987) в середине мела представляется гораздо более радикальной. Испытали кризис в середине мела и наземные тетраподы (Жерихин, 1979), но существенно меньшего масштаба, чем в юре.

Космические факторы. Отсутствие ярко выраженной синхронной реакции других компонентов биоты заставляет скептически относиться к возможной космической причине юрского кризиса в сообществе наземных тетрапод, хотя такие же предположения выдвигались (Paul, 1988). Космический катаклизм вряд ли мог обладать такой высокой неспецифичностью и одновременно избирательностью, чтобы радикально повлиять на все группы наземных тетрапод, но только на них.

Внешние факторы по отношению к фауне наземных тетрапод могли в существенных чертах определить наступление кризиса только в случае их экстраординарности и исторической нетипичности (Шмальгаузен, 1968—1983), судя по реакции наземных тетрапод. Они должны обладать глобальным и, как отмечалось, одновременно

неспецифическим и высокоизбирательным действием, т. е., грубо говоря, лежать на поверхности, чего, как следует из предыдущего, не видно. Кроме того, даже если такие факторы обнаружатся, то они способны лишь спровоцировать кризис, но ответная реакция на них все равно в большей степени должна определяться свойствами реагента, в данном случае фауны, чем свойствами воздействия (Раутиан, 1988). Во всяком случае, резкая фаунистическая смена окажется возможной только тогда, когда к моменту кризиса фауна окажется «беременной» соответствующими таксономическими и экологическими новообразованиями. Все это заставляет скептически относиться к гипотезе экзогенной причины кризиса.

Симптомы экологического кризиса. Всякий истинный экологический кризис, в отличие от случаев обеднения палеонтологической летописи в силу тафономических и/или геологических причин (Ефремов, 1950; Müller, 1986) должен сопровождаться крупными преобразованиями в таксономическом составе биоты и экологической структуре сообщества. Ниже приводится расширенный (по сравнению с нашей прежней публикацией: Каландадзе, Раутиан, 1983) перечень симптомов экологического кризиса, выявленных в результате исследований биоценологического кризиса в середине мела (Родендорф, Жерихин, 1974; Жерихин, 1978—1987; Расницын, 1988) и кризиса сообщества наземных тетрапод в ранней—средней юре (Каландадзе, Раутиан, 1983, 1984).

1. Непосредственно в момент кризиса характерно резкое падение таксономического разнообразия биоты, которое связано не столько с увеличением скорости вымирания в момент кризиса, сколько с понижением скорости появления новых таксонов.

2. Появление во временной окрестности кризиса большого числа новых таксонов, в том числе высокого ранга.

3. Вымирание во временной окрестности кризиса множества прежде широко распространенных таксонов, в том числе высокого ранга.

4. Большая часть таксонов высокого (при крупном кризисе семейственного и более высокого) ранга исчезает из палеонтологической летописи или появляется в ней либо до, либо после кризиса.

5. Возрастание доли и понижение ранга таксонов, достигающих современности, во временной окрестности кризиса и в послекризисных биотах.

6. Викарные замены во временной окрестности кризиса ряда древних таксонов высокого ранга филогенетически преемственными по отношению к ним таксонами тоже высокого ранга.

7. Смена экологических доминантов во временной окрестности кризиса, выражающаяся в переходе ряда таксонов из категории редких и редчайших в категорию регулярно попадающих в палеонтологическую летопись.

8. Появление во временной окрестности кризиса большого числа короткоживущих (недолго встречающихся в палеонтологической летописи) таксонов, в том числе сравнительно высокого (при крупном кризисе главным образом семейственного) ранга.

Стратиграфическое распространение тетрапод, известных из временной окрестности ранне-среднеюрского экологического кризиса

Систематическое название	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
	T ₁	T ₂	T ₃	J ₁	J ₂	J ₃	K ₁	K ₂	P ₁	P ₂	P ₃	N ₁	N ₂	Q	R	
Amphibia																
Lepospondyli																
Apoda																
Urodela																
Karauroidea																
Karauridae																
Prosirenoidea																
Prosirenidae																
Labyrinthodontia																
Batrachomorpha																
Colosteiformes																
Brachyopidae																
Edopiformes																
Capitosauridae																
Mastodontosauridae																
Metoposauridae																
Plagiosauria																
Chigutisauridae																
Almasauridae																
Plagiosauridae																
Salientia																
Anura																
Leiopelmatidae																
Discophossidae																
Parareptilia																
Batrachosauria																
Procolophonidae																
Diadectosauria																
Chelonia																
Kayentachelyidae																
Sinemytidae																
Pleurosternidae																
Proganochelydia																
Proganochelyidae																
Pleurodira																
Platychelyidae																
Cryptodira																
Baenoidea																
Glyptopsidae																
Baenidae																
Trionychoidea																
Dermatemydidae																
Trionychidae																
Chelonioidea																
Plesiochelyidae																
Diapsida																
Lepidosauria																
Phynchocephalia																

9. Появление таксонов, регулярно попадающих в палеонтологическую летопись только во временной окрестности кризиса.

10. Выпадение в разгар кризиса из палеонтологической летописи ряда таксонов, сохраняющихся в ходе кризиса без существенных изменений.

11. Крупному экологическому кризису предшествует кризис меньшего масштаба.

12. Новая биота (сообщество), возникшая сразу после крупного экологического кризиса, оказывается недолговечной и вскоре снова подвергается в кризис, но меньшего масштаба.

13. В разгар крупного экологического кризиса широкая географическая представленность местонахождений сопровождается крайней бедностью их биоты и очень слабыми таксономическими связями.

14. Глобальному экологическому кризису предшествует историко-зоогеографическая «пангея» — относительный континуум биоты всех стран, подверженных кризису.

Несомненно, ни один из этих симптомов в отдельности не гарантирует надежную диагностику экологического кризиса, хотя для «нащупывания» эпохи, перспективной для поисков кризиса, можно использовать и отдельные симптомы. На поиски юрского кризиса, как отмечалось, нас натолкнуло сочетание 1 и 13 симптомов. Совпадение же многих, и особенно большинства симптомов, трудно убедительно объяснить при помощи иного предположения.

Временная окрестность кризиса, с которой связано большинство симптомов (2—9-й, 11—12-й, 14-й), важна по двум причинам. Во-первых, обнаружение в биоте предвестников кризиса и его длительного последствия косвенно свидетельствуют о наличии преемственности в процессах филогенеза и, следовательно, в пользу реальности ценотических структур, с которыми имеет дело палеонтолог (Раутиан, 1988). Историческая обусловленность течения и релаксации кризиса — важнейший показатель их эндогенной обусловленности даже в том случае, когда кризис был непосредственно спровоцирован внешней по отношению к биоте причиной. Именно поэтому сторонники большой роли внешних (например, космических) факторов стараются аргументировать положение о неожиданности кризиса для биоты («Катастрофы и история Земли», 1986; Татаринев, 1987). Во-вторых, резкое обеднение таксономического разнообразия во время кризиса (1-й симптом) резко ограничивает доступности для анализа материал. Раздвижение рамок временной окрестности кризиса позволяет благодаря преемственности частично преодолеть удручающую неполноту материала в разгар кризиса.

За окрестности ранне-среднеюрского кризиса нами условно принят весьма широкий интервал, начиная с позднего триаса и кончая поздней юрой. В таблице представлены таксоны наземных тетрапод (не ниже уровня семейства), известные из этого интервала, но их стратиграфическое распространение показано, начиная с раннего триаса и до современности.

Симптомы ранне-среднеюрского кризиса. Ниже рассматривают-

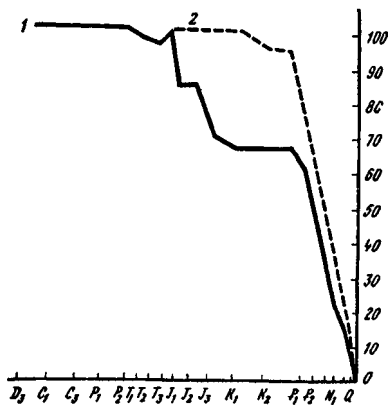


Рис. 3. Увеличение во времени доли семейств наземных тетрапод в целом (1) и млекопитающих отдельно (2), достигающих современности

появляющихся, исчезающих и существующих в данный момент семейств и родов. Следовательно, именно замедление скорости появления новых таксонов приводит к обеднению биоты в разгар кризиса, поскольку существовать и вымирать может только то, что уже появилось. Это дополнительно подтверждается тем, что основные волны исчезновения и появления таксонов (4-й симптом) приурочены к позднему триасу и поздней юре.

2—5-й, 8-й и 10-й симптомы. Данные по ним легко извлекаются из табл. Резкое преобладание вымирания и появления таксонов в позднем триасе и поздней юре, т. е. до и после кризиса (4-й симптом), кроме общего обеднения фауны в ранней—средней юре, может иметь следующие причины. В процессах вымирания, очевидно, немалую роль играет прямое или опосредованное конкурентное вытеснение, которое может иметь существенное значение только в экологически насыщенных, т. е. некризисных, сообществах. В. В. Жерихин (1978—1987) отмечал, что замедление процессов вымирания в разгар кризиса может быть связано со снижением конкурентного давления, обусловленным предшествующим некомпенсированным вымиранием (1-й симптом).

Становление новых таксонов, особенно высокого ранга, связано с направленными филогенетическими процессами (Шмальгаузен, 1968—1983; Татарин, 1976, 1987; Раутиан, 1988), которые значительно облегчает относительно стабильная биотическая среда сформированного сообщества. Однако жесткая экологическая структура последнего затрудняет нахождение условий для формирования новых адаптивных зон и связанных с ними направлений прогрессивной специализации (Жерихин, 1978—1987; Расницын, 1987, 1988). Начинающееся разрушение этой структуры накануне кризиса или ее

проявления всех симптомов на примере юрского кризиса, кроме 11-го симптома. Последний для своего выявления потребовал более детальной проработки данных по динамике таксономического разнообразия, которая в настоящее время не завершена. Поэтому анализ этого симптома мы вынуждены отложить до следующей публикации.

1-й и 13-й симптомы уже обсуждались в начале статьи. По поводу скоростей вымирания и появления таксонов (второе положение 1-го симптома) необходимо добавить, что во временной окрестности кризиса не наблюдается существенного расхождения кривых динамики разнообразия

формирование после кризиса создают относительно благоприятные, хотя и компромиссные условия таксонообразования и в первом и во втором отношении. Напротив, максимально неопределенная биотическая среда в разгар кризиса должна тормозить образование крупных таксонов. Это обстоятельство также будет способствовать выполнению условий 1-го симптома.

Характеристику 5-го симптома, кроме содержащегося в табл., дополняет обратная Лайелева кривая (выполненная в стиле В. В. Жерихина: Родендорф, Жерихин, 1974; Жерихин, 1978, 1979; Расницын, 1988), которая показывает быстрое сокращение доли чисто ископаемых семейств и рост доли семейств, достигающих современности, в послекризисных, а отчасти и кризисных биотах (рис. 3). Можно считать, что доживающие донные семейства наземных тетрапод появляются в палеонтологической летописи начиная с юры. Исключение составляет только появившееся в раннем триасе семейство Sphenodontidae, достигающее современности в виде единственного рода *Sphenodon* (гаттерия), распространение которого ограничено Новой Зеландией. Таким образом, это именно то исключение, которое подтверждает правило.

Появление во временной окрестности кризиса особенно большого количества короткоживущих таксонов преимущественно семейственного ранга (8-й симптом) хорошо согласуется с одним из правил Э. Д. Копа (Cope, 1904), в соответствии с которым перед моментом вымирания крупная группа несколько увеличивает свое таксономическое разнообразие, и правилом относительно высокого архаического разнообразия в рамках крупного таксона, которое, по-видимому, особенно четко формулировал О. Шиндевольф (Schindewolf, 1950). Яркое проявление обоих этих правил во временной окрестности кризиса свидетельствует об активизации таксонообразования в это время, о множестве проб и относительно небольшом числе удачных попыток сформировать долговременные направления прогрессивной специализации (Раутиан, 1988).

Короткоживущие таксоны временной окрестности кризиса, не выходящие за пределы одного отдела стратиграфической шкалы, встречаются только в позднем триасе и поздней юре. Это хорошо согласуется с положением 4-го симптома об активизации таксонообразования накануне и после кризиса и положением 1-го симптома об угнетении этого процесса в разгар кризиса.

Резкое преобладание числа таксонов, встречающихся только в позднем триасе и только в поздней юре, над таксонами, встречающимися более чем в одном отделе временной окрестности кризиса, но не выходящими за его пределы, свидетельствует в пользу реальности существования группы короткоживущих таксонов.

Выпадение в разгар кризиса большого числа таксонов, встречающихся до и после кризиса (10-й симптом) можно связать с резким ухудшением биотической среды в кризисных сообществах. При этом они не вымерли, но их численность и/или ареал могли сокращаться

настолько, что оказывались за пределами тафономически достоверной части палеонтологической летописи.

6 - й и 7 - й с и м п т о м ы удобно рассматривать вместе.

Lepospondyli. Apoda появляются в позднем триасе, а Urodela в средней юре (если не считать сомнительного Triassurus из позднего триаса: Ивахненко, 1978). Их предполагаемые предки — Tuditanomorpha, а также другие древние группы Lepospondyli — не известны позже верхней перми (Carroll, Gaskill, 1978; Carroll, 1988). Следовательно, во временной окрестности кризиса Lepospondyli после длительного перерыва вновь появляются в палеонтологической летописи, причем в виде двух новых, ранее неизвестных, отрядов, обладающих ныне значительным таксономическим разнообразием и обширными ареалами: Apoda — циркумтропическим, а Urodela — почти циркумглоарктическим.

Labyrinthodontia. Batrachomorpha, среди которых были предки Salientia — Dissorophidae, известны с позднего девона до раннего мела, причем с карбона до позднего триаса в качестве экологических доминантов. Позже были только спорадические находки: Capitosauridae в лиманном бассейне среднеюрского Тетиса (Nessov, 1988), Brachyopidae в позднеюрском озере Монголии (Шишкин, 1991) и Plagiosauridae в апт-альбе (Milner, 1989), изолированной уже в это время Австралии (рис. 1), что подчеркивает реликтовый характер находки. Древнейшие Salientia представлены изолированной находкой представителя монотипического отряда Proanura в раннем триасе Мадагаскара. Первые представители современного отряда Anura, испытавшего в кайнозое фазу биологического прогресса (Северцов, 1978) и имеющего ныне огромное разнообразие и субглобальный ареал, известны начиная с ранней юры и имеют начиная с поздней юры непрерывную палеонтологическую летопись (табл.). Таким образом, во временной окрестности кризиса Batrachomorpha переходят в категорию палеонтологических редкостей, а в раннем мелу вымирают, Salientia, напротив, переходят в категорию экологических доминантов, а Anura появляются в разгар кризиса сразу в виде современного, хотя и реликтового семейства Leiopelmatidae. В поздней юре к нему добавляется второе, тоже современное, но шире распространенное семейство Discoglossidae, имеющее начиная с позднего мела непрерывную палеонтологическую летопись (табл.). Оба эти семейства входят в подотряд Archaeobatrachia.

Parareptilia. Черепахи (Chelonia) появляются в позднем триасе одновременно в виде архаичного подотряда Proganochelydia и самого продвинутого разнообразного и широко распространенного ныне инфраотряда Saurptodira. Первый был широко распространен в позднем триасе Европы, второй представлен единственной находкой из Северной Америки. Начиная с поздней юры оба современных инфраотряда Pleurodira и Saurptodira переходят в категорию экологических доминантов. Предполагаемые предки черепах Pareiasauria распространены и многочисленны только в поздней перми. Позже неизвестны и другие архаичные отряды подкласса Diadectosauria, к

которому М. Ф. Ивахненко (1978) относит черепах. Следовательно, перед самым кризисом после длительного перерыва этот подкласс вновь появляется в палеонтологической летописи, причем в виде нового, ранее неизвестного, отряда, современные инфраотряды которого переходят в категорию экологических доминантов сразу после кризиса. Эта последовательность событий сходна с таковой для *Lepospondyli*.

Squamata. Древний подотряд ящериц — *Eolacertilia* экологически доминирует в поздней перми—позднем триасе, хотя последние его представители известны из позднего мела. Происходящий от него подотряд *Lacertilia* с поздней юры имеет непрерывную палеонтологическую летопись, а ныне — огромное разнообразие и субглобальный ареал. Он сразу появляется в виде современных инфраотрядов: *Gekkota*, *Scincomorpha* (с современным семейством *Scincidae*) и *Anguimorpha* (с современными надсемействами *Anguioidea* и *Vaganoidea*). Таким образом, древнейший подотряд ящериц в результате кризиса переходит в категорию палеонтологических редкостей, а новый, ранее неизвестный, подотряд после кризиса переходит в категорию экологических доминантов. *Vaganoidea* появляются в палеонтологической летописи в виде примитивного семейства морских обитателей *Aigialosauridae*. Следовательно, учитывая несомненно наземное становление надсемейства, его представители сначала становятся экологическими доминантами в море (которого не коснулся интересующий нас кризис) и лишь в позднем мелу занимают это положение в сообществах суши.

Archosauria. *Thecodontia* — экологические доминанты триаса — вымирают к концу этого периода. Им на смену в позднем триасе приходят происходящие от них экологические доминанты позднего мезозоя: *Crocodylia*, *Pterosauria* и *Dinosauria*.

Крокодилы. Древнейший подотряд *Protosuchia* вымирает лишь в позднем мелу, но уже в ранней юре порождает более продвинутый и разнообразный подотряд *Mesosuchia*. Первые известные представители последнего — морские обитатели, хотя формирование подотряда, несомненно, происходило на континенте. Наземные *Mesosuchia* неизвестны до поздней юры. Следовательно, появившись в разгар кризиса, они сначала становятся экологическими доминантами в море и только после кризиса занимают это положение в сообществах суши, которое удерживают до конца мезозоя. Их разнообразие резко сокращается в течение палеогена в связи с формированием крупных специализированных хищных млекопитающих. Последние несомненные представители тоже сухопутные (*Sebecidae*) доживают до миоцена в изолированной (см. рис. 1) Южной Америке (Раутиан, Каландадзе, 1989), что подчеркивает реликтовый характер группы в это время.

Птерозавры. Древний подотряд *Rhamphorhynchoidea* экологически доминирует в позднем триасе—ранней юре и вымирает в поздней юре, где его в роли экологических доминантов сменяет подотряд *Pterodactyloidea*, возникший в средней юре. Таким образом, все

важнейшие события в филогенетической и экологической истории птерозавров (кроме их вымирания в позднем мелу) связаны с эпохой кризиса и его временной окрестностью.

Динозавры в позднем триасе уже представлены всеми группами подотрядного ранга, кроме *Maniraptora*, которые известны начиная с поздней юры. Достоверных остатков *Fabrosauria* — древнейших *Thygeophora* — не известно позже раннего мела. В средней юре появляются происходящие от них *Stegosauria* и *Ankylosauria*, причем первые экологически доминируют в поздней юре—раннем мелу, а вторые — в позднем мелу. *Pachycephalosauria* начиная с поздней юры сменяют своих предков *Heterodontosauria*, экологически доминировавших в позднем триасе, но последняя находка которых относится к средней юре Китая. Проблематичные остатки примитивных *Nypsilophodontia* известны из позднего триаса и средней юры. Начиная с поздней юры в категорию экологических доминантов переходят *Iguanodontia*. Среди *Saurischia* экологическими доминантами позднего триаса были *Prosauropoda* и *Podokesauridae*, стратиграфическое распространение которых ограничивается этим периодом. Начиная с ранней юры им на смену приходят происходящие от них соответственно *Cetosauria* и *Carnosauria*, экологически доминировавшие до конца мезозоя. Начиная со средней юры к ним добавляются *Coelurosauria*, которые происходят от *Podokesauridae*. *Maniraptora* (они происходят от примитивных динозавров, по уровню специализации соответствующих примерно триасовым *Prosauropoda* и *Podokesauridae*, и порождают уже в поздней юре примитивных птиц *Praeornithes* (Паутиан, 1978) и *Archaeoornithes*), очевидно, в поздней юре лишь начинают свою экологическую экспансию, развернувшуюся в мелу, а возникнуть должны были в конце триаса — начале юры. Таким образом, большая часть крупнейших филогенетических и экологических событий в истории динозавров тоже связана с эпохой кризиса и ее временной окрестностью.

Theromorpha. Эпоха экологического доминирования *Synapsida* завершается в позднем триасе, хотя последняя находка *Tritylodontidae* относится к средней юре Китая. Их филогенетические потомки — млекопитающие — появляются в позднем триасе, причем сразу представлены оба современных подкласса: *Prototheria* и *Theria*. *Morganucodonta* широко представлены только в позднем триасе, хотя последние их находки относятся к раннему мелу. В средней юре от них происходят *Eutriconodonta*, экологически доминировавшие в поздней юре—раннем мелу, но дожившие до позднего мела. Средней—поздней юрой ограничено распространение *Docodonta*. В поздней юре появляются *Multituberculata*, экологически доминировавшие до эоцена включительно и испытывавшие пик родового разнообразия в палеоцене (Паутиан, 1980). Ни одна группа *Pantotheria*, кроме позднеюрских *Dryolestia*, не имеет ярко выраженной эпохи экологического доминирования. Тем не менее и здесь можно наметить определенную смену. *Kuehneotheriidae* имеют непрерывную палеонтологическую летопись с позднего триаса до поздней юры, а

происходящие от них *Spalacotheria* известны с ранней юры, *Eupantotheria* — со средней, *Shuotheridia* ограничены поздней юрой. Таким образом, все существенные филогенетические и экологические события в истории древних групп млекопитающих — *Pantotheria* и *Prototheria* (кроме *Multituberculata*, имеющих длинную историю) — связаны с эпохой кризиса и его временной окрестности.

Какой кризис крупнее? В целом можно сказать, что после ранне-среднеюрского кризиса, т. е. начиная с поздней юры, структура биоты наземных тетрапод мелкого размерного класса становится принципиально кайнозойской: хвостатые и безхвостые амфибии, бокошейные и скрытошейные черепахи, ящерицы современных инфраотрядов и даже семейств, птицы и млекопитающие (последние две группы, правда, представлены архаичными формами). Все эти группы, возможно, кроме птиц, уже в поздней юре вышли в категорию экологических доминантов. Самой массовой группой мезозойских млекопитающих являются *Multituberculata*, обладающие адаптацией принципиально грызунового типа, а грызуны — самый массовый отряд современных млекопитающих.

В крупном размерном классе — иная картина. В течение всего позднего мезозоя здесь господствовали архозавры: динозавры, птерозавры и крокодилы. Именно переменой главных действующих лиц в крупном размерном классе и обусловлен кризис на рубеже мела и палеогена. Вымирание большинства крупных архозавров открыло членам уже принципиально кайнозойского сообщества мелких тетрапод возможность освоения адаптивных зон крупных животных. Этой возможностью с большим или меньшим успехом воспользовались все перечисленные выше группы первично мелких тетрапод, кроме, пожалуй, бесхвостых амфибий.

Все это свидетельствует о более масштабной фаунистической смене в ранней—средней юре по сравнению с таковой на рубеже мела и палеогена. При этом результаты первой из них в значительной степени определили характер второй. Последнее заставляет со скепсисом относиться (Татаринов, 1987) к представлениям об определяющей роли внешних (например, космических) причин и в процессах мел-палеогеновой смены, по крайней мере у наземных тетрапод.

Фаунистической смены, подобной по масштабам юрской, мы не знаем и во всем интервале с карбона до триаса. По-видимому, крупнейшим известным событием этого интервала был экологический кризис на рубеже перми и триаса. Ему предшествовал момент насыщения биоценозов суши животными с рептильным уровнем организации (см. первый максимум разнообразия рептилий в поздней перми на рис. 2), в котором решающую роль играли зверообразные (Каландадзе, Раутиан, 1983). Главными событиями, обусловившими кризис на рубеже перми и триаса, были: 1) внедрение быстро передвигающегося хищника (*Thecodontia*) в принципиально тихоходную фауну тетрапод крупного размерного класса и 2) интенсивное освоение рептилиями водных местообитаний. Первое из них будет

освещено в подготавливаемой А. Г. Сенниковым диссертации, а второе было коротко рассмотрено нами (Каландадзе, Раутиан, 1983).

Таким образом, ранне-среднеюрский экологический кризис сопровождался крупнейшей фаунистической сменой за всю палеонтологически документированную историю наземных тетрапод.

9 - й с и м п т о м ярче всего выражают *Leiopelmatidae* — современное семейство, известное в ископаемом состоянии только в ранней и поздней юре. *Scelidosauridae* известны в позднем триасе—ранней юре, а за пределами временной окрестности кризиса известна всего одна находка (*Minmi*) из апт-альба изолированной в это время Австралии (см. рис. 1), что дополнительно подчеркивает реликтовый характер группы в это время. *Morganucodonta* имеют сплошную палеонтологическую летопись в позднем триасе—средней юре, а за пределами временной окрестности кризиса представлены одной ранне-меловой находкой. Ранние *Multituberculata* (*Plagiaulacida*) представлены только в поздней юре и базальном раннем мелу. Большая часть находок *Kuehneotheriidae* относится к позднему триасу—ранней юре. До поздней юры они сохраняют непрерывную палеонтологическую летопись, а за пределами временной окрестности кризиса имеется только одна находка из позднего мела Северной Америки. Большая часть находок *Peramuridae* относится к средней—поздней юре, а *Spalacotheriidae* — только к поздней юре. За пределами временной окрестности кризиса оба эти семейства известны лишь по спорадическим находкам в раннем—позднем мелу. Упомянутые в этом разделе разрывы в стратиграфическом распространении групп показаны в таблице.

12 - й с и м п т о м. Выраженный пик таксономического разнообразия в поздней юре и последующий его спад в раннем мелу сопровождался заметной фаунистической сменой (рис. 2, б), очевидно, отражающей изменения в экологической структуре сообщества наземных тетрапод (Жерихин, 1979). Однако масштаб этого события значительно скромнее ранне-среднеюрского. Предварительные данные более детального анализа (который не входит в задачи этой статьи) показывает, что выраженный рост разнообразия, особенно родового, относится лишь к верхней части поздней юры (киммеридж—портланд). Оксфордская фауна, по-видимому, еще носила кризисный характер. Последующее снижение разнообразия относится к неокому, а в апт-альбе уже начинается новый рост разнообразия, переходящий в поздний мел. Последствия этого небольшого кризиса имеют в отличие от ранне-среднеюрского выраженные региональные особенности. Последнее связано с зоогеографической раздробленностью, характерной для второй половины мела (рис. 1). Таким образом, уже сейчас можно довольно уверенно говорить об экологической природе события в неокоме и тем самым о недолговечности первого послекризисного сообщества наземных тетрапод.

14 - й с и м п т о м. Глобальный экологический кризис предполагает необходимость глобальных экологических взаимодействий, когда

принципиально единой биоте соответствует принципиально единое глобальное сообщество. Важнейшей причиной, нарушающей единство биоты наземных тетрапод, является морская изоляция (Элтон, 1960; Каландадзе, Раутиан, 1983; Wallace, 1876). И действительно, глобальному экологическому кризису в ранней—средней юре предшествует эпоха зоогеографической «пангеи» позднего триаса, которая, по-видимому, продолжалась и в начале юры (см. рис. 1). В это время наблюдалась максимальная консолидация всех фаун наземных тетрапод за весь период их палеонтологически документированной истории (Каландадзе, Раутиан, 1980, 1981, 1983, 1991). Активный обмен между фаунами, нивелировка прежнего зоогеографического деления и заселение всех палеонтологически охарактеризованных стран однородной фауной наземных тетрапод, сложившейся в Гондванской зоогеографической области, способствовали общему обеднению фауны позднего триаса за счет вымирания большинства специфических для Еврамерийской области таксонов. Единственным известным исключением являются *Lerospondyli* — еврамерийский по своему происхождению элемент, доживший до нашего времени в виде *Apoda* и *Urodela*. Все перечисленные обстоятельства способствовали глобальному проявлению ранне-среднеюрского кризиса. Однако ни одно из них в отдельности, ни все они вместе как таковые не могли спровоцировать кризис и тем более не могут дать удовлетворительного объяснения синхронности перемен, охвативших все крупные группы наземных тетрапод в период кризиса. Таким образом, временное соседство зоогеографической «пангеи» позднего триаса и экологического кризиса в ранней—средней юре можно считать необходимым, но недостаточным условием последнего.

Проведенный анализ юрского кризиса вряд ли оставляет сомнения в реальности этого события, его исторической подготовленности и длительном последствии. Однако это всего лишь необходимые условия постановки задачи по систематическому исследованию юрского кризиса.

Причина юрского кризиса, сопровождавшегося снижением таксономического разнообразия всех групп наземных тетрапод до семейственного уровня включительно (с. 64), должна прежде всего объяснить эту синхронизацию. Самым простым является предположение о синхронизирующем влиянии глобального ухудшения условий жизни наземных тетрапод, вызванного внешней по отношению к ним причиной. Выше (с. 64—65) было показано, с какими трудностями встречается это предположение и почему оно не представляется правдоподобным.

Наиболее экзотическим является предположение о чисто внутренней (автогенетической) причине. Однако рассмотрим и его. Причину кризиса можно искать в филогенетическом единстве тетрапод. Такое предположение хорошо объясняет синхронность реакции тетрапод в период кризиса и отсутствие такой реакции других элементов биоты. Но в этом случае весьма древняя дивергенция главных стволов тетрапод, представленных во временной окрестности кризиса,

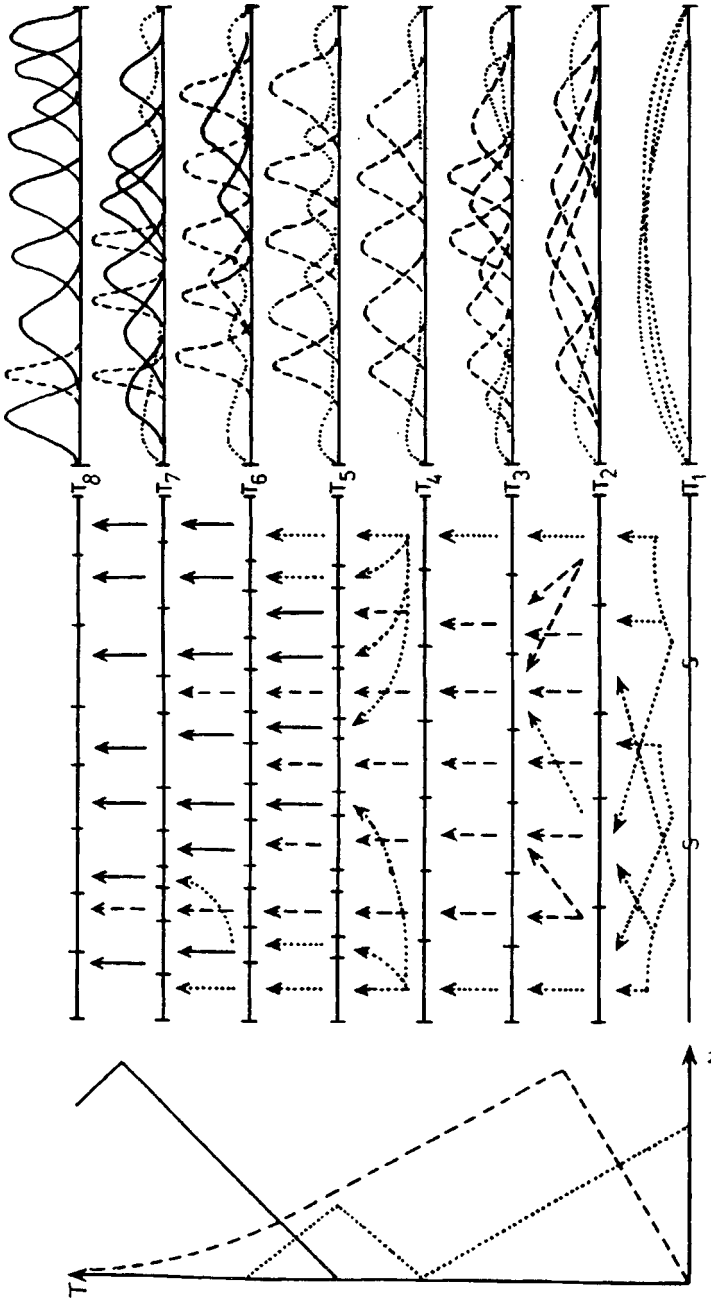
заставляет предположить сохранение унаследованного ритма прохождения основных фаз биологического прогресса и регресса. Последнее заведомо ложно, поскольку удивительная синхронность реакции наземных тетрапод в ранней—средней юре в этом случае должна была захватить и морских тетрапод, а также должна была наблюдаться в порядке правила на всем интервале, по крайней мере с карбона до юры включительно. Не наблюдается ни то, ни другое. Кроме того, гиперболизация роли внутренней исторической причины неизбежно ведет к признанию отсутствия заметной связи динамики таксономического разнообразия с экологией. А это противоречит многим правдоподобным реконструкциям филоценогенеза, в том числе выполненным в Палеонтологическом институте АН СССР (Жерихин, 1978—1987; Каландадзе, Раутиан, 1979, 1983; Раутиан, 1980; Расницын, 1988; Раутиан, Каландадзе, 1989).

Наиболее реалистическим подходом к решению юрской и аналогичных проблем нам представляется гипотеза наличия специфической экологической организации наземных тетрапод, образующих не только фауну, как совокупность таксонов, населяющих некоторое пространство, но и сообщество — коадаптивный комплекс (Длусский, 1981) в пределах биоценоза, который, в свою очередь, является продуктом длительной сопряженной эволюции. Природа кризисных ситуаций в соответствии с этой гипотезой заключается в нарастании противоречий в стратегиях эволюции коадаптивного комплекса, с одной стороны, и входящих в него филогенезов — с другой. Отсутствие реакции всего биоценоза в этом случае свидетельствует в пользу значительной автономности сообщества наземных тетрапод от остальной биоты, а синхронность его реакции — в пользу его значительной функциональной целостности, потеря которой сообществом в целом и выразилась в кризисной ситуации. В пользу существования автономного экологического комплекса наземных тетрапод свидетельствует, в частности, тот факт, что главные события их экологической эволюции, кратко рассмотренные в наших прежних публикациях (Каландадзе, Раутиан, 1979, 1983; Раутиан, Каландадзе, 1989), удовлетворительно объясняются без апелляции к другим компонентам биоты или физическим факторам среды.

Ниже предлагается модель филоценогенеза, в которой, в частности, закономерно, хотя и не часто, возникают ситуации крупных экологических кризисов.

ЭВРИСТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ СОПРЯЖЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ СООБЩЕСТВА И БИОТЫ

Ценотическая регуляция филогенеза. Эта модель, как отмечалось, является дальнейшим развитием идей В. В. Жерихина. В его работах главное внимание обращено на регулирующее воздействие структуры адаптивных зон и экологических ниш сформированного сообщества на процессы филогенеза, входящих в его состав — ценофильных таксонов (Жерихин, Расницын, 1980; Жерихин, 1987).



$N \theta$

Такую ценотически регулируемую эволюцию Жерихин вслед за В. А. Красиловым (1969, 1989) называет когерентной. Природу срединномелового биоценотического кризиса, обнаруженного и проанализированного Жерихиным (1978—1987), он объясняет снятием ценотических ограничений филогенеза вследствие разрушения структуры адаптивных зон и экологических ниш биоценоза, и переходом эволюции таксонов в некогерентную фазу. Снятие ограничений обеспечивает быструю в геологическом масштабе времени перестройку сообщества растений, насекомых (Жерихин, 1978, 1980) и ряда других групп животных суши (Жерихин, 1979). Аналогичное событие в ранней—средней юре, но избирательно коснувшееся только сообщества наземных тетрапод, которому посвящена первая часть статьи, мы склонны объяснить также (с. 79). Именно события подобного рода, хотя и косвенно, убеждают в существовании и эффективности ценотической регуляции филогенеза в сформированном сообществе.

Однако, если причина кризиса внутренняя, то, указав ближайшую — непосредственную его причину, остается открытым вопрос о процедуре ее исторической подготовки. Вариант ответа на этот вопрос, в частности, предлагает рассматриваемая ниже модель.

Наша задача обратить внимание на противоположный процесс: регуляцию эволюции сообщества процессами филогенеза таксонов. Такое дополнение представлений Жерихина позволяет предложить модель саморазвития сообщества (филоценогенеза) и таксономического разнообразия биоты (филогенеза) по принципу обратной связи. При этом противоречивые отношения в системе сообщество—биота оказываются в конечном счете главной движущей силой их сопряженного развития.

Материал. В основу оригинальной части нашего построения легли распространенные в палеонтологической летописи феномены динамики таксономического разнообразия разных, но экологически сопряженных групп организмов, составляющих одно широко понимаемое сообщество в процессе его исторического развития. Типичная последовательность этих феноменов схематически представлена в левой части рис. 4. История сообщества начинается явным преобладанием относительно малоспециализированных форм, разнообразие которых резко сокращается по мере прогрессивной специализации его членов. Последнее сопровождается дивергенцией и ростом таксономического разнообразия. Затем разнообразие специализированных форм начинает сокращаться без видимых причин, т. е. в отсутствие явно превосходящего по экологической валентности конкурента, и на этом фоне начинает вновь расти разнообразие мало-

Рис. 4. Модель сопряженной эволюции сообщества, его таксономического и экологического разнообразия:

1 — пространство ресурсов сообщества, 2 — адаптивная зона, 3 — интерзональная экологическая лагуна, 4 — нечетко выраженная граница адаптивных зон, 5 — слабо специализированный таксон, 6 — высоко специализированный таксон первой формации, 7 — высоко специализированный таксон второй формации, 8 — мера таксономического разнообразия

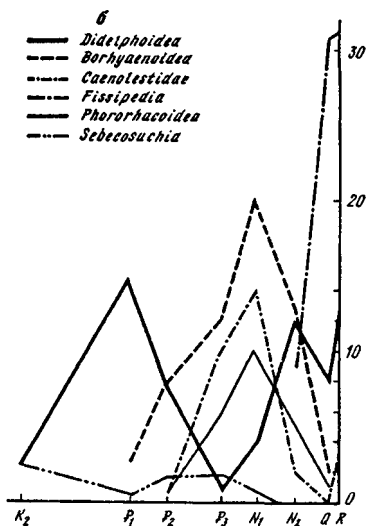
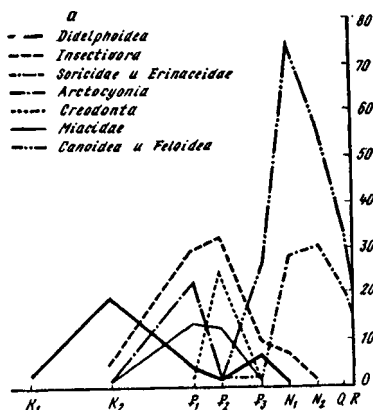


Рис. 5. Динамика таксономического разнообразия зверей Северной Америки (а) и плотоядных млекопитающих, крокодилов и крупных нелетающих хищных птиц Южной Америки (б)

специализированных форм. Предположение о конкурентном вытеснении первых вторыми является очевидным экологическим нонсенсом. И наконец, в довершение всего возникает новая формация специализированных таксонов, на фоне роста разнообразия которых продолжает сокращаться разнообразие специалистов прежней формации и вновь уменьшается разнообразие малоспециализированных форм. При этом, по крайней мере в начале процесса, первые должны уступать по уровню специализации вторым и потому не могли их вытеснять конкурентно. Это дополнительно подтверждается тем, что сокращение разнообразия специалистов первой формации в подобных случаях начинается задолго до того, как специалисты второй формации становятся многочисленны и разнообразны.

Вся картина в целом начинается экологически очевидным феноменом конкурентного вытеснения малоспециализированных форм более специализированными, но далее приобретает характер процесса, не имеющего тривиальной экологической интерпретации.

Приведем два подобных примера из нашей практики.

1 - й п р и м е р. На рис. 5, а показана динамика таксономического разнообразия плотоядных зверей Северной Америки. Часть результатов ее анализа была опубликована раньше (Раутиан, 1980). По мере роста разнообразия специализированных хищников палеогена (в крупном размерном классе: *Arctocyonia* и *Creodonta*; в среднем: *Miacidae*; в мелком — древние группы насекомоядных с относительно низким уровнем специализации: *Pantolestidae*, *Adapisoricidae*, *Solenodontia*, *Leptictida*) резко сокращается разнообразие самых низко специализированных плотоядных — *Didelphoidea*, доминировавших в мелу. Их разнообразие вновь подскакивает в олигоцене на фоне сокращения разнообразия перечисленных специалистов. Вслед за этим доминирующими специализированными хищниками стано-

вятся *Feloidea* и *Canoidea*, занимающие постепенно все размерные классы хищников, а специализированными насекомоядными, так или иначе ушедшими от прямой конкуренции с хищниками (в отличие от более древних вытесненных групп), становятся *Erinaceidae*, *Talpidae* и *Soricidae*. Они составляют вторую формацию специалистов. Падение разнообразия специалистов первой формации начинается задолго до того, когда специалисты второй формации становятся многочисленны и разнообразны. Именно это позволяет легко различить специалистов разных формаций. Таким образом, смену специалистов разных формаций не удается объяснить посредством конкурентного вытеснения. Далее, на фоне роста разнообразия специалистов второй формации, достигшего максимума в миоцене, вымирают сумчатые (*Didelphidae*). Однако уже в плейстоцене на фоне снижения разнообразия специалистов опоссум (*Didelphis*) проникает из Южной Америки в Северную, где этот ценофоб в наше время в условиях хозяйственной деятельности человека расширяет географическую область обитания и экологическую сферу своей активности, являясь одновременно вредителем и не очень ценным пушным зверьком.

2 - й п р и м е р, кратко изложенный нами раньше (Каландадзе, Раутиан, 1979), касается плотоядных Южной Америки (рис. 5, б). В мелу и палеогене здесь тоже доминировали *Didelphoidea*. Позже их сменили в качестве экологических доминантов специализированные хищные (*Borhyaenoidea*) и насекомоядные (*Caenolestidae*) сумчатые. Ввиду продолжительного для этого материка дефицита крупных хищных зверей (Каландадзе, Раутиан, 1989) к ним добавились крупные наземные хищные крокодилы (*Sebecidae*) и многочисленные крупные бегающие хищные птицы (*Phororhacoidea*). Впечатляющий вторичный рост разнообразия *Didelphoidea* объясняется прежде всего экологическим кризисом, связанным, по терминологии В. В. Жерихина, с коллизией биот: внедрением в длительно (с мела, см. рис. 1) изолированную страну (Каландадзе, Раутиан, 1982—1989; Раутиан, 1982) фауны из Северной Америки, обладающей значительно большей экологической валентностью. Это свидетельствует о росте разнообразия малоспециализированных форм в эпоху кризиса. Однако рост разнообразия *Didelphoidea*, падение разнообразия специализированных хищников и насекомоядов, а также вымирание наземных крокодилов началось задолго до внедрения в Южную Америку североамериканских зверей.

Постановка задачи. Таким образом, предлагаемая модель должна разрешить по крайней мере три экологических парадокса: 1) падение разнообразия специализированных таксонов в отсутствие конкурентов, превосходящих их по экологической валентности; 2) вторичный рост разнообразия малоспециализированных таксонов на фоне высокого разнообразия специалистов; 3) смену специализированных таксонов первой формации таковыми второй формации при условии, что по крайней мере в начале процесса вторые должны уступать

по уровню специализации первым и потому не могли их вытеснять конкурентно.

К этому добавляется возникшая еще при чтении первой части статьи проблема исторической подготовки крупного экологического кризиса, которую в первом приближении удастся обсудить в связи с решением экологических парадоксов.

Типичная последовательность стадий эволюции сообщества схематически показана на рис. 4. Левая часть его уже рассматривалась выше. В средней части внимание обращено на разделение пространства ресурсов между адаптивными зонами разных таксонов, на характер границ этих зон и преемственную связь (стрелки) обладателей зон на предшествующей и последующей стадиях эволюции сообщества. В правой части метод реализованной экологической ниши (Одум, 1975) применен для характеристики адаптивных зон и отражает величину конкурентного давления (фактического или потенциального), осуществляемого таксонами — обладателями этих зон в разных областях пространства ресурсов.

Филогенетическая и экологическая специализация. Разрушение структуры сообщества, которое в соответствии с концепцией Жерихина, ведет к резкому сокращению таксономического разнообразия в эпоху кризиса и уменьшению общей «суммы жизни», как ее понимал В. И. Вернадский (1960), в свою очередь, ведет к резкому снижению роли конкуренции и прочих факторов, зависящих от плотности, что является важным фактором замедления процесса вымирания в разгар кризиса. Относительно немногие уцелевшие таксоны ведут себя как экологически относительно неспециализированные независимо от их предшествующей филогенетической специализации (Вахрушев, 1988), которая была ориентирована на структуру прежнего сообщества, разрушенного в ходе кризиса.

Различие экологической и филогенетической специализации можно проиллюстрировать примером. На почвах, далеких от педоклиматса, в результате лесопосадок вырастает дубовое криволесье. Здесь дуб — эдификатор климатса — помещен в положение ценофоба. Иными словами, филогенетическая специализация обозначает филогенетическую адаптацию особей данного вида или таксона более высокого ранга. Экологическая специализация обозначает эффективность использования филогенетической специализации в организации конкретной жизнедеятельности. Значительная экологическая специализация в отсутствие филогенетической является структурно-функциональным и экологическим нонсенсом. Всякая экологическая специализация должна иметь морфофункциональный фундамент в организации организма и/или популяции. Очевидно, что в ходе экологического кризиса эффективность филогенетической специализации ценофилов резко падает, а вместе с ней неизбежно падает и экологическая специализация.

Преимущество низкой специализации. Сохранившиеся в ходе кризиса таксоны являются, по существу, «обломками» разрушенного сообщества и экологически широко распространившимися ценофо-

бами. Высокий уровень филогенетической специализации бывших ценофилов работает против своих обладателей, затрудняя смену направления специализации и повышая тем самым вероятность вымирания в ходе кризиса. Сами же черты этой специализации выступают в роли инадаптивного груза (Раутиан, 1988). Поэтому в период кризиса на фоне общего сокращения таксономического разнообразия растет доля низкоспециализированных форм, в том числе филогенетических реликтов (Жерихин, 1978, 1979, 1987; Каландадзе, Раутиан, 1983).

Экологическое «притяжение». Относительно низкий уровень адаптации большинства таксонов в очень непостоянной биотической среде вызывает высокий уровень элиминации, который в сочетании с низким уровнем конкуренции создает агрессивную среду обитания (Шмальгаузен, 1968). В этих условиях преимущество получают формы, способные использовать своих экологических соседей в качестве партнеров по совместному выживанию. Действительно, не следует делать адаптивную ставку на ресурс, который (в силу особенностей предшествующей филогенетической специализации) сосед употребляет немного эффективнее или даже если он просто более плодовит и/или многочислен. Естественно попытаться эксплуатировать результаты жизнедеятельности соседа и т. п. Такое экологическое «притяжение» может получить широкое распространение только в отсутствие жесткой конкуренции и острого дефицита почти на все жизненные ресурсы. Последнее будет характерно для несформированного сообщества, поскольку эффективная эксплуатация даже небогатых ресурсов, в частности их достаточно полная утилизация — признак специализации членов сформированного сообщества. В период кризиса главным дефицитом является адаптивность — уровень специализации. Таким образом, осуществляется первый шаг на пути к коэволюции, ценофилии и прогрессивной специализации таксонов, приступающих к формированию нового сообщества.

1-я фаза филоценогенеза (см. рис. 4, T_1 , T_2). Первый результат движения в этом направлении выражается в начале дифференцировки пока еще нечетко отграниченных друг от друга адаптивных зон. Это начало процесса роста общего таксономического разнообразия и постепенного снижения роли малоспециализированных таксонов в сообществе.

Коадаптация таксонов дает им взаимные преимущества перед стратегией адаптации ценофобов, не ориентированной на сколько-нибудь определенную (стабильную) биотическую среду. В результате начинаются процессы: 1) постепенного оттеснения ценофобов, широко распространившихся во время кризиса, на периферию зарождающегося сообщества, т. е. в географическое и экологическое пространство, не охваченное процессами филоценогенеза — экотоны; 2) медленного наступления сообщества, охват все большего пространства процессами филоценогенеза и сокращения площади экотонов. Эти процессы — первый сигнал нарастающей «суммы жизни»

и проявления, еще вялого, конкурентных отношений, ускоряющих и усиливающих специализацию ценофилов и дробление пространства ресурсов на адаптивные зоны.

2-я фаза филоценогенеза (см. рис. 4, T_3). Чем дальше заходит процесс специализации, тем более четкими становятся границы адаптивных зон, тем труднее преодолеваются эти границы и в экологическом и особенно в эволюционном смысле. Сообщество постепенно приобретает черты замкнутости по отношению к иммигрантам. Усиление конкуренции и роли других факторов, зависящих от плотности, постепенно заменяют отношения экологического «протяжения», характерные для несформированного и ненасыщенного сообщества, отношениями конкурентного «отталкивания». При этом биотическая среда постепенно, по мере роста полноты утилизации ресурсов членами сообщества, приобретает депрессивные черты (Шмальгаузен, 1968).

Предел дроблению адаптивных зон и экологических ниш, как показал В. В. Жерихин, устанавливается емкостью каждой из них, которая не может иметь ресурсов меньше того, что может обеспечить устойчивое существование в ней соответствующего таксона на протяжении филогенетически значимых отрезков времени. Однако прогрессивная специализация таксона — владельца адаптивной зоны — стремится сократить эту емкость за счет роста эффективности эксплуатации ресурсов, стимулируя тем самым дробление адаптивных зон. Поскольку при любой специализации устремить ресурсы к нулю невозможно, то насыщение числа адаптивных зон и экологических ниш неизбежно наступает, хотя это число и не является строго фиксированным.

В конечном счете уже в результате внутризональной конкуренции число адаптивных зон и экологических ниш стремится к числу занимающих их таксонов. Следовательно, ограничение числа адаптивных зон и экологических ниш ограничивает и таксономическое разнообразие биоты сообщества.

3-я фаза филоценогенеза (см. рис. 4, T_4). Интенсификация конкуренции и прогрессивной специализации в освоении биотической среды стимулируют, в порядке положительной обратной связи, дальнейшую специализацию в ранее избранном направлении и ее скорость (Раутиан, 1988). Это, в свою очередь, стимулирует выделение инадаптивных направлений специализации, ведущих к относительно быстрому тактическому успеху.

Возникновение плотной упаковки адаптивных зон практически исключает филогенетически значимые переходы из одной зоны в другую и вселение иммигрантов в данное сообщество. Последнее как массовое явление оказывается возможным только в случае коллизии биот. Такое событие, как отмечалось, произошло в плио-плейстоцене с фауной Южной Америки, ввергнутой в экологический кризис иммигрантами из Северной Америки.

4-я фаза филоценогенеза (см. рис. 4, T_5). Плотная упаковка и жесткое разделение адаптивных зон прекращает активную конку-

ренцию между владельцами разных зон. Насыщение адаптивных зон знаменует максимум таксономического разнообразия биоты сообщества и перенос напряженных конкурентных отношений внутрь зон. Начинается процесс вытеснения менее специализированных (менее конкурентоспособных) и инадаптивных таксонов с критическим грузом инадаптивности. Одной из наиболее страдающих на этом этапе экологических групп оказываются ценофилы — генералисты, не способные по всей своей широкой адаптивной зоне конкурентно противостоять узким специалистам.

Понижается таксономическое разнообразие и повышается удельный вес узкоспециализированных форм, который в этой фазе филоценогенеза достигают максимума. В условиях плотной упаковки и насыщенности адаптивных зон даже очень небольшое преимущество в специализации (трудно обнаружимое на палеонтологическом материале) может оказаться решающим в сохранении или вымирании формы. Таким образом, получает объяснение первый экологический парадокс: снижение разнообразия специалистов «без видимых причин».

Более специализированная часть вытесняемых таксонов обычно в конечном счете вымирает. В момент наиболее жесткой конкуренции и максимума таксономического разнообразия в эту категорию могут попасть формы, способные жить в данном сообществе не только до этого момента, но и после него, когда в результате вымирания и вытеснения напряженность конкуренции вторично снижается. Примерами могут служить миоценовое вымирание сумчатых и плейстоценовое вымирание лошадей в Северной Америке. Уже отмечалось, что опоссум заселил Северную Америку в плейстоцене, а завезенные туда в историческое время лошади широко расселились в виде мустангов.

Менее специализированная часть вытесняемых таксонов может пополнить ряды ценофобов, изменив стратегию адаптации. Таким образом, разнообразие ценофобов может пополниться за счет неудачливых ценофилов.

Наиболее специализированные таксоны-вытеснители, как правило, не способны обеспечить такое же конкурентное давление, как вытесняемые ими формы по всему пространству ресурсов экологической ниши последних. Об этом косвенно свидетельствует второй экологический парадокс: близкое хронологическое совпадение понижения разнообразия специалистов (в результате внутризональной конкуренции) с началом вторичного роста разнообразия малоспециализированных форм в сообществе, рекрутируемых, очевидно, из экотонов. Именно такое внедрение малоспециализированных форм в сообщество создает ложное впечатление вытеснения ими специалистов.

Адаптивный компромисс. Неспособность вытеснителей полностью скомпенсировать уровень конкурентного давления, который обеспечивали вытесненные ими формы, является почти необходимым следствием адаптивного компромисса (Расницын, 1984—1987) и вы-

текает из фундаментального запрета на параллельную (одновременную) оптимизацию многих параметров любой системы (Эшби, 1959, 1962). Это утверждение, образно выражаясь, означает, что учиться летать как птица и одновременно бегать как лошадь еще труднее, чем делать то и другое, уже умея. Прогрессивная специализация всегда связана с оптимизацией очень немногих — экзосоматических функциональных систем организма, образующих основное звено его развития (Руженцев, 1960). Все же прочие — эндосоматические функциональные системы — эволюируют в координационном порядке (Раутиан, 1988). Следовательно, параллельно со специализацией должна нарастать стенобионтность. Исключения составляют лишь случаи подъема на новый, более высокий уровень организации. — событие почти невероятное в рамках сформированного сообщества (Жерихин, 1978, 1979, 1987; Расницын, 1987). Поскольку вытесняемые формы менее специализированы, они с высокой вероятностью окажутся хотя в чем-то эврибионтнее своих вытеснителей.

Фундаментальная и реализованная ниши. Такой взгляд хорошо согласуется с современной экологической парадигмой. В работе Ю. Одума (1975) показаны соотношения фундаментальной и реализованной ниш при разных условиях конкуренции. Чтобы придать им интересующий нас ракурс, достаточно вспомнить, что в процессе филогенеза фундаментальная ниша будет стремиться к реализованной. В нашем случае интенсивная межгрупповая конкуренция приводит к сужению фундаментальной ниши.

Экологические лакуны. Возникающие рассмотренным выше образом зоны ослабленного конкурентного давления мы назвали «экологическими лакунами» (Каландадзе, Раутиан, 1984). Емкость лакуны, по началу во всяком случае, т.е. позволяет поместить в нее мало-мальски специализированный таксон, для которого она фактически не существует. Именно по этой причине из нее оказался вытесненным ее прежний хозяин. Однако для малоспециализированного эврибионтного таксона (своего рода генералиста), способного одновременно эксплуатировать ресурсы нескольких лакун, пониженное конкурентное давление в них позволяет проникнуть в замкнутое до того сообщество. Особенно неожиданным оказывается то, что на четвертой фазе филогенеза сообщество приоткрывается для малоспециализированного эврибионтного иммигранта из экотона, оставаясь замкнутым для специалистов. Таким образом, мы справились со вторым экологическим парадоксом.

Необходимо подчеркнуть, что ресурсы экологических лакун и без такого «нувориши» не пропадают. Они полностью потребляются членами сообщества, но на них на данной фазе его эволюции не находится специализированного потребителя, а это, собственно, и означает, что конкурентное давление в лакунах снижено.

Появление экологических лакун — первый симптом вторичного понижения целостности, плотности упаковки адаптивных зон и экологических ниш и роста разнообразия малоспециализированных таксонов в сообществе. Возникновение лакун, как мы убедились,

есть естественный результат противоречивых процессов прогрессивной специализации, которые, с одной стороны, постоянно наращивают конкурентоспособность ценофилов, а с другой — суживают фундаментальную нишу или адаптивную зону. Первое ведет к постоянному вытеснению менее специализированных форм, а второе не позволяет более специализированным вытеснителям полностью скомпенсировать конкурентное давление, которое осуществляли вытесненные формы по всей области бывших ресурсов. Одно без другого оказывается невозможным в силу принципа адаптивного компромисса.

Издержки специализации каждого таксона, в совокупности составляющие груз его инадаптивности, препятствует смене направления специализации (Раутиан, 1988). Структура адаптивных зон и экологических ниш, являясь первоначально продуктом экологической дифференцировки, получает посредством процессов филогенетической специализации отображение в организации членов соответствующих таксонов, что, в свою очередь, поддерживает и стимулирует дальнейшую специализацию в ранее избранном направлении даже на стадии вторичного понижения целостности сообщества.

5-я фаза филоценогенеза (см. рис. 4, Т₆). Дальнейший филогенез специализированных ценофилов первой формации быстрее и медленнее, но с обязательностью закона будет вести: 1) к постепенному затуханию внутризональной конкуренции и вытеснению менее специализированных форм; тем самым 2) к понижению таксономического разнообразия ценофилов первой формации; 3) к постепенному расширению экологических лакун и образованию новых; 4) к проникновению в сообщество малоспециализированных форм из экотонных, которые по мере расширения имеющихся лакун и появления новых; 5) начинают новый цикл взаимозависимых процессов прогрессивной специализации, образуя группу ценофилов второй формации. Первым признаком последнего будет рост их таксономического разнообразия.

Проходя первые стадии специализации в зонах пониженного конкурентного давления, ценофилы второй формации на этой фазе филоценогенеза не вступают в активную конкуренцию с высокоспециализированными ценофилами первой формации. Такое на первый взгляд парадоксальное положение, как мы убедились, является следствием низкой толерантности высокоспециализированных форм по сравнению с формами, лишь начинающими свою прогрессивную специализацию.

6-я фаза филоценогенеза (см. рис. 4, Т₇). Очаги специализации ценофилов второй формации — экологические лакуны — находятся на периферии адаптивных зон и экологических ниш ценофилов первой формации. Поэтому ценотические структуры ценофилов второй формации обычно не повторяют таковые ценофилов первой формации. Например, в Северной Америке адаптивная зона специализированных насекомыхоядов, представленная в неоген-современно-

сти тремя семействами, отсутствовала в палеогене, а ее ресурсы были распределены между древними группами насекомоядных, являющимися экологически хищниками — генералистами мелкого размерного класса. Напротив, адаптивные зоны хищников разных размерных классов в палеогене были обозначены значительно резче, чем в неоген-современности (см. рис. 5, а).

Это ведет ко все большей реорганизации сообщества и неизбежно понижает уровень экологической специализации ценофилов первой формации, вся филогенетическая специализация которых ориентирована на прежнюю структуру сообщества. Высокий груз инадаптивности и его оборотная сторона — низкая экологическая и особенно, филогенетическая толерантность — препятствуют смене направлений специализации и тем самым установлению нового соответствия экологической и филогенетической специализации. Это в конечном счете делает возможной конкуренцию с ними даже филогенетически менее специализированных ценофилов второй формации, что указывает на продолжающуюся реорганизацию сообщества и смену его эдификаторов.

Таким образом, мы получили решение третьего парадокса: как в недрах сформированного сообщества складываются условия формирования специалистов второй формации и реорганизации сообщества в целом.

7-я фаза филоценогенеза (см. рис. 4, T_7). Реорганизация сообщества не обязательно завершается вымиранием всех ценофилов первой формации. Как правило, часть из них, обычно небольшая, обладающая сравнительно небольшим грузом инадаптивности, входит в новую преобразованную структуру сообщества, в которой продолжает свою прогрессивную специализацию, начатую на предшествующем этапе филоценогенеза (1—3 фазы). Ярким примером такого рода являются современные лошадиные (Equidae) — небольшая группа высокоспециализированных непарнопалых, столь характерных и многочисленных в фаунах палеогена, нашедшая место в современной фауне.

Нормальная смена биоты. Описанный процесс реорганизации сообщества описывает процедуру нормальной постепенной смены биоты и преобразования структуры сообщества, не сопровождающихся значительным экологическим кризисом. Наблюдается лишь небольшой кризис устойчивости сообщества, сопровождающийся небольшим понижением разнообразия, понижением плотности упаковки адаптивных зон и понижением его замкнутости для иммигрантов. Небольшой масштаб нарушений проявляется в том, что иммигранты обладают незначительным уровнем специализации и происходят из экотонов, а не другого сформированного сообщества. Последнее имеет место лишь в случае коллизии биот, когда в сообщество проникают высокоспециализированные формы, вытесняющие автохтонные и ввергающие его в состояние экологического кризиса.

Низкая специализация и высокая толерантность иммигрантов из

экотонов не приводит к быстрому радикальному преобразованию сообщества, структуру которого в процессе вселения продолжают определять прежние эдификаторы. Именно это обеспечивает затем постепенную и относительно безболезненную их интеграцию постепенно реорганизующимся сообществом.

Биота экотонов в момент назревания кризиса устойчивости сообщества, вызванного далеко зашедшими процессами прогрессивной специализации ценофилов, имеет ключевую роль. Проникновение ценофобов в сообщество со временем ведет к реставрации его устойчивости, плотности упаковки адаптивных зон и экологических ниш и к замкнутости для иммигрантов. Таким образом, существование экотонов и свойственных им ценофобов позволяет неоднократно проводить смену биоты и реорганизацию структуры сообщества, не ввергая его в состояние глубокого кризиса всякий раз, как издержки односторонней специализации его членов начинают подрывать его устойчивость. Это свидетельствует о глубокой исторической связи сообщества и окружающих его экотонов, своего рода равновесии между ними, существующем в каждый данный момент.

Историческая подготовка крупного кризиса. Длительный процесс относительно безконфликтного филоценогенеза, возможный благодаря периодической реставрации сообщества выходцами из экотонов, ведет к захвату все больших площадей этими процессами. Это связано: 1) с постоянной средообразующей работой сообщества, делающей доступной для жизни ценофилов все большие площади, и 2) с медленным, но постоянным наступлением сообщества на экотоны вследствие его большей устойчивости и преимуществ стратегии адаптации ценофилов по сравнению с ценофобами. К этому надо добавить периодическое обеднение экотонов в связи с переходом части ценофобов в сообщество в процессе его реставрации. Этот процесс нельзя назвать наступлением экотонов на сообщество, что имеет место только в условиях кризиса (простейшая модель такого кризиса — диаспорический субклимакс). В случае реставрации сообщество как бы «втягивает» в себя отдельные формы из экотонов. Наконец, низкая определенность условий жизни, прежде всего биотической среды, в экотонах и связанные с этим трудности формирования специфических адаптаций ведут к более бедному таксономическому разнообразию биоты ценофобов и меньшей «сумме жизни» в экотонах.

Результатом этого, очевидно, является, хотя и не часто возникающая, неспособность ценофобов закрыть возникающие экологические лакуны и отреставрировать сообщество. Тогда возникают условия для развития крупного экологического кризиса, подобного юрскому у наземных тетрапод, вызванному разрушением структуры прежнего сообщества.

Ввиду высокой толерантности и большей свободы эволюционного эксперимента в условиях отсутствия ценотических ограничений ценофобы, хотя и не часто, могут создавать очень ценные адаптации. Например, энтомофилию цветковых растений (Красилов, 1989). В

условиях понижения устойчивости сообщества и роста экологических лакун такие ценофобы могут спровоцировать экологический кризис, образовав авангард наступления экотонов на сообщество, естественно на его слабые места — например, на ранние стадии сукцессии. Как подчеркивал В. В. Жерихин (1978—1987), перехват ресурсов пионерных стадий должен превратить возобновление поздних стадий сукцессии и тем самым вызвать гибель всей сукцессионной системы. Таков, очевидно, был сценарий биоценотического кризиса в середине мела.

Еще раз о причинах юрского кризиса. Нами указана лишь самая общая вероятная причина наступления крупного экологического кризиса эндогенной природы, в том числе и юрского. Однако мы далеки от мысли о полноте такого объяснения. Выяснение конкретных обстоятельств наступления юрского кризиса, подобных указанным для срединномелового, требуют дополнительных специальных исследований и потому откладываются до будущих публикаций.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисяк А. А.* Курс исторической геологии. Л. и др.: Горгеонефтеиздат, 1934. 424 с.
- Вахрамеев В. А.* Юрские и меловые флоры и климаты Земли. М.: Наука, 1988. 212 с.
- Вахрамеев В. А., Добрусина И. А., Заклинская Е. Д., Мейен С. В.* Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. 424 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 208).
- Вахрушев А. А.* О закономерностях формирования сообществ на примере формирования комплекса птиц городов//Макроэволюция: (Материалы I Всесоюз. конф. по пробл. эволюции). М.: Наука, 1984. С. 148—149.
- Вахрушев А. А.* Синэкологические аспекты синантропизации//Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. I съезда Всесоюз. орнитол. о-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф. Л., 1986. Ч. 1. С. 117—118.
- Вахрушев А. А.* Особенности экологии птиц-синантропов в условиях большого города: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 16 с.
- Вахрушев А. А.* Начальные этапы формирования сообществ на примере синантропизации птиц//Эволюционные исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1988. С. 34—36.
- Вежнер А. Л.* Происхождение континентов и океансз. Л.: Наука, 1984. 211 с.
- Вернадский В. И.* Биосфера//Соч. М.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 5. С. 7—102.
- Длусский Г. М.* Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
- Дмитриев В. Ю., Жерихин В. В.* Изменения разнообразия семейств насекомых по данным методам накопления появлений//Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 208—215.
- Ефремов И. А.* Тафономия и палеонтологическая летопись. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 177 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 24, вып. 1).
- Жерихин В. В.* Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 198 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 165).
- Жерихин В. В.* Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании//Экологическое прогнозирование. М.: Наука, 1979. С. 113—132.
- Жерихин В. В.* Класс Insecta: Насекомые//Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя: Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука, 1980. С. 40—97.
- Жерихин В. В.* Биоценотическая регуляция эволюции//Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 3—12.
- Жерихин В. В., Калугина И. С.* Насекомые в экосистемах геологического прошлого//Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 188—240. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 175).
- Жерихин В. В., Калугина И. С.* Ландшафты и сообщества//Юрские континентальные

- биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. М.: Наука, 1985. С. 137—183. (Тр. ПИИ АН СССР; Т. 213).
- Жерихин В. В., Расницын А. П.* Биоценотическая регуляция эволюционных процессов//Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. С. 77—81.
- Жерихин В. В., Сукачева И. Д.* О меловых насекомыхосных «янтарях» (ретинитах) севера Сибири//Вопросы палеонтологии насекомых: Докл. на XXIV Ежегод. чтении памяти Н. А. Холодковского, 1971. Л.: Наука, 1973. С. 3—48.
- Ивахненко М. Ф.* Хвостатые амфибии из триаса и юры Средней Азии//Палеонтол. журн. 1978. № 3. С. 84—89.
- Ивахненко М. Ф.* Пермские парарептилии СССР. М.: Наука, 1987. 160 с. (Тр. ПИИ АН СССР; Т. 223).
- Каландадзе Н. Н.* О межконтинентальных связях фаун тетрапод в триасовом периоде//Палеонтол. журн. 1974. № 3. С. 75—86.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С.* О связях наземных тетрапод в каменноугольном, пермском и триасовом периодах: (Предварительные результаты анализа, проблемы и перспективы)//Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие: Тез. докл. XXIII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: ВСЕГЕИ, 1977. С. 33—34.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С.* Специализация конкурирующих таксонов в связи со степенью стабильности экосистемы//Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: ВСЕГЕИ, 1979. С. 21—23.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С.* К исторической зоогеографии наземных тетрапод конца палеозоя — начала мезозоя//XXVI Междунар. геол. конгр.: Докл. сов. геологов: Палеонтология. Стратиграфия. М.: Наука, 1980. С. 93—102.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С.* Межконтинентальные связи наземных тетрапод и решение проблемы шотландской фауны Элгин//Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие: Тр. XXIII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1981. С. 123—133.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С.* Историческая зоогеография млекопитающих//Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1982. Ч. 1. С. 38.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С.* Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя//Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983. С. 6—44. (Тр. ССМПЭ; Вып. 24).
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С.* Специализация таксонов и устойчивость экосистемы//Макроэволюция: (Материалы I Всесоюз. конф. по пробл. эволюции). М.: Наука, 1984. С. 152—153.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С.* Историческая зоогеография млекопитающих//Оперативно-информационные материалы к I Всесоюз. совещ. по палеотериологии. М.: Наука, 1989. С. 28—30.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С.* Историческая зоогеография позднего триаса и реконструкция фауны Северной Африки//Палеонтол. журн. 1991. № 1. С. 3—14.
- Калугина Н. С.* Изменения подсемейственного состава хируномид (Diptera, Chironomidae) как показатель возможного эвтрофирования водосмов в конце мезозоя//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 6. С. 45—56.
- Калугина Н. С.* Основные этапы экогенеза водных насекомых//Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие: Тез. докл. XXIII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: ВСЕГЕИ, 1977. С. 36—37.
- Катастрофы в истории Земли: Новый униформизм. М.: Мир, 1986. 471 с.
- Красилов В. А.* Филогения и систематика//Проблемы филогении и систематики: Материалы симпозиума. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1969. С. 12—30.
- Красилов В. А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с.
- Лебедев О. А.* Первые четвероногие: поиски и находки//Природа. 1985. № 11. С. 26—36.
- Мейен С. В.* Филогения высших растений и флорогенез//XXVII Междунар. геол. конгр. М., 1984. Т. 2: Палеонтология. С. 75—80.
- Мейен С. В.* Методы палеофлористических исследований//Современная палеонтология. М.: Педра, 1988. Т. 2. С. 31—44.
- Назаров В. И.* Реконструкция ландшафтов Белоруссии по палеонтологическим данным: (Антропоген). М.: Наука, 1984. 96 с. (Тр. ПИИ АН СССР; Т. 205).

- Несов Л. А., Казнышкина Л. Ф., Черепанов Г. О. Динозавры — цератопсии и крокодилы мезозоя Средней Азии//Теоретические и прикладные аспекты современной палеонтологии: Тр. XXXIII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1989. С. 144—154.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Пономаренко А. Г. Эволюция экосистем, основные события//XXVII Междунар. геол. конгр. М.: Наука, 1984. Т. 2: Палеонтология. С. 71—74.
- Пономаренко А. Г. Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии//Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии. М.: Наука, 1986. С. 183—201. (Тр. ССМПЭ; Вып. 28).
- Пономаренко А. Г., Калугина Н. С. Общая характеристика насекомых местонахождения Манлай//Раннемеловое озеро Манлай. М.: Наука, 1980. С. 68—81. (Тр. ССМПЭ; Вып. 13).
- Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
- Расницын А. П. Живое существо как адаптивный компромисс//Макроэволюция: (Материалы I Всесоюз. конф. по пробл. эволюции). М.: Наука, 1984. С. 233—234.
- Расницын А. П. Инадаптация и эадаптация//Палеонтол. журн. 1986. № 1. С. 3—7.
- Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория: (Гипотеза адаптивного компромисса)//Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46—64.
- Расницын А. П. Проб. на глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода//Меловой биоэкологический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 191—207.
- Расницын А. П. Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоэкологического кризиса//Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени: Стратиграфия и палеонтология. М.: Наука, 1989. С. 35—40.
- Расницын А. П. История палеоэнтомологии и история насекомых//Природа. 1990. № 6. С. 66—80.
- Раутиан А. С. Уникальное перо из отложений юрского озера в хребте Каратау//Палеонтол. журн. 1978. № 4. С. 106—114.
- Раутиан А. С. О конкурентных отношениях насекомоядных (Insectivora) и опоссумов (Didelphidae) в Северной Америке на протяжении кайнозоя//Палеонтология: Материалы науч. заседаний секции палеонтологии МОИП за 1977—1978 годы. М.: Наука, 1980. С. 98—99.
- Раутиан А. С. Базальная радиация млекопитающих в свете данных исторической зоогеографии//Бюл. МОИП. Отд. геол. 1982. Т. 57, вып. 3. С. 122.
- Раутиан А. С. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции//Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 76—118.
- Раутиан А. С., Каландадзе Н. Н. Некоторые эволюционные уроки исторической зоогеографии//Макроэволюция: (Материалы I Всесоюз. конф. по пробл. эволюции). М.: Наука, 1984. С. 166—167.
- Раутиан А. С., Каландадзе Н. Н. Дефицит крупных хищников в древних фаунах млекопитающих//Оперативно-информационные материалы к I Всесоюз. совещ. по палеотериологии. М.: Наука, 1989. С. 47—49.
- Рид Г., Уотсон Дж. История Земли: Поздние стадии истории Земли. Л.: Недра, 1981. 408 с.
- Родендорф Б. Б., Жерихин В. В. Палеонтология и охрана природы//Природа. 1974. № 5. С. 82—91.
- Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских амmonoидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 83).
- Северцов А. С. Факторы, ограничивающие адаптивную зону филогенеза амфибий//Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 1. С. 66—75.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Соколов Б. С. Проблемы эволюции биосферы: (Историзм и актуализм в проблемах глобальной экологии)//Вестн. АН СССР. 1988. № 11. С. 17—21.
- Страхов Н. М. Основы исторической геологии. М.; Л.: Госгеолтехиздат, 1948. Т. 1. 253 с.; Т. 2. 396 с.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 257 с.
- Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 251 с.
- Халлем А. Юрский период. Л.: Недра, 1978. 272 с.

- Шишкин М. А. Лабиринтодонт из юры МНР//Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 81—95.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции: Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 451 с.
- Шмальгаузен И. И. Избранные труды. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 383 с.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. 360 с.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. 230 с.
- Эшби У. Р. Введение в кибернетику. М.: Изд-во иностр. лит., 1959, 432 с.
- Эшби У. Р. Конструкция мозга: Происхождение адаптивного поведения. М.: Изд-во иностр. лит., 1962. 398 с.
- Benton M. J. Mass extinction among families of non-marine tetrapods//Nature. 1985. Vol. 306, N 6031. P. 811—814.
- Benton M. J. Mass extinction among families of non-marine tetrapods: The data//Mem. Soc. geol. France. 1987. N 150. P. 21—32.
- Benton M. J. Mass extinction on the fossil record of reptiles paraphyly, patchiness and periodicity//Extinction and survival in the fossil record. Oxford: Clarendon press, 1988. (Syst. Assoc. Spec.; N 34). P. 269—294.
- Benton M. J. Patterns of evolution and extinction in vertebrates//Evolution and the fossil record. L.: Belhaven press, 1989. P. 218—241.
- Carroll R. L. Vertebrate paleontology and evolution. N. Y.: Freeman, 1988. 698 p.
- Garroll R. L., Gaskill P. The order Microsauria. Philadelphia: Amer. Philos. Soc., 1978. 211 p.
- Cope E. D. The primary factors of organic evolution. Chicago, 1904.
- Milner A. Late extinctions of Amphibians//Nature. 1989. Vol. 338. P. 117.
- Müller A. H. Lehrbuch der Paläozoologie. Jena: Fischer, 1976. Bd. 1.
- Nessov L. A. Late mezozoic amphibians and lizards of Soviet Middle Asia//Acta zool. cracov. 1988. Vol. 34, N 14. P. 475—486.
- Paul G. S. Predatory Dinosaurs of the world. N. Y. etc.: Simon and Schuster, 1988. 464 p.
- Schindewolf O. Grundlagen der Paläontologie: Geologische Zeitmessung. Organische Stammesentwicklung. Biologische Systematik. Stuttgart: Springer, 1950.
- Wallace A. R. Die geographische Verbreitung der Thiere. Dresden: Zahn, 1876. Bd. 1. 579 S.; Bd. 2. 658 S.

А. Б. Герма:

ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКИЕ И ПАЛЕОКЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОЗДНЕМ МЕЛУ АНАДЫРСКО-КОРЯКСКОГО СУБРЕГИОНА

Меловые флороносные отложения широко распространены на территории Северо-Востока России. По истории геологического развития и условиям мелового осадконакопления этот регион подразделяется на три субрегиона: Верхояно-Чукотский, Охотско-Чукотский (вулканогенный пояс) и Анадырско-Корякский (рис. 1). В первом из них осадконакопление в мелу проходило в изолированных континентальных впадинах, во втором отлагались мощные толщи вулканитов наземного происхождения. В верхнем мелу Анадырско-Корякского субрегиона имеются как континентальные флороносные отложения, накапливавшиеся в условиях прибрежных равнин, так и морские, содержащие остатки аммонитов и иноцерамов. В ряде

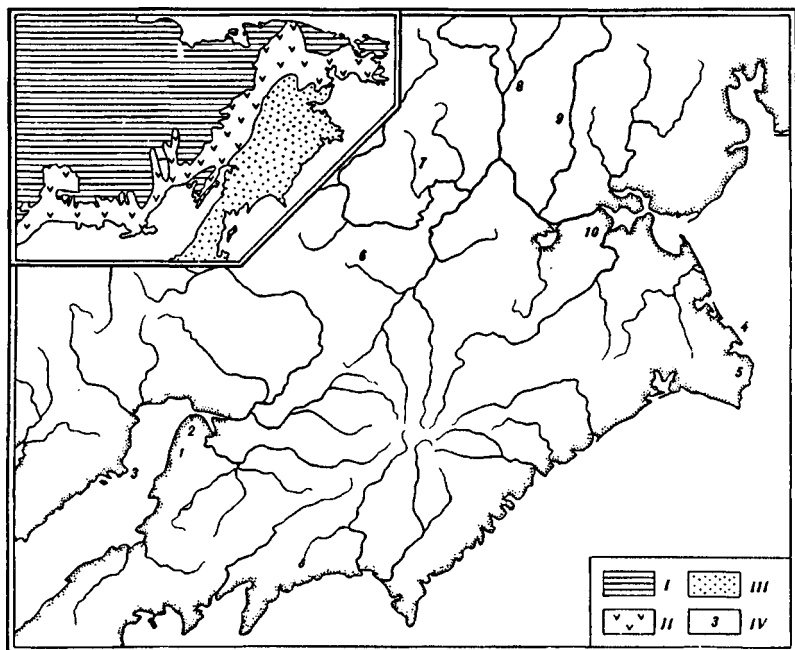


Рис. 1. Районирование территории Северо-Востока СССР и местонахождения позднемеловой флоры Анадырско-Корякского субрегиона

Обозначение: I — Верхояно-Чукотский субрегион; II — Охотско-Чукотский субрегион (вулканогенный пояс); III — Анадырско-Корякский субрегион; IV — основные местонахождения ископаемой флоры: 1 — мыс Конгломератовый, 2 — мыс Валижген, 3 — полуостров Елистратова, 4 — бухта Угольная, 5 — лагуна Амаам, 6 — р. Гребенка, 7 — левобережье р. Анадырь (р. Убиенка), 8, 9 — хребт Пиккульней (8 — западный, 9 — восточный склоны), 10 — хребт Рарыткин, 11 — оз. Пекульнейское

случаев удается наблюдать соотношение этих отложений и таким образом привязывать находки ископаемых растений к морской шкале. Это, а также широкое распространение флороносных отложений и обилие в них остатков растений хорошей сохранности привлекают к ним интерес палеоботаников, среди которых наиболее важные исследования принадлежат А. Н. Криштофовичу, В. А. Вахрамееву, Л. Ю. Буданцеву, Н. Д. Василевской и Л. Н. Абрамовой, Г. Г. Филипповой. Настоящая статья посвящена позднемеловой флоре Анадырско-Корякского субрегиона и тем палеоклиматическим выводам, которые можно сделать на основе ее изучения. Главные местонахождения этой флоры показаны на рис. 1.

Для выявления этапности эволюции позднемеловой флоры субрегиона наибольшего внимания в качестве опорной заслуживает последовательность тафофлор Северо-Западной Камчатки, *побережий бухты Угольной — лагуны Амаам и среднего течения р. Анадырь. Разрезы флороносных отложений в этих местах хорошо изучены и литологически, и стратиграфически, содержат многочисленные и

разнообразные остатки растений, причем флороносные слои во многих случаях подстилаются, перекрываются или замещаются по простирацию морскими отложениями с остатками моллюсков.

Северо-Западная Камчатка. Здесь выделяется четыре флористических комплекса из валижгенской и быстринской свит. В районе мыса Конгломератового (см. рис. 1, местонахождение 1) местонахождения приурочены в валижгенской свите. *Пенжинский* флористический комплекс происходит из ее нижней части. Для этого комплекса характерно обилие платанообразных (6 видов *Platanus*, *Arthollia*, *Paraprotophyllum*). Часто встречаются *Cephalotaxopsis*, *Sequoia*, *Trochodendroides*, *Celastrophyllum*, *Menispermites*, *Myrtophyllum*, реже — различные папоротники, *Ginkgo*, «*Zizyphus*», *Viburniphyllum*, *Penzhinia*, *Dalembia* и др.

Кайваямский комплекс приурочен к средней и верхней частям валижгенской свиты на мысе Конгломератовом. Для него характерно также доминирование платанообразных, особенно рода *Paraprotophyllum*. Многочисленны *Arthollia*, «*Zizyphus*», *Viburniphyllum*, *Magnoliaephyllum*, *Araliaephyllum*, *Trochodendroides*, обычны *Birisia* (?), *Ginkgo*, *Cephalotaxopsis*, *Sequoia*, *Dalembia* и ряд других растений.

По наблюдениям М. А. Пергамента (1961), отложения, вмещающие пенжинский и кайваямский комплексы, по простирацию в южном направлении переходят в морские слои свиты пэль-эль с иноцерамами турона и коньяка. Высказывалось предположение о соответствии флороносных отложений валижгенской свиты не только свите пэль-эль, но и нижележащей маметчинской и соответственно о позднеальбском—коньякском их возрасте. Этому, однако, противоречит многочисленность в пенжинском комплексе платанообразных, в том числе рода *Paraprotophyllum*, и представителей *Trochodendroides*, а также присутствие *Protophyllocladus*, *Viburniphyllum whymperei* (Heer) Herman, «*Zizyphus*» *smilacifolia* Budants., т. е. относительно молодых растений. Возраст пенжинского комплекса — турон, возможно, исключая его начало, кайваямского — коньяк. Отложения, содержащие эти комплексы, согласно перекрываются нижней подсвитой быстринской свиты с ранне-среднесантонскими иноцерамами.

На мысе Валижген (рис. 1, местонахождение 2) выделяются две тафофлоры. *Валижгенский* флористический комплекс происходит из верхов валижгенской свиты. Этот комплекс существенно отличается от предыдущих отсутствием крупнолистных платанообразных, доминированием *Macclintockia*, многочисленностью *Nilssonia*, *Sequoia* aff. *reichenbachii* (Gein.) Heer, наличием *Aristolochites*, *Grewiopsis*, *Rhamnites*. По этим признакам он более близок к следующей верхнебыстринской тафофлоре. Возраст валижгенского комплекса с определенной условностью можно считать раннесантонским.

Верхнебыстринский комплекс приурочен к верхней подсвите быстринской свиты. В подстилающих ее отложениях нижнебыстринской подсвиты и перекрывающих — веселовской свиты со-

держатся остатки морских моллюсков, по которым определяется кампанский (скорее всего раннекампанский) возраст флороносных слоев (Пергамент, 1978). В этом комплексе доминируют *Macclintockia* и «*Quercus*» *tchucotica* Abram. Платанообразные *Paraprotophyllum* и *Arthollia* (?) немногочисленны. Часто встречаются *Nilssonia*, *Viburniphyllum*, «*Zizyphus*».

Побережье бухты Угольной и лагуны Амаам. Здесь выделяются три флористических комплекса.

В бухте Угольной (рис. 1, местонахождение 4) местонахождения приурочены к гинтеровской и барыковской свитам. Гинтеровский флористический комплекс происходит из средней части гинтеровской свиты. Вместе с остатками растений, в подстилающих и перекрывающих флороносные слои отложениях содержатся многочисленные остатки аммонитов и иноцерамов, характерные для средней из трех выделяемых М. А. Пергаментом (1978) в сеномане восточных районов России зон. В гинтеровской таофлоре наряду с типично раннемеловыми растениями (*Ohychiopsis elongata* (Geyl.) Yok., *Athrotaxopsis expansa* Font., *Podozamites*) встречены и позднемеловые, в первую очередь покрытосеменные (*Menispermites*, *Araliaephyllum*, *Dalbergites*, *Greibenkia* и др.); присутствуют также *Birisia*, *Nilssonia*, *Baiera*, *Desmiophyllum*, *Ginkgo*, *Cephalotaxopsis*, *Sequoia* и др.

Барыковский комплекс происходит из верхней углистой толщи барыковской свиты. В подстилающих флороносные слои отложениях содержатся позднесантонские — ?раннекампанские иноцерамы. Углистая толща согласно перекрывается корякской свитой с кампанскими иноцеррами в основании. Флороносные слои, следовательно, датируются кампаном, скорее всего, первой половиной кампана. В этом комплексе доминируют *Macclintockia* и «*Quercus*» *tchucotica*. Из платанообразных присутствуют *Paraprotophyllum* и *Arthollia* (?). Часто встречаются цикадофиты (*Nilssonia*, *Pterophyllum*), *Cissites*, реже — «*Vitis*», *Trochodendroides*, *Grewiopsis*. По основным доминантам и наличию ряда общих таксонов этот комплекс сходен с примерно одновозрастным ему верхнебыстринским.

В районе лагуны Амаам (рис. 1, местонахождение 5) корякский флористический комплекс происходит из верхней подсвиты корякской свиты. Эти отложения подстилаются среднекорякской подсвитой с остатками морских моллюсков верхов кампана и самых низов маастрихта. Корякская свита предположительно со стратиграфическим несогласием перекрывается амаамской, в нижней подсвите которой содержатся остатки датско-палеоценовых моллюсков (Волбуева, Терехова, 1974). Таким образом, флороносные слои корякской свиты имеют маастрихтский возраст. В рассматриваемом флористическом комплексе доминируют *Metasequoia*, *Trochodendroides*, *Corylus*, а в некоторых захоронениях — *Thuja*, *Platanus*, *Celastrus*, *Cissites*. Встречены также *Onoclea*, *Sequoia*, *Glyptostrobus*, *Grewiopsis*, *Zizyphus* и др. Цикадофиты, *Macclintockia* и «*Quercus*» *tchucotica* отсутствуют.

Среднее течение р. Анадырь. На правобережье р. Анадырь (рис. 1,

местонахождение б) из кривореченской свиты известна богатая флора, названная гребенкинской по р. Гребенка, на которой расположено наиболее представительное местонахождение этой флоры, открытое в 1933 г. Б. Н. Елисеевым. Эту флору, традиционно считавшуюся важнейшим палеофлористическим репером на Северо-Востоке России, изучали А. Н. Криштофович, А. Ф. Ефимова, Г. Г. Филиппова, Е. Л. Лебедев и др. По данным А. Д. Девятиловой (Девятилова и др., 1980), почти все растительные остатки происходят из средней части кривореченской свиты. Нижняя ее часть палеонтологически не охарактеризована, а из согласно перекрывающих флороносные слои отложений известны остатки морских моллюсков конца сеномана, по которым возраст флоры считается сеноманским.

Полевые исследования С. В. Щепетова и А. Б. Германа (1990) показали, что из-за плохой обнаженности района достаточно обоснованно судить о соотношении континентальных флороносных отложений кривореченской свиты с морскими, в которых нами были собраны моллюски как низов сеномана, так и верхней его части и, вероятно, нижнего турона, невозможно. Учитывая, что вместе с остатками морских моллюсков в трех местонахождениях нами были обнаружены также и флористические комплексы того же типа, что и тафофлора из континентальных слоев кривореченской свиты на р. Гребенка (Щепетов, Герман, 1990), время существования этой тафофлоры (и всей гребенкинской флоры) мы считаем сеноманом; не исключено, что оно захватывает также самый конец альба и/или начало турона.

Флористический комплекс из местонахождения на р. Гребенка, наиболее полно характеризующий флору кривореченской свиты, включает около 80 видов. Из папоротников особенно характерны *Coniopteris*, *Birisia*, *Hausmannia*, *Cladophlebis*; гинкговые представлены родами *Ginkgo* и *Sphenobaiera*, чекановские — родом *Phoenicopsis*. Многочисленны цикадофиты (*Nilssonia*, *Sucadites*) и хвойные, среди которых преобладают *Cephalotaxopsis*, *Araucarites* и *Elatocladus*. Из покрытосеменных наиболее распространены *Menispermites*, *Scheffleraephyllum*, *Grebekia*, в некоторых слоях — также *Platanus* (их остатки образуют листовые кровли).

Основываясь на последовательности рассмотренных флористических комплексов и сравнении их с другими тафофлорами Анадырско-Корякского субрегиона, можно выделить пять этапов развития его позднемиоценовой флоры (рис. 2).

Гребенкинский этап (сеноман — ? ранний турон) был впервые выделен В. А. Самылиной. Этому этапу отвечают гинтеровская (Герман, 1988б) и гребенкинская тафофлоры. Для флор этого этапа характерны следующие черты. Покрытосеменные уже достигают значительного разнообразия и составляют более трети от общего числа видов. Характерны многочисленность представителей рода *Menispermites* и заметное, хотя и не преобладающее, участие крупнолистных платанообразных. Встречаются представители родов *Magnoliaephyllum*, *Dalbergites*, *Celastrorhyllum*, *Cissites*, *Dalembia*,

Grebenkia, Sorbites, причем последний известен пока только во флорах гребенкинского этапа. Среди папоротников обычны *Coniopteris*, *Birisia*, *Hausmannia* и др.; цикадофиты представлены родами *Sucadites* (их листья часто образуют скопления), *Nilssonia*, *Taeniopteris*; гинкговые включают роды *Ginkgo* и *Sphenobaiera*; чекановские — род *Phoenicopsis*; среди хвойных встречены как относительно древние (*Podozamites*, *Athrotaxopsis*), так и более молодые (*Sequoia*, *Cupressinocladus*) роды; обычными видами являются *Araucarites anadyrensis* Krysh. и *Elatocladus smittianz* (Heer) Sew.

Пенжинский этап (турон, возможно, исключая его начало). Этому этапу соответствуют пенжинский комплекс Камчатки и п-ова Елистратова и волчинский комплекс левобережья р. Анадырь (Девятилова и др., 1980). Флоре этого этапа присущи следующие черты. Крупнолистные платанообразные по разнообразию и частоте встречаемости выходят на первый план. Они представлены древними видами рода *Platanus*, а также родами *Arthollia*, *Pseudoprotophyllum* и *Paraprotophyllum*. Роль *Menispermites* несколько сокращается, однако виды этого рода обычны во флорах рассматриваемого этапа. Продолжает встречаться *Celastrophyllum*, причем его представители могут играть заметную роль в составе флористических комплексов. Наряду с видами, общими с гребенкинским этапом (*Menispermites septentrionalis* Holl., *Arthollia inordinata* (Holl.) Herman, *Dalembia pergamentii* Herman et E. Leb. и др.), появляются покрытосеменные, характерные для более молодых флор: *Paraprotophyllum ignatianum* (Krysh. et Baik.) Herman, *Viburniphyllum whymperei* (Heer) Herman, «*Zizyphus*» *smilacifolia* Budants., а также род *Trochodendroides*, представители которого обычно встречаются во флорах пенжинского этапа в значительном количестве. Известны находки *Quereuxia angulata* (Newb.) Krysh. Отмечается появление хвойных *Protophyllocladus*, *Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Pseudolarix*. Примечательно отсутствие цикадофитов в таофлорах пенжинского этапа.

Кайваемский этап (коньяк). К этому этапу относятся кайваемский комплекс Камчатки и п-ова Елистратова и поперечнинский и тыльпэгыргынайский комплексы, известные соответственно на восточном и западном склонах хребта Пекульней (Терехова, Филиппова, 1983, 1984). Таофлоры кайваемского этапа объединяют следующие черты. Крупнолистные платанообразные продолжают доминировать, особенно род *Paraprotophyllum*. Появляются *Paraprotophyllum pseudopeltatum* Herman, *Trochodendroides sachalinensis* (Krysh.) Krysh., обычны *Magnoliaephyllum magnificum* (Daws.) Bell, *Viburniphyllum whymperei* (Heer) Herman (или близкие формы), а также представители родов *Magnoliaephyllum*, *Araliaephyllum*, «*Zizyphus*», *Cissites*, *Viburniphyllum*, *Trochodendroides*, *Dalembia*. По сравнению с флорами пенжинского этапа растения родов *Menispermites*, *Platanus* и *Celastrophyllum* редки. Среди хвойных доминируют *Sequoia* и *Sphenotaxopsis*, с которыми обычно сочетаются *Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Cupressinocladus*, *Elatocladus* и др. Цикадофиты, как

правило, немногочисленны. Известны находки реликтовых мезофитных форм (*Stenipis*).

Барыковский этап (сантон—ранний кампан). Этому этапу принадлежат валижгенский и верхнебыстринский комплексы Камчатки и барыковский бухты Угольной. Их объединяют следующие черты. Среди покрытосеменных доминируют *Macclintockia* и «*Quercus*» *tchucotica* (последний, однако, не встречен в валижгенском комплексе Камчатки). Участие крупнолистных растений, среди которых чаще других встречается *Paraprotophyllum ignatianum*, невелико. Появляются представители родов *Grewiopsis*, *Rhamnites*, «*Vitis*», *Hollickia*. Обычными являются растения, принадлежащие родам *Magnoliaephyllum*, «*Zizyphus*», *Viburniphyllum*, *Cissites*, *Trochodendroides*, *Quereuxia*. Среди голосеменных наряду с кайнофитными формами (*Metasequoia*, *Glyptostrobus*) встречаются мезофитные (*Cephalotaxopsis*, *Elatocladus*, *Pityophyllum*). В составе таофлор заметное участие принимают цикадофиты (*Nilssonia*, *Cycadites*, *Pterophyllum*).

Корякский этап (поздний кампан? — маастрихт). К этому этапу относятся корякская таофлора лагуны Амаам и рарыткинский флористический комплекс («III комплекс») из примерно одновозрастных отложений средней части рарыткинской свиты хребта Рарыткин (Головнева, 1988). Для флоры корякского этапа характерно доминирование *Metasequoia*, *Trochodendroides*, *Corylus*, большее, чем в барыковской флоре, участие крупнолистных покрытосеменных, появление ряда новых родов: *Opoclea*, *Corylus*, *Celastrus* и др. Доминанты флоры барыковского этапа — *Macclintockia* и «*Quercus*» *tchucotica* — не встречены, отсутствуют также цикадофиты, многочисленные в барыковской флоре. Таким образом, корякская флора как по основным доминантам, так и по систематическому составу существенно отличается от барыковской.

К сожалению, пока остается неясным, сменила ли флора корякского этапа непосредственно барыковскую или же в позднем кампане и/или в раннем маастрихте существовала флора переходного типа. Ответ на этот вопрос, видимо, может дать изучение флоры из нижней части рарыткинской свиты на хребте Рарыткин (Головнева, 1988).

Рассмотрев этапность развития поздне меловой флоры Анадырско-Корякского субрегиона, попытаемся наметить относительные изменения климата (похолодания и потепления), отразившиеся на ее составе (см. рис. 2). Для этого можно руководствоваться следующими эмпирическими критериями.

1. Доминирование платанообразных, обладавших тонкими листьями с зубчатым краем, свидетельствует об относительно холодном климате (Красилов, 1979). Преобладание более мелко- и узколистных форм и видов с цельнокрайними листьями говорит о более теплом климате.

2. Разнообразие и частая встречаемость цикадофитов во флоре свидетельствуют о теплых условиях ее произрастания.

3. Представители рода *Macclintockia* характерны для относительно

теплолюбивых флор; в палеогене этот род известен не только в умеренных, но и в субтропических флорах полтавского типа.

4. Потепления позволяют отдельным растениям, обычным в более южных (экваториальных и прилегающих к ним) районах, проникать во флоры более северных районов.

5. Смещение границ фитоохорий к северу наблюдается во время потепления климата.

В гребенкинской флоре многочисленны теплолюбивые растения, такие, как *Cycadites*, *Nilssonia*, *Pagiophyllum*, цельнокрайние *Magnoliaephyllum*, *Araliaephyllum*, «*Lindera*» и др., свидетельствующие о потеплении климата в сеномане, последовавшем за похолоданием на рубеже раннего и позднего мела или в начале сеномана. Пенжинская флора менее теплолюбива: в ней не встречены цикадофиты, мало покрытосеменных с цельнокрайними листьями, в захоронениях преобладают крупные листья платанообразных. Этой флоре, по-видимому, соответствует похолодание, приходившееся на турон.

Коньякская кайваямская флора также отличается доминированием крупнолистных покрытосеменных с зубчатым краем, но в ней больше, чем в пенжинской, теплолюбивых элементов, таких, как *Nilssonia*, *Magnoliaephyllum*, *Araliaephyllum*. Здесь же встречен *Ternstroemites harwoodensis* (Daws.) Bell., характерный для субтропической флоры Нанаймо из верхнего мела (кампан, серия Нанаймо) о-ва Ванкувер. Сказанное свидетельствует о некотором потеплении климата в коньяке по сравнению с туроном.

В барыковской флоре доминируют покрытосеменные с небольшими узкими кожистыми листьями. Крупнолистные формы с зубчатым краем немногочисленны. Обычными компонентами флоры являются цикадофиты. Встречаются цельнокрайние *Magnoliaephyllum*, *Araliaephyllum*, в том числе *A. polevoii* (Krysht.) Krassil.— вид, доминирующий в более термофильной гиляцкой флоре Сахалина. Барыковская флора отвечает значительному потеплению климата, начало которого, видимо, приходится на сантон (валижгенский комплекс). В конце кампана или раннем маастрихте начинается следующее похолодание, которому отвечает корякская флора. В ее составе не встречены цикадофиты, большое значение принадлежит хвойным; крупнолистные покрытосеменные более разнообразны, чем в барыковское время.

Колебания климата (похолодания и потепления), сходные с теми, которые сказались на развитии позднемеловой флоры Северо-Востока России, отмечаются различными исследователями и в других регионах земного шара. На рис. 3 показаны шесть кривых климатических флуктуаций. Первая отражает рассмотренные ранее выводы по позднемеловой флоре Анадырско-Корякского субрегиона. Вторая представляет палеоботанические данные по Крыму и востоку Азии. Третья построена по результатам анализа таксономического разнообразия малакофауны на Южном Сахалине. Четвертая кривая характеризует изменение палеотемператур Сибири, установленное по

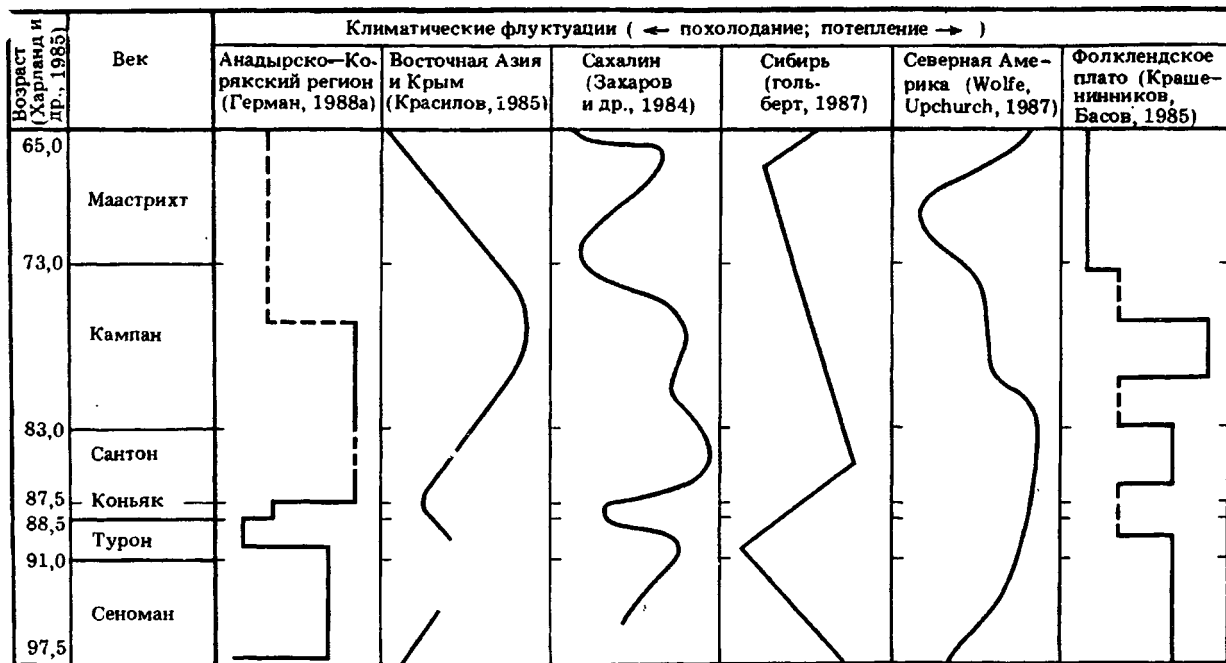


Рис. 3. Палеотемпературные кривые для позднего мела разных регионов земного шара

средством комплексного анализа различных геологических данных по этому региону. Пятая кривая отражает анализ строения ископаемых листьев и древесин из верхнего мела Северной Америки. Шестая построена с учетом состава и разнообразия планктонных фораминифер, численности планктонных и бентосных форм и степени сохранности раковин на Фолклендском плато (Южная Атлантика).

Сходства климатических вариаций, реконструированных в различных регионах земного шара, заслуживают внимания как возможное проявление достаточно широкомасштабных климатических изменений. Из таких эпизодов следует отметить следующие (см. рис. 3).

1. Потепление в середине сеномана по палеоботаническим данным устанавливается в Крыму. На Фолклендском плато отмечается потепление с позднего альба до начала турона.

2. В Сибири примерно на начало турона приходится температурный пессимум. На Фолклендском плато выявляется похолодание со второй половины турона до начала сантона. С похолоданием в туроне и коньяке, видимо, связана экспансия крупнолистных платанообразных на обширной территории Северной Пацифики (р. Хатанга, Вилюйская впадина, о-в Новая Сибирь, Северо-Восток России, Сахалин, Аляска).

3. Потепление, начавшееся в сантоне и захватившее по крайней мере ранний и средний кампан, было, по-видимому, глобальным или субглобальным. Оно отмечается на Южном Сахалине, причем наиболее теплым интервалом позднего мела в этом районе была, по-видимому, средняя часть сантона. На сантон приходится термический максимум в Сибири. Слабое потепление в сантоне и более сильное в среднем кампане отмечается в районе Фольклендского плато. Данные по Северной Америки свидетельствуют о постепенном потеплении с начала до середины позднего мела, достигшем максимума в сантоне и в кампане сменившемся небольшим похолоданием. Обсуждаемое потепление, очевидно, вызвало сокращение платанообразных и доминирование относительно мелко- и узколистных покрытосеменных в сантон-кампанских флорах севера и северо-востока Азии, Казахстана, Сахалина, Аляски и Западной Канады.

Сантон-кампанское потепление выявляется также по смещению к северу южной границы Сибирско-Канадской палеофлористической области (Герман, 1988а). В сантоне и раннем кампане эта граница проходила севернее приблизительно на 1000 км по сравнению с ее положением в туроне и коньяке, что соответствует потеплению приблизительно на 3° С.

4. Похолодание в маастрихте, возможно, начавшееся с позднего кампана, также достаточно отчетливо прослеживается на приведенных графиках (рис. 3) и, по-видимому, имело широкомасштабный характер. Следует, однако, отметить расхождение мнений различных исследователей об изменении климата во второй половине маастрихта.

- Волобуева В. И., Терехова Г. П. О пограничных слоях мела и палеогена в восточной части Корякско-Анадырской области//Стратиграфия и литология меловых, палеогеновых и неогеновых отложений Корякско-Анадырской области. Л.: НИИГА, 1974. С. 53—57.
- Герман А. Б. Этапы развития позднемеловой флоры Северо-Востока СССР. Препринт. М.: ГИН АН СССР, 1988а. 23 с.
- Герман А. Б. Сеноманская флора бухты Угольной//Изв. АН СССР. Сер. геол. 1988б. № 11. С. 110—114.
- Головнева Л. Б. Основные флористические комплексы рарыткинской свиты//Континентальный мел СССР: Тез. докл. совещ. по проекту 245 «Корреляция неморского мела» МПГК. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 14—16.
- Гольберт А. В. Основы региональной палеоклиматологии. М.: Наука, 1987. 222 с.
- Девятишлова А. Д., Невретдинов Э. Б., Филиппова Г. Г. Стратиграфия верхнемеловых отложений бассейна среднего течения р. Анадырь//Геология и геофизика. 1980. № 12. С. 62—70.
- Захаров Ю. Д., Грабовская В. С., Калишевич Т. Г. Позднемеловая сукцессия морских сообществ на юге Сахалина и климатические особенности Северо-Западной Пацифики//Систематика и эволюция беспозвоночных дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1984. С. 41—90.
- Красилов В. А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 183 с.
- Красилов В. А. Меловой период: Эволюция земной коры и биосферы. М.: Наука, 1985. 240 с.
- Крашенинников В. А., Басов И. А. Стратиграфия мела Южного океана. М., 1985. 174 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 394).
- Пергамент М. А. Стратиграфия верхнемеловых отложений Северо-Западной Камчатки (Пенжинский район). М., 1961. 147 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 39).
- Пергамент М. А. Стратиграфия и иноцерамы верхнего мела Северного полушария. М., 1978. 214 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 322).
- Терехова Г. П., Филиппова Г. Г. О строении и возрасте поперечнинской свиты (хребет Пекульней, Северо-Восток СССР)//ДАН СССР. 1983. Т. 269, № 4. С. 911—914.
- Терехова Г. П., Филиппова Г. Г. Тьльпэгьргынайская свита и ее флористический комплекс (хр. Пекульней, Северо-Восток СССР)//Там же. 1984. Т. 278, № 6. С. 1443—1446.
- Харланд У. Б., Кокс А. В., Левеллин П. Г. и др. Шкала геологического времени. М.: Мир, 1985. 141 с.
- Щенетов С. В., Герман А. Б. Меловая флора правобережья р. Анадырь//Изв. АН СССР. Сер. геол. 1990. № 10. С. 16—24.
- Wolfe J. A., Upchurch G. R. (Jr.). North American nonmarine climates and vegetation during the Late Cretaceous//Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1987. Vol. 61, N 1/2. P. 33—77.

Н. М. Чумаков

ПРОБЛЕМЫ ПАЛЕОКЛИМАТА В ИССЛЕДОВАНИЯХ ПО ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

История биосферы содержит набор экологических сценариев, отличающихся от современного, исходные данные для качественного и некоторые граничные условия для количественного экологического моделирования. Тем самым история биосферы представляет возможности для создания, оценки и корректирования ряда экологических моделей, усиливая их прогностическую ценность. Поэтому история

биосферы является существенным элементом серьезных экологических исследований. Примером тому может служить современная палеоклиматология. На палеоклиматических данных по плейстоцену, мелу и верхнему палеозою проверяются и постепенно совершенствуются современные математические модели климата, определяется его чувствительность к изменению содержания CO_2 в атмосфере, к взаимному расположению континентов и океанов и другим факторам (Donn, Shaw, 1977; Barron, Washington, 1982, 1985; Barron, 1983; Вербицкий, Чаликов, 1986).

Значение палеоклиматологии не ограничивается, однако, служебной ролью в разработке частных по отношению к биосфере климатических моделей. Палеоклиматы — ключ для понимания многих биосферных механизмов. Действительно, являясь важнейшим среди экзогенных геологических факторов, климат влияет на все внешние оболочки Земли¹. Он контролирует температуру, циркуляцию и в определенной степени геохимию атмосферы и гидросферы, размеры криосферы, уровень Мирового океана, интенсивность кругооборота воды на Земле, процессы денудации и седиментации, гляциоизостатические движения в литосфере и астеносфере. Большое воздействие оказывает климат на биотические процессы, такие, как биогеографическая дифференциация, смена экосистем, миграции, вымирания, кризисы и, по-видимому, темпы эволюции органического мира в целом. Тем самым климат прямо или косвенно существенно влияет на состояние биосферы и является одним из ведущих элементов ее истории.

Устанавливать конкретные прямые и обратные связи между климатическими или биосферными событиями можно, естественно, лишь после детального изучения и сопоставления истории климата и главных подсистем биосферы. Поэтому на разных этапах биосферных исследований ведущую роль будут иметь разные разделы палеоклиматологии. На современном, начальном, этапе наибольшее значение имеет историческая палеоклиматология, которая в союзе с биостратиграфией и палеонтологией должна выявить, датировать, скоррелировать, определить пространственную и временную структуру палеоклиматических событий и сопоставить их с другими абиотическими и биотическими событиями. Это позволит на следующем этапе оценить достоверность гипотез, объясняющих связи

¹ Не углубляясь в разбор противоречивых и иногда несколько схоластических взглядов о том, является ли климат состоянием биосферы или его лучше видеть за климатологами считать состоянием самостоятельной климатической системы Земли, отметим, что методологически последняя точка зрения кажется более оправданной на данном этапе исследований. Во-первых, она позволяет выделять и рассматривать конкретные связи, прямые и обратные, между климатом и разнородными подсистемами биосферы. Суммируя эти взаимодействия, можно оценить связи климата и биосферы в целом. Во-вторых, определенная самостоятельность этих двух систем проявляется в несовпадении их границ и различном наборе подсистем, а следовательно, и в разной структуре обеих систем. Очевидно, наконец, что нельзя отождествлять климат с климатическим и тем более термодинамическим состоянием биосферы, так как первое понятие уже, а второе — намного шире современного понимания климата.

между абиотическими и биотическими событиями, обсудить механизмы биосферных процессов, выявить основные экологические сценарии прошлого и создать модели биосферы, альтернативные актуалистической. Ключи к исторической палеоклиматологии находятся у геологов, биостратиграфов и палеонтологов, которые составляют ядро коллектива, работающего над проблемой «Эволюция биосферы», поэтому основные предпосылки для успешного завершения ими первого этапа исследований имеются. На втором этапе потребуются совместные исследования со специалистами, которых в данном коллективе нет или недостаточно: климатологами, палеоокеанографами, геохимиками и геофизиками. Это следует учесть заранее и уже сейчас наладить контакты с соответствующими разделами «Экологической программы». Наиболее подходящей формой таких контактов могло бы быть взаимное приглашение на рабочие заседания заинтересованных лиц из соответствующих разделов программы.

После вступительных замечаний о значении, месте и направлении палеоклиматологических исследований в рамках экологической программы уместно рассмотреть некоторые достижения и проблемы современной палеоклиматологии, имеющие непосредственное отношение к изучению истории биосферы.

Иерархия климатических событий. До недавнего времени ход климатических изменений на протяжении геологической истории представлялся достаточно плавным, за исключением короткого периода оледенений в конце кайнозоя. Эти представления нашли отражение на многих опубликованных климатических кривых (например — Woldstedt, 1954; Savin, 1977; Ясоманов, 1985). Однако простота таких климатических кривых — явление кажущееся и объясняется главным образом их недостаточной детальностью. Справедливость этой мысли легко продемонстрировать на примере ледниковых отложений (Чумаков, 1978, 1987).

Ледниковые отложения группируются в нескольких крупных стратиграфических интервалах докембрия и фанерозоя, которые названы ледниковыми комплексами (гляциокомплексами). Каждый гляциокомплекс прослеживается на нескольких современных континентах и имеет, таким образом, субглобальное распространение. Наиболее полные ледниковые разрезы представляют обычно лишь фрагменты гляциокомплексов. Биостратиграфические и геохронометрические корреляции позволяют с большей достоверностью в фанерозое и меньшей — в докембрии сопоставить фрагменты гляциокомплексов, относящиеся к разным регионам и континентам, и получить представления об их объеме, последовательности, возрасте и внутреннем строении. В настоящее время можно выделить следующие четыре гляциокомплекса: 1) канадский, начало нижнего протерозоя, 2) африканский, верхний рифей — венд, 3) гондванский, верхний ордовик — пермь, 4) лавразийский, олигоцен — ныне. Если подтвердится среднерифейский возраст изучаемых сейчас ледниковых горизонтов Байкало-Патомского региона, то, по-видимому, еще один

гляциокомплекс будет установлен между канадским и африканским гляциокомплексами.

Многие разрезы гляциокомплексов обнаруживают ритмичность нескольких порядков, выражающуюся в чередовании ледниковых и межледниковых отложений. Обычно такие сложно построенные разрезы приурочены к периферии ледниковых областей, связаны с синседиментационно прогибающимися бассейнами или постепенно заполняющимися осадками некомпенсированными бассейнами. Можно привести много примеров таких разрезов, в частности гуронскую надсерию нижнего протерозоя Канады, в которой установлено три больших осадочных цикла в ранге серий, каждая из которых начинается с ледниковых свит. Верхняя из этих свит — свита Гауганда — содержит в нижней части два ледниковых подразделения, разделенных глинистой пачкой, рассматриваемой как межледниковая. Верхнее ледниковое подразделение содержит по меньшей мере три-четыре тиллитовых пачки, разделенных песчаниками и алевролитами (Young, Nesbitt, 1985). Сходная, а иногда и более сложная ритмичность обнаруживается в верхнерифейских ледниковых отложениях Стерт Южной Австралии (Hembrey et al., 1981), вендской ледниковой толще Белоруссии (Бессонова, Чумаков, 1969), позднеордовикских ледниковых отложениях западной Африки (Deunoux, 1983), пермокарбонатовом ледниковом комплексе восточной и западной Австралии (Браун и др., 1970; Condon, 1967; и др.) и Южной Африки (Visser, 1989), неогеновых ледниковых отложениях Аляски (Hambrey et al., 1981; Denton, Armstrong, 1969) и Аргентины (Mercer, Sutter, 1982). Общеизвестна ритмичность плейстоценовых ледниковых разрезов. Отмеченная ритмичность, за исключением самой мелкой, которая иногда может быть связана с изменениями в режиме ледниковой седиментации (Eyles et al., 1983), отражает осцилляции края ледниковых щитов и шельфовых ледников разной периодичности и амплитуды и, следовательно, определенную иерархию климатических событий. Это позволяет выделять в разрезе гляциокомплексов ледниковые и межледниковые климатостратиграфические подразделения нескольких рангов (Чумаков, 1972, 1978). Некоторые исследователи именуют подобные подразделения криомерами и термомерами соответственно (Зубаков, Борзенкова, 1983; Зубаков, 1986).

Реальные разрезы гляциокомплексов включают обычно несколько серий, надсерию или реже — одну серию. Благодаря отмеченной выше ритмичности они естественно, расчленяются на подразделения более мелкого, чем гляциокомплексы, ранга, названные ледниковыми горизонтами. Ледниковые горизонты (гляциогоризонты) объединяют коррелируемые между собой ледниковые свиты, подсвиты, пачки, реже — отдельные серии (Чумаков, 1971, 1978). Сводные разрезы гляциокомплексов включают обычно 3—5 или более гляциогоризонтов. Большинство гляциогоризонтов достаточно хорошо прослеживается в пределах крупных регионов, субконтинентов и континентов. Некоторые гляциогоризонты благодаря палеонтологическим находкам и изотопному датированию прослежены на ряде континентов

(верхнепалеозойские — сводку см.: Veevers, Powell, 1987; верхнеордовикский — см.: Чумаков, 1987; нижневендский лапландский — см.: Чумаков, 1971, 1985; и др.). Поэтому субглобальное распространение гляциогоризонтов больших сомнений не вызывает. Недостаточная точность геохронометрических и ограниченные возможности биостратиграфических методов в докембрии, малое количество и эндемизм ископаемой флоры и фауны в ледниковых разрезах фанерозоя затрудняют, однако, в других случаях точную корреляцию гляциогоризонтов и порождают разные варианты их сопоставления (ср.: Чумаков, 1978; Chumakov, 1981 и Hambrey, Harland, 1981, 1985).

Многие гляциогоризонты, в свою очередь, состоят из нескольких ледниковых и межледниковых подгоризонтов, которые, как правило, обнимают свиты, подсвиты или пачки. Климатические подгоризонты тоже имеют, очевидно, субглобальное распространение. Помимо данных по подгоризонтам нижнего венда и верхнего ордовика это заключение основывается на субглобальном развитии криомеров и термомеров более низкого ранга в четвертичных отложениях обоих полушарий Земли (см. ниже).

Очень широкое субглобальное распространение рассмотренных криомеров, приуроченность их типовых разрезов к бассейнам, расположенным на периферии ледниковых областей, где климатические колебания сказывались в первую очередь, а разрезы являются самыми полными, позволяет рассматривать гляциокомплексы, гляциогоризонты и подгоризонты как субглобальные климатостратиграфические реперы, близкие по смыслу к климатемам в понимании В. А. Зубакова (Зубаков, 1978; Зубаков, Борзенкова, 1983). Этим реперам отвечают глобальные климатические события («климатохроны»), за которыми в русской и английской литературе закрепились наименования соответственно гляциоэр, гляциопериодов и гляциоэпох (Чумаков, 1972, 1978; Harland, 1983; Hambrey and Harland, 1985; Visser, 1989). Безледниковые интервалы геологической истории, разделяющие гляциоэры, гляциопериоды и гляциоэпохи, удобно именовать соответственно термоэрами, термопериодами и термоэпохами.

Длительность климатических эр определяется биостратиграфически и геохронометрически в первые сотни миллионов лет, и только явно незавершенная текущая лавразийская гляциоэра имеет длительность первые десятки миллионов лет. Длительность климатических периодов и эпох может оцениваться только приблизительно, путем вычисления их средней продолжительности при наличии в фаунистически охарактеризованных фанерозойских разрезах последовательности из нескольких гляцио- и термогоризонтов и подгоризонтов. Для климатических периодов таким разрезом, по-видимому, может быть мощный (6,5 км) разрез долины р. Хантер в восточной Австралии, в котором достаточно полно зафиксированы климатические события верхней части гондвандской гляциоэры и который имеет сравнительно хорошее биостратиграфическое обос-

нование благодаря чередованию морских и континентальных отложений (Браун и др., 1970; Crowell, Frakes, 1971; Dickins, 1979; Hambrey et al., 1981). Базальные части ледникового разреза в долине Хантар, согласно взглядам одних авторов, относятся к намюру, а, согласно другой точке зрения, — к вестфалу. Венчают ледниковый разрез отложения, относящиеся к самым верхам кунгурского века или к казанскому веку. Таким образом, длительность формирования этого разреза, по последним геохронологическим шкалам (Harland et al., 1982; Odin, 1982), составляет от 40 до 66 млн лет. В разрезе различимы три ледниковых горизонта (тиллиты, айсберговые, флювио- и мариногляциальные отложения) и два межледниковых горизонта (морские и терригенные угленосные толщи), т. е. в общей сложности 5 климатических периодов. Их средняя продолжительность может быть оценена в 8—13 млн лет. Максимальная возможная продолжительность среднего из трех ледниковых периодов (стефано-сакмарского или ассельско-сакмарского по возрасту) составляет 20—30 млн лет, а минимальная — от 3 до 5 млн лет.

Возможность оценить длительность климатических эпох, по-видимому, дает мариногляциальная пермо-карбоновая свита Ляйенс юго-западной Австралии, достигающая мощности 2,5 км. Ее возраст на основании многочисленных находок морской фауны оценивается как сакмарский (Condon, 1967), ассельско-раннесакмарский (Dickins, 1979) или позднестефанский—раннесакмарский (Hambrey et al., 1981). Свита Ляйенс, являющаяся приблизительным аналогом среднего ледникового горизонта долины р. Хантар, содержит 4 или 5 ледниковых пачек, разделенных неледниковыми отложениями (Condon, 1967; Dickins, 1979). Таким образом, за 9—18 млн лет имело место 7—9 климатических событий, которые можно квалифицировать, по-видимому, как климатические эпохи. Средняя продолжительность их составляла от 1 до 2,5 млн лет. М. Кондон (Condon, 1967) различает в свите Ляйенс 20—25 еще более мелких ледниковых подразделений, чередующихся с отложениями, которые лишены следов ледниковой седиментации (Condon, 1967). Если все они действительно отражают климатические события, как полагает упомянутый автор, то средняя их продолжительность была между 180 тыс. и 460 тыс. лет. Только эти события, наименьшие из различимых в древних ледниковых разрезах, можно, видимо, в какой-то мере сравнивать по масштабам с такими группами оледенений, выделяемых в плейстоцене, как заале, эбурон или подразделениями типа «суперкриохрон» (Зубаков, 1986).

Сходные оценки длительности климатических эпох получаются для раннего палеозоя Западной Африки и позднего палеозоя Южной Африки. По своему геологическому выражению, стратиграфическому объему и длительности верхнеордовикские—нижнесилурийские ледниковые отложения Сахары представляют типичный гляциогоризонт. Время его формирования охватывало в основном ашгильский век и, может быть, небольшие части карадока и лландовери, т. е. приблизительно от 7 до 15 млн лет (Harland et al., 1982; Odin,

1982). В этом глациогоризонте отмечается три-четыре ледниковых и два-три межледниковых периода (Hambrey et al., 1981), которые можно квалифицировать как климатические эпохи. Исходя из этого, их средняя длительность составляет от 1 до 3 млн лет. В Южной Африке верхнепалеозойская ледниковая серия Двайка, рассматриваемая нами как ледниковый горизонт, состоит в верхней части из ряда ледниковых и межледниковых подгоризонтов. Длительность соответствующих им климатических эпизодов оценивается от 1 до 5 млн лет при средней продолжительности 3 млн лет (Visser, 1989).

Климатические колебания меньшего ранга, чем рассмотренные, известны по данным четвертичной геологии. Они тоже образуют соподчиненные ряды разноименных климатических событий. В русской литературе по стратиграфии ледниковых областей более крупные события обычно именуется ледниковьями (оледенениями, гляциалами) и межледниковьями (интергляциалами), а подчиненные — стадиями (стадиалами) и межстадиалами (интерстадиалами). Продолжительность первых оценивается от нескольких десятков до первых сотен тысяч лет (Berggren, Van Couvering, 1974; Стратиграфия СССР. Четвертичная система...). Однако недостаточно полные и трудно коррелируемые между собой континентальные ледниковые разрезы, на которых базировались данные оценки, дают лишь приблизительное представление о временной структуре плейстоценовых климатических событий. Изотопно-кислородные кривые глубоководных разрезов, отражающие изменения суммарных объемов ледников на Земле и позволяющие получать более полную, детальную и лучше датированную последовательность, указывают, что самые значительные климатические события плейстоцена имели продолжительность от 40 до 70 тыс. лет (Imbrie et al., 1984). Они осложнялись событиями значительно меньшей амплитуды, продолжавшимися 10—20 тыс. лет. Длительность стадиалов и интерстадиалов типа нижнего, среднего, верхнего дриаса и аллерёда по изотопным кривым и содержанию примесей во льдах Гренландии и Антарктиды оценивается от нескольких сотен до первых тысяч лет (Turekian, 1971; Broecker, Denton, 1989).

Субглобальные масштабы плейстоценовых ледниковых и межледниковых, давно предполагавшиеся геологами, были в последние десятилетия подтверждены изотопными, геохронологическими и геохимическими данными по нескольким наземным и морским верхнеплейстоценовым разрезам северного и южного полушарий (Broecker, Denton, 1989).

Эти же данные довольно определенно указывают на субглобальный характер ряда стадиалов и интерстадиалов.

Историческая климатология и современные колебания ледников свидетельствуют о большом спектре мелких ледниковых событий от сезонных до вековых (Тронов, 1966). Некоторые из вековых наступлений ледников, например во время «малого ледникового периода», явно имели субглобальный характер (Broecker, Denton, 1989).

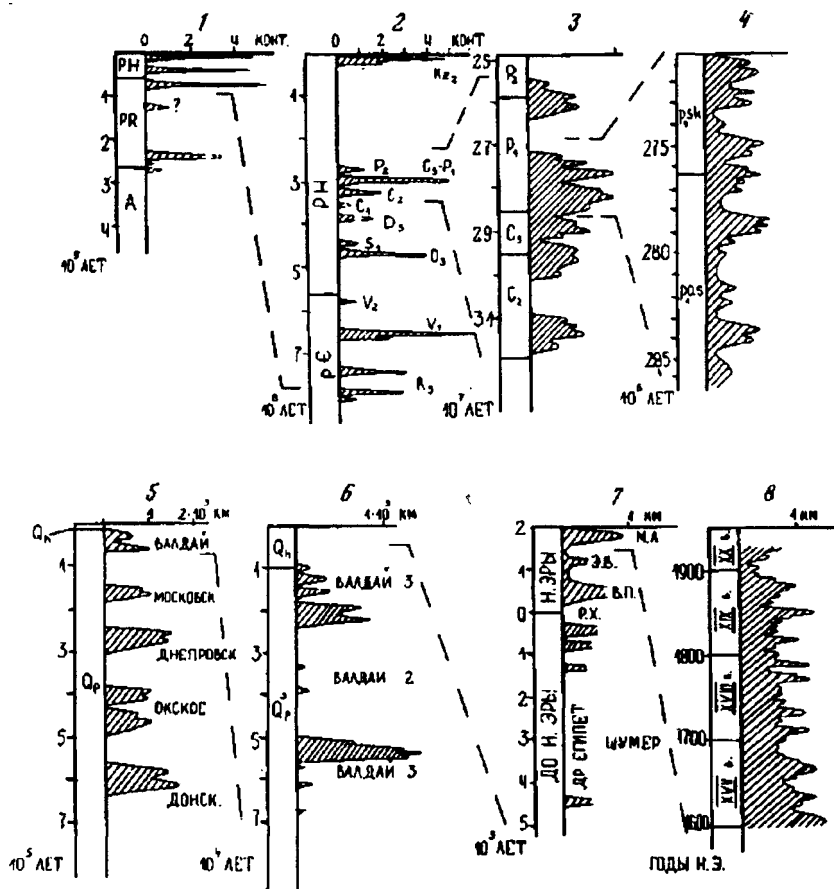


Рис. 1. Иерархия и периодичность климатических колебаний, устанавливаемая по ледниковым отложениям (вертикальная ось — время; горизонтальная ось — число континентов, на которых известны ледниковые отложения или, где возможно, дальность продвижения края ледников от условной линии)

1 — гляцио- и термозоны; «архидлинные» колебания — первые миллиарды лет, 2 — гляцио- и термозоны; сверхдлинные колебания — первые сотни миллионов лет, 3 — гляцио- и термопериоды; длинноволновые колебания — десятки миллионов лет (пермокарбон В. Австралии, Тасманский складчатый пояс, Браун и др., 1970 и др.), 4 — гляцио-термозоны, средневолновые колебания — первые миллионы лет (нижняя пермь, З. Австралия, бассейн Карнарвон, Condon, 1967 и др.), 5 — гляциалы и интергляциалы, коротковолновые колебания; периодичность — десятки и первые сотни тысяч лет (плейстоцен Восточно-Европейской равнины, Стратиграфия СССР..., 1982), 6 — стадии и интерстадии; ультракороткие колебания; периодичность — сотни и тысячи лет (верхний плейстоцен Восточно-Европейской равнины, Заррина и др., 1989), 7 — многовековые колебания современных ледников, периодичность — сотни лет (голоцен, Тироль, Мауг, 1964, М. Л. — малый ледниковый период; Э. В. — эпоха викингов; В. П. — великое переселение народов; Р. Х. — рождество Христово), 8 — внутривековые колебания современных ледников, периодичность — первые десятки лет (XVII—XX вв., Альпы, Шнитников, 1961).

Таким образом, ледниковые разрезы позволяют обнаружить иерархию климатических колебаний разной периодичности¹. Их периоды, судя по приведенным выше оценкам, отличаются друг от друга приблизительно на один порядок (рис. 1). Так, суммарная длительность смежных гляцио- и термоэр фанерозоя и верхнего протерозоя колеблется от 300 до 400 млн, а гляцио- и термопериодов — заключена между 10 и 40 млн лет и составляет в среднем 15—25 млн лет. Средняя периодичность одноименных климатических эпох может быть оценена от 2 до 6 млн лет, а подчиненных им более мелких колебаний, по-видимому, в 0,4—0,9 млн лет. Периоды наиболее крупных по амплитуде средне-позднеплейстоценовых оледенений и межледниковий, определенные по изотопным кривым глубоководных отложений, составляют 100, 41, 23 и 19 тыс. лет. Они чрезвычайно близки к периодам колебаний величины летней солнечной инсоляции, на 65° с. ш., которые обусловлены вариациями в астрономических параметрах движения Земли (Imbrie et al., 1984). Это сходство целого ряда колебаний хорошо подтверждает теорию М. Миланковича, хотя механизм воздействия сравнительно небольших сезонных колебаний инсоляции в высоких широтах одного из полушарий на климат всей Земли не вполне ясен и еще обсуждается (Broecker, Denton, 1989).

В ритмичных ледниковых разрезах, связанных преимущественно со средними и высокими широтами, климатические колебания устанавливаются в значительной мере по смене контрастных генетических типов пород и сравнительно легко. Труднее выявить подобные колебания в синхронных отложениях более низких широт, где такого контрастного чередования не образуется, а амплитуды климатических колебаний уменьшаются. Некоторые полагают, что в экваториальной зоне соответствующие климатические колебания могут иметь противоположное направление. Сходные трудности возникают при изучении климатических колебаний в течение термоэр, термопериодов, термоэпох и т. д. Данные о таких колебаниях обычно недостаточно конкретны, обрывочны или отсутствуют. Видимо, поэтому иногда предполагается, что климатические колебания в теплые интервалы («термохроны») почти затухали (Woldstedt, 1954) или имели малую амплитуду и большие периоды (Величко, 1987). Эти предположения, особенно последнее, несомненно, заслуживают тщательного изучения. В то же время следует заметить, что с первым предположением плохо согласуются палеонтологические и палеотемпературные данные о существенных глобальных климатических изменениях в мезозое и раннем кайнозое, которые на отдельных интервалах имеют период менее 10—15 млн лет (Frakes, 1979; Вахромеев, 1988; Крашенинников и др., 1990), а также спорадическое появление ледовых пачек в мезозое и палеогене Арктики, на Северо-Востоке России и в Австралии (Hambrey et al., 1981; Frakes, Francis, 1987). С обоими предположениями не согласуется клима-

¹ Термины периодичность и период используются здесь в широком смысле слова, как суммарная длительность двух смежных разноименных событий одного ранга.

тическая периодичность в 400, 100, 40 и 20 тыс. лет, обнаруженная в ритмичных карбонатно-терригенных доплейстоценовых разрезах Средиземноморья, Северной Атлантики, США и других районов (Найдин, 1989; Fischer, Herbert, 1988; Algeo, Wilkinson, 1988; и др.). Хотя амплитуды соответствующих климатических колебаний, возможно, были невелики, очевидно, что в мезозое и кайнозое были климатические колебания с периодичностью, аналогичной плейстоценовой и что они нашли отражение в литологических ритмах и в низких и в средних широтах. Это указывает не только на постоянство астрономических вариаций, но и на сходство механизма их воздействия на климатическую систему Земли. Более вероятным представляется поэтому предположение, что теплые пояса и теплые интервалы геологической истории отличались от холодных только меньшей амплитудой климатических колебаний. Выявить масштабы и периодичность климатических колебаний в низких широтах во время ледниковых событий и на разных широтах во время термохрон — важная задача будущих палеоклиматических исследований. Другая не менее существенная, но более трудная палеоклиматическая проблема — конфигурация климатических колебаний. Знание их характера особенно важно на втором этапе исследований, при выяснении связей между различными событиями, так как правильно понятая геометрия колебаний облегчит корреляцию событий между собой и может подсказать их причины.

Выше рассмотрены исключительно температурные климатические колебания. Совершенно очевидно, что многие процессы в биосфере зависели и от влажности климата. Это фактор является, однако, производным от температуры биосферы и, как показывает численное моделирование, среднее количество осадков на земле тем выше, чем выше средняя температура ее поверхности (Ваггон et al., 1989). Главная закономерность распределения осадков на нашей планете при этом сохраняется: максимальное их количество всегда выпадает в приэкваториальном поясе. Два меньших максимума приурочены к средним широтам обоих полушарий. В зависимости от положения континентов, горных сооружений и средней температуры поверхности Земли изменяются главным образом величины, ширина и соотношения этих максимумов, а также разделяющих их минимумов. Поэтому в отличие от температурных колебаний, которые являются субглобальными и могут быть обнаружены во многих разрезах, изменения влажности локальны и должны оцениваться по знаку и величине в каждом регионе.

Заканчивая характеристику климатических изменений на Земле, можно заключить, во-первых, что биосфера на протяжении протерозоя и фанерозоя всегда испытывала дестабилизирующее воздействие климатических колебаний. Это воздействие было постоянным, но не было одинаковым во времени в разных широтных поясах и секторах. Во-вторых, из-за сложной временной структуры климатических событий для их стратиграфической и причинной корреляции с другими событиями, происходящими в биосфере, необходимо

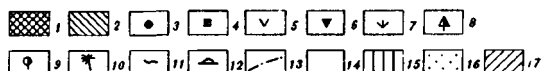


Рис. 2. Климатическая зональность нижней перми (Чумаков, 1984, с дополнениями). Литологические индикаторы климата:

1 — континентальные ледниковые отложения, 2 — марногляциальные и континентальные ледниковые отложения, 3 — ледовые отложения, 4 — ископаемые угли, 5 — галогенные отложения, 6 — бокситы и латериты. Наземная растительность: 7 — тундровая, 8 — холодно-умеренных зон, 9 — умеренно-теплолюбивая, 10 — теплолюбивая (тропическая и субтропическая). Зоологические индикаторы: 11 — теплолюбивые тетраподы, 12 — органогенные рифы. Климатические пояса: 13 — предполагаемые максимальные границы зоны оледенений, 14 — пояса умеренного климата, 15 — теплые внетропические пояса, 16 — аридные пояса, 17 — экваториальные гумидные и субэкваториальные пояса

знать не только возраст, но также знак, амплитуду, ареалы и периодичность климатических изменений.

Два типа климатической зональности. Несмотря на широкое распространение представлений о постоянстве полярных шапок на Земле, неоднократно высказывались предположения о чередовании на нашей планете в прошлом ледникового и безледникового типов климата (Schwarzback, 1950; Предтеченский, 1950; Марков и др., 1970; Чумаков, 1978). Решение этой дилеммы шло двумя путями: палеоклиматических реконструкций и климатического моделирования. В основу большинства опубликованных в последнее время



Рис. 3. Климатическая зональность эоцена (Чумаков, 1984, с. с дополнениями). Условные обозначения см. рис. 2

фанерозойских палеоклиматических реконструкций положено распространение палеоклиматических индикаторов и мобилистские палеогеографические реконструкции (Ziegler et al., 1979; Логвиненко, 1982; Ушаков, Ясоманов, 1984; Чумаков, 1984). Такие реконструкции в главном согласуются с основными климатическими закономерностями Земли и с математическими моделями климата (Baggon, 1983; Baggon et al., 1989; Вербицкий, Чаликов, 1986 и др.), что подтверждает достоверность тех и других. На рис. 2 и 3 приведены два типичных примера палеоклиматических реконструкций.

Сравнение серии подобных реконструкций, составленных для ряда гляцио- и термопериодов фанерозоя, позволяет установить общие черты климатической зональности в этом интервале геологической истории и пределы ее изменчивости. Обнаружилось, что и в ледниковые, и в безледниковые периоды в низких широтах земного шара (от 0° до $\pm 30-40^\circ$), начиная со среднего палеозоя устойчиво сохранились, несколько варьируя в своей ширине, северный и южный пояса эвапоритов, рифов и теплолюбивой флоры, отвечающие аридным зонам. Между последними в большинстве временных интервалов удастся проследить пояс латеритов, бокситов,

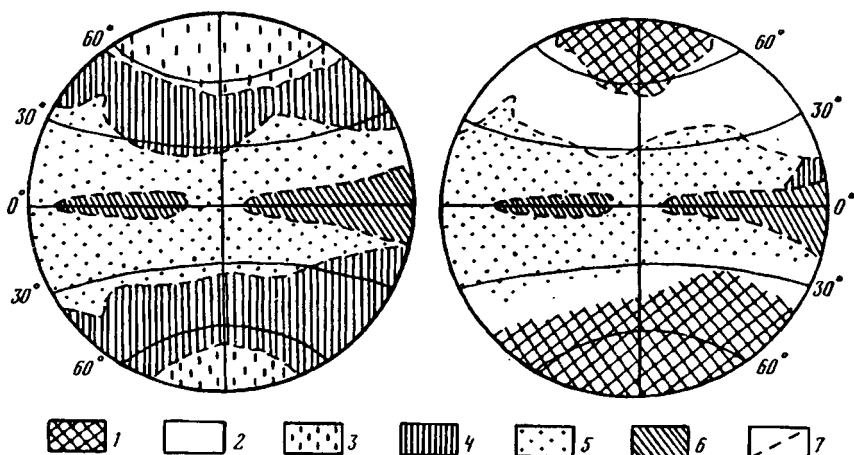


Рис. 4. Два крайних типа климатической зональности на Земле в фанерозое:

a — термальная зональность, *б* — гляциальная зональность. Условные обозначения: 1 — холодный климат, 2 — умеренно-холодный, 3 — умеренно-теплый, 4 — теплый внетропический, 5 — аридный, 6 — экваториальный, 7 — границы между поясами

теплолюбивой флоры и каменных углей, трассирующий экваториальную гумидную зону.

Во время гляциопериодов в средних широтах располагались пояса индикаторов умеренно-холодного климата (каменные угли, умеренно-холодная флора) или пояса, в которых переслаивались отложения, содержащие каменные угли, умеренно-холодную или тундровую флору и различные ледниковые отложения (рис. 2). Это свидетельствует о чередовании здесь эпизодов умеренного и холодного климатов. В высоких широтах в течение ледниковых периодов на континентах и вокруг них формировались ледниковые, марино-гляциальные, ледово-морские и перигляциальные отложения.

Во время термопериодов и эр в средних, иногда части высоких широт были распространены индикаторы гумидного теплого климата (латериты, бокситы, рифогенные постройки, каменные угли, теплолюбивая флора и фауна). В высоких широтах в это время преобладают индикаторы умеренно-теплого климата (каменные угли и соответствующая флора). На отдельных уровнях встречаются отложения сезонных морских льдов, свидетельствующие о эпизодических сезонных похолоданиях (рис. 3; Чумаков, 1984; Frakes, Francis, 1987), но следов постоянных полярных шапок не обнаружено.

В нижнем палеозое количество надежных индикаторов климата меньше, чем в вышележащих отложениях, так как отсутствуют каменные угли и почти неизвестны латериты с бокситами. Отсутствовали в то время также наземная флора и фауна, играющие столь важную роль при расшифровке палеоклиматов в более молодые периоды. Вследствие этого в раннем палеозое очень трудно выявить гумидные зоны. Малое количество палеоклиматических индикаторов

в нижнепалеозойских отложениях вынуждает дополнительно использовать в качестве признака теплого климата мощные толщи доломитов и, кроме того, составлять реконструкции для более крупных стратиграфических отрезков, чтобы достичь плотности индикаторов, минимально необходимой для трассирования климатических зон. На суммарной палеоклиматической схеме для ордовика и нижнего силура удалось все же выделить две климатические области (Чумаков, 1984). В низких и части средних широт (от 0° до $\pm 40-45^\circ$) располагался пояс эвапоритов, доломитов и рифогенных пород, объединяющий две аридных и, возможно, неидентифицированную экваториальную гумидную зону. Остальную часть средних и высоких широт Южного полушария занимала область, в которой вышеупомянутые породы не встречаются, а среди главным образом терригенных толщ спорадически (в верхнем ордовике, нижнем силуре) появляются ледниковые породы. Какой климат был в это время в высоких и прилегающей части средних широт Северного полушария неизвестно, поскольку в ордовике и нижнем силуре там неизвестны массивы суши.

Таким образом, в фанерозое на Земле чередовались два типа климатической зональности: гляциальный и термальный (рис. 4). Оба этих типа представляли, по-видимому, крайние разновидности климатов на Земле в фанерозое. Переходные между ними интервалы могли быть иногда довольно короткими (Veivers, Powell, 1987), но вряд ли климатические изменения были очень резкими и строго однонаправленными. Скорее всего существовали какие-то промежуточные климаты и климатические осцилляции меньшего ранга. Выяснение характера перехода от гляциальной к термальной климатической зональности и снова к гляциальной — еще одна проблема исторической палеоклиматологии, важная для понимания эволюции биосферы.

Чередование ледникового и безледникового климата на Земле ставит при изучении эволюции биосферы большие методологические проблемы. Во-первых, оно, по-видимому, позволяет различать холодную и теплую биосферы. Во-вторых, сейчас единственной моделью при изучении прошлого биосферы невольно служит ее современное холодное состояние. Длительность такого состояния биосферы за последний 1 млрд лет не превышает 180 млн лет, т. е. составляет 18% или менее (Чумаков, 1986). Следовательно, актуалистическая модель биосферы отражает не самое типичное ее состояние. Поэтому представляется важным детальное и одновременно глобальное изучение теплой биосферы и создание по возможности полной ее модели, которая станет моделью альтернативной актуалистической. Использование двух таких моделей предпочтительнее, чем использование одной по трем причинам. Во-первых, модель теплой биосферы будет отражать ее более типичное состояние. Во-вторых, намечая пределы климатических состояний, две модели биосферы станут способствовать лучшему пониманию промежуточных состояний. В-третьих, две модели биосферы, приглашая делать

выбор, будут нейтрализовать стихийное стремление опереться на единственную актуалистическую модель и приведет к более осознанному рассмотрению проблемы.

Развитие биосферы, конечно, является направленным и необратимым. В то же время многократная смена теплой биосферы холодной и снова теплой говорит о существовании общих климатических признаков биосферы в разных интервалах геологической истории. Наличие этих повторяющихся общих черт и позволяет типизировать состояние биосферы по этому признаку.

Наиболее подходящим объектом для построения модели теплой биосферы является средний—ранний эоцен, который характеризовался, очевидно, самым теплым и равномерным климатом в фанерозое. К тому же он не слишком удален от современности и достаточно хорошо изучен. Другим возможным претендентом на эталон теплой биосферы может быть середина мела, стратиграфия, литология, климат и события которого интенсивно изучались в последнее десятилетие Программой глобального осадконакопления (GSGP), шестью проектами Международной программы Геологической корреляции (IGCP) и другими исследовательскими группами. Этот интервал фанерозоя был, по-видимому, несколько менее теплым, чем средний—ранний эоцен, так как в северных, и южных высоких палеоширотах в нем встречаются отдельные пласты и пачки ледовых отложений (Чумаков, 1984; Frakes, Frances, 1987).

Альтернативы актуалистической модели биосферы, очевидно, не исчерпываются теплой биосферой. Аналогичные соображения могут быть приведены в пользу разработки моделей биосферы для эпох с повышенной тектонической активностью («активная биосфера») и с пониженной тектонической активностью («спокойная биосфера») и некоторых других. Представляется, однако, что первоочередными сверхзадачами для проблемы эволюции биосферы является разработка ее моделей для эпох с палеоклиматическими и палеотектоническими условиями контрастными современным. Можно предположить, что вместе с актуалистической этих моделей должно быть максимум четыре, характеризующих два типа климата и два типа тектонической активности. Не исключено, однако, что некоторые из этих состояний вызваны одной причиной или причинно связаны между собой и поэтому совпадают во времени. В этом случае число реальных сочетаний окажется меньшим.

ЛИТЕРАТУРА

- Бессонова Е. Я., Чумаков Н. М. Верхнедокембрийские ледниковые отложения западных районов СССР // Литология и полезные ископаемые, 1969. № 2. С. 73—89.
- Браун Д., Кэмпбелл К., Крук К. Геологическое развитие Австралии и Новой Зеландии. М.: Мир, 1970, 348 с.
- Вахромеев В. А. Юрские и меловые флоры и климаты Земли: М.: Наука, 1988. 214 с.
- Величко А. А. Структура термических изменений палеоклиматов мезокайнозоя по материалам изучения восточной Европы // Климаты Земли в геологическом прошлом. М.: Наука, 1987. С. 5—43.

- Вербицкий М. Я., Чаликов Д. В. Моделирование системы ледники—океан—атмосфера. Л.: Гидрометеоздат, 1986. 133 с.
- Заррина Е. П., Краснов И. И., Малаховский Д. Б., Спиридонова Е. А. Климатические ритмы позднего плейстоцена (северо-запад и центр Европейской части СССР)//Палеоклиматы и оледенения в плейстоцене. М.: Наука, 1989. С. 47—58.
- Зубаков В. А. Глобальные климатические события плейстоцена. Л.: Гидрометеоздат, 1986. 288 с.
- Зубаков В. А., Борзенкова И. И. Палеоклиматы позднего кайнозоя. Л.: Гидрометеоздат, 1983. 216 с.
- Крашенинников В. А., Лебедев Е. Л., Басов И. А. О глобальных изменениях климата в альбское-позднемоловое время//Изв. АН СССР. Сер. геол. 1990. № 5. С. 3—13.
- Логвиненко Н. Д. Литогенез и тектоника плит//Там же. 1982. № 10. С. 98—105.
- Марков К. К., Добродеев О. П., Симонов Ю. Г., Суетова И. А. Введение в физическую географию. М.: Изд-во МГУ, 1970. 239 с.
- Найдин Д. П. Астрономические вариации, флуктуации климата и ритмичность карбонатных толщ: Актуалистические предпосылки: Параметры земной орбиты и климат//Изв. вузов. Геология и разведка. 1989. № 10. С. 35—47.
- Предтеченский П. П. Динамика климата в связи с изменениями солнечной деятельности//Тр. Гос. геофиз. обсерватории им. А. И. Воейкова. 1950. Вып. 19 (81). С. 193—208.
- Стратиграфия СССР. Четвертичная система. М.: Недра, 1982. Т. 1. 443 с.
- Тронов М. В. Ледники и климат. Л.: Гидрометеоздат, 1966. 407 с.
- Ушаков С. А., Ясманов Н. А. Глобальные реконструкции климата и течений Мирового океана в фанерозое//XXVII Междунар. геол. конгр.: Докл. сов. геологов. М.: Наука, 1984. Т. 3: Палеоокеанология. С. 46—61.
- Чумаков Н. М. Вендское оледенение Европы и Северной Атлантики: (Верхний докембрий)//ДАН СССР. 1971. Т. 198, № 2. С. 419—422.
- Чумаков Н. М. Международный симпозиум по докембрийским ледниковым отложениям//Вестн. АН СССР. 1972. № 4. С. 101—102.
- Чумаков Н. М. Докембрийские тиллиты и тиллоиды. М.: Наука, 1978. 202 с.
- Чумаков Н. М. Главные ледниковые события прошлого и их геологическое значение//Изв. АН СССР. Сер. геол. 1984. № 7. С. 35—53.
- Чумаков Н. М. Лапландский ледниковый горизонт и его аналоги//Вендская система: Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. М.: Наука, 1985. Т. 2: Стратиграфия и геологические процессы. С. 167—198.
- Чумаков Н. М. Какой климат типичен для Земли?//Природа. 1936. № 10. С. 34—35.
- Шнитников А. В. Современная фаза внутривековой изменчивости горного оледенения Северного полушария//Изв. ВГО. 1961. Т. 93, вып. 1.
- Ясманов Н. А. Древние климаты Земли. Л.: Гидрометеоздат, 1985. 295 с.
- Algeo Th. J., Wilkinson B. H. Periodicity of mesoscale Phanerozoic sedimentary cycles and the role of Milankovitch orbital modulation//J. Geol. 1988. Vol. 96, N 3. P. 313—322.
- Barron E. J. A warm, equable Cretaceous: The nature of the problem//Earth-Sci. Rev. 1983. Vol. 19. P. 305—338.
- Barron E. J., Hay W. W., Thompson S. The hydrologic cycle: A major variable during Earth history//Global and Planet. Change. 1989. Vol. 1, N 3. P. 157—174.
- Barron E. J., Washington W. M. Cretaceous climate: A comparison of atmospheric simulations with the geologic record//Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1982. Vol. 40. P. 103—133.
- Berggen W. A., Van Couveren J. A. The Late Neogene. Amsterdam: Elsevier, 1974. 216 p.
- Broecker W. S., Denton G. H. The role of ocean-atmosphere reorganizations in glacial cycles//Geochim. et cosmochim. acta. 1989. Vol. 5, N 10. P. 2465—2501.
- Chumakov N. M. Upper Proterozoic glaciogenic rocks and their stratigraphic significance//Precambrian Res. 1981. Vol. 15, N 3/4. P. 373—398.
- Condon M. A. The geology of the Carnarvon basin, W. Australia: Stratigraphy. Pt 2. Permian//Bur. Miner. Resour. Geol. Austral. Bull. 1967. Vol. 77. P. 191.
- Crowell J. C., Frakes A. L. Late Palaeozoic glaciation of Australia//J. Geol. Soc. Austral. 1971. Vol. 17, N 2. P. 115—156.
- Denton G. H., Armstrong R. L. Miocene-Pliocene glaciation in Southern Alaska//Amer. J. Sci. 1969. Vol. 267. P. 1121—1142.

- Dickins J. M.* Late Palaeozoic climate with special reference to the invertebrate faunas//Proc. IX Intern. Congr. Carbonif. Stratigr. and Geol. Madrid, 1979.
- Donn W. L., Shaw D. M.* Model of climate evolution based on continental drift and polar wandering//Bull. Geol. Soc. Amer. 1977. Vol. 88. P. 390—396.
- Eyles N., Eyles K. H., Miall A. D.* Lithofacies types and vertical profile models: An alternative approach to the description and environmental interpretation of glacial diamict and diamictite sequences//Sedimentology. 1983. Vol. 30. P. 393—410.
- Fisher A. G., Herbert T.* Stratification rhythms: Italo-American studies in the Umbrian facies//Mem. Soc. Geol. Ital. 1988. Vol. 31. P. 45—51.
- Frakes L. A.* Climates throughout geologic time. N. Y.; Amsterdam; Elsevier, 1979. 312 p.
- Frakes L. A., Francis J. E.* A guide to Phanerozoic cold polar climates from high-latitude ice-reflting in the Cretaceous//Nature. 1988. Vol. 333, N 6173. P. 547—549.
- Hambrey M. J., Harland W. B.* The Late Proterozoic glacialera//Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1985. Vol. 51, N 1/4. P. 255—272.
- Hambrey M. J., Harland W. B., Chumakov N. M.* et al. Earth's pre-Pleistocene glacial record. Cambridge: Univ. press, 1981. 1004 p.
- Harland W. B.* The Proterozoic glacial record//Geol. Soc. Amer. Mem. 1983. Vol. 161. P. 279—288.
- Harland W. B., Cox A. V., Llewellyn P. G.* et al. A geologic time scale. Cambridge: Univ. press, 1982. 131 p.
- Imbrie J., Hays J. D., Martinson D. G.* et al. The orbital theory of Pleistocene climate: Support from a revised chronology of the marine ¹⁸O record//Milankovitch and climate. Dordrecht: Reidel, 1984. P. 269—305.
- Mayr F.* Untersuchungen über Ausmass und Folgen der Klima und Gletscherschwankungen seit dem Beginn der Postglazialen Wärmezeit: Ausgewählte Beispiele aus den Stubai Alpen in Tirol//Ztschr. Geomorphol. N. F. 1964. Bd. 8. S. 257—285.
- Mercer J. H., Sutter J. F.* Late Miocene-Earliest Pliocene glaciation in Southern Argentina: Implications for global icesheet history//Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1982. Vol. 38. P. 185—206.
- Odin G. S.* The Phanerozoic time scale revisited//Episodes. 1982. N-3. P. 3—9.
- Savin S. M.* The history of the Earth's surface temperature during the past 100 million years//Annu. Rev. Earth and Planet. Sci. 1977. Vol. 5. P. 319—355.
- Schwarzbach M.* Das Klima der Vorzeit//Eine Einführung in die Paläoklimatologie. Stuttgart: Enke, 1950. S. 295.
- Turekian K.* Late Cenozoic glacial ages. New Haven (Conn.): Yale Univ. press, 1971. 420 p.
- Veevers J. J., Powell C. McA.* Late Paleozoic glacial episodes in Gondwanaland reflected in transgressive-regressive depositional sequences in Euramerica//Bull. Geol. Soc. Amer. 1987. Vol. 98, N 4. P. 475—487.
- Visser J. N. J.* Episodic Palaeozoic glaciation in the Cape Karoo basin, South Africa//Glacier fluctuations and climatic change. Dordrecht: Kluwer, 1989. P. 1—12.
- Woldstedt P.* Das Eiszeitalter. Bd. 1. Stuttgart: Enks, 1954. 374. S.
- Young G. M., Nesbitt H. W.* The Cowganda formation in the southern part of the Huronian outcrop belt, Ontario, Canada: Stratigraphy, depositional environments and regional tectonic significance//Precambrian Res. 1985. Vol. 29. P. 265—301.
- Ziegler A. M., Scotese C. R., McKerrow W. S.* et al. Palaeozoic paleogeography//Annu. Rev. Earth and Planet. Sci. 1979. Vol. 7. P. 473—502.

К ПРОБЛЕМЕ ЭВОЛЮЦИИ ОСАДОЧНОГО ПРОЦЕССА В ИСТОРИИ ЗЕМЛИ

Техническая революция 60-х годов заставила существенно расширить сферу интересов геологов и привлекла их особое внимание к проблеме докембрия. На базе бурения сверхглубоких скважин (Кольская, Саатлинская и др.) и изучения разнообразных полезных ископаемых, связанных с древнейшими толщами Земли, составилось довольно отчетливое впечатление о докембрийском осадочном процессе.

При этом обозначились два несколько различных подхода к решению этой проблемы. Одна группа ученых во главе с академиком А. В. Сидоренко утверждала принципиальное сходство фанерозойского и докембрийского осадочных процессов и тем самым безоговорочно распространяла принцип актуализма на древнейшие геологические явления. Другие исследователи (акад. А. П. Виноградов, акад. Н. М. Страхов, акад. А. Л. Яншин, акад. А. Б. Ронов, П. П. Тимофеев, В. Н. Холодов, М. А. Жарков, Ю. П. Казанский и др.) подчеркивали эволюционность осадочных процессов и отмечали значительные изменения геолого-геохимических обстановок в докембрийском прошлом нашей планеты. С этой точки зрения принцип актуализма оказывался применим к истолкованию осадочного процесса докембрия только со значительными поправками.

Благодаря многочисленным работам трех последних десятилетий стало очевидным, что докембрийский осадочный процесс отличается от фанерозойского целым рядом характерных особенностей. Среди них самое большое значение имеют глобальность осадочных явлений, ослабление темпа осадочного породообразования во времени, кардинальные изменения в объеме и составе гидросферы, эволюция состава атмосферы и питающих провинций, отсутствие растительности на докембрийских континентах, неполнота геологической летописи в докембрийских толщах. Анализу характерных черт докембрийской истории Земли будет посвящен первый раздел этой работы.

СПЕЦИФИКА ДОКЕМБРИЙСКОГО ОСАДОЧНОГО ПРОЦЕССА

Как впервые было показано в работах А. И. Тугаринова и Г. В. Войткевича (1970), важнейшие тектоно-магматические события в докембрии носили, как правило, планетарный характер.

Принято считать, что вслед за полихронно-гетерогенной аккрецией протопланетного облака, послужившего исходным материалом для создания Земли (Рудник, Саботович, 1973, 1984; Барсуков, 1985), наша планета пережила первое важнейшее геологическое событие — эпоху Великого метаморфизма, охватившего период от 4,5 до 3,5 млрд лет. В это время под действием радиоактивного тепла и энергии интенсивной метеоритной бомбардировки осуществ-

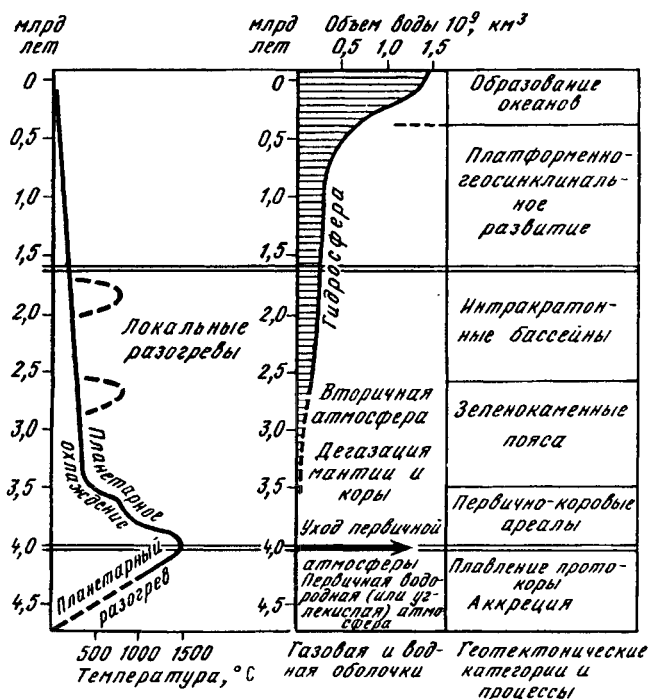


Рис. 1. Эволюция коры и газовой оболочки Земли (Казаков, 1990)

влялось региональное расплавление реголитовой протокоры и потеря первичной атмосферы, в составе которой преобладали CO , CO_2 и водород (Резанов, 1990; Казаков, 1990). Максимального эффекта, сформировавшего метаморфическую зональность гранулит-эндербитовых и тоналит-трондьемитовых пород архея, эпоха Великого метаморфизма достигла на рубеже 4 млрд лет (рис. 1). По-видимому, до этого времени планета в целом переживала «лунную стадию»; покрытая реголитом и изъязвленная следами метеоритных бомбардировок, представленная веществом, в котором преобладали типичные мантийные компоненты, она по целому ряду своих особенностей напоминала современную спутницу Земли.

В дальнейшем эпохи развития интенсивной складчатости и частичного плавления коры, создавшие ядра современных континентов, проявились очень широко и по существу охватывали всю поверхность планеты.

Действительно, позднеархейская тектоно-магматическая эпоха отвечает интервалу времени от 2,8 до 2,6 млрд лет; она воплотилась в образовании складчатости, внедрении гранитоидов и габбро-анартозитов в различных районах Канады, Африки, Австралии, Фенно-Скандинавии и Сибири.

Сходная с ней свекофенская эпоха (2,0—1,8 млрд лет) завершила образование ядер древних платформ; она реализовалась на огромных



площадях Русской и Сибирской платформ, Африки, Австралии, Северной Америки и Европы.

Два последующих этапа рифейской тектоно-магматической активности — эльсонский, соответствующий 1,5—1,3 млрд лет, и гренадский, охвативший 1,2—1,0 млрд лет, не всегда совпадали с областями интенсивных тектонических смятий и проявлялись локально, охватывая только отдельные части континентального блока.

Таким образом, только в архее и нижнем протерозое имели место региональные процессы формирования гранитоидов и связанных с ними основных магматических пород. Эти события были характерны для всей планеты в целом и, несомненно, наложили отпечаток на развитие сопряженных с ними процессов осадконакопления. Образование осадков и осадочных пород, по-видимому, отражало планетарность тектоно-магматических событий и, в свою очередь, проявлялось в виде субсинхронных и глобальных эпох.

Другой характерной чертой докембрийского осадконакопления является чрезвычайно малый темп осадочного породообразования (ТОП); под этим термином мы понимаем мощность однотипных осадочных отложений, образовавшихся за единицу геологического времени.

Как было показано в одной из предыдущих работ (Тимофеев, Холодов, 1984), ТОП весьма существенно отличается от скорости осадконакопления; последняя, как известно, измеряется в абсолютных массах осадочного материала и не включает в себя последующие размывы отложенных пластов, уплотнение осадка и разнообразные деформации сформированных осадочных толщ. Проблема соотношений ТОП и скорости осадкообразования неоднократно рассматривалась в работах Б. М. Келлера (1969), М. Е. Раабен (1966), К. Б. Сеславинского (1981) и др.

Как показано в трудах Л. И. Салопа (1982), интенсивность осадочного породообразования непрерывно уменьшается по мере перехода от фанерозойских к докембрийским образованиям (рис. 2);

Таблица 1. Соотношение площадей, занятых породами разного петрографического состава в провинциях Канадского щита

Породы	Распространение пород в провинциях, %			
	Озера Верхнее, Невольничье, Вайоминг (2500—3200 млн л.)	Черчилл (1800—2500 млн лет)	Центральная (1800—2400 млн лет)	Грэнвилл (1000—1800 млн. л.)
Основные вулканические	12	6	3	3
Кислые вулканические	0,1	0,5	20	4
Осадочные	5	18	2	20
Перидотиты	0,1	Следы	Следы	Следы
Диориты и кварцевые диориты	2	1	0,01	0,01
Гранитоиды	76	70	70	66
Другие породы	4	4	5	6

ТОП от квартера к палеозою и далее к архею непрерывно ослабевает и достигает минимальных значений в наиболее древние времена геологической истории.

Причины, вызывающие такое замедление осадочного процесса в прошлом, не имеют однозначного истолкования.

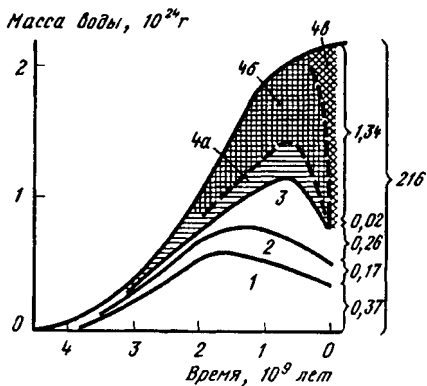
Некоторые исследователи полагают, что ТОП отражает эволюцию гипсографической кривой Земли; иначе говоря, по мере перехода к далекому прошлому планеты контрастность рельефа постепенно уменьшалась, а гипсографическая кривая выполаживалась (Тимофеев, Холодов, 1984). Эти предположения находят свое подтверждение в исследованиях О. А. Чернова (1984), который попытался оценить распространенность псефитов в разновозрастных отложениях Земли. Согласно данным этого автора, в толщах архея грубообломочные породы слагают только 3% разреза, в протерозое — 8, в венде — 13, в кембryo-ордовике — 15, в девоне — 30, в карбоне — 25, в перми — 23, в триасе — 18, в юре — 35, в эоцене — 21, в миоцене — 20, в плиоцене — 37%. Очевидно, что относительное количество конгломератов и других грубообломочных пород растет от древнейших времен к квартеру и это можно было бы связать с усилением контрастности рельефа.

При анализе проведения ТОП следует также иметь в виду, что исходный субстрат, на котором развивался осадочный процесс, в течение геологического времени весьма заметно изменял свой петрографический состав; иначе говоря, состав питающих провинций докембрия весьма существенно отличался от состава современных водосборов (Холодов, 1975).

Действительно, согласно данным А. Енжела (Engel, 1963), рассчитавшего соотношения различных типов пород в докембрии Канадского щита по материалам 320 геологических карт масштаба 1 : 12000 — 1 : 500 000 (табл. 1), разнообразные гранитоиды и эф-

Рис. 3. Эволюция гидросферы в истории Земли

- 1 — вода «базальтовой» оболочки;
- 2 — вода гранитной оболочки;
- 3 — вода осадочной оболочки;
- 4 — свободная гидросфера:
- а — вода континентов,
- б — вода внутренних и окраинных морей,
- в — вода современных океанов



фузивы слагают 80—90% площади щита по крайней мере в пределах четырех его важнейших провинций. Обращает на себя внимание резкое площадное преобладание устойчивых по отношению к выветриванию магматогенных кристаллических пород; их широкое распространение в областях мобилизации осадочного материала, несомненно, должно было тормозить ТОП в смежных осадочных бассейнах. Само собой разумеется, что увеличение распространения рыхлых осадочных пород на водосборах в фанерозое ускорило ТОП и интенсифицировало развитие осадочных циклов.

Таким образом, можно предполагать, что характерные особенности кривой Салопа-Келлера, с одной стороны, могут объясняться ослаблением контрастности рельефа в докембрии, а с другой — увеличением развития устойчивых магматических пород на древних водосборах.

Огромное влияние на развитие процессов осадконакопления в докембрии оказывала эволюция гидросферы и атмосферы. В ряде предшествующих коллективных работ (Тимофеев, Холодов, Зверев, 1986а, б; 1987, 1988) нами была сделана попытка количественно оценить интенсивность поступления мантийной воды на поверхность планеты, а также связывания вод гидросферы при серпентинизации базальтов, гранитообразования и в процессах осадконакопления.

Оказалось, что рост объема гидросферы в течение геологического времени происходил довольно неравномерно и соответствовал разности между поступлением и связыванием вод (рис. 3). В целом на более древних этапах развития Земли преобладали мелководные озероподобные и морские водоемы, тогда как океанические водоемы в их современном виде, по-видимому, возникли только в начале мезозоя.

Чрезвычайно большое значение имели процессы становления современной атмосферы; они были тесно связаны с появлением и распространением свободного кислорода, который в основной своей массе являлся производным биосферы (Вернадский, 1926, 1965; Виноградов, 1959).

Повышенное содержание NH_3 , CH_4 , углекислоты при отчетливом дефиците кислорода долгое время определяли геохимические свой-

Таблица 2. Соотношение различных групп органического вещества на континентах и в океане (Успенский, 1956) ($\times 10^9$ т)

Область распространения	Автотрофы	Гетеротрофы	Растворенное органическое вещество
А. Биомасса			
Суша	539,75	0,76	0,5
Океан	0,68	0,78	1300,5
Б. Годовая продукция органического вещества			
Суша	24,93	15,7	0,5
Океан	41,0	41,4	5,5

ства вторичной атмосферы Земли в докембрии; только широкое распространение автотрофных организмов, интенсивное поглощение ими CO_2 и выделение кислорода в сочетании с абиогенной фотодиссоциацией стимулировали развитие атмосферы, обладающей высоким окислительным потенциалом.

В составе современной биосферы принято выделить три группы органического вещества, выполняющих несколько различные геохимические функции: а в т о т р о ф н ы е организмы — растения, образующие органическую массу за счет CO_2 воздуха и минеральных веществ путем фотосинтеза и выделяющие O_2 ; г е т е т р о ф н ы е организмы — бактерии и животные, разрушающие эту вновь создаваемую органику и возвращающие в атмосферу летучие компоненты (CO_2 , N_2 и др.); р а с т в о р е н н о е о р г а н и ч е с к о е в е щ е с т в о — продукт минерализации автотрофных и гетеротрофных организмов, сосредоточенный в гидросфере. Их количественные соотношения для разных частей планеты были подсчитаны в работах В. А. Успенского (1956), Н. И. Базилевича и др. (1970); цифры, суммирующие баланс В. А. Успенского (1956), приведены в табл. 2.

Из таблицы можно сделать очень важный вывод: главным генератором кислорода в настоящее время является суша; в пределах континентального блока биомасса автотрофов на четыре порядка превышает соответствующее скопление гетеротрофов.

Дисбаланс между автотрофами и гетеротрофами по биомассе на суше свидетельствует о том, что в настоящее время именно здесь возникает основная масса биогенного кислорода, включающегося в окисление органического вещества и поливалентных элементов в ходе эрозии и осадочного переотложения или идущего на пополнение запасов атмосферы¹.

Следует, однако, напомнить, что появление растительности на суше большинство палеофлористов датирует силуром (Криштофович,

¹ Здесь мы не будем обсуждать проблему саморегуляции в составе атмосферы и причины, приводящие к постоянству в содержании свободного кислорода; она достаточно подробно рассмотрена в трудах А. В. Сочавы (1979).

1957; Мейен, 1981); в досилурийские времена континентальная флора, по-видимому, отсутствовала и, таким образом, главный источник кислорода начал функционировать сравнительно недавно — в верхнем палеозое—мезозое—кайнозое.

Приведенные соображения заставляют думать, что кислородсодержащая атмосфера создавалась в процессе развития Земли не одноактно, и наиболее вероятной представляется точка зрения Н. М. Страхова (1963), П. Клауда (Cloud, 1974, 1976) и других исследователей, согласно которой архейская и протерозойско-рифейская атмосферы по составу резко отличались друг от друга.

Действительно, в осадочных толщах, заполняющих зеленокаменные пояса (3,3—2,9 млрд лет), отложения, содержащие гидроксиды железа, довольно редки, и их появление чаще всего связывается с вулканической деятельностью или более поздним эпигенетическим окислением (Анатольева, 1978; Конди, 1983; и др.).

В геологических разрезах нижнего протерозоя широким распространением пользуются золотоносные конгломераты, содержащие включения тохолита, уранинита, окатанные обломки пирита и целую гамму акцессорных тяжелых минералов (Ramdohr, 1959; Робертсон, 1976; Кренделев, 1974); они, по-видимому, формировались в условиях кислородного дефицита и отражают господство восстановительных обстановок.

В нижнем протерозое широким распространением пользуются железорудные скопления джеспилитов; в них весьма заметную роль играют окисные фации железных и железомарганцевых руд.

В верхнем протерозое и рифее довольно часто встречаются красноцветные формации; обычно они представляют собой чередование песчаников, алевролитов и глин, которые благодаря присутствию гидроокислов железа окрашены в красноватые тона. Среди красноцветов верхнего докембрия часто развиты терригенно-гематитовые формации, хорошо описанные в работах А. И. Анатолевой (1978) и А. В. Сочавы (1979).

Нетрудно прийти к заключению, что джеспилиты, и особенно красноцветные формации, отлагались в окислительных обстановках при участии свободного кислорода.

Более точные представления о времени формирования кислородной атмосферы на Земле дают результаты исследования стабильных изотопов серы.

Действительно, в ряде работ В. И. Виноградова и его соавторов (1976, 1978), а также В. И. Виноградова (1982, 1983) при исследовании изотопов сульфидной и сульфатной серы, заключенной в отложениях серии Фиг—Три системы Свазиленд (Африка), а также в федоровской свите архея Алданского щита (Сибирь) и в более молодых отложениях тех же регионов, было установлено, что приблизительно на рубеже 3—3,5 млрд лет $\sigma^{34}\text{S}$, равное 0 (метеоритная сера), сменяется $\sigma^{34}\text{S}$ со значительным разбросом. Колебания $\sigma^{34}\text{S}$ от +4 до +28‰ для сульфатной и от +4 до +18‰ для сульфидной серы, по-видимому, отражают избирательное восстановление суль-

фатов до сульфидов с помощью биогенных процессов в илах древних водоемов; так как ему обязательно должны предшествовать процессы окисления сульфидов, авторы делают справедливый вывод о том, что уже во время накопления морских осадков, давших начало изученным осадочным толщам, кислород присутствовал в водах и играл существенную роль в развитии многих геохимических процессов.

Последующие исследования К. Хаттори, Ф. А. Кембелла и Х. Р. Кроуза (1985), однако, позволили существенно дополнить эти выводы; названные выше авторы подвергли детальному изотопическому анализу не морские отложения, а континентальные фации гуронской серии (Канада). Анализ изменений в поведении $\delta^{34}\text{S}$ по разрезу привел их к выводу о том, что близкие к метеоритным соотношения значения четко прослеживаются здесь до рубежа 2,2 млрд лет; выше начинается разброс изотопных меток, свидетельствующий о появлении кислорода в атмосфере.

Авторы утверждают, что появление кислорода в водах конечных водоемов стока имело место еще в архее (3—3,5 млрд лет). Однако, как на это и указывал П. Клауд (Cloud, 1968), свободный кислород не мог появиться в атмосфере до тех пор, пока все восстановленные соединения в гидросфере (растворенное органическое вещество, сульфиды, двухвалентное железо, поливалентные металлы) не были им окислены в водах бассейнов. Только с этого времени, которое отвечает возрасту верхней части гуронской серии Канады (2,0—2,2 млрд лет), начинается становление кислородной атмосферы и кислород начинает принимать активное участие в процессах гипергенного выветривания.

Следует отметить, что с выводами К. Хаттори и др. (1985) не всегда согласуется геохимическая характеристика докембрийских почв и кор выветривания, в которых нередко устанавливается значительное количество гидроксидов железа (Холланд, 1989). В то же время нельзя не обратить внимание на эфемерность соотношений $\text{FeO}/\text{Fe}_2\text{O}_3$, которое часто отражает не окислительно-восстановительную среду стадии выветривания, а последующую деятельность кислородсодержащих вадозных вод, проникающих на большую глубину и интенсивно перерабатывающих первично восстановленные толщи.

Таким образом, в целом приведенные данные позволяют, как нам кажется, утверждать, что появление свободного кислорода в зоне осадкообразования охватывало значительный интервал геологического времени — от 3,5 до 2,2 млрд лет; он зародился в водной среде, долгое время принимал активное участие в субаквальных геохимических реакциях и только в конце архея или в начале нижнего протерозоя окончательно «покорил» тропосферу. С этого времени кислород сделался важнейшим фактором субаэральных геохимических реакций, что и нашло свое отражение в широком распространении верхнепротерозойско-рифейских и нижнепалеозойских красноцветов.

Еще одна особенность докембрийского осадочного процесса также является прямым следствием отсутствия наземной растительности в пределах континентального блока — в досилурийское время, по-видимому, отсутствовали признаки, позволяющие четко различать гумидное и аридное осадконакопление.

Действительно, в соответствии со схемой Н. М. Страхова (1960) наземная растительность является важнейшим фактором, определяющим развитие гумидных процессов современного и древнего осадкообразования. Именно леса являются мощной преградой для эоловой деятельности, столь характерной для аридных областей; ветры, обычно господствующие в пустынях, в пределах гумидных областей, испытывают на себе прямое воздействие «растительного тормоза» и теряют значительную часть своей первоначальной энергии.

С другой стороны, скопление растительности в гумидных зонах является хорошим аккумулятором влаги, обеспечивающим медленное и сезонное пополнение стока рек. Общеизвестно то постоянство в расположении речной сети, что отличает гумидные области от аридных. В последних при отсутствии лесов деятельность поверхностных вод обычно приобретает спонтанный характер. Выпадение дождя здесь обычно сопровождается формированием бурных временных потоков, производящих большую механическую работу и быстро исчезающих.

Наземная растительность принимает участие в образовании почвенного покрова и кор выветривания, формирует химический состав подземных и поверхностных вод. Работами В. Р. Вильямса (1936), Б. Б. Полюнова (1934, 1953), А. И. Перельмана (1955) и других было показано, что значительная часть массы современных почв возникает за счет минерализации наземной растительности и имеет состав, отражающий малый биологический круговорот химических элементов. В соответствии с данными И. И. Гинзбурга (1957) вся кислая стадия формирования кор выветривания протекает при непосредственном участии разлагающегося органического вещества.

С развитием растительного покрова связано образование торфа и углей — очень важных индикаторов гумидного климата.

Наземная растительность является концентратором многих биогенных химических элементов. При участии растительной органики и микроорганизмов на суше восстанавливается до двухвалентного состояния трехвалентное гидроокисное железо, формируются болотные ландшафты, образуются миграционноспособные металлоорганические соединения.

Отсутствие наземной растительности в протерозое приводило, по-видимому, к принципиальному сходству процессов выветривания, протекающих в условиях аридного и гумидного климата. Различие между мобилизацией осадочного материала в различных климатических зонах планеты заключалось только в интенсивности водной миграции, которая резко усиливалась на гумидных водосборах и ослабевала в области аридных, где значительные массы осадков перемещались, вероятно, эоловым путем.

Если к сказанному добавить то обстоятельство, что в протерозойско-рифейское время неоднократно проявляли себя глобальные оледенения, следы которых в виде тиллитов были исследованы на всех континентах, причем тиллиты часто ассоциируются с красноцветными формациями, доломитами и другими климатическими антиподами (Келлер, 1972; Чумаков, 1978), станет очевидным, что осадконакопление этого времени происходило в своеобразных и неповторимых условиях.

Можно, по-видимому, говорить об особом типе осадконакопления, характерном для всего досилурийского этапа развития Земли; в это время не дифференцировались аридные и гумидные обстановки и мобилизация вещества на всем континентальном блоке шла сходным путем.

Дефицит воды в сочетании с золотой деятельностью и ледниковыми явлениями сближал осадкообразование с аналогичными явлениями на Марсе (Барсуков, Базилевский, 1984; Baricelli, 1978; Smalley, Krinslay, 1979; Masson, 1985). Возможно, что после архейского метаморфизма и складкообразования Земля переживала своеобразный «марсианский» период недифференцированного осадкообразования.

Нельзя также не видеть, что реконструкции седиментационных обстановок в докембрии чрезвычайно ограничены неполнотой геологической летописи.

Действительно, докембрийские образования доступны непосредственному геологическому наблюдению только в пределах щитов древних платформ и в ядрах орогенов; отдельные разрозненные выходы докембрийских пород на дневную поверхность в общей сложности представляют, по подсчетам Г. В. Войткевича и Г. И. Лебедево (1975), 18%, а по данным Х. Блатта и Р. Джонса (Blatt, Jones, 1975), — около 22% площади материков. Это означает, что на всей поверхности континентального блока ($149 \cdot 10^6$ км²) обнажения докембрия занимают $27—33 \cdot 10^6$ км².

Конечно, некоторое впечатление о докембрийских толщах, скрытых под чехлом более молодых осадочных толщ, можно составить по скважинам, но в этом случае всегда в исследовании геологов вводится избыток интерполяции, а иногда — фантазии.

Характерно, что докембрийские толщи, особенно в своей архейской части, чрезвычайно интенсивно переработаны катагенетическими и метаморфическими процессами. Нередко первично-осадочные толщи превращены в различные кристаллические сланцы, амфиболиты, гнейсы, гранулиты, мигматиты, а иногда даже в граниты и другие магматические породы. Естественно, что реконструкция их первично-осадочной природы, фациальной принадлежности и условий образования представляет собой довольно сложную проблему и требует высокой квалификации исследователя.

Само собой разумеется, что все перечисленные выше трудности изучения накладывают свой отпечаток на теоретические построения

в области литологии докембрия и делают не всегда равноценными выводы, касающиеся докембрийских процессов осадконакопления по сравнению с фанерозойскими и тем более современными.

ЭПОХИ ОСАДОЧНОГО РУДООБРАЗОВАНИЯ В ДОКЕМБРИИ

Специфика геологических процессов в докембрии нашла свое отражение в развитии различных пород, полностью или частично исчезнувших в фанерозое. К числу таких «вымерших» индикаторов древнейших процессов среди магматических пород принадлежат анортозиты, а среди осадочных и вулканогенно-осадочных образований — железистые кварциты (джеспилиты).

Железистые кварциты, или джеспилиты, пользуются в докембрии очень широким распространением как в разрезе, так и на площади. Характерной их особенностью является тонкая слоистость. Мощность слоев обычно колеблется от 0,5 до 3 см, а они, в свою очередь, состоят из полосок толщиной от десятых долей до 1 мм.

Слоистость джеспилитов отражает смену минерального состава. Железорудные слои представлены обычно магнетитом, гематитом, силикатами железа, сидеритом или сульфидами железа или их сочетанием; кремнистые слои слагаются кварцем или халцедоном. Очень часто слои, слагающие джеспилит, оказываются деформированными и смятыми в сложную систему мелких складок.

Согласно Н. Джеймсу (James, 1954), среди джеспилитов по преобладающим минералам можно выделить четыре геохимических фации: окисную (гематит или магнетит), карбонатную (сидерит, анкерит), силикатную (гриналит, стильпноелан, миннесотаит) и сульфидную (пирит и другие сульфиды), причем фациальный облик данного участка зависит как от первичных седиментационных, так и вторичных катагенетически-метаморфических или гипергенных причин.

Среди джеспилитов выделялось много различных формационно-генетических типов (Шатский, 1954; Марков, 1959; Формозова, 1973; Горяинов, 1976; Момжи, 1979; Семенов и др., 1979; и др.).

В настоящее время большинство исследователей вслед за Г. А. Гроссом (Gross, 1965, 1980) считают, что джеспилитовые скопления можно подразделить на два типа: месторождения типа Алгома, имеющие сравнительно небольшие размеры и явно ассоциирующиеся с вулканитами, и месторождения типа оз. Верхнего, которые отличаются крупными размерами и представлены ортокварцит-карбонатной ассоциацией, образовавшейся в мелководных обстановках седиментационных бассейнов чисто осадочным путем.

Для месторождений типа Алгома характерен очень широкий стратиграфический диапазон распространения. Действительно, эти образования встречены в разновозрастных отложениях от архея до верхнего палеозоя включительно, хотя их основная масса четко тяготеет к архейным толщам древних щитов (Гудвин, 1975).

Джеспилиты в месторождениях этого типа обычно представлены сульфидной фацией; местами они переходят в настоящие джесп-

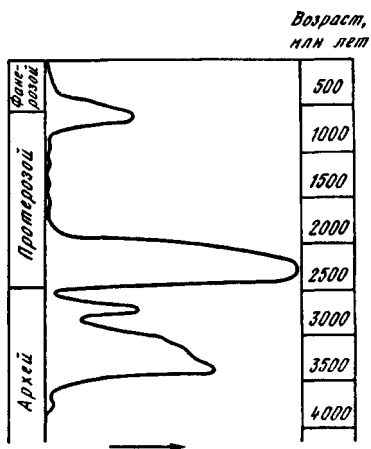


Рис. 4. Распределение железорудных формаций во времени (James, 1983)

Так, например, железистые кварциты нижнего протерозоя (2,0—2,5 млрд лет) известны в Канаде (оз. Верхнее), Бразилии (Минас Жераис), ЮАР (Трансвааль), в быв. СССР (Кривой Рог, КМА), в Австралии (Хаммерсли). Обычно они отличаются огромными мощностями и протяженностью рудных залежей, а также широким развитием окисных и карбонатно-силикатных фаций при полном отсутствии сульфидных.

Как правило, среди рудных скоплений отсутствуют эффузивы, благодаря чему большинство исследователей принимают в отношении этих образований не вулканогенно-осадочную, а чисто осадочную гипотезу происхождения (Grout, 1919; Gruner, 1922; Страхов, 1947; Плаксенко, 1969; Белевцев и др., 1962; Gross, 1980).

Закономерности распределения железистых кварцитов во времени были недавно рассмотрены Н. Л. Джеймсом (James, 1983); как это вытекает из рис. 4, в протерозой-рифейское время четко выделяются две рудные эпохи — нижнепротерозойская и вендско-кембрийская.

Каждая из этих рудных эпох отличается своими ассоциациями наиболее характерных пород. Так, например, в нижнепротерозойское время джеспилиты (железисто-кремниевые породы) оказываются парагенетически связаны с итабиритами (карбонатно-кремнисто-марганцевыми породами), а также с углеродсодержащими ванадиеносными сланцами — фтанитами, кремнистыми фосфоритами, золотеносными конгломератами и доломитами.

В вендско-кембрийское время джеспилиты встречаются значительно реже; на первый план здесь выходят микрозернистые пластовые кремнисто-карбонатные фосфориты и черные углеродсодержащие ванадиеносные фтаниты, часто ассоциирующие с марганцевыми рудами и доломитами.

Нижнепротерозойская железорудная эпоха почти во всех рай-

оиды, резко обогащенные галени- том, сфалеритом, пиритом и бари- том. Весьма редуцированные фации в этих случаях заметно обогащены никелем, медью, цинком, бором и другими элементами-примесями (Gole, Klein, 1981).

Не вызывает сомнения, что руд- ные скопления этой группы имеют вулканогенно-осадочное происхож- дение и образовались под прямым влиянием субсинхронного вулка- низма.

Месторождения типа озера Вер- хнего заметно отличаются от джес- пилитов группы Алгома. Они ло- кализуются в довольно узком стра- тиграфическом интервале, но рас- пространены на огромных площа-

онах мира открывается корами выветривания, залегающими на смятых в складки и эродированных отложениях архея. Следы глубокого разложения донинепротерозойских пород были описаны в КМА (Лапинская, Журавлев, 1967; Борисов и др., 1976; Савко, 1979), в Кривом Роге (Додатко и др., 1972; Додатко и др., 1975; Головенко и др., 1975), в Трансваале (Button, 1979; Холленд, 1989), в основании рудоносных отложений оз. Верхнего (Gay, Grundstaff, 1979).

Начало протерозоя совпадает с эпохой очень широкого развития олигомиктовых золотоносных кварцевых конгломератов, а также олигомиктовых песчаников; по Д. С. Робертсону (1976), они обнаружены в ЮАР, Бразилии, Западной Австралии и Канаде, причем на всех континентах их возраст соответствует интервалу 2,2—2,5 млрд лет. Любопытно, что золотоносные конгломерато-гравелиты, являющиеся продуктом переотложенной коры выветривания, были недавно обнаружены в основании протерозойского разреза КМА (Борисов и др., 1976).

С кварцевыми конгломератами железорудных формаций связаны крупные промышленные скопления золота, урана, платиноидов, алмазов, сульфидов меди и никеля и ряда других полезных ископаемых; имеются основания считать эти залежи древними россыпями (Робертсон, 1976).

Вверх по разрезу золотоносные конгломераты постепенно сменяются красноцветными песчаниками, эффузивами, глинистыми сланцами, доломитами и железистыми кварцитами; как это было показано в работе Дж. Менарда (1985), последовательность напластования в различных районах мира отличается удивительным сходством.

Кремнистые и железорудные отложения Кривого Рога представляют собой один из трех железорудных поясов Украинского кристаллического щита. Они образуют полосу длиной в 100 км и шириной 2—7 км, вытянутую в субмеридиональном направлении от г. Кривого Рога к г. Кременчугу. В криворожской свите выделяют три части; средняя свита, имеющая мощность 1200—1300 м, представляет собой чередование железорудных и сланцевых горизонтов. Всего установлено семь железорудных горизонтов, сложенных мартит-магнетитовыми и хлорит-магнетитовыми роговиками и джеспититами.

Любопытно, что железорудные толщи перекрываются отложениями гданцевской и глесватской свит, в составе которых широко развиты углеродсодержащие кремнисто-карбонатные тонкослоистые отложения; эти углеродисто-кремнисто-карбонатные сланцы имеют мощность до 600 м, хорошо выдержаны по простиранию и содержат до 12—15% $C_{орг}$, до 1,5% TiO_2 , до 0,20% MnO и почти 0,20% P_2O_5 (Каляев, 1971; Закруткин, 1981).

Как показал В. Е. Закруткин (1981), содержание ванадия в этих толщах достигает величины 0,04%, т. е. в два раза превышает кларк.

Курская магнитная аномалия представляет собой мощное скопление железистых кварцитов; она прослеживается полосой шириной 200 км от Белгорода и Старого Оскола к северо-западу более чем

на 850 км. На всей этой площади выделяются две примерно параллельные полосы — от Белгорода к Смоленску и от Старого Оскола к Знаменке Орловской области.

Нижнепротерозойские отложения КМА расчленяются на две серии — курскую, с которой связаны все железорудные проявления региона, и оскольскую, сложенную кварц-биотитовыми, карбонат-биотитовыми сланцами, песчаниками, известняками и доломитами.

Железные руды имеют характерную полосчатую текстуру и представлены магнетитовыми, зеркальными гематит-магнетитовыми и силикат-магнетитовыми кварцитами. Магнетитовые руды содержат в среднем 31% растворимого железа и 43% SiO_2 . Разведанные запасы КМА (Чернышев, 1970) в 17 раз превышают запасы месторождений озера Верхнего (Канада, США).

На Лебединском месторождении были встречены карбонатные фации железистых кварцитов; особенно распространены магнетит и сидерит (Клагиш, 1959).

В протерозойских толщах КМА часто встречаются пачки черных углеродисто-кремнистых сланцев; их относительная распространенность возрастает от архея к протерозою (Калашникова, 1979). Как было показано В. Е. Закруткиным (1982), углеродсодержащие толщи этого региона заметно обогащены ванадием (до 0,1%), марганцем, кобальтом, никелем, медью, свинцом, цинком, золотом.

В верхней части оскольской серии, в толщах тимской свиты Н. А. Созинов и В. А. Казанцев (1978) описали около семи фосфоритоносных пачек. При этом фосфоритовые прослои либо залегают среди кварцитов, чередуясь с кремневым материалом и занимая место минералов железа, либо образуют многочисленные пеллеты, формирующие слои в углеродисто-карбонатном материале.

Кремнистые фосфориты нередко включают марганецсодержащие прослои — кремнисто-углеродистые и карбонатные породы, содержащие до 9% марганца.

Таким образом, в пределах КМА отчетливо проявляется парагенетическое сочетание железных руд, фосфоритов, марганцевых руд и ванадиеносных углеродисто-кремнистых сланцев (фтанитов).

Железисто-кремнистые отложения Индии пользуются довольно широким распространением в различных частях щита. Здесь в ряде районов джеспилиты ассоциируются с гондитами — породами, состоящими из кварца и спесартина, содержащего значительные количества марганца и фосфора (Рой, 1986). Кроме того, в рудоносных отложениях ряда месторождений встречены промышленные залежи фосфоритов, залегающие в связи со строматолитовыми постройками (Munshi et al., 1974). К сожалению, возраст рудовмещающих отложений здесь весьма проблематичен, и архейские датировки джеспилитов встречаются гораздо чаще, чем протерозойские (Radhakrishna et al., 1956; 1986).

Железисто-кремнистые отложения Хамерсли (Австралия) распространены в западной части Австралийского континента. Они

залегают в пределах одноименного бассейна, занимающего площадь 150 тыс. км².

В нижнепротерозойских отложениях выделяются три супергруппы; к нижней супергруппе Фортескью в районе Наллагайн приурочены золотоносные конгломераты (Робертсон, 1976), а средняя супергруппа Хаммерсли, имеющая мощность 2400 м, содержит железорудные джеспилиты (Тренделл, 1975, 1980).

Конгломераты представлены полимиктовыми валунными разностями; они содержат округлые и окатанные водой самородки золота и обильные включения пирита.

Железорудные скопления имеют мощность в 60—80 м и очень резкие контакты с рудовмещающими отложениями. Большинство добываемых руд по составу отвечает смеси: гематит — 70%, гетит — 23, каолин — 5, кварц — 2%. В среднем эта смесь содержит 63,5% Fe, 4,3% SiO₂, 2% Al₂O₃, 0,5% P₂O₅.

В районе Мидлбек рудоносные формации, которые некоторые исследователи параллелизуют со свитой Хаммерсли (Owen, Whitehead, 1965), переслаиваются с марганцевыми разностями и графитовыми кварцитами (Miles, 1955).

Железистые кварциты района Трансвааль—Грикватаун содержат огромные запасы железных руд, которые еще в 1928 г. оценивались П. А. Вагнером (Wagner, 1938) в 3400 млрд т. В супергруппе Трансвааль на востоке ЮАР в толще протерозойских пород выделяются три свиты: Блек—Риф, Доломитовая и Претория. К западу от этой площади, на севере Капской провинции эквивалентами двух последних свит являются свита Кепбелл—Ранд и Грикватаун. В свитах Претория и Грикватаун широко распространены итабириты и богатые железные руды. Итабиритами принято называть железисто-кремнисто-доломитовые разновидности кварцитов; обычно они тесно ассоциируются с марганцевыми скоплениями. Все эти отложения прорваны интрузиями Бушвельдского массива и испытали на себе термальное воздействие со стороны габбро-анортозитовых и гранитоидных интрузий.

В пределах свиты Претория (Трансвааль) развиты довольно однородные железистые кварциты и итабириты; их мощность достигает 200—250 м, а содержание железа — 68%.

К югу от Бушвельдского массива их стратиграфическим эквивалентом являются гематит-шамозит-сидеритовые оолитовые руды, сходные с железорудными фациями палеозоя (Страхов, 1947); они принадлежат протерозойской свите Даспорт.

В свите Грикваленд железистые итабириты оказываются тесно связаны с марганцевыми; марганцевые руды представляют собой линзы и жилы, заключенные в цементе брекчированных доломитовых пород. Содержание марганца достигает 25—40%. Здесь также железистые залежи приурочены к кремнистым образованиям, а марганцевые — к карбонатным. В кремнистых породах, подстилающих отложения, обнаружено большое количество водорослевых текстур

типа строматолитов; возможно, водоросли непосредственно влияли на концентрацию SiO_2 и железа (Klemm, 1981).

В бассейне Ранд обнажаются базальные слои рудоносной толщи нижнего протерозоя; они здесь представлены монолитными и мощными конгломератами Витватерсранд, содержащими самородное золото и уранинит с тухолитом (Ramdohr, 1959; Безгубов и др., 1963; Робертсон, 1976). Анализ уранинита из Доминион-Риф показал 63,29% окиси урана, 6,3% окиси тория и 3,43% окиси редких земель; наряду с уранинитом встречены ураноторит, циркон и монацит.

В формации Куруман железистые и марганцеворудные толщи ассоциируются с кремнистыми углеродисто-глинистыми сланцами (Бьюкс, 1975); к сожалению, ванадиеносность и общая металлоносность этих образований оказалась слабо освещенной в геологической литературе. Любопытно, что в железистых и марганцевых разностях формации Куруман содержится до 0,26% P_2O_5 и около 0,18% TiO_2 (Напекот, 1966). Наиболее типичные золотоносные конгломераты района Элиот—Лейк содержат браннерит, уранинит, гуммит, много монацита (Робертсон, 1976).

Следует отметить, что в рудоносных разрезах нижнего протерозоя Северной Америки кварц-железородные отложения очень тесно связаны с графитовыми, углеродсодержащими черными сланцами типа фтанитов. Так, в нижней части формации Ривертон залегают графит-пиритовые сланцы, содержащие до 30% FeS_2 , до 0,15% V_2O_5 и 0,20% P_2O_5 (James, 1951).

Р. Г. Шмидт (Schmidt, 1972), детально исследовавший железорудные отложения формации Тромальд в районе Куют, выделил среди них две фации — мелководную толстослоистую окисно-силикатную железорудную и глубоководную тонкослоистую окисно-карбонат-силикатную; в последней обнаруживаются линзы кремнистых пород и аргиллитов, содержащих более 2% TiO_2 и до 10% турмалина.

Для ряда районов развития таконитовой формации характерно обилие силицитов с водорослевой текстурой, а также широкое распространение доломитов и следов многочисленных внутриформационных размывов.

Железисто-кремнистые толщи Бразилии изучены несравненно хуже, однако и в этом случае обнаруживается их тесная стратиграфическая связь с протерозойской формацией Минас, на огромных площадях контролирующей размещение рудных скоплений (Дорр, 1975; и др.).

Лучше других исследованы железорудные месторождения штата Минас-Жераис в Бразилии, где широко распространены итабириты. Здесь в разрезе мощностью в 4500 м выделяют три зоны развития железорудных отложений; они занимают 10—15% мощности рудоносной серии.

Железистые кварциты и доломиты в месторождении Бразилии, как правило, ассоциируются с марганцевыми итабиритами и марганцевыми рудами, сильно изменены вблизи от дневной поверхности

и отличаются чрезвычайно прихотливым поведением железа и марганца. Содержание железа колеблется от 30 до 40%, иногда достигая 50% и более, тогда как содержание марганца обычно не превышает 1%, и только при формировании собственно марганцевых итабиритов оно достигает 45% (Формозова, 1973; Дорф, 1975).

По краям кратона Сан-Франциско, в трех районах развития нижней части формации Минас известны крупные месторождения золоторудных конгломератов. Наибольшей популярностью пользуются кварцевые конгломераты Серра-де-Жакобина, в которых обнаружены пирит, золото и уранинит; они перекрыты гематитсодержащими отложениями группы Итабиры (Робертсон, 1976).

Краткий обзор особенностей залегания железорудных и марганцерудных отложений нижнепротерозойского возраста, приведенный выше, позволяет подчеркнуть следующие наиболее яркие черты этого явления:

1. Накоплению золотоносных кварцевых конгломератов и залегающих выше рудоносных толщ повсеместно предшествовало глубокое химическое выветривание кристаллического субстрата, широко проявившееся в разных частях континентального блока. В результате этого процесса в коре выветривания оказалось сконцентрировано большое количество рудных компонентов, которые стали поступать в палеоводоемы в результате эрозии элювиальных накоплений. Непосредственным результатом этого процесса явилось формирование олигомиктовых золотоносных конгломератов — своеобразных россыпей ближнего сноса, а позднее — отложение железорудно-кремнистых осадков.

2. Седиментационные бассейны, в которых происходило образование железистых кварцитов, отличались рядом характерных особенностей. Прежде всего, обращает на себя внимание крайняя мелководность этих водоемов, в которых наряду с присутствием строматолитов многими исследователями описывались внутриформационные размыты, косая слоистость, знаки ряби и волноприбойные знаки (Dimroth, Chanvel, 1873; Бьюкс, 1975; Гаррелс и др., 1975). Другая особенность джеспилитовых бассейнов — большая мощность и протяженность рудных образований, прослеженных на расстоянии в сотни километров.

Очень характерна тонкая слоистость, которая отражает периодическое чередование кремневых и железорудных слоев, причем отдельные рудные слои прослеживаются в бассейне на огромные расстояния. По мнению А. Тренделла (1975), чередование прослоев в формации Уили-Уолли (Австралия) соответствует сезонным колебаниям в содержании SiO_2 и железа.

Расчеты, выполненные Дж. Менгелем (Mengel, 1973), позволяют утверждать, что при выпадении в осадок кремнезем находился в виде опаловых сгустков. В железистых кварцитах обнаружены также остатки бактерий или синезеленых водорослей (Ла-Берж, 1975).

3. Типично, что во время отложения джеспилитов привнос обломочного терригенного материала в водоемы был заметно подавлен,

а в ряде случаев — полностью исключен. Таким образом, поступление кремнезема и железа в водоемы осуществлялось в эпохи стабилизации тектонических движений и общей пенеупленизации прилегающих к палеобассейну участков суши.

Вендско-кембрийская эпоха рудообразования также как и нижнепротерозойская охватила почти весь континентальный блок планеты; исключение составляет Североамериканский континент, где рудопроявления этого возраста оказались несколько редуцированными.

Среди морских отложений этого времени особым распространением пользуются углеродисто-кремнистые сланцы и фтаниты, содержащие высокие количества U, V, Co, Ni, P и ряда других металлов, пластовые фосфориты, руды марганца и железистые кварциты (джеспилиты).

Углеродисто-кремнистые фтаниты были детально изучены автором этих строк в районах Большого и Малого Каратау (Казахстан), а также Джебаглинских гор (Киргизия). Они представляют собой тонкослоистые и мелкокристаллические кварц-халцедоновые породы, послойно обогащенные органическим или глинистым материалом. Тонкая ритмическая слоистость иногда достигает толщины долей мм и группируется в циклы нескольких порядков. Очень часто порода смята в сложные системы складок с амплитудой от 0,5 м до 30—40 м и более. Содержание SiO_2 во фтанитах колеблется от 70 до 90%, Al_2O_3 — 2—10%, CaCO_3 — 2—3%, $\text{C}_{\text{орг}}$ — 1—2%; в качестве примесей присутствуют в повышенных количествах ванадий, никель, кобальт, хром, молибден, рений, серебро, свинец, цинк и другие металлы (Холодов, 1967, 1970, 1973).

Ванадий образует ряд собственных минералов (курумсакиит, карнотит, ванадинит и др.), а также встречается в ассоциации с антраксолитом и графитом; вообще говоря, редкие элементы в большей степени ассоциируются с глинистыми или углеродистыми составляющими фтанитов, нежели с кремнистым веществом.

С фтанитами парагенетически ассоциируются пластовые фосфориты; это плотные коричневато-серые или коричневатые пеллетовые, оолитовые или пизолитовые породы с фосфатным, кремневым или карбонатным цементом. Местами они тонко переслаиваются с кремнистыми или доломитовыми слойками, содержат брекчиевидные или конгломератовидные обломов тех же пород. Залегают в виде мощных пластов, реже — линз. Содержание P_2O_5 колеблется от 26 до 32%.

Джеспилиты встречаются среди вендско-кембрийских отложений спорадически; обычно они представляют собой чередование магнетит-гематитовых и кварцевых слойков; содержание железа достигает 25—35%. В некоторых случаях наряду с железом пластовые тела железистых кварцитов существенно обогащены марганцем.

В районе Малого Хингана (Биджанское месторождение) содержание марганца достигает 30%; он залегают в виде браунитовых, олигонит-родохрозитовых и силикатных слойков, чередующихся с

гематитом; это типичное железомарганцевое месторождение (Ходак, 1973).

Наряду с ванадиеносными фтанидами, пластовыми фосфоритами и джеспилитами в вендско-кембрийских толщах Евразии формировались железорудные и марганцевые месторождения, не связанные с кремнистыми толщами, доломиты, известняки, тиллиты и тиллитоподобные породы.

Основой для анализа закономерностей распределения генетически различных рудных скоплений этого региона может служить карта, изображенная на рис. 5. Она составлена на основе материалов В. М. Сеницына (1962), Г. И. Бушинского (1966), Б. М. Келлера, В. Г. Королева, М. А. Семихатова, Н. М. Чумакова (1968), А. А. Иванова, Ю. Ф. Левицкого (1960), И. Стоклина (Stöcklin, 1968), С. Г. Анкиновича (1961) и собственных данных.

Следует иметь в виду, что приведенный макет имеет один недостаток: он не учитывает относительного перемещения кембрийских континентов, которое, по представлениям глобальной тектоники, существенно меняло как облик самого Евразийского материка, так и конфигурацию отдельных осадочных бассейнов, разделяющих участки суши (Bullard et al., 1965; Creer, 1978; Храмов, 1967; Зоненшайн и др., 1976; и др.). Однако он дает ясное представление об относительном положении осадочных месторождений и накоплений и позволяет точно нанести на схему значительное количество мелких рудопоявлений и рудных точек, что, несомненно, исключалось бы в случае реконструкций с учетом континентального дрейфа.

При рассмотрении карты, изображенной на рис. 5, хорошо видно, что в осадочных кембрийских толщах Евразии выделяются четыре крупные рудные провинции.

В Западном Тянь-Шане и Южном Казахстане располагается первая группа месторождений, среди которых резко выделяется бассейн пластовых фосфоритов в Малом Каратау, крупные скопления ванадиеносных сланцев Большого Каратау, Джебаглы, Сарыджас и железорудное джеспилитовое месторождение Джетымтау.

Каратауский фосфоритоносный бассейн связан с осадочными толщами среднего кембрия; здесь, к северо-западу от г. Джамбула, на площади 3000—3500 км² расположены 5 крупных месторождений и около 40 рудопоявлений пластовых фосфоритов. Фосфоритоносная толща месторождений Чулак-Тау, Ак-сай, Кок-су, Кок-Джон и Джанытас колеблется в мощности от 50 до 120 м и слогается пластовыми пеллетовыми и оолитовыми фосфоритами, спонголитовыми кремнистыми породами, кремнистыми фтанидами и сланцами, а также железомарганцевыми доломитовыми строматолитами и доломитами. Содержание P₂O₅ в рудах колеблется от 26 до 32%; промышленные запасы, по данным Б. М. Гиммельфарба (1946), превышают 1 млрд. т. Палеогеографические запасы, согласно расчетам Г. И. Бушинского (1966), достигают величины 1,1 · 10¹¹ т P₂O₅.

Ванадиеносные фтаниды и сланцы Большого Каратау, Джебаг-

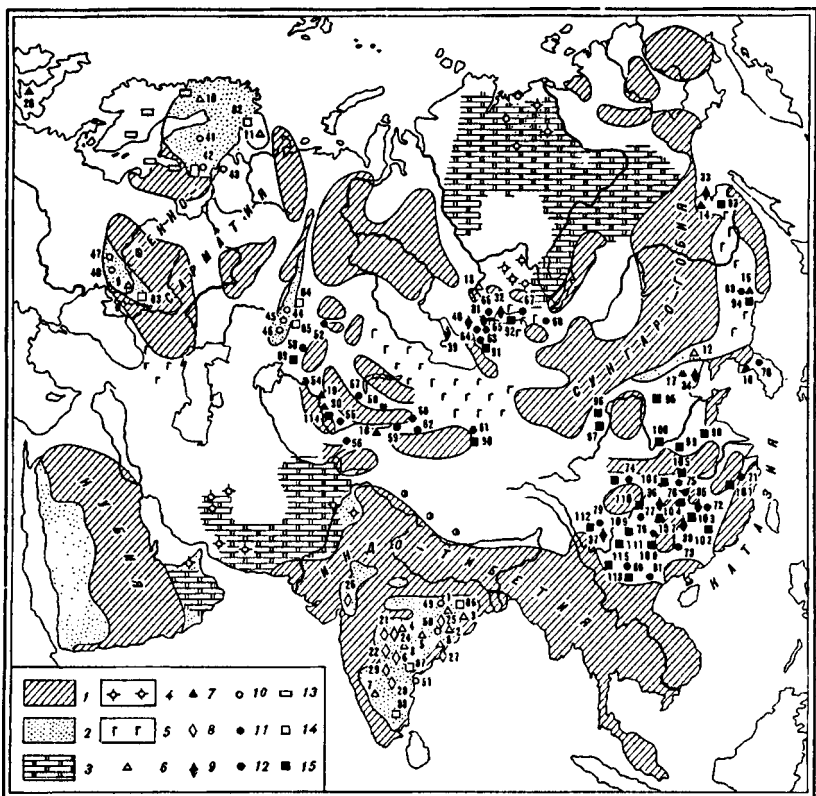


Рис. 5. Палеометаллогеническая схема строения Евразии в вендско-кембрийское время (по В. Н. Холодову, 1973)

I — довендская суша, ныне перекрытая толщей более молодых отложений; *II* — довендская суша, выведенная на поверхность процессами эрозии; *III* — доломитовые осадки вендско-кембрийских морей; *IV* — соли, гипсы, гипоносные мергели в красноватых песчаниках; *V* — районы вулканической деятельности; *VI* — железорудные месторождения докембрия: цифры на карте: (1 — Сингбхум, 2 — Кеонджар, 3 — Гурумахисани, 4 — Джабаллур, 5 — Чанда, 6 — Драг, 7 — Калур, 8 — Бастар, 9 — Кривой Рог, 10 — Кирунаваара и др., 11 — Имандра-Варзуга и Воронья, 12 — Ляонин, 13 — Енисейский край); *VII* — железорудные месторождения вендско-кембрийского водоёма (14 — Удско-Селемджинское междуречье, 15 — Ханкайский район, 16 — Северная Корея, 17 — Хуабей, 18 — Джетумтау, 19 — Малый Каратау, 20 — Карвоншир); *VIII* — марганцеворудные месторождения, гондиты (21 — Чандвара, 22 — Нагпур, 23 — Бандара, 24 — Балагат, 25 — Гангпур, 26 — Чота Удейпур-Панч-Махал; кодуруиты: 27 — Визакхапатнам, 28 — Калур, 29 — Сандур); *IX* — марганцеворудные месторождения венда-кембрия (30 — Малый Каратау, 31 — Усинское, 32 — Сейба, 33 — Удско-Селемджинское междуречье, 34 — Вафанзы, 35 — Чайное; 36 — северо-западный склон Цзяннаня, 37 — Юннань, 38 — Сянтань, 39 — Мазульское, 40 — Дурновское); *X* — ванадиеносные титаномагнетиты докембрия (41 — Отанмеки, 42 — Влимеки, 43 — Пудожгорское, 44 — Кусинское, 45 — Коанское, 46 — Маткальское, 47 — Коростеньское, 48 — Миргородское, 49 — Сингбхум, 50 — Дублабар, 51 — Неллор); *XI* — ванадиеносные углеродисто-кремнистые фтаниты (сланцы) (52 — Джаркайнагач, 53 — Улуатау, 54 — Баласауасандык, 55 — Джебаглинские горы, 56 — Южная Фергана, 57 — Бетпак-Дала, 58 — Кендык-Тас, 59 — Джетымтау, 60 — Сарыжас, 61 — Курук-Тар, 62 — Белкинское, 63 — Белая Уса, 64 — Тамалык, 65 — Сейба, 66 — Восточные Саяны, 67 — Хубсугул, 68, 69 — Ханкайский район, 70 — Северная Корея, 71 — северо-восток Нанчжун, 72 — Северная Цзянси, 73 — юго-восток Цзяннаня, 74 — северная часть Сычуань, 75 — поднятие Хуанлин, 76 — северный склон Цзяннаня, 77 — Гуйджоу, 78 — западный склон Цзяннаня, 79 — провинция Юннань, 80 — район Ляокай,

линских гор и Сарыджаса принадлежат к более глубоководной фации того же палеоводоема; мощность рудоносных толщ здесь достигает 200—280 м, и они представлены тонким и ритмичным чередованием глинистых, карбонатных и углеродистых фтанитов, содержащих повышенные количества ванадия, хрома, свинца, серебра, молибдена, рения, бария и стронция (Анкинович, Анкинович, 1968; Холодов, 1973).

Железистые кварциты района Джетымтау пространственно тесно связаны с вендско-кембрийскими тиллитоподобными породами и представлены линзовидными залежами тонкослоистых магнетит-гематитовых руд, чередующихся с прослоями песчаников и алевролитов с хлористо-гематит-магнетитовым цементом (Королев и др., 1973; Джолдошев, 1964).

В пределах этой провинции выделяется множество субсинхронных мелких рудопроявлений фосфоритов, ванадиеносных фтанитов и сланцев, а также железных и марганцевых руд; характерна также слабая дифференциация рудного материала, в результате которой фтаниты и железомарганцевые руды содержат повышенные количества P_2O_5 в виде конкреций и микростяжений, а среди пластовых фосфоритов встречаются пласты и линзы ванадиеносных фтанитов (Холодов, 1973).

Вторая рудная провинция находится в пределах Алтая, Саян и Монгольской Народной Республики. В ней сосредоточены месторождения пластовых фосфоритов Хубсугульского фосфоритоносного бассейна, многочисленные мелкие рудопроявления фосфоритов и ванадиеносных черных сланцев, а также крупные месторождения марганцевых руд.

Хубсугульский фосфоритоносный бассейн занимает площадь около 25 тыс. км²; он пространственно связан с областью развития верхнерифейско-кембрийских отложений, представленных карбонатно-терригенными породами. На территории бассейна известны семь крупных месторождений пластовых фосфоритов (Хубсугульское, Ухагольское, Улеин-Даба, Манхан-Ула, Бэрхиму-Ула, Цаган-Нур, Хогоргаин) и множество мелких рудопроявлений. Пластовые фосфориты приурочены к карбонатной хубсугульской серии кембрийского возраста; в разрезе преобладают афанитовые и мелкозернистые (пеллетовые) разности, содержащие 20—22% P_2O_5 . Промышленные запасы всего бассейна А. В. Ильин (1973) оценивает в величину $1 \cdot 10^{11}$ т фосфоритов, тогда как палеогеографические запасы по тому

81 — Мау-Кок); XII — черные кремнисто-глинистые сланцы с *Lingulella* — район рек Спити-Парахио; XIII — черные кварцевые сланцы кольма; XIV — апатитовые рудопроявления докембрия (82 — Гремяха-Вырмес, 83 — Криворожье, 84 — Кусинское, 85 — Копанское, Чернореченское, Маткальское, 86 — Бихара, 87 — Куддап, 88 — Трихинополи); XV — рудопроявления и месторождения фосфоритов венда-кембрия (89 — Улутау, 90 — Куруг-Тар, 91 — Белкинское, 92 — Сейба, 93 — Удско-Селемджинское междуречье, 94 — Ханкайский район, 95 — Шаньси, 96, 97 — западная часть Ордоса, 98 — Богуншань, 99 — западная часть массива Хуайян, 100 — северный склон Циньлин, 101 — северо-восток Нанчжун, 102 — Гуандун, 103 — Чайное, 104 — северный склон Цзяннаня, 105 — поднятие Хуайян, 106 — поднятие Хуанлин, 107 — северо-запад Цзяннаня, 108 — западный склон Цзяннаня, 109 — Гуйджоу, 110 — среднее течение рек Янцзы и Гуйджоу, 111 — р. Янцзы в Юннани, 112 — Юннань, 113 — Ляокай, 114 — северная часть Сычуань, 115 — Малый Каратау, 115 — Куньян)

же автору превышают $2-3 \cdot 10^{11}$ т пятиоксида фосфора. В тесной парагенетической связи с фосфоритами Хубсугула встречаются бокситоносные породы, железомарганцевые рудопроявления и редкие линзы черных ванадиеносных кремней.

Особый интерес представляет ассоциация фосфоритов и бокситов; боксонская свита, широко распространенная в Боксон-Сархойском прогибе, оказывается синхронной фосфоритоносным толщам Хубсугула и содержит горизонт бокситов мощностью от 2 до 20 м, залегающий на закарстованной поверхности доломитов и перекрытой фосфоритами и глинистыми сланцами (Еганов, 1968). Ассоциация фосфоритов и бокситов свидетельствует о большой роли процессов выветривания в формировании рудоносных толщ провинции.

Много более мелких рудопроявлений фосфоритов известно в пределах Алтае-Саянского прогиба; они приурочены к двум различным стратиграфическим уровням. Месторождения Тамалык и Белая Уса залегают среди нижнекембрийских отложений, а месторождения Горной Шории и Сейбы (Белка, Мрасское, Конзасское и др.) связаны с вендско-рифейскими толщами. Характерна тесная связь фосфатопроявлений этого района с корами выветривания (Занин, 1968).

Для районов Алтая и Саян очень характерны крупные месторождения марганцевых руд нижнекембрийского возраста — Мазульское, Дурновское, Мало-Урюпинское, Янгельское, Ильинское и другие. (Миртов, Тарасова, 1980). В большинстве случаев это родохрозитовые или хлорит-родохрозитовые скопления, содержащие линзовидные скопления фосфоритов, приуроченные к отложениям нижнего кембрия и тесно связанные с ванадиеносными черными кремнистыми сланцами и кремнистыми вулканогенно-осадочными породами.

Обращает на себя внимание сложная связь этих рудных скоплений с вулканитами. Последние по составу сильно варьируют от диабазов, диабазовых порфиритов, а также кварцевых кератофилов и альбитофилов и до базальтоидов, яшм и различных туфогенных образований. Местами наблюдается пространственная разобщенность оруденения и продуктов вулканической деятельности.

Одни исследователи (Бетехтин, 1946; и др.) считают эти скопления марганца типично осадочными, другие (Сулов, 1967; Соколова, 1968, 1982) — эффузивно-осадочными.

Третья рудная провинция Евразии захватывают районы Приморья; она характеризуется развитием железных руд типа джеспитов, железомарганцевых кремнистых руд и пластовых фосфоритов.

Марганцевые и железомарганцевые руды здесь также очень широко распространены: они встречены среди верхнепротерозойских и кембрийских отложений Буреинского (Южно-Хинганское, Биджанское, Теплоозерское, Поперечное месторождения), Ханкайского (Смольное, Долинское) массивов и Монголо-Охотской складчатой области (Джагды), Удско-Селемджинского междуречья. Для двух первых регионов характерна очень тесная пространственная и гео-

химическая связь тонкослоистых кремнисто-железистых и кремнисто-марганцевых скоплений. Главными минералами марганца являются браунит и родохрозит, железа — гематит. Содержания марганца достигают 58%, железа — 16%. В составе рудоносных формаций следы эффузивной деятельности практически отсутствуют (Меркурьев и др., 1982). В связи с этим ряд исследователей рассматривают эти рудные образования как типично осадочные (Ициксон, Музылев, 1963; и др.).

В целом месторождения Монголо-Охотской складчатой области отличаются несколько другим сочетанием полезных ископаемых; здесь преобладают железорудно-марганцевые месторождения, парагенетически связанные с пластовыми фосфоритами и черными ванадиеносными сланцами, причем по сравнению с фосфоритами железомарганцевое оруденение определено отступает на второй план. Местами фосфориты и железные руды ассоциируются с эффузивами спилит-диабазового ряда, яшмами и туфогенными образованиями (Шехоркина, Погорелова, 1963; Кулиш, 1980). Очень часто руды оказываются сильно метаморфизованы и изменены вторичными процессами.

Четвертая рудная провинция захватывает значительные площади Южного Китая (КНР) и Северо-Западного Вьетнама (ДРВ). Здесь в кембрийских и синийских отложениях известны многочисленные мелкие рудопроявления пластовых и желваковых фосфоритов, ванадиеносных черных сланцев и фтанитов, а также марганцевых руд (см. рис. 5). На этом фоне резко выделяется крупный фосфоритоносный бассейн провинции Юннань (КНР), апатитоносный Лаокайский бассейн (ДРВ), марганцевые месторождения Сянь-Тянь и Вафанзы, приуроченные к синийскому комплексу пород, и ванадиеносные углеродисто-кремнистые сланцы нижнего кембрия провинций Синань и Наньдзун (Бушинский, 1966).

Наиболее крупные фосфоритовые месторождения провинции локализируются в пределах впадины Синань (КНР, ДРВ); в ее восточной части, вдоль всего поднятия Цзяннаня, в субмеридиональном направлении прослеживается синийско-кембрийский фосфоритовый пояс, охватывающий площадь около 230 тыс. км². В западной части впадины, вдоль поднятия Кэндэн и Тонкинского массива располагается кембрийский фосфоритовый пояс, охватывающий площадь около 180 тыс. км².

Синийско-кембрийский пояс представлен несколькими крупными месторождениями пластовых и желваковых фосфоритов, тесно связанных с тиллитами, черными кремнистыми сланцами и доломитами, и множеством мелких фосфатных рудопроявлений.

В отличие от него западный кембрийский пояс складывается пластовыми фосфоритами, пространственно ассоциирующимися с железными рудами, что особенно хорошо видно на примере фосфоритового месторождения р-на Куньян (Wang, 1942; Бушинский, 1966). По данным Ванг-Чунг-ву (Wang Chung-wu, 1979) среди фосфори-

тоносных отложений всего пояса выделяются три литофации: 1) прибрежная фация желваковых кластических фосфоритов; 2) более глубоководная фация карбонатных пластовых фосфоритов; 3) самая глубоководная фация кремнистых фосфоритов. Содержание P_2O_5 в пластовых фосфоритах достигает 36—38% (Бушинский, 1966).

Непосредственным продолжением этого пояса к югу являются апатитоносные толщи Вьетнама; они прослежены в виде участка длиной в 70 км и шириной 5—7 км. На этой площади установлены 3 месторождения (Мау-Кок, Ланг-Мо, Кам-Дыонг) и много мелких рудопроявлений апатитов, приуроченных к свите Кок-сан предположительно кембрийского возраста. Рудоносным является интервал в 6—12 м, сложенный доломит-apatитовыми рудами с примесью кварца, углистого и марганцевистого вещества; содержание P_2O_5 колеблется от 26 до 34%. Предполагается, что апатитовые толщи являются метаморфическим аналогом фосфоритоносных отложений провинции Юннань (Калмыков и др., 1962).

Для фосфоритоносных отложений впадины Синань характерно полное отсутствие следов эффузивной деятельности; промышленные запасы провинции Юннань (КНР) оцениваются в $42 \cdot 10^6$ т P_2O_5 (Notholt, 1979). Палеогеографические запасы всей впадины, вычисленные на основе материалов Г. И. Бушинского, можно приравнять к $10—11 \cdot 10^{11}$ т P_2O_5 .

В районе впадины Хуабей, к северу от Пекина (КНР) в синийских и кембрийских отложениях района Ань-Шань развиты железистые и марганецсодержащие кварциты (Бушинский, 1966).

Марганцеворудные месторождения Сянь-Тянь, Вафанзы и Чайное залегают в толще синийских углеродисто-кремнистых пород, но оруденение в них тесно связано с карбонатными отложениями, да и в рудах преобладает родохрозит.

Исследования последних лет существенно расширили представления о металлогенических особенностях вендско-кембрийской эпохи в Евразии.

Так, например, сравнительно недавно в северо-западных районах Пакистана, между поселками Музафарабад и Абботабад, были найдены кремнистые толщи и пластовые фосфориты, приуроченные к пермотриасовым отложениям; более поздние находки хиолитов, а также палеопочв в кровле фосфоритоносных отложений позволили отнести их к нижнему кембрию (Fuchs, Mostler, 1972; Ghaznavi et al., 1983). Между тем, в этих районах отчетливо вырисовывается целый фосфоритоносный бассейн, в котором желваковые и пластовые фосфориты формации Хэзэйр, пространственно связанные с железными рудами формации Гелдейн, образуют несколько крупных залежей; суммарные промышленные запасы P_2O_5 могут достигать $17 \cdot 10^6$ т (Bhatti, 1978).

Возможно, что фосфоритоносные кремнистые и железорудные вендско-кембрийские отложения протягиваются в Малые Гималаи и ряд других районов Северной Индии.

Вторым крупным фосфоритоносным и сходным с Евразией в металлогеническом отношении континентом является Австралия. Здесь в среднекембрийских толщах в 1966—1968 гг. был открыт и разведан крупнейший фосфоритоносный бассейн Джорджина (Квинсленд, Северная Австралия).

Фосфоритоносные отложения в этом регионе обнажаются на площади около 80 тыс. км²; в настоящее время здесь подсчитаны запасы 6 очень крупных месторождений фосфоритов (Дачис, Эрдмоур, Вонаракс, Леди Энни и Леди Джен, Черрин Крик и Леди Крик) и 6 более мелких, не считая многочисленных рудопроявлений (Cook, Shergold, 1979).

Пластовые фосфориты ассоциируются с доломитами, черными кремнистыми сланцами и кремнями, линзами железных руд, эвапоритами и тиллитоподобными породами; по структурным особенностям преобладают пеллетовые и массивные фосфориты. Содержание фосфора колеблется от 18 до 31%, мощность продуктивных пластов достигает десятков метров. Фосфоритоносные отложения и их стратиграфические эквиваленты следов вулканической деятельности не содержат. Промышленные запасы P₂O₅ оцениваются в 2,5—3,0·10⁹ т (Notholt, 1979). Палеогеографические запасы бассейна не рассчитывались, но, судя по материалам П. Говарда и М. Хуга (Howard, Hough, 1979), они вряд ли были меньше 2—3·10¹¹ т P₂O₅.

В южной части Австралии, в районах хр. Флиндерс и на площади штата Виктория, известны более мелкие рудопроявления пластовых фосфоритов; с ними теснейшим образом ассоциируются ванадиеносные черные сланцы и кремни.

Как выяснилось сравнительно недавно, вендско-кембрийская металлогеническая эпоха довольно четко проявилась и в пределах Африки. Здесь, на границе между Верхней Вольтой, Нигером и Бенином недавно был открыт крупный фосфоритоносный бассейн, связанный с отложениями венда, точнее — с группой формаций Пендъяри (675—615 млн лет). Фосфориты приурочены к формации Кодъяри и ее стратиграфическим эквивалентам. С пластовыми накоплениями фосфоритов в разрезе тесно связаны тиллиты, доломиты и известняки, содержащие барит, тонкослоистые кремни и железомарганцевые руды; встречаются прослойки вулканогенных пород (туффиты, пеплы).

Фосфоритоносный бассейн вытянут с юго-запада на северо-восток, занимая площадь в 3200 км²; здесь установлено 6 крупных месторождений высококачественных пластовых фосфоритов, содержащих от 20 до 32% P₂O₅. Промышленные запасы оцениваются в 1·10⁸ т (Trompette et al., 1980).

Имеются основания считать, что сходные по возрасту месторождения фосфоритов развиты в Мавритании (Slansky, 1979) и Сенегале (Sougy, 1964). В Гане и Того известны крупные железорудные проявления, связанные с тиллитами.

На Южноамериканском континенте крупные месторождения пластовых фосфоритов разрабатываются в Бразилии. Здесь наиболее

перспективна на фосфор серия Бамбуи, принадлежащая позднему докембрию — раннему кембрию; она оказалась фосфоритоносной в пределах штатов Минас Жераис, Гояс и Байя (Cartchart, 1978). В ее нижней части залегают тиллитоподобные конгломераты. Фосфориты встречены в средней части серии Бамбуи, в пределах формации Параопеба, в основании толщи желтых, красных и зеленых глин. Мощность продуктивной пачки достигает 80 м, а содержание P_2O_5 колеблется от 5 до 30%. Фосфориты тонкослоисты, смяты в систему изоклинальных складок и слагаются мелкими и удлиненными фосфоритовыми пеллетами и обломками кварца. Местами фосфориты ассоциируются с карбонатными породами и кварцитами.

В настоящее время разрабатывается месторождение Патос-де-Минас, хотя залежи фосфоритов известны также у г. Поунт Кайда и в других районах. Промышленные запасы оцениваются в 453 млн т руды со средним содержанием 11—12% P_2O_5 ; по-видимому, они сильно занижены по сравнению с потенциальными возможностями этого региона (Notholt, 1979; Cartchart, 1979).

В пограничных районах Бразилии и Боливии, прилегающих к границе между этими двумя государствами, расположен ряд крупных железомарганцевых месторождений, объединенных под общим названием Морро-ду-Урукум или Серрания-де-Мутун; они принадлежат к толщам позднего докембриа—нижнего палеозоя. Железистые кварциты этого региона резко обеднены SiO_2 и обогащены железом и марганцем; они представляют собой богатейшие руды и содержат колоссальные запасы черных металлов (Дорр, 1975).

По количеству залежей фосфоритов в вендских и кембрийских отложениях Северная Америка сильно уступает Южной. Здесь мелкие рудопроявления желваковых фосфоритов известны в кембрийских толщах Восточной Канады (остров Ньюфаунленд, район Сент Джон). Кроме того, рудопроявления пластовых фосфоритов известны в кембрийских отложениях штата Невада (США), где их фациальное положение аналогично фосфоритам бассейна Джорджина (Palmer, 1979) и на склонах Аппалачей (Hamilton, 1961).

Кремнистые толщи получали распространение в поясе Кордильер и Аппалачей; здесь в вендское время формировались спилитово-кремнистая формация Неваджос (Оклахома), а в кембрийское время — кварциты формаций Эбрам, Стивенс, Чехлови, Аньетам и др. (Ирдли, 1954).

Очевидно, что в вендско-кембрийское время сходные процессы осадкообразования охватили почти все континенты земного шара.

Центром осадочного рудогенеза в венде и кембрии, бесспорно, являлась Евразия; меньшее значение описанная ассоциация пород и руд имела в Австралии и Африке. Наконец, в пределах Северной и Южной Америки формирование осадочных рудных скоплений постепенно затухало, хотя отдельные составляющие той же ассоциации здесь фиксируются довольно определенно.

Характерно, что в ряде районов образованию рудных скоплений предшествовали процессы глубокого химического выветривания ра-

нее сформированного девонского субстрата. Так, например, предкембрийские коры выветривания были установлены в хр. Курук-Тар (Ху Шу-юн, 1958), в хр. Джетымтау (Адышев и др., 1967), в хр. Улутау (Ергалиев, 1965), в хр. Малый Каратау и Боролдайтау (Максумова, 1975). По-видимому, они типичны для многих районов Казахстана и Тянь-Шаня. Выше мы уже подчеркнули ту связь, которая существует между бокситами Боксона и фосфоритами Хубсугульского бассейна. Если к этому добавить весьма представительный материал по Китайской платформе, приведенный в работе В. Г. Королева и др. (1975), то вывод этих исследователей о том, что начало вендско-кембрийского этапа в Евразии ознаменовалось широким развитием плоской суши с проявлением на поднятиях кор выветривания, а в прогибах — маломощной красноцветной формацией, получает довольно определенное звучание.

К этому следует добавить, что Ф. Кайзер и П. Дж. Кук (Keyser, Cook, 1972) описали также остатки кор выветривания на выступе Берк Ривер в кровле терригенной формации Маунт-Берни, подстилающую фосфоритоносную толщу бассейна Джорджина (Австралия).

Изучение литолого-фациальных особенностей строения рудоносных отложений отдельных регионов Евразии в сочетании с историей их геологического развития привело к важному выводу о том, что формирование пластовых фосфоритов, железомарганцевых руд и черных металлоносных сланцев осуществлялось не в едином палеоводоеме океанического типа, а в системе проливообразных эпиконтинентальных морских бассейнов, частично изолированных друг от друга участками суши (Киссин, 1941; Страхов, 1948; Боровиков, 1955; Гзовский, 1959; Анкинович, 1961; Холодов, 1973; Ронов и др., 1974, 1981). О существовании многочисленных островов и микроконтинентов, разделявших вендско-кембрийские палеоводоемы, свидетельствует заметное уменьшение мощностей рудовмещающих толщ, погрубение терригенного материала, массовое появление мелководных текстур (косой слоистости, знаков ряби, биогермных построек типа рифов), увеличение количества размывов и изменение состава галек по направлению к областям устойчивых (во времени) поднятий.

Наконец, чрезвычайно важным представляется то обстоятельство, что во время накопления пластовых фосфоритов, кремней, кремнистоуглеродистых фтанитов и железомарганцевых руд общее поступление терригенного материала в палеоводоем было весьма замедленным, что и нашло свое отражение в малых темпах осадочного породообразования (Смирнов, 1972; Королев и др., 1973).

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ДОКЕМБРИЙСКИХ РУДНЫХ ЭПОХ

Сравнивая между собой металлогенические особенности нижнепротерозойской и вендско-кембрийской эпохи, нельзя не отметить их удивительное геохимическое сходство. Действительно, «набор» рудных скоплений, формировавшихся в водоемах этих эпох, почти

Схема геологии по М.А. Семихатову, 1974—1979	Возраст млн. лет	Тектоно-магматические циклы	Важнейшие породообразующие процессы			Масштаб и направленность тектонических процессов	Этапы развития питающих провинций в истории	
			Основная эффузивная деятельность	Интрузия				Осадочное породообразование
				Основные	Кислые			
Фанерозой	10—210—395	Альпийский Герцинский Каледонский					Планетарное формирование чехла древних платформ Локальное развитие геосинклиналей и разрастание древних платформ за счет орогенов; формирование чехла молодых платформ	В составе питающих провинций ведущее значение приобретают осадочные породы
	650±50	Панафриканский					Наряду с основными эффузивами, кислыми магматическими и осадочными породами в составе питающих провинций большую роль начинают играть основные магматические породы ряда габбро-анортозит	
Верхний протерозой или рифей	1000±50	Гренвилльский					Планетарное формирование фундамента платформ	В составе питающих провинций преобладают кислые магматические породы (гранитоиды)
	1350±50	Эльсонский						
Нижний протерозой или афебий	1650±50	Свекофенский					Формирование древних ядер щитов Заложение зеленокаменных поясов Земли	В составе питающих провинций преобладают основные эффузивы и эффузивно-Осадочные породы
	1900±100							
Архей	2600±100	Позднеархейский					"Лунная" стадия газытия Земли	
	3000±100							
Катархей	3500±100							
	4500±150							

Рис. 6. Эволюция питающих провинций в истории Земли (Холодов, 1975; с дополнениями)

тождествен; повсеместно осуществлялась концентрация железа, кремнезема, марганца, фосфора, ванадия, магния и других элементов ряда протокристаллизации, элементов, скорее типичных для основных, чем для кислых магматических пород.

Сочетание рудных компонентов, накапливавшихся в водоемах докембрия, уникально и не имеет аналогов в фанерозойском осадконакоплении. Более того, постоянное сонахождение химических элементов, отличающихся друг от друга по миграционной способности, по формам миграции, условиям концентрации и другим химическим особенностям, заставляет искать их источник не в водах Мирового океана, как это делают Х. Борхерт (Borchert, 1952, 1960), Дж. Дривер (Drever, 1974), Х. Холланд (Holland, 1978) и др., а на водосборах прилегающих континентов. Становится также очевидным, что такие крупные массы металлоносных осадков в относительно короткий промежуток времени могли быть сформированы только за счет какого-то очень мощного источника металлов в области осадконакопления; таким источником, на наш взгляд, служили своеобразные питающие провинции протерозоя, в составе которых определяющую роль играли не осадочные, а эффузивно-интрузивные породы (Холодов, 1976, 1981, 1987; и др.).

На рис. 6 приводится общая схема эволюции питающих провинций в истории нашей планеты, подробно обоснованная нами в ряде предшествующих сообщений. Следует иметь в виду, что состав тех водосборных площадей, на которых мобилизовывался осадочный материал, в конце архея или в начале протерозоя определялся следующими петрографо-геохимическими особенностями:

1) эффузивные породы основного состава были, по-видимому, наиболее распространенными образованиями на древнейших этапах развития Земли;

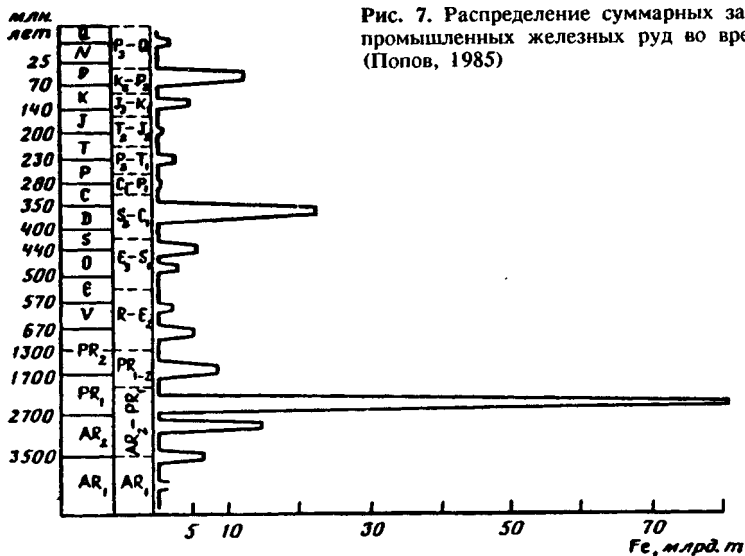
2) основной и ультраосновной вулканизм (коматииты, базальты) играл большую роль в формировании зеленокаменных поясов и в качестве поставщика принимал активное участие в субсинхронном осадочном процессе (Богатиков и др., 1980; Конди, 1983);

3) в толщах пород, слагающих зеленокаменные пояса, были широко распространены толщи железистых кварцитов типа Алгома, связанные с эффузивами и содержащие огромные запасы железа, марганца и цветных металлов;

4) все магматические породы архея, включая эндербит-чарнокитовые и тоналит-трондьемитовые породы («серые гнейсы»), содержат относительно повышенные количества Fe_2O_3 , FeO , MnO , V , Cr , P_2O_5 и других элементов ряда протокристаллизации (Холодов, 1989).

Общая геохимическая специализация допротерозойского субстрата, по-видимому, отражает прямое геохимическое влияние мантии; в этой оболочке Земли, как это стало известно из расчетов А. Э. Рингвуда (1972), содержится 9,25% окислов железа, 38,10% окислов магния и значительное количество химических элементов ряда протокристаллизации (хрома, титана, ванадия, никеля, фосфора и др.).

Рис. 7. Распределение суммарных запасов промышленных железных руд во времени (Попов, 1985)



Докембрий	Палеозой					Мезозой			Кайнозой		Возраст
	Ст	S	D	C	P	Tr	J	Cy	Tr	Q	
?											Руды коры выветривания
?											Озерно-болотные руды
											Морские гидрогетит-шамозитовые руды
					Нет						Джеспилитовые руды
					?		?		?		Эффузивно-осадочные руды

Рис. 8. Стратиграфическое распределение фациальных типов железных руд (Страхов, 1947)

Мобилизация, перенос и осаждение мантийного материала в самом начале развития осадочных циклов могли, по-видимому, создавать не обычные, а металлоносные осадки, осадки, резко обогащенные химическими элементами основных интрузий и эффузивов.

Последующее уменьшение роли мантийного вещества в осадочном процессе было связано с широким развитием гранитоидов на водо-

сборах нижнего протерозоя (см. рис. 6), с усилением разнообразия в магматическом процессе и появлением щелочных пород, Li—F-гранитов, кимберлитов и других сложных образований в рифее и фанерозое (Богатиков и др., 1983), а также с формированием осадочной оболочки Земли, которая в фанерозое сделалась важнейшей составной частью питающих провинций.

Возможно, что именно ослабление влияния мантийного начала отражается в распределении запасов железорудных месторождений; из рис. 7 хорошо видно, что после нижнепротерозойской железорудной эпохи, сосредоточившей в себе «львиную» долю мировых запасов железа, только девонская и палеогеновая эпохи более или менее приближаются к этому феномену. В целом же интенсивность накопления железа в рудных месторождениях неуклонно падает от протерозоя к кварталу.

Здесь нельзя не напомнить, что, по Н. М. Страхову (1947), в этом же направлении коренным образом меняются ведущие типы железорудных месторождений (рис. 8). Осадочные и вулканогенно-осадочные джеспилиты докембрия в фанерозое сменяются морскими гидрогетит-шамозитовыми железорудными месторождениями, в карбоне появляются и получают широкое распространение вплоть до наших дней озерно-болотные руды, а с начала мезозоя лидируют гидроксидные железные руды, связанные с корами выветривания.

Очевидно, что железорудный процесс во времени трансформируется и количественно и качественно.

Очень большую роль в создании геохимической специфики осадочного процесса в протерозое играло интенсивное химическое выветривание, предшествующее каждой эпохе; следы формирования кор выветривания и связанных с ними олигомиктовых золотоносных конгломератов отмечаются в основании джеспилитовых железорудных серий в нижнем протерозое. Большое распространение имеют коры выветривания в эпоху, предшествующую вендско-кембрийскому оруденению.

Необходимо, однако, подчеркнуть, что процессы мобилизации осадочного материала в условиях развития разнообразных кристаллических пород на водосборах, несомненно, носили избирательный характер.

Действительно, как было показано в работах Е. Вейншенка (Weinschenk, 1906), Б. Б. Полюнова (1934), В. П. Казаринова (1969), В. П. Петрова (1967), процессы выветривания в значительной степени зависят от петрографического состава разрушающихся пород; в общих чертах выветривание базитов и гипербазитов осуществляется всегда гораздо интенсивнее, нежели выветривание гранитоидов. Более того, экспериментально исследовавший эту проблему Ж. Педро (1971) показал, что по скорости проникновения вод и по степени полного разложения породы базальты в 11 раз превосходят граниты. Эти данные означают, что даже при равенстве ареалов кислых и основных магматических пород извлечение рудных компонентов будет протекать таким образом, что наиболее важным поставщиком

Таблица 3. Содержание рудных компонентов в 1 м³ породы (в кг)

Тип пород	Компонент						
	Fe ⁺³	Fe ⁺²	Fe _{общ}	TiO ₂	MnO ₂	P ₂ O ₅	V
Базальт	95	125	220	34	7,8	11,3	0,63
Гранит	29		66	10	3,2	5,06	0,045
Габбро	69	144	213	30	4,04	8,7	0,77
Осадочная порода	53	32	85	15	2,15	3,17	0,28

Примечание. С учетом данных Дэли (1936) и А. Б. Ронова (1980).

вещества в зону гипергенеза всегда будут являться именно основные породы.

Не вызывает также сомнения, что при соотношении площадей кислых и основных магматических пород в 10 : 1 и при избирательном выветривании основных магматитов, в 10 раз превышающем интенсивность разложения кислых, в зоне осадкообразования неизбежно должны были бы возникать ситуации, при которых элементы ряда протокристаллизации играли ведущую роль в составе речного стока¹.

Наряду с интрузивными породами в строении водосборов протерозоя большую роль играли основные эффузивы. В настоящее время их распространенность оценивается в 15% от площади континентов (Беус, 1972). Можно, однако, предположить, что в протерозое эта величина могла достигать 30—40% общей поверхности размываемых областей.

Избирательность процессов выветривания петрографически разных магматических пород усиливалась тем обстоятельством, что химические элементы распределяются среди различных типов магматических и осадочных пород крайне неравномерно (табл. 3). Как это следует из цифр, приведенных в таблице, в одном кубическом метре базальта или габбро заключено в 10—15 раз больше ванадия, в 2—3 раза больше железа и титана, в 1,5—2 раза больше марганца и фосфора, чем в том же объеме гранита или средней осадочной породы. Это означает, что водосборные площади в протерозойское время являлись гораздо более мощными источниками железа и других химических элементов ряда протокристаллизации, нежели любые другие водосборы более поздних эпох.

Следует также напомнить, что в нижнепротерозойское время коры выветривания, по-видимому, формировались при отсутствии наземной растительности, при дефиците кислорода и при избытке CO₂ в атмосфере. Согласно данным Ж. Педро (1971), подобные

¹ По весьма неполным данным в настоящее время базитовые и гипербазитовые интрузии слагают 10% площади фундамента платформ и 7% площади геосинклиналей (Беус, 1972); думается, что отношение кислых и основных магматических пород, равное 1 : 10, в области фундамента древних платформ было достигнуто еще в нижнем протерозое.

условия разложения исходных материнских пород должны были стимулировать интенсивный вынос магния и двухвалентного железа, которые практически не должны быть накапливаться в верхних горизонтах кор.

Несколько иначе реализовались процессы корообразования в довендское время; хотя наземная растительность и в этом случае не принимала активного участия в геохимических процессах, в атмосфере этого времени уже присутствовал свободный кислород, и это благоприятствовало гидролизу трехвалентного железа и его накоплению в корах вместе с Al_2O_3 и TiO_2 .

Таким образом, в первом случае коры выветривания играли роль поставщика материала в смежные бассейны седиментации, а во втором — препятствия на пути миграции некоторых рудных компонентов, особенно таких, как железо, титан, алюминий и ряд поливалентных химических элементов.

Эта особенность докембрийского выветривания, по-видимому, не распространяется на фосфор, который в исходных материнских породах был заключен в апатитах и вел себя индифферентно по отношению к эволюции окислительно-восстановительных обстановок. Тем не менее она оказывала несомненное влияние на состав рудных скоплений, образующихся в палеоводоемах различных эпох.

Кроме химических элементов группы железа, в процессах осадконакопления протерозоя большую роль играл кремнезем. Возможность извлечения коллоидного кремнезема из магматических пород разного состава оценивается на графике рис. 9. На нем слева показано общее количество и формы SiO_2 в одном кубическом метре базальта, гранита, габбро-анортозита и средней осадочной породы; справа от этих колонок (черное) показано то количество растворенного SiO_2 , которое может быть вынесено из 1 м^3 породы в результате развития процессов выветривания. В основу расчетов положены реальные цифры, полученные Н. А. Лисицыной (1973) при изучении современных и древних кор выветривания, развитых на базальтах Гавайских островов, на гранитоидах Сейшельских островов и на амфиболитах Украины. Количество SiO_2 , вынесенного из средней осадочной породы, было вычислено с учетом взвешенного и растворенного SiO_2 современного Мирового океана (Гордеев, 1983).

Выводы по выносу растворенного SiO_2 из базальтов и гранитов были перепроверены экспериментально; на соответствующих колонках нанесены данные Ж. Педро (1971), который выщелачивал кремнезем из пород в аппаратах Сокслета, применяя дистиллированную воду (нижние цифры) и воду с углекислотой (верхние цифры).

Анализ приведенного графика позволяет сделать ряд важных выводов. Прежде всего, обращает на себя внимание то обстоятельство, что все магматические породы в отличие от пород осадочных являются мощным поставщиком SiO_2 . Действительно, из 1 м^3 базальта может быть извлечено $1112\text{ кг } SiO_2$, а из гранита — 802 кг , тогда как 1 м^3 средней осадочной породы продуцирует только 42 кг кремнекислоты.

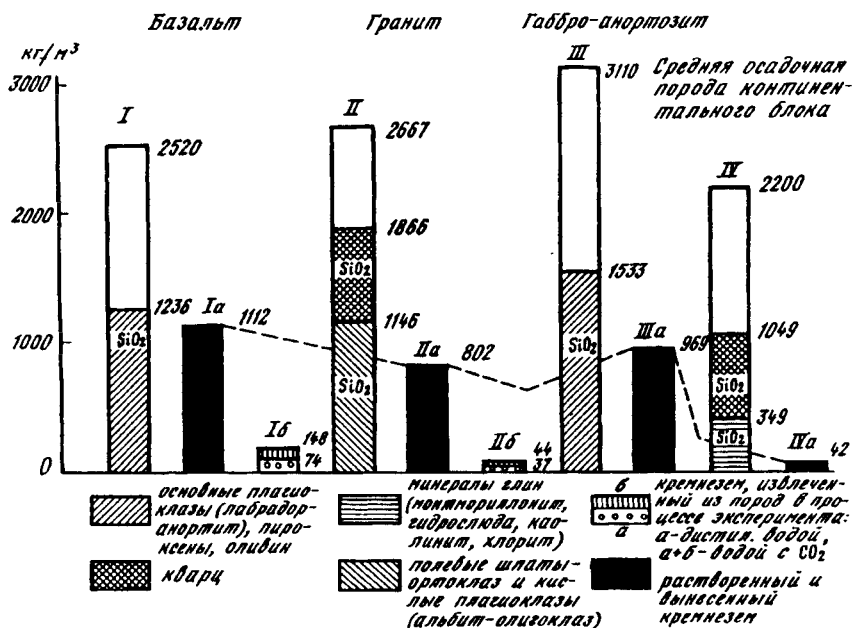


Рис. 9. Закономерности поведения SiO₂ в процессе выветривания вулканических, магматических и осадочных пород. Наиболее вероятные количества извлекаемого из главных типов пород SiO₂:

I^a, II^a, III^a — по данным Н. А. Лисицкой (1973); IV^a — данные автора с учетом материалов В. В. Гордеева (1983); количества SiO₂, извлеченного из вулканогенных и магматических пород в экспериментах Ж. Педро (1971) — I^b и II^b.
 1 — основные плагиоклазы (лабрадор-анортит), пироксены, оливин, 2 — кварц, 3 — минералы глины (монтмориллонит, гидрослюда, каолинит, хлорит), 4 — полевые шпаты (ортоклаз) и кислые плагиоклазы (альбит-олигоклаз), 5 — кремнезем, извлеченный из пород в процессе эксперимента, 6 — растворенный и вынесенный кремнезем

Кроме того, очевидно, что минералогический состав магматических пород оказывает большое влияние на вынос кремнекислоты; хотя в гранитах суммарное содержание SiO₂ достигает 1866 кг/м³, из них выносятся только 802 кг/м³, что заметно уступает базальтам. Причиной такого парадокса является то обстоятельство, что почти треть SiO₂ в гранитах заключена в устойчивом при выветривании кварце и не подвержена разложению в зоне гипергенеза.

Наконец, следует подчеркнуть, что основные плагиоклазы, пироксены и оливин, слагающие базальты, в условиях зоны гипергенеза оказываются обычно весьма слабо устойчивыми и благодаря этому именно базальт, бесспорно, является самым мощным поставщиком кремнекислоты.

Очевидно, что широкое распространение кремневых осадков в водоемах протерозоя хорошо увязывается с выветриванием преиму-

щественно основных эффузивно-магматических комплексов на континенте.

Огромное значение в образовании протерозойских эпох рудогенеза имел замедленный привнос терригенных компонентов в конечные водоемы стока; он, очевидно, был вызван периодами стабилизации тектонических движений и широкого развития пенеплена на континентальном блоке.

Общеизвестно, что в результате совместно реализующихся механического и химического переноса осадочного материала в зоне осадконакопления непрерывно осуществляется геохимическое рассеяние рудного материала.

Соотношение между интенсивностью процессов концентрации и рассеяния химических элементов в осадочном процессе определяется следующим образом. Согласно данным Н. М. Страхова (1963), общая масса железа, рассеянного в осадочных отложениях Земли, при кларке 3,33% равна величине $4,5 \cdot 10^{16}$ т; между тем масса железа, сосредоточенного во всех осадочных железорудных месторождениях мира, составляет только $3,5 \cdot 10^{12}$ т, что соответствует 1/10 000 доле от рассеянного.

Подсчеты А. Б. Ронова и Г. А. Корзиной (1960), а также В. Н. Холодова (1973) показывают, что в осадочных породах в рассеянном состоянии заключено $8,2 \cdot 10^{14}$ т фосфора; между тем мировые запасы фосфоритов оцениваются величиной $1,8 \cdot 10^9$ т, что составляет 1/450-тысячную долю от рассеянного.

Все это позволяет прийти к выводу, что плавным осадочным процессом является рассеяние химических элементов, формирующее их среднее, кларковое содержание в слоистой оболочке Земли, возникновение же рудных скоплений представляет собой гораздо более редкий частный эпизод геологического процесса.

С другой стороны, между распределением средних кларковых содержаний железа и фосфора и запасов рудных месторождений тех же компонентов во времени существует довольно определенная зависимость; она показана на графиках рис. 10. На них охарактеризовано поведение средних содержаний железа (а) и фосфора (б) в фундаменте и чехле различных платформ по А. Б. Ронову (1980). По оси абсцисс расположена шкала геологического времени, слева по оси ординат приводится шкала, позволяющая оценить величину средних содержаний железа и P_2O_5 , справа по оси ординат находится шкала мировых запасов в рудных месторождениях тех же компонентов.

Из анализа графиков вытекает, что чаще всего кларковые содержания и запасы месторождений в ходе геологического времени изменяются симбатно; между этими параметрами наблюдается связь, которая, несомненно, подтверждает причинную зависимость между рассеянием и концентрацией.

Графики рис. 10 позволяют, как нам кажется, утверждать, что любая, даже самая кратковременная остановка в разбавлении рудных компонентов должна приводить к их обособлению, т. е. образованию

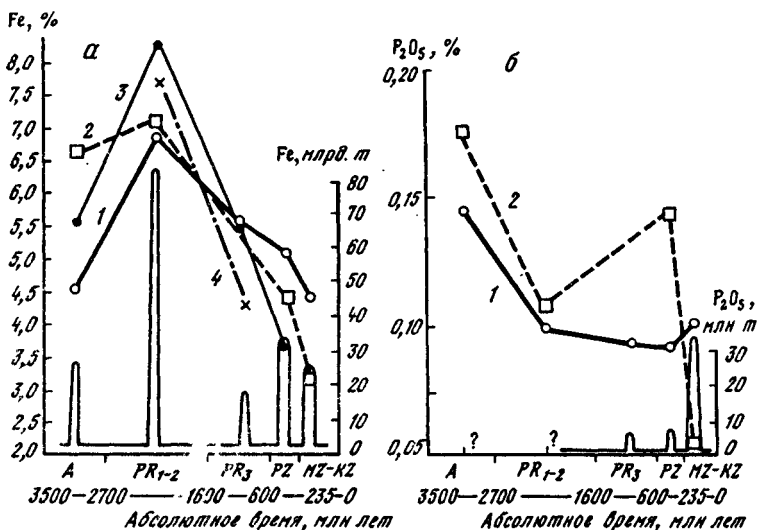


Рис. 10. Закономерности поведения средних содержаний железа (а) и фосфора (б) во времени. Кларки в осадочных отложениях:

1 — Русской платформы, 2 — Северо-Американской платформы, 3 — Сибирской платформы, 4 — Бразильского щита (Ронов, 1980). Суммарные запасы железных руд — по В. Е. Попову (1985); мировые запасы фосфоритов — по А. Л. Яншину и М. А. Жаркову (1986)

рудных скоплений. Именно такими паузами в терригенном разбавлении рудных компонентов представляется нижнепротерозойская и вендско-кембрийская эпохи рудообразования, когда в мелководных эпиконтинентальных водоемах почти повсеместно шло накопление тонкослоистых кремнисто-карбонатных илов, обогащенных железом, марганцем, фосфором, ванадием и титаном.

Наряду с некоторым сходством в условиях образования нижнепротерозойской и вендско-кембрийской эпох, несомненно, обозначаются и довольно существенные различия. Среди них главным является тот факт, что в нижнепротерозойское время наибольшим распространением пользовались скопления железа и кремнезема; часто, но не всегда, с ними ассоциируются месторождения и рудопроявления ванадия и сопутствующих ему редких элементов, а также различные фосфатсодержащие и карбонатные отложения.

Наоборот, главными компонентами в морях венда и кембрия чаще всего были пластовые фосфориты и ванадиеносные углеродисто-кремнистые толщи с сопутствующими им редкими металлами, тогда как железные и железомарганцевые руды здесь, бесспорно, отходят на второй план. При этом, несомненно, уменьшается относительная роль джеспилитов, которые в преддверии фанерозоя становятся уже довольно редкими образованиями.

Различия в металлогенической характеристике нижнепротерозойской и вендско-кембрийской рудной эпох находят свое объяснение

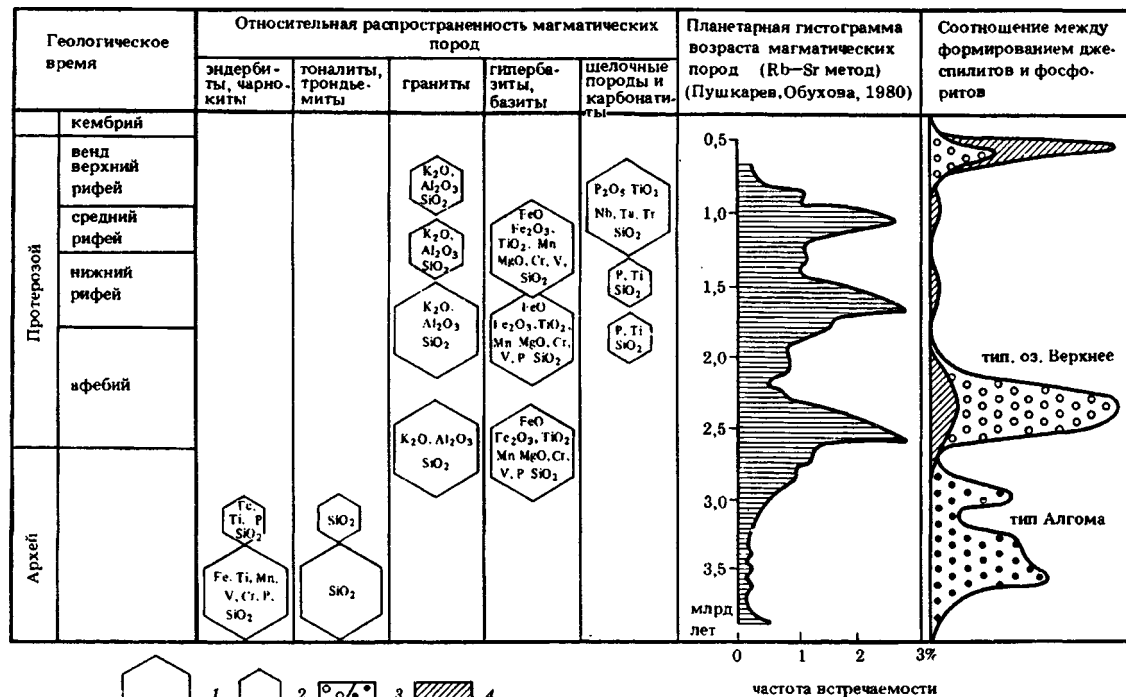


Рис. 11. Тектоно-магматические события и осадконакопление в докембрии

1 — преобладающие типы магматизма; 2 — встречающиеся типы магматизма; 3 — распределение кремнисто-железородных формаций (джеспилитов) во времени (James, 1983); а — джеспилиты типа оз. Верхнее, б — джеспилиты типа Алгома; 4 — распределение фосфоритов

при анализе эволюции состава питающих провинций на протяжении протерозоя; она была детально проанализирована нами в ряде предыдущих работ (Холодов, 1976, 1989).

Главные выводы выполненного анализа представлены на рис. 11. Из нее следует, что начиная с верхнеархейского этапа строение водосборов непрерывно усложняется, а петрографический и геохимический состав донижнепротерозойской суши резко отличается от рифейской.

Действительно, эндрбит-чарнокитовые комплексы нижнего архея в сочетании с базальтоидами и железистыми кварцитами зеленокаменных поясов, а также с гипербазитами позднеархейского этапа являлись мощными источниками химических элементов группы железа и кремнезема в процессах выветривания. Допротерозойская суша как носитель железа, марганца, титана, магния и кремнезема не имела себе аналогов в истории Земли. Естественно, что в периоды стабилизации тектонических движений, снимавших разбавление кремнисто-железисто-марганцевых осадков терригенными компонентами, в мелководных водоемах раннего протерозоя шло массовое образование джеспилитовых осадочных руд.

Образование габбро-анортозитовых интрузий, начавшееся одновременно с позднеархейским гранитообразованием, но особенно интенсивно проявившееся во время свекофенского, эльсонского и грenvilleского магматизма, вновь вывело в зону осадкообразования массы химических элементов группы железа; особенно важно подчеркнуть среди них высокие содержания ванадия и фосфора, типичные для протерозойских габбро. Наряду с ними в раннем рифее появляются и начинают играть важную роль щелочные интрузии гранитов и нефелиновых сиенитов; с ними ассоциируются карбонатиты и пегматиты, содержащие апатит-магнетитовую и редкометалльную минерализацию.

Таким образом, довендская суша так же, как и протерозойская, представляла собой сложное гетерогенное образование, в котором на фоне реликтов архейских пород большие площади слагали новообразования гранитоидов, габбро-анортозитов и базитов, причем общее количество основных интрузий в это время заметно возросло. Главное же отличие довендской суши от допротерозойской заключалось в значительной массе щелочных магматитов, которые начали играть существенную роль в строении континентального облика именно в верхнем протерозое.

Вместе с базитами и щелочными магматическими породами в предвендское время в зону гипергенеза оказалось внесено много фосфора, ванадия, отчасти железа, марганца и титана.

Нетрудно видеть, что эволюция магматических процессов в протерозое довольно четко коррелируются с осадочной металлогенезом.

Второй причиной, возможно определившей отличие нижнепротерозойской и вендско-кембрийской рудных эпох, являлась эволюция состава атмосферы. Как было показано выше, дефицит кислорода в нижнепротерозойское время мог очень сильно стимулировать вынос

двухвалентного железа из кор выветривания, развивавшихся на архейских породах, и создавать высокие концентрации этого металла в смежных бассейнах седиментации.

Наоборот, в предвендское время присутствие кислорода в атмосфере при выветривании благоприятствовало переходу этого металла в слабо подвижную трехвалентную форму, связывало массы железа на суше и этим обедняло металлогению смежных конечных водоемов стока.

Оценивая в целом осадочный процесс протерозойской эпохи, следует еще раз подчеркнуть его неповторимость и своеобразие. Его характерные особенности заключаются в следующем:

1. Питающие провинции были сложены главным образом магматическими породами, существенно обогащенными химическими элементами группы железа; при выветривании они поставляли в смежные водоемы значительные массы рудных компонентов.

2. Мобилизация осадочного материала на суше происходила при полном отсутствии растительного покрова; в результате были стерты многие индикаторные особенности гумидного осадочного процесса и осадконакопление сочетало в себе черты аридного и гумидного литогенеза.

3. Эпохам протерозойского и вендско-кембрийского рудообразования предшествовало формирование кор выветривания; интенсивное воздействие агентов выветривания на интрузивно-эффузивные массы приводило к поставке суши огромного количества рудных компонентов.

4. Массовое осадочное рудообразование осуществлялось в периоды стабилизации тектонических движений, при полном затухании приноса терригенного материала в конечные водоемы стока.

5. Парагенетическое соотношение рудных компонентов, формирующееся в субаквальных обстановках мелководных палеоводоемов, довольно четко отражает эволюция магматических процессов, литосферы и атмосферы в истории Земли.

Все отмеченные черты протерозойского осадочного процесса резко отличают его от фанерозойского осадконакопления и позволяют, как нам кажется, выделить его в качестве самостоятельного типа.

ЛИТЕРАТУРА

- Адышев М. М., Шабалин В. В., Калмурзаев К. Е. Древняя кора выветривания в кровле верхних тиллитоподобных пород позднего докембрия Тянь-Шаня // ДАН СССР. 1967. Т. 172, № 1. С. 157—160.
- Анатольева А. И. Главные рубежи эволюции красноцветных формаций. Новосибирск: Наука, 1978. 189 с.
- Анкинович С. Г. Нижний палеозой ванадиеносного бассейна Северного Тянь-Шаня и западной окраины Центрального Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. 271 с.
- Анкинович С. Г., Анкинович Е. А. Условия накопления и формирования рудоносных сланцев нижнего палеозоя в Южном Казахстане // Геохимия осадочных пород и руд. М.: Наука, 1968. С. 356—375.
- Базилевич Н. И., Родин Л. Е., Розин Н. Н. Географические аспекты изучения биологической продуктивности. Л.: Наука, 1970. 28 с.

- Барсуков В. Л.* Сравнительная планетология и ранняя история Земли // *Геохимия*. 1985. № 3. С. 2—26.
- Барсуков В. Л., Базилевский А. Т.* Сравнительная планетология: Некоторые итоги и перспективы // XXVII Междунар. геол. конгр.: Докл. сов. геологов. М., 1984. Т. 19: Сравнительная планетология. С. 3—11.
- Беззубов А. И., Быших Ю. И., Дементьев В. К.* и др. Уран в древних конгломератах. М.: Госатомиздат, 1963. 188 с.
- Бетехтин А. Г.* Промышленные марганцевые руды СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 315 с.
- Беус А. А.* Геохимия литосферы. М.: Недра, 1972. 295 с.
- Борисов С. Ф., Извеков Э. П., Калганов М. И., Ужгалис Э. В.* Докембрийская кора выветривания и золотосытные конгломераты // Докембрийские коры выветривания. М.: ВИЭМС, 1975. С. 70—72.
- Боровиков Л. И.* Нижний палеозой Джезказган-Улутауского района западной части Центрального Казахстана. М.: Госгеолтехиздат, 1955. 251 с.
- Бейли Р. В., Джеймс Х. Д.* Докембрийские железорудные формации США // Докембрийские железорудные формации мира. М.: Мир, 1975. С. 35—75.
- Богатиков О. А., Богданова С. В., Марков М. С.* «Серые гнейсы» архея и магматизм ранних стадий становления континентальной земной коры // Докембрий. М.: Наука, 1980. С. 17—24.
- Бушинский Г. И.* Древние фосфориты Азии и их генезис. М.: Наука, 1966. 192 с.
- Бьюкс Н. Дж.* Докембрийские железорудные формации Южной Африки // Докембрийские железорудные формации мира. М.: Мир, 1975. С. 70—129.
- Вернадский В. И.* Биосфера. Л.: Науч. хим.-техн. изд-во, 1926. 146 с.
- Вернадский В. И.* Химическое строение биосферы Земли и ее окружение. М.: Наука, 1965. 274 с.
- Вильямс В. Р.* Почвоведение. М.: Изд-во АН СССР, 1936. 196 с.
- Виноградов А. П.* Химическая эволюция Земли. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 44 с.
- Виноградов В. И.* Ранние стадии геологического развития верхних оболочек Земли (по данным изотопии) // Эволюция осадочного процесса в океанах и на континентах. М.: Наука, 1983. С. 128—134.
- Виноградов В. И., Лейтес А. М.* Об условиях седиментации в раннем докембрии и времени становления кислородной атмосферы Земли // Литология и полез. ископаемые. 1978. № 3. С. 34—42.
- Виноградов В. И., Реймер Т. О., Лейтес А. М., Смелов С. Б.* Древнейшие сульфаты в архейских образованиях Южно-Африканского и Алданского щитов и эволюция кислородной атмосферы Земли // Там же. 1976. № 4. С. 12—28.
- Войткевич Г. В., Лебедев Г. И.* Полезные ископаемые и металлогения докембрия. М.: Недра, 1975. 229 с.
- Гаррелс Г. Р., Маккензи Ф.* Эволюция осадочных пород. М.: Мир, 1974. 269 с.
- Гзовский М. В.* Основные вопросы тектонофизики и тектоники Байджансайского антиклинория. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 230 с.
- Гиммельфарб Б. М.* Фосфоритосытный бассейн Кара-Тау и перспективы его освоения // Сов. геология. 1946. № 1. С. 22—46.
- Гинзбург И. И.* Кора выветривания, ее диагностические признаки и ее значение в фациальном анализе // Методы изучения осадочных пород. М.: Госгеолтехиздат, 1957. Т. 2. С. 310—347.
- Головенок В. К., Шалек Е. А.* О геохимических особенностях докряворожской коры выветривания на базитах Сакаганского района // Докембрийские коры выветривания. М.: ВИЭМС, 1975. С. 47—52.
- Гордеев В. В.* Речной сток в океан и черты его геохимии. М.: Наука, 1983. 159 с.
- Горяинов П. М.* Геология и генезис железисто-кремнистых формаций Кольского полуострова. Л.: Наука, 1976. 146 с.
- Гудвин А. М.* Архейские железорудные формации в тектонических бассейнах Канадского щита // Докембрийские железорудные формации мира. М.: Мир, 1975. С. 9—35.
- Джолдошев Б. Д.* Геология и генетические особенности железорудной свиты Джетым-Тоо (Центральный Тянь-Шань): Дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Фрунзе, 1964. 35 с.
- Додатко А. Д., Кухарева Н. И., Семергеева Е. А.* Новые данные о древней мета-

- морфизованной коре выветривания магматических пород Саксаганского района Кривбасса // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1972. № 5. С. 126—137.
- Додатко А. Д., Кухарева Н. И., Семергеева Н. А. Метаморфизованная кора выветривания амфиболитов криворожской серии // Литология и полез. ископаемые. 1975. № 3. С. 44—55.
- Дорр Д. В. Н. Железорудные формации Южной Америки // Докембрийские железорудные формации мира. М.: Мир, 1975. С. 129—155.
- Дэли Р. А. Изверженные породы и глубины Земли. М.: ОНТИ, 1936. 542 с.
- Еганов Е. А. Геосинклинальные фосфориты Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1968. 227 с.
- Ергалиев Г. Х. К стратиграфии венда и кембрия Байконур-Каратау-Джебаглинской зоны // Изв. АН КазССР. Сер. геол. 1965. № 6. С. 12—25.
- Закруткин В. Е. Высокоуглеродистые формации раннего докембрия Европейской части СССР. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 1981. 286 с.
- Занин Ю. Н. Геология фосфатоносных кор выветривания и связанных с ними месторождений. М.: Наука, 1968. 159 с.
- Зонешаин Л. П., Кузьмин М. И., Моралез В. М. Глобальная тектоника, магматизм и металлогения. М.: Недра, 1976. 230 с.
- Казаков А. Н. Раннеархейская история Земли и проблемы водного осадконакопления // Литология и полез. ископаемые. 1990. № 1. С. 13—20.
- Казаринов В. П. Классификация продуктов формаций коры выветривания // Выветривание и литогенез. М.: Недра, 1969. С. 21—29.
- Калашишкова Н. Н. Черные сланцы в разрезе докембрийского фундамента КМА: Геохимия и полезные ископаемые. М., 1979. Деп. в ВИНИТИ 16.04.79, № 3132—79.
- Калмыков А. Ф., Соколов А. С., Тушина А. М. Апатитовые месторождения Мау-Кок во Вьетнаме // Геология месторождений фосфоритов. М.: Госгеолтехиздат, 1962. С. 105—121.
- Каляев Г. И. Положение Украинского щита в докембрийской структуре Русской платформы // Проблемы геологии докембрия. Киев: Наук. думка, 1971. С. 215—250.
- Келлер Б. М. Общие вопросы развития земной коры в верхнем докембрии // Стратиграфия СССР: Верхний докембрий. М.: Госгеолтехиздат, 1963. С. 120—158.
- Келлер Б. М. Великие оледенения в истории Земли // Сов. геология. 1972. № 9. С. 32—68.
- Келлер Б. М., Королев В. Г., Семихатов М. А., Чумаков Н. М. Основные черты палеогеографии позднего протерозоя СССР // Геология докембрия. М.: Наука, 1968. С. 58—82.
- Кассин Н. Г. Кембрий Казахстана // Сов. геология. 1941. № 4. С. 29—58.
- Клагин Б. Д. О магнетит-карбонатных рудах в толще железистых кварцитов Русской магнитной аномалии // Геология руд. месторождений. 1959. № 2. С. 81—93.
- Конди К. Архейские зеленокаменные пояса. М.: Мир, 1983. 390 с.
- Королев В. Г., Джумалиев Т., Киселев В. В. и др. Особенности геологического развития и условия фосфатонакопления в Таласо-Каратауской зоне // Условия образования геосинклинальных фосфоритов. М.: Наука, 1973. С. 62—71.
- Кренделев Ф. П. Металлоносные конгломераты мира. М.: Наука, 1974. 238 с.
- Криштофович А. Н. Палеоботаника. Л.: ГОНТИ, 1957. 507 с.
- Кулиш Л. И. Марганцевые и железомарганцевые руды Дальнего Востока и их генетические особенности // Новые данные по марганцевым месторождениям СССР. М.: Наука, 1980. С. 216—223.
- Лавинская Т. А., Журавлев Е. Г. Погребенная кора выветривания фундамента Волго-Уральской газонептяной провинции и ее геологическое значение. М.: Недра, 1967. 171 с.
- Лисицына Н. А. Вынос химических элементов при выветривании основных пород. М.: Наука, 1973. 224 с.
- Макеумова Р. А. Формационная характеристика, особенности осадконакопления и источники фосфора в верхнем докембрии—нижнем кембрии Малого Каратау // Проблемы осадочной геологии докембрия. М.: Недра, 1975. С. 296—320.
- Марков М. С. Джеспелитовые формации вулканогенно-кремнистого ряда в Карсакпайском синклинии // Закономерности размещения полезных ископаемых. М.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 2. С. 102—140.

- Марков М. С., Добрженецкая Л. Ф., Авакян К. Х., Кицура И. К. Области развития «серых гнейсов» // Тектоника и вопросы металлогении раннего докембрия. М.: Наука, 1986. С. 72—84.
- Мейен С. В. Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. 159 с.
- Мейнард Дж. Геохимия осадочных рудных месторождений. М.: Мир, 1985. 357 с.
- Меркурьев К. М., Кулиш Л. И., Панских Е. А. Геология и генезис железомарганцевых руд юга Дальнего Востока // Геология и геохимия марганца. М.: Наука, 1982. С. 110—116.
- Миртов Ю. В., Тарасова С. М. Марганценосность древних отложений Алтае-Саянской складчатой области // Новые данные по марганцевым месторождениям СССР. М.: Наука, 1980. С. 211—216.
- Момжи Г. С. Формационная принадлежность железистых кварцитов // Железисто-кремнистые формации докембрия: формы, типы, условия метаморфизма и рудообразования. М.: Недра, 1979. С. 7—14.
- Педро Ж. Экспериментальные исследования геохимического выветривания кристаллических пород. М.: Мир, 1971. 352 с.
- Перельман А. И. Очерки геохимии ландшафтов. М.: Географгиз, 1955. 392 с.
- Петров В. П. Основы учения о древних корах выветривания. М.: Недра, 1967. 230 с.
- Польнов Б. Б. Кора выветривания. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. 242 с.
- Польнов Б. Б. Учение о ландшафтах // Вопросы географии. М.: Изд-во АН СССР, 1953. Вып. 33. С. 24—65.
- Раабен М. Е. О скоростях осадконакопления в рифее // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1966. № 9. С. 117—130.
- Резанов И. А. Ранняя история Земли. Препринт. М., 1990. 76 с.
- Робертсон Д. С. Базальные протерозойские слои как древние маркирующие горизонты и их использование при поисках урана // Образование месторождений урана. М.: Мир, 1976. С. 507—525.
- Рой С. Марганцевые месторождения. М.: Мир, 1986. 500 с.
- Ронов А. Б. Осадочная оболочка Земли: (Количественные закономерности строения, состава и эволюции). М.: Наука, 1980. 78 с.
- Ронов А. Б., Корзина Т. А. Фосфор в осадочных породах // Геохимия. 1960. № 8. С. 667—687.
- Ронов А. Б., Сеславинский К. Б., Хаин В. Е. Кембрийские литологические формации мира // Сов. геология. 1974. № 12. С. 10—34.
- Ронов А. Б., Хаин В. Е., Сеславинский К. Б. Вендские литологические формации мира // Там же. 1981. № 5. С. 37—59.
- Рудник В. А., Соботович Э. В. Ранняя история Земли. М.: Недра, 1984. 349 с.
- Рудник В. А., Соботович Э. В. Ранняя история Земли. Л.: Недра, 1973. 23 с.
- Савко А. Д. Эпохи корообразования в истории Воронежской антеклизы. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1979. 120 с.
- Салоп Л. И. Геологическое развитие Земли в докембрии. Л.: Госгеолтехиздат, 1962. 343 с.
- Семеновко Н. П., Боцко В. Л., Ладнева В. Д. Типы формаций и систематика железисто-кремнистых пород Украинского щита // Геологические особенности формирования и типы железисто-кремнистых формаций. Новосибирск: Наука, 1979. С. 68—74.
- Сеславинский К. Б. О влиянии фактора длительности стратиграфических интервалов на оценку скоростей осадконакопления // ДАН СССР, 1981. Т. 260, № 3. С. 702—705.
- Синицын В. М. Палеогеография Азии. Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 280 с.
- Смирнов А. И. Вещественный состав и условия формирования основных типов фосфоритов. М.: Недра, 1972. 195 с.
- Созинов Н. А., Казанцев В. А. О фосфоритонности протерозойских отложений района КМА // Литология и полез. ископаемые. 1978. № 1. С. 74—95.
- Соколова Е. А. Закономерности образования вулканогенно-осадочных марганцевых руд // Осадкообразование и полезные ископаемые вулканических областей прошлого. М.: Наука, 1968. Т. 2. С. 154—193.
- Соколова Е. А. Марганценосность вулканогенно-осадочных формаций. М.: Наука, 1982. 195 с.

- Сочава А. В. Красноцветные формации докембрия и фанерозоя. Л.: Наука, 1979. 297 с.
- Страхов Н. М. Железорудные фации и их аналоги в истории Земли. М.: Изд-во АН СССР, 1947. 266 с.
- Страхов Н. М. Основы исторической геологии. М.: Госгеолтехиздат, 1948. Ч. 1. 253 с.
- Страхов Н. М. Типы литогенеза и их эволюция в истории Земли. М.: ГОИТИ, 1963. 535 с.
- Суслов А. Т. Основные черты железомарганцевых месторождений вулканогенно-осадочного происхождения // Марганцевые месторождения СССР. М.: Наука, 1967. С. 460—472.
- Тимофеев П. П., Холодов В. Н. Эволюция бассейнов седиментации в истории Земли // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1984. № 7. С. 10—34.
- Тимофеев П. П., Холодов В. Н., Зверев В. П. Баланс вод современного осадочного процесса // ДАН СССР. 1986. Т. 287, № 6. С. 1435—1489.
- Тимофеев П. П., Холодов В. Н., Зверев В. П. Осадочная оболочка Земли как возможный источник гидросферы // Там же. Т. 288, № 1. С. 197—200.
- Тимофеев П. П., Холодов В. Н., Зверев В. П. Эволюция массы природных вод Земли и осадочный процесс // Там же. 1987. Т. 288, № 2. С. 444—447.
- Тимофеев П. П., Холодов В. Н., Зверев В. П. Гидросфера и эволюция Земли // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1988. № 6. С. 3—19.
- Трендделл А. Ф. Докембрийские железорудные формации Австралии // Докембрийские железорудные формации мира. М.: Мир, 1975. С. 155—172.
- Тугаринов А. И., Войткевич Г. В. Докембрийская геохронология материков. М.: Недра, 1970. 432 с.
- Успенский В. А. Баланс углерода в биосфере в связи с вопросом о распределении углерода в земной коре. М.: Гостоптехиздат, 1956. 212 с.
- Формозова Л. Н. Формационные типы железных руд докембрия и их эволюция. М.: Наука, 1973. 172 с.
- Хаттори К., Кемпбелл Ф. А., Кроуз Х. Р. Распространенность изотопов серы в осадочных породах в связи с эволюцией докембрийской атмосферы // Геохимия. 1985. № 6. С. 834—849.
- Ходак Ю. А. Биджанское железомарганцевое месторождение Малого Хингана // Генетические типы месторождений осадочных полезных ископаемых. М.: Недра, 1973. С. 92—108.
- Холленд Х. Химическая эволюция океанов и атмосферы. М.: Мир, 1989. 552 с.
- Холодов В. Н. Типы концентраций ванадия в осадочных породах и некоторые вопросы его геохимии // Геология руд. месторождений. 1967. № 3. С. 25—56.
- Холодов В. Н. Осадочный рудогенез и металлогения ванадия. М.: Наука, 1973. 283 с.
- Холодов В. Н. Об эволюции состава питающих провинций в истории Земли // Проблемы литологии и геохимии осадочных пород и руд. М.: Наука, 1975. С. 191—309.
- Холодов В. Н. Соотношение осадконакопления и магматизма в докембрии // Литология и полез. ископаемые. 1989. № 3. С. 3—27.
- Храмов А. Н. Магнитное поле Земли в позднем палеозое: (Анализ мировых магнитных данных) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1967. № 1. С. 86—108.
- Ху-Шу-юн. Изучение кембрийских отложений в районе Куруктага // Геол. ежемесячник-Dishi yusuan. 1958. № 7. С. 30—32.
- Чернов О. А. Эволюция псефитонакопления в истории Земли // XXVII Междунар. геол. конгр.: Докл. сов. геологов. М.: Наука, 1984. С. 32—33.
- Чернышев Г. Б. КМА — крупнейший железорудный бассейн мира // Разведка и охрана недр. 1970. № 4. С. 17—22.
- Чумаков Н. М. Докембрийские тиллиты и тиллоиды. М.: Наука, 1978. 202 с.
- Шатский Н. С. О марганценосных формациях и о металлогении марганца // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1954. № 4. С. 3—38.
- Шехоркина А. Ф., Погорелова М. Г. Фосфоритонность кремнисто-вулканогенных формаций Ханкайского массива // Сообщ. Дальневост. фил. АН СССР. 1963. Вып. 18. С. 20—60.

- Barricelli N. A.* An hypothesis on the origin of marsian canyons // *Mod. Geol.* 1978. Vol. 6, N 4. P. 241—245.
- Bhatti N. A.* Hararah phosphate deposits — Pakistan // *Proterozoic-Cambrian phosphorites*. P.: UNESCO, 1978. P. 44.
- Blatt H., Jones R. L.* Proposition of exposed igneous, metamorphic and sedimentary rocks // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1975. Vol. 86. P. 1085—1088.
- Borchert H.* Die Bildungsbedingungen mariner Eisenerzagerstätten // *Chem. Erde.* 1952. Bd. 16. S. 49—74.
- Borchert H.* Genesis of marine sedimentary iron ores // *Trans. Inst. Min. Mat.* 1960. Vol. 69. P. 261—279.
- Bullard E., Everett Y., Smith A.* The fit of the continents around the Atlantic // *Philos. Trans. Roy. Soc. London A.* 1965. Vol. 256. P. 41—51.
- Button A.* Early Proterozoic weathering profile on the 2200 m.y. old Hekepoort Basalt Pretoria Group, South Africa; Preliminary results // *Circ. Econ. Geol. Res. Univ. Witwatersrand.* 1979. N. 133. P. 127—132.
- Chartcart J. B.* Phosphorite deposits, Bambini group, near Patos de Minas, Minas Gerais, Brasil // *Proterozoic-Cambrian phosphorites*. P.: UNESCO, 1979. P. 51.
- Cloud Jr.* Metazoan evolution and the origin of the Metazoa // *Evolution and environments*. New Haven; L.: Yale Univ. press, 1968. F. 28—65.
- Cloud P. E.* Atmosphere development // *Encycl. Britannica.* 1974. Vol. 2. P. 313—319.
- Cloud P. E.* Major features of crystal evolution // *Geol. Soc. S. Afr. Ann.* 1976. Vol. 79. P. 1—33.
- Cook P. J., Shergold J. H.* The field workshop // *Proterozoic-Cambrian phosphorites*. P.: UNESCO, 1979. P. 1—17.
- Creer K. M.* A discussion of the arrangement of palaeomagnetic poles on the map of Panganaea for epochs in the Phanerozoic // *Implications of continental drift in the Earth science*. L.; N. // Y.: Acad. press, 1973. Vol. 1. P. 47—76.
- Dimroth E., Chavel J.* Petrography of the Sokoman Iron formation in part of the Central Labrador Trough, Quebec, Canada // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1973. Vol. 84. P. 111—134.
- Drever J. J.* Geochemical model for the origin of Precambrian banded iron formations // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1974. Vol. 85. P. 1099—1100.
- Engel A. E.* Geologic evolution of North America // *Science.* 1963. Vol. 140. P. 35—63.
- Gay A. L., Grundstaff D. E.* Chemistry and mineralogy of Precambrian paleosols at Elliot Lake, Ontario, Canada // *Precambrian Res.* 1979. Vol. 12. P. 349—373.
- Ghaznavi M. I., Karim T., Maynard J. B.* A bauxite paleozoi in phosphatebearing strata of Northern Pakistan // *Econ. Geol.* 1983. Vol. 78, N 2. P. 344—351.
- Goodwin A. M.* Facies relations in the Gunflint iron formation // *Ibid.* 1956. Vol. 51, N 6. P. 53—84.
- Gross G. A.* A preliminary assessment of the chemical composition of iron formation in Canada // *Ibid.* 1986. *Can. min.* Vol. 22, N 3. P. 223—229.
- Grout F. F.* Nature and origin of the Biwabic ironbearing formation of the Mesabi district, Minnesota // *Ibid.* 1919. Vol. 14. P. 18—36.
- Fuchs C., Mostler H.* Der erste Nachweis von Fossilien (Kambrischen Alters) in der Hazira-Formation, Hazara, Pakistan // *Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck.* 1972. Bd. 2. S. 1—12.
- Tennessee* // *Geol. Surv. Prof. Pap. A.* 1961. Vol. 349. P. 1—55.
- Hanekom H. I.* The crocidolite deposits of the Northern Cape Province: Unpubl. Diss. Pretoria, 1966.
- Holland H. D.* The chemistry of the atmosphere and ocean. N. Y.: Wiley, 1978. 272 p.
- Howard P. F., Hough M. J.* On the geochemistry and origin of the D. Tree Wonatah and Sherrin Creek phosphorite deposits of the Georgina Basin, Northern Australia // *Economic. Geology.* 1979. Vol. 74, N 9. P. 260—284.
- James H. L.* Iron formation and associated rocks in the iron River district, Michigan // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1951. Vol. 62, N 2. P. 24—40.
- James H. L.* Sedimentary facies of iron formation // *Econ. Geol.* 1954. Vol. 49. P. 235—293.
- Kayser F., Cook P. J.* Geology of the Middle Cambrian phosphorites and associated sediments of Northwestern Queensland // *Bull. Bur. Minor. Res. Geol. Geophys. Austral.* 1969. Vol. 138. P. 79.

- Klemm D. D.* The formation of the banded iron formation and the massive iron or occurrence within the BIF of the Transvaal Supergroup (South Africa) // Mem. Soc. geol. ital. 1981. Vol. 22. P. 63.
- Masson P. L.* The Martian polar caps: A review // Ice Solar Syst. Proc. NATO adv. res. workshop, Nice, Jan. 16—19, 1984. Dordrecht etc., 1985. P. 521—534.
- Mengel J. T.* Physical sedimentation in Precambrian cherty iron formation of the Lake Superior type // Ores in sediments. N. Y. etc.: Springer, 1973. P. 179—194.
- Miles K. R.* The geology and iron ore resources of the Middleback Range area, South Australia // Bull. Geol. Soc. Amer. 1955. Vol. 33. P. 247.
- Morley G. B.* Mesabi range // Minn Geol. Surv. 1972. Centennial vol. P. 218—225.
- Munshi R. L., Khan H. H., Ghosh D. B.* The algal structure and phosphorus in the Aravalli rocks of Ihabna District // Curr. Sci. (India). 1974. Vol. 43, N 4. P. 446—447.
- Notholt A. J. G.* Resources of Precambrian and Cambrian sedimentary phosphate rocks // Proterozoic-Cambrian phosphorites. P.: UNESCO, 1979. P. 71—86.
- Owen H. B., Whitehead S.* Iron ore deposits of Iron Knob and the Middleback ranges in geology of Australian ore deposits // I Commonwealth mining metal. Congr. Australia and New Zealand. Canberra, 1965. P. 301—308.
- Palmer A. R.* Cambrian lithofacies and biofacies pattern in Western United States — a model for the Georgina Basin // Proterozoic-Cambrian phosphorites. P.: UNESCO, 1979. P. 30—31.
- Ramdohr P.* New observation on the ores of the Witwatersrand-Blind River district-Dominion Reef-Serra de Jacobina // Erzmikrosk. Untersuch. 1958. N 3. S. 34—53.
- Ramdohr R.* New observation on the ores of the Witwatersrand and their genetic significance // Bull. Geol. Soc. S. Afr. 1959. Vol. 61. P. 214—230.
- Schmidt R. G.* Geology and ore deposits of the Gayana North Range, Minnesota // Geol. Surv. Bull. 1972. P. 79—81.
- Slansky M.* West African Infracambrian phosphorites // Proterozoic-Cambrian phosphorites. P.: UNESCO, 1979. P. 51.
- Smalley I. J., Krinsley D. H.* Eolian sedimentation on Earth and Mars: Some comparisons // Icarus. 1979. Vol. 40. P. 276—288.
- Sougy J.* Les formations paléozoïques du Zemmour noire (Mauritanie septentrionale) // Ann. Fac. sci. Univ. Decar. 1964. Vol. 15, N 1. P. 695.
- Stöcklin J.* Salt deposits of the Middle East // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1968. Vol. 88, N 1. P. 252—280.
- Trompette R., Affaton P., Joulia F., Marchard J.* Stratigraphic and structural controls of Late Precambrian phosphate deposits of the Northern Volta Basin in Upper Volta, Niger and Benin, West Africa // Econ. Geol. 1980. Vol. 5, N 1. P. 62—70.
- Wagner B. A.* The iron deposits of the Union of South Africa // S. Afr. Geol. Surv. 1938. Vol. 25. P. 3—220.
- Wang C. C.* The phosphate deposits of Talungtan, Kunming, Yunnan // China Geol. Surv. Bull. 1942. N 35. P. 101—125.
- Wang Chung-wu.* The conditions of formation of the Lower Cambrian phosphorite and the regularities of their distribution, Yunnan Province China // Proterozoic-Cambrian phosphorites. P.: UNESCO, 1979. P. 33.

В. И. Виноградов

ЭВОЛЮЦИЯ ГЕОХИМИЧЕСКОЙ РОЛИ БИОСФЕРЫ ПО ИЗОТОПНЫМ ДАННЫМ

Недавно отмечалось 125-летие со дня рождения В. И. Вернадского. Среди мыслей, оставленных нам ученым, есть одна, которую он рассматривал как дело своей жизни. Но именно она никогда не была популярна. Ее обычно стыдливо замалчивают, относя к ошибкам Великого Мастера.

Вернадский считал и логически доказывал, что жизнь возникла на самых ранних стадиях геологического развития Земли. Возникнув, она сразу использовала все потенциальные возможности для своего количественного развития, и «количество жизни» с тех пор и вплоть до настоящего времени остается постоянной величиной, несмотря на эволюцию самих организмов. Значит, и кислородная атмосфера, будучи производной жизни, оставалась на постоянном уровне.

Так случилось, что, занимаясь изучением геохимии изотопов серы в 60—70-х годах, я нашел подтверждение этой экстремальной идеи. С тех пор в мой адрес или безадресно было высказано много критических замечаний. Большая часть этой критики основывалась на чисто эмоциональном неприятии идеи. В то же время за последние 20 лет в мире получено много новых фактов. Этот материал систематически суммируется М. Шидловским, и его взгляды мало-помалу эволюционируют.

Х. Холланд опубликовал недавно монографию, в которой подробно рассмотрел признаки геохимических обстановок прошлого. Все они связаны в конечном счете с поведением элементов переменной валентности. Все без исключения древние породы, однако, прошли стадию эпигенетических и метаморфических преобразований. Поэтому сейчас химический состав метаморфических пород отличается от состава исходных осадочных пород. Вот почему восстановление условий седиментации в прошлом на основании химических свойств пород всегда очень ненадежно. Значительно более определенную информацию можно извлечь из изотопных данных и в первую очередь из результатов изучения изотопного состава таких циклических элементов, как сера, углерод и кислород.

ГЕОХИМИЧЕСКИЙ ЦИКЛ СЕРЫ

Речной сток серы составляет примерно $3 \cdot 10^8$ т/год. При общем количестве серы в океанической воде около $3,5 \cdot 10^{15}$ т среднее время пребывания серы в океане около 10 млн лет. Сера удаляется из океана главным образом в форме сульфида. Бактериальное восстановление сульфата происходит за счет окисления органического вещества. Средняя скорость продуцирования сероводорода в морях и океанах около 30 т/с, или 35 млн т/год. Таким образом, круговорот серы в системе материк—океан представляет собой крупный глобальный процесс. В нем участвуют огромные в масштабе планеты массы вещества, и он связан с другими глобальными геохимическими и биохимическими процессами.

Чтобы обеспечить деятельность сульфатредуцирующих бактерий, нужна определенная скорость поступления органического вещества. Очевидно, что эта доля отмирающей органики составляет в среднем некоторую определенную часть общей биомассы планеты. Сероводородная сера, которая возникает при восстановлении сульфатов, должна снова вернуться в океанический бассейн в сульфатной форме. Значит, для поддержания этого круговорота должен существовать определенный резервуар свободного кислорода. Кроме того, в этом

динамическом круговороте на некотором постоянном уровне должна поддерживаться и концентрация сульфатной серы в морской воде и, видимо, функционально связанная с ней общая соленость морской воды. Можно полагать, следовательно, что интенсивность круговорота серы в системе материк—океан определяется динамическим равновесием большого числа параметров. Среди них такие важные параметры, как соленость океанической воды, кислородная атмосфера, активность биомассы. Если бы существовала мера интенсивности круговорота серы в прошлом, можно было бы оценить по крайней мере на качественном уровне эволюцию этих параметров во времени. Такая мера существует. Это изотопный состав серы океанического сульфата.

Восстановление сульфатов сопровождается разделением изотопов серы. Скорость восстановления легких изотопов выше, чем тяжелых. В результате сульфидная сера обогащается легким изотопом, в оставшемся от восстановления сульфате накапливается тяжелый изотоп серы. В реальной природной обстановке степень изотопного разделения зависит от многих факторов и очень не постоянна.

Изотопный состав серы выражается в относительных единицах дельта $34-S$, которые показывают, на сколько промилей концентрация тяжелого изотопа серы в образце больше или меньше, чем в условно принятом эталоне.

Серя речного стока имеет средний изотопный состав около +6, а океанического сульфата +20. Эта последняя величина и есть показатель интенсивности круговорота серы. Она зависит от параметров круговорота и является важнейшей глобальной геохимической константой. Если бы удалось проследить изменение изотопного состава серы древних океанов, можно было бы представить себе картину эволюции параметров круговорота серы во времени.

Изотопный состав серы древних океанов может быть изучен по сульфатной сере древних эвапоритов. Как правило, эвапоритовые бассейны подпитывались водами открытых морей. В таких случаях изотопный состав серы в солеродном бассейне будет тем же или почти тем же, что и серы Мирового океана. В случае замкнутых бассейнов (вроде системы Каспийское море — залив Кара-Богаз-Гол) в солевом питании солеродного бассейна может преобладать материковый сток, и тогда значения дельта могут понижаться. Например, соли Кара-Богаз-Гола имеют изотопный состав около +10.

Есть еще одно обстоятельство, которое затрудняет прямое сопоставление изотопного состава серы древних эвапоритов и океанов. Осадочные породы не представляют собой изолированные системы. Они изменяются и развиваются как за счет запасенной внутренней энергии, так и за счет постоянного элементного обмена с окружающей средой. Не остаются изолированными и эвапориты. Они легче всего удаляются из разреза как вследствие чисто физических процессов выдавливания и растворения, так и вследствие химических реакций. Для нашего рассмотрения наиболее важны реакции эпигенетического и метаморфического восстановления сульфатов за счет органического

вещества осадочной оболочки. Процесс этот развит в природе очень широко. В частности, все крупные месторождения сероводородных газов и самородной серы обязаны этим процессам глобального развития редукции осадочных сульфатов. Эти процессы также сопровождаются изотопными эффектами. Следовательно, сохранившиеся от восстановления сульфаты эвапоритов могут оказаться обогащенными тяжелым изотопом серы относительно исходного состава. Степень такого обогащения должна быть очень непостоянной. Отсюда следует, что совершенно неправомерно для определения исходных изотопных характеристик древних эвапоритов пользоваться усредненными данными. Учитывая природные эффекты изотопного фракционирования, правильнее ориентироваться на нижние наблюдаемые значения.

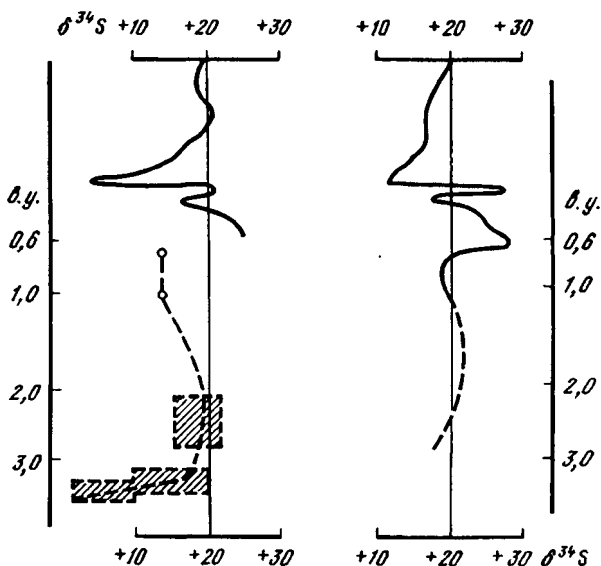
ИЗОТОПНЫЙ СОСТАВ СЕРЫ ЭВАПОРИТОВ

В фанерозое эвапориты распространены очень широко и изучены довольно детально. Изотопный состав серы в них в целом выдерживается на уровне близком к составу серы современного океана. Есть только два существенных исключения. Одно из них приходится на пермское время. Пермские эвапориты значительно меньше обогащены тяжелой серой. Традиционно считается, что это отражает нарушение в пермское время параметров круговорота серы — снижение активности биосферы, снижение концентрации свободного кислорода, опреснение океанов. Можно полагать, однако, что пермский минимум на кривой эволюции изотопного состава серы эвапоритов связан с особенностями пермского соленакопления. Есть признаки, что пермские эвапоритовые бассейны получали значительную часть солевого питания непосредственно с континентов. В результате сульфаты континентального стока смешивались с сульфатами открытых морей, и сера результирующего сульфата легче океанического.

Другое исключение приходится на кембрийское время. Кембрийские эвапориты необычно обогащены тяжелым изотопом серы и характеризуются очень большой дисперсией изотопных отношений. Кажется вполне логичным объяснить эти особенности кембрийских эвапоритов высокой степенью их эпигенетических изменений. Если ориентироваться на нижние значения δ_s , то придется признать близость изотопного состава серы кембрийских морей и океанов современному (Виноградов, 1980).

Таким образом, анализ изотопных данных по сере фанерозойских эвапоритов приводит к выводу о принципиальном постоянстве параметров круговорота серы на протяжении около 600 млн лет.

Данные по докембрийским эвапоритам значительно более скудны и менее надежны. Собственно эвапоритов в их классическом выражении в докембрии вообще нет. В лучшем случае сохранились признаки их былого присутствия. Расшифровка этих признаков представляет собой сложную задачу и долгое время встречала резкие возражения. Общепринятым было мнение, что соленосные отложения



Эволюция изотопного состава серы океанического сульфата. Левая часть по Vinogradov, 1972; правая — по Shidlovski, 1986

в раннем докембрии вообще отсутствовали. В последние 20 лет, однако, общественное мнение изменилось. Отчасти это было связано со все новыми находками признаков былой солёности докембрийских пород, отчасти с обычной «эволюцией сознания» и постепенным пониманием значимости этих признаков.

Первая кривая эволюции изотопного состава докембрийских эвапоритов была основана всего на нескольких точках (см. рисунок, слева). Предполагалось, что эти точки отвечают проявлениям древних эвапоритов или, скорее, сохранившимся признакам их бывшего присутствия. К сожалению, возраст этих проявлений не очень определен. Возраст слюдянской серии дискутируется до сих пор. О горанской серии Юго-Западного Памира известно, что она не моложе 2 млрд лет (верхний заштрихованный квадрат в левой части рисунка). Обнаружение этого проявления имело принципиальное значение, поскольку показывало, что условия циркуляции серы сохранялись сходными по меньшей мере до 2 млрд лет. Это означает, что по крайней мере 2 млрд лет назад активность биосферы и другие параметры круговорота серы были сходными с современными. Этот вывод получил бы более сильное обоснование, если бы удалось найти начальный момент времени возникновения циклического круговорота серы. Кажется, нам повезло этот момент установить в разрезе архейских пород алданского щита (Виноградов, 1980; Виноградов, Иванов, Лицарев, Перцев, 1969).

Признаки сульфатной серы эвапоритов были обнаружены здесь в метаморфических породах иенгрской серии. Но уже в верхней части разреза этих пород изотопный состав серы приближался к «нормальному» (нижние заштрихованные прямоугольники на рис.) Это может означать, что концентрация сульфатов в иенгрское время и, может быть, общая соленость океанических вод были близки к современным. Именно на это время приходится, по-видимому, становление динамического круговорота серы. Только недавно, после налаживания в лаборатории на современном уровне методов датирования, был определен вероятный возраст раннего этапа метаморфизма пород Алданского шита в 3 млрд лет (Виноградов, Лейтес, 1987).

В правой части рис. 1 воспроизведена кривая из одной из последних сводок М. Шидловского (Schidlowski, 1986). Как легко видеть, теперь уже эта кривая очень похожа на нашу. Есть, однако, одно принципиальное различие. На левой кривой присутствует «начальный момент» и видно очень быстрое приближение к динамическому равновесию. Это «начало» было зафиксировано в алданском разрезе и, вероятно, в разрезе системы Свазиленд, на другом континенте. Но момент выхода кривой на равновесие известен пока только по единственному наблюдению на Алдане, что оставляет место для сомнений в значимости этого факта. Недавно были опубликованы результаты изотопно-геохимического изучения архейских пород канадской провинции Сьюприор (Cameron, Hattori, 1987). Обнаруженные там необычно высокие значения изотопного состава сульфидной и сульфатной серы могут рассматриваться как еще одно доказательство раннего развития поверхностных обстановок, подобных фанерозойским.

ГЕОХИМИЧЕСКИЙ ЦИКЛ УГЛЕРОДА И КИСЛОРОДА КАРБОНАТОВ

Углерод и кислород также относятся к циклическим элементам. Их изотопное фракционирование зависит от биологической активности. Изотопы углерода закономерно распределяются между двумя крупными резервуарами — органическая масса и осадочные карбонаты. Органическое вещество обогащается легким изотопом, карбонатное — тяжелым. Само по себе существование двух резервуаров и изотопный состав углерода в них отражают динамику круговорота углерода и геохимическую роль биосферы.

Изотопный состав кислорода осадочных карбонатов зависит в конечном счете от уравнивания в системе углекислый газ — морская вода. Более сложным образом это уравнивание также связано с развитием биомассы.

После процессов раннего диагенеза карбонатные породы приобретают очень специфический состав углерода и кислорода, и эти значения могут рассматриваться как важные планетарные геохимические константы. Карбонаты могут изменять свой изотопный состав в процессах эпигенеза и метаморфизма. Изменения эти, как правило, невелики, а их направление предсказуемо.

Начиная с первых работ А. Сидоренко и М. Шидловского и вплоть до сравнительно недавних исследований самых древних метасадочных карбонатов Гренландии была продемонстрирована поразительная картина. В течение всего времени, которое трассируется осадочными процессами, изотопный состав углерода и кислорода карбонатных пород сохраняется практически неизменным. Приходится заключить, что и факторы круговорота этих элементов держатся примерно на одном уровне в течение почти 4 млрд лет.

ВЫВОДЫ

1. Изотопно-геохимические исследования циклических элементов дают наиболее достоверную информацию об эволюции геохимической роли биосферы.

2. Постоянный уровень круговорота серы в системе материк—океан установился по крайней мере 3 млрд лет назад.

3. Есть некоторое противоречие между данными по изотопному составу серы, с одной стороны, и углерода и кислорода карбонатных пород — с другой. Разрешение этого противоречия — дело будущего.

4. Было бы очень полезно организовать специальную международную исследовательскую группу для изучения проблемы «Изотопно-геохимические исследования эволюции архейской биосферы».

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов В. И.* Роль осадочного цикла в геохимии изотопов серы. М.: Наука, 1980. 192 с.
- Виноградов В. И., Иванов И. Б., Лицарев М. А., Перцев Н. Н.* О возрасте кислородной атмосферы Земли//ДАН СССР. 1969. Т. 188, № 5.
- Виноградов В. И., Лейтес А. М.* Рубидий-стронцевое датирование этапов гранитизации на юге Алдайского щита//Изотопное датирование процессов метаморфизма и метасоматоза. М.: Наука, 1987. С. 96—115.
- Cameron E. M., Hattori K.* Archean sulphur cycle: Evidence from sulphate minerals and isotopically fractionated sulphides in suprior providence, Canada//Chem. Geol. Isotope Geosci. 1987. Vol. 65, N 3/4. P. 341—358.
- Holland H. D.* The chemical evolution of the atmosphere and oceans. Prinseton (N. J.): Prinseton Univ. press, 1984. 522 p.
- Schidlowski M.* Evolution of the early sulphur cycle//Proc. of the Intern. meet. «Geochemistry of the Earth surface and processes of mineral formation». Granada Srain, 1986.
- Vinogradov V.* The isotopic composition of sulfur as a factor of its circulation in time//Chem. Geol. 1972. Vol. 10. P. 99—106.
- Winogradow W. I., Schanin L. L.* Zur frage Variotionen der Schwefelizotopen-Zusammensetzung in den alten Ozeanen//Zetschreft für angevandt geologic. 1969. Bd. 15, H. 1. S. 33—36.

**ИЗОТОПНО-ГЕОХИМИЧЕСКИЕ РЕППЕРЫ
ВЕРХНЕГО ДОКЕМБРИЯ:
 $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$ И $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ В КАРБОНАТАХ
КОЙТУКАНСКОГО РАЗРЕЗА
(ЗАПАД АНАБАРСКОГО ПОДНЯТИЯ)**

В изотопных системах элементов, растворенных в водах Мирового океана, находят отражение глобальные циклические процессы, происходящие в земной коре, гидросфере и биосфере. Это дает принципиальную возможность использовать изотопные характеристики хемогенных и органогенных осадочных пород для выявления этапов глобальных перестроек природной среды в прошлом и расшифровать причины этих перестроек.

Особую ценность изотопные палеоэкологические и стратиграфические репперы приобретают в докембрии, где резко снижается надежность литологических и палеонтологических реконструкций. Интерпретация изотопных данных с увеличением возраста, однако, также существенно усложняется, поскольку к решению целого ряда проблем, связанных со вторичными преобразованиями пород на стадии диагенеза и катагенеза и вообще экстраполяцией тех или иных локальных эффектов на биосферу в целом, пока не найдено общих подходов. Можно надеяться, что они будут вырабатываться по мере накопления эмпирического материала и сопоставления изотопных вариаций в различных, достаточно удаленных друг от друга объектах. В настоящее время объем изотопно-геохимической информации по докембрию весьма ограничен и, на наш взгляд, не может служить надежной основой для глобальных эволюционных моделей.

В предлагаемой статье приводятся результаты изучения изотопного состава углерода, кислорода и стронция в разрезе верхнедокембрийских отложений по р. Котуйкан, которому придается статус опорного для севера Средней Сибири (Злобин, Голованов, 1970; Комар, 1966; Семихатов, Серебряков, 1983). Он отличается хорошей обнаженностью, простым тектоническим строением и относительно слабой измененностью пород. Опробованием охвачена также граница венд—кембрий, на которой в ряде районов ранее были обнаружены крупные изотопно-углеродные аномалии.

СТРАТИГРАФИЯ

Схема литостратиграфического расчленения верхнепротерозойских отложений западного склона Анабарского поднятия, детально изложенная в работах (Злобин, Голованов, 1970; Комар, 1966; Семихатов, Серебряков, 1983; Серебряков, 1975; Хоментовский, Диденко, Пятилетов, 1982; Шенфиль, Якшин, 1982), не вызывает в настоящее время серьезных разногласий. Рифейские отложения в

рассматриваемом районе подразделяются на две серии: нижнюю — мукунскую и верхнюю — билляхскую. Мукунская серия (общая мощность около 700 м) сложена в основном терригенными отложениями. Доломиты появляются лишь в самой верхней части — в верхах усть-ильинской свиты (мощность 67 м). Вышележащая билляхская серия сложена преимущественно хемогенными и фитолизовыми доломитами. Она подразделяется на две свиты — котуйканскую (мощность 450 м) и юмастахскую (620 м). Последняя с угловым несогласием перекрывается старореченской свитой (мощность около 50 м). С угловым несогласием доломиты старореченской свиты перекрываются известняками манькайской (немакит-далдынской) свиты; она имеет мощность 70—80 м и перекрывается отложениями томмотского яруса нижнего кембрия.

Возрастная интерпретация котуйканского разреза опирается отчасти на палеонтологические данные, отчасти — на изотопные датировки. К—Аг возраста по глаукониту закономерно убывают от 1480—1500 млн лет в мукунской серии, до 1120—1260 млн лет — в юмастахской и 600—650 млн лет — в старореченской свите (Злобин, Голованов, 1970; Семихатов, Серебряков, 1983). Для нижней части усть-ильинской свиты, а также по глаукониту получена изохрона, отвечающая возрасту 1491 ± 5 млн лет и К—Аг датировки 1465 ± 10 млн лет (Семихатов, Ивановская, Горохов, 1980). В соответствии с этими результатами мукунская серия и котуйканская свита относятся к нижнему рифею, нижняя подсвита юмастахской свиты — к среднему рифею, верхняя ее подсвита — к верхнему рифею, а старореченская и нижняя часть манькайской свиты — к венду (Злобин, Голованов, 1970; Комар, 1966; Семихатов, Ивановская, Горохов, 1980).

Отметим, что важнейший геохимический рубеж приурочен к границе старореченской и манькайской свит, где практически чистые доломиты резко сменяются известняками. На этом же рубеже (в основании манькайской свиты) появляются первые скелетные окаменелости (Миссаржевский, 1989).

МЕТОДИКА ИЗОТОПНЫХ АНАЛИЗОВ

В общей сложности было проанализировано около 70 образцов, отобранных в рифее с интервалом 15—20 м и в венде — 4—5 м. На границах свит интервалы обычно несколько уменьшались. Разложение проб для изотопного анализа кислорода и углерода проводилось с помощью H_3PO_4 в два этапа: при $25^\circ C$ и при $100^\circ C$. На первом этапе должен был разлагаться преимущественно кальцит, на втором — доломит (Rosenbaum, Sheppard, 1986). Из всех изученных образцов (за исключением манькайской свиты) на первом этапе было выделено, однако, очень мало газа — менее 5% от общего. Очевидно, рифей-вендские отложения представлены практически чистым доломитом. По изотопному составу обе фракции отличаются незначительно.

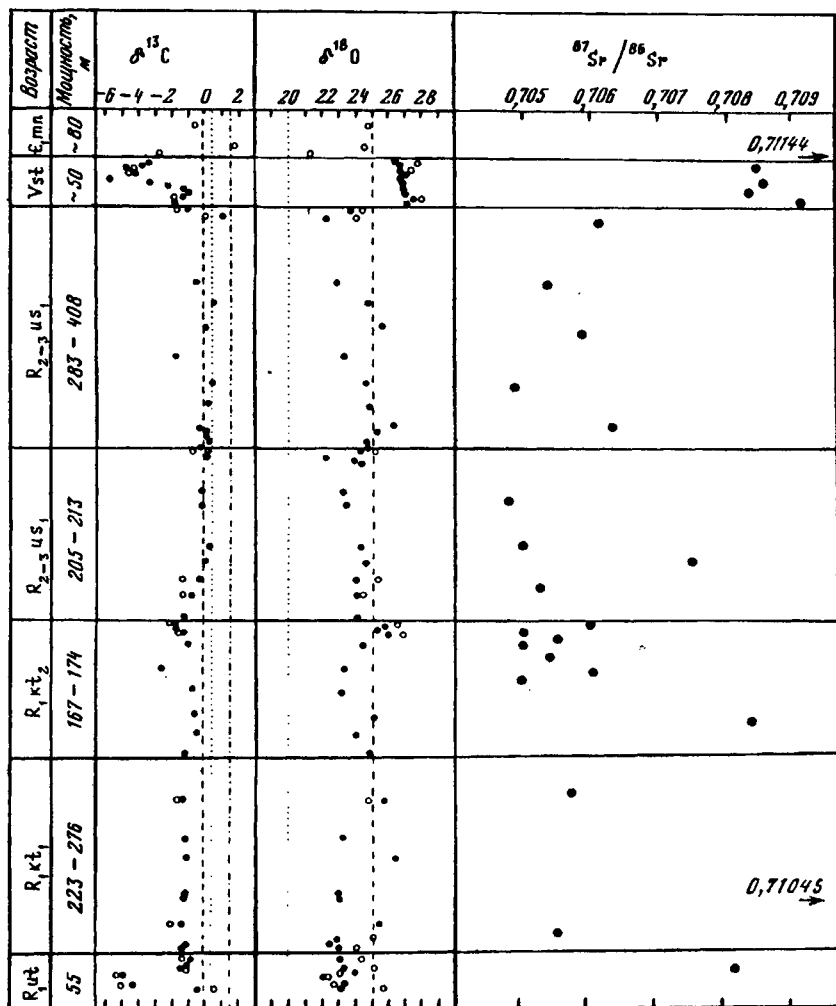


Рис. 1. $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ и $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ в карбонатах котуйканского разреза.

На графиках $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$: пунктирная линия — средние значения для фанерозоя (Keith, Weber, 1964), точечная линия — средние значения для докембрия (Shidlowski, Eichmann, Jung, 1975), пунктир с точками — средние значения для верхнего докембрия (Veizer, Holser, Wilgus, 1980), зачерченные кружки — доломит, незачерченные — кальцит

Приняты следующие величины фракционирования $\Delta^{18}\text{O}$:

$\Delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_2}$ кальцит (H_3PO_4 , 25°C) — кальцит = 10,2

$\Delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_2}$ доломит (H_3PO_4 , 100°C) — доломит = 10,2.

Значения ^{13}C даны в промилях относительно стандарта PDB, $\Delta^{18}\text{O}$ — стандарта SMOW. Для привязки к PDB использованы стандарты

КН-2 и NBS-19. Значения $\delta^{18}\text{O}$ пересчитаны относительно SMOW по формуле (16):

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{SMOW}} = 1,03086_{\text{PDB}} + 30,86$$

Изотопные отношения стронция и содержания рубидия и стронция измерялись на масс-спектрометре МАТ-260. Методы химической подготовки проб для масс-спектрального анализа детально описаны в работе (Геохимия..., 1983). Ошибка определения $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ не превышает 0,0001; $^{87}\text{Rb}/^{86}\text{Sr}$ — 2%, $\delta^{18}\text{O}$ и $\delta^{13}\text{C}$ — $\pm 0,2\%$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Кислород. Изотопный состав кислорода хемогенных и органогенных карбонатов на стадии осаждения контролируется двумя факторами: 1) изотопным составом воды и 2) температурой. Установлено, что с увеличением возраста карбонаты обедняются ^{18}O : если для современных карбонатов характерны значения $\delta^{18}\text{O} = 30 \pm 2$, то для фанерозоя в целом средние $\delta^{18}\text{O} = 25,1 \pm 3,6$ (Keith, Weber, 1964), а для докембрия средние $\delta^{18}\text{O} = 20,0 \pm 4,2$ (Shidlowski, Eichmann, Jung, 1975). В принципе этот тренд может быть следствием постепенного обогащения ^{18}O морской воды или прогрессирующего охлаждения Мирового океана. Большинство исследователей считают его, однако, результатом постседиментационного обмена с грунтовыми водами (Keith, Weber, 1964; Shidlowski, Eichmann, Jung, 1975).

В соответствии с этой точкой зрения, которую разделяет и автор данной статьи, изотопный состав кислорода в карбонатах не может быть основой глобальных эволюционных моделей, так как отражает условия вторичных преобразований в большей степени, нежели условия седиментации. Не исключено, однако, что в пределах одной более или менее равномерно измененной толщи могут частично сохраниться исходные различия в изотопном состав, отражающие изменения $\delta^{18}\text{O}$ воды и температуры в данном бассейне.

В рифейской части котуйканского разреза изотопный состав кислорода весьма однообразен:

$$\text{Усть-ильинская свита} — \delta^{18}\text{O}_{\text{cp}} = 22,9 \pm 0,7 \quad (7)$$

$$\text{Котуйканская свита} — \delta^{18}\text{O}_{\text{cp}} = 24,5 \pm 1,2 \quad (17)$$

$$\text{Юсмастахская свита} — \delta^{18}\text{O}_{\text{cp}} = 24,5 \pm 0,9 \quad (25)$$

Эти величины близки к средним для фанерозоя (рис. 1, табл. 1) и свидетельствуют об относительно слабой измененности котуйканских доломитов. Закономерного увеличения $\delta^{18}\text{O}$ снизу вверх по разрезу не наблюдается: отложения маньканской свиты по изотопному составу практически идентичны породам котуйканской и юсмастахской свит. Некоторое уменьшение $\delta^{18}\text{O}$ в усть-ильинской свите, породы которой существенно обогащены терригенным материалом, может быть связано как с опреснением бассейна, так и с усилением вторичных преобразований.

Таблица 1. Изотопный состав углерода и кислорода в карбонатных породах котуйканского разреза

№ образца	Доломит		Кальцит	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$
Усть-Ильинская свита				
402/1	-0,4	23,2	0,6	25,9
65/88	-4,3	23,5	-5,0	22,9
69/88	-4,4	21,8	—	—
71/88	-4,9	22,2	-5,2	22,4
72/88	-1,4	23,1	-1,1	24,1
73/88	-1,0	23,5	-1,0	25,2
74/88	-0,7	23,2	-1,3	24,5
Нижне-Котуйканская свита				
75/88	-1,2	22,5	—	—
76/88	-1,4	25,3	-2,1	25,5
77/88	-1,3	23,1	—	—
78/88	-1,2	23,0	—	—
79/88	-1,1	26,5	—	—
80/88	-1,2	23,3	—	—
81/88	-1,3	25,9	-1,6	24,8
Верхне-Котуйканская свита				
82/88	-1,1	24,9	—	—
83/88	-0,4	24,1	—	—
84/88	-0,6	25,2	—	—
85/88	-0,6	23,4	—	—
86/88	-2,6	23,4	—	—
87/88	-0,8	24,6	—	—
88/88	-0,8	24,5	—	—
89/88	-1,3	26,1	-1,5	27,0
90/88	-1,7	25,4	—	—
91/88	-1,8	25,9	-2,2	26,4
Нижне-Юсмастахская свита				
92/88	-1,3	24,2	—	—
93/88	-0,8	24,2	-1,4	24,5
94/88	-0,3	24,1	-1,4	25,5
95/88	0,0	24,7	—	—
96/88	0,3	24,4	—	—
97/88	-0,4	25,0	—	—
98/88	-0,2	23,5	—	—
101/88	-0,2	23,3	—	—
102/88	0,3	24,3	—	—

Таблица 1 (окончание)

№ образца	Доломит		Кальцит	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$
103/88	-0,3	23,9	—	—
104/88	0,1	22,2	—	—
105/88	0,1	24,3	-0,8	25,3
106/88	-0,25	24,8	—	—
Верхне-Юсмастахская свита				
107/88	0,2	24,7	—	—
108/88	0,0	25,0	—	—
109/88	0,0	25,4	—	—
110/88	-0,3	26,4	—	—
111/88	0,2	24,9	—	—
112/88	0,5	24,7	—	—
113/88	-0,6	24,5	-1,7	25,0
114/88	0,0	25,6	—	—
115/88	0,5	24,8	—	—
116/88	-0,6	22,9	—	—
118/88	1,2	22,8	0,0	24,2
119/88	-1,0	23,8	-1,7	24,5
Старореченская свита				
120/88	-1,8	27,2	—	—
122/88	-1,4	27,1	—	—
123/88	-0,9	27,1	—	—
124/88	-1,3	27,1	—	—
125/88	-2,2	27,1	—	—
126/88	-3,3	26,8	—	—
128/88	-4,2	26,7	-4,3	27,5
129/88	-5,8	26,6	—	—
130/88	-4,2	26,6	-4,7	26,5
131/88	-4,8	26,8	-4,4	27,8
132/88	-3,6	26,5	—	—
133/88	-3,4	27,4	—	—
Манькайская (неманит-далдынская) свита				
134/88	—	—	-2,9	21,2
135/88	—	—	1,7	24,6
137/88	—	—	-0,5	24,9

Старореченская свита — $\delta^{18}\text{O}_{\text{ср.}} = 27,0 \pm 0,3$ (Bernier, 1987), датируемая вендом, резко обогащена ^{18}O как по сравнению с подстилающими рифейскими, так и по сравнению с перекрывающими нижнекембрийскими породами (рис. 1). Наличие в старореченской свите прослоев гипса (Злобин, Голованов, 1970) говорят о том, что она формировалась в бассейне с повышенной соленостью. Эксперименты и наблюдения в современных солеродных бассейнах показывают, что при увеличении солености вода обогащается тяжелым изотопом кислорода на 4—6‰ (Nadler, Magaritz, 1980; Lloyd, 1966). Разница между породами старореченской свиты и ее перекрывающими и подстилающими, несколько меньше — 2,5—3,0‰. Однако следует учитывать, что мы имеем дело не с водой, а с карбонатами, в которых эффект увеличения ^{18}O в воде может быть сглажен, поскольку температура воды в солеродном бассейне была, вероятно, выше. Таким образом, представляется весьма вероятным, что повышенные ^{18}O в старореченской свите отражает фациальные особенности вендского бассейна. Предполагать, что эта аномалия связана с неравномерной измененностью пород, нет оснований.

Углерод. На протяжении большей части геологической истории изотопный состав углерода морских карбонатов оставался относительно постоянным ($^{13}\text{C} = 0 \pm 2\text{—}4\text{‰}$), отражая высокую степень сбалансированности углеродного цикла (Keith, Weber, 1964; Shidlowski, Eichmann, Jung, 1975; Veizer, Holser, Wilgus, 1980). Вместе с тем на отдельных этапах устанавливаются кратковременные флуктуации второго порядка, обусловленные нарушением циклических процессов — перераспределением углерода между его основными резервуарами: органическим веществом и осадочными карбонатами (Bernier, 1987; Kump, Garrels, 1986; Shidlowski, Eichmann, Jung, 1975). Наиболее резкие изменения изотопного состава углерода установлены на границах мел-палеоген (Shakleton, 1986; Zachos, Arthur, Dean, 1989) и пермь-триас (Baud, Magaritz, Holser, 1989; Gruszczynski, Halas, Hoffmann, Madkowski, 1989) и вероятно, связаны прямо или косвенно с массовыми вымираниями организмов.

Положительные изотопно-углеродные аномалии формально могут быть связаны с увеличением скорости накопления органического вещества, точнее, с увеличением отношения $C_{\text{орг}}/C_{\text{карб}}$ в осадках (Bernier, 1987; Kump, Garrels, 1986; Shidlowski, Eichmann, Jung, 1975; Tucker, 1986). Геологический смысл этого явления, однако, неясен. Отрицательные аномалии, напротив, указывают на дополнительное поступление в атмосферу изотопно легкой углекислоты органического происхождения. В кайнозое отрицательные выбросы $\delta^{13}\text{C}$ хорошо сопоставляются с эпохами следенений и связанных с ними крупных регрессий и объясняются, по-видимому, интенсивным разложением органического вещества, накопленного на шельфах во время высокого стояния уровня океана (Broecker, 1982).

По данным (Veizer, Holser, Wilgus, 1980), для верхнего докембрия характерны повышенные $\delta^{13}\text{C}$: $\delta^{13}\text{C}_{\text{ср.}} = 1,5 \pm 0,36$. В венде в ряде районов (Aharou, Shidlowski, Singh, 1987; Knoll, Hayes, Kaufman,

Swett, Lamberta, 1986; Magaritz, Holser, Kirschvink, 1986; Tucker, 1986), были обнаружены еще более мощные положительные изотопно-углеродные аномалии (^{13}C до 4—6), кроме венда характерные только для пермского времени (Baud, Magaritz, Holser, 1989; Gruszczynski, Halas, Hoffman, Madkowski, 1989). Непосредственно на границе венд-кембрий в этих же разрезах наблюдалось резкое уменьшение $\delta^{13}\text{C}$ — до значений $0 \div -2$ (Aharou, Shidlowski, Singh, 1987; Berner, 1987; Magaritz, Holser, Kirschvink, 1986; Tucker, 1986).

Котуйканский разрез не подтверждает глобальный характер верхнедокембрийской положительной аномалии. Для него в целом характерны отрицательные значения $\delta^{13}\text{C}$:

$$\text{Усть-ильинская свита} — \delta^{13}\text{C}_{\text{ср.}} = -2,4 \pm 2,0 \quad (7)$$

$$\text{Котуйканская свита} — \delta^{13}\text{C}_{\text{ср.}} = -1,2 \pm 0,5 \quad (17)$$

$$\text{Юсмастахская свита} — \delta^{13}\text{C}_{\text{ср.}} = -0,1 \pm 0,5 \quad (25)$$

$$\text{Старореченская свита} — \delta^{13}\text{C}_{\text{ср.}} = -2,9 \pm 1,6 \quad (13)$$

В породах котуйканской и юсмастахской свит значения $\delta^{13}\text{C}$ близки к средним для фанерозоя и докембрия (см. рис. 1). Отметим, однако, что между этими свитами существуют небольшие, но значимые отличия, причем излом изотопно-углеродной кривой совпадает со стратиграфической границей. В пределах свит изотопный состав варьирует исключительно слабо; это наводит на мысль, что длительность их формирования была относительно небольшой, поскольку существование бассейна со столь однообразным углеродным циклом на протяжении сотен миллионов лет представляется весьма маловероятным — в этом смысле он не имел бы аналогов.

• Сильные отрицательные выбросы $\delta^{13}\text{C}$ наблюдаются в усть-ильинской и старореченской свитах (см. рис. 1). Особый интерес, несомненно, представляет верхняя, вендская аномалия, которая не сопровождается какими-либо изменениями в литологии и изотопном составе кислорода. Выражена она весьма отчетливо: значения $\delta^{13}\text{C}$ от величин, близких к 0 в основании старореченской свиты по разрезу быстро уменьшаются и в 25—30 м от подошвы достигают минимума — $\delta^{13}\text{C} = -5,8$; к верхней границе значения $\delta^{13}\text{C}$ увеличиваются до прежнего уровня и остаются нормальными в нижней части манькайской свиты (30—40 м от подошвы). По глубине и скорости изменения $\delta^{13}\text{C}$ (0,2‰/1 м) изотопная аномалия старореченской свиты не находит аналогий в разрезах, изученных ранее (Aharou, Shidlowski, Singh, 1987; Knoll, Hayes, Kaufman, Swett, Lamberta, 1986; Magaritz, Holser, Kirschvink, 1986; Tucker, 1986). Отметим, однако, что фациальная природа этой аномалии, а также ее связь с вторичными преобразованиями представляются маловероятными, так как выброс $\delta^{13}\text{C}$ не сопровождается какими-либо изменениями в литологии, изотопном составе кислорода и стронция, концентрациях рубидия и стронция (см. ниже). Карбонаты со столь низкими $\delta^{13}\text{C}$ (< -5) вообще крайне редки — в настоящее время они

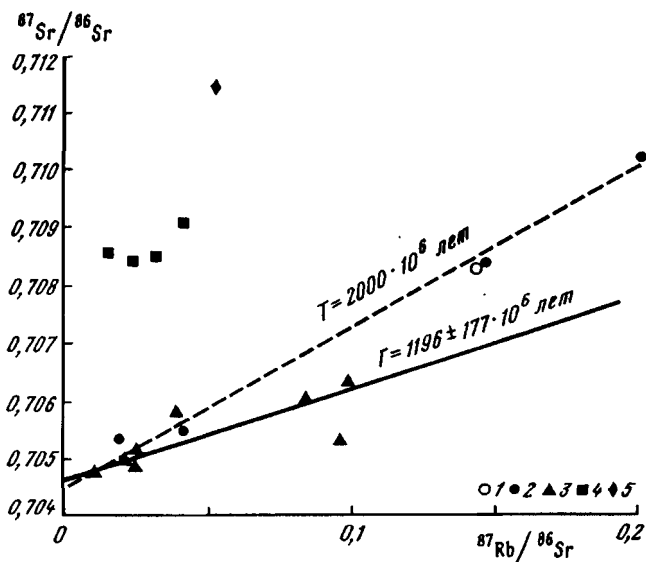


Рис. 2. Rb—Sr системы в карбонатных породах котуйканского разреза

1 — усть-ильинская свита, 2 — котуйканская свита, 3 — юсмастхская свита, 4 — старореченская свита, 5 — манькайская свита (немакит-далдынская)

образуются либо в небольших сильно опресненных бассейнах и реках, либо на стадии диагенеза; и тот и другой вариант вряд ли приемлем для пород старореченской свиты.

Стронций. Изотопный состав стронция, растворенного в океанической воде, определяется балансом двух основных потоков: 1) континентального сноса и 2) обменом морской воды с изверженными породами в зонах спрединга (Derry, Jacobson, 1988; Veizer, Compston, 1976; Veizer, Compston, Clauer, Shidlowksi, 1983). Поскольку стронций, сносимый с континентов с течением времени, обогащается радиогенным изотопом, отношения $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ в морской воде и соответственно в карбонатных осадках постепенно увеличиваются. На фоне этого увеличения выделяются относительно кратковременные этапы, на которых $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ в морской воде снижались. Основной причиной этого явления считается периодическое усиление вулканической деятельности на дне океана.

Эволюционная кривая $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, помещенная в работе Вейцера и Компстона (Veizer, Compston, 1976), на отрезке 1,7—0,6 млрд лет не имела каких-либо перегибов: с нижнего рифея к венду отношения $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ плавно увеличивалась от 0,7050—0,7055 до 0,7080—0,7085. В дальнейшем, на уровне 800—900 млн лет, было обнаружено резкое снижение $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ — до 0,7056 — и несколько меньшей амплитуды на уровне 660 млн лет (Derry, Jacobson, 1988; Veizer, Compston, Clauer, Schidlowksi, 1983). Этими данными ограничивается известная нам информация.

Отметим, что в разновозрастных породах обычно имеет место большой разброс $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$. Поскольку вторичные преобразования ведут к обогащению радиогенным изотопом, минимальные для данного возраста отношения $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ считаются наиболее представительными. Предполагается (Derry, Jacobson, 1988; Veizer, Compston, Clauer, Shidlow, 1983), что наиболее достоверные данные могут быть получены по карбонатам с высокими концентрациями Sr и низкими (10^{-3} — 10^{-5}) отношениями Rb/Sr.

Хотя доломиты котуйканского разреза явно не отвечают этому условию — концентрация стронция в них не превышает 50—70 г/т, — они, за исключением нескольких образцов, отличаются исключительно низкими величинами $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (табл. 2). В верхней части котуйканской свиты, возраст которой, по-видимому, меньше 1500 млн лет, зарегистрированы отношения $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr} = 0,70503 \pm 0,70509$, которые ниже минимальных, известных для нижнего рифея (0,7051 — в отложениях формации ганфлинт, датируемых возрастом 1650 млн лет (Veizer, Compston, 1976). Еще более низкие $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ — 0,70480—0,70500 — обнаружены в породах юсмастахской свиты.

Между отношениями $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ и $^{87}\text{Rb}/^{86}\text{Sr}$ наблюдается корреляция (рис. 2), которая показывает, что разброс $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ в карбонатах определяется не эволюцией изотопного состава стронция в воде, а радиоактивным распадом. 6 из 8 образцов пород юсмастахской свиты лежат на Rb-Sr изохроне, отвечающей возрасту 1196 ± 177 млн лет, который хорошо согласуется с K—Ar датировками по глаукониту (Злобин, Голованов, 1970; Семихатов, Серебряков, 1983). Какое бы событие ни отражали эти датировки (обсуждение этой исключительно сложной проблемы выходит за рамки данной статьи), начальное отношение $(^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr})_0 = 0,70460 \pm 0,00014$, по-видимому, может быть принято как характеристика морской воды в данном бассейне. Столь же низкие начальные отношения $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, очевидно, имеют и породы котуйканской свиты (см. рис. 2).

Полученные данные не позволяют говорить о существенной эволюции изотопного состава стронция для бассейна, в котором формировались доломиты котуйканской и юсмастахской свит. На границе юсмастахской и старореченской свит отношения $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, однако, резко возрастают до 0,708—0,709. Этот скачок может быть обусловлен как резким изменением баланса стронция в морской воде, так и длительным перерывом в осадконакоплении. Еще более высокие отношения $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr} = 0,71144$, при относительно низком отношении $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr} = 0,05$, зарегистрировано в основании манькайской свиты.

В целом изотопный состав стронция старореченской свиты обычен для вендских отложений, а манькайской свиты — для отложений нижнего кембрия (Veizer, Compston, 1976). Что касается несоответствия результатов, полученных по рифейской части котуйканского разреза, с имевшимся ранее, то оно может иметь несколько причин: 1) возраст котуйканской и юсмастахской свит может быть древнее, нежели тот, который принят в современных стратиграфических

Таблица 2. Rb—Sr системы в карбонатах котуйканского разреза

№ лаб.	№ пол.	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	Rb, г/г	Sr, г/г	Rb/Sr, вес.	$^{87}\text{Rb}/^{86}\text{Sr}$ Атомн.
Усть-ильинская свита						
3452	74/88	0,70830	1,80	31,13	0,048	0,1395
Нижне-котуйканская свита						
1966		0,70555	—	—	—	—
3455	78/88	0,71045	1,89	26,003	0,0725	0,2093
1967		0,70576	—	—	—	—
Верхне-котуйканская свита						
3458	84/88	0,70840	1,43	28,863	0,0512	0,1484
3459	86/88	0,70501	0,098	25,680	0,0038	0,0110
1968		0,70609	—	—	—	—
3460	88/88	0,70541	0,174	26,36	0,0065	0,0190
1916		0,70503	—	—	—	—
3461	90/88	0,70553	0,3598	25,06	0,0143	0,0414
1969		0,70509	—	—	—	—
Нижне-юсмастахская свита						
3462	92/88	0,70607	0,602	20,50	0,0293	0,0849
3463	94/88	0,70521	0,243	25,89	0,093	0,0271
1970		0,70752	—	—	—	—
3464	96/88	0,70500	0,1565	20,33	0,076	0,0222
3465	101a/88	0,70480	0,1114	27,16	—	0,0118
Верхне-юсмастахская свита						
3203	110/88	0,70635	1,7	47,8	0,036	0,103
3466	112/88	0,70488	0,2523	27,90	0,0090	0,0261
3467	114/88	0,70589	0,5513	40,26	0,0136	0,0396
3469	116/88	0,70534	0,7715	23,166	0,0333	0,0963
3204	118/88	0,70616	—	—	—	—
Старореченская свита						
3469	123/88	0,70905	0,8475	57,110	0,0148	0,0429
3470	125/88	0,70839	0,47	57,0	0,0083	0,0241
3471	127/88	0,70854	0,29	53,0	0,055	0,016
3472	133/88	0,70844	0,653	55,83	0,0117	0,0338
Манькайская свита						
3473	134/88	0,71144	1,141	63,389	0,018	0,0521

схемах; 2) накопление этих свит происходило в период (или периоды) кратковременного снижения $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ в Мировом океане, подобный «мантийному событию», которое имело место 800—900 млн. лет назад (Veizer, Compston, Clauer, Schidlowski, 1983); 3) все разрезы, изученные ранее, либо были сформированы в изолированных бассейнах, либо изменены сильнее котуйканского, либо неточно датированы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты изотопных исследований, проведенных на котуйканском разрезе, оказались во многом неожиданными. В первую очередь следует отметить высокую степень постоянства изотопного состава кислорода, углерода и стронция в отложениях котуйканской и юсмастахской свит. Это постоянство объективно свидетельствует об относительно однообразных условиях осадконакопления и равномерности вторичных преобразований. Представляется маловероятным, что такое однообразие сохранялось в течение почти 1 млрд лет — с нижнего рифея до верхнего — особенно, если учесть, что котуйканская и юсмастахская свиты формировались в высокодинамичном, мелководном и иногда даже в засоленном бассейне лагунного типа (Головенюк, Белова, 1984; Злобин, Голованов, 1970; Серебряков, 1975), т. е. в обстановке, исключительно благоприятной для резких изменений изотопного состава. Нельзя исключить, следовательно, что длительность формирования рифейской части котуйканского разреза в существующих стратиграфических схемах сильно преувеличена.

Серьезные проблемы возникают при попытке найти место котуйканского разреза в современных эволюционных моделях. Как было показано в предыдущих разделах, отношения $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ в котуйканской и юсмастахской свитах значительно ниже, чем в одновозрастных отложениях, изучавшихся ранее; заметно отличаются от «среднестатистического» изотопный состав углерода. По-видимому, лишь отчасти такого рода несоответствия могут быть связаны с неудовлетворительным состоянием геохронологии — несовершенны, очевидно, и сами модели.

Особый интерес представляет сопоставление изотопных аномалий на границе венда и кембрия. В отличие от ряда разрезов, изученных ранее (Aharou, Shidlowski, Singh, 1987; Knoll, Hayes, Kaufman, Swett, Lamberta, 1986; Magaritz, Holser, Kirschvink, 1986; Tucker, 1986), в которых вендские отложения имеют относительно высокие ^{13}C — от 0 до 6, для котуйканского разреза характерна резкая отрицательная аномалия (^{13}C от -1 до $-5,8$), пик которой приходится на 20—30 м ниже слоев с остатками первых скелетных организмов (Миссаржевский, 1989). Хотя накопление вендских отложений в Западном Прианабарье происходило, по-видимому, в засоленном бассейне, т. е. в несколько необычных условиях, ряд обстоятельств, рассмотренных выше, не позволяет считать обнаруженную аномалию чисто местным явлением. Не предполагая об-

суждать в данной статье возможные причины изотопных аномалий в целом, отметим, что в кайнозой отрицательные выбросы ^{13}C хорошо сопоставляются с эпохами оледенений (Broecker, 1982). Сходные события, как известно, имели место в вендскую эпоху, и есть смысл опираться на этот факт при интерпретации изотопных данных.

ЛИТЕРАТУРА

- Геохимия изотопов в офиолитах Полярного Урала/Под ред. А. В. Пейве и В. И. Виноградова. М.: Наука, 1983. 183 с.
- Головенко В. К., Белова М. Ю. Рифейские микробиоты в кремнях из биляхской серии Анабарского поднятия//Палеонтол. журн. 1984. № 4. С. 23—32.
- Злобин М. Н., Голованов Н. П. Стратиграфический очерк верхнедокембрийских отложений западного склона Анабарского поднятия (р. Котуйкан)//Опорный разрез верхнедокембрийских отложений западного склона Анабарского поднятия. Л.: НИИГА, 1970. С. 6—20.
- Комар Вл. А. Строматолиты верхнедокембрийских отложений севера Сибирской платформы и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1966. 122 с.
- Миссаржевский В. В. Древнейшие скелетные окаменелости и стратиграфия пограничных толщ докембрия и кембрия. М.: Наука, 1989. 237 с.
- Семихатов М. А., Серебряков С. Н. Сибирский гипостратотип рифея. М.: Наука, 1983. 221 с.
- Семихатов М. А., Ивановская Т. А., Горохов И. М. Осадочные геохронометры из отложений нижнего рифея Анабарского массива//Литология и полез. ископаемые. 1980. № 5.
- Серебряков С. Н. Особенности формирования строматолитов Сибири. М.: Наука, 1975. 176 с.
- Хоментовский В. В., Диденко А. Н., Пятилетов В. Г. Общие выводы по стратиграфии позднего докембрия Сибири. Новосибирск, 1982.
- Шенфильд В. Ю., Якшин М. С. К стратиграфии рифейских отложений западного склона Анабарского массива//Новые данные по стратиграфии позднего докембрия Сибири. Новосибирск: ИГиГСО АН СССР, 1982. С. 30—42.
- Aharou P., Shidlowski M., Singh I. B. Chronostratigraphic markers in the end — Precambrian: Carbon isotope record of the lesser Himalaya//Nature. 1987. Vol. 327. P. 699—702.
- Baud A., Magaritz M., Holser W. T. Permian-Triassic of the Tethys: Carbon isotope studies//Geol. Rdsch. 1989. Bd. 78, N 2. S. 649—677.
- Berner R. A. Models for carbon and sulfur cycles and atmospheric oxygen: Application to Paleozoic geologic history//Amer. J. Sci. 1987. Vol. 287. P. 177—196.
- Broecker W. S. Ocean chemistry during glacial time//Geochim. et cosmochim. acta. 1982. Vol. 46. P. 1689—1703.
- Derry L. A., Jacobson S. B. The Nd and Sr isotopic evolution of proterozoic seawater//Geophys. Res. Lett. 1988. Vol. 15. P. 397—400.
- Friedman I., O'Neil J. R. Compilation of stable isotope fractionation factors of geochemical interest//Data of geochemistry, 6th/Ed. M. Fleischer. Wash. (D. C.): US gov. print. off., 1977.
- Gruszczynski M., Halas S., Hoffman A., Madkowski K. A brachiopod calcite record of the oceanic carbon and oxygen isotope shifts at the Permian/Triassic transition//Nature. 1989. Vol. 337. P. 64—68.
- Keith M. I., Weber I. N. Carbon and oxygen isotopic composition of selected limestones and fossils//Geochim. et cosmochim. acta. 1964. Vol. 28. P. 1787—1816.
- Knoll A. H., Hayes L. M., Kaufman A. J. et al. Secular variation in carbon isotope ratios from Upper Proterozoic successions of Svalbard and East Greenland//Nature. 1986. Vol. 321. P. 832—838.
- Kump L. R., Garrels R. M. Modeling atmospheric O_2 in the global sedimentary redox cycle//Amer. J. Sci. 1986. P. 337—360.
- Lloyd R. M. Oxygen isotope enrichment of seawater by evaporation//Geochim. et cosmochim. acta. 1966. Vol. 30. P. 801—814.

- Magaritz M.* A new explanation for cyclic deposition in marine evaporite basins: Meteoric water input//*Chem. Geol.* 1987. Vol. 62. P. 239—250.
- Magaritz M., Holser W. T., Kirschvink J. L.* Carbon-isotope events across the Precambrian/Cambrian boundary on the Siberian Platform//*Nature.* 1986. Vol. 32. P. 258—259.
- Nadler A., Magaritz M.* Studies of marine solution basins isotopic and compositional changes during evaporation//*Hypersalite brines and evaporitic environments.* Amsterdam: Elsevier, 1980. P. 115—129.
- Rosenbaum J., Sheppard S. M. F.* An isotopic study of siderites, dolomites and ankerites at high temperatures//*Geochim. et cosmochim. acta.* 1986. Vol. 5. P. 1147—1150.
- Shakleton N. J.* Paleogene stable isotope events//*Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1986. Vol. 57. P. 91—102.
- Shidlowski M., Eichmann R., Jung Ch. E.* Precambrian sedimentary carbonates, carbon and oxygen isotope geochemistry and implications for terrestrial oxygen budget//*Precambrian Res.*, 1975. Vol. 2. P. 1—69.
- Tucker M. E.* Carbon isotope excursion in Precambrian/Cambrian boundary beds, Marocco//*Nature.* 1986. Vol. 319. P. 48—50.
- Veizer J., Compston W.* $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ in Precambrian carbonates as an index of crustal evolution//*Geochim. et cosmochim. acta.* 1976. Vol. 40. P. 905—914.
- Veizer J., Compston W., Clauer N., Shidlowski M.* $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ in late Proterozoic carbonates: Evidence for a «mantle event» at 900 Ma ago//*Ibid.* 1983. Vol. 47. P. 295—302.
- Veizer J., Holser W. T., Wilgus C. K.* Correlation of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$ secular variations//*Ibid.* 1980. Vol. 44. P. 579—587.
- Zachos J. C., Arthur M. A., Dean W. E.* Geochemical evidence for suppression of pelagic marine productivity at the Cretaceous Tertiary boundary//*Nature.* 1989. Vol. 337. P. 61—64.

М. М. Рышков

ФЛЮИДНЫЙ СОСТАВ РАКОВИН НЕКОТОРЫХ МОЛЛЮСКОВ И ГАЗОВЫЙ РЕЖИМ СРЕДЫ

Определение газового состава дрегней гидросферы и атмосферы — важная составляющая палеобиосферных исследований. Одним из возможных источников такой информации могут служить биоминеральные агрегаты.

В основе эксперимента по изучению флюидного состава раковин моллюсков лежала следующая рабочая гипотеза. Известно, что минералы при своем образовании охватывают минералообразующую среду, которая консервируется во включениях. Анализ состава включений, температур их гомогенизации и вскрытия позволяет с определенными допущениями судить о физико-химических параметрах минералообразующих сред. Существует и другой тип включений, который характеризует окружающую среду, не имеющую непосредственного отношения к минералообразующему процессу, т. е., не поставляющую или почти не поставляющую веществ для образования минералов (Ермаков, Долгов, 1979). Примером являются палеоатмосферные включения воздушных пузырьков в янтарях и современных смолах.

В отличие от гипогенных и гиперогенных процессов минералообразования биоминерализация отличается, по-видимому, более жесткими термодинамическими параметрами, которые приводят к от-

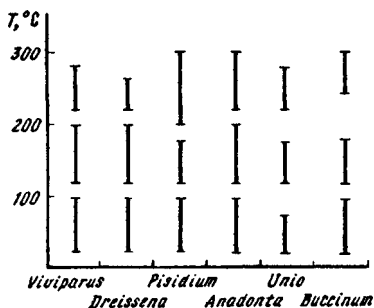


Рис. 1. Температурные интервалы газовой выделенности при нагревании раковин моллюсков

существованию значительных дефектов в кристаллах и, следовательно, к отсутствию условий для консервации включений. Вместе с тем биоминеральные образования отличаются четкой структурной ориентировкой слагающих их кристаллов и наличием органической матрицы, заполняющей межкристаллитовое пространство. Не исключено, что именно межкристаллитовое пространство является «резервуаром», где могло происходить захоронение фрагментов минералообразующей и окружающей среды.

На первом этапе исследований изучалась динамика газовой выделенности из биоминеральных объектов. На втором — определялся качественный состав выделившихся флюидов, их количественное соотношение и сравнение с газовым составом среды обитания организмов-биоминерализаторов.

Первый этап исследований проводился на вакуумном декрепитометре ВД-4, на втором — использовался хроматограф «Цвет-500».

Объектом изучения явились раковины современных наземных, пресноводных и морских моллюсков, а также ряд неогеновых форм из сарматских и мезотических отложений Азовского побережья. Были отобраны раковины рода *Helix*, представители семи родов речных моллюсков — *Viviparus*, *Dreissena*, *Pisidium*, *Anadonta*, *Unio*, *Tapes*, *Buccinum* (р. Дон, Таганрогский залив) и десять родов морских: *Cardium* (Азовское море), *Macosia* (Баренцево море), *Mya* (Японское и Баренцево моря), *Spisula* (Японское море), *Swiftopecten* (восточное побережье Сахалина), *Didacna* (Каспий), *Grenomytilus* (Сахалин), *Siliqua* (Сахалин), *Astosia* (Сахалин), *Chlamys* (Баренцево море). Среди неогеновых форм изучались представители родов *Mastra*, *Tapes*, *Monodacna*.

Исследования динамики газовой выделенности проводились в интервале температур от комнатной до 300° С.

В результате анализа декрепитограмм, полученных на первом этапе, было установлено, что при нагревании до температуры 300° С существует три дискретных интервала, на которые приходится максимум газовой выделенности. Первый интервал — 80—100°, второй — 170—200°; третий — 270—300° (Рис. 1). Исходя из этого для определения качественного и количественного состава выделяющихся флюидов были выбраны температуры 100, 200 и 300° С. Хромостратиграфически диагностировались следующие компоненты: легкие газы (сумма азота и кислорода), углекислый газ и пары воды. Результаты определения были вынесены на трехкомпонентные ($N_2 + O_2 - CO_2 - H_2O$) и двухкомпонентные ($N_2 + O_2 - CO_2$) диаграммы (рис. 2, 3). Анализ трехкомпонентных диаграмм показывает,

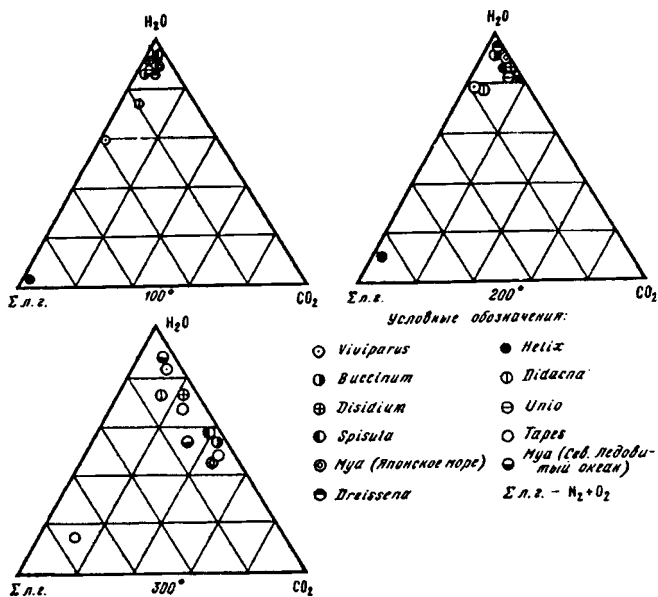


Рис. 2. Газовый состав раковин моллюсков

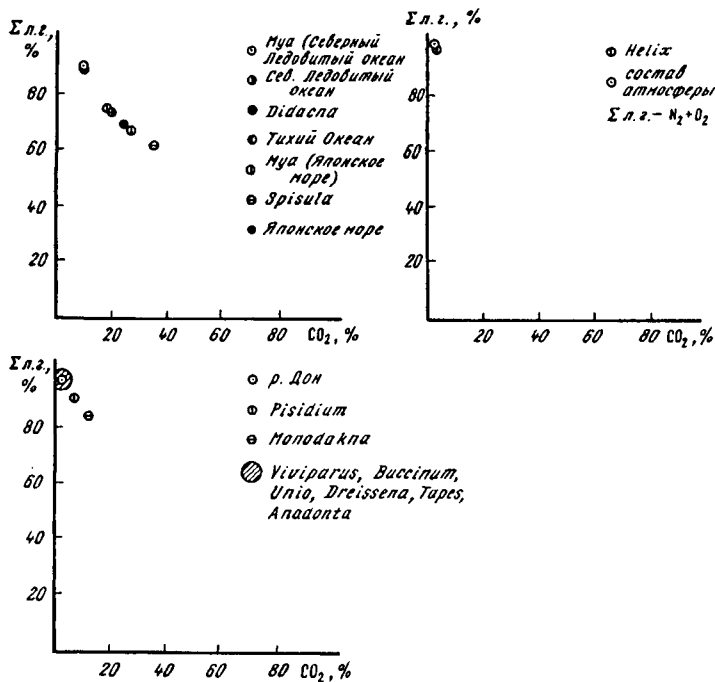


Рис. 3. Сравнительный состав газов раковин моллюсков и среды обитания

что при температуре 100° С количество легких газов превышает количество углекислого газа. При температуре 200° С наблюдается незначительное превышение углекислого газа над суммой азота и кислорода. При температуре 300° С резко увеличивается количество углекислого газа. Максимальное выделение паров воды происходит в интервале 100—200° С и составляет в среднем 80—90% от общего количества выделившихся компонентов. При температуре 300° С количество паров воды снижается.

Подобное изменение количественного состава компонентов характерно для раковин морских и речных моллюсков. В отличие от водных моллюсков газовые компоненты раковины наземного моллюска рода *Helix* имеют другие количественные соотношения. В интервале температур до 100° С резко преобладают азот и кислород (до 98%). В интервале до 200° С возрастает количество воды (15%) и углекислого газа (13—15%). Таким образом, в температурном интервале до 100° С флюидный состав раковины *Helix* в наибольшей степени соответствует составу современной атмосферы, правда, с учетом только суммарного количества азота и кислорода. Наглядно это видно и на двухкомпонентной диаграмме ($N_2 + O_2 - CO_2$). На эту диаграмму был вынесен газовый состав раковин речных и морских моллюсков, а также газовый состав речных вод (р. Дон) и усредненный состав ряда морских бассейнов (Баренцево, Японское моря, Северный Ледовитый океан). Наиболее полное совпадение соотношения газовых компонентов раковин моллюсков и вод наблюдается для пресноводных организмов (р. Дон) и несколько меньше — для морских. Однако и в случае с морскими моллюсками имеются значительные совпадения с газовым составом морских вод (баренцевоморская *Mya*, *Didacna* Сахалинского побережья).

Таким образом, проведенная серия экспериментов в первом приближении позволяет говорить о том, что состав флюидов, выделяющихся из раковин современных моллюсков при нагревании до 100° С, соответствует усредненному газовому составу среды обитания. Максимальное соответствие получено по раковинам наземных и речных моллюсков. Изменение соотношения газовых компонентов при увеличении температуры нагревания связано, по-видимому, с разложением органической матрицы. Наряду с современными формами были проанализированы и единичные представители неогеновых моллюсков. Данные по газовому составу их раковин совпадают с данными современных пресноводных моллюсков, а также соответствуют в координатах $N_2 + O_2 - CO_2$ газовым компонентам воды р. Дон.

С учетом полученных результатов в дальнейшем следует получить количественные характеристики газовых компонентов отдельно для кислорода и азота; выявить статистические зависимости для раковин, газовый состав которых в наибольшей степени соответствует газовым компонентам среды обитания (наземные моллюски).

ЛИТЕРАТУРА

Ермаков Н. П., Долгов Ю. А. Термобарогеохимия. М.: Недра, 1979.

БИОСФЕРНЫЕ РИТМЫ И ЗАДАЧИ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

Задача прогноза возможных изменений биосферы не может быть решена без выяснения законов ее реакции на внешние воздействия в геологическом прошлом.

Основы учения о биосфере разработаны в начале века В. И. Вернадским и повторены в Гея-теории (Lovelock I. E., 1979). Имеется необозримое количество работ, посвященных геологической истории регионов и планеты в целом, а также эволюции живого вещества биосферы. Однако автору не известны публикации, связанные непосредственно с изучением взаимодействия биосферы и литосферы.

Развитие биосферы, включающей гидросферу, живое вещество и части атмосферы и литосферы, определяется ее взаимодействием с верхними слоями атмосферы, космической средой и недрами. Пределы биосферы, по В. И. Вернадскому, ограничены полем существования жизни, в котором условия позволяют организму давать потомство и увеличивать живую массу. Поле существования жизни постепенно вверх и вниз переходит в поле устойчивости жизни, где организм имеет возможность только выжить. Поэтому биосфера не обладает резко очерченными границами, и небольшая часть живого вещества и гидросферы находится вне ее пределов.

Главные потоки вещества связывают биосферу с литосферой. За счет тектонических движений, магматизма и вулканизма в сферу жизни поступает вещество горных пород, газы и жидкости. Все это вовлекается в глобальный круговорот вещества, который, согласно учению В. И. Вернадского, происходит по схеме:



в бассейны осадконакопления, вновь поступает в глубины литосферы на десятки и сотни миллионов лет.

Учение о биосфере позволяет сформулировать следующие исходные положения:

1. Осадочные горные породы и осадочные полезные ископаемые являются результатами деятельности биосферы;

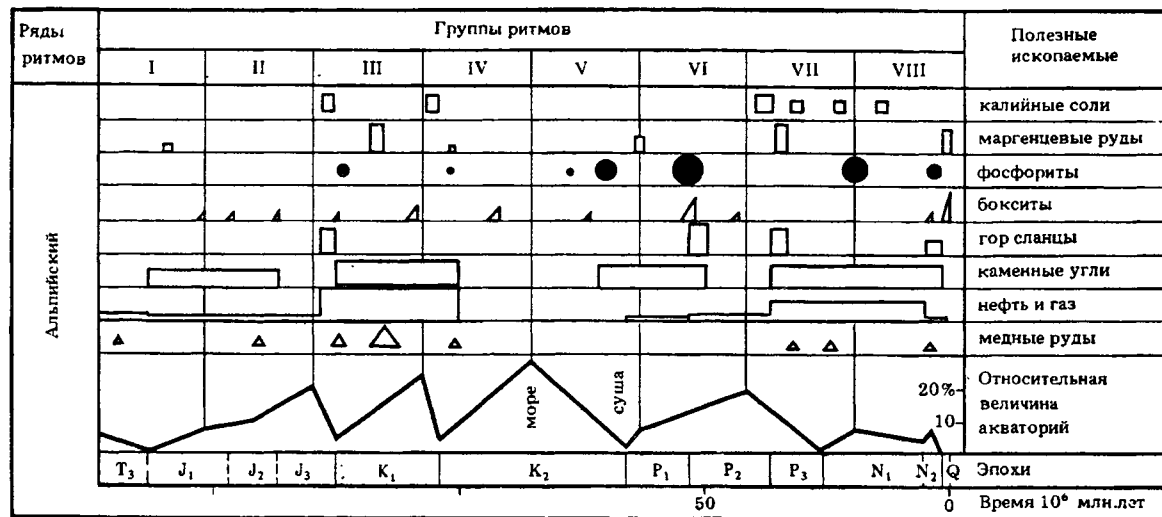
2. Существенные внешние воздействия на биосферу оказывают тектонические движения и магматизм;

3. Региональные тектонические воздействия на биосферу имеют глобальные последствия. Они суммируются гидросферой и отражаются в колебаниях уровня Мирового океана.

Следовательно, для того, чтобы определить реакцию биосферы

Рис. 1. Периодическая система геологических событий фанерозоя

По вертикали — одноименные фазы альпийского, герцинского и каледонского циклов



на внешние долгопериодические воздействия со стороны тектонических движений и магматизма, необходимо знать результаты ее деятельности и их суммарный характер за сотни миллионов лет.

Поставленная задача пока может быть решена в самом общем приближении для последних 500—600 млн лет геологической истории (Малиновский, 1982; 1990) в виде периодической системы геологических событий фанерозоя (рис. 1).

Результаты деятельности биосферы отражены в системе положением в разрезе стратисферы месторождений полезных ископаемых, а суммарное действие тектонических движений — кривой относительной величины акваторий морей в пределах малоподвижных платформ (Северо-Американская, Русская и Сибирская), которую с некоторыми допущениями можно рассматривать как кривую колебаний уровня Мирового океана. В мезозойской и кайнозойской частях она мало отличается от опубликованной П. Р. Вейлом с соавторами (Vail, Mitchum, Thompson, 1978).

Обоснование «абсолютных» возрастных датировок на рис. 1 дано в работах автора (Малиновский, 1982, 1990). Они получены в результате выбора ведущего процесса измерения времени (колебания уровня океана), единицы измерения времени (трансгрессивно-климатические ритмы с периодом 20—25 млн лет) и начала отсчета (современный момент). В связи с принятым способом измерения времени все названные ритмы приняты равновеликими (22 млн лет). При определении радиометрического возраста в качестве ведущего процесса служит распад радиоактивных элементов, а за единицу измерения времени принят период полураспада элементов, который считается неизменным. Таким образом, использованная шкала по своей сути не радиометрическая, а тектоническая. Совпадение радиометрических и тектонической шкал в пределах последних 100 млн лет позволяет определить длительность трансгрессивно-климатических ритмов в 20—25 млн лет. Если принять при построении тектонической шкалы крайние значения длительности ритмов, то начало каледонского этапа придется на рубежи 480 и 600 млн лет. В этих пределах находятся все датировки начала кембрия ныне сосуществующих радиометрических шкал, но основная их масса тяготеет к 570 млн лет. Тектоническая шкала обладает рядом преимуществ по сравнению с радиометрическими (Малиновский, 1982, 1990), но в данном случае можно было воспользоваться и любой из принятых радиометрических шкал. Результаты анализа принципиально бы не изменились.

Первое и главное, что обнаруживает себя при анализе периодической системы, — закономерная неравномерность распределения месторождений полезных ископаемых в разрезе фанерозоя. Все они вне зависимости от происхождения, которое им приписывается, группируются вблизи определенных стратиграфических уровней, образуя ансамбли месторождений полезных ископаемых. Они тяготеют к II—III и VI—VII фазам крупных циклов колебаний уровня Океана, избегая его самых высоких и низких положений.

В связи с тем, что стратиграфическое положение месторождений осадочных полезных ископаемых отражает деятельность биосферы, а кривая трансгрессий — характер тектонических движений, следует, что биосфера трижды почти однотипно ответила на каждый крупный цикл (каледонский, герцинский, альпийский) внешних воздействий. Однако период самых крупных изменений свойств биосферы вдвое короче периода воздействия.

Данные о стратиграфическом положении мировых запасов каменных углей, горючих сланцев, нефти и газа, хотя месторождения последних образовались намного позже вмещающих их пород, позволяют выделить в фанерозое шесть групп эпох усиленного накопления углеродистых отложений: среднекарбовую, пермскую, раннесреднеюрскую, раннемеловую, палеоцен-среднеэоценовую и олигоценмиоценовую (рис. 2). Попарно они составляют три ансамбля и все объединяются в единый мегаансамбль (познефанерозойский) углеродистых эпох.

В первой половине фанерозоя тоже выделяется несколько ансамблей углеродистых эпох, но с ними связано почти в 100 раз меньше углеродистого вещества, чем с подобными эпохами последних 250 млн лет. Выделенные ансамбли соответствуют установленным (Ронов, 1976) относительным увеличениям содержаний органического углерода в породах континентов.

Стратиграфическое положение крупнейших фанерозойских месторождений бокситов, марганцевых и медных руд, фосфоритов и солей, а также других полезных ископаемых как осадочного, так и эндогенного происхождения свидетельствует об их связи с позднефанерозойским мегаансамблем углеродистых эпох.

Общий характер кривой трансгрессий не имеет принципиальных отличий от графика, построенного Л. Б. Роновым (Ронов, 1976) для всех материков. На обеих кривых выделяются те же волны трансгрессий с постепенным сокращением акваторий к альпийскому этапу. Следовательно, позднефанерозойский мегаансамбль возник на фоне общего увеличения площади суши. В свою очередь, внутри мегаансамбля среднекарбон-пермский и палеоцен-миоценовый ансамбли связаны с общим снижением уровня Океана в герцинском и альпийском циклах, а юрско-раннемеловой — с его подъемом. Как видим, и ансамбли углеродистых эпох, и их мегаансамбль почему-то избегают отрезков времени с максимальным развитием древних морей, казалось бы, наиболее благоприятных для жизни.

Увеличение накопления органического вещества в фанерозое происходило при усилении гранитоидного магматизма, метаморфизма и вулканизма, о чем может свидетельствовать гистограмма распределения возрастов гранитоидных массивов и кривая относительного содержания вулканогенных пород в осадочной оболочке континентов. Косвенным подтверждением усиления магматизма во второй половине фанерозоя может служить известное увеличение запасов полезных ископаемых эндогенного происхождения, приходящееся на это время.

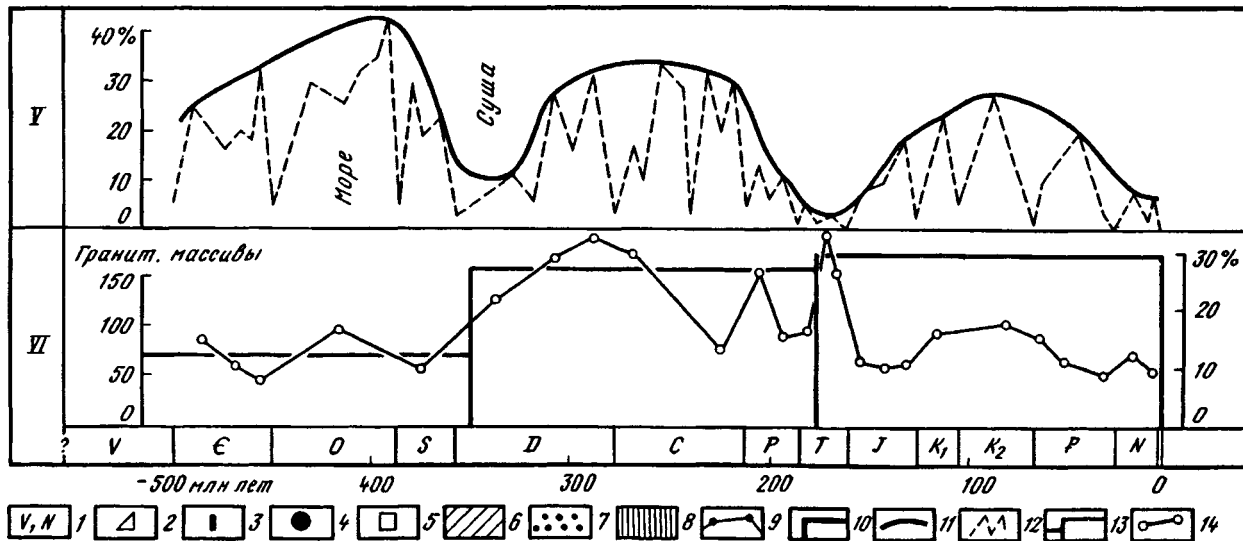


Рис. 2. Позднефанерозойский мегаансамбль рудоносных эпох

1 — индексы периодов; 2 — месторождения бокситов; 3 — марганцевых руд; 4 — фосфоритов; 5 — калийных и каменных солей; 6 — мировые запасы каменных углей; 7 — нефти и газа (в пересчете на нефть); 8 — смолы горючих сланцев; 9 — относительное содержание органического углерода ($C_{орг}$, %) в породах континентов (по А. Б. Ронову); 10 — общее содержание органического углерода в отложениях альпийского, герцинского и каледонского циклов; 11 — огибающая максимумов кривой трансгрессий; 12 — кривая трансгрессий для территории трех платформ; 13 — гистограмма распределения возрастов гранитоидных массивов в интервалах по 180 млн лет; 14 — относительная интенсивность эффузивного вулканизма в отдельные эпохи фанерозоя (по данным А. Б. Ронова).

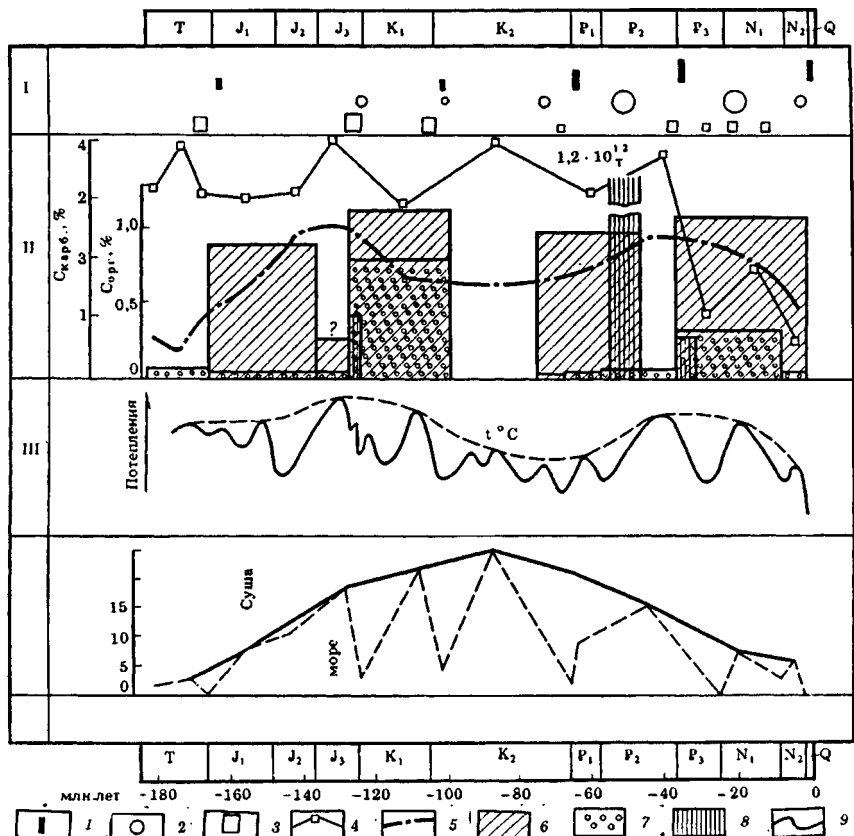


Рис. 3. Биосферные ритмы альпийского цикла

1—3 — см. рис. 2; 4 — относительное содержание карбонатного углерода в породах континентов ($S_{карб.}$, %); 5 — относительное содержание органического углерода ($S_{орг.}$, %) (по А. Б. Ронову); 6—8 — см. рис. 2; 9 — кривая палеотемпературы для средних широт Северного полушария

Таким образом, можно прийти к мысли, что усиление тектонической активности и снижение уровня Океана способствуют увеличению захоронения органического вещества. Однако такое заключение справедливо только для очень крупных отрезков времени, охватывающих мегаансамбли, так как известные крупнейшие осушения континентов в раннем девоне и триасе, наоборот, характеризуются малым количеством захороненной органики. Кажется бы, оптимальным для производства и накопления органического вещества могут быть максимальные трансгрессии на фоне усиленного вулканизма, но и этого не наблюдается в раннем карбоне и позднем мелу, отвечающих таким условиям. В чем же дело?

В развитии фитопланктона во всех широтах Океана, кроме самых высоких и самых низких, наблюдается два хорошо выраженных

периода увеличения продуктивности — весенний и осенний, в то же время вызывающая их освещенность поверхности Океана имеет годовой ход и изменяется по синусоидальному закону. На летний максимум освещенности приходится минимум продуктивности фитопланктона, минимальные концентрации биогенных элементов в зоне фотосинтеза и минимальные содержания CO_2 в атмосфере. Годовые «волны жизни» в Океане обязаны временным исчерпаниям жизненных ресурсов и их последующим возобновлениям и являются нелинейной реакцией системы на внешние циклические воздействия (Лебедев, Айзатулин, Хайлов, 1974).

Как видно на рис. 3 максимумы климатической синусоиды, построенной для альпийского цикла по данным изотопной палеотермометрии и палеофитологии, совпадают со спадами накопления органического вещества в оксфордском веке и позднем эоцене, а максимум кривой, огибающей трансгрессии — с его спадом в альпийском цикле в целом (поздний мел).

Все спады накопления органического углерода приходятся на усиления карбонатакопления. Это может указывать на общий дефицит CO_2 в верхних слоях Океана и атмосфере в результате предшествующего всплеска фотосинтеза и захоронения его продуктов. В свою очередь, активизация карбонатакопления в средних частях ансамблей углеродистых эпох предшествовала солеобразованию. Последнее могло происходить в результате еще большего уменьшения содержания CO_2 в атмосфере и верхних слоях Океана благодаря интенсивному накоплению карбонатов.

Как известно, снижение парциального давления CO_2 в атмосфере способствует развитию процессов похолодания, усиления зональности и аридизации климата. Поэтому эпохи накопления карбонатов могли сменяться эпохами соленакопления даже на фоне высокого положения уровня Океана в условиях, явно не способствовавших аридизации климата в конце юры и эоцена.

При солеобразовании, которое всегда сопровождается накоплением значительных масс гипсов и ангидритов, благодаря переходу кальция из карбонатного резервуара в сульфатный выделялись соответствующие порции CO_2 , которые вновь поглощались фотосинтезом. Процесс раскачивался и повторялся несколько раз. Активизации фотосинтеза способствовали и значительные объемы вод с биогенными элементами, которые были вытянуты из глубин Океана и выпарены в солеродных бассейнах, а также возросшая циркуляция вод, связанная с резкой климатической зональностью.

Кажется, в результате сравнения полученной картины с наблюдаемой ныне моделью мы вправе предложить, что известные закономерные повторения в истории осадконакопления типа углеродистые отложения—карбонаты—соли являются результатом нелинейной реакции биосферы на внешние циклические воздействия (колебания уровня Океана, поступления вещества и др.).

Наиболее простым примером этой триады служат юрские отложения юга СССР, где угленосные отложения ранней—средней юры

сменяются мощной карбонатной толщей оксфорд—киммериджа, выше которой залегают соли титона. Когда накапливались соли в Средней Азии и Предкавказье, в Западной Сибири и на Русской платформе, происходило формирование мощных углеродистых толщ, которые составляют углеродистую фазу следующего повтора.

По всей видимости, изменения свойств среды осадконакопления касаются не только атмосферы, континентов и фотической зоны Океана, а проникают и в его глубины, охватывая всю биосферу, о чем свидетельствуют данные глубоководного бурения.

Периодические активизации фотосинтеза, судя по всему, вызывают закономерные колебания геохимических и других свойств биосферы, включая климат, повторяющиеся в истории Земли глобальные биосферные ритмы. Похоже, это те флуктуации свойств системы, благодаря которым она в течение миллиардов лет поддерживает порядок, пригодный для жизни. Они записаны в толще стратосферы в виде сложной иерархической серии повторов названной триады или ее сокращенных вариантов.

Возможно, существует целый спектр еще неизученных биосферных ритмов с периодами от 90 млн лет и менее (до года?). В их строении намечается иерархическая соподчиненность. Они глобальны, но различно проявляются в пространстве и периодически меняется их интенсивность. Данные Т. К. Баженовой и др. (Баженова, Ивановская и др., 1978), изучавших углеродистые толщи Сибирской платформы, также свидетельствуют о существовании в рифее и раннем фанерозое биосферных ритмов подобных позднефанерозойским. Они пришли к выводу, что в рифее, венде, кембрии и силуре эпохи формирования углеродистых толщ (13 эпох) отвечали трансгрессивным и регрессивным стадиям крупных циклов, тогда как инундационные и эмерсивные стадии были неблагоприятны для накопления органического углерода.

Пока в строении биосферных ритмов можно выделить две фазы: «углеродистую» и «кальциевую» (карбонатную). Хотя флуктуации с периодом около 90 млн лет для биосферы кажутся слишком большими, они наблюдаются. Примером такого сложного биосферного ритма служит мезозой: рэт—альб — углеродистая фаза, поздний мел — кальциевая. Но более крупных биосферных ритмов не существует. Наиболее ярко проявлены биосферные ритмы с периодом порядка 30 млн лет типа юрского: рэт—бат — углеродистая фаза, а келловей—оксфорд — кальциевая. Есть основания полагать, что кальциевые фазы биосферных ритмов существенно отличаются от углеродистых более низким содержанием CO_2 в атмосфере.

Во всех случаях наблюдается ослабление фотосинтеза в моменты, казалось бы, наиболее благоприятные для жизни: при максимальных потеплениях климата и широком развитии мелководных морей на континентах. Причиной этому может служить быстрое израсходование углерода фотосинтезом еще в самом начале появления условий, благоприятных для жизни, приводящее сначала к карбонату- и затем к соленакоплению. Поэтому поступления углерода из недр, судя по всему, являлись главной причиной крупных биосферных

ритмов. Они были буфером, ликвидирующим последствия «естественного загрязнения» углекислым газом окружающей среды, но без начального снижения фотосинтезом количества CO_2 в верхних слоях Океана и атмосфере накопление карбонатов было бы невозможно.

Биосферные ритмы разного порядка обеспечиваются соответствующим набором сопряженных круговоротов элементов. Тектонические процессы изменяют мощность потоков атомов в их глобальном круговороте и тем самым участвуют в управлении биосферой, в результате чего в нелинейной реакции биосферы на тектонические воздействия просматривается космический ритм, равный галактическому году и его половине.

Состояние исследований биосферных ритмов пока не отвечает тем перспективам, которые открывает это направление для познания эволюции биосферы, прогноза глобальных изменений, решения вопросов стратиграфии и прогноза поисков месторождений полезных ископаемых. Мы еще недостаточно знаем законы организации стратисферы как результата деятельности биосферы. Еще отсутствуют методы надежного определения характеристик внешних воздействий на биосферу в геологическом прошлом и настоящем. Мы еще только приступаем к изучению конкретных разрезов с биосферных позиций. Не разработаны классификация биосферных ритмов и методики диагностики их фаз в разных бассейнах осадконакопления.

Механизм биосферных ритмов обеспечивается солнечной энергией и круговоротом вещества между подсистемами биосферы и литосферой. Отсюда и значительный круг вопросов, связанных с изучением геохимии биосферных ритмов: о балансе вещества, участвующего в круговоротах и на входе и выходе системы, о ведущих круговоротах элементов для биосферных ритмов разной длительности. Одной из важных задач служит изучение особенностей пространственного проявления фаз биосферных ритмов и связанных с ними климатических изменений. Естественно, по мере изучения биосферных ритмов будут возникать новые вопросы. Необходимость же создания теории биосферных ритмов очевидна, так как они служат механизмом саморегуляции биосферы, и в их многочисленных повторах реализуется эволюция системы.

ЛИТЕРАТУРА

- Баженова Т. К., Ивановская А. В. и др. Углеродистые толщи верхнего докембрия и нижнего палеозоя Сибирской платформы: (Литолого-геохимические особенности, условия формирования, некоторые черты металлогении) // Углеродистые формации докембрия и нижнего палеозоя и их рудоносность. Фрунзе: Илим, 1978. С. 49—51.
- Лебедев В. Л., Айзатуллин Т. А., Хайлов К. М. Океан как динамическая система. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 208 с.
- Малиновский Ю. М. Синфазная стратиграфия фанерозоя. М.: Недра, 1982. 176 с.
- Малиновский Ю. М. Недра — летопись биосферы. М.: Недра, 1990. 159 с.
- Ронов А. Б. Вулканизм, карбонатонакопление, жизнь // Геохимия. 1976. № 8. С. 1252—1277.
- Lovelock J. E. Gaia. Oxford: Oxford Univ. press, 1979. 157 p.
- Vail P. R., Mitchum R. M., Thompson S. Global cycles of relative changes of sea level // Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem. 1978. Vol. 26. P. 83—97.

О МАСШТАБАХ НАКОПЛЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ДОКЕМБРИИ И ФАНОРОЗОЕ

Оценка масштабов fossilization органического вещества (ОВ) на разных этапах геологической истории имеет принципиальное значение прежде всего по двум аспектам. Во-первых, она позволяет сопоставить отложения различных эпох с точки зрения перспектив обнаружения в них месторождений горючих полезных ископаемых. Во-вторых, предполагается, что изменение темпов накопления ОВ в осадочных толщах с неизвестными, но, очевидно, большим поправочным коэффициентом отражает соответствующее изменение продуктивности биосферы.

При сравнительной оценке размеров биогенного углеродонакопления в докембрии и фанерозое необходимо иметь в виду, что докембрийские комплексы континентов охватывают преобладающий по времени отрезок истории Земли, а также тот факт, что основная масса углерода в осадочной и осадочно-метаморфической оболочке нашей планеты находится не в его месторождениях, а в рассеянном состоянии. Поэтому о региональных масштабах накопления органического вещества в отдельные этапы геологической истории можно судить только на основе данных о темпах fossilization рассеянного ОВ.

Данные о распределении $C_{орг}$ различных типов первично осадочных пород раннего докембрия (архея и раннего протерозоя) сум-

Таблица 1. Фоновые содержания $C_{орг}$ в осадочно-метаморфических породах архея (в %)

Район	Тип породы			Литературный источник
	метапелиты	метапесчаники	карбонатные	
Канадский щит	0,74(406)	—	—	Cameron, Jonasson, 1972
Северо-Восточная часть Балтийского щита	0,043(20)	0,39(143)	0,61(7)	Мележик и др., 1988
Юго-Западная часть Кольского полуострова	0,40(7)	0,034(5)	—	Петерсилье и др., 1979
Побужье (Украинский щит)	0,95(84)	0,62(115)	0,30(21)	Данные автора
Приазовье (Украинский щит)	1,16(49)	0,48(87)	0,31(16)	»
Массив Ахаггар (Алжир)	0,29(21)	0,12(38)	—	»
Южная Африка	—	—	0,4—1,96 (?)	

Таблица 2. Фоновые содержания $C_{орг}$ в различных типах осадочно-метаморфических породах раннего протерозоя, %

Район	Тип породы			Литературный источник
	метапелиты	метапесчаники	карбонатные	
Северное Приладожье (Карелия)	0,47(143)	—	—	Ронов и др. 1977
Северная Карелия (свита Хизовара)	0,37(8)	0,89(14)	—	Сафронов, 1979
Печенга (Кольский полуостров)	1,15(12)	0,81(14)	1,30(3)	Данные автора
Имандра-Варзуга (Кольский полуостров)	0,85(14)	0,28(9)	0,20(6)	»
Криворожье (Украинский щит)	0,91(52)	0,33(20)	0,36(15)	»
КМА (оскольская серия)	1,07(101)	0,62(42)	0,43(34)	»
КМА (криворожская серия)	0,45(32)	—	—	Плаксенко, 1966
Оленекское поднятие (Северо-восток Сибирской платформы)	0,24(36)	—	—	Шпунт, Сороко, 1981
Северо-Байкальское нагорье	0,37(132)	—	—	Хильтова и др., 1969
Патомское нагорье	1,03(26)	—	0,15	Петров, Макрыгина, 1975
Кейвы (Кольский полуостров)	0,72(91)	0,055(93)	—	Мележик и др., 1988
Канадский щит	1,61(396)	—	—	Cameron, Jonanson, 1972

мированы в табл. 1 и 2. Из табл. 1 видно, что в первично глинистых породах архея средние остаточные количества $C_{орг}$ варьируют от 0,043 до 1,16%, в песчаных — от 0,034 до 0,62%, в карбонатных — от 0,11 до 0,61%. Ориентировочные кларки $C_{орг}$ в этих породах составляют соответственно 0,6, 0,3, 0,4%. Раннепротерозойским отложениям свойственны несколько более высокие средние содержания органического углерода (соответственно 0,8, 0,3 и 0,5%). Зная пропорции указанных пород в докембрийском фундаменте платформ (Ронов, Ярошевский, 1967), можно определить весовые субкларки $C_{орг}$ в осадочно-метаморфических образованиях докембрия в целом. Для архея и раннего протерозоя они составили 0,5 и 0,6%. При сопоставлении полученных величин необходимо учесть, что отложения архея метаморфизованы в условиях, как правило, амфиболитовой фации, а отложения раннего протерозоя — в условиях

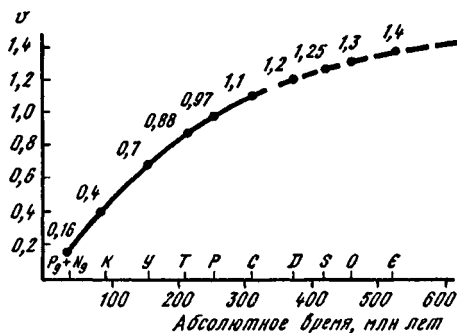
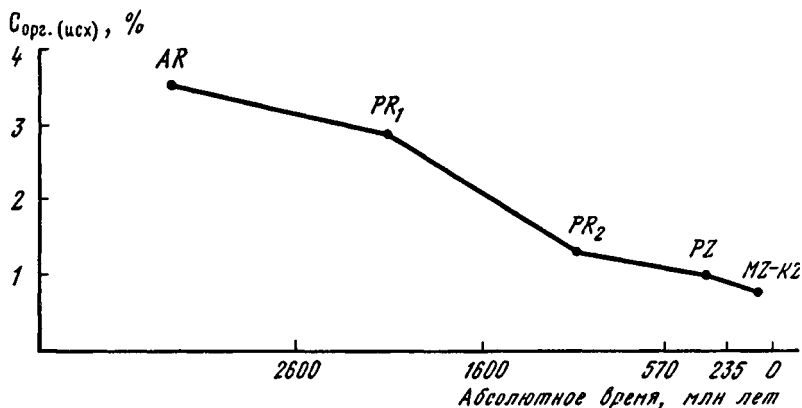


Рис. 1. Изменения скорости катагенетических потерь ОВ в ходе времени по экспоненциальному закону

Рис. 2. Изменения во времени восстановленных содержаний $C_{орг}$ в осадочных породах геологического прошлого



зеленосланцевой. Поэтому для первых из них необходимо внести поправку на метаморфические потери ОВ, которые равны примерно 30% (Закруткин, 1982). С учетом этих потерь среднее содержание $C_{орг}$ в архейских осадочно-метаморфических породах (0,7%) оказалось несколько выше, чем в раннепротерозойских (0,6%) и намного выше, чем в позднепротерозойских (0,26%, данные А. Б. Ронова, 1980). Следовательно, для докембрийских отложений характерно отчетливое уменьшение концентраций органического углерода во времени.

Осадочные породы фанерозоя, как известно, в той или иной степени изменены процессами катагенеза. Для расчета катагенных потерь ОВ, fossilized в тот или иной период фанерозоя, необходимо знать остаточные концентрации $C_{орг}$ в породах, градиент изменения его содержаний на каждую градацию катагенеза и степень воздействия процессов катагенеза на отложения определенного возраста. Мировые субклаксы $C_{орг}$ в осадочных породах фанерозоя определены А. Б. Роновым (1976) и Г. А. Амосовым с соавторами (Амосов и др., 1980). Градиент уменьшения $C_{орг}$ на каждую градацию катагенеза (от ПК₃ к МК₁, от МК₁ к МК₂ и т. д.) также известен и составляет около 10 относительных процента (Корчагина, Четве-

рикова, 1980). Для определения степени воздействия катагенных факторов на отложения определенного геологического периода мы воспользовались данными о распределении запасов углей разных марок в зависимости от их возраста. Учитывая сопоставимость «углемарочной шкалы» со шкалой градаций катагенеза седиментитов (Неручев и др., 1976), рассчитали запасы углей различного возраста, соответствующие той или иной градации катагенеза. Как показали, расчеты (Закруткин, 1982), 94% общих запасов углей палеогена—неогена (а значит, и седиментитов вообще) соответствует протокатагенезу, а остальные 6% — начальному мезокатагенезу (градации МК₁ и МК₂). В более древних угленосных формациях картина принципиально иная. Так, к примеру, пермские формации на 74% отвечают градам мезокатагенеза, на 24% — градам апокатагенеза и всего лишь на 2% — градам протокатагенеза. Зная градиент изменения $C_{\text{орг}}$ на каждую градацию, нетрудно определить общие размеры катагенетических потерь ОВ седиментитов палеоген—неогена, мела, юры, триаса, перми и карбона в расчете на единицу времени (на 10 млн лет). Они составили соответственно 0,16, 0,72, 0,31, 0,88, 0,97, 1,10%. Скорость катагенетических потерь ОВ (v) изменяется в ходе времени по экспоненциальному закону (рис. 1). Отклоняются от кривой лишь значения скоростей убывания ОВ меловых и юрских отложений, что связано с трудностями раздельной оценки геологических запасов углей СССР данного возраста (Геология месторождений угля, 1978).

Установив тенденцию изменения величины v в ходе времени, можно определить методом экстраполяции скорости катагенетических потерь ОВ, свойственные осадочным породам девона, силура, ордовика и кембрия, общие потери ОВ, а затем и докатагенные концентрации $C_{\text{орг}}$, свойственные осадочным породам различных периодов фанерозоя. Оказалось, что наибольшие потери ОВ (78%) характерны для раннекембрийских отложений. Указанная величина точно отвечает максимально допустимому значению катагенетических потерь сапропелевого ОВ (80%), установленному Н. Б. Вассоевичем (1973).

Органическое вещество докембрийских отложений, в полной мере прошедших стадию катагенеза, было, как известно, исключительно сапропелевого типа. Поэтому размеры катагенных потерь докембрийской органики составляли не менее 80%. Следовательно, докатагенные концентрации органического углерода в осадочно-метаморфических породах архея, раннего и позднего протерозоя равнялись соответственно 3,5, 3,0 и 1,3%.

На рис. 2 показано изменение во времени восстановленных содержаний $C_{\text{орг}}$ в осадочных породах геологического прошлого. Вопреки соответствующим представлениям распределение органического углерода в разновозрастных отложениях не выявляет тенденции роста его концентраций в ходе геологического времени. Более того, тенденция эта имеет совершенно иную направленность и фиксирует уменьшение содержаний $C_{\text{орг}}$ в направлении от наиболее древних отложений к наиболее молодым.

Таблица 3. Исходная масса и скорость накопления $S_{орг}$ в отдельные эпохи и периоды фанерозоя

Эпоха, период и их длительность, млн лет	Масса осадочных пород, 10^{21} г	$S_{орг}$ (восстановл.), %	Масса $10^{21} S_{орг}$, г	Скорость накопления $10^{19} S_{орг}$, г/ 10^6 лет
Плиоцен (3,4)	21,16	0,47	0,10	2,94
Миоцен (19,6)	40,13	0,77	0,31	1,58
Олигоцен (11,6)	21,56	0,93	0,20	1,72
Эоцен (19,0)	43,62	0,96	0,42	2,20
Палеоцен (7,0)	13,54	0,74	0,10	1,43
Поздний мел (33,7)	98,56	0,65	0,64	1,90
Ранний мел (42,6)	106,81	0,74	0,79	1,85
Поздняя юра (27,5)	55,95	1,17	0,65	2,36
Средняя юра (17,9)	49,59	1,17	0,55	3,07
Ранняя юра (25,1)	46,53	0,68	0,32	1,27
Поздний триас (21,9)	59,44	0,45	0,27	1,23
Средний триас (10,0)	22,26	0,22	0,05	0,50
Ранний триас (5,2)	23,37	0,32	0,07	1,35
Поздняя пермь (11,2)	37,83	0,34	0,13	1,16
Ранняя пермь (29,8)	61,76	0,49	0,30	1,00
Поздний и средний карбон (30,2)	69,25	0,82	0,57	1,89
Ранний карбон (36,5)	60,48	1,42	0,86	2,36
Поздний девон (17,8)	54,84	1,14	0,63	3,54
Средний карбон (9,7)	58,65	0,87	0,51	5,26
Ранний девон (28,6)	53,22	0,28	0,15	0,52
Силур (28,2)	65,06	0,58	0,38	1,35
Ордовик (66,5)	92,55	1,27	1,18	1,77
Поздний кембрий (13,2)	44,53	0,60	0,27	2,05
Средний кембрий (24,3)	49,20	1,08	0,53	2,18
Ранний кембрий (29,4)	56,26	1,86	1,05	3,57

Примечание. В скобках указана длительность эпохи, периода (по С. Л. Афанасьеву, 1987). Данные о массе осадочных пород заимствованы из работы А. Б. Рогова (1980).

В табл. 3 приведены значения скорости накопления OB для различных эпох и периодов фанерозоя, рассчитанные нами с использованием восстановленных (докатагенных) субкларков $S_{орг}$. Как видно, темп фоссилизации органического углерода в рассматриваемый отрезок времени менялся в пределах $0,50—5,26 \cdot 10^{19}$ г/ 10^6 лет, достигая максимальных значений в среднем девоне. Между скоростью

накопления и содержанием в породе $C_{\text{орг}}$ существует прямая зависимость с коэффициентом корреляции 0,74, которая аппроксимируется следующим уравнением: $v = 1,36 C_{\text{орг}} + 0,71$. Выявленная закономерность позволяет определить темп фоссилизации ОВ в отложениях отдельных этапов докембрийской истории Земли, для которых получены исходные (докатагенные) содержания $C_{\text{орг}}$, но отсутствуют данные о массе. Расчеты показали, что в архее скорость накопления биогенного углерода составляла ориентировочно $5,5 \cdot 10^{19}$ г/10⁶ лет, в раннем протерозое — $4,8 \cdot 10^{19}$ г/10⁶ лет, в позднем протерозое — $2,5 \cdot 10^{19}$ г/10⁶ лет, а в палеозое и мезокайнозое равнялась соответственно 2,0 и $1,8 \cdot 10^{19}$ г/10⁶ лет. Таким образом, в раннем докембрии органическое вещество накапливалось примерно в 2,5 раза интенсивнее, чем в фанерозое. Что же способствовало реализации столь грандиозного и, вероятно, неповторимого по масштабам процесса биогенного углеродонакопления именно на ранних этапах геологической истории? Очевидно, либо значительно более высокая продуктивность биосферы, либо лучшие условия захоронения ОВ, контролируемые в общем случае скоростью седиментации, либо то и другое, вместе взятое.

Давно известно, что время формирования осадочных формаций докембрия оказывается в несколько раз больше, чем сходных формаций фанерозоя. Такое несоответствие объяснялось замедленными темпами осадконакопления в докембрии, слабо расчлененным рельефом, преобладанием медленно накапливающихся хемогенных осадков. Существует и другая точка зрения, согласно которой отложение осадков в докембрии происходило теми темпами, что и в фанерозое. Она установлена на факте отсутствия принципиальных различий в составе докембрийский и фанерозойских осадочных комплексов, которые могли бы объяснить разницу во время их формирования (Келлер, 1975; Савельев, 1977). Независимо от занимаемой в этом вопросе позиции ясно, что столь неравноценная количественная сторона процесса биогенного углеродонакопления в докембрии и фанерозое не могла определяться более благоприятными условиями фоссилизации ОВ на древнейших этапах геологической истории. Остается предположить (каким бы невероятным ни казалось это предположение), что основная причина падения масштабов накопления ОВ при переходе от раннего докембрия к фанерозою заключалась в сокращении во времени продуктивности биосферы. Ниже мы попытаемся показать, что дело обстояло именно так.

Известно (Вудвелл, 1972), что биопродуктивность любой экосистемы пропорциональна интенсивности фотосинтеза, которая контролируется в общем случае количеством двуокиси углерода, температурой, освещенностью, наличием минерального питания и другими лимитирующими факторами. Для фотосинтеза существует некоторый оптимум в содержании CO_2 . При переходе оптимальной границы и дальнейшем увеличении концентрации углекислого газа фотосинтез ослабевает. Так, по данным В. Н. Любименко (1963), при содержании CO_2 от 0 до 1,5% энергия фотосинтеза большинства растений воз-

растает прямо пропорционально концентрации углекислого газа. В интервале 1,5—10—20% CO₂ энергия фотосинтеза продолжает возрастать, но это возрастание идет все более и более медленно по сравнению с ростом концентрации CO₂. Избыточное содержание углекислого газа (более 20%) оказывает на фотосинтез ингибирующее влияние.

В современной атмосфере содержится в среднем 0,03 объемных процента CO₂, что примерно в 100 раз ниже концентрации, оптимальной для фотосинтеза. Поэтому сегодня все зеленые растения вынуждены работать «на голодном углекислотном пайке». На протяжении большей части фанерозоя концентрация углекислого газа в атмосфере составляла 0,1—0,4% (Ронов, 1976). В докембрии, по данным разных авторов (Ронов, 1964; Сидоренко и др., 1971; Руттен, 1973), его содержание превышало современное в 10—100 раз, т. е. равнялось 0,3—3%. При таких концентрациях CO₂ в атмосфере продуктивность большинства автотрофных растений соответствует максимальным значениям. Таким образом, содержание в атмосфере углекислого газа — основного субстрата фотосинтеза — неуклонно снижалось от оптимальных значений в докембрии до минимальных в современную эпоху.

Из компонентов минерального питания, список которых довольно велик, наибольшее значение для автотрофных растений имеет азот и фосфор. Причем последний относится к числу наиболее дефицитных элементов, определяющих развитие жизни. Соединения фосфора нелетучи, поэтому его естественный круговорот в биосфере не сбалансирован. Основные запасы фосфора заключены в горных породах. При этом наиболее высокие его концентрации (0,14%) свойственны магматическим породам основного состава. Кислые магматические и осадочные породы содержат фосфора в два раза меньше (0,07%). Горные породы, выходящие на дневную поверхность, являются для растений основным источником фосфора и ряда других минеральных компонентов. Из горных пород водорастворимые фосфаты постепенно поглощаются наземными экосистемами, а из последних они в составе речного стока попадают во внутренние водоемы и Мировой океан. В настоящее время считается общепризнанным, что петрографический и химический состав пород, выходящих на дневную поверхность или, что одно и то же, состав питающих провинций эволюционировал во времени. Эта эволюция носила необратимый характер и заключалась в последовательном сокращении площади выхода на поверхность основных эффузивов и расширении гранитоидов, а затем (в фанерозое) осадочных пород (Страхов, 1970; Хаин, 1972; Ронов и др., 1972; Холодов, 1975). Как показали расчеты (Закруткин, 1982), суммарное количество фосфора и других биогенных элементов, уносимых в виде растворов при полном выветривании каждой тонны базальта, гранита и осадочной породы, составило соответственно 54, 10 и 18 кг. Таким образом, надо полагать, что по мере того, как относительная роль основных эффузивов на водосборах континентов падала и соответственно возрастало значение переотложенных оса-

дочных образований, в экосистемы суши и водоемов прошлого поступало все меньшее и меньшее количество фосфора и других элементов протокристаллизации.

Азот также принадлежит к числу дефицитных биогенных элементов. Основным его источником для процессов, протекающих в биосфере, является атмосфера, в которой сегодня содержится 78,7 объемных процентов молекулярного азота. Подавляющее большинство организмов усваивает азот только в виде его соединений, представленных в современных экосистемах в основном нитратными ионами (NO_3^-). Нитритные (NO_2^-), аммонийные (NH_4^+) ионы и органические соединения, включающие многочисленные продукты разложения белков из-за господства окислительных условий в современную эпоху встречаются значительно реже. В организме растений и животных большая часть азота присутствует либо в виде иона аммония, либо в виде соединений, содержащих группу NH_2 (Делвич, 1972). В обоих случаях азот сильно восстановлен. Следовательно, для использования азота из нитратного иона растение должно затратить энергию на его восстановление до трехвалентного состояния. Количество этой энергии оценивается в 147 ккал. Вот почему зеленые растения, усваивая азот, предпочитают ионам NO_3^- ионы NH_4^+ (Лархер, 1978). Последние же, как отмечалось, встречаются в современных условиях редко. По имеющимся данным (Виноградов, 1964; Казанский, 1977), в атмосфере архея присутствовало значительное количество аммиака, хорошая растворимость которого в воде обусловила его ранний переход в гидросферу. Благодаря этому азот, входивший в ион аммония, существовал в форме, наиболее благоприятной для усвоения водорослями (Вассоевич и др., 1973).

Как показывают лабораторные эксперименты, скорость фотосинтеза и продуктивность автотрофных растений существенно зависят от термического режима. Температура оказывает большое влияние на интенсивность фотосинтеза в связи с тем, что этот процесс складывается не только из фотохимических, но и из темновых химических реакций, скорость которых увеличивается в 2—3 раза при повышении температуры на 10° (Тарчевский, 1977). Наиболее термоустойчивыми организмами, способными осуществлять фотосинтез, являются синезеленые водоросли, обитающие в горячих источниках. Высшая температурная граница, при которой у них возможна ассимиляция CO_2 , лежит, по-видимому, в области 80° . Зеленые водоросли имеют верхнюю температурную границу около 60° . Оптимальные температуры для синезеленых и зеленых водорослей лежат в пределах $30\text{—}50^\circ$ (Бердыкулов, 1979). Оптимальные температуры для наземных растений умеренного климата составляют $25\text{—}30^\circ$, для растений тропиков и субтропиков они несколько выше — $30\text{—}40^\circ$ (Лархер, 1978). Следовательно, современная температура вблизи поверхности Земли, в среднем равная 15° , намного ниже оптимальной температуры существования большинства автотрофных растений. Что касается температурного режима геологического прошлого, то есть основания утверждать, что они были значительно более бла-

гоприятными для жизнедеятельности растений. Так, по данным П. П. Зотова (1972), средние температуры воздуха в палеозое колебались в пределах 20—26° С, в течение большей части мезозоя они составляли 19—20°, а в кайнозое снизились до 15—18°. Таким образом, палеотемпературные исследования со всей очевидностью свидетельствуют о неуклонном снижении температур на протяжении всего фанерозоя. Причем градиент такого снижения составлял примерно 1, 2° на каждые 100 млн лет. Климатические условия докембрийского времени мало известны. Судя по направленности изменения средних температур воздуха в течение фанерозоя, можно полагать, что он был еще более теплым, чем в последующие периоды. Вместе с тем климатические условия докембрия не могли коренным образом отличаться от таковых в фанерозое, так как уже в основании протерозоя фиксируются ледниковые отложения (Чумаков, 1978). Если допустить, что градиент изменения температуры в докембрии был такой же, как и в фанерозое, то окажется, что в интервале 1000—3000 млн лет, на большей части докембрийского этапа, температура составляла 30—50° С, что ближе всего соответствует температурам, оптимальным для фотосинтеза низших водорослей.

Таким образом, по всем параметрам (содержание в атмосфере CO₂, количество минеральных компонентов, термический режим) докембрийский этап эволюции биосферы был наиболее благоприятным для жизнедеятельности автотрофных растений. В дальнейшем содержание углекислоты — основного субстрата фотосинтеза — неуклонно снижалось; ухудшались климатические условия (термический режим и влажность), уменьшались ресурсы минерального питания. Обеднив атмосферу углекислым газом, зеленые растения обогатили ее кислородом, подняв его содержание с почти нулевых значений до современных концентраций (21%). Согласно представлениям А. А. Ничипоровича (1979), процесс выделения кислорода при фотосинтезе труден в энергетическом отношении, поэтому увеличение O₂ в атмосфере оказалось дополнительным фактором, лимитирующим активность фотосинтеза. Все это в совокупности явилось, очевидно, причиной уменьшения масштабов суммарного фотосинтеза и, следовательно, продуктивности биосферы.

ЛИТЕРАТУРА

- Амосов Г. А., Мелихова К. Д., Добрякова Н. Е. Кларки органического углерода и битумоидов осадочных отложений//Изв. АН СССР. Сер. геол. 1980. № 7. С. 7—14.
- Бердыкулов Х. А. Фотосинтез микроводорослей, культивируемых под открытым небом. Ташкент. 1979.
- Вассоевич Н. Б. Основные закономерности, характеризующие органическое вещество современных и ископаемых осадков.//Природа органического вещества современных и ископаемых осадков. М., 1973. С. 11—60.
- Вассоевич Н. Б., Гусева А. Н., Тараненко Е. И. К проблеме нефтегазообразования в докембрийских отложениях//Там же. С. 150—157.
- Виноградов А. П. Газовый режим Земли//Химия земной коры. М., 1964. Т. 2. С. 5—21.

- Вудвелл Дж. Круговорот энергии в биосфере. // Биосфера. М., 1972. С. 41—59.
- Геология месторождений угля и горючих сланцев СССР. М., 1978. Т. 12.
- Делвич К. Круговорот азота. // Биосфера. М., 1972. С. 105—119.
- Закруткин В. Е. Высокоуглеродистые формации раннего кембрия европейской части СССР. Ростов н/Д, 1982.
- Зотов П. П. Палеодинамические условия седиментации. // Происхождение и история Земли. Алма-Ата. 1972. С. 163—179.
- Казанский Ю. П. Об изменении газового и солевого состава океанских вод. // Геология и геофизика. 1977. № 8. С. 56—66.
- Келлер Б. М. Сравнение скоростей осадконакопления рифея и фанерозоя в свете данных абсолютной геохронологии. // Проблемы осадочной геологии докембрия. М., 1975. С. 43—47.
- Корчагина Ю. И., Четверикова О. П. Методы интерпретации аналитических данных о составе рассеянного органического вещества. М., 1980.
- Лархер В. Экология растений. М., 1978.
- Любименко В. М. Избранные труды. М., 1963. Т. 1.
- Мележик В. А., Басалаев А. А., Предевский А. А. и др. Углеродистые отложения ранних этапов развития Земли. Л., 1988.
- Неручев С. Г., Вассоевич Н. Б., Лопатин Н. В. О шкале катагенеза в связи с нефтегазообразованием. // Горючие ископаемые. М., 1976. С. 47—62.
- Ничипорович А. А. Фотосинтез и биосфера. // Современные задачи и проблемы биогеохимии. М., 1979. С. 84—90.
- Петерсилье И. А., Федкова Т. А., Павлова М. А. Газы и органическое вещество в породах гранулитового комплекса архея Кольского полуострова. // Геохимия. 1979. № 12. С. 1883—1888.
- Петров Б. В., Макрыгина В. А. Геохимия регионального метаморфизма и ультраметаморфизма. Новосибирск, 1975.
- Плаксенко Н. А. Главнейшие закономерности железорудного осадконакопления в докембрии. Воронеж, 1966.
- Ронов А. Б. Общие тенденции в эволюции состава земной коры, океана и атмосферы. // Геохимия. 1964. № 8. С. 715—743.
- Ронов А. Б. Вулканизм, карбонатакопление, жизнь. // Там же. 1976. № 8. С. 836—845.
- Ронов А. Б. Осадочная оболочка Земли. М., 1980.
- Ронов А. Б., Ярошевский А. А. Химическое строение земной коры. // Геохимия. 1967. № 11. С. 1285—1310.
- Ронов А. Б., Мигдисов А. А., Ярошевский А. А. К геохимической истории внешних оболочек Земли. // Очерки современной геохимии и аналитической химии. М., 1972. С. 88—98.
- Ронов А. Б., Лобач-Жученко С. В., Мигдисов А. А. Региональный метаморфизм и проблема эволюции химического состава осадочных пород. // Проблемы геологии раннего докембрия. Л., 1977. С. 84—109.
- Руттен М. Происхождение жизни. М.: «Мир», 1973.
- Савельев А. А. Слоистость осадочных толщ и ее трансформация при метаморфизме. М., 1977.
- Сафронов В. Т. Углеродсодержащие породы свиты Хизовара (Северная Карелия) и условия их происхождения. // Литология и полезные ископаемые. 1979. № 6. С. 88—96.
- Сидоренко А. В., Теняков В. А., Розен О. М. и др. К геохимии гипергенеза в раннем докембрии. // ДАН СССР. 1971. Т. 201, № 3. С. 678—681.
- Страхов Н. М. Этапы развития внешних геосфер и осадочного породообразования в истории Земли. // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1962. № 12. С. 3—17.
- Тарчевский И. А. Основы фотосинтеза. М., 1977.
- Хаин В. Е. Основные этапы и общий характер эволюции литосферы. // Очерки современной геохимии и аналитической химии. М., 1972. С. 99—112.
- Хильтова В. Я., Савельев А. А., Шулешко И. К. Петрохимия филлитов в разных зонах метаморфизма (Северо-Байкальское нагорье). // ДАН СССР. 1969. Т. 188, № 1. С. 205—208.
- Холодов В. Н. Об эволюции состава питающих провинций в истории Земли. // Проблемы литологии и геохимии осадочных пород и руд. М., 1975. С. 191—199.
- Чумаков П. М. Докембрийские тиллиты и тиллоиды. М., 1978.

Шпунт Б. Р., Сороко Т. И. Органическое вещество в раннепротерозойских вулканогенно-осадочных породах Оленекского поднятия (Северо-восток Сибирской платформы).//ДАН СССР. 1981. Т. 256, № 1. С. 160—163.

Cameron E. M., Jonasson T. R. Mercury in Precambrian Shales of the Canadian Shield.//Geochim. et Cosmochim. acta, 1972. vol. 36, № 9. P. 985—1006.

Г. А. Заварзин

РАЗВИТИЕ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ В ИСТОРИИ ЗЕМЛИ

МИКРОБНОЕ СООБЩЕСТВО

Центральным понятием в эволюции живого мира оказывается понятие устойчивого сообщества, под которым подразумевается сообщество, способное существовать неопределенно долго за счет поступающей извне энергии, солнечной или химической как в гидротермах. Устойчивое сообщество не имеет внутренних причин для остановки своей деятельности, хотя оно и развивается и имеет сукцессию форм. Условием устойчивости сообщества является замкнутость циклов биогенных элементов. Таким образом, в каждом сообществе формируется трофическая сеть, представленная уравновешенными ветвями продуцентов и деструкторов. Требование материального и энергетического баланса допускает возможность теоретического анализа устойчивости сообщества. Вместе с тем такой подход составляет суть экологии и поэтому возникающее представление об эволюции можно назвать экологическим.

Устойчивое сообщество образует трофическую систему из функционально разнородных элементов. Поэтому оно принципиально не может эволюционировать путем дивергенции — накопления малых изменений, закрепляемых конкуренцией и естественным отбором. Формирование сообществ происходит путем сборки, комбинированием компонентов в вакантные экологические ниши. Эволюция сообществ имеет целью рассмотреть развитие системы экологически связанных функциональных группировок. К этим группировкам близко понятие «жизненные формы». В микробиологии традиционный морфо-физиологический род очень близок с понятием «жизненная форма» (Заварзин, 1989, 1990).

Отдельные виды не могут сколько-нибудь длительно существовать вне сообщества, так как не образуют устойчивую систему. Синтетическая теория эволюции призвана объяснить вполне определенную группу фактов — происхождение видов, которая обозначается как филогения. С появлением объективных методов филогенетического анализа на основе последовательностей нуклеотидов стало ясно, что филогения, отражающая генеалогию видов, не несет информации о функциональных особенностях бактерий (Sneath, 1989).

Требование устойчивости приложимо на всех этапах существования сообществ, в том числе и на самых ранних этапах эволюции

в протерозое и архее. Следовательно, устойчивость должна быть в полной мере присуща сообществу прокариотных организмов. Поскольку устойчивость свойственна изначальному прасообществу, то дальнейшая эволюция может идти только таким образом, чтобы эту устойчивость не нарушить. Если формирование сообщества происходит аддитивно, то возможная субституция вследствие появления новых форм не должна на время, превосходящее переходный период, нарушать сбалансированность системы. Иначе говоря, эволюция органического мира должна быть согласована с экосистемой, сформированной бактериями, т. е. бактериальный «базис» остается постоянным, а изменения происходят в «надстройке», влияющей на базис лишь опосредованно. Из этих влияний следует выделить два крупнейших события: возникновение скелета и начало биоминерализации на границе венда, а после силура возникновение основанного на лигнифицированной целлюлозе скелета древесных растений с кульминацией в карбоне.

Устойчивость сообществ, заключающаяся в замкнутости циклов, предполагает отсутствие необратимых изменений, которые могли бы служить геологическими свидетельствами деятельности сообществ. Особенно это относится к биогенным элементам, из которых все, кроме фосфора, имеют воздушную форму миграции. С циклами биогенных элементов, однако, сопряжены превращения минералов породообразующих элементов, и при этом возможно сохранение морфологии сообществ или же образование таких минералов с устойчивыми признаками биогенного происхождения, как ферригидрит или магнетосомы. Большой круговорот элементов в биосфере осуществляется посредством малых круговоротов в сообществах, «колеса в колесах», по выражению Бернера (Berner, 1980). Для биосферы требование устойчивости особенно строго, и ее нельзя представлять как набор последовательно исчерпываемых резервуаров. Движение по траектории физико-химической тенденции осуществляется вследствие неполной замкнутости циклов.

Микробные сообщества существуют в разных условиях и в зависимости от этого сильно различаются. Тем не менее трофические взаимоотношения между разными группировками микроорганизмов сходны в общих чертах.

В планктонном сообществе организмы развиваются одиночно или в небольших агрегатах. В ископаемое состояние они переходят в виде донных осадков или береговых штормовых выбросов, где особенно благоприятны условия захоронения. Но эти тафоценозы не отражают пространственной структуры сообщества в естественном состоянии.

Сообщества почвенных микроорганизмов, особенно внимательно изучаемые экологами микроорганизмов, вероятно, не переходят в ископаемое состояние. Несколько больше возможности изучения деятельности микроорганизмов, выщелачивающих горные породы, по характерным следам выщелачивания особенно в областях вулканизма. Однако пока, по-видимому, не приходится рассчитывать

на большее, чем самый факт установления существования таких сообществ в прошлом.

Наиболее высока вероятность сохранения бентосных сообществ. В современной литературе фитобентос часто называют альго- или цианобактериальным матом. Такое словоупотребление, заимствованное из англоязычной литературы для замены вполне точного термина «фитобентос» не представляется оправданным. Слово «мат» лучше сохранить для определенного типа цианобактериальных сообществ, которые погружены в общую достаточно плотную слизь. Русские описательные слова старой литературы «кожа» и «войлок» точно отражают различие между структурированным слизистым цианобактериальным матом и переплетением нитей в альгобактериальном сообществе с доминированием, например, зеленых водорослей. Далее внимание будет сосредоточено на цианобактериальном мате, хорошо сохраняющемся, но отнюдь не единственном типе микробных сообществ.

СИНМОРФОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ

Сообщества микроорганизмов формируют морфологически определенные образования. Их симморфология может служить диагностическим признаком в том числе в ископаемом состоянии. Типичным примером может служить морфология лишайников, но, вообще говоря, тот же принцип может быть приложен к любому микробному сообществу: от бентосной цианобактериальной пленки до болотной кочки. Строматолиты и бигермы попадают в эту же категорию. При рассмотрении симморфологии микробных сообществ разного происхождения можно отметить принципиальные черты сходства. Они обусловлены общими требованиями к топографии системы. Во-первых, продуцентами являются фототрофы, и, следовательно, сообщество должно иметь поверхность, развернутую к свету. Отсюда возникает самозатенение и преодоление его путем образования световых колодцев, в случае цианобактерий — за счет прозрачной слизи и расположения нитей. Во-вторых, в сообществе должна осуществляться регенерация биогенных элементов из некромассы продуцентов, находящихся вне фотосинтезирующего слоя. Это осуществляется бактериями-деструкторами, образующими сложную трофическую сеть. В-третьих, внутри такого сообщества образуются геохимические барьеры — окислительный, щелочной, сероводородный. Если на сообщество накладывается поток вещества, — а этот приток необходим для поддержания сообщества вследствие неполной замкнутости циклов, — то балластные элементы могут осаждаться на барьерах, приводя к литификации сообщества, образованию биогенной породы. Литификация сообщества принципиально отлична от биоминерализации эвкариотных и тканевых организмов. Она подчиняется физико-химическим условиям, создающимся в межклеточном пространстве.

Последовательность реакций фотосинтеза и этапов деструкции допускает их пространственное разделение. Связь между ними осу-

ществляется транспортом вещества. Поэтому в сообществе могут создаваться слои с преимущественным развитием микроорганизмов, имеющих определенную физиологическую функцию. При этом в сообществе возникают микрзоны, иногда характеризующиеся отложением того или иного минерала. Особенно наглядны отложения минералов железа — окисного, сульфидного, магнетита. Таким образом, происходит образование биогенных горных пород, отражающих структуру микробного сообщества чередованием слоев минералов и не обязательно связанных с сохранением микрофосфорий.

Приток вещества извне предполагает гетерогенность среды обитания и, следовательно, развитие в экотоне, представляющем пограничную область между двумя ландшафтами. Связь между ними осуществляется транспортом вещества. Этот транспорт определяется геоморфологией. В геологическом смысле требуется фациальный анализ и четкое представление как об области аккумуляции и действующих в ней механизмах, так и об области питания и механизмах выщелачивания. Для протерозоя господствует представление о доминировании физико-химических механизмов в формировании кор выветривания. Остается открытым предположение о широком развитии наземных цианобактериальных сообществ, широко представленных в настоящее время альго-бактериальными синузиями пустынных и полупустынных ландшафтов.

МАСШТАБ

Из сказанного ясно, что возникают жесткие требования к оценке масштаба интерпретируемых событий. Этот масштаб различен для разных дисциплин и служит источником взаимного непонимания в междисциплинарных исследованиях, к которым относится изучение биосферно-геосферных изменений.

Взаимодействие внутри цианобактериального сообщества определяется характерным временем переноса продуктов обмена одной физиологической группы к другой, суточным циклом свет/темнота. Характерное время существования микробного сообщества должно совпадать с временем существования геологических условий для него. Если исходить из времени существования гидротерм или эвапоритовых бассейнов, то это время порядка 10^4 лет с пределами вариаций от 10^3 до 10^5 лет, что в общем совпадает с изменениями климата, обусловленными колебаниями Земли на орбите с ритмом 23×10^3 , 41×10^3 , 100×10^3 . Впрочем, оценка этих времен как раз должна последовать из палеонтологических данных (Заварзин, Кларк, 1987).

Точно так же должен быть соблюден и пространственный масштаб: нельзя переходить от кочки к болоту. Для многих сообществ, например, соответствующих строматолитовым породам, необходимо изыскать отвечающие им по масштабам геоморфологические условия. Необходимы выравненные по поверхности площади в многие сотни квадратных километров, а не только узкие берговые полосы, с которыми

сейчас связывают развитие цианобактериальных сообществ в лагунах. В данном случае идет противопоставление шельфа «болоту» — обширному выравненному сильно обводненному пространству, которому более всего соответствует понятие амфибиального ландшафта. Вопрос состоит в источнике притока осаждающихся соединений, либо растворенных веществ океана, либо разгрузки грунтовых вод, т. е. веществ, мобилизованных при выщелачивании на континенте и, следовательно, имеющие современные им коры выветривания. Резкого противопоставления между морской и континентальной позициями нет, поскольку прибрежная зона вполне может быть областью разгрузки вадозных вод.

Из изложенного видно, что экологический подход к эволюции микробных сообществ невозможен без обоснованных палеогеографических реконструкций.

РЕЛИКТОВЫЕ СООБЩЕСТВА

Реконструкция в надлежащем масштабе докембрийской биосферы затруднена отсутствием соответствующих по масштабу современных микробных сообществ: стремительная эволюция последних сотен миллионов лет заменила эти сообщества в континентальных условиях высшей растительностью. Однако поскольку развитие более сложных форм жизни возможно лишь на основе сбалансированной микробной системы, в экстремальных условиях сохранились четко прокариотные сообщества. Эти сообщества сохранились в экстремальных условиях, куда высшие формы жизни не проникли, ограничившись условиями, воспринимаемыми как «нормальные». В дополнение к уже упомянутым альго-бактериальным синузиям аридного пояса следует назвать две области пышного развития реликтовых прокариотных сообществ: это гидротермальные области и гиперсолевые водоемы. В обеих этих весьма контрастных областях обитания микроорганизмов происходит весьма пышное развитие характерных цианобактериальных сообществ, примеры которых разобраны (см. в настоящем сборнике: Герасименко, Заварзин и др.).

Нет никаких оснований допускать, что ныне занятые высшей растительностью области гумидного климата и «нормальные» условия были свободны в протерозое от цианобактериальных сообществ. Указанием на это служит развитие почвенных цианобактерий, особенно быстро развивающихся на поверхности глин в эфемерных водоемах. Однако эти сообщества столь подавлены высшей растительностью, что не позволяют составить целостное представление о сообществах протерозоя. Эфемерные сообщества не дают возможности судить о причинах устойчивости, обеспечиваемых совместным действием и продуцентов и деструкторов.

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ В ПРОКАРИОТНОМ СООБЩЕСТВЕ

Формирование цианобактериальных сообществ определяется возможностями развития первичных продуцентов, причем требованиям устойчивости удовлетворяют только оксигенные фототрофные орга-

низмы. Аноксигенные фототрофы участвуют либо в прямых трофических цепях с глубинным источником H_2 или H_2S (известные сообщества такого типа носят скорее случайный характер), либо во вторичной продукции, замыкая процесс деструкции органического вещества. Фотосинтез определяется реакцией $CO_2 + H_2O = CH_2O + O_2$, где CH_2O — символ органического углерода, более точно отражаемого уравнением Редфилда $(CH_2O)_{106}(NH_3)_{16}(H_3PO_4)_1$. Этот состав биомассы соответствует морскому фитопланктону, для бактерий соотношение $C : P$ гораздо шире и достигает 30.

Полнота использования света в сообществе зависит от плотности хлорофилла, составляющей для наземных систем тысячи миллиграмм на квадратный метр. Такая же глотность хлорофилла достигается и в цианобактериальных матах (Герасименко, Заварзин — в настоящем сборнике). В цианобактериальном мате происходит полное поглощение света вследствие развития аноксигенных фототрофов, поглощающих в окнах прозрачности хлорофилла и представленных различными серными и несерными пурпурными и зелеными бактериями. Таким образом здесь, как показал Н. Пфенинг, происходит не конкуренция на свет, а взаимодополнение (Pfening, 1989).

Углекислота потребляется цианобактериями из растворенного состояния либо в виде CO_2 , либо как HCO_3^- . Многие цианобактерии обладают CO_2 — концентрирующим механизмом. Если сродство фермента ассимиляции CO_2 рибулозобифосфат карбоксилазы составляет по CO_2 100—170 мкм при равновесной с воздухом концентрации 10 мкм, то целые клетки имеют сродство 0,1—0,5 мкм (Badger, 1987), CO_2 — концентрирующий механизм сочетается с O_2 экскретирующим механизмом, способным работать при насыщении O_2 в околочелочной среде. В цианобактериальном сообществе такой слой составляет 0,1 мм.

Газообмен в цианобактериальном сообществе имеет определяющее влияние на формирование окислительного и щелочного барьеров. Диффузия CO_2 в клетку и O_2 из клетки происходит в 10^4 раз медленнее, чем на воздухе. Высшие растения имеют целый ряд приспособлений от устьичного аппарата до воздушных ходов в ткани. В цианобактериальном сообществе газообмену способствует слизь, скорость диффузии в которой практически та же, что в чистой воде. Изменение физико-химических условий в межклеточном пространстве при диффузионных потоках вещества создаст условия для образования минералов.

Кратко следует упомянуть об азоте. Все эвкариотные организмы зависят от связанного азота, в то время как среди цианобактерий и сопутствующих им микроорганизмов много азотфиксаторов. Возникновение и развитие эвкариот стало возможным на Земле только после того, как бактерии накопили достаточное количество связанного азота. Поскольку эвкариоты первоначально аэробы и зависят от O_2 , то очевидно, что полное развитие прокариотной экосистемы — необходимое предварительное условие появления эвкариот.

Образование O_2 сообществом определяется не столько интенсивностью фотосинтеза, сколько разностью между фотосинтезом и аэробной деструкцией; образованному O_2 соответствует захороненное органическое вещество некромассы. Таким образом, даже при малой продукции фотосинтеза сообщество может быть продуцентом O_2 , если в нем происходит слабая деструкция.

В трофической цепи деструкторов следует различать несколько группировок, обуславливающих последовательное разложение соединений органического углерода.

Деструкторы биополимеров (=гидролитики) делятся на две группы: организмы, разлагающие легко гидролизуемые соединения (чаще всего аммонификаторы), и организмы, разлагающие устойчивые полимеры клеточной стенки (например, целлюлозоразлагающие бактерии). Существенно, что среди бактерий практически отсутствуют организмы, способные разлагать лигнин. Даже мицелиальные актиномицеты разлагают преимущественно продукты деструкции лигнина. Среди гидролитиков имеются и аэробы, и анаэробы. Среди гидролитиков много грамположительных организмов.

Мономеры, рассеиваемые из места гидролиза и образующиеся иным путем, используются «микрофлорой рассеяния» (Заварзин, 1970). Она представлена преимущественно протеобактериями, включающими большинство грамотрицательных организмов с развитым перипластом. Многие из них могут использовать весьма низкие концентрации субстрата, т. е. обладают способностью к олиготрофии. Помимо мономеров, рассеиваемых из мест гидролиза, источником для этих организмов могут служить продукты анаэробного брожения, среди которых ключевое положение занимает ацетат: $(CH_2O)_{106}(NH_3)_{16}(H_3PO_4)_1 = 53CH_3COOH + 16NH_3 + H_3PO_4$.

Трофические связи в анаэробном сообществе жестко обусловлены вплоть до синтрофии, когда развитие организма невозможно, если продукт обмена, чаще всего H_2 , не потребляется следующим организмом, который служит акцептором электрона. В этой роли выступают метанообразующие архебактерии, которые используют H_2 с образованием метана из углекислоты. Как было показано Фогельсом, анаэробные простейшие имеют метанообразующих симбионтов, обеспечивающих им возможность развития без иного акцептора электронов, кроме CO_2 (Vogels et al., 1989). Метанообразующие архебактерии способны использовать только ацетат, H_2 и некоторые одноуглеродные соединения (последний субстрат имеет особое значение в галофильных сообществах) и поэтому всецело зависят от своих предшественников. Суммарно процесс метаногенеза можно представить уравнением $(CH_2O)_{106}(NH_3)_{16}(H_3PO_4) = 53CO_2 + 53CH_4 + 16NH_3 + H_3PO_4$.

Некромасса цианобактериального сообщества содержит ряд веществ, которые не разлагаются в анаэробных условиях. Это преимущественно вещества липидной природы. Обрывки фотосинтетических мембран цианобактерий сохраняются долго и переходят в кероген.

В присутствии сульфата, характерного для морских условий, в

цианобактериальном сообществе преимуществом пользуется группировка бактерий, связанная с серным циклом. По предложению В. Шварца (Schwartz, Schwartz, 1965), она получила формально фитоценологическое обозначение «сульфурета». Бактерии, входящие в нее, образуют трофический цикл соединений серы. Рассмотрение цикла удобнее начать с сульфатредукции. Ее осуществляют бактерии дельта-подкласса протеобактерий, способные использовать ограниченное число простых соединений: лактат, ацетат, H_2 относятся к наиболее характерным. Продуктами обмена являются CO_2 и H_2S по суммарному уравнению сульфидогенеза

$(CH_2O)_{106} (NH_3)_{16} (H_3PO_4) + 53SO_4^{2-} = 106 CO_2 + 16NH_3 + H_3PO_4 + 53S^{2-} + 106H_2O$. Образовавшийся сероводород связывается сначала в гидротроиллит, который затем в диагенезе переходит в пирит и выводится из цикла.

Свободный сероводород может быть анаэробно окислен аноксигенными фототрофами из гамма-подкласса протеобактерий или филогенетически не связанными с ними зелеными бактериями. Образующийся сульфат снова может быть восстановлен. Сульфатвосстанавливающие бактерии и аноксигенные фототрофы могут образовывать весьма прочно связанные и морфологически оформленные консорциумы.

В полном сульфатном цикле, обеспечивающем минерализацию вещества в донных отложениях морских водоемов, первые этапы разложения некромассы обеспечивают группы гидrolитиков и первичных анаэробов те же, что при метаногенезе.

В дополнение к сульфатному циклу существует короткий серный цикл. Его начинают малоспецифичные сероредукторы, восстанавливающие элементную серу в сероводород. Многие бактерии способны окислять сероводород до серы, накапливая ее внутри или вне клеток. Эта «гидрофильная» сера представляет короткие цепи, заканчивающиеся SH-группами. Серобактерии, содержащие включения серы, легко опознаются микроскопически и служат индикаторами сульфуреты.

Пространственная организация цианобактериального сообщества связана с трофической, и это отчетливо проявляется в бентосных сообществах, приобретающих аналогию с тканью. Эта пространственная структура обусловлена диффузионными потоками вещества между слоями и находится в пределах нескольких сотен микрон. Слоистая структура была впервые описана Б. В. Перфильевым (1932) под названием микрозон. Порядок их следующий: 1) зеленая оксигенная из цианобактерий высотой около 2 мм, 2) бесцветные, иногда с серой менее 1 мм, 3) вишневые пурпурные часто вместе с зоной образования гипса и карбонатов отмечают верхнюю границу сероводородного и нижнюю окислительного и щелочного геохимических барьеров, 4) рыхлый слой сульфатредукции, окрашенный в черный цвет гидротроиллитом.

Из изложенного видно, что микробное сообщество представляет хорошо согласованную систему, отдельные компоненты которой мо-

гут существовать вне этой системы лишь в искусственных условиях. Трофически наиболее тесно взаимодействующие организмы, как правило, филогенетически неродственны, а скорее, напротив, удалены друг от друга. Отсюда следует, что филогения видов и эволюция сообществ представляет разные проблемы и именно сообщества формируют логические возможности для фенотипического выражения видов. Таким образом, дарвинистский подход выступает как средство к биосферному подходу Вернадского. Эволюция может рассматриваться лишь в рамках глобальных изменений.

РОЛЬ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ В ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ

Влияние глобальных изменений на состояние биосферы обуславливается в первую очередь изменениями климата, его температурными и гидрологическими характеристиками. В крупном масштабе климат определяется космическими факторами — изменением солнечной постоянной. Меняются светимость Солнца, положение Земли на орбите. Геологические факторы, как положение материков, дополняются принципиально необратимым историческим процессом переработки изверженных пород в осадочные и метаморфические. Вместе с тем существует и обратное влияние биосферы на климат, которому стали придавать особое значение. Первое место в этих влияниях занимает изменение состава атмосферы. Оно в подавляющей степени определялось деятельностью микробных сообществ, которые продуцируют и потребляют все характерные газы атмосферы, кроме инертных (Заварзин, 1984).

Пионерная роль цианобактерий в формировании кислородной атмосферы общеизвестна, но в гораздо меньшей степени осознается факт, что в масштабах микробного сообщества кислородный фотосинтез немедленно приводит к очень высокой локальной концентрации O_2 ; формирование кислородной атмосферы по отношению к масштабам сообщества — значительно запаздывающий процесс, вряд ли связанный с происхождением аэробных организмов. О значении баланса между фотосинтезом и деструкцией уже говорилось.

Парниковые газы, на которые обращают такое внимание в связи с взаимодействием биосфера—климат, являются продуктами микробного сообщества. Биогенный метановый цикл полностью обеспечивается высоко специализированными бактериями. Закись азота продуцируется только бактериями. Сероводород и летучие органические соединения серы продуцируются бактериями. Диагенетические преобразования при седиментогенезе обусловлены в значительной степени деятельностью бентосного микробного сообщества. В формировании кор выветривания в докембрии его роль до конца не понята. Это обусловлено тем, что сейчас есть твердые доказательства развития микробной жизни в прибрежно-морских условиях в виде строматолитов, микрофоссилий, имеются их признанные аналоги, но нет ни прямых свидетельств микробной жизни на континентах, ни достаточно исследованных цианобактериальных сообществ на-

земного происхождения. Возможно, что в докембрии и существовал «цианобактериальный мат от моря и до моря», составляющий континентальную компоненту первой биосферы Земли. Развитие нашей наземной растительности происходило на основе уже сформированного биологического цикла продукции и деструкции, осуществляющегося прокариотами.

Все эти соображения приводятся не для того, чтобы повторить достаточно тривиальную истину о роли бактерий в биогеохимических циклах, а для того, чтобы показать, что первичная биосфера сложилась именно как система разнородных бактерий в определенном порядке взаимодействующих между собой и с косными факторами среды. Объектом изучения здесь должны служить не отдельные виды, а их системы — сообщества. Автономность и устойчивость этих сообществ должна была быть достаточной, чтобы обеспечить их существование в течение сотен миллионов лет.

С циклическими превращениями биогенных элементов сопряжены нециклические изменения других элементов. Наиболее мощным кажется накопление карбонатных пород в строматолитах. Относительно механизма этого процесса есть две гипотезы. Наиболее прямолинейной кажется фотосинтетическая гипотеза, по которой резкое изменение рН в зоне фотосинтеза, обусловленное удалением CO_2 , является достаточным для осаждения карбонатов. По другой гипотезе, в цианобактериальном сообществе осаждение карбонатов происходит преимущественно при деструкции. Во всяком случае, эта гипотеза предполагает взаимодействие микроорганизмов в сообществе. Насыщение среды карбонатом кальция и интенсивный фотосинтез оказываются недостаточными для литификации сообщества.

Следующая проблема связана с накоплением фосфоритов в некоторых типах строматолитов. Предполагаемый механизм состоит в накоплении фосфора в биомассе цианобактерий при низкой концентрации фосфора в среде. Затем при разложении некромассы часть фосфора оказывается избыточной и выходит в околоклеточное пространство, и только часть включается в биомассу деструкторов. Избыточный фосфат может иммобилизоваться в виде апатита, включенного в массу карбонатов.

Неспецифические геохимические барьеры, возникающие в цианобактериальном сообществе, могут служить причиной отложения различных минералов. Этот процесс принципиально отличен от биоминерализации у эукариот. Представления, основанные на химии растворов, очевидно, недостаточны для объяснения процессов образования и трансформации минералов. Требуется гораздо более сложная система представлений, включающая элементы кристаллохимии; обычный подход позволяет только судить о вероятном направлении процесса.

Наиболее ярким процессом образования минералов, вызываемого бактериями, может служить образование магнетита в виде магнетосом, расположенных внутри бактерий. Бактериальный магнетит

обнаруживается в отложениях докембрия и может служить свидетельством существования соответствующих видов бактерий.

При всей трудности бесспорной интерпретации данных по изотопному составу они тем не менее являются доказательством деятельности микробных сообществ в прошлом.

Однако в полной мере распространить эти утверждения на тот или иной бактериальный процесс можно лишь на основе сопоставления с аналогичными современными сообществами. Взаимодействие в микробном сообществе осложнено транспортными процессами, и переход от отдельного вида к функционированию целого сообщества так же осложнен, как от отдельного фермента к функционированию целой клетки.

ЛИТЕРАТУРА

- Заварзин Г. А.* К понятию микрофлоры рассеяния в круговороте углерода//Журн. общ. биологии. 1970. № 4. С. 386.
- Заварзин Г. А.* Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука, 1984. 199 с.
- Заварзин Г. А., Кларк У.* Биосфера и климат глазами биологов//Природа. 1987. № 6. С. 65—77.
- Заварзин Г. А.* Микробное сообщество в прошлом и настоящем//Микробиол. журн. 1989. Т. 51, № 6. С. 3—14.
- Заварзин Г. А., Карпов Г. А., Бонч-Осмоловская Е. А.* и др. Кальдерные микроорганизмы. М.: Наука, 1989. 120 с.
- Заварзин Г. А.* Протеобактерии: Экологический принцип в систематике прокариот//Природа. 1990. № 5. С. 8—17.
- Перфильев Б. В.* Биология лечебных грязей//Основы курортологии. М.: Медгиз, 1932. Т. 1. С. 210.
- Berner R. A.* Early diagenesis: A theoretical approach. Princeton: Univ. press, 1980. 241 p.
- Banger M. K.* The CO₂ concentrating mechanism in aquatic phototrophs//Biochem. Plants. 1987. Vol. 10. P. 219—274.
- Pfennig N.* Ecology of phototropic purple and green sulfur bacteria//Autotrophic bacteria. В. etc.: Springer, 1989. P. 97—116.
- Schwartz A., Schwartz W.* Geomicrobiologische Untersuchungen über das Vorkommen von Mikroorganismen in Silfatare und heissen Quellen//Ztschr. allg. Mikrobiol. 1965. Bd. 5. S. 395—407.
- Vogels G. D., Keltjens G. T., Van der Drift C.* Biochemistry of methane production//Biology of anaerobic microorganisms. N. Y. etc.: Wiley, 1989. P. 707—770.

Л. М. Герасименко, Г. А. Заварзин

РЕЛИКТОВЫЕ ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА

Как известно, современные микробные ценозы испытывают сильное влияние со стороны окружающей флоры и фауны, и только в экстремальных местах обитания сохраняются реликтовые сообщества, которые могут служить моделью для их древних предков. Среди реликтовых сообществ прокариот особый интерес представляют цианобактериальные маты, обычно сравниваемые с плоскими строматолитами, относительно которых существует убеждение, что они

прошли неизменными через всю историю Земли, и их образование обусловлено микроорганизмами весьма близкими с современными (Крылов, 1975; Заварзин, 1984; Golubic, 1976; Schopf, 1983). К таким экстремальным местам обитания, где ограничено развитие высших организмов, относятся места активной вулканической деятельности, литоральные части морей, пересыхающие водоемы с высокой соленостью и щелочностью.

Цианобактериальные маты обнаружены во многих регионах мира: термофильные — в США, Исландии, Новой Зеландии (Brock, 1978; Castenholz, 1984), на Камчатке и Курильских островах (Заварзин, и др., 1989); галофильные — в Мексике, Калифорнии, Норвегии, Австралии (Microbial Mats..., 1984, 1989), в лагунах Сиваша (Бонч-Осмоловская и др., 1988; Герасименко и др., 1989).

Микробиология цианобактериальных сообществ особенно активно изучается в последнее десятилетие, однако пионерами в этой области являются советские микробиологи. Еще в начале века проведено описание альго-бактериальных сообществ для Тамбуканских озер Исаченко (1927), в 30-е годы были выполнены классические исследования по микроразнообразию строения илов в соленых озерах Крыма Перфильевым и Первольфом (1932, 1935), правда, эти работы были в основном посвящены изучению цикла серы в илах.

Настоящая работа посвящена изучению структуры и функций современных реликтовых микробных сообществ для определения геохимических процессов в период господства прокариотной биосферы в докембрии. Данные исследования проводились авторами *in situ* в соленых водоемах Арабатской стрелки (Крым), в гидротермальных источниках Камчатки и Курил, а также в лаборатории.

Описание места работы. Лагуны Арабатской стрелки тянутся вдоль восточного берега Сиваша на расстояние 10 км и отгорожены от него небольшой (около 50 м) пересыпью. Представляют собой неглубокие (до 30 см) водоемы размером 200×300 м, отстоящие друг от друга на расстоянии 20—100 м. Питание лагун происходит из Сиваша за счет фильтрации через рыхлую пересыпь, сложенную ракушняком. Выбор данного полигона исследований не случаен, так как соленые водоемы Крыма являются классическим местом изучения галогенеза, который самым тесным образом связан с карбонатным биогермообразованием.

Сильные ветры и жаркое солнце способствуют быстрому испарению (до 1000 мм/год) и высаливанию лагуны, при обильных дождях происходит сильное опреснение. Таким образом, в лагунах создается крайне нестабильный режим, и поэтому развитие высших организмов очень ограничено. И если в термофильных сообществах лимитирующим для развития эквариотов фактором является температура, то здесь это крайне высокая соленость (вплоть до насыщения). В водоемах развивается специфическое цианобактериальное сообщество, которое участвует в формировании гидрологического режима водоема.

Полевые работы на термальных площадках проводились нами в кальдере вулкана Узон и в Долине Гейзеров на Камчатке, а также в кальдере вулкана Менделеева и Головнина, на Столбовских и Алехинских источниках на о-ве Кунашир.

Поскольку термофильные сообщества являются наглядной моделью для изучения трансформации газовых эксгаляций глубинного происхождения, которые считаются аналогом газов древней атмосферы (Заварзин, 1984; Рудник, Собонович, 1984; Будыко и др., 1985), изучение деятельности микроорганизмов в термофильных цианобактериальных матах в зонах активного вулканизма позволяет ответить на вопрос, как наша атмосфера формировалась и какое участие в этом процессе принимали прокариотные организмы.

ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫЙ МАТ — СООБЩЕСТВО РАЗЛИЧНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУПП МИКРООРГАНИЗМОВ

Структура мата. Цианобактериальные маты, и галофильные и термофильные, представляют собой бентосные популяции микроорганизмов с доминирующими фототрофными бактериями, среди которых цианобактерии являются основными продуцентами органического вещества и отвечают за структуру мата. Создание физико-химических градиентов внутри мата, обусловленное жизнедеятельностью микрофлоры сообщества, ведет к образованию вертикальной зональности мата.

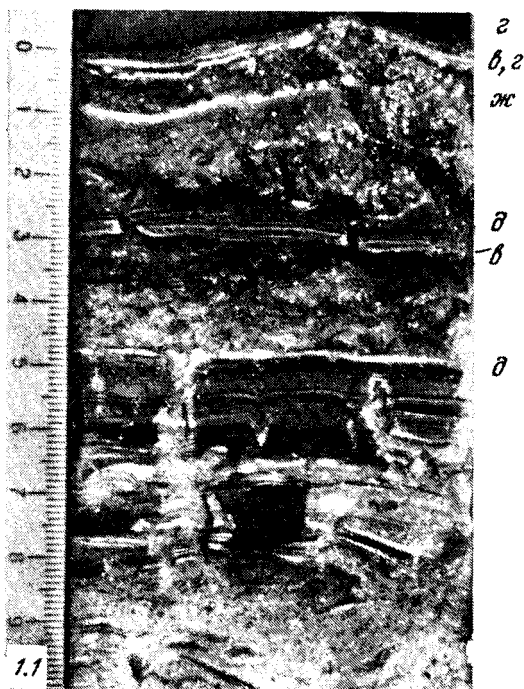
Во всех сообществах, независимо от места обитания, можно выделить три зоны: аэробную — с развитием цианобактерий; строго анаэробную — с развитием сульфидогенов и метаногенов и промежуточную — с развитием факультативных аэробов.

Среди основных продуцентов, цианобактерий за немногими исключениями нет экстремальных термофилов или галофилов (*Synechococcus elongatus*, *Mastigocladus laminosus* при 60°; *Aphanothese salina* — солености 20%). Доминирующими формами во всех матах являются осцилляториевые водоросли, представляющие собой нитчатые подвижные организмы. В термофильных матах это *Phormidium laminosum*, в галофильных *Microcoleus chthonoplastes*. Фототрофные бактерии (зеленые — в термофильных и пурпурные — в галофильных матах) осуществляют аноксигенный фотосинтез, как правило, в экстремальных для роста цианобактерий условиях, их вклад в первичную продукцию не превышает 20%. Сульфидогенез и метаногенез находятся в конкурентной зависимости, преобладание того или иного процесса определяется содержанием сульфатов (Заварзин и др., 1989; Ward et al., 1984).

Галофильные маты представляют собой плотные структурные образования с ясно выраженными слоями, окраска которых определяется или цветом пигментов микроорганизмов, или образуемыми минералами. В целом для всех матов характерно наличие нескольких основных зон, имеющих определенный набор микроорганизмов с присущим им метаболизмом. 1. Зона, имеющая зеленую окраску, — зона оксигенного фотосинтеза с цианобактериями; 2 —

Рис. 1. Поперечный разрез галофильных сообществ

1, I — многолетний мат;
 I, II — однолетний мат, 3. Трех-
 летний.
 а — слой цианобактерий,
 б — прослой карбоната кальция,
 в — кристаллы гипса,
 г — пурпурные бактерии,
 д — захороненные слои циано-
 бактерий,
 е — слой сульфатредукции,
 ж — слой кладофоры.
 I—VII — номера слоев



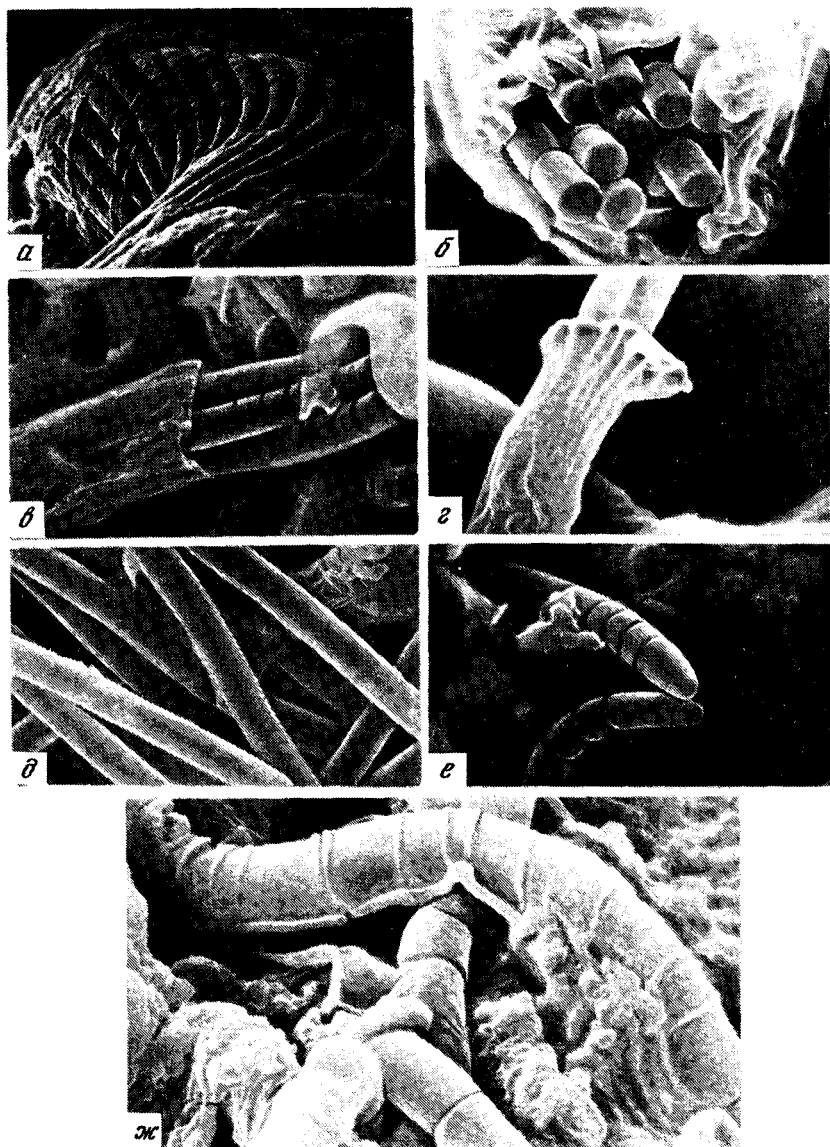


Рис. 2. Микроструктура галофильного мата. I. Первый слой мата:

а, б, в, г — трихомы *Microcoleus* в слизистом чехле, д—е — одиночные нити (д—в лаборатории, е—в природе), ж — образование слизистого чехла в лабораторной культуре

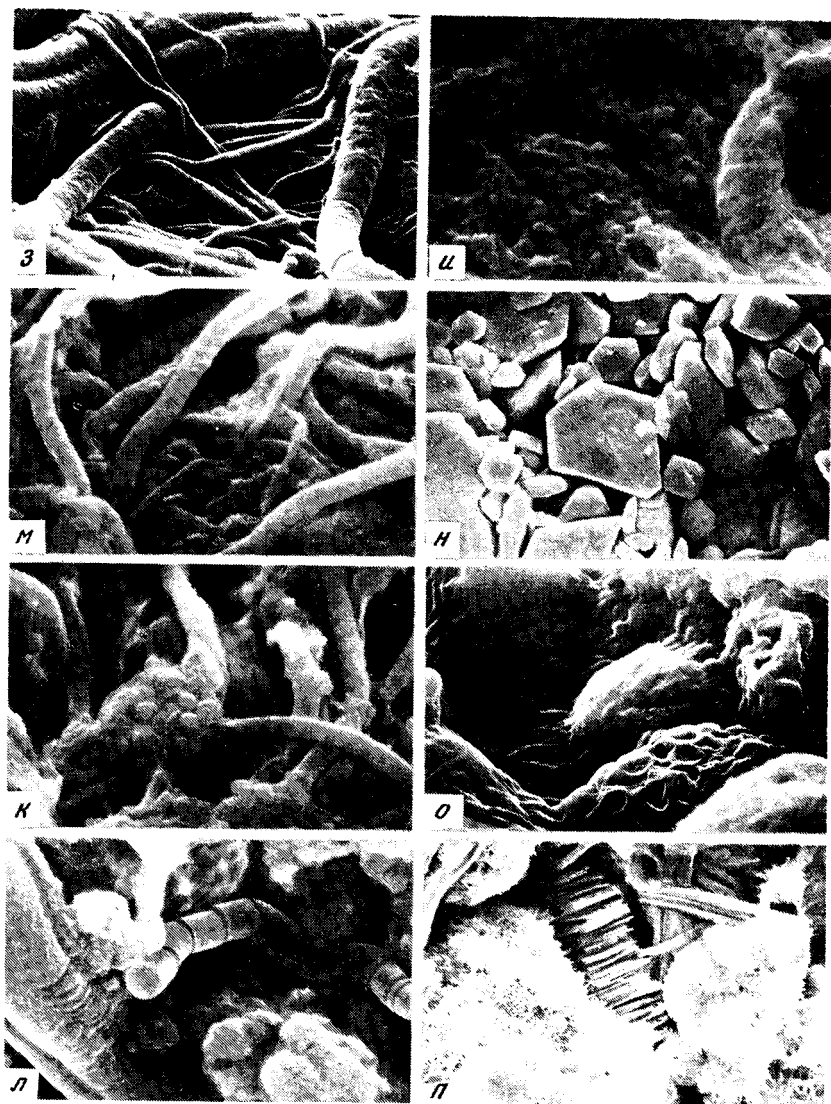


Рис. 2 (продолжение) 2—II — второй и третий слои мата:

з—л — нитчатые бактерии, м — пурпурные, н — карбонат кальция, о — колония пурпурной бактерии *Thiocapsa*, л — прослойки гипса и арагонита;

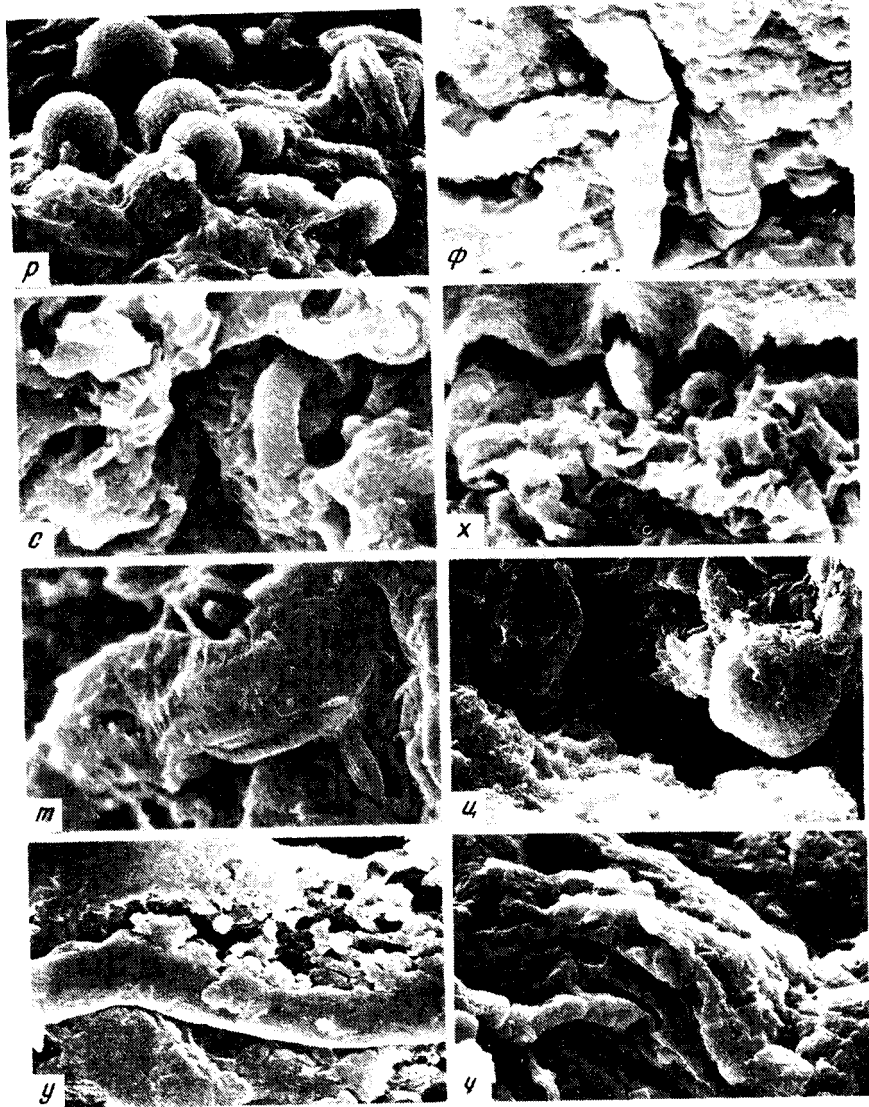


Рис. 2 (окончание) 2—III — слои деструкционной зоны

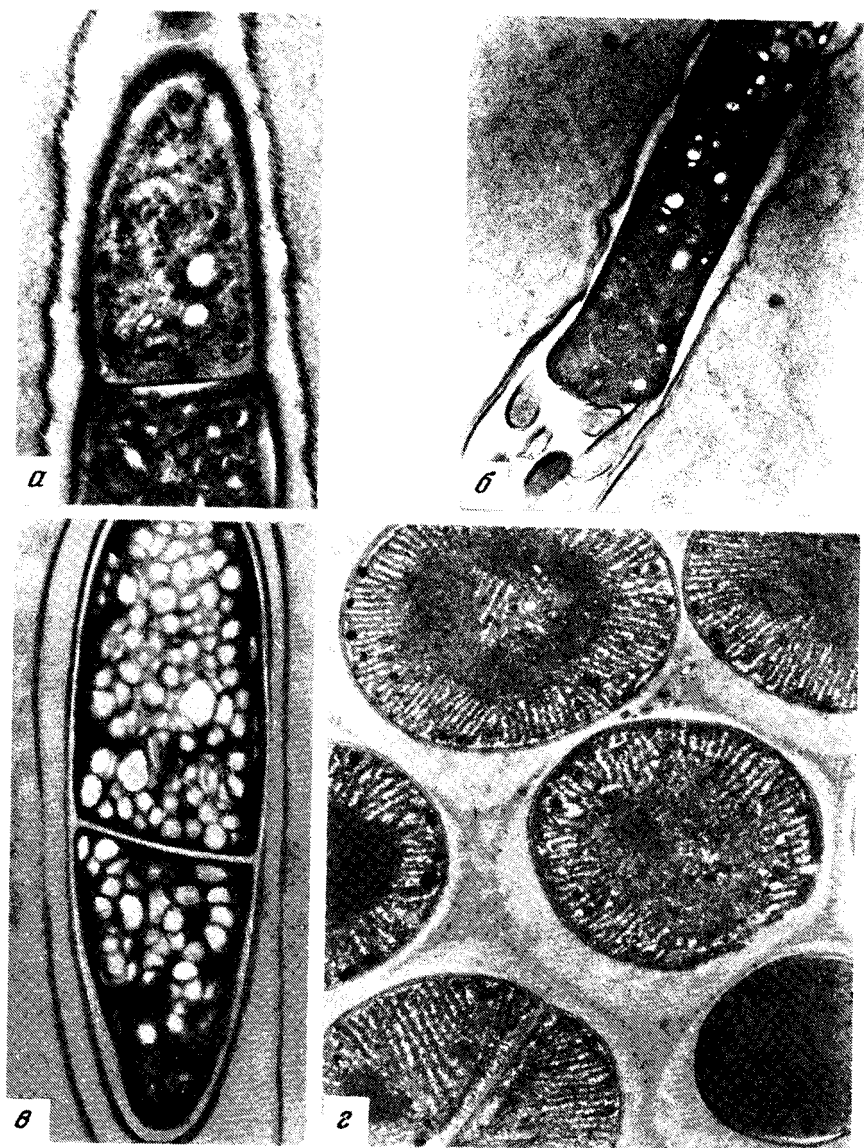


Рис. 3. Электронно-микроскопическое строение организмов мата:

а — *Microcoleus*. Фибриллярное строение чехла, *б* — бактерии в пустом чехле, *в* — серная бактерия с *Beggiatoa* с включением серы, *г* — расположение нитей *Microcoleus*, пустые чехлы — ходы,

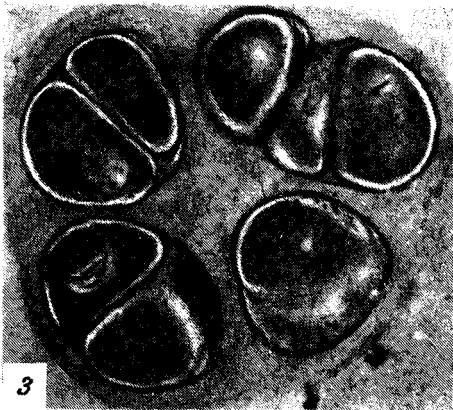
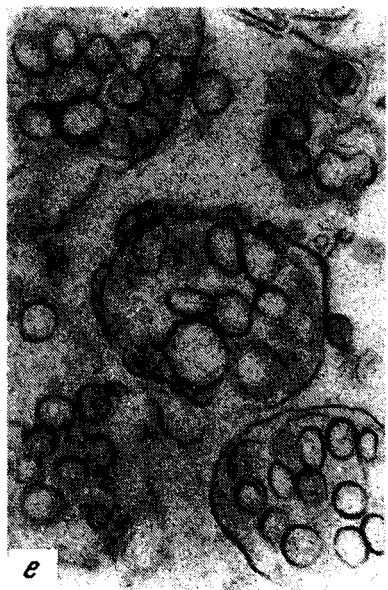


Рис. 3 (окончание)

д — зеленая бактерия *Pelodictyon*, е — остатки фотосинтетических ламелл, ж — сульфатредукторы, з — метанообразующая бактерия *Methanohalobium evestigatum*

желтая — слизистый слой с флексибактериями; 3 — розовато-вишневая — зона аноксигенного (бескислородного) фотосинтеза с пурпурными бактериями; 4 — черная — зона анаэробной деструкции с сульфидогенами и метаногенами.

Порядок чередования зон меняется и зависит от степени засоления лагуны. За типичный мат принимается такое его состояние, когда цианобактерии развиваются в верхнем слое (соленость до 16%). При солености выше 16% слой цианобактерий лежит под толстым, до 3 мм, слизистым слоем, где развиваются различные организмы: при 16—20% — флексибактерии или трихомные фотобактерии (цвет терракотовый), при 20—30% — галобактерии и эвкариотная водоросль *Dipatiella salina* (цвет ярко-оранжевый или розово-оранжевый).

Разрез типичного мата, имеющего ярко выраженную слоистую структуру, представлен на рис. 1. Верхний слой, цианобактериальный, может достигать толщины до 2 мм, что зависит от длительности благоприятного для роста цианобактерий периода. Доминирующей формой является *Microcoleus chthonoplastes*, нитчатый организм с одиночными или собранными в пучок и перевитыми в виде канатов трихомами, заключенными в общее слизистое влагалище (рис. 2—1а), что предохраняет нити от высыхания и сильной солнечной радиации. Количество трихомов в жгутах может достигать нескольких десятков (рис. 2—1б). Нити *Microcoleus* длинные, до 1,5 мм, каждая нить в среднем имеет до 200 клеток (3,5—5 мкм длиной и 3—3,6 мкм шириной). Объем клеток от 13 до 50 мкм³. Слизистый чехол — полисахаридной природы носит защитную функцию и увеличивается при неблагоприятных условиях. В лабораторной культуре *Microcoleus* имеет одиночные трихомы с очень тонким чехлом (рис. 2—1д). Под влиянием различных факторов толщина чехла увеличивается до 0,6 мкм (по радиусу), и клетка диаметром 3 мкм может при этом увеличивать свой объем вдвое (рис. 2—1ж). Чехол имеет ясно выраженную структуру, образованную упорядоченным расположением микрофибрилл (рис. 3а). В старых нитях между влагалищем и клеточной стенкой образуется свободное пространство, которое могут занимать бактерии (рис. 3б). В жгутах между плотно упакованными трихомами бактерии отсутствуют, в то время как на поверхности влагалища присутствуют различные микроорганизмы: тонкие трихомные бактерии, кокки, палочки (рис. 2, б, 3, б).

Способность цианобактерий, так же как и сопутствующих им бактерий, к образованию чехлов, капсул приводит к тому, что верхние слои мата при неблагоприятных условиях сильно ослизняются, образуя упомянутую выше эластичную пленку — кожу, что играет не только защитную, но и формообразующую роль в мате.

При подсыхании лагуны кожистая пленка мата собирается в характерные червеобразные складки (рис. 4, а—е). При обводнении поверхность мата покрывается многочисленными сосочками, так называемыми «pinnales» (акуля кожа) (рис. 4, ж), представляющими вертикальные пучки *Microcoleus*, перевитые одиночными нитями сопутствующих трихомных бактерий (рис. 4, з). Положитель-

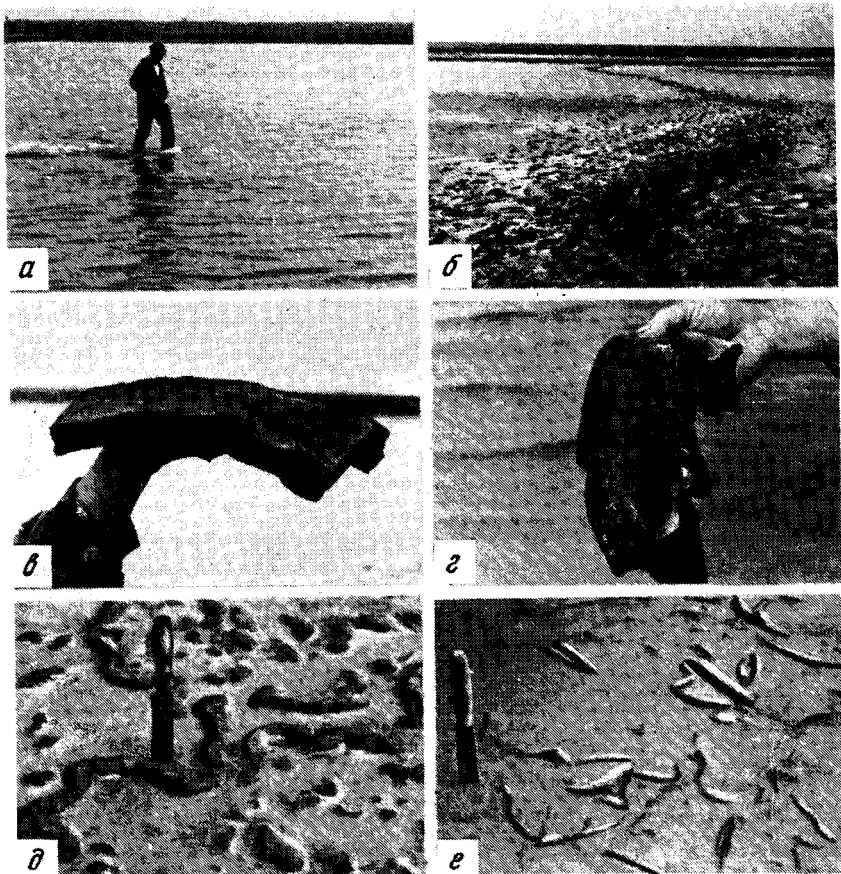
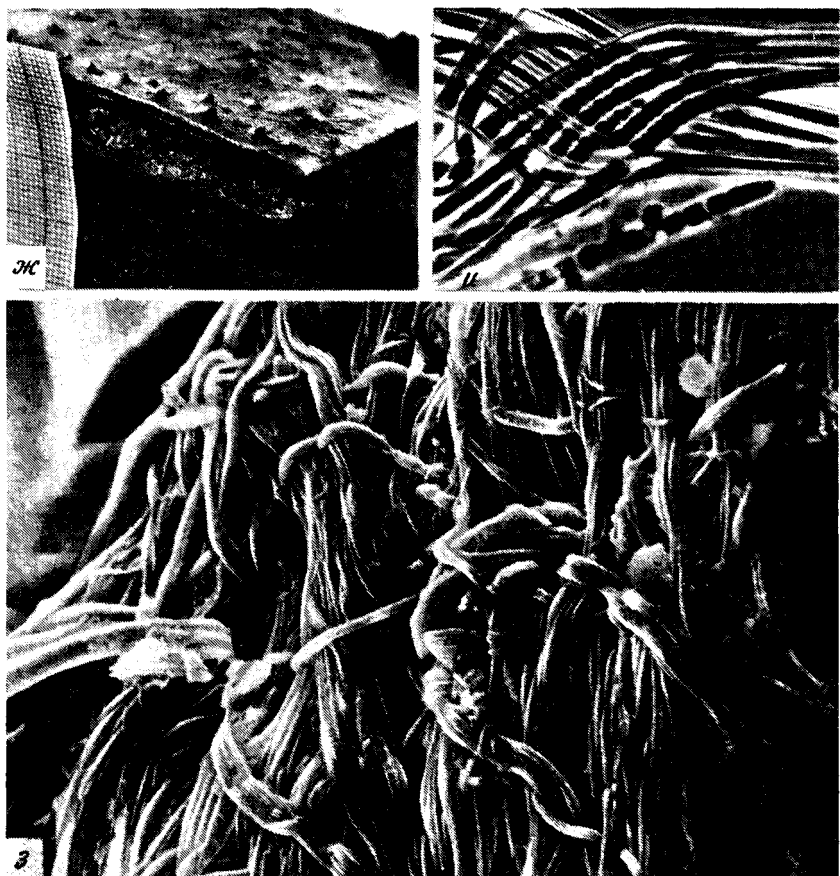


Рис. 4. Вид цианобактериальных матов при разных погодных условиях:

а — вид лагуны (обводненной), *б* — высохшей, *в*, *г* — верхняя слизистая часть мата, *д* — вид мата при высокой солености лагуны (червеобразные складки), *е* — высохшая поверхность мата, *ж* — пучки *Microcoleus* (pinnacles) на поверхности мата (в световом микроскопе), *з* — то же в сканирующем микроскопе, *и* — расположение нитей цианобактерий

ный фототаксис и способность сплетаться в жгуты дают возможность цианобактериям пробуравливать верхний слизистый слой и выходить на поверхность, образуя таким образом новый слой. Нити *M. chthonoplastes* постоянно мигрируют по мату. Направленность движения зависит от состояния мата, которое определяется степенью засоления лагуны. При благоприятных для роста условиях нити располагаются горизонтально в верхнем слое мата. При этом они имеют четкую параллельную ориентацию в рядах. Иногда отдельные ряды расположены перпендикулярно друг другу, создавая иллюзию ткани (рис. 4, *и*).



Наряду с *Microcoleus chthonoplastes* присутствуют и другие цианобактерии: нитчатые *Phormidium*, *Lyngbya*, *Spirulina*, одноклеточная *Arhanothese salina*, из бактерий — бесцветная серная трихомная бактерия *Veggiatoa* с включениями серы внутри клеток (рис. 3в).

Если в вегетационный период происходит чередование засоления и рассоления лагуны, сопровождающееся вспышками роста цианобактерий, в мате образуется несколько цианобактериальных слоев, разделенных тонкими прослоями минералов (рис. 1).

Второй слой мата 2—II(з—л), находящийся под слоем цианобактерий, очень слизистый толщиной до 1 мм представлен флексибактериями из рода *Cytophaga* и *Sporocytophaga* (идентифицированными по способности к разложению клетчатки), а также разнообразными по таксономическому положению трихомными бактериями, различающимися по размеру клеток: 0,3 мкм, 1 мкм и 2—2,5 мкм (рис. 2, з, и, к). Особый интерес представляет последняя группа, массовое развитие которой наблюдается при солености 16—20%, в

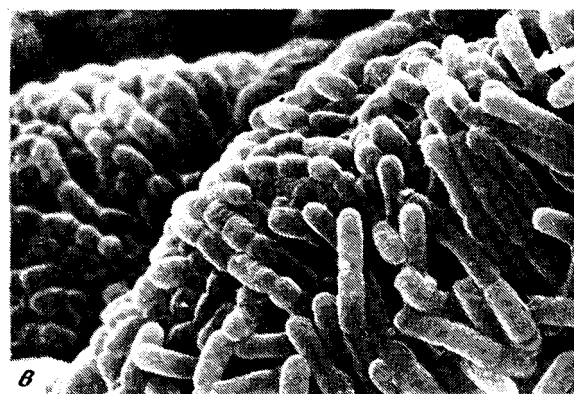
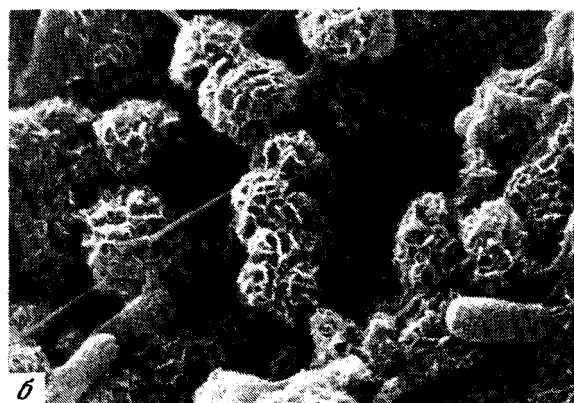


Рис. 5. Термофильные маты

a — типичный мат, образованный *Phormidium laminosum*; *б* — мат *Synechococcus chloroflexus* при 65°; *в* — мат *Mastigocladus-Chloroflexus* при 60°

Таблица 1. Характеристика слоев типичного мата из различных гидротермальных источников о-ва Кунашир

№ слоя	Толщина, мм	Морфологическое описание	Содержание хлорофилла, мг/м ²	Первичная продукция мкм ¹⁴ СО ₂ · мин ⁻¹ · пробу ¹
1	1—2	Зеленый слой. Развитие цианобактерий <i>Phormidium laminosum</i> . Плотный	400	280
2	1	Зеленый, губчатый	115	86
3	1	Рыжевато-белый. Среди слизи с остатками нитей цианобактерий — <i>Chloroflexus aurantiacus</i>	86	36
4	3	Черный. Сульфатредукция. Остатки нитей цианобактерий, некоторые с хлорофиллом. Простой белый с нитями <i>Thermothrix</i> . Рыжие пленки <i>Chloroflexus aurantiacus</i>	20	15
5	2—3	Рыжая пленка с очагами сульфатредукции <i>Chloroflexus aurantiacus</i>	30	44,6
6	1	Белесая пленка. Разрушенные нити <i>Phormidium</i>	0	15
7	1	Маслянистый черный слой сульфатредукции	0	2,6
8	1	Желтоватые твердые слои	0	1,9
9	1	То же	0	2,06

¹ Под пробой подразумевается слой мата, вырезанный керном диаметром 1 см (площадь 0,78 см²) и толщиной, указанной в графе 2 таблицы.

Таблица 2. Ассимиляция углекислоты различными термофильными микроорганизмами

Параметры роста	<i>Phormidium laminosum</i>		<i>Synechococcus elongatus</i>		<i>Chloroflexus aurantiacus</i>	
	40°	50°	40°	50°	40°	50°
нМ СО ₂ /мин/мг белка	17,1	3,2	3,3	13,2	1,8	3,78

результате чего лагуна приобретает терракотовый цвет. К сожалению, организм не идентифицирован, так как устойчивый рост в лабораторной культуре отсутствует.

Третий слой вишнево-розовый (рис. 2—III, м—п) с глыбками гипса имеет толщину 0,5—0,7 мм, образуется пурпурными бакте-

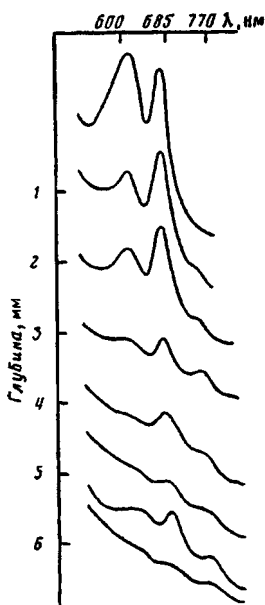


Рис. 6. Распределение пигментов по слоям термофильного мата

(рис. 3ж). В этом же слое обнаружены клетки *Methanohalobium evestigatum* (новый род галофильной метанообразующей архебактерии, выделенной и описанной Т. Н. Жилиной (1986) из этих же лагун (рис. 3з)).

Изучение послышной структуры цианобактериальных галофильных сообществ Сивашских лагун в разные времена года показало, что микрофлора мата имеет постоянный состав, меняется лишь численное соотношение первичных продуцентов.

При изменении солености в сторону повышения *Microcoleus* сменяется *Aphanothese salina* (20%), а затем *Dunaliella salina* (30%). При снижении солености до 5% развиваются *Lyngbya aestuarii*, *Spirulina* sp.

Сравнение микрофлоры лагун Сиваша с другими галофильными сообществами показало их значительное сходство во всех странах света от 50° Северного полушария до 30° Южного.

В результате развития слизистых трихомных микроорганизмов в галофильном мате на его поверхности создается плотная кожа, прочность которой колеблется, по нашим измерениям, от 0,13 до 0,7 кг/см² и зависит от толщины водорослевого слоя и степени высыхания этого слоя. Плотность мата равна $1,383 \pm 0,007$ г/см³, поэтому мат не плавает, а лежит на дне водоема. Плотная кожистая

риями из р. *Chromatium*, *Rhodospseudomonas*, *Thiocapsa*, исследованными в этих местах В. М. Горленко с сотрудниками (1984). В нижней части пурпурного слоя обнаружена зеленая бактерия *Pelodyction* (рис. 3, г), которая в отличие от всех перечисленных выше фотосинтетиков является облигатным анаэробом и автотрофом. Ее обнаружение в этих слоях говорит о том, что сюда проникает еще свет, но весь кислород перехватывается вышележащими бактериями.

Анаэробная зона очень мощная (рис. 2—III, р—ч), здесь можно различить множество слоев, являющихся захороненными слоями цианобактерий или зеленой водоросли кладофоры, нагонные массы которой заносятся в лагуну с Сиваша во время шторма. Сохранность микроорганизмов верхних слоев различная, из всех клеточных структур лучше других сохраняются фотосинтетические ламеллы и везикулы (рис. 3, е). Зона является мощным генератором сероводорода, который, соединяясь с железом, образует гидротроиллит, окрашивающий всю зону в черный цвет. Сульфатвосстанавливающие бактерии представлены палочковидными и вибриоидными формами

пленка полностью исключает взмучивание, и вода остается прозрачной при самых сильных волнениях. Эта же кожа предохраняет на какой-то срок весь мат от высыхания. При высушивании на воздухе теряется 40% веса мата, после чего он растрескивается, края закручиваются, и он разносится ветром (рис. 4, б, е). Проницаемость верхних кожистых слоев, измеренная трубкой Каменского, составляет $2 \cdot 10^{-6}$ см/с, что сравнимо с проницаемостью самых высокопластичных глин. Проницаемость нижних сульфатредукционных слоев равна $1,2 \cdot 10^{-2}$ см/с.

Так как слои цианобактерий в мате чередуются с минеральными слоями, зольность мата очень высокая — до 35—45%, при зольности культуры <20%.

При благоприятных для развития цианобактерий условиях нити водорослей образуют плотно переплетенные пучки. При неблагоприятных — трихомы цианобактерий занимают лишь 33% площади, причем 16% приходится на пустые влагалища, а $2/3$ поверхности занято плотной слизью. Пустые влагалища после выхода из них гормогониев цианобактерий образуют своеобразные ходы (рис. 3, з), способствующие продвижению питательных растворов, воды, газов, аналогично проводящим сосудам растений.

Оптическая плотность верхнего 1,5 мм цианобактериального слоя составляет для $\lambda = 760$ нм, $D = 0,72$. Светопоглощение такого слоя равно 81%.

Термофильные сообщества, в общих чертах аналогичны галофильным и являются сложными системами, состоящими из разнородных компонентов (табл. 1). Развитие типичных матов, имеющих слоистую структуру с цианобактериями в верхнем слое, приурочено к температуре до 45°. Это объясняется тем, что за структуру мата отвечают нитчатые осцилляториевые цианобактерии, среди которых нет экстремальных термофилов. Основу таких матов составляют тонкие нити *Phormidium laminosum* (рис. 5, а). Кроме этих цианобактерий, присутствуют крупные формы осцилляториевых: *Oscillatoria ornata*, *Oscillatoria terebriformis*, развитие которых ограничено очень узким интервалом температур (от 35 до 40°). Но этот последний тип водорослей не составляет скелета сообщества и не отвечает за его структуру. При неблагоприятных условиях они очень быстро лизируются.

При повышении температуры до 50° появляется одноклеточная цианобактерия *Synechococcus elongatus*, массовое развитие которой происходит при более высоких температурах (до 65°). Такие высокотемпературные маты, обнаруженные нами на о-ве Кунашир и на Паужетских источниках на Камчатке, представляют собой розовато-желтые литифицированные слоистые образования, на поверхности которых можно обнаружить живые клетки цианобактерии *Synechococcus elongatus* (рис. 5, б). Сходные маты описаны Брокком (Brock, 1978) для Йеллоустонского национального парка. В таких матах господствующее положение занимают не цианобактерии, а *Chloroflexus aurantiacus* — нитчатая подвижная фототрофная бакте-

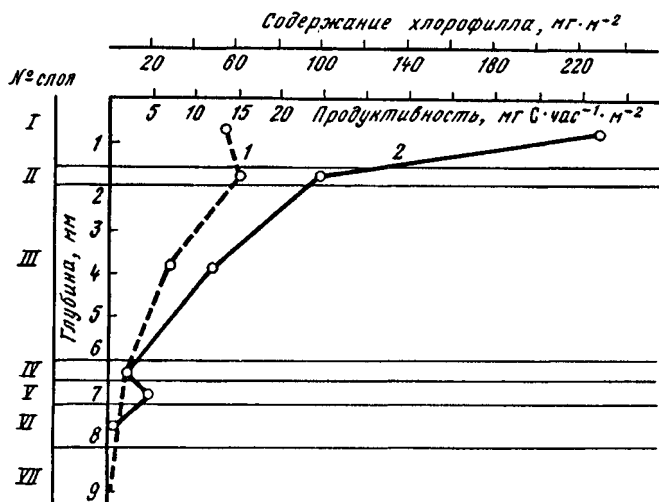
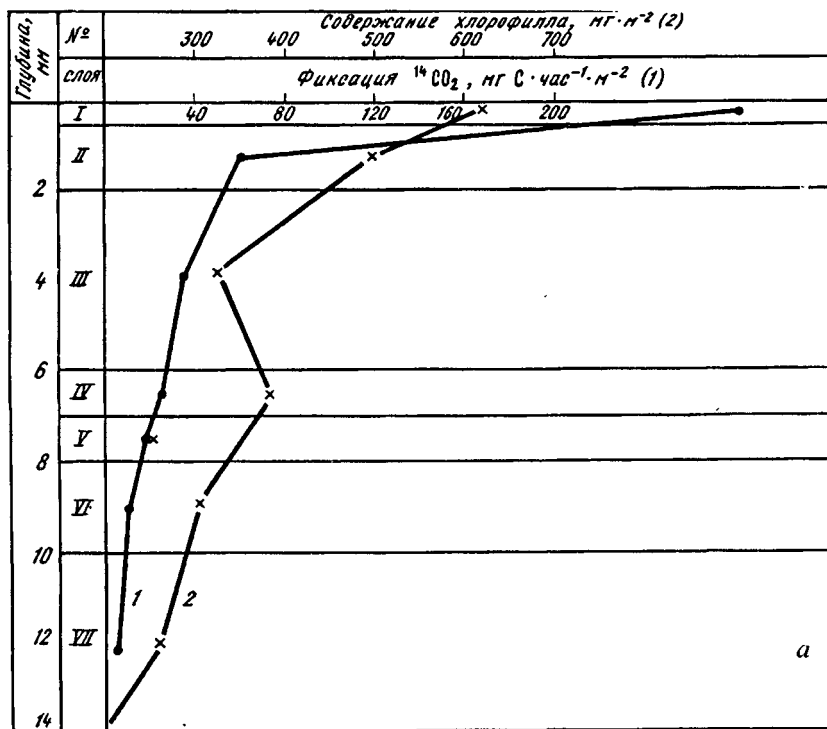


Рис. 7. Продуктивность мата (галофильного) и содержание хлорофилла «а» при разной солености: в аэробных условиях при 16% солености (а), при 30% (б)

рия, которая в этих условиях обладает способностью к автотрофной фиксации CO_2 наряду с цианобактериями (табл. 2).

Для кальдеры вулкана Узон характерно развитие при 60° сообщества *Mastigocladus—Chloroflexus* с доминирующей формой *Mastigocladus laminosus* f. *castenholzii* f. nov. Nikit. (рис. 5в). Но развитие таких высокотемпературных матов носит единичный характер.

При умеренных температурах, при которых развиваются типичные маты, *Chloroflexus aurantiacus* располагается ниже зоны роста цианобактерий, на глубине 1—2 мм, но может проникать и в более глубокие слои, что подтверждается наличием основного пигмента этой фотобактерии — бактериохлорофилла «с» с максимумом поглощения при 740 нм (рис. 6). Четверть новообразованного органического вещества в термофильных матах Узона находится вне бактериальной клетки (Заварзин и др., 1989), поэтому внеклеточные выделения цианобактерий и продукты их распада служат субстратом для фото- и хемогетеротрофного роста *Chloroflexus*. Этот организм способен и к окислению органического вещества с поглощением кислорода в роли аэробного деструктора (Венецкая и др., 1987).

Для нижних слоев зоны анаэробной деструкции характерна сложная сеть реакций, осуществляемых различными функциональными группами организмов (Светличный и др., 1988). Гидролиз полимеров водорослей и последующее сбраживание продуктов гидролиза завершаются полным окислением продуктов брожения в терминальных реакциях метаногенеза, сульфатредукции и сероредукции (Заварзин и др., 1989) с полной минерализацией органического вещества до CH_4 , CO_2 , H_2 .

ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО — ВЫСОКОПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА

В условиях, благоприятных для развития цианобактерий, т. е. при температуре до 45° и солености не выше 16%, цианобактериальные сообщества являются высокопродуктивными системами (см. табл. 2), первичная продукция которых коррелирует с содержанием хлорофилла (рис. 7, 8).

По количеству хлорофилла «а» цианобактериальные сообщества не уступают, а иногда превышают плотность хлорофилла в листовой пластинке. Так, по нашим данным (Герасименко и др., 1983), зелень трав и кустарников на Узоне содержала 160—650 мг/м² хлорофилла, цианобактериальный мат — от 1 тыс. до 6 тыс. мг/м².

Общая продуктивность мата зависит от соотношения продукционных и деструкционных процессов. В благоприятных для цианобактерий условиях продукционные процессы преобладают, в неблагоприятных — деструкция выше продукции. Так, продукция органического вещества в термофильном мате одного из источников Узона при 45° , определенная Горленко и Бонч-Осмоловской (Заварзин и др., 1989) по фиксации ^{14}C -бикарбоната, равна 108 мг

Таблица 3. Продукция и деструкция галофильного мата при разной солености (сводная таблица по данным Герасименко и др., 1989; Бонч-Осмоловской и др., 1988)

	16—21%	30%
Продукция	380 мг С/м ² ·ч	18 мг С/м ² ·ч
Деструкция	60 мг С/дм ³ ·сут или 250 мг С/м ² ·ч	5,3 мг С/дм ³ ·сут или 22 мг С/м ² ·ч

С/м²·ч, а деструкция 80,4 мг С/м²·ч, в то время как при повышении температуры до 70° деструкционные процессы выше (продукция 0,74, деструкция 3,7 мг С/м²·ч).

Еще большая зависимость величин от внешних факторов показана нами для продукционных и деструкционных процессов галофильных матов (рис. 8 и табл. 3). Как видно из таблицы, при засолении лагуны величина первичной продукции уменьшается в 20 раз, величина деструкции — в 10. Бонч-Осмоловской и др. (1988) показано, что в процессе галофильной деструкции участвуют три типа микроорганизмов: сульфатредукторы, сероредукторы и метаногены. Сульфатредукция и сероредукция наиболее интенсивны в поверхностных слоях мата, в то время как метаногенез возрастает с глубиной.

Для изучения годовых изменений, происходящих в природном мате в одной из лагун, были вырезаны полигоны, в которых были сняты активные слои вплоть до серой подстилающей глины и затем отобраны пробы с годичным матом и трехгодичным. Годичный мат после осеннего и весеннего развития состоял из трех слоев: зеленого, пурпурного и черного (рис. 1, б). Все три слоя содержали активные клетки различных микроорганизмов. Цианобактериальный слой (1,3 мм) разделялся на две зоны. Нижняя занимала большую часть слоя и состояла из старых желтоватых нитей цианобактерий, в то время как активно растущие цианобактерии образовывали лишь тонкую пленку (0,3 мм). Пурпурные бактерии представлены *Chromatium*, сульфатредукторы — *Desulfovibrio* и спириллами. Под растущей пленкой цианобактерий прослеживается тонкий прослой карбоната кальция, среди клеток пурпурных бактерий — глыбки гипса. Трехлетний мат отличается толщиной цианобактериальных слоев (4 мм) и наличием хорошо выраженных минеральных слоев (рис. 1, в).

Первичная продукция органического вещества, измеряемая по фиксации ¹⁴СО₂, не является абсолютным показателем действительного прироста биомассы. У лабораторной культуры Микроколеус максимальная скорость фиксации СО₂ лежит в интервале 10—15% солености, а это и соответствует максимальной скорости фиксации в мате (рис. 9). Однако скорость роста *Microcoleus* имеет максимальное значение при солености 3% (Дубинин и др.), что отмечают и другие исследователи (Castenholz, 1989).

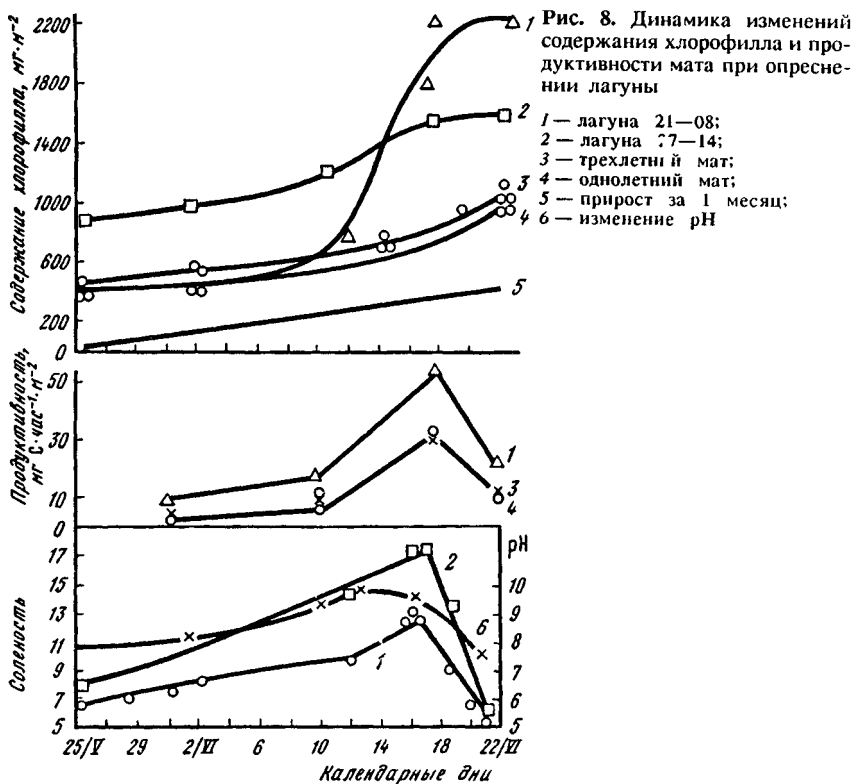


Рис. 8. Динамика изменений содержания хлорофилла и продуктивности мата при опреснении лагуны

1 — лагуна 21—08;
 2 — лагуна 7—14;
 3 — трехлетний мат;
 4 — однолетний мат;
 5 — прирост за 1 месяц;
 6 — изменение pH

При культивировании с продувкой воздухом с углекислотой (2%) удельная скорость роста суспензионной культуры при солености 3% составила — 0,04 ч⁻¹, при солености 6% — 0,027 ч⁻¹, при солености 9% — 0,014 ч⁻¹. Объясняется это тем, что синтез белков имеет максимальное значение именно при солености 3%, в то время как количество хлорофилла и углеводов увеличивается при более высокой солености. Интервалы солености, соответствующие наибольшей скорости синтеза отдельных компонентов *Microcoleus chthonoplastes*, показаны ниже (в %):

Суммарная биомасса	1,5—4,5	Хлорофилл	1,5—4,5
Белки	1,5—4,5	Углеводы	7—9

ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА И ГЕОХИМИЧЕСКИЕ БАРЬЕРЫ

Развитие определенных групп микроорганизмов в мате создает различные геохимические барьеры: окислительно-восстановительный, щелочной, сероводородный. Содержание кислорода, наивысшее в верхних слоях мата благодаря фотосинтезу цианобактерий, внутри мата в пределах нескольких миллиметров падает до 0, в то время

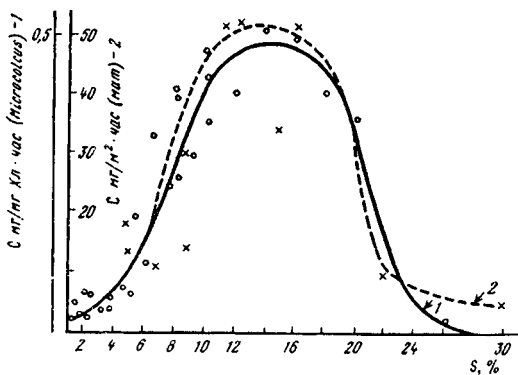


Рис. 9. Скорость фиксации $^{14}\text{CO}_2$ в галофильном мате и культуре *Microcoleus*

1 — *Microcoleus*, 2 — мат

как содержание сероводорода возрастает (Krumbein et al., 1979). Так, для цианобактериальных сообществ Узона строгие анаэробные условия обнаружены на глубине 10 мм (Горленко, Бонч-Осмоловская, 1989), для сходных матов Йеллоустонского Национального Парка — на глубине 7 мм (Doemel, Brock, 1977). На основании обнаружения строгих анаэробов в сивашских галофильных матах ниже 4-миллиметровой зоны эту зону можно считать анаэробной (Вснецкая и др., 1988). Значение Eh в различных матах колеблется в пределах от +200 до -220 (рис. 10) на глубине 10 мм.

Содержание кислорода зависит от температуры и времени суток. Оно наименьшее или равно 0 в промежутке от 20 до 8 ч (Ward et al., 1984; Бонч-Осмоловская и др., 1988) и наибольшее в 12 ч. Наибольшее количество кислорода в узонских матах 7 мг/л характерно для температуры 38—28°, при повышении температуры до 45° это количество снижается до 4,8. Суточные колебания в содержании кислорода в галофильном мате Сиваша представлены на рис. 11.

Цианобактериальное сообщество оказывает очень существенное влияние на физико-химические параметры лагуны (Бонч-Осмоловская и др., 1988). Разница в содержании сульфид- и карбонат-ионов над и под матом существенная:

	(мг/л)	HCO_3^-
Над матом	20,6	280
Под матом	37,4	915

Благодаря плотной кожистой пленке и малой проницаемости мат является хорошим водоупором. При насыщении солью в лагуне внутри мата соленость не превышает 12%:

№ слоя 0	1	2	3	4	5	6	7
Глубина, см	0,85	2	3,2	4,5	5,9	7	8
Соленость 30%	24	12	10	12	9	11,7	11,7

Активный фотосинтез цианобактерий ведет к нарушению карбонатно-бикарбонатного равновесия и созданию щелочного барьера.

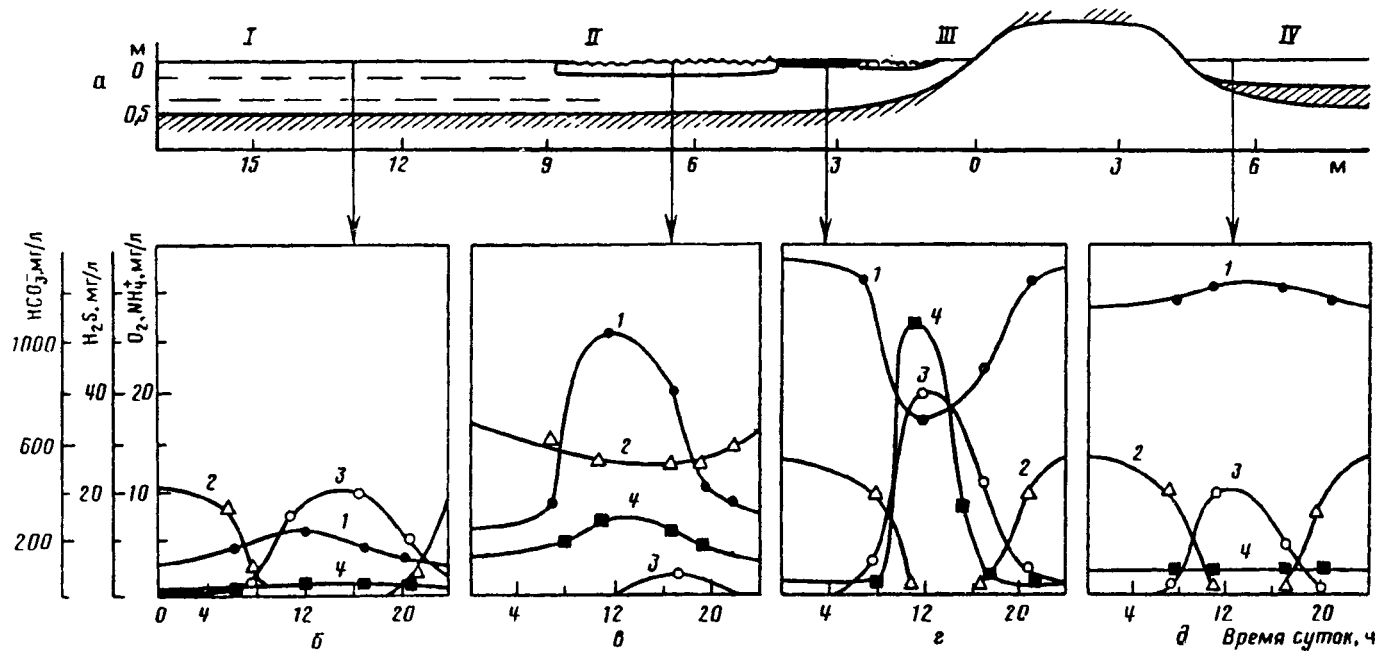


Рис. 11. Суточные колебания отдельных газов в галофильном мате

1 — HCO_3^- ; 2 — H_2 ; 3 — растворенный O_2 ; 4 — NH_4^+ ; I — оз. Сиваш; II — зона разлагающейся кладофоры; III — зона развития цианобактерий; IV — лагуна

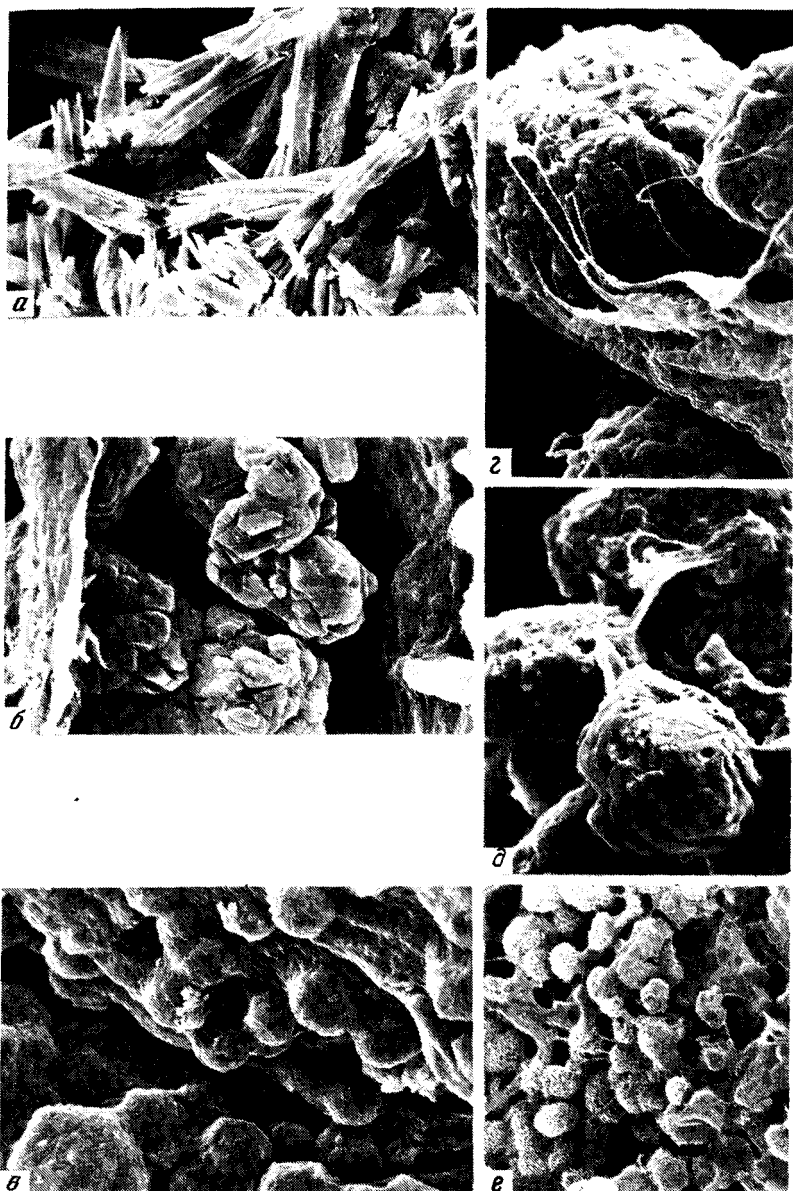


Рис. 12. Различная морфология кристаллов CaCO_3 по слоям мата:

а — на поверхности мата, *б* — в верхней части мата, *в* — в деструкционной зоне, *г* — гранула кальцита с цианобактериями, *д* — крупные кальцитовые гранулы, *е* — арагонит

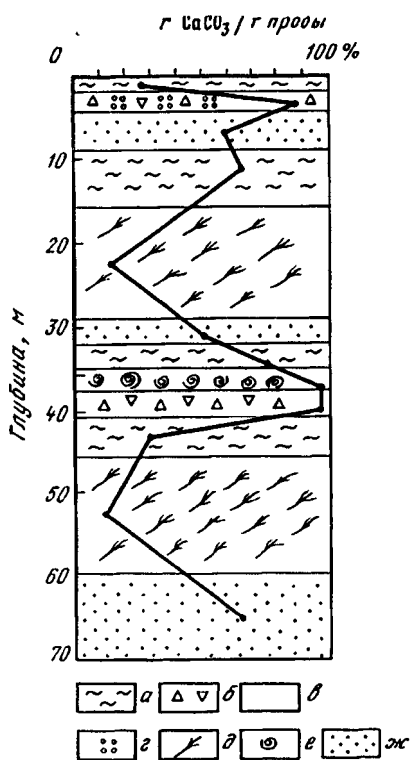


Рис. 13. Количественное содержание CaCO_3 в разных слоях галофильного мата:

а — цианобактерии, б — прослои CaCO_3 , в — гипса, г — пурпурные бактерии, д — кладофора, е — ракушняк, ж — сульфатредукторы

Рентгеноструктурный анализ показал, что карбонат в галофильном мате представлен кальцитом и арагонитом (Голубев, Герасименко, 1989). Кальцит, выпадающий на поверхности мата, состоит из отдельных кристаллов с чуть окатанными гранями (рис. 13а), в то время как слои кальцита, дифференцирующиеся в верхней его части (1—1 мкм), состоят из округлых плотно расположенных частиц карбоната размером 5—10 мкм, которые могут быть собраны в агрегаты до 100 мкм в поперечнике (рис. 13, б—д). Часто отдельные агрегаты заключены в тонкую слизистую пленку или оплетены нитями водорослей (рис. 13, г). Арагонит, в отличие от кальцита не образует четких прослоев и встречается среди кристаллов гипса в виде фибриллярных кристаллов, собранных в радиальные агрегаты (рис. 13, е).

нением рН в зоне фотосинтеза в связи с удалением CO_2 на мелководье, где обмен воды невелик, и быстрое использование растворенного бикарбоната приводит к нарушению равновесия (Заварзин, 1984). Наилучшие условия для этого создаются под слоем активно растущих цианобактерий в связи с появлением локальных зон с высоким рН (Крылов, Орлеанский, 1986) и подтоком раствора, несущего Ca^{++} и CO_2 , снизу. Таких прослоев в мате может быть несколько, что зависит от периодов активного роста цианобактерий. На чистых культурах *M. laminosus* с помощью изотопного метода ($\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$ и $^{40}\text{Ca}^{++}$) показано, что выпадение карбоната кальция коррелирует с состоянием культуры и имеет максимальное значение при оптимальных условиях фотосинтеза (Некрасова и др., 1984).

Следующей зоной образования карбоната является зона аэробной деструкции, расположенной непосредственно под слоем цианобактерий. На границе зоны аноксигенного фотосинтеза и анаэробной зоны происходит новое отложение карбоната кальция (рис. 12).

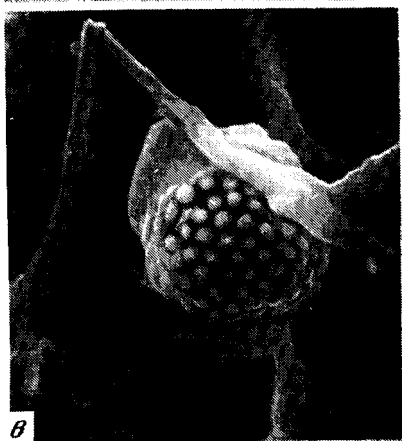
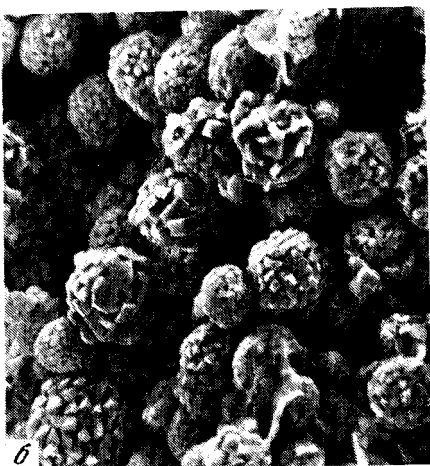


Рис. 14. Пирит в термофильном мате

роны, разложение органических кислот вторичными анаэробами, метановыми и сульфатредукторами может привести к новому отложению CaCO_3 . В нижних слоях мата четко выраженные прослой CaCO_3 отсутствуют, но количество Ca^{++} не уменьшается (рис. 13).

Сульфатредукция под матом создает сероводородный барьер на пути миграции минерализованных вод и обуславливает отложение сульфидов малорастворимых тяжелых металлов, в первую очередь железа (Заварзин, 1984). Щелочноземельные металлы могут проходить через этот барьер. На этом барьере в галофильном мате откладывается гидротроилит, а в термофильном — фрамбоидный пирит, образование которого в цианобактериальных сообществах впервые было показано нами на примере матов Курил (Федорова и др., 1988) (рис. 14). Относительно образования пирита и нахождения его в молодых морских илах существует обширная литература (Вол-

В галофильных матах Сиваша гипсовых прослоев несколько, по ним можно датировать периоды засоления.

Прослой карбоната кальция, образованные в фотозоне, при захоронении претерпевают ряд превращений, связанных с жизнедеятельностью присутствующих здесь микроорганизмов. Причем эти превращения очень интенсивны все время. С одной стороны, здесь возможна мобилизация кальция при образовании органических кислот первичными анаэробами. С другой сто-

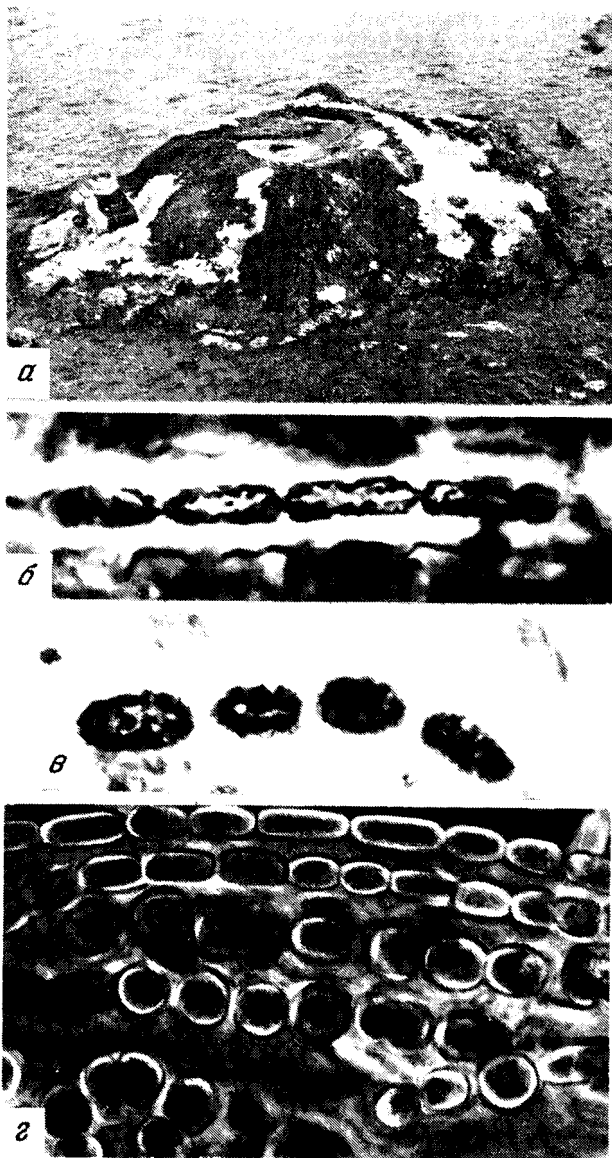


Рис. 15. Литификация современных термофильных матов и современные микрофоссилии:

а — вид окремнелого мата, б, в — микрофоссилии, з — растущие цианобактерии (*Mastigocladus laminosus*) в верхней части окремнелого мата

ков, 1984; Иванов, Лейн, 1976). Однако исследователи современных цианобактериальных сообществ, теоретически подтверждая возможность образования пирита в матах, ни микроскопическими, ни аналитическими методами обнаружить его не могли (Aizenshat et al., 1984).

В галофильных матах, развивающихся в лагунах с переменной соленостью, осаждение ряда минералов как в любой эвапоритовой системе происходит и хемогенным путем. При этом при повышении концентрации морской воды до 10% может осаждаться карбонат кальция, выше 15% — гипс, в насыщенных растворах — галит (Соненфелд, 1988).

Галит, выпадающий при испарении рассола, быстро растворяется при рассолении лагуны, и внутри мата его отложения не наблюдаются.

Образование мелкодисперсного кремнезема в термофильном мате также непосредственно не связано с деятельностью микроорганизмов, а происходит вследствие выпадения из гидротермального раствора при изменении гидрохимической характеристики при контакте с матом. Указанные минералы могут литифицировать цианобактерии или другие микроорганизмы, и последние могут сохраняться в таком виде неопределенно долгое время. Иногда литификация происходит за счет более редких минералов, например сульфидов мышьяка (Ерошев-Шах и др., 1985).

Фоссилизация микроорганизмов и литификация сообществ наблюдалась нами только в гидротермах. В галофильных сообществах выявляется лишь минерализация отдельных чехлов *Microcoleus*, но дальше этого процесс не идет, несмотря на насыщенность карбонатом ракушняка.

Обнаруженные в очаге разгрузки современной гидротермальной системы слоистые образования («вулканчики» теплых болот) сопоставляются со слоистостью ископаемых пластовых и желваковых строматолитов, широко распространенных в докембрий. Это дает нам основание считать наблюдаемые постройки современными аналогами ископаемых строматолитов (рис. 15).

Изучение тонких петрографических шлифов из этих образцов показало, что в них в изобилии присутствуют окремневшие остатки синезеленых водорослей и других организмов, слагающих цианобактериальные пленки самой различной сохранности. Часть их имеет практически прижизненный вид с естественной ориентацией нитей и мельчайшими деталями клеточного строения. Другие становятся микрофоссилиями после ряда посмертных деградационных изменений. В большинстве случаев остатки хорошо определимы, особенно при непосредственном сравнении с неминерализованными пленками-слоями, находящимися тут же, в этих источниках (Крылов, Орланский, 1983).

ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО — ТРАНСФОРМАТОР ГАЗОВ

Как известно, гидротермы являются естественной средой обитания для термофильных микроорганизмов. В них создаются сообщества термофилов, продукция которых основана не только на усвоении энергии света, но и на трансформации газов глубинного происхож-

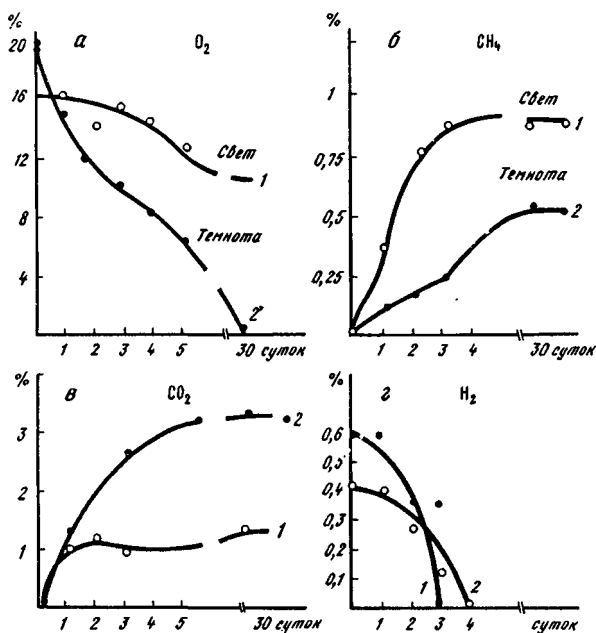


Рис. 16. Газовый обмен галофильного мата:

а — O₂, б — CH₄, в — CO₂, г — H₂. № 1 — свет, № 2 — темнота

дения (Герасименко, Заварзин, 1986). Плотная кожистая поверхность мата удерживает эти газы и модифицирует их, что было показано нами при отборе проб газов из газовых пузырей, образующихся под матом или между слоями. По соотношению газов состав их существенно отличается как от состава газов термальных источников, так и от воздуха. Газовая смесь одного из гидротермальных источников Узона состояла на 90% из CO₂ при почти полном отсутствии O₂, CH₄ и небольшом содержании H₂, в то время как в пузыре соотношение газов было другое: CO₂ — 30%, H₂ — 0%, CH₄ — 5%, O₂ — 8%. Полученные данные позволили сделать предварительное заключение о возможности преобразования глубинных эксгаляций цианобактериальным матом.

Проведенные модельные опыты наглядно показали, что цианобактериальный мат работает как газовый фильтр, модифицирующий газы, которые поступают из глубины. Смесь газов, имитирующая состав ювенильных газов, через 6 суток трансформировалась в воздушную. При этом одновременно с обогащением системы O₂ шло выделение CH₄. Совмещение двух противоположных процессов: метаногенеза и фотосинтеза возможно только при пространственном разобщении аэробной и анаэробной зон, причем на барьере заведомо ниже 1 мм. Выделяемый метан не токсичен для сообщества, более

того, он даже стимулирует рост цианобактерий (Заварзин и др., 1989).

Наиболее разительным оказалось воздействие цианобактериального сообщества на водород: он полностью поглощался матом как фотосинтетической, так и хемосинтетической составляющей. В опытах с чистыми культурами цианобактерий было показано, что основную роль в этом играют цианобактерии (Герасименко и др., 1985).

При изучении роста цианобактерий в смеси различных газов стало совершенно ясно, что все они предпочитают микроаэрофильные условия в присутствии восстановителей, которыми является водород и сероводород. Скорость включения ^{14}C у *M. laminosus* в 4 раза больше в атмосфере водорода, чем в атмосфере азота и метана, и в 5,6 раз выше, чем в воздухе.

Пышное развитие цианобактериальных биоценозов на выходах термальных вод в современной обстановке говорит о том, что и в геологическом прошлом в кальдерах могли наблюдаться подобные ситуации. При этом из представленных данных видно, что кислородная атмосфера не только не является необходимым условием для их существования, но и тормозит развитие термофильных микроорганизмов (Заварзин и др., 1989).

Если термофильное сообщество развивается за счет использования газов, вносимых гидротермами, то галофильное само является мощным генератором таких газов, как сероводород, метан, углекислота и кислород. Содержание CO_2 , H_2 , O_2 резко меняется в течение суток (рис. 11). Эти изменения отражают преобладание в светлое время дня продукционных процессов над деструкционными.

Суточного изменения CH_4 на наблюдалось. Метан выделяется сообществом в небольших количествах, что показано как для природных (Слободкин, Заварзин, 1992), так и лабораторных матов (рис. 16). Основным путем метаногенеза является образование CH_4 из CO_2 и H_2 (Бонч-Осмоловская и др., 1988), что подтверждается микробиологическими данными, полученными в нашей лаборатории Т. Н. Жилиной, впервые доказавшей существование в природе экстремально галофильных метаногенов (Zhilina, 1986).

Одновременно с генерацией идет и трансформация этих газов. Так, сероводород подвергается как биологическому воздействию фототрофными бактериями и цианобактериями, так и химическому окислению кислородом с образованием S^0 . Содержание S^0 в мате = $38,6 \text{ мг/см}^2$ (Бонч-Осмоловская и др., 1988). В водах лагуны в ночное время и при отсутствии роста цианобактерий содержится $55 \text{ мг/л H}_2\text{S}$. В дневное время при активном фотосинтезе его содержание снижается до 0.

Выделяемый фотосинтетиками кислород расходуется на дыхание аэробных деструкторов — галобактерий, флексибактерий и др. Постоянно поступающий снизу сероводород не даст возможности образования перенасыщенных кислородом зон, что подтверждается лабораторными опытами при длительном культивировании мата в герметично закрытом сосуде (см. рис. 16).

После месячного культивирования наступает равновесие в продукционных и деструкционных процессах, что сказывается на соотношении газовых составляющих: содержание углекислоты не превышает 1%, кислорода — 10%, метана — 2%.

Восстановительная обстановка в галофильных матах в природе объясняет специфическое поведение *Microcoleus* в лабораторной культуре: его низкую окситолерантность и высокую устойчивость к сульфиду. Лабораторная культура *M. chthonoplastes* обладает высокой сульфидотолерантностью (Дубинин и др., 1992). Наиболее активно окисление сульфида идет при концентрации 1,6 мМ сероводорода (50 мг/л S^{2-}), т. е. именно при той концентрации, которая свойственна галофильным матам в природе.

Как было показано нами ранее (Бильдушкинов и др., 1985) при увеличении содержания O_2 скорость фотосинтеза уменьшается. Тем не менее многие цианобактерии остаются жизнеспособными при двукратном увеличении концентрации кислорода в воздушной среде, при дальнейшем увеличении они погибают. В противоположность им рост *Microcoleus* прекращается как только содержание кислорода в газовой фазе становится 20%. В природе кислород связывается постоянно поступающим снизу H_2S . В лаборатории в смешанной культуре O_2 используется гетеротрофными бактериями, окружающими нити *Microcoleus*. По-видимому, этим и объясняется отсутствие устойчивого роста *M. chthonoplastes* в чистой культуре в лаборатории (Дубинин и др., 1992).

Таким образом, учитывая, что цианобактерии являются главными продуцентами органического вещества всего сообщества, по содержанию хлорофилла (в пересчете на единицу поверхности) не уступают высшим растениям, способны к большим скоростям роста и фиксации CO_2 в восстановительных условиях, а также тот факт, что разложение цианобактериального сообщества идет по анаэробному пути без расхода O_2 с конечным результатом — образованием метана или сероводорода — все это говорит о том, что изучаемые сообщества способны к производству O_2 в значительных количествах за счет фотосинтеза цианобактерий, и эти сообщества могли создать кислородную атмосферу в далеком прошлом.

ЛИТЕРАТУРА

- Бильдушкинов С. С., Некрасова В. К., Герасименко Л. М. Роль фототрофных микроорганизмов в газовом обмене термофильного цианобактериального сообщества // Микробиология. 1985. Т. 54, № 4. С. 517—522.
- Бонч-Осмоловская Е. А., Веденина И. Д., Заварзин Г. А. Гиперсолевые лагуны Сиваша и анаэробная деструкция органического материала в гиперсоленых цианобактериальных матах // Там же. 1988. Т. 57, № 3. С. 443—449.
- Будыко М. И., Ронов А. Б., Яншин А. Л. История атмосферы. Л.: Гидрометеониздат, 1985. 207 с.
- Венецкая С. Л., Герасименко Л. М. Электронно-микроскопическое изучение микроорганизмов в галофильном цианобактериальном сообществе // Микробиология. 1988. Т. 57, № 3. С. 450—457.
- Венецкая С. Л., Герасименко Л. М., Миллер Ю. М. Роль *Chloroflexus aurantiacus* в

- газовом обмене термофильного цианобактериального сообщества // Там же. 1987. Т. 56, № 5. С. 865—871.
- Волков И. И. Геохимия серы в осадках океана. М.: Наука, 1984. 271 с.
- Герасименко Л. М., Заварзин Г. А. Микробные сообщества газогидротерм // Биология термофильных микроорганизмов. М.: Наука, 1986. С. 22—25.
- Герасименко Л. М., Карпов Г. А., Орлеанский В. К., Заварзин Г. А. Роль цианобактериального фильтра в трансформации газовых компонентов гидротерм на примере кальдеры Узон // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. С. 842—851.
- Герасименко Л. М., Некрасова В. К., Орлеанский В. К. и др. Первичная продукция галофильных цианобактериальных сообществ // Микробиология. 1989. Т. 58, № 3. С. 507—514.
- Голубев С. Н., Герасименко Л. М. Биоминерализация в культурах цианобактерий // Микробиология. 1989. Т. 58, В. 6. С. 963—968.
- Горленко В. М., Компанцева Е. И., Королков С. А. и др. Условия развития и видовой состав фототрофных бактерий в соленых мелководных водоемах Крыма // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1984. № 3. С. 362—375.
- Дубинин А. В., Герасименко Л. М., Гусев М. В. Физиологические характеристики культуры *Microcoleus chthonoplastes* из гипергалинного водоема // Микробиология. 1992. Т. 61, В. 1. С. 63—69.
- Ероцев-Шак В. А., Карпов Г. А., Киреев С. А., Бочко Р. А. Термальное озеро Фумарольное на Камчатке — бассейн современного рудонакопления // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1985. № 9. С. 86—99.
- Заварзин Г. А. Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука, 1984. 199 с.
- Заварзин Г. А., Карпов Г. А., Бонч-Осмоловская Е. А. и др. Кальдерные микроорганизмы. М.: Наука, 1989. 120 с.
- Иванов М. В., Лейн А. Ю. Биогеохимия диагенеза осадков океана. М.: Наука, 1976.
- Исаченко Б. Л. Микробиологические исследования над грязевыми озерами // Тр. Геол. ком. Н. С. 1927. Вып. 48. С. 26.
- Крылов И. Н. Строматолиты рифея и фанерозоя СССР. М.: Наука, 1975. 243 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 274).
- Крылов И. Н., Орлеанский В. К. Влияние синезеленых водорослей на осаждение карбоната кальция // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1986. № 5. С. 63—71.
- Крылов И. Н., Орлеанский В. К., Заварзин Г. А. Окремненные микроорганизмы в водорослево-бактериальных пленках термальных источников Камчатки // ДАН СССР. 1983. Т. 268. С. 1483—1485.
- Некрасова В. К., Герасименко Л. М., Романова А. К. Изучение осаждения кальция в присутствии цианобактерий // Микробиология. 1984. Т. 53. В. 5. С. 833—838.
- Первольф Ю. В. Гидрологические работы на Сакском озере // Саки — курорт. Симферополь. 1935. Вып. 1. С. 37.
- Перфильев Б. В. Биология лечебных грязей // Основы курортологии. М.: Медгиз, 1932. Т. 1. С. 210.
- Рудник В. А., Соботович Э. В. Ранняя история Земли. М.: Недра, 1984. 348 с.
- Светличный В. А., Светличная Т. А., Черных Н. А., Заварзин Г. А. *Anaerocellum thermophilum* gen. nov. sp. nov. — экстремально-термофильная целлюлозолитическая бактерия из горячих источников Долины Гейзеров // Микробиология. 1988. Т. 57. № 3. С. 435—441.
- Сонненфелд П. Рассолы и эвапориты. М.: Мир, 1988. 478 с.
- Федорова Т. А., Герасименко Л. М., Бочко Р. А., Заварзин Г. А. Микроминеральные выделения в термофильных цианобактериальных сообществах // Вулканология и сейсмология. 1988. № 6. С. 34—36.
- Aizenshat Z., Lipner L., Cohen Y. Biogeochemistry of carbon and sulfur cycle // Microbial mats: Stromatolites. N. Y.: Liss, 1984. P. 290.
- Bauld J. Microbial mats in marginal marine environments: (Shark Bay, Western Australia and Spencer Gulf, South Australia) // Ibid. P. 39—59.
- Brock T. D. Thermophilic microorganisms and life at high temperatures. N. Y.: Springer, 1978. 465 p.
- Castenholz R. W. Subsection 3 order oscillatoriiales // Bergey's bacteriology. 9th ed. N. Y.: Springer, 1989. Vol. 3. P. 1870.
- Doemel W. N., Brock T. D. Structure growth and decomposition of algal-bacterial mats in alkaline hot springs // Appl. Environ. Microbiol. 1977. Vol. 34. P. 433—442.

- Golubic S.* Organisms that build stromatolites // *Stromatolites*. Amsterdam: Elsevier, 1976. P. 127—139.
- Krumbein W., Buchholz H., Franke P.* et al. O₂ and H₂S Coexistence in stromatolites // *Naturwissenschaften*. 1979. Bd. 66. S. 381—389.
- Des Marais D.* Microbial mats and early evolution of life // *Tree*. 1990. Vol. 5, N 5. P. 140—143.
- Margulis L., Cuerrero R.* From planetary atmospheres to microbial communities: A stroll through space and time // *Changing the global environment*. Tokyo: Academic Press. Inc. 1989. P. 51—67.
- Microbial mats: stromatolites. N. Y.: Liss, 1984. 479 p.
- Microbial mats: stromatolites: Physiological ecology of benthic microbial communities. N. Y.: ASM, 1989.
- Schopf J. W.* Earth's earliest biosphere: Its origin and evolution. Princeton (N. J.): Princeton Univ. press, 1983. P. 543.
- Stromatolites*. Amsterdam: Elsevier, 1976. 275 p.
- Ward D. M., Beck E., Revsbech N. P.* et al. Decomposition of hot springs microbial mat // *Microbial mats: Stromatolites*. N. Y.: Liss, 1984. P. 91—121.
- Zhilina T. N.* Methanogenic bacteria from hypersaline environments // *Syst. Appl. Microbiol.* 1986. Vol. 7. P. 216

В. Н. Сергеев

ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА НА РАННИХ ЭТАПАХ ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

Остатки древнейших микроорганизмов МО обнаружены на Земле в породах архея (возраст 3,5 млрд лет) в группе Варравуна в Западной Австралии (Awramik et al., 1983). Существует и более древняя находка МО в формации Ишуа в Гренландии (возраст 3,8 млрд лет) (Pflug, 1978), но большинство специалистов по докембрийским микрофоссилиям (МФ) отрицает органическое происхождение описанных структур (Bridgewater et al., 1981). Однако соотношение изотопов углерода в формации Ишуа таково, что свидетельствует о его органическом происхождении в результате фотосинтеза (Schidlowski, 1988) и, следовательно, о существовании жизни уже в раннем архее. Таким образом, биосфера на Земле появилась на начальных этапах ее геологической истории и играла, по-видимому, ключевую роль в эволюции внешних оболочек планеты. Однако об архейских МО в основном можно судить по результатам их жизнедеятельности: соотношению изотопов легких элементов в породах, а также распространению строматолитовых построек. Структурно сохранившиеся остатки самих МО в архее крайне малочисленны и, кроме указанного выше местонахождения в группе Варравуна (которое рядом авторов также рассматривается как сомнительное), существует еще одно также в Западной Австралии — в формации Фортескью (возраст 2,8 млрд лет) (Schopf, Walter, 1983). Остатки МО, описанные в 60—70-е годы из архейских отложений, оказались в основном минеральными артефактами, за исключением МФ из группы Онвервахт и формации Фиг-Три Южной Африки, чье органическое происхождение остается под вопросом (Schopf, Walter,

1983). Таким образом, о распространении МО в архее можно судить по отдельным фрагментарным находкам. Правда, удивительное сходство многих архейских седиментационных структур со структурами, образованными современными цианобактериальными сообществами, позволяет делать заключение о широком развитии в архее синезеленых водорослей (Schopf, Walter, 1983; Margulis et al., 1986). Неясным остается и вопрос о том, была ли жизнь занесена на Землю или возникла непосредственно на нашей планете. Учитывая сложный характер дислокаций в архейских породах, в ряде случаев неоднозначно установленный возраст и плохую сохранность МФ, связанную обычно с сильной метаморфизованностью древнейших отложений, вряд ли палеонтологический метод даст ответ на этот вопрос. Изучение жизни на архейском этапе Дж. В. Шопф (Калифорнийский университет, Лос-Анджелес, США) достаточно удачно назвал «чудовишной головоломкой» (Schopf, 1983), хотя исследование древнейших отложений планеты, несомненно, крайне важно для реконструкции зарождения и развития биосферы.

Остатки МО становятся многочисленны и разнообразны, начиная лишь с уровня 2,0—2,3 млрд лет (примерно середина нижнего протерозоя). Их появление обусловлено, по-видимому, геологическими причинами и связано, скорее всего, с возникновением и пепеленизацией протоплатформенных областей — так называемых эписвекофенских кратонов (Семихатов, 1974). С одной стороны, возникли многочисленные мелководные области, которые создали благоприятные условия для массовой колонизации их МО (Hofmann, Schopf, 1983); с другой стороны, эти стабильные участки земной коры позволили сохраниться слабоизмененным породам, содержащим МФ.

В раннем протерозое обитали цианобактериальные сообщества, практически не отличающиеся от современных. По-видимому, они успешно существовали и раньше в архее, но появившиеся в середине раннего протерозоя более благоприятные условия позволили им распространиться крайне широко и сохраниться до наших дней в виде кремневых псевдоморфоз или как органостенные мумифицированные оболочки. Обнаруженные в нижнепротерозойских отложениях остатки цианобактерий отчетливо показывают существование в это время хроококковых и гормогониевых СЗВ, среди которых присутствуют представители основных порядков: Chroococcales, Entophysalidales, Oscillatoriales, Nostocales и, вероятно, Pleurocapsales. Не встречены, правда, представители порядка Stigonematales, но, возможно, отсутствие находок последних связано с особенностями фоссилизации, поскольку трихомы стигонемовых цианобактерий наиболее устойчивы и в ископаемое состояние чаще всего переходят в виде россыпи клеток (Герасименко, Крылов, 1983). Что касается более низких таксономических категорий нижнепротерозойских СЗВ, то многие формы имеют современных аналогов на родовом или даже на видовом уровне. Прежде всего это касается двух основных докембрийских матообразующих форм, таких, как

Eoentophysalis belcherensis Hofmann (Golubic, Hofmann, 1976) и *Eomycetopsis robusta* Schopf (Hofmann, 1976; Knoll, Golubic, 1979).

Кроме цианобактерий, в афебии обнаружены МО, имеющие неясную биологическую принадлежность. Некоторые из них, например звездчатый *Eoastrian*, практически, несомненно, являются ископаемым аналогом современной микоплазмы *Metallogenium*, осаждающий железо и марганец; другие, например зонтиковидная *Kakabekia*, напоминают некоторые ныне живущие МО (Siegel, Giunarro, 1965), но природа большинства из них неясна. В основном все эти МО присутствуют в микробиотах ганфлинского типа (см. ниже).

При отсутствии конкуренции цианобактериальные маты в докембрийских бассейнах занимали, по-видимому, все экологические ниши от мелководных участков до акваторий открытого моря (Awramik, 1971; Серебряков, 1975 и др.), и латеральная дифференциация сообществ МО, несомненно, проявляется уже в раннем протерозое. В нижнепротерозойских отложениях присутствуют два основных типа ассоциации окремненных МФ: белчерская и ганфлинская хроококковых и гормогониевых цианобактерий, среди которых наиболее характерным элементом являются энтофизалесовые СЗВ (Hofmann, 1976). В ганфлинской микробиоте, кроме морфологических простых нитчатых и коккоидных МФ, являющихся остатками гормогониевых и хроококковых цианобактерий, присутствуют морфологически сложные микроостатки звездчатой, гантелевидной, зонтиковидной и другой формы (Barghoorn, Tyler, 1965; Awramik, Barghoorn, 1977; Hofmann, Schopf, 1983), подробно рассмотренные выше. Различия микробиот белчерского и ганфлинского типа, имеющих практически один и тот же возраст, носят, несомненно, фациальный характер. Большинство авторов рассматривают белчерскую микробиоту как прибрежномелководную, а ганфлинскую — как ее более глубоководный аналог (Hofmann, 1976; Knoll et al., 1978; Hofmann, Schopf, 1983). Но, по-видимому, специфика микробиоты ганфлинского типа определяется скорее характерными условиями существования в раннем протерозое и связана с накоплением железорудных джеспелитовых толщ. Наличие в ней таких МФ, как упомянутый выше *Eoastrian*, имеющий сходство с современными марганец- и железозакисляющими микроорганизмами, является косвенным подтверждением такой связи. Кроме типового местонахождения в формации Ганфлинт озера Верхнего, микробиоты ганфлинского типа обнаружены в других железорудных толщах и связанных с ними отложениях верхнего афебии различных континентов. Они найдены в формации Бивабик (Cloud, Licari, 1968), Тайлер (Cloud, Morrison, 1979, 1980), Сокоман (Knoll, Simonson, 1981) и Оджик (Hofmann, Grotzinger, 1985) Северной Америки, формациях Дак-Крик (Knoll et al., 1988) и Фрир (Walter et al., 1976) Австралии и формации Туаншаньзи Китая (Zhang, 1984). Многие авторы связывают осаждение железа в протерозойских бассейнах, в результате чего стало возможно поступление кислорода в атмосферу, именно с жизнедеятельностью цианобактерий из ас-

социации ганфлинтского типа (Cloud, Licari, 1968; Cloud, 1972). В рифее и венде джеспелитовая толща практически полностью отсутствует, за исключением 1—2 местонахождений (Cloud, 1973), и, по-видимому, поэтому не обнаружено и ассоциаций ганфлинтского типа.

С другой стороны, ассоциации МФ, сходные с белчерской, кроме нижнего протерозоя, широко распространены и в более молодых отложениях. В верхнеафебийских-нижнерифейских толщах микробиоты белчерского типа встречены в формациях Мак-Лири и Касегалик (Hofmann, 1976), Рокнест (Hofmann, Grotzinger, 1985) Северной Америки, Балбирнии (Oehler, 1978) и Амелия (Muir, 1976) Австралии. В рифейских отложениях находки таких микробиот еще более многочисленны. Это, например, микробиоты группы Дизмал—Лейкс Канада (Horodyski, Donaldson, 1980), реветской подсвиты авзянской свиты Урала (Сергеев, 1988) формации Гаоюйчжунь Китая (Zhang, 1981), формации Нарссарсук Гренландии (Strother et al., 1983), миньярской свиты Урала (Nyberg, Schopf, 1984; Сергеев, Крылов, 1986) и др. Все эти ассоциации, как рифейские, так и дорифейские, существовали, по-видимому, в крайне мелководных условиях. На это указывает как ряд литологических индикаторов (плоскогалечные конгломерато-брекчии, трещины усыхания и глиптоморфозы по гипсу и галиту), так и наличие в микробиотах остатков энтофизалесовых цианобактерий, современные представители которых обитают в нижней части литорали закрытых бассейнов аридного пояса, таких, как залив Шарк в Австралии, лагуны Багамских островов и сабкхи по берегам Персидского залива (Golubic, 1976; Golubic, Hofmann, 1976; Knoll, Golubic, 1979 и др.). Учитывая выдержанность ассоциаций белчерского типа на огромных территориях, приходится допускать существование в это время бассейнов, принципиально отличающихся от современных. Э. Нолл (Гарвардский университет, США) (Knoll, 1985) предположил, что многие перечисленные выше ископаемые сообщества обитали в условиях, сходных с современными сабкхами. Позднее И. Н. Крылов (ГИН РАН) и Г. А. Заварзин, (ИМ РАН) (Крылов, Заварзин, 1988) при анализе микробиоты миньярской свиты верхнего рифея Урала высказали предположение, что МО обитали в условиях, сходных с условиями карбонатных болот, распространенных по побережью Флориды (Monty, Hardie, 1976), но значительно больших размеров. Сейчас подобные условия обитания называют более нейтральным термином «амфибиальный ландшафт» — огромных по площади неплененизированных участков поверхности Земли, залитых пресной или соленой водой. На неизбежность существования подобных амфибиальных ландшафтов (не используя этот термин) и неясной границе море—суша до появления наземной растительности ранее указывал выдающийся советский палеоботаник С. В. Мейн (1987). По-видимому, амфибиальный ландшафт в протерозое определял значительные участки суши, отодвигая выход МО из моря на материк, возможно даже в нижний протерозой.

Все микробиоты, жившие предположительно в условиях амфибиального ландшафта, представлены исключительно цианобактериальными прокариотными сообществами, которые практически не изменились в течении нижнего и верхнего протерозоя. Эукариотные организмы, сменившие в фанерозое прокариот в большинстве экологических ниш, обитали в иных фациальных обстановках. Для установления остатков эукариот в докембрии приходится полагаться на два критерия: во-первых, на размеры, поскольку максимальный диаметр клетки современных прокариот — 60 мкм (Hofmann, Schopf, 1983); во-вторых, на морфологические признаки: наличие шипов, выростов, сложно ветвящееся строение талломов и т. д. Древнейшие МФ, которые могут быть интерпретированы как остатки эукариотных организмов в связи с их большими размерами, присутствуют в нижнерифейских—верхнеафсбийских отложениях Австралии, Китая и Сибири. Это группа Ронер (Peat et al., 1977) и доломиты Бангл—Бангл Австралии (Hofmann, Schopf, 1983), формации Чаньжуикунь и Туаншаньзи (Hofmann, Jinbiao, 1981) Китая и усть-ильинская свита Анабарского поднятия (Вейс, 1985). Однако клетки мелких эукариот от прокариотных сейчас на основании морфологических особенностей практически неотличимы, что позволяет некоторым авторам предполагать существование эукариот даже в архее (Kazmierchak, Degens, 1988). С другой стороны, обнаруженные в перечисленных выше толщах крупные МФ могут быть остатками не эукариотных клеток, а пустыми оболочками вокруг колоний прокариот. Правда, найденные в группе Ронер Северной Австралии (возраст 1,4—1,7 млрд лет) стерины характерны для клеточных мембран эукариот и свидетельствуют скорее о эукариотном происхождении встреченных остатков (Walter, 1989). Некоторые авторы, кроме того, ставят под сомнение и столь древний возраст указанных выше толщ (Вейс, 1988).

Несомненные остатки эукариотных организмов присутствуют в верхне- и, по-видимому, среднерифейских отложениях, поэтому большинство авторов ограничивают появление эукариот интервалом 1,6—1,4 млрд лет (Schopf et al., 1983). Широкая экспансия эукариотных организмов начинается в позднем рифее, они отмечены во многих верхнерифейских отложениях: в лахандинской серии Учуро-Майского района (Тимофеев и др., 1976; Тимофеев, Герман, 1979; Герман, 1979 и др.), группы Чуар Гранд-Каньона в Северной Америке (Ford, Breed, 1973; Bloeser, 1985), формации Рюссо и Хуннберг Шпицбергена (Knoll, 1984; Knoll, Calder, 1983) и ряде других. В то же время эукариотные организмы, по-видимому, отсутствуют во многих перечисленных выше микробиотах позднерифейского возраста, обитавших в обстановках амфибиальных ландшафтов. Учитывая, что большинство эукариот позднего протерозоя — это в основном фитопланктонные организмы, и принимая во внимание особенности их распределения в разрезах, Э. Нолл, (Гарвардский университет, Бостон, США) (Knoll, 1984) сформулировал гипотезу, в соответствии с которой быстро эволюционирующие эука-

риотные организмы обитали в открыто-морских частях древних бассейнов. При переходе к прибрежно-мелководным и лагунным обстановкам происходило сокращение разнообразия фитопланктонных МО, упрощение их морфологии и уменьшение размеров, а также в конечном итоге полное вытеснение эукариот прокариотными консервативными цианобактериальными сообществами.

В схеме Э. Нолла остается ряд моментов, требующих дальнейшей доработки и уточнения. Во-первых, в ней совершенно не учитывается возможность влияния климатической зональности на разнообразие древних микробов, во-вторых, она касается в основном фитопланктонных организмов и практически не рассматривает бентосные и, в-третьих, типы бассейнов, в которых обитали древние МО, по-видимому, достаточно разнообразны и не укладываются в простую схему: открыто-морские и прибрежно-морские.

Климатическая зональность, несомненно, появляется у ныне живущих как макро-, так и микроорганизмов и должна была сказываться на комплексах ископаемых МФ. Однако в связи с современным уровнем палеогеографических реконструкций и отсутствием возможности надежного установления палеоширотности отложений, говорить о каком-либо изучении зависимости расселения древних МО от климата пока преждевременно.

Характер расселения и многообразие бентосных организмов в древних бассейнах, безусловно, определялись комплексом факторов. Теоретически наиболее разрывные бентосные сообщества должны существовать в пределах нижней сублиторали, где разнообразие возникает в связи с большим количеством эфемерных экологических ниш, колонизируемых разными сообществами МО. В современных мелководных бассейнах аридной зоны, таких, как залив Шарк в Австралии, лагуна Баха в Калифорнии, мелководные участки Багамских островов и т. д., цианобактериальные сообщества дифференцированы в пределах первых метров на литорали и сублиторали (Golubic, 1973, 1976; Monty, 1965, 1967 и др.). Подобная картина наблюдается, по-видимому, и в некоторых докембрийских разрезах, например в чичканской свите Южного Казахстана, имеющей верхнерифейский или вендский возраст. В чичканской свите отчетливо различается нижняя пачка сланцево-карбонатного состава и верхняя, сложенная строматолитовыми биогермами; отложения нижней пачки интерпретировались как отвечающей обстановке открытого шельфа с умеренными глубинами, а биогермной верхней пачке — как значительно более мелководные (Еганов, Советов, 1979). Наибольшее разнообразие остатков фитопланктонных организмов наблюдается в нижней пачке, а в верхней пачке многие формы не встречаются или имеют значительно меньшие размеры (Огурцова, Сергеев, 1987, 1989). Остатки бентосных МО достаточно многочисленны по всему разрезу, но наибольшее их разнообразие наблюдается в нижней части биогермной пачки, накапливающейся, как можно полагать, в условиях литорали и сублиторали. В самых верхних слоях био-

гермной пачки, отлагавшейся, по-видимому, в лагунных условиях, разнообразие бентосных МО также сильно уменьшается.

Кроме чисто топографических причин, на разнообразии бентосных МО в древних бассейнах, несомненно, влияние должно было оказывать поступление минеральных питательных веществ. В уже упомянутой выше чичканской микробиоте, являющейся одной из наиболее разнообразных докембрийских микробиот (Огурцова, Сергеев, 1989), последнее связывалось некоторыми исследователями с притоком термальных вод (Советов, Шенфильд, 1977). Однако строить какие-либо предположения в этом направлении пока, по-видимому, преждевременно, хотя в будущем выяснение зависимости между разнообразием МО и притоком минеральных веществ смогло бы стать очень существенным элементом в выяснении трофических связей в древних геобиоценозах.

Условия, в которых обитали ископаемые МО, охватывают, по-видимому, как открыто-морские и прибрежно-морские, так и прибрежно-континентальные бассейны: амфибиальные ландшафты, дельтовые и озерные обстановки. В ряде случаев наличие или отсутствие разнообразных фитопланктонных организмов объясняется и типом бассейна, в котором они обитали, а не только глубиной. Например, в разрезе Южного Урала как в кремнисто-карбонатных, так и в терригенных отложениях встречены МФ, которые представлены в основном остатками нитчатых и коккоидных бентосных МО (Янкаускас, 1982; Сергеев, Крылов, 1986; Сергеев, 1988; Крылов, Сергеев, 1986; Козлова, 1987; Вейс, 1988). В то же время в разрезе, скажем, Шпицбергена на различных уровнях присутствуют остатки разнообразных эукариотных фитопланктонных организмов, которые, по-видимому, дают надежду на создание на их основе достаточно дробной зональной шкалы верхнего докембрия (Knoll, 1984; Knoll, Calder, 1983; Knoll, Ohta, 1988; Butterfield et al., 1988 и др.). Почти полное отсутствие эукариотных фитопланктонных организмов в разрезе Южного Урала — сложно построенные акритархи *Trachyhuysrichosphaera* присутствуют лишь в Башкирском Приуралье (Янкаускас, 1982) — объясняется, возможно, замкнутым характером бассейна.

Таким образом, очевидно, что расселение эукариотных организмов в позднем протерозое определялось комплексом причин. По-видимому, можно согласиться с Э. Ноллом, что наиболее значительные изменения происходили среди МО, живших в открыто-морских частях нормально-соленых бассейнов морского или океанического типа. Однако, что непосредственно явилось «спусковым крючком» в эволюции организмов, было ли оно связано, как считает Э. Нолл, с широкой верхнепротерозойской трансгрессией или с чем-то иным — сказать трудно. При этом следует заметить, что не менее значительная среднерифейская трансгрессия (Семихатов, 1974) к существенным новообразованиям среди МО не привела, а это заставляет искать причины эволюционных изменений в комплексе факторов. Диверсификация эукариотных организмов, начав-

шаяся в верхнем рифее, продолжилась и в венде, однако судить об эволюционных преобразованиях в венде сложнее, поскольку в отложениях этой системы происходит сокращение общего числа местонахождений органостенных и особенно окремненных МФ. Некоторые авторы отмечают вымирания ряда эукариотных фитопланктонных МО вблизи границы рифея и венда (Vidal, Knoll, 1983), но прокариотные организмы проходят этот рубеж без существенных изменений. По-видимому, наиболее интересным событием среди МО в венде можно рассматривать адаптивную радиацию фитопланктонных организмов с шипами и выростами, местонахождения которых, к сожалению, крайне редки. Заслуживают внимания находки подобных органостенных МФ в формации Пертататака Австралии (Wenlong, 1989), окремненных акантоморфных акритарх в формации Доушаньто Китая (Awramik et al., 1986 и др.) и юдомской серии Сибири (Lo, 1980).

Наиболее значительные изменения среды МО происходят на границе кембрия и докембрия и выражены в экспансии эукариотных фитопланктонных организмов с шипами и выростами, появившимися в верхнем рифее и получившими дальнейшее развитие в венде. По существу на границе кембрия и докембрия происходит смена морфологически простого, преимущественно прокариотного планктона докембрия морфологически более сложным эукариотным фитопланктоном фанерозоя (Vidal, Knoll, 1983). Точный рубеж этой экспансии не совсем ясен, основное событие, несомненно, совпадает с талсинским горизонтом нижнего кембрия Восточно-Европейской платформы (Волкова, 1973; Волкова и др., 1979; Downie, 1982; Moszidowska, Vidal, 1986), но есть данные о более раннем ее проявлении в Сибири (Пятилетов, 1987). Оставляя в стороне стратиграфическую сторону этой проблемы, — это не входит в задачу статьи — следует заметить, что смена фитопланктона в древних бассейнах в нижнем кембрии представляет собой один из компонентов смены преимущественно прокариотной биосферы на биосферу фанерозойного типа, в которой доминировали эукариотные организмы, хотя при этом прокариоты и по сей день продолжают составлять значительную часть биомассы планеты.

Таким образом, в докембрийской среде обитания, особенно до появления метазоа, МО играли ключевую роль, они определяли характер как морских, так и наземных условий обитания и контролирования, очевидно, и состав атмосферы, и геохимию процессов. По-видимому, в определенной степени влияние МО сохраняется в глобальных процессах в наши дни, и изучение древних ценозов позволяет лучше понять и прогнозировать процесс в современной экологической обстановке. Основные особенности распространения микробных сообществ в протерозойских бассейнах и их изменения во времени можно вкратце свести к следующему:

1. Наиболее консервативными среди докембрийских МО являются цианобактериальные сообщества, которые преобладали на протя-

жении всей истории Земли в докембрии и приняли свой современный облик в позднем афебии, 2,0—2,3 млрд. лет назад.

2. Эти цианобактериальные сообщества пользовались повсеместным распространением, но при этом практически нацело монополизировали определенные палеогеографические обстановки — амфибиальные ландшафты.

3. Эволюционные изменения прослеживаются преимущественно среди эукариотных организмов, обитавших в открыто-морских частях нормально соленых докембрийских бассейнов. Они появляются в нижнем рифее или дорифее в интервале 1,9—1,4 млрд лет, возможно, и раньше, но становятся многочисленными и разнообразными лишь в позднем рифее около 1 млрд лет назад.

4. Смена преимущественно прокариотной биосферы на преимущественно эукариотную происходит в нижнем кембрии и в целом совпадает с границей фанерозоя и докембрия.

ЛИТЕРАТУРА

- Вейс А. Ф. Микрофоссилии из нижнерифейских отложений Сибири//Палинологические таксоны в биостратиграфии: Тез. докл. V Всесоюз. палинол. конф. М.: ГИН АН СССР, 1985. С. 44—45.
- Вейс А. Ф. Микрофоссилии рифея и венда Учуро-Майского и Туруханского районов Сибири//Изв. АН СССР. Сер. геол. 1988. № 5. С. 47—64.
- Волкова Н. А. Акритархи и корреляция венда и кембрия западной части Русской платформы//Сов. геология. 1973. № 4. С. 48—49.
- Волкова Н. А., Кирьянов В. В., Пискун Л. В. и др. Растительные микрофоссилии//Палеонтология верхнедокембрийских и кембрийских отложений Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1979. С. 4—38.
- Герасименко Л. М., Крылов И. Н. Посмертные изменения цианобактерий в водорослево-бактериальных пленках термальных источников Камчатки//ДАН СССР. 1983. Т. 272, № 1. С. 201—202.
- Герман Т. Н. Находки грибов в рифее//Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л.: Наука, 1979. С. 129—137.
- Еганов Э. А., Советов Ю. К. Каратау — модель региона фосфоритонакопления. Новосибирск: Наука, 1979. 192 с.
- Козлова Е. В. Микрофоссилии авзянской свиты среднего рифея Южного Урала//III Всесоюз. симпоз. по палеонтологии докембрия и раннего кембрия: Тез. докл. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1987. С. 46—47.
- Крылов И. Н., Заварзин Г. А. Условия образования карбонатных толщ в верхнем рифее Южного Урала//ДАН СССР. 1988. Т. 300, № 5. С. 1223—1225.
- Крылов И. Н., Сергеев В. Н. Рифейские микрофоссилии Южного Урала в районе г. Куся//Стратиграфия, литология и геохимия верхнего докембрия Южного Урала и Приуралья. Уфа: Башк. фил. АН СССР, 1986. С. 95—109.
- Мейен С. В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 403 с.
- Огурцова Р. Н., Сергеев В. Н. Микробиота чичканской свиты верхнего докембрия Малого Каратау (Южный Казахстан)//Палеонтол. журн. 1987. № 2. С. 107—116.
- Огурцова Р. Н., Сергеева В. Н. Мегасфероморфиды чичканской свиты верхнего докембрия Южного Казахстана//Там же. 1989. № 2. С. 130—133.
- Пятилетов В. Г. О возрасте третьего комплекса микрофоссилий Сибири//III Всесоюз. симпоз. по палеонтологии докембрия и раннего кембрия: Тез. докл. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1987. С. 77—78.
- Семихатов М. А. Стратиграфия и геохронология протерозоя. М.: Наука, 1974. 302 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 256).
- Сергеев В. Н. Окремненные микрофоссилии в стратотипе среднего рифея на Южном Урале//ДАН СССР. 1988. Т. 303, № 3. С. 708—710.

- Сергеев В. Н., Крылов И. Н.* Микрофоссилии миньярской свиты Урала//Палеонтол. журн. 1986. № 1. С. 84—95.
- Серебряков С. Н.* Особенности формирования и размещения рифейских строматолитов Сибири. М.: Наука, 1975. 176 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 200).
- Советов Ю. К., Шенфильд В. Ю.* Новая докембрийская микробиота (Южный Казахстан)//ДАН СССР. 1977. Т. 232, № 5. С. 1193—1198.
- Тимофеев Б. В., Герман Т. Н.* Докембрийская микробиота лахандинской свиты//Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л.: Наука, 1979. С. 137—147.
- Тимофеев Б. В., Герман Т. Н., Михайлова Н. С.* Микрофоссилии докембрия, кембрия и ордовика. Л.: Наука, 1976. 106 с.
- Янкаускас Т. В.* Микрофоссилии рифея Южного Урала. М.: Наука, 1982. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 368).
- Awramik S. M.* Precambrian stromatolite diversity: Reflection of metazoan appearance//Science. 1971. Vol. 174. P. 825—827.
- Awramik S. M., Barghoorn E. S.* The Gunflint microbiota//Precambrian Res. 1977. Vol. 5, N 2. P. 121—142.
- Awramik S. M., McMenamin, Chongyu Y. et al.* Prokaryotic and eukaryotic microfossils from a Proterozoic-Phanerozoic transition in China//Nature. 1986. Vol. 315, N 6021. P. 655—658.
- Awramik S. M., Schopf J., Walter M. R.* Filamentous fossil bacteria from the Archean of Western Australia//Precambrian Res. 1983. Vol. 20. P. 357—374.
- Barghoorn E. S., Tyler S. A.* Microorganisms from the Gunflint chert//Science. 1965. Vol. 14, N 3658. P. 563—577.
- Bloeser B.* Melanocytrileum, a new genus of structurally complex Late Proterozoic microfossils from the Kwagunt formation (Chuar Group), Grand Canyon, Arizona//J. Paleontol. 1985. Vol. 59. P. 714—765.
- Brigwater D., Allart J. H., Schopf J. et al.* Microfossil-like objects from the Archean of Greenland: A cautionary note//Nature. 1981. Vol. 289, N. 5743. P. 51—53.
- Butterfield N. J., Knoll A. H., Swett K.* Exceptional preservation of fossils in an Upper Proterozoic shale//Ibid. 1988. Vol. 334, N 6181. P. 424—427.
- Cloud P. E.* A working model of the primitive Earth//Amer. J. Sci. 1972. Vol. 272. P. 537—548.
- Cloud P. E.* Paleocological significance of the banded iron formations//Econ. Geol. 1973. Vol. 68. P. 1135—1143.
- Cloud P. E., Licari C. R.* Microbiotas of the banded iron formations//Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1968. Vol. 61, N 3. P. 779—786.
- Cloud P. E., Morrison K.* On microbial contaminants, micropseudofossils and the oldest records of life//Precambrian Res. 1979. Vol. 9. P. 81—91.
- Cloud P. E., Morrison K.* New microbial fossils from 2 Gyr old rocks in Northern Michigan//Geomicrobiol. J. 1980. Vol. 2. P. 161—178.
- Downie C.* Lower Cambrian acritarchs from Scotland, Norway, Greenland and Canada//Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Earth Sci. 1982. Vol. 72. P. 257—285.
- Ford I. D., Breed W. J.* The problematical Precambrian fossil Chuaria//Palaeontology. 1973. Vol. 16, pt 3. P. 535—550.
- Golubic S.* The relationship between blue-green algae and carbonate deposits//The biology of blue-green algae. Oxford: Blackwell, 1973. P. 434—472.
- Golubic S.* Taxonomy of extant stromatolite-building cyanophytes//Stromatolites. Amsterdam: Elsevier, 1976. P. 127—140.
- Golubic S., Hofmann H. J.* Comparison of Holocene and mid-Precambrian Entophysalidaceae (cyanophyta) in stromatolitic algal mats: Cell division and degradation//J. Paleontol. 1976. Vol. 50, N 6. P. 1074—1082.
- Hofmann H. J.* Precambrian microflora, Belcher Islands, Canada: Significance and systematics//Ibid. P. 1040—1073.
- Hofmann H. J., Grotzinger J. P.* Shelf-facies microbiotas from the Odjick and Rocknest formations (Epworth Group; 1.89 Ga), north-western Canada//Canad. J. Earth Sci. 1985. Vol. 22, N 12. P. 1781—1792.
- Hofmann H. J., Jinbiao C.* Carbonaceous megafossils from the Precambrian (1800 Ma) near Jixian, northern China//Ibid. 1981. Vol. 18, N 3. P. 443—447.
- Hofmann H. J., Schopf J. W.* Early Proterozoic microfossils//Earth's earliest biosphere: Its origin and evolution. Princeton (N. J.): Princeton Univ. press, 1983. P. 321—360.

- Horodyski R. J., Donaldson J. A.* Microfossils from the middle Proterozoic Dismal lakes group, Arctic Canada//*Precambrian Res.* 1980. Vol. 7, N 2. P. 125—159.
- Knoll A. H.* Microbiotas of the Late Precambrian Hunnberg formation, Nordaustlandet, Svalbard//*J. Paleontol.* 1984. Vol. 58, N 1. P. 131—162.
- Knoll A. H.* A paleobiological perspective on sabkhas//*Hypersaline ecosystems. B. etc.:* Springer, 1985. P. 407—425. (*Ecol. Stud.*; Vol. 53).
- Knoll A. H., Barghoorn E. S., Awramik S. M.* New microorganisms from the Aphebian Gunflint iron formation, Ontario//*J. Paleontol.* 1978. Vol. 52, N 5. P. 979—992.
- Knoll A. H., Calder S.* Microbiotas of the Late Precambrian Ryssö formation, Nordaustlandet, Svalbard//*Palaeontology.* 1983. Vol. 26, pt 3. P. 467—496.
- Knoll A. H., Golubic S.* Anatomy and taphonomy of a Precambrian algal stromatolite//*Precambrian Res.* 1979. Vol. 10. P. 115—151.
- Knoll A. H., Ohta Y.* Microfossils in metasediments from Prins Karls Forland, Western Svalbard//*Polar Res.* 1988. Vol. 6. P. 59—67.
- Knoll A. H., Simonson B.* Early Proterozoic microfossils and penecontemporaneous quartz cementation in the Sokoman iron formation, Canada//*Science.* 1981. Vol. 211. P. 478—480.
- Knoll A. H., Strother P. K., Rossi S.* Distribution and diagenesis of microfossils from the Lower Proterozoic Duck Creek dolomite, Western Australia//*Precambrian Res.* 1988. Vol. 38. P. 257—279.
- Lo Su-chu C.* Microbial fossils from the Lower Yudima suite, earliest Phanerozoic, Eastern Siberia//*Ibid.* 1980. Vol. 13, N 2. P. 109—166.
- Margulis L., Baluja L. L., Awramik S. M., Sagan D.* Community living long before man//*Sci. Total Environ.* 1986. Vol. 56. P. 379—397.
- Moszydlowska M., Vidal G.* Lower Cambrian acritarch zonation in southern Scandinavia and south-eastern Poland//*Geol. fören. Stockholm förhandl.* 1986. Vol. 108, pt 3. P. 201—223.
- Monty C. L. V.* Recent algal stromatolites in the Windward lagoon, Andros Island Bahamas//*Ann. Soc. Geol. Belg.* 1965. T. 88, N 5/6. P. 269—276.
- Monty C. L. V.* Distribution and structure of recent stromatolitic algal mats, Eastern Andros Island, Bahamas//*Ibid.* 1967. T. 90, N 1/3. P. 55—100.
- Monty C. L. V., Hardie L. A.* The geological significance of the freshwater blue-green algal calcareous marsh//*Stromatolites.* Amsterdam: Elsevier, 1976. P. 447—477.
- Muir M. D.* Proterozoic microfossils from the Amelia Dolomite, McArthur Basin, Northern Territory//*Alcheringa.* 1976. Vol. 1. P. 143—158.
- Nyberg A. V., Schopf J.* Microfossils in stromatolitic cherts from the Upper Proterozoic Min'yar Formation, Southern Ural Mountains, USSR//*J. Paleontol.* 1989. Vol. 58, N 3. P. 738—772.
- Oehler D. Z.* Microflora of the middle Proterozoic Balbirini Dolomite (McArthur Group) of Australia//*Alcheringa.* 1978. Vol. 32. P. 269—309.
- Peat C. J., Muir M. D., Plumb K. A.* et al. Proterozoic microfossils from the Roper Group, Northern Territory, Australia//*BMR J. Austral. Geol. and Geophys.* 1978. Vol. 3. P. 1—17.
- Pflug H. D.* Yeast-like microfossils detected in oldest sediments of the Earth//*Naturwissenschaften.* 1978. Bd. 65, N 12. S. 611—615.
- Schidlowski M.* A 3800-million-year isotopic record of life from carbon in sedimentary rocks//*Nature.* 1988. Vol. 333, N 6171. P. 313—318.
- Schopf J. W., Hayes J. M., Walter M. R.* Evolution of Earth's earliest ecosystems: Recent progress and unsolved problems//*Earth's earliest biosphere: Its origin and evolution.* Princeton (N. J.): Princeton Univ. press, 1983. P. 361—385.
- Schopf J. W., Walter M. R.* Archean microfossils: New evidence of ancient microbes//*Ibid.* P. 214—239.
- Siegel S. M., Giumarro C.* On the culture of a microorganism similar to the Precambrian microfossil kakabekia umbellata Barghoorn in NiI_3 -rich atmospheres//*Proc. Nat. Acad. Sci. US.* 1966. Vol. 55, N 2. P. 349—353.
- Strother P. K., Knoll A. H., Barghoorn E. S.* Microorganisms from the Late Precambrian Narssarsuk formation, north-eastern Greenland//*Palaeontology.* 1983. Vol. 26, pt 1. P. 1—32.
- Vidal G., Knoll A. H.* Proterozoic plankton//*Geol. Soc. Amer. Mem.* 1983. N. 161. P. 265—277.

- Walter M. R. Proterozoic petroleum in Australia//XXVIII Intern. geol. Congr.: Abstracts. Wash. (D. C.): 1989. Vol. 3. P. 318.
- Walter M. R., Goode A. D. T., Hall W. D. M. Microfossils from a newly discovered Precambrian stromatolitic iron formation in eastern Australia//Nature. 1976. Vol. 261, N 5557. P. 221—223.
- Zhang Y. Proterozoic stromatolite microfloras of the Gaoyuzhuang formation (Early Sinian: Riphean), Hebei, China//J. Paleontol. 1981. Vol. 55, N 3. P. 485—506.
- Zhang Y. A Gunflint-type of microfossil assemblage from Early Proterozoic stromatolitic cherts in China//Nature. 1984. Vol. 309, N 5968. P. 547—549.

А. Ф. Вейс

ОРГАНОСТЕННЫЕ МИКРОФОССИЛИИ ДОКЕМБРИЯ — ВАЖНЕЙШИЙ КОМПОНЕНТ ДРЕВНЕЙ БИОТЫ

Докембрийские органостенные микрофоссилии (ОМ) — представляют собой большую группу крайне гетерогенных по своим биологическим связям ископаемых микроорганизмов. В количественном отношении среди них резко преобладают ($3/4$ всех известных ОМ) остатки двух основных морфологических типов — сфероморфных (коккоидных) и нитчатых. Помимо этих двух типов, варьирующих по размерам и второстепенным особенностям строения в широких пределах, в отложениях различного возраста известны полигональные, овально-эллипсоидальные, кольцевидные, клубковидные, сферические, спиральные, членистые, конические, цепочечные, кустиковидные и некоторые другие разновидности ОМ. Среди них с разной степенью достоверности идентифицированы представители главных подразделений живого мира — прокариот и эукариот: бактерии, низшие грибы, одно- и многоклеточные водоросли и, возможно, животные. В своей совокупности они соответствуют всем необходимым компонентам замкнутой трофической цепи, что свидетельствует о высоком уровне стабильности и эволюционной продвинутости верхнепротерозойских биоценозов. Единственным общим признаком, объединяющим все эти резко разнородные микроископаемые, является наличие в составе их защитных и опорных структур (клеточных стенок, чехлов, оболочек) различных высокостойких углеводородных соединений — полисахаридных, гликопептидных и других комплексов, что и позволило им фоссилизироваться в определенных специфических условиях.

Первые работы по ОМ появились в начале 50-х годов. Поначалу они были ориентированы почти исключительно на изучение сфероморфных микроостатков, которые интерпретировались как споры древнейших наземных и полуназемных растительных организмов (Наумова, 1951; Тимофеев, 1952).

Эти исследования имели ярко выраженную стратиграфическую направленность и рассматривались как расширение сферы приложения особенно популярного в те годы споро-пыльцевого метода датирования осадочных толщ. В последующие 40 лет размах ис-

ледований, связанных с изучением докембрийских ОМ, резко возрос. Благодаря существенному расширению стратиграфического диапазона этих исследований и активному поиску ОМ во всех главных областях развития древних осадочных образований был получен богатейший палеонтологический материал, который включает ныне многие сотни родов и видов микрокаменелостей. Однако, несмотря на такое многократное увеличение сведений о морфологическом разнообразии изучаемых остатков и кардинальный пересмотр представлений об их биологических связях, до настоящего времени сохранилась узкая направленность исследований, связанных с ОМ, которая имеет ясно выраженный стратиграфический акцент. Как следствие этого среди многих сотен публикаций по ОМ резко доминируют работы, включающие узко списательные характеристики различных местонахождений и биот, и их стратиграфический анализ. Только незначительная часть таких работ содержит разделы, посвященные биологической интерпретации полученных данных (Герман, 1990), и лишь в единичных публикациях анализируются предполагаемые биологические связи ОМ, экологические, фациальные и тафономические аспекты изучения их местонахождений и общие тенденции развития древнего микромира (Lindgren, 1982; Pflug, Reitz, 1986; Vidal, Knoll, 1982).

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И КЛАССИФИКАЦИЯ ДОКЕМБРИЙСКИХ ОМ

Все имеющиеся ныне классификации ОМ опираются на их морфологические особенности. При этом можно обозначить два главных подхода к выделению надродовых систематических категорий у рассматриваемых объектов: 1) все ОМ трактуются как объекты неопределенного систематического положения и разделяются на то или иное число (от двух до пяти и более) морфологических групп — например, *Acritarcha* и *Cryptarcha* (Diver, Peat, 1979), одиночные и колониальные коккоидные формы, нитчатые чехлы, трихомы, сложно построенные образования (Вейс, Семихатов, 1989; Янкаускас, 1982; и др.); одноклеточные и колониальные коккоидные микрофоссилии, нитевидные микроостатки, формы лентовидного, пластинчатого, трубчатого плана строения (Герман, 1990; 2) часть ОМ, как и в предыдущем варианте, классифицируется как остатки с неопределенными систематическими связями (главным образом акритархи и отчасти колониальные коккоидные формы), тогда как ОМ, обнаруживающие большое морфологическое сходство с современными микроорганизмами (чаще всего нитчатые и коккоидные формы), включают в те же таксоны, что и их ныне живущие «двойники», на уровне порядков и семейств (Герман, 1979, 1981; Пятилетов, 1979; и др.).

Такой подход неоднократно критиковался как недостаточно обоснованный (Diver, Peat, 1979; и др.), тем не менее сейчас он широко распространен в практике микрофитологических исследований и рассматривается как одно из главных направлений их биологизации.

Его естественным продолжением являются попытки выделения видов микрофоссилий на основе элементов популяционного анализа (Сергеев, 1989; Knoll, 1984; и др.). Очевидно, что стремление вложить определенный биологический смысл в таксоны микрофоссилий всех рангов весьма способствует упорядочиванию их классификаций (в том числе и на видовом уровне) и обуславливает повышение объективности оценки значимости и природы наблюдаемых у них морфологических признаков. Однако эти построения обладают и серьезными недостатками, в частности при выделении видов микрофоссилий необходимо учитывать, что в общем случае (даже на неонтологическом материале) не существует методических приемов, позволяющих отличать изменчивость одного вида от суммарной картины изменчивости смеси видов (Старобогатов, 1985).

Акритархи. Названные микроостатки представляют собой один из важнейших компонентов биот ОМ, в большинстве из которых они существенно доминируют в количественном отношении. К акритархам принадлежат одиночные сфероморфные или иной формы оболочки и их ценобиальные агрегаты. Размеры докембрийских акритарх варьируют от первых микрон до 1 мм (реже 3—5 мм). Среди них на всех стратиграфических уровнях докембрия резко доминируют наиболее просто устроенные сферические гладкостенные *Leiosphaeridia* и/или *Chuaria*, с которыми ассоциируют более редкие формы с внутренними телами *Nucellosphaeridium*, *Pterospermopsimorpha*, *Konderia*, оболочки с периферической каймой-складкой *Simia* и с одиночным (*Germinosphaera*) или многочисленными (*Trachyhystrichosphaera*) выростами. Большинство перечисленных форм, за исключением наиболее мелких лейосферидий, традиционно рассматриваются как остатки фитопланктонных эукариотных организмов — подобных цистам (фикоматам) современных прازیнофитовых хлорофит (*Lindgren*, 1982), обитавших в открытых морских бассейнах с нормальной соленостью. Однако с этими взглядами не согласуются открытые в последнее время сочетания сфероморфных оболочек с прикрепленными к субстрату лентовидными слоевищами типа *Vanavarataenia*, обнаруженные в отложениях венца Сибири (Пятилетов, 1985) и Украины (Кириянов, 1986). Эти находки заставляют допустить, что на определенной стадии жизненного цикла по крайней мере часть «акритарх» входила в состав бентосных группировок.

Колониальные коккоидные микрофоссилии. Рассматриваемые образования представлены в докембрийских микробиотах ОМ тремя четкими морфологическими обособленными группировками. К первой из них принадлежат наиболее простые по строению бесформенные агрегаты (колонии или фрагменты колоний), а также сферические и гроздевидные колонии, которые включают от двух-трех до нескольких десятков клеток (иногда с внутренними телами). Диаметр клеток в пределах одного агрегата (колонии) остается, как правило, постоянным и составляет от 4—5 мкм до 30—45 мкм. Общий колониальный чехол у этих форм чаще всего отсутствует.

Среди названных микроостатков наиболее известны роды *Sphaerophycus*, *Palaeoanacisticis*, *Eomicrocystis*, *Mucosocoides*, *Coniunctiophycus*, которые, вероятно, соответствуют довольно глубоким стадиям разложения (стадия *capsulata*) различных хроококковых цианобактерий (Hofmann, 1976; Knoll, Golubic, 1979 и др.). В докембрийских биотах такие формы являлись, вероятно, планктонным элементом.

Другую морфологическую группировку образуют крупные скопления коккоидных клеток (чаще всего они сохраняются в виде бесформенных пластин и тяжей). Диаметр клеток в таких скоплениях варьирует от 8—10 до 20 мкм, реже до 30—35 мкм и сохраняет свое значение в пределах одного скопления. Подобные образования отнесены к роду *Ostiana* (Тимофеев, Герман, Михайлова, 1976) и рассматриваются как аналог современных хроококковых цианобактерий *Microcystis*, которые известны как преимущественно планктонные организмы. Остатки докембрийских микроцистисподобных форм широко известны и в биотах из кремней разного возраста (рода *Nanosoccus*, *Eomicrocystis*, *Palaeomicrocystis* и др.), хотя там они никогда не образуют протяженных слоевищ подобных *Ostiana*. Другая возможная интерпретация *Ostiana* связывает их с широко распространенным докембрийским родом бентосных матообразующих *Eoentophysalis* Hofm. Если последующие исследования подтвердят это предположение, то, видимо, придется пересмотреть представления об узкоспецифическом ареале обитания эоэнтофизалисов в докембрийских полуизолированных пересоленных морских бассейнах.

К третьей группировке органостенных докембрийских коккоидных микрофоссилий принадлежат характерные цепочечные агрегаты клеток и ассоциирующие с ними плотные сферические агрегаты таких же клеток. Подобная совокупность цепочечных и шаровидных форм была описана под названием *Sphaerogongregus* в верхнем докембрии Канады (Moogman, 1974) и рассматривается как различные стадии (бентосная и планктонная) жизненного цикла одного и того же вида ископаемых эндоспорирующих *Pleugosarpsa*. При этом крупные одиночные клетки в цепочечных агрегатах (занимающие чаще всего терминальное положение), по-видимому, соответствуют эндоспорангиям, образование которых стимулировалось резким ухудшением условий обитания.

Помимо названных форм, в биотах ОМ присутствуют крупные (более 500 мкм) оболочки с многочисленными темными округлыми включениями *Aimia*, которые рассматриваются в качестве репродуктивных структур ископаемых грибов (Герман, 1990).

Нитчатые микрофоссилии. В большинстве биот докембрийских ОМ рассматриваемые микроостатки представлены двумя главными разновидностями — трихомами и более многочисленными трубчатыми несептированными образованиями — чехлами. Не вызывает сомнения, что те и другие образования представляют собой лишь

различные структурные элементы единых ископаемых микроорганизмов (в большинстве случаев — гормогониевых цианобактерий).

Трихомы. Наиболее обычным компонентом набора септированных нитчатых форм в докембрийских биотах ОМ являются крайне простые по строению осциллятория и лингбияподобные формы — *Oscillatoria*, *Filiconstrictus*, *Palaelyngbya*. Их максимальная ширина, как правило, не превышает 25—30 мкм. Гораздо реже встречаются остатки более сложного строения — четковидные *Arctacellularia*, членистые *Cephalonux*, трихомы с увеличенными клетками, напоминающими гетероцисты, эндоспоры и др. В биотах органостенных форм трихомы чаще всего выступают в качестве планктонных элементов.

Чехлы. Среди докембрийских органостенных трубчатых несептированных микрофоссилий по главным особенностям их строения, размерам и степени достоверности их биологических интерпретаций можно обособить три морфологические группировки. 1). Одиночные полые трубчатые гладкостенные образования, которые, вероятно, являлись чехлами ископаемых цианобактерий типа *Lyngbya* и *Phormidium* (Knoll, 1982; Knoll, Golubic, 1979). К ним принадлежат *Archaeotrichion*, *Eomycetopsis*, *Leiotrichoides*, *Siphonophycus*, *Taenitrichoides* и др. Ширина гладкостенных чехлов варьирует от 1 до 60 мкм и более. 2). Формы, состоящие из пучков близко расположенных параллельных нитчатых остатков шириной 1—2 и 4—5 мкм — в биотах ОМ они представлены двумя родами: *Eomicrocoleus* и *Polytrichoides*. Подобные образования также рассматривают как остатки чехлов и/или разложенных трихомов гормогониевых цианобактерий типа *Microcoleus*, *Schizothrix* (Герман, 1974; Nogodyski, 1980). 3. Крупные (до 50—60 мкм шириной) трубчатые остатки с четко выраженной поперечной ребристостью. Одни из них имеют тонкие заостренные ребра, приподнятые над поверхностью остатка — *Rugosoopsis*, а другие — плотные четкие ребра, образованные совокупностью мельчайших гранул (являющихся, вероятно, результатом бактериальной деградации вещества этих форм) — *Rectia*. Первые из названных микроостатков рассматриваются как возможные представители организмов животного происхождения (Герман, 1979), биологическая принадлежность вторых пока неясна.

Преобладающая часть докембрийских нитчатых микроостатков входила в состав бентосных группировок, а некоторые из названных форм (*Eomycetopsis*) известны как активные матообразователи (Knoll, Golubic, 1979 и др.) или симбионты (*Palaelyngbya*, *Oscillatoria*) в матовых сообществах. Однако в биотах ОМ нитчатые микроостатки в отличие от рассмотренных ранее колониальных коккоидных форм, по-видимому, не образовывали значительных бентосных ценозов.

Рассматриваемую морфологическую группировку дополняют эллипсоидные *Navifusa*, *Leiovalia*, *Brevitrichoides*. Подобные формы обнаруживают большое сходство с широко распространенными в

докембрии окремненными *Eosynechococcus*, которых рассматривают как морфологический аналог современных хроококковых цианобактерий *Synechococcus* либо их ностоковых и стиганемовых представителей (Hofmann, 1976 и др.).

Микрофоссилии сложной формы. К рассматриваемой группе относятся крупные в разной степени расчлененные талломы ископаемых водорослей неясной систематической принадлежности и грибоподобные образования. Наиболее характерные представители первых — кустиковидные талломы *Ulophyton*, трехлопастные *Majaphyton* и пластинчатые *Aimophyton* (размеры до 1000 км). Вторые — различные образования: неправильной формы оболочки с длинными выростами *Caudosphaera*, возможными ископаемыми аналогами структур, возникающих при вегетативном прорастании спор современных муконовых грибов, сетчатыми структурами, напоминающими разросшийся мицелий сахаромицетов — *Eosaccharomycetes* и др. (Герман, 1979, 1990). Все микрофоссилии сложной формы являлись, вероятно, бентосными организмами.

Таким образом, микробиоты докембрийских ОМ включают очень широкую выборку ископаемых микроорганизмов, в которую входят (примерно в равных соотношениях) представители всех их главных докембрийских морфологических и экологических группировок. Среди остатков предположительно эукариотных организмов могут быть названы планктонные (крупные акритархи и их ценобильные агрегаты) и бентосные (талломы метафитных водорослей, трубчатые ребристые покровные структуры, возможно, животного происхождения) формы, грибоподобные сочетания оболочек и связанные с ними репродуктивные образования. ОМ, которые интерпретируются как прокариотные микроорганизмы, обнаруживают близость к различным коккоидным и нитчатым цианобактериям и также включают планктонных и бентосных представителей. К первым можно отнести многочисленные небольшие по размерам фрагменты колоний и их скопления, состоящие из коккоидных клеток, и широко распространенные остатки разобщенных трихомов и чехлов, а ко вторым — протяженные многослойные слоевища, состоящие из многих сотен клеток.

ФАЦИАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ БИОТ ОМ

Вопросы, относящиеся к данному аспекту изучения докембрийских ОМ, пока еще далеки от своего окончательного решения. Не вызывает сомнений лишь то обстоятельство, что наблюдаемое латеральное распределение ОМ в пределах определенных стратиграфических уровней не отмечает первичной картине размещения ценозов микроорганизмов, а представляет собой интегральный результат воздействия сложного комплекса биотических и абиотических факторов, видоизменивших эту картину. Получению объективных выводов препятствует и принятая в микрофитологическом анализе методика изучения ОМ, при которой микроостатки разобщаются и

освобождаются от вмещающей породы, что приводит к утрате практически всей информации об их исходных пространственных соотношениях. Эти причины и обусловили ту ситуацию; при которой детальные интерпретации наиболее существенных особенностей размещения сообществ докембрийских микроорганизмов были получены в ходе изучения их минерализованных представителей. Полученные факты основываются на многочисленных наблюдениях (проводившихся в том числе, и над современными организмами — морфологическими и экологическими «двойниками» докембрийских) изменения систематического состава и структуры микросообществ в пределах относительно изохронных уровней разнофациальных составляющих ряда известных биот афебия и рифея (Hofmann, 1976; Knoll, 1982; Knoll, Golubic, 1979; Knoll, Calder, 1983; Strother, Knoll, Barghoorn, 1983 и др.). Этими исследованиями было показано наличие тесной зависимости систематического состава конкретных микробиот от ряда факторов внешней среды (гидродинамики, светового потока, солености, концентрации некоторых веществ). Совокупность этих факторов определялась приуроченностью микробиоты к той или иной экологической зоне палеобассейна. Выявлено, что наиболее бедные и специфические сообщества докембрийских микроорганизмов (включающие главным образом их бентосных представителей) свойственны отложениям лагун, плайевых озер и других изолированных и полуизолированных мелководных бассейнов.

Напротив, в отложениях открытого шельфа встречены более многочисленные в количественном и разнообразные в систематическом отношении сообщества, включающие остатки как планктонных, так и бентосных организмов. Особенно важным в цепи рассматриваемых построений является то обстоятельство, что латеральные ряды разновозрастных ископаемых сообществ, обитавших в различных фациально-экологических зонах шельфа (от супралиторали до сублиторали), характеризуются постепенным возрастанием систематического разнообразия микроорганизмов и некоторым увеличением их предельных размеров. Такое увеличение предельных размеров коккоидных и нитчатых форм в зоне открытого шельфа не имеет пока удовлетворительного объяснения (некоторые исследователи (Vidal, 1976, 1981) связывают его с влиянием соединений азота и фосфора, имеющих здесь более высокую концентрацию).

Детальные наблюдения над особенностями распределения различных морфотипов ОМ в особенно богатых их биотах, происходящих из разновозрастных толщ рифея в его сибирском гипостратотипе (Вейс, Семихатов, 1989; Вейс, Воробьева, 1993), выявили более сложную картину поведения ископаемых сообществ микроостатков в отложениях открытых морских бассейнов. 1. Было обнаружено присутствие в биотах ОМ большого количества (в некоторых случаях до половины их состава) коккоидных и нитчатых микроостатков, неотличимых от доминирующих в изолированных и полуизолированных пересоленных бассейнах (в том числе и типично бентосных форм) — *Eomycetopsis*, *Oscillatoriopsis*, *Eomicrocoleus*,



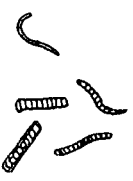



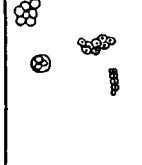



Эратема	Фигема		Акритархи	Колониальные коккоидные микрофоссилии	Трихомы	Чехлы	Микрофоссилии сложной формы
	Венд	Юдомский					
И	верхний	Лахандин.-Уйский					
		Керпильский					
	нижний-средний	Учурско-Алмачанский					
Р							

Рис. 1. Основные особенности строения микрофоссилий в верхнем докембрии Учуро-Майского района (Восточная Сибирь)

Palaeopleurocapsa, *Eoentophysalis*. 2. Анализ распределения ассоциаций ОМ в сложно построенных полифациальных комплексах осадков (например, керпильской серии Учуро-Майского региона) показал, что наиболее богатые ассоциации приурочены к отложениям умеренно динамичных обстановок мелководного морского бассейна, формировавшихся на относительно удалении от береговой линии. Породы, накапливавшиеся в более мелководных и высокодинамичных зонах сублиторали как и, напротив, в ее более глубоководных и стабильных зонах заключают обедненные, хотя и различающиеся между собой наборы форм. В своей совокупности эти данные свидетельствуют о наличии на сублиторали докембрийских морских бассейнов относительно узкой зоны, наиболее благоприятной для существования (и/или захоронения) высоко продуктивных микробиоценозов, включающих в свой состав примерно в равных соотношениях планктонные и бентосные группировки.

**АССОЦИАЦИИ ОМ ВО ВРЕМЕНИ.
ИНТЕРПРЕТАЦИЯ НАБЛЮДАЕМЫХ ИЗМЕНЕНИЙ АССОЦИАЦИЙ ОМ
И ИХ ВОЗМОЖНОЕ БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

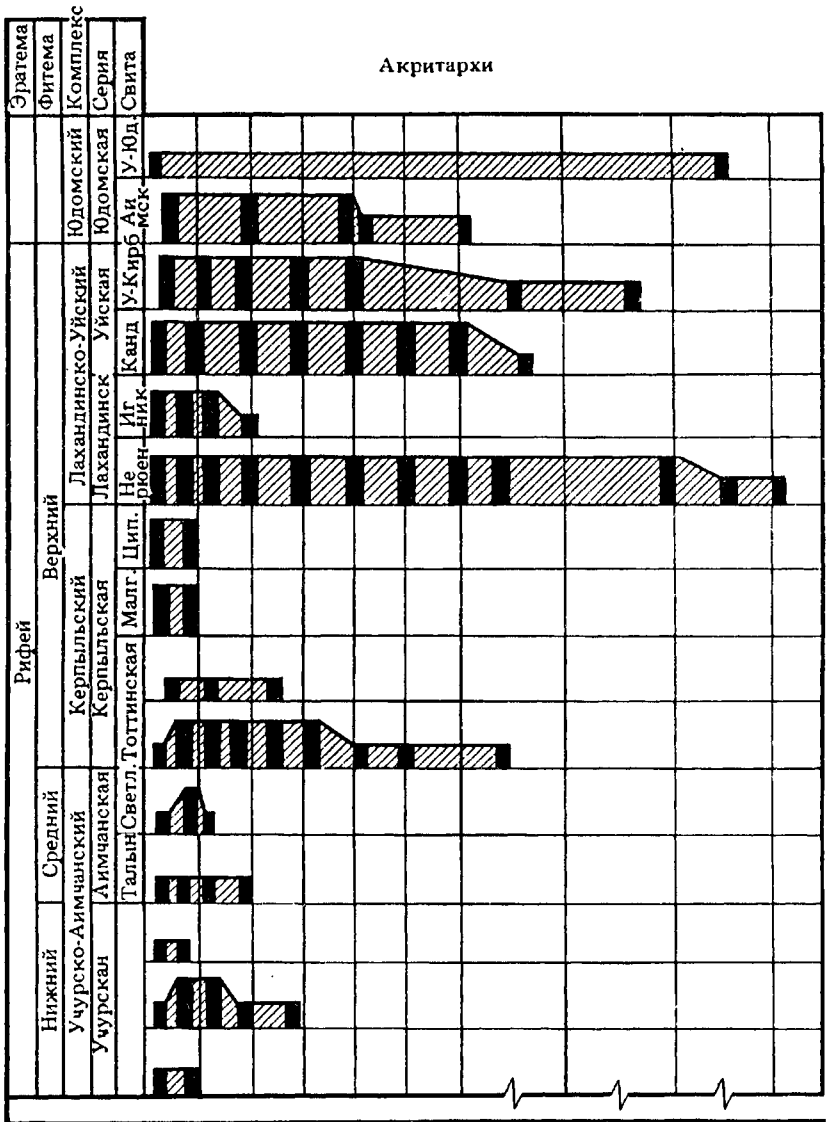
Возможность объективной оценки главных особенностей развития древних микроорганизмов, представленных ОМ, предполагает наличие непротиворечивой схемы временной последовательности их морфотипов. Очевидно, что такая схема не может основываться лишь на теоретических построениях, а должна отвечать совокупности данных о реально наблюдаемом распределении ископаемых в разновозрастных отложениях докембрия. Последнее обстоятельство представляет собой наибольшую трудность в связи с тем, что в общих схемах расчленения докембрия возраст одних и тех же толщ трактуется по-разному. Кроме того, имеются резко несовпадающие оценки биологического значения одних и тех же зафиксированных возрастных изменений ассоциаций ОМ (эволюционная последовательность — Schopf, 1977; количественное перераспределение морфотипов — Knoll, 1982, 1984).

Достоверные находки архейских ОМ пока не известны. Единичные формы, происходящие из архейских толщ, представлены непрозрач-

Эрагема	Фитема	Комп-лекс	Акритархи	Колониаль-ные коккоид-ные микро-фоссилии	Трихомы	Чехлы	Микрофосси-лии сложной формы
Р И Ф Е Й	Верхний	Мироедизинский					
		Деревинск.-Шори-хинск.					
		Безыменск.-Сухо-тунгус.					

Рис. 2. Основные особенности строения микрофоссилий в верхнем докембрии Туруханского района (Средняя Сибирь)

Акритархи

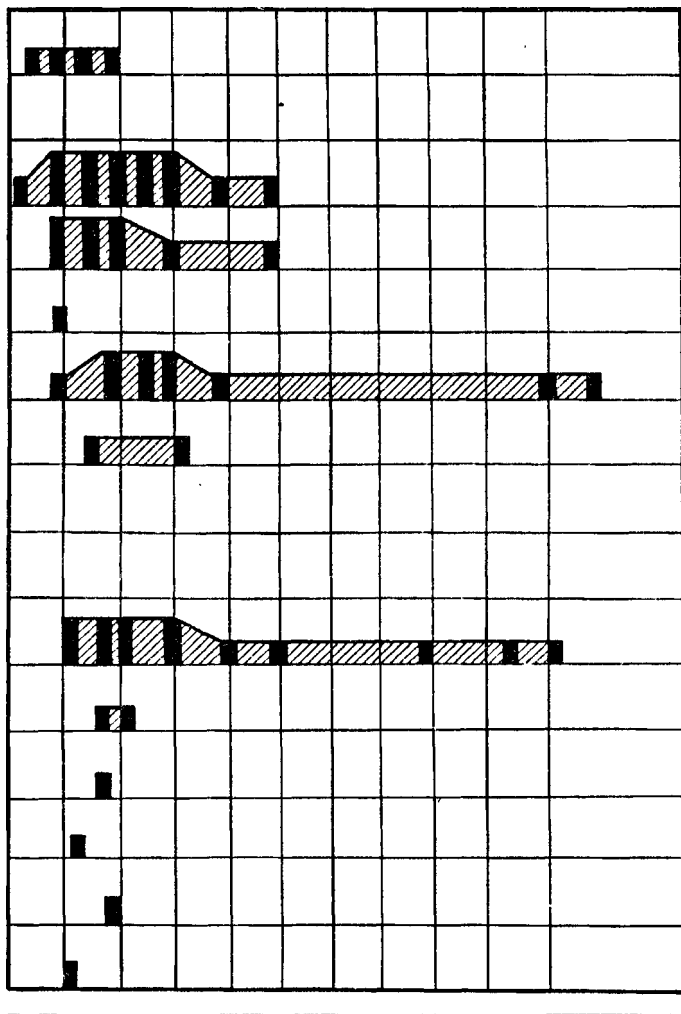


Условные обозначения:

▨ — редко встречающиеся микрофоссилии (до десяти экземпляров);

■ — часто встречающиеся микрофоссилии (десятки и сотни экземпляров);

Рис. 3. Схема изменения размеров акритарх и колониальных коккоидных микрофоссилий в отложениях верхнего докембрия Учуро-Майского района



▨ — микрофоссилии данного размера не встречены.

ными сгустками углеродистого вещества. Первые несомненные ОМ (акритархи, коккоидные и нитчатые микроостатки) появляются в породах нижнего протерозоя (афебия), и все они проходят в рифей и венд. Среди ОМ в афебии обнаружены лишь единичные углефицированные остатки наиболее простых по строению форм.— *Protosphaeridium*, *Мухосoccoides*, *Еомycetopsis* (Михайлова, 1985). Такая бедность афебийских ассоциаций ОМ резко контрастирует с обилием и разнообразием одновозрастных им сообществ минерали-

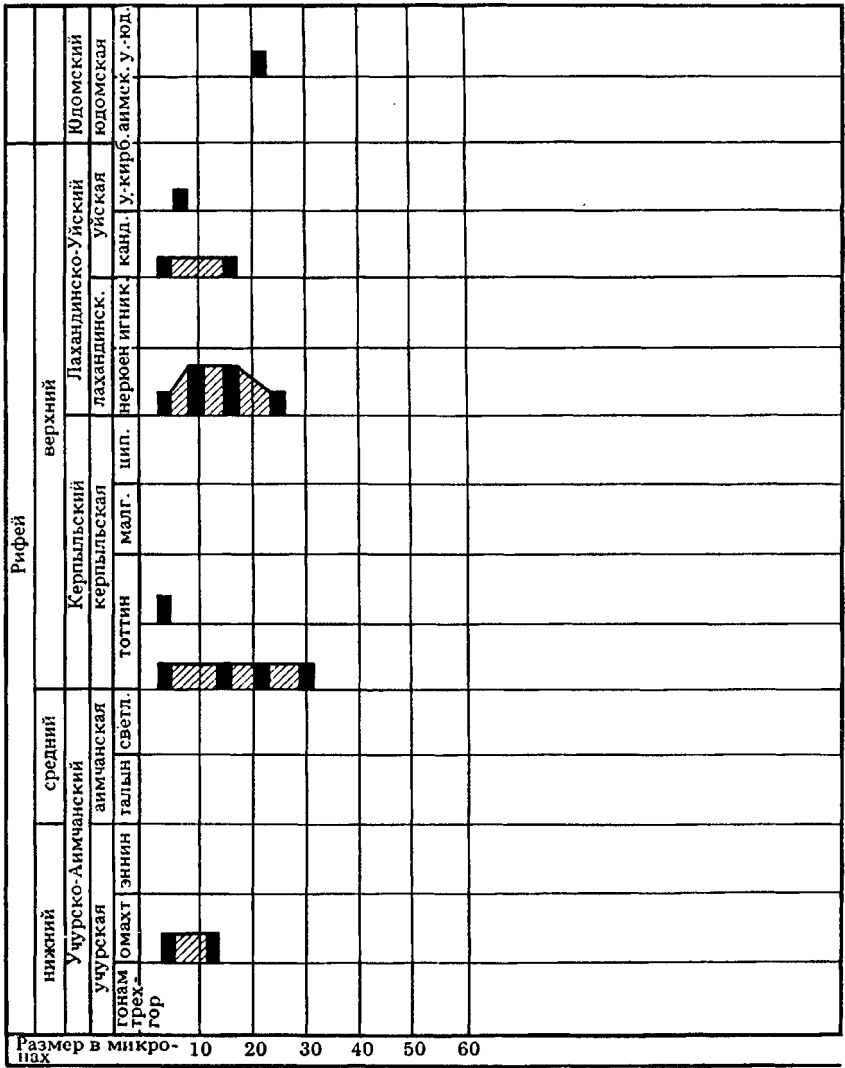
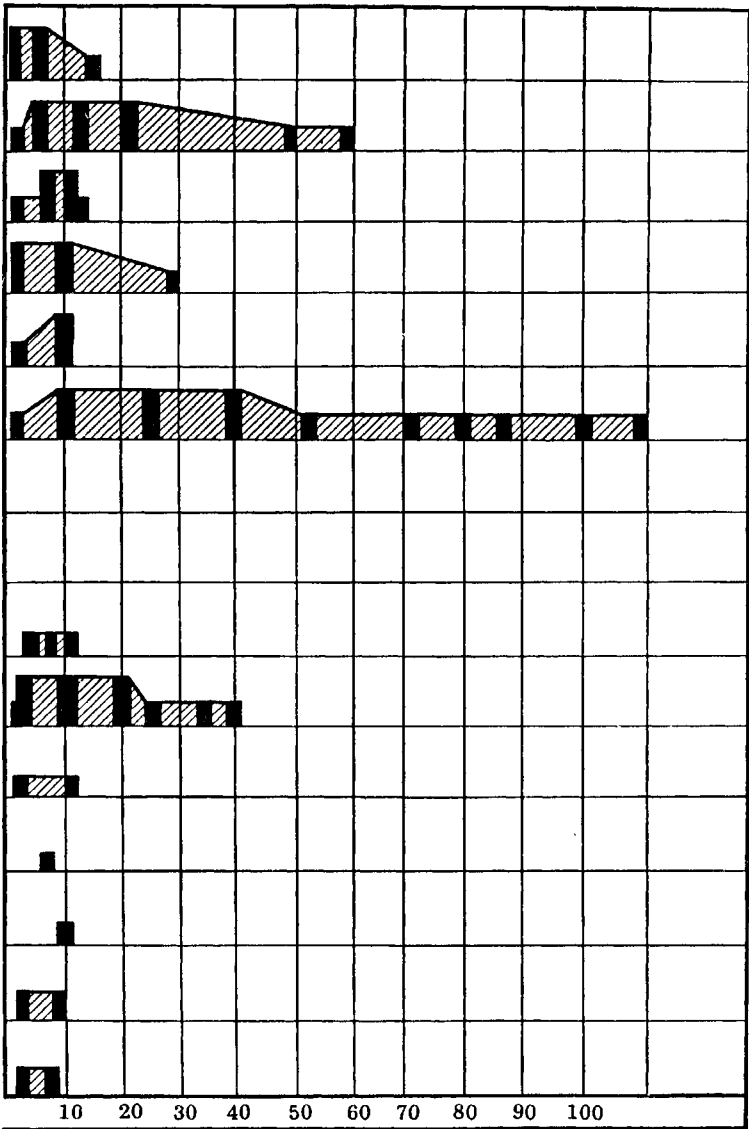


Рис. 4. Схема изменения размеров трихомов и чехлов в отложениях верхнего докембрия Учуро-Майского района

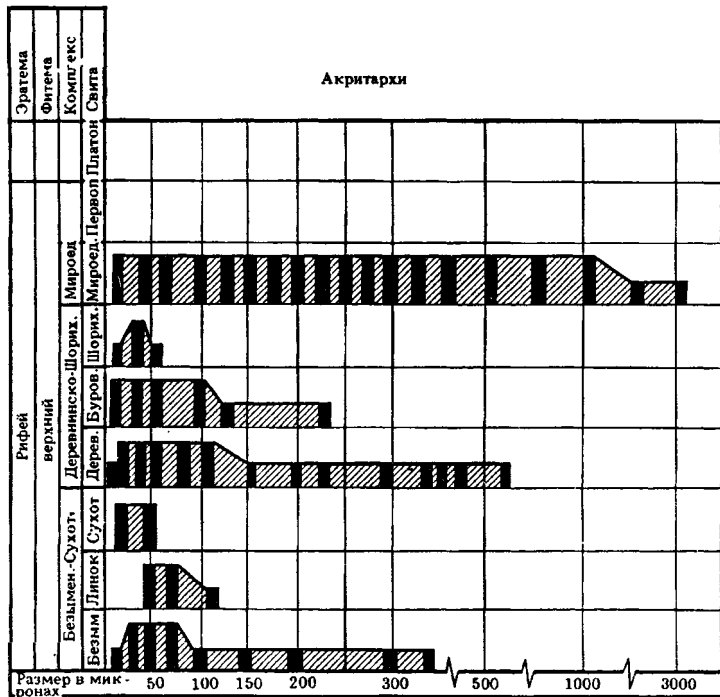


зованных микроостатков и связана, по-видимому, с разрушением ОМ при катагенетических преобразованиях вмещающих пород. На рубеже афебия и рифея отмечается резкое скачкообразное увеличение количества находок ОМ. Выше этого рубежа среди ОМ широко представлены таксоны, которые на более низких горизонтах встречаются лишь в биотах из кремней — псевдонитчатые колонии *Palaeopleurocapsa*, слоевища *Eoentophysalis*, трихомы *Oscillatorioopsis*,

Palaeolyngbya, чехлы Siphonophycus, Eosynechococcus. Появлению указанных форм сопутствуют некоторые морфологические новации — гладкостенные акритархи Leiosphaeridia, формы с внутренними телами Pterospersimorpha, выростами Germinosphaera, таблитчатые Satka и др. (Вейс, Семихатов, 1989; Янкаускас, 1982).

Наиболее представительные ассоциации ОМ приурочены к нижним и средним горизонтам среднего рифея (каратавия). Рядом исследователей это прямо связывается со временем максимального процветания рассматриваемых микроорганизмов (Тимофеев, 1979; Янкаускас, 1982; Vidal, Knoll, 1982 и др.). На этом же рубеже резко возрастает систематическое разнообразие ОМ во всех их морфологических группировках, увеличиваются предельные размеры большинства морфотипов, отмечаются существенное усложнение морфологии (появляются акантоморфные акритархи Trachyhystrichosphaera, гигантские Chuaria, нитчатые Taenitrichoides, Rugosopsis, Rectia, талломы Ulophyton, многочисленные грибоподобные образования). Особенно важным обстоятельством, подчеркивающим биостратиграфическое значение названных изменений рифейских ОМ, является то, что они зафиксированы во всех главных районах развития рассматриваемых отложений в тех их разрезах, в которых обнаружены достаточно полные региональные последовательности ОМ (Южный Урал, Учуро-Майский регион, Туруханский район, Енисейский край и т. д.) (рис. 1—6). Сравнение таких полных последовательностей показывает, что для них характерны однотипные изменения ОМ, заключающиеся в существенном увеличении их предельных размеров и усложнении строения вверх по разрезу рифея. Оба эти процесса находят свое отображение в существенном расширении систематического разнообразия рифейских ОМ (Вейс, 1988). Одно из возможных объяснений отмеченных изменений ОМ связано с фундаментальными биологическими свойствами древнейших микроорганизмов. Большая часть ОМ представляет собой остатки фототрофных одно- и многоклеточных планктонных и бентосных форм. До появления эукариотной организации развитие таких организмов шло по пути рационализации фотосинтеза. После возникновения ядра, оптимизации набора пигментов и структуры фотосинтезирующего аппарата, в дальнейшей их эволюции оставалась только одна важная неиспользованная возможность — увеличение площади фотосинтезирующей поверхности, что и нашло, по-видимому, свое отражение в преобразованиях, наблюдаемых у ОМ. В этом же направлении, вероятно, действовал и стабилизирующий отбор, поддерживающий равновесие фитопланктона и планктонных консументов (Бурзин, 1987).

Таким образом, есть все основания предполагать, что наличие в наиболее полных разрезах рифея однотипной смены ассоциаций ОМ и разделяющих их рубежей, а также то обстоятельство, что большинство таких рубежей обладает несомненной автономией по отношению к уровням проявления регионально-исторических событий, открывает возможность использования ОМ в собственно био-



Условные обозначения даны на рис. 3

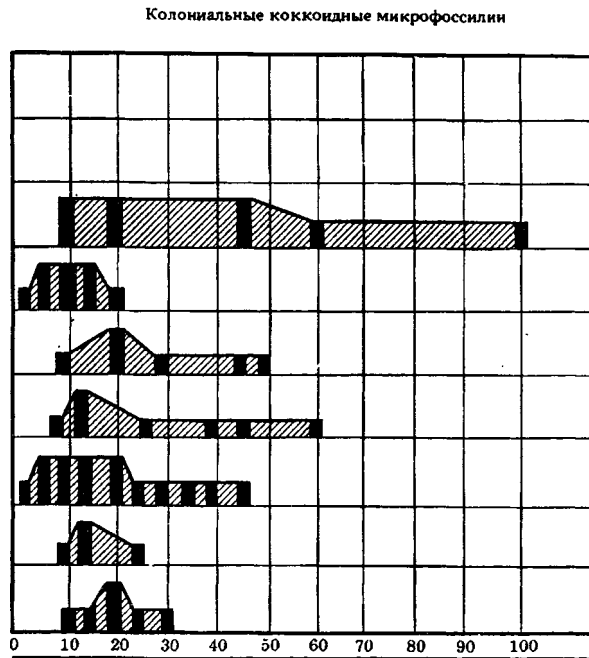


Рис. 5. Схема изменения размеров акритарх и колониальных коккоидных микрофоссилий в отложениях верхнего докембрия Туруханского района

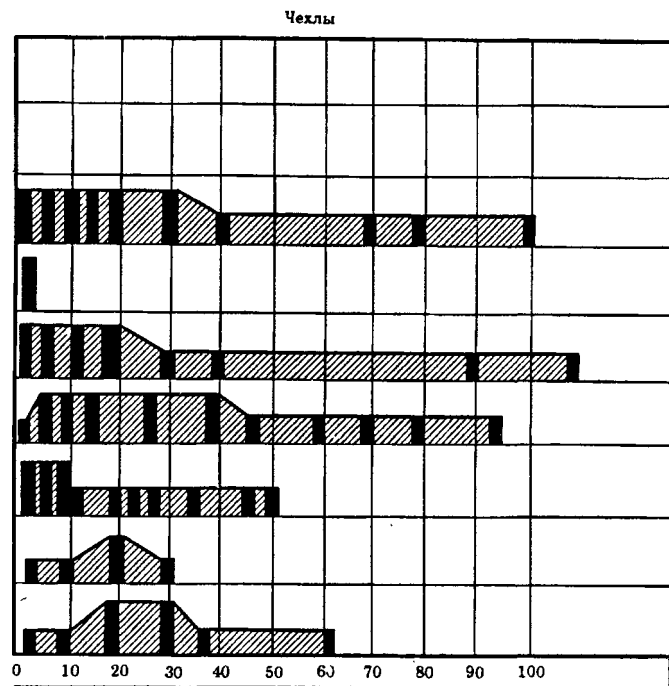
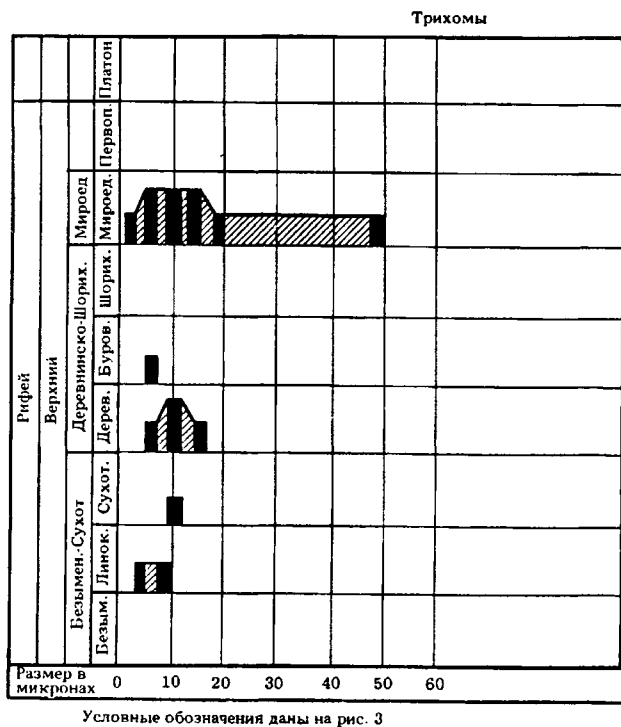


Рис. 6. Схема изменения размеров трихомов и чехлов в отложениях верхнего докембрия Туруханского района

стратиграфических (s. l.) построениях. Однако переход к этому качественно новому уровню исследований потребует изменения некоторых сложившихся стереотипов. Прежде всего, следует выйти за рамки доминирующего сейчас прямого использования в стратиграфических целях единичных «руководящих» форм и отдельных естественных группировок таксонов — микробиот. В основе биостратиграфических построений по микрофоссилиям должен лежать всесторонний анализ региональных последовательностей их ассоциаций, ставящий своей целью выявление гомотаксальных рядов морфотипов МО. Изучение последовательностей ассоциаций микрофоссилий позволит перейти к установлению последовательностей таксонов, связанных морфологической преемственностью или в общем случае наметить уровни закономерного изменения отдельных морфологических признаков микрофоссилий, образующих такие последовательности.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурзин М. Б.* Стратегия защиты от поедания, трофическая и размерная структура пелагиали и этапы морфологической эволюции акритарх в позднем докембрии и раннем кембрии//III Всесоюз. симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия: Тез. докл. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1987. С. 12—14.
- Вейс А. Ф.* Микрофоссилии рифея и венда Учуро-Майского и Туруханского районов Сибири//Изв. АН СССР. Сер. геол. 1988. № 5. С. 47—64.
- Вейс А. Ф., Семихатов М. А.* Нижнерифейская омахтинская ассоциация Восточной Сибири: Состав и условия формирования//Там же. 1989. № 5. С. 36—55.
- Вейс А. Ф., Воробьева Н. Г.* Микробиоты керпильской серии Сибирского гипостратотипа рифея//Стратиграфия. Геологическая корреляция, 1993. Т. 1. № 1. С. 41—58.
- Герман Т. Н.* Находки массовых скоплений трихомов в рифее//Микрофоссилии протерозоя и раннего палеозоя СССР. Л., 1974. С. 6—10.
- Герман Т. Н.* Находки грибов в рифее//Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л., 1979. С. 129—136.
- Герман Т. Н.* Нитчатые микроорганизмы лахандинской свиты реки Маи//Палеонтол. журн. 1981. № 2. С. 126—131.
- Герман Т. Н.* Находки нитчатых водорослей в мироедихинской свите верхнего докембрия//Там же. № 4. С. 118—121.
- Герман Т. Н.* Органический мир миллиард лет назад. Л.: Наука, 1990. 52 с.
- Кирьянов В. В.* К вопросу о природе некоторых раннекембрийских сфероморфных акритарх//Актуальные вопросы современной палеоальгологии. Киев, 1986. С. 40—45.
- Михайлова Н. С.* Микрофоссилии докембрия западной и южной окраины Сибирской платформы и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Л., 1985. 15 с.
- Наумова С. И.* Споры древних свит западного склона Южного Урала//Тр. МОИП. Отд. геол. 1951. № 1. С. 183—187.
- Пятилетов В. Г.* О находках синезеленых водорослей в юдомских отложениях Якутии (венда)//ДАН СССР. 1979. Т. 249. № 3. С. 714—716.
- Пятилетов В. Г.* Водоросли юдомия (венда) запада Сибирской платформы//Там же. 1985. Т. 281. № 4. С. 934—936.
- Сергеев В. П.* Окремешенные микрофоссилии докембрия и нижнего кембрия Урала и Средней Азии: Природа, классификация и стратиграфическое значение; Автореф. дис. ... канд. геол. наук. М., 1989. 24 с.
- Старобогатов Я. И.* Проблема видообразования. М.: ВИНИТИ, 1985. 94 с. (Итоги науки и техники. Общая геология; Т. 20).

- Тимофеев Б. В. Древнепалеозойские отложения в Молдавии//ДАН СССР. 1952. Т. 86, № 6. С. 1207—1209.
- Тимофеев Б. В. Микрофоссилии докембрия и кембрия Северной Евразии: (История открытия и основные результаты изучения)//Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л., Наука, 1979. С. 112—118.
- Тимофеев Б. В., Герман Т. Н., Михайлова Н. С. Микрофоссилии докембрия, кембрия и ордовика. Л.: Наука, 1976. 106 с.
- Янкаускас Т. В. Микрофоссилии рифея Южного Урала//Стратотип рифея. М.: Наука, 1982. С. 84—121.
- Diver W. L., Peat C. J. On the interpretation and classification of Precambrian organic-walled microfossils//Geology. 1979. Vol. 7, N 8. P. 401—404.
- Hofmann H. Precambrian microflora Belcher Islands, Canada: Significance and systematics//J. Paleontol. 1976. Vol. 50, N 6. P. 1040—1073.
- Horodyski R. J., Donaldson J. A. Microfossils from the middle Proterozoic Dismal lakes group, Arctic Canada//Polar. Res. 1980. Vol. 11. P. 125—159.
- Knoll A. H. Microfossils from the Late Precambrian Draken Conglomerate, Ny Friesland, Svalbard//J. Paleontol. 1982. Vol. 56, N 3. P. 755—790.
- Knoll A. H. Microbiota of the Late Precambrian Hunnberg formation, Nordauslandet, Svalbard//Ibid. 1984. Vol. 58, N 1. P. 131—162.
- Knoll A. H., Golubic S. Anatomy and taphonomy of a Precambrian algal stromatolite//Precambrian Res. 1979. Vol. 10, N 1/2. P. 115—151.
- Knoll A. H., Calder S. Microbiotas of the Late Precambrian Ryssö Formation, Nordauslandet, Svalbard//Paleontology. 1983. Vol. 26, N 3. P. 467—496.
- Lindgren S. Algal coenobia and leiospheres from the Upper Riphean of the Turukhansk region, eastern Siberia//Stockholm Contrib. Geology. 1982. Vol. 38, N 3. P. 35—45.
- Moorman M. Microbiota of the Late Proterozoic Hector Formation, Southwestern Alberta//J. Paleontol. 1974. Vol. 48. P. 524—539.
- Pflug H. D., Reitz H. Evolutionary changes in the Proterozoic//Lect. Notes. Earth. Sci. 1986. Vol. 8. P. 95—103.
- Schopf J. W. Biostratigraphic usefulness of stromatolitic Precambrian microbiotas: A preliminary analysis//Precambrian Res. 1977. Vol. 5. P. 143—173.
- Strother P. K., Knoll A. H., Barghoorn E. S. Microorganisms from the Late Precambrian Narssarsuk Formation, north-western Greenland//Palaeontology. 1983. Vol. 26, pt 1. P. 1—32.
- Vidal G. Late Precambrian microfossils from the Visingsö Beds in the southern Sweden. Oslo: Universitetsforlaget, 1976. 57 p. (Fossils and Strata; N 9).
- Vidal G. Micropalaeontology and biostratigraphy of the Upper Proterozoic and Lower Cambrian sequence in East Finmark, northern Norway//Norges. geol. unders. 1981. Vol. 362. P. 1—53.
- Vidal G., Knoll A. H. Radiations and extinction of plancton in the Late Proterozoic and Early Cambrian//Nature. 1982. Vol. 297, N 5861. P. 57—60.

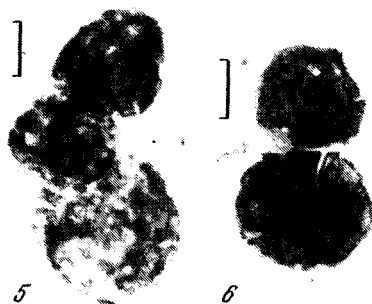
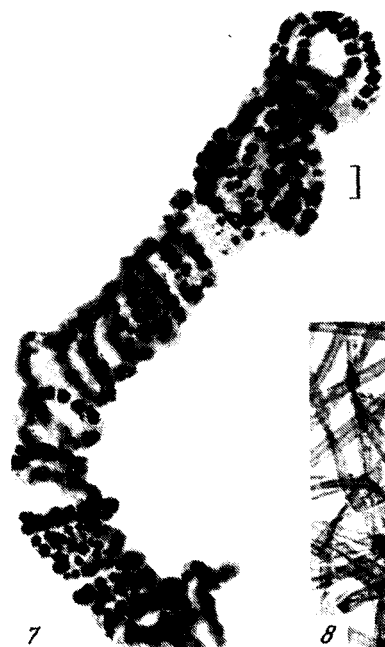
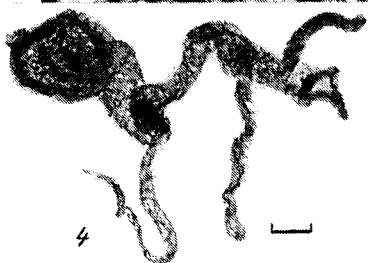
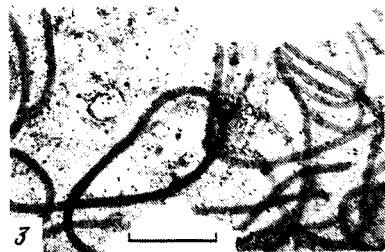
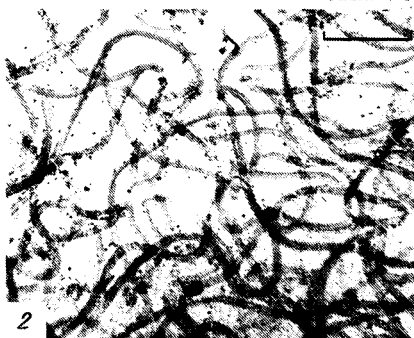
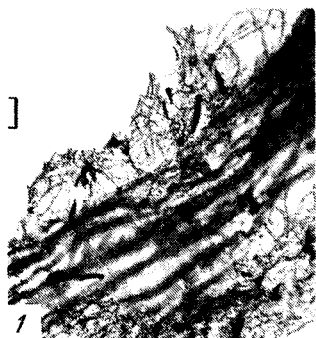
М. Б. Бурзин

МИКРОБНЫЕ БЕНТОСНЫЕ СООБЩЕСТВА ПОЗДНЕГО ВЕНДА

Интерес к вендскому периоду в истории Земли и биосферы связан с тем, что именно в течение венда, если судить по летописи ископаемых, произошла смена доминирующих типов экосистем в бассейнах: прокариотные сообщества (доминировавшие по крайней мере с начала рифея) и сообщества низших эвкариот (морфологически простые водоросли и микроскопические животные, существование которых есть все основания предполагать по меньшей мере с начала

позднего рифея) заменяются сообществами, в которых роль прокариот и морфологически простых эвкариот снизилась настолько, что они практически выпали из летописи обычных биотопов.

Поздневендский палеобассейн на территории Восточно-Европейской платформы располагался, судя по комплексу данных (Пиррус, 1986) в высоких или средних широтах в условиях гумидного климата. Поступление обильного обломочного и глинистого материала, разносившегося по всему бассейну, и относительная холодноводность (что вызывало недосыщение вод карбонатом кальция) препятствовали образованию строматолитов, столь характерных для рифея, а также венда Сибирской платформы и других карбонатных платформ вендского тропического пояса. Кремни не известны. В итоге единственным типом сохранности ископаемых микроорганизмов оказываются органикостенные микрофоссилии, представляющие остатки не только планктона (как можно было бы предположить, основываясь на фанерозойской летописи), но и бентоса и псевдопланктона (Бурзин, 1989). Бентосный образ жизни может быть идентифицирован по остаткам, захороненным автохтонно. Условиями, обеспечивающими автохтонное захоронение, являются выдержанные глинистые прослои без явной слоистости, обусловленной градиционным осаждением материала, без следов штормовой переработки осадка, и обогащенность глин органическим веществом. В таких обстановках на фоне остатков планктона (сфероморфные оболочки), перенесенных водами остатков бентоса и детрита, встречаются целые дерновинки бентосных нитчатых форм (водоросли и цианобактерии), отличающихся прекрасной сохранностью, значительной длиной нитей и характерной двумерностью колоний (в отличие от сплюснутых трехмерных колоний или скученных масс перенесенных бентосных и планктонных нитей). Среди матоподобных дерновинок можно выделить два типа: 1) дерновинки, в которых нити (часто представлены только пустыми сплюснутыми чехлами) расположены свободно (как нити в вате) и не имеют окружающей их плотной и способной к фоссилизации слизи (табл. 1, фиг. 8); 2) дерновинки, в которых нити заключены в сапропелеподобную пленку, однородную и прозрачную, нити имеют значительную длину и прихотливо завиты в одной плоскости (что было бы невозможно при аллохтонном захоронении). Все это свидетельствует, что такая сапропелеподобная пленка образовалась из обильной и способной к фоссилизации общей слизи колонии (табл. 1, фиг. 2, 3). Пока сами нити, образующие эти два типа дерновин, идентифицируются формально как *Leiotrichoides ex gr. typicus* Hermann, 1974 emend. Hermann, 1979. Морфологически как сами нити, от которых сохранились или только пустые чехлы, или чехлы с остатками трихомов, так и их колонии аналогичны современным цианобактериям порядка *Oscillatoriales*, а отсутствие фактов, опровергающих такую аналогию, позволяет использовать цианобактериальную модель для интерпретации этих остатков. Различие между типами дерновин может быть связано с тем, что у современных цианобактерий наличие обильной и плотной



слизи вокруг клеток в колониях является одной из адаптаций к мелководным и амфибиальным условиям. Такая аналогия подтверждается встречаемостью дерновинок из нитей, заключенных в гомогенную пленку (т. е. с обильной слизью), в отложениях колковской свиты Вольны и в верхней части «ламинаритовых» глин котлинской свиты, для которых есть основания предполагать не только мелководность, но и опресненность, т. е. крайне периферическую часть палеобассейна. Кроме этих находок, приуроченных к нижней части котлинского горизонта (слои с *Pomoria rhomboidalis*, *Vendotaenia antiqua* и *Aataenia reticularis*) (Бурзин, 1990), такие же дерновинки встречены в Архангельской области стратиграфически значительно ниже — в сюзьминских слоях усть-пинезской свиты (материал И. А. Сиверцевой), что может отражать скольжение по разрезу подобных дерновин вслед за скольжением соответствующих фаций.

Дерновинки бентосных нитчатых форм экологически значительно различаются и по сохранности органического вещества микрофоссилий: собственно органикостенные нити с реликтами клеточных структур или без них внутри органического чехла (чехлы могут быть с поверхности покрыты явно вторичными кристаллами диагенетического пирита) и другой тип — нити, представленные полыми органическими чехлами и оболочками без реликтов клеточных структур

Таблица 1

- Фиг. 1. *Primoflagella speciosa* Gnil., хорошо различим мицелий и плодовые тела на сапропелезированном фрагменте таллома вендотении, псевдопланктон (обитал на переносимом водой детрите) или энифит; преп. ПИН № 4328/4-7-4, экз. 1; Вольнь, скв. № 1562 Ровенской ГРЭ ПГО «Севукргеология», гл. 132,5 м; венд, каниловская свита.
- Фиг. 2, 3, 8. *Leiotrichoides* ex gr. *tyricus* Herm., бентосные матоноподобные дерновинки: 2 — дерновинка из нитей, заключенных в сапропелеподобную пленку, представляющую собой фоссиллизированную общую слизь колонии, нити имеют большую длину и сложно переплетены, но нигде не пережаты или перекручены, образуют двухмерную дерновину; 3 — край той же дерновины, нити тесно связаны с пленкой, а не независимы от нее или паложены, преп. ПИН № 4329/86—3/1г—1, экз. 1, о-в Котлин, котлован С—1, венд, котлинская свита; 8 — дерновинка из нитей, лишенных фоссиллизированной общей слизи, преп. ПИН № 4328/6—10—1, экз. 1, Вольнь, скв. № 1562, гл. 59, 8 — 60,5 м, венд, каниловская свита.
- Фиг. 4. Микрофоссилия, являющаяся морфологическим аналогом хитридиевых грибов, таллом со спорангием и ризоидами, которые сохраняются редко, так как, вероятно, были погружены в органические дощные отложения, бентос, сапронекротроф; преп. ПИН № 4328/5-14-1, экз. 1; Вольнь, скв. № 1562, гл. 122, 5-123 м; венд, капиловская свита.
- Фиг. 5, 6. *Leiosphaeridia ternata* (Herm), плотные оболочки с характерными трещинами по контуру, встречаются группами на сапропелеподобных пленках, бентос, сапрофиты; преп. ПИН № 4329/86-3/1г—3, экз. 1; о-в Котлин, котлован С-1; венд, котлинская свита.
- Фиг. 7. Спиралеподобные нитчатые микрофоссилии, подобные обручевеллам, у которых внутри тонкой органической оболочки находятся многочисленные кристаллы пирита кубической сингонии, бентос, вероятно, нитчатые серные бактерии типа современных бетгиатоаций; преп. ПИН № 4328a/11-11-1, экз. 2; Вольнь, скв. 1 № 1547 Ровенской ГРЭ ПГО «Севукргеология», гл. 117,5—118,5 м; венд, розничская свита.
- Длина масштабной линейки на фиг. 1, 5—7 равна 10 мкм, на фиг. 2—4,8 равна 100 мкм.



внутри, но с кристаллами пирита кубической сингонии (образованными явно еще до уплотнения жидкого осадка) как одиночными (часто расположены регулярно по длине чехла), так и в виде агрегатов (табл. I, фиг. 7, табл. II, фиг. 4, 5). Стратиграфически эти два типа сохранности распределены очень четко: в отложениях верхней части редкинского и ровенского горизонтов (как по периферии, так и в центральных частях бассейна пород) встречены оба типа сохранности, преобладает второй (в этих же отложениях наблюдаются инкрустации пиритом и поверхностей оболочек остатков бентоса и планктона), в отложениях же котлинского и нижней части ровенского горизонтов по всему бассейну пород встречены дерновины из органикостенных нитей без пирита при столь же больших объемах захороненной биомассы (Бурзин, 1990; Burzin, 1990). Интерпретация таких различий в сохранности и их стратиграфического распределения может быть основана на нескольких положениях. Во-первых, пирит мог образоваться в результате сульфатредукции в восстановительных условиях, для чего необходимо обилие органического вещества в осадке, что мы видим в обоих случаях, и сульфат-ион в воде или осадке, который есть в морских водах и почти отсутствует в пресных. Этот вариант интерпретации подтверждается фактами как литолого-геохимическими (Пиррус, 1986), так и палеонтологическими (характер стратиграфического распределения эдиакарской фауны, следов жизнедеятельности и скелетных остатков), которые можно рассматривать как свидетельства преимущественно нормально-морского характера вод бассейна в редкинское и позднеровенское время и опресненного в котлинское.

Таблица II

Фиг. 1. *Chuaria* ex gr. *circularis* Walc., полусферониды с плотной кожистой оболочкой, которая при сплющивании во время литификации осадка дает характерные концентрические складки, встречаются группами и по одиночке на сапропелеподобных пленках, бентос, сапрофиты; преп. ПИН № 4328/6-12-1, экз. 1; Волянь, скв. № 1562, гл. 54,5 м; венд. каниловская свита.

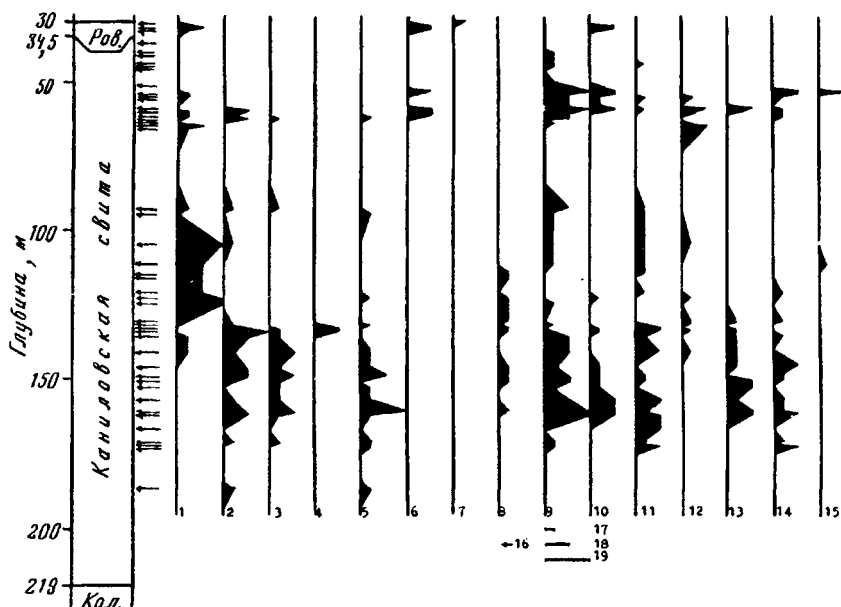
Фиг. 2. Фрамбоидальные агрегаты пирита, часто с органической оболочкой, с большой условностью могут считаться остатками коккоидных пурпурных серных бактерий; преп. ПИН №4329/86-3/1г-3, экз. 2; о-в Котлин, котлован С-1; венд, котлинская свита.

Фиг. 3. *Obruchevella parva* Reill., фрагмент колонии из спирально-свернутых нитей, бентос; преп. ПИН № 11-14-1, экз. 1; Волянь, скв. № 1547, гл. 141—142 м; венд, розничская свита.

Фиг. 4, 5. *Zinkovioides inclusis* Herm., дерновины из нитей, содержащих внутри органической оболочки кристаллы пирита кубической сингонии, бентос, вероятно нитчатые серные бактерии типа современных беггитоаций; 4 — оптическая микроскопия, проходящий свет; 5 — сканирующая электронная микроскопия; преп. ПИН № 4328a/11-11-3, экз. 1; Волянь, скв. № 1547, гл. 117,5—118,5 м; венд, розничская свита.

Фиг. 6. *Striatella coriacea* Ass., фрагмент субмикроскопической нитчатой водоросли, образовавшей, вероятно, заросли водорослевых лугов вне зоны устойчивого накопления тонких илов в редкинское время, преп. ПИН № 4328a/11-13-1, экз. 1; Волянь, скв. № 1547, гл. 129—132 м; венд, розничская свита.

Длина масштабной линейки на фиг. 1, 3, 6 равна 100 мкм, на фиг. 2, 4, 5 равна 10 мкм.



Палинологический спектр распределения органикостенных микрофоссилий и остатков макрофитов по скв. № 1562 Ровенской ГРЭ ПГО «Северукреология» (ровенская и каниловская свиты, разбивка по Б. И. Власову). Микрофоссилии и макрофиты (экологические группы и условия захоронения):

1 — микрофоссилии морфологически аналогичные хитридиевым грибам (бентос, сапронекротрофы, автохтон и аллохтон), 2 — *Vendotaenia antiqua* Gnil. f. *secunda* + f. *tertia* (бентос, детрит), 3 — *V. antiqua* f. *prima* (бентос, детрит), 4 — *Primoflagella speciosa* Gnil. (псевдопланктон), 5 — «кутикулярные чехлы» (бентос?, детрит), 6 — *Tyrasotaenia rodolica* Gnil. (бентос, детрит), 7 — *Sokoloviina costata* Kir. (сабеллидитиды, детрит), 8 — мегасфероморфиды (новые формы) (планктон), 9 — *Cochleatina canilovica* (Ass.) + *C. raga* (Pask.) (дисперсные структуры, аллохтон), 10 — *Teophipolia lacerata* Kir. (планктон?), 11 — *Leiosphaeridia tenuissima* Eis. + *L. jacutica* (Tim.) + *L. atava* (Naum.) + *Pterospermopsimorpha* sp. (планктон), 12 — дерновины *Leiotrichoides* div. sp. (бентос, автохтон), 13 — *Bicuspidata fusiformis* Ass. (бентос, автохтон и аллохтон), 14 — фрагменты и разрозненные нити *Leiotrichoides* div. sp. + *Oscillatoriopsis* sp. (аллохтон), 15 — *Chuaria* ex gr. *circularis* Walc. (бентос, сапрофиты), 16 — уровни отбора проб, содержащих микрофоссилии, 17—19 — масштаб для количества находок экземпляров каждого вида на каждом уровне, приходящихся на 100 г породы: 17 — от 1 до 10 экз. (№ 1—3 дерновинки для № 12), 18 — от 10 до 30 экз. (3—10 дерновинок для № 12), 19 — 30 экз. и более. Сокращения на рис.: ров. — ровенская свита, кол. — колковская свита

Второй вариант интерпретации основан на том, что пирит можно рассматривать как показатель в первую очередь условий сероводородного заражения, а не просто морских условий. В этом случае слои с «псевдоморфозами» пирита по органике будут отражать существовавшие в бассейне зоны с сероводородным заражением, а стратиграфическое распределение слоев с захороненной органикой с «псевдоморфозами» свидетельствовать об эвксинизации (и стратификации) вод бассейна в редкинское (благодаря чему, вероятно,

и могли сохраниться полные телесные отпечатки эдиакарской фауны (Федонкин, 1987) и поздневерненское время, а в котлинское время — о той или иной степени опресненности, хорошей аэрации и перемешиваемости вод в бассейне.

Возможен и третий вариант интерпретации, если дерновинки из нитей с кристаллами пирита внутри рассматривать не как остатки цианобактерий с «псевдоморфозами» пирита по разложившейся протоплазме клеток (это предполагается при первых двух вариантах), а как остатки нитчатых серных бактерий типа *Beggiatoaceae*, при этом кристаллы пирита, вероятнее всего, могли образоваться по гранулам серы, содержавшимся в каждой клетке (Wiessner, 1981). Слои, включающие в свой состав подобные дерновинки, при таком подходе нужно будет рассматривать как образовавшиеся не в пределах фотической зоны (что однозначно при интерпретации этих остатков как цианобактерий), а в зоне, лишенной света и соответственно в более глубоководных условиях. Сейчас трудно однозначно выбрать один из трех названных вариантов, хотя при первом варианте пришлось бы считать большинство докембрийских микробов, в том числе и в кремнях, не морскими (так как нет пирита), а в это трудно поверить. Важно отметить, что это явление в вендском палеобассейне на территории Восточно-Европейской платформы было распространено очень широко, занимало четкое временное положение и, несомненно, отражает историю бассейна и доминировавшие сообщества.

Трехмерные колонии бентосных нитчатых форм по сохранности будут почти неотличимы от планктонных колоний или скученных масс аллохтонно захороненных нитей. Большая вероятность идентификации некоторых остатков как планктона или переотложенного бентоса связана с тем, что нити в аллохтонных массах скручены, пережаты, массы распадаются на отдельные нити, встречаемость скрученных масс зависит от обилия аллохтонно захороненных отдельных нитей. Трехмерные бентосные колонии будут приурочены к тем же слоям, что и матоподобные двухмерные дерновинки. Более уверенно можно говорить о бентосном образе жизни спиральных нитей *Obruchevella parva* Reil (табл. II, фиг. 3), которые в розничной свите Вольни встречены на единичных уровнях в массовых количествах, причем большая часть форм — в скоплении или на сапропелеподобных пленках. Наоборот, другая широко распространенная спиральная форма *Volyniella valdaica* Ass. обнаружена на многих уровнях только в виде обособленных нитей, не образуя скоплений.

К уровням с сильно деградировавшей органикой приурочены находки морфологических аналогов хитридиевых грибов, остатки которых в условиях автохтонного захоронения представлены талломами со спорангием и ризоидами (см. табл. I, фиг. 4), а в аллохтонном — «сорванными» талломами без ризоидов, фрагментами талломов или только спорангиями с обрывком таллома. Распределение по разрезу этих форм оказывается конкурентным по отно-

шению к остаткам «водорослевой» природы (как бентоса, так и планктона) и по количеству находок (рис. 1), и по сохранности. Остатками также бентосных организмов-сапрофитов, судя по всему, являются и приуроченные к сапропелеподобным пленкам сфероиды и полусфероиды (легко отличающиеся от планктонных оболочек сохранностью, обязательной встречаемостью на пленках и характером деформаций оболочек при уплотнении осадка), формально относимые к *Leiosphaeridia ternata* (Herm.) (см. табл. I, фиг. 5, 6) и *Chuaria* ex gr. *circularis* Walc. (см. табл. II, фиг. 1). Более определенно об их природе пока сказать нельзя.

Труднее всего с идентификацией остатков нитчатых водорослей, образывавших так называемые «водорослевые луга» (т. е. такие заросли, в которых талломы ориентированы не параллельно субстрату, как в дерновилах, а перпендикулярно, при этом размеры нитей субмакроскопические или макроскопические). О том, что в принципе эта экологическая группа уже существовала, свидетельствуют многоклеточные нити, морфологически близкие к кладофоровым водорослям (Butterfield, Knoll, Sweet, 1988; фиг. 2, а, в) и известные из верхнерифейской формации Сванбергфьеллет, Восточный Шпицберген, а также крупные, дихотомически ветвящиеся нити *Tinnajaphyton unifarium* Kol. (Колосов, 1982), известные из тинновской свиты венда Сибирской платформы. В коллекциях по венду Восточно-Европейской платформы дихотомически ветвящиеся нити и нити с органами прикрепления не известны. Единственным кандидатом на остатки водорослей, образывавших луга, может быть *Striatella coriacea* Ass.—однорядные клеточные нити в чехле (шириной до 100 мкм), встречающиеся только в виде фрагментов до 1 мм длиной (см. табл. II, фиг. 6). Окончания нитей до сих пор не встречены несмотря на массовость находок, что свидетельствует о значительной длине нитей и только аллохтонном захоронении, т. е. обитании вне зоны накопления тонких илов.

Макроскопические водоросли были представлены разнообразными вендотенидами (рода *Vendotaenia*, *Aataenia*, *Kanilovia* и др.) с многоклеточными, но морфологически однообразными лентовидными слоевищами (Вендотениды..., 1988). Ризоиды и другие органы прикрепления у вендотенид не обнаружены. Вариант интерпретации вендотениды как остатков гигантских колониальных нитчатых серных бактерий типа современных *Thioploca* (Vidal, 1989) не выдерживает критики именно с палеоэкологических и тафонимических позиций, так как остатки представителей рода *Vendotaenia* встречаются как раз на тех уровнях, на которых отсутствуют какие-либо следы сероводородного заражения, и, наоборот, на уровнях, где есть следы такого заражения, нет остатков вендотенид. Во многих пробах вместе с фрагментами вендотенид часто нет или очень мало остатков планктона или другого аллохтона, которые были бы необходимы для физиологических аналогов *Thioploca*. Никогда не были обнаружены и кристаллы пирита внутри таллома вендотенид (есть только фрамбоидальные агрегаты пирита на поверхности таллома, вероятно,

имеющие отношение к жизнедеятельности не вендотений, а деструкторов органического вещества). Наибольшее систематическое разнообразие вендотенид наблюдается в котлинское время (опресненные ? обстановки). Судя по тому, что в ископаемом состоянии до сих пор не найдены полные экземпляры вендотенид, хотя были изучены огромные скопления фрагментов талломов, можно предположить, что если это были бентосные водоросли, то они обитали вне зоны накопления тонких илов, т. е. в гидродинамически активной зоне.

Попытаемся дать первую реконструкцию микромира бентали поздневендского бассейна, существовавшего на территории Восточно-Европейской платформы. Большая часть дна в пределах фотической зоны ниже базиса действия волн была покрыта матоподобными дерновинами и колониями нитчатых водорослей, морфологически аналогичных цианобактериям. Обилие аллохтонно захороненных фрагментов нитей и спутанных масс из нитей позволяет предположить, что подобные же дерновины и колонии могли быть распространены и широко за пределами зоны устойчивого накопления илов. В более мелководных, но тоже спокойных водах нити в матоподобных дерновинах были заключены в обильную и плотную общую слизь. Сходство морфологии нитей и дерновин с современными цианобактериями и отсутствие аргументов против такого сопоставления позволяют на основании находок фоссилизированных автотрофных членов сообщества предполагать и существование всех других неспособных к фоссилизации (или нераспознаваемых) бактериальных членов сообщества по аналогии с современными цианобактериальными матами (Заварзин, 1984). В позднередкинское и позднеровенское время дно, возможно, ниже фотической зоны или в частях бассейна с сероводородным заражением вод было покрыто матоподобными дерновинами и отдельными спиральными нитями нитчатых серных бактерий типа современных *Beggiatoaceae*, которые могли использовать в качестве субстрата для питания обильные остатки планктона и перенесенный детрит. В гидродинамически активной зоне бассейна были, судя по всему, заросли водорослевых лугов, которые в разное время образовывали разные водоросли: в позднередкинское время — главным образом нитчатые *Striatella cogiacea* Ass. (возможно, и *Eoholynia* с разветвленным талломом), начиная с котлинского времени — уже только макрофиты — *Vendotaenia antiqua* Gnil., *Aataenia reticularis* Gnil. (в первой половине котлинского времени) и *Kanilovia insolita* A. Istch. (во второй половине), в ровенское время — *Tyrasotaenia podolica* Gnil. и др. Предполагается существование и корковидных макроскопических водорослей (Вендотениды..., 1988). Участки дна, сложенные из органических донных отложений, которые состояли из остатков отмерших водорослей, планктона и сапропеля, населяли в котлинское время морфологические аналоги хитридиевых грибов.

В материалах по Восточно-Европейской платформе не распознаны достоверные остатки бентосных коккоидных и пальмеллоидных матов (широко известные из кремней карбонатных бассейнов венда, довенда

и кембрия), нет информации об обитателях твердых грунтов и псаммали. Неизвестны и какие-либо достоверные остатки других, не «водорослевых» представителей микробных бентосных экосистем, за исключением возможных нитчатых серных бактерий и мелких фрамбоидов пирита (см. табл. II, фиг. 2), которые с большой условностью можно рассматривать как остатки коккоидных пурпурных серных бактерий типа современных *Thiocapsa* и *Thiocystis*. Не хватает аргументов для того, чтобы среди эдиакарской фауны выявить остатки животных, питавшихся фитобентосом (морфология ряда форм несегментированных билатеральносимметричных форм и сприггинид позволяет думать, что они могли питаться как бентосом, так и детритом, но пока это только предположения); та же проблема и с выявлением предполагаемой доли питания фитобентосом у организмов, оставивших следы пастьбы, которые составляют основную массу вендских следов (Федонкин, 1987). Большая же часть известных вендских метазоа была, судя по всему, представителями трофических групп фильтраторов (планктоно- и сестонофагов) и хищников, а может быть, их питание происходило за счет водорослевых или бактериальных эндосимбионтов (McMenamin, 1986; Seilacher, 1989).

Не известны также и остатки микрофауны, связанной с зарослями водорослей, обилие и разнообразие которой следует предполагать на основании положения, что заросли водорослей являются первичным биотопом животного мира (Шёнборн, 1987). Так как основные особенности зарослей водорослей как среды обитания (т. е. это недифференцированный биотоп, состоящий из гомогенных структурных элементов — неуплощенных эластичных нитей, которые и сами служат источником питания, и являются субстратом для роста эпифитных бактерий и одноклеточных водорослей, и могут задерживать детрит, таким образом являясь неиссякаемым источником пищи) явно остались неизменными с докембрия до наших дней, то можно по аналогии (Там же) предположить, что и в вендских зарослях водорослей могли обитать животные, способные почти ко всем типам движений: они могли двигаться вперед, извиваясь и скользя вдоль и поперек нитей (как современные жгутиковые, микротурбеллярии, гастротрихи и тихоходки), а иногда передвигаясь и немного вплавь (как многие простейшие и коловратки), совершать змееподобное движение (как нематоды), которое находится в причинной взаимосвязи с возникновением метамерии, представляющей собой основополагающую ступень организации в мире многоклеточных животных (Гутманн, 1984; Clark, 1964). В зарослях водорослей не находят себе места крупные «пловцы» и крупные «скользящие животные» с ползательной подошвой (такие, как хитоны, моноплакофоры, переднежаберные гастроподы, голожаберные моллюски и планарии) (Шёнборн, 1987). С утолщением стенок водорослевые нити становятся менее гибкими, и разнообразие форм животных на них уменьшается (Там же). Кроме того, становится необходимым существование специальных грызущих или размельчающих аппаратов для питания грубой клетчаткой, такой как мы видим у

вендотений. Отсутствие в ископаемом состоянии остатков каких-либо элементов подобных аппаратов (на уровне, где встречаются вендотении) или следов «погрыза» на талломах вендотений позволяет предполагать, что в позднем венде не было еще животных, специализировавшихся на питании макрофитами и, может быть, вообще способных ими питаться, клетчатка же вендотенид разлагалась бактериями и актиномицетами (такими, как хорошо известная форма *Primoflagella speciosa* Gnil. (см. табл. I, фиг. 1).

На Восточно-Европейской платформе история бентосных микробных и водорослевых сообществ обрывается в конце ровенского времени (вероятно, из-за возросшей активности вагильного бентоса и биотурбации), начиная с лонтовы ископаемая летопись содержит информацию только о планктоне.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурзин М. Б. Тафономия и экология вендских органикостенных микрофоссилий//Палинология и полезные ископаемые: Тез. докл. VI Всесоюз. палинол. конф. Минск: БелНИГРИ, 1989. С. 39—40.
- Бурзин М. Б. Органикостенные микрофоссилии и события позднего венда Восточно-Европейской платформы//Стратиграфия верхнего протерозоя СССР (рифей и венд): Тез. докл. II Всесоюз. совещ. «Общие вопросы расчленения докембрия СССР». Уфа: РТП ПГО «Башкиргеология», 1990. С. 37—38.
- Вендотениды Восточно-Европейской платформы. Л.: Наука, 1988. 143 с.
- Гутманн В. Ф. Конструкционная морфология и филогенетическая реконструкция//XXVII Междунар. геол. конгр.: Докл. сов. геологов. М.: Наука, 1984. Т. 2. Палеонтология. С. 46—50.
- Заварзин Г. А. Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука, 1984. 199 с.
- Колосов П. Н. Верхнедокембрийские палеоальгологические остатки Сибирской платформы. М.: Наука, 1982. 96 с.
- Пиррус Э. А. Основные черты литогенеза вендских и кембрийских отложений Балтийской синеклизы и ее ближайшего обрамления//Фауны и стратиграфия венда и кембрия запада Восточно-Европейской платформы. Таллинн: АН ЭССР, 1986. С. 171—177.
- Федонкин М. А. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции Метазоа. М.: Наука, 1987. 175 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 226).
- Шёнборн В. О первичных биотопах животного мира//Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 1. С. 27—40.
- Burzin M. B. Upper Vendian organic-walled microfossils from the East-European platform//Третий Междунар. симпоз. по кембрийской системе: (Тез. докл.) Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1990. С. 77.
- Butterfield N. J., Knoll A. H., Sweet K. Exceptional preservation of fossils in an Upper Proterozoic shale//Nature. 1988. Vol. 334, N 6181. P. 424—427.
- Clark R. B. Dynamics in Metazoan evolution. Oxford: Clarendon press, 1964. 313 p.
- McMenamin M. A. S. The garden of Ediacara//Palaios. 1986. Vol. 1, N 2. P. 178—182.
- Seilacher A. Vendozoa: Organismic construction the Proterozoic biosphere//Lethaia. 1989. Vol. 22, N 3. P. 229—239.
- Vidal G. Are the late Proterozoic carbonaceous megafossils metaphytic algae or bacteria?//Ibid. N 4. P. 375—379.
- Wiessner W. The family Beffiatoaceae//The prokariotes: A handbook on habitats, isolation and identification of bacteria. B. etc.: Springer, 1981. Vol. 1. P. 380—389.

ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНОЕ БЕНТОСНОЕ СООБЩЕСТВО — ОСНОВНОЙ ПРОДУЦЕНТ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА МОРСКИХ ВЫСОКОУГЛЕРОДИСТЫХ БИОЛИТОГЕННЫХ ПОРОД

В широком ряду задач, которые охватывает проблема эволюции геологических процессов, особое место занимает решение вопросов, связанных с эволюцией условий накопления морских биолитогенных пород, богатых углеродом (горючие и черные сланцы), так как именно эти образования являют собой наиболее яркие следы «былых биосфер». Однако подход к решению этих вопросов во многом затруднялся сложностями в познании самой природы этих образований и в первую очередь из-за трудностей в установлении источника захороненного в них органического вещества (ОВ). Решение данной задачи, как нам представлялось, могло быть осуществлено с помощью междисциплинарного подхода и в первую очередь с привлечением микробиологической науки, накопившей в последние годы обширный материал по микробиотам современных морских акваторий, а также в едином подходе к исследованию объектов из максимально широкого стратиграфического диапазона. Для реализации такого подхода наиболее подходящим регионом являлась Восточно-Европейская платформа и ее складчатое обрамление, где сосредоточены все основные глобальные эпохи сланцenaкопления: нижнепалеозойская — диктионемовые сланцы и кукерситы ордовика Прибалтики, среднепалеозойская — доманиковые сланцы верхнего девона Приуралья и верхнедевонские сланцы Припятского прогиба, мезозойская — сланцы волжского яруса верхней юры и кайнозойская — палеоген-неогеновые сланцы юго-восточного погружения Б. Кавказа. Из многочисленных объектов докембрия нами были выбраны нижнепротерозойские сланцы КМА.

Проведенные палеомикробиологические исследования установили во всех изученных образцах массовые скопления литифицированных остатков цианобактерий, идентификация которых показала, что в современных морских водоемах эти микроорганизмы составляют бентосные цианобактериальные сообщества — маты. Это позволило сделать главный вывод, что эти сообщества и являлись основной экологической системой — продуцентом ОВ изученных пород.

Установление ведущей экологической системы раскрывает ряд важных обстоятельств накопления данных образований. Во-первых, мы получаем в руки ключ для объяснения причин захоронения ОВ в таких больших количествах. И дело не столько в том, что эта система одна из продуктивных в морских акваториях, хотя это само по себе немаловажно, сколько в том, что она максимально приспособлена для захоронения вырабатываемой ею же биомассы. Эту приспособленность определяют как придонное расположение сообщ-

щества в водоеме, так и прижизненная и посмертная литификация чехлов микроорганизмов, благодаря чему не существует практического временного разрыва между выходом микроорганизмов из состава биосферы и моментом, когда они становятся частью литосферы. Литификация не только определяет минеральный состав образующихся таким способом пород, но и способствует захоронению ОВ. Во-вторых, установленный факт дает возможность достаточно уверенно определить область накопления этих пород в бассейнах седиментации. Во всех случаях мы имеем дело с прибрежными фациальными обстановками — сублиторалью, литоралью и супралиторалью, т. е. с глубинами вод, где возможен фотосинтез (50—60 м). Анализ палеогеографических карт подтверждает это, так как из них следует, что накопление углеродистых биолитогенных пород происходило непосредственно в области границы суша—море, будь то островная суша в широком эпиконтинентальном море, то ли континентальная суша, обрамляющая узкие моря—заливы или проливы, или континентальные моря—озера. В-третьих, для накопления углеродистых пород с помощью цианобактериального мата должны были иметь место низкие скорости поступления терригенного материала, так как концентрация углерода в осадке является сравнительно медленным процессом. Низкие скорости поступления терригенного материала в фанерозое обусловлены сопряженностью эпох накопления данных пород с эпохами трансгрессий, причем с самыми начальными ее этапами. Максимально низкие скорости накопления осадков для докембрия — явление обычное. И наконец, подчеркнем и выдерживающуюся во времени такую закономерность, как приуроченность накопления углеродистых биолитогенных пород к началу разрастания вулканической деятельности, с которой связаны проявления мафического вулканизма, продукты которого несут наибольшее количество биогенов, что важно для обеспечения жизнедеятельности мата при ограниченном поступлении в водоем терригенного материала с суши.

Проведенные исследования показали, что достаточно достоверно выделяются два типа матов — нитчатый с доминантом типа современного *Microcoleus* и коккоидный с доминантом типа *Gloeocapsa*. Первым были образованы черные сланцы протерозоя КМА, диктиономовые сланцы ордовика, волжские сланцы верхней юры, а также вернеэоценовые и олигоценовые сланцы, вторым — кукурситы, доманиковые сланцы и сланцы сармата и меотиса.

Результаты исследования современных матов (Bauld, 1981) показывают, что коккоидные маты располагаются главным образом в литоральной зоне. Образованные подобным типом мата кукурситы и доманиковые сланцы также накапливались в зоне литорали. Об этом говорит наличие в них обильных остатков макрофауны, а в кукурситах и еще и частых пиризитированных следов перерыва. Признаком мелководья могут служить куполовидные строматолиты в доманиковых сланцах. Реальная скорость накопления углеродистых биолитогенных пород была несомненно ниже скорости роста кокко-

идно-сгустковых строматолитов — 1 мм/г (Logan et al., 1973), если учесть уплотнение осадка, биотурбации и т. п. Защитой организмов от переменных условий приливно-отливной зоны служили окружающие их толстые слизистые капсулы. Однако, несмотря на общий источник органического вещества и общность территории накопления, сформировавшиеся здесь кукерситы и доманиковые сланцы довольно резко отличаются друг от друга по условиям накопления, литологическим и химическим характеристикам. Так, кукерситы накапливались при аридном климате в несколько опресненных водах литорали моря—залива или пролива при практически полном отсутствии притока аллохтонного ОВ. Воды области накопления кукерситов были щелочными (рН более 7), поэтому литификация капсул микроорганизмов осуществлялась карбонатом. Относительно невысокая минерализация вод и пониженные количества сульфатов в воде явилось предпосылкой доминирования в процессах деструкции ОВ метаногенеза. Экстремально утяжеленный и экстремально облегченный изотопный состав углерода карбонатов кукерситов тому свидетельство (Жмур, Степанова, 1987).

Доманиковые сланцы формировались при гумидном климате, что обеспечивало поступление повышенных количеств кремнекислоты в водоем. Вода в приостровной литорали в широком эпиконтинентальном море была близка к полносоленой. Повышение солености влекло, по-видимому, и усложнение состава цианобактериального сообщества, которое выразилось во вкраплении в коккоидное сообщество нитчатых цианобактерий. Преимущественно кремнистая литификация чехлов микроорганизмов способствовала окислению какой-то части сапропелевого материала до гумоидного состояния, что наряду с притоком гумусового материала с островной суши в значительной степени подкисляло придонные воды и препятствовало масштабному выпадению карбонатов в пределах мата. Деструкция ОВ шла преимущественно по пути сульфатредукции.

В неогене коккоидные сообщества формировали высокоуглеродистые биолитогенные породы в области супралиторали моря—озера. Подтверждением тому служит установление в этих сланцах тонких соленых прослоев и комплекса микроорганизмов, характерного для так называемого эндобентосного, инкрустированного солью, цианобактериального мата, выделенного Джердес в Гавиш Себхе (Gerdes et al., 1985). Этот мат в условиях ограниченного притока вод для удержания воды углубляется под осадок — соль или ангидрит, которые не только удерживают воду, но и проводят свет организмам. Соленость вод достигает 300—340‰. Коккоидные и нитчатые микроорганизмы, входящие в состав мата, могут осуществлять как окислительный, так и анаэробный фотосинтез. Воды обладали высокой щелочностью (рН 9—11), при которой возможен перевод алюмосиликатов в растворенное состояние. Поэтому карбонатно-алюмосиликатная литификация одна из основных. Наряду с ней получила развитие и сульфатная биоминерализация (гипс). В формировавшуюся биомассу составной частью входила и гумусовая компонента,

которая образовывалась из высшей растительности. Резервуар серы в этой области был минимальным и быстро исчерпывался, и поэтому метаногенез был, по-видимому, основным процессом деструкции ОВ. Породы, образованные коккондным матом, имеют широкие вариации химического состава, вызванные разнообразием типов литификации микроорганизмов, их составляющих. Наибольшие колебания содержания обнаруживают карбонаты, кремнезем, алюминий, железо и органический углерод.

Маты с доминантом *Microcoleus* в современных условиях развиваются в зонах сублиторали. В условиях ограниченного поступления материала с суши и слабой динамике вод цианобактериальное бентосное сообщество выступало здесь как активнейший фактор седиментогенеза. Состав микробного сообщества, формировавшего протерозойские сланцы КМА, диктионемовые сланцы, а также сланцы эоцена и олигоцена, практически однотипен, кроме организма доминанта, обнаруживаются частые пурпурные серобактерии типа *Thiocapsa* и *Thiocystes*. Нарастание биомассы шло в окислительных условиях в первых миллиметрах мата, ниже которых в анаэробных условиях шла деструкция ОВ по пути сульфатредукции. Пурпурные бактерии развивались на границе аэробной и анаэробной зон и служили как бы заслоном на пути проникновения сульфидного слоя в область нарастания биомассы, образуя нерастворимый сульфид. Соленость, начиная с нормальной и выше, была присуща только области функционирования мата, мат как доминант предпочитает воды с такой соленостью. Расположенные выше воды в протерозойском и ордовикском бассейнах были распреснены, чему способствовал гумидный климат времени их образования и сопутствующий ему обильный континентальный сток.

Извлекаемые из растворенного и взвешенного стока кремнезем и тонкодисперсные силикаты шли на литификацию чехлов микроорганизмов. Верхнеэоценовые и олигоценовые сланцы формировались в аридном климате, что способствовало развитию еще и карбонатной, и сульфатной (гипс) минерализации. Граница засоленных вод располагалась выше поверхности мата. Реальные скорости накопления современных нитчатых строматолитов составляют 0,004 мм/год (Park, 1976). Следует полагать, что примерно такие же скорости имели место и при образовании данных пород.

Ведущий процесс биоминерализации микроорганизмов нитчатого мата (алюмосиликатное замещение) обусловил и выдержанность во времени химического состава пород, образованных с их помощью. Когда мы говорим о выдержанности химического состава, то в первую очередь имеем в виду практически полное отсутствие в них карбонатов, ровные содержания такого малоподвижного элемента, как алюминий, количество которого напрямую связано с выдержанным во времени содержанием органического углерода — средние содержания соответственно 11—13% и 8—11%.

Несколько по-иному происходило накопление волжских сланцев, в формировании которых также принимал участие нитчатый мат.

Главное отличие в том, что ламинарное цианобактериальное бентосное сообщество функционировало в своеобразной геоморфолого-гидрологической ловушке, образованной пониженной частью дна моря—пролива и границей раздела вод с различной соленостью и плотностью, ниже которой располагались застойные, зараженные сероводородом воды повышенной солености. Жесткие условия определили и состав сообщества, где доминантом являлась нитчатые цианобактерии из осцилляториевых типа современной *Phormidium limnetica*, способные осуществлять бескислородный фотосинтез. Пурпурные и зеленые бактерии развиваются в самом мате и на границе аэробных и анаэробных вод. Часть биомассы создавало планктогенное органическое вещество и, в частности, золотисных водорослей — кокколитофорид: наряду с наличием в сланцах остатков самих этих организмов (Люльева, Жмур, 1982; Яночкина, Букина, 1982) в экстрактах их керогена был обнаружен характерный для этих водорослей пигмент (Горленко, Погребенова, 1987). Хотя большая часть его разрушилась на границе вод с более высокими плотностными характеристиками, тем не менее высокое стояние анаэробных вод предотвращало его полное уничтожение.

Таким образом, проведенный анализ показал достаточно широкий спектр обстановок накопления высокоуглеродистых биолитогенных пород во временном интервале от протерозоя до неогена включительно, что дает возможность рассмотреть их с эволюционистических позиций и в первую очередь саму систему источников органического вещества. Согласно существующим представлениям (Awramik et al., 1976), наиболее вероятным путем эволюции синезеленых бактерий в докембрии был путь от коккоидных форм к нитчатым. В связи с этим следует полагать, что в катархее и нижнем архее коккоидные микроорганизмы и составили первое цианобактериальное сообщество в зоне литорали. Первый и второй планетарные всплески развития углеродистых биолитогенных пород (3,5—3,0 и 2,6—1,9 млрд лет тому назад) обязаны, на наш взгляд, возникновению соответственно первых протоконтинентов и первых крупных платформ, так как это приводило к массовому появлению свободных экологических ниш. Наиболее вероятно, что в эти периоды геологической истории произошло освоение цианобактериальной бентосной системой новой зоны обитания — зоны сублиторали. Состояла эта система уже из нитчатых организмов, которые обладали повышенной подвижностью и более высокими скоростями роста, чем коккоидные, и были способны уравнивать осадконакопление (Ibid.).

На докембрийском этапе цианобактериальное бентосное сообщество являлось ключевым фактором в развитии последующих изменений на Земле. Вызывая эти изменения, сообщество должно было само впоследствии к ним приспособляться. Будучи единственной биотой и обладая способностью в той или иной степени к прижизненной и посмертной литификации чехлов и капсул, а также способностью изменять щелочно-кислотное равновесие водной среды в результате фотосинтетической деятельности, это сообщество на до-

кембрийском этапе, по крайней мере на большей его части, осуществляло регулярную химическую очистку вод, убирая из них и переводя в осадок такие элементы, как Si, Al, Ca, Fe, P.

В палеозое с появлением практически всех типов микроорганизмов, присущих современным морям, цианобактериальная система вынуждена была войти во вновь появившийся биоценоз, разраставшийся как качественно, так и количественно. Появление высокоорганизованных форм в морях в целом благоприятно сказалось на сохранении жизнеустойчивости бентосных микробных систем в том плане, что при все возрастающих скоростях седиментации они брали на себя значительную часть по очищению вод от избытка содержащихся в ней различных элементов. Приспособлению способствовало также и широкое развитие в палеозое мелководных морей с их трансгрессивной направленностью и минимальным притоком терригенного материала. В это время в литорали широкое развитие получил коккоидный мат.

В мезо-кайнозойские коккоидная и нитчатая системы прошли очередную стадию своего развития. Коккоидная цианобактериальная бентосная система эволюционные преобразования претерпела в неогене, когда она выдвинулась на более высокие геоморфологические рубежи — в зону супралиторали. Здесь, в условиях сильного засоления вод, эта система, обогатившись нитчатыми организмами, могла выдерживать и повышенный приток терригенного материала. В результате образовался как бы новый тип цианобактериального бентосного мата — нитчато-коккоидный, который к тому же приобрел способность функционировать уже не над осадком, а под его тонким слоем, представленным солью или гипсом.

Нитчатая цианобактериальная бентосная система, наоборот, смогла сместиться в более отдаленные от берега участки моря, где функционировала полностью в анаэробных условиях, как это было при образовании горючих сланцев волжского яруса.

В современную эпоху цианобактериальные маты тяготеют к зонам литорали и супралиторали проливов и заливов, расположенных в засушливой зоне (Заварзин, 1987; Gerdes, Krumbein, 1987; и др.). Но при этом нельзя не упомянуть одного факта — наличия цианобактериальных сообществ на больших глубинах (даже абиссальных), где их жизнедеятельность обеспечивается в результате аноксигенного фотосинтеза в зонах горячих гидротермальных источников. То есть, если мысленно вернуться к катархейскому времени, то мы как бы имеем смещение во времени прибрежно-фациальной обстановки на глубину. Но при этом смещении не меняется приверженность микроорганизмов сообщества к определенным параметрам среды (температура, газовый режим), которые существовали на «заре жизни». Это еще раз подтверждает мировоззрения приверженцев мысли о том, что первичная жизнь развилась из бентосной жизни мелководья (Hesse et al., 1933; Давиташвили, 1973; Монин, 1987; и др.). И нужно думать, что условия у теплых гидротермальных источников

абиссальных глубин есть не что иное, как реликты древнейших условий функционирования мата, дошедшие до наших дней.

Поразительная выдержанность цианобактериального бентосного сообщества на столь большом промежутке геологического времени свидетельствует об ее персистентности, и если принять во внимание, что по высоте морфологической организации микроорганизмы докембрийских и фанерозойских матов не уступают современным, то и о консервативности микроорганизмов, составляющих сообщества.

Персистентность системы в первую очередь поддерживалась высокой степенью продуктивности. Даже в современных условиях сообщества бентосных цианобактерий на участках «себхи» могут поддерживать скорость образования первоначальной продукции 8—10 г/м² в день (Krumbein, Cohen, 1977; Cohen et al., 1980).

Консерватизм цианобактериальных систем, как считает Г. А. Заварзин (1984, 1987), имеет фундаментальный характер. Такое заключение весьма важно, поскольку оно оправдывает применяемый нами для расшифровки условий накопления высокоуглеродистых биолитогенных пород, образованных матом, метод актуализма и подтверждает справедливость представлений А. В. Сидоренко (1969) и А. Л. Яншина (1963) о применении этого метода для познания древнейших обстановок накопления осадочных пород.

Но сколь не консервативна была цианобактериальная система, порождавшая углеродистые биолитогенные породы, все же прогресс в их составе и построении имеется, хотя, конечно, он не так велик, как можно было ожидать, оперируя таким огромным временным интервалом. В большей мере этот прогресс коснулся коккоидной системы, которая усложнялась за счет вкрапления нитчатых микроорганизмов и которая в конечном счете из эпибентосной эволюционирует до эндобентосной. В меньшей степени эволюционирует нитчатая система, функционировавшая в зоне сублиторали.

Наряду с аквагенным бентосным источником ОБ практически на всей геологической истории в сложении биомассы осадка принимало участие ОБ аллохтонного происхождения. Количественный вклад его был минимальным. Но здесь, как нам представляется, имеется один принципиальный момент с точки зрения эволюции источников ОБ. Дело в том, что первая аллохтонная система, на наш взгляд, была сформирована на базе все той же цианобактериальной системы. Биолитогенные осадки, развивавшиеся на границе суша—море, в ходе смены береговой линии моря часто становились принадлежностью континента, где, разрушаясь, превращались в образования, которые представляли собой первый прообраз почв. Углеродистый материал этих почв в тех или иных количествах затем поставлялся в бассейны седиментации.

Аллохтонное ОБ и возврат биогенных элементов из разлагавшейся биомассы в продукционную ветвь, способствовали поддержанию постоянно высокой продуктивности мата. Особенно важен был этот источник в архее, так как при его отсутствии после первоначальной колонизации цианобактериальная система могла бы заглохнуть. Так

как процессы окисления аллохтонного материала происходили медленно, то приток гумифицированного аллохтонного ОВ в море был минимальным. Большой частью оно поступало в первозданном виде. Но это были дополнительные биогены, необходимые для нормального функционирования системы. Аллохтонное ОВ наряду с утилизацией его микроорганизмами вовлекалось в общий круговорот углерода в морской системе. С развитием окислительной атмосферы эволюционирует и аллохтонный источник ОВ, поставляющий в бассейн седиментации уже более окисленный материал (более гумифицированное ОВ) и в больших объемах. Начиная с силура—девона в область функционирования мата поступил гумус почв и прибрежных озер, образовавшийся из высших растений.

Роль планктогенного ОВ в формировании углеродистой компоненты была также весьма ограниченной. Строго говоря, у нас нет данных об участии этой системы в образовании органической компоненты данных пород за одним исключением — горючих сланцев волжского яруса, образование которых шло в центральной части моря—пролива.

Таким образом, из изложенного выше можно заключить, что эволюция источников органического вещества, принимавших участие в формировании высокоуглеродистых биолитогенных пород, происходила необратимым путем, усложняясь от простого к сложному, что заключалось в подключении к основной системе — продуценту ОВ — цианобактериальному мату с архея-протерозоя системы аллохтонного источника, а затем и спорадически с мезозойского времени планктогенного ОВ.

К биогенным факторам накопления углеродистых биолитогенных пород, несомненно, относятся и процессы литификации, которые, как показывает анализ, тесно сопряжены с глобальной эволюцией питающих провинций, с увеличением солености вод областей обитания мата во времени и увязывающейся с ней щелочно-кислотным резервом вод, а также с прогрессирующей аридизацией климата. Действительно, если рассматривать процессы литификации во временном срезе, то следует отметить, что на самых ранних этапах накопления данных пород, до протерозоя включительно, преобладал кремнистый и алюмосиликатный тип минерализации, с верхнего докембрия по мезозой включительно доминирует кремнисто-карбонатный тип, а в кайнозой доминирующим становится карбонатно-алюмосиликатный и сульфатный.

И в заключение отметим, что прослеженные в пределах рассматриваемого региона два типа цианобактериальных матов на протяжении протерозоя—неогена имеют и более древнюю историю: сообщество нитчатых цианобактерий было обнаружено в кремнистых сланцах Варравуна в Австралии возрастом 3,5 млрд лет тому назад, а коккоидных — в углеродистых кремнистых сланцах группы Онвервахт в Ю. Африке, имеющих тот же возраст (Lowe, 1980; Knoll, Barghoorn, 1977). И те и другие (Awramik, 1984) были отнесены к строматолитоподобным породам. Г. А. Заварзин (1984) разделяет

пластовые строматолиты по типу образующего их сообщества — на нитчатые и коккоидные. К строматолитам относят и современные образования, связанные с деятельностью цианобактериальных матов (Knoll, Awramik, 1983; и др.). Приведенное дает нам основание отнести с генетических позиций изученные породы в разряд углеродистых пластовых строматолитов.

ЛИТЕРАТУРА

- Горленко В. М., Погребнова Н. И. Участие фотосинтезирующих микроорганизмов в образовании горючих сланцев Волжского бассейна//Горючие сланцы. 1987. № 4 (2). С. 120—129.
- Давиташвили Л. Ш. Эволюция условий накопления горючих ископаемых. М.: Наука, 1971. 297 с.
- Жмур С. И., Степанова И. А. Изотопный состав углерода и кислорода карбонатов сланценой толщи Эстонского месторождения//Горючие сланцы. 1987. № 4/1. С. 30—36.
- Заварзин Г. А. Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука, 1984. 260 с.
- Заварзин Г. А. Особенности эволюции прокариот//Эволюция и биоценоотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 144—158.
- Людьева С. А., Жмур С. И. Наннопланктон верхнеюрских отложений Восточного Заволжья//ДАН СССР. 1982. Т. 263, № 5. С. 1197—1200.
- Сидоренко А. В. О едином историко-геологическом принципе изучения докембрия//Там же. 1959. Т. 186, № 1. С. 166—169.
- Янишич А. Л. Принцип актуализма и проблема эволюции геологических процессов//Пути и методы познания закономерностей развития Земли. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 1—8.
- Awramik S. M. Ancient stromatolites and microbial mats//Microbial mats: Stromatolites. N. Y., 1984. Vol. 3. P. 1—23.
- Awramik S. M., Margulis L., Barghoorn E. S. Evolutionary processes in the formation of stromatolites//Stromatolites. Amsterdam: Elsevier, 1976. P. 149—162.
- Bauld J. Microbial mats in marginal marine environments: Shark Bay, Western Australia and Spencer Gulf, South Australia//Microbial mats: Stromatolites. N. Y., 1984. Vol. 3. P. 39—58.
- Cohen Y., Aizenshtat Z., Stoller A., Jorgenson B. B. The microbial geochemistry of Solar Lake Sonai//Biogeochemistry of ancient and modern environments. B.: Springer, 1980. P. 167—172.
- Gerdes G., Krumbein W. E., Holtkamp J. Salinity and water activity related zonation of microbial communities and potential stromatolites on the Gavish Sabkha//Hypersaline ecosystems. B., Heidelberg, N. Y.; Tokio, 1985. P. 238—256.
- Gerdes G., Krumbein W. E. Biotaminated deposits//Lect. Notes Earth Sci. 1987. Vol. 9. P. 1—183.
- Hesse K., Allee W. C., Schmidt K. P. Ecological animal geography. N. Y., 1933. 215 p.
- Knoll A. H., Awramik S. M. Ancient microbial ecosystems. Microbial geochemistry. Oxford: Blackwell, 1983. P. 287—315.
- Knoll A. H., Barghoorn E. C. Archean microfossils showing evidence of cell division//Science. 1977. Vol. 198. P. 396—399.
- Krumbein W. E., Cohen Y. Primary production mat formation and lithification changes of oxygenic and facultative anoxygenic cyanophytes (cyanobacteria)//Fossil algae. B.: Springer, 1977. P. 36—57.
- Logan B. W., Hoffman P., Gebelin C. D. Algal mats, cryptalgal fabrics and structures Hambelin Pool, Western Australia//Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem. 1974. N 22. P. 140—194.
- Lowe D. R. Stromatolites 3, 400-myр old from the Archean of Western Australia//Nature. 1980. Vol. 294. P. 441—443.
- Park R. A note on the significance of lamination in stromatolites//Sedimentology. 1976. Vol. 23. P. 379—393.

РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ В РАННЕДИАГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЯХ У ДРЕВНИХ ЛИНГУЛЯТ (БРАХИОПОДЫ)

О важной роли микроорганизмов в фосфатонакоплении известно давно. Ж. Лука и Л. Прево (1984) экспериментально доказали возможность синтеза апатита из органических фосфатсодержащих соединений в морской воде при участии бактерий. По их данным, бактерии способствуют расщеплению крупных органических молекул на сахара, которые служат источником энергии, фосфорную кислоту и азотистые соединения, и повышают рН среды. При $\text{pH} > 7$ фосфорная кислота взаимодействует с кальцитом или любым другим источником кальция, в результате образуется апатит. Иногда отложение апатита происходит непосредственно в клетках бактерий, минерализуя их.

Данные Г. Т. Батурина (1978), Ю. Н. Занина и др. (1987), Э. А. Еганова (1988) и многих других подтверждают большое значение посредничества бактерий при трансформации органического вещества в неорганический фосфат. Ими как в древних, так и в современных фосфоритах обнаружены фосфатизированные бактериальные тела среди тоже фосфатизированных нитей водорослей и копролитов, среди покрытых фосфатной пленкой раковин и обломков моллюсков, скелетов других животных. Фосфатизация осуществлялась скорее всего на дне за счет фосфора, высвобождавшегося в процессе распада органического материала; фосфор мог поступать и с суши с речными стоками или из гидротермальных источников или еще каким-либо путем (Холодов, 1984). На бактериальное происхождение фосфоритовых зерен, слагающих современные и эоценовые фосфоритовые конкреции в восточной части Тихого океана, указывают М. Лембо и К. Монти (Lamboy, 1987).

В данной статье речь пойдет о посмертном преобразовании с помощью микроорганизмов раковин лингулят (*Lingulata*) — небольшого класса в типе *Brachiopoda*, минеральная часть скелета которых состоит из фосфата кальция, а не из карбоната кальция, как у двух других классов этого типа, а также у моллюсков, кораллов, иглокожих и проч. Такой состав раковин делает лингулят подходящей моделью для изучения процесса фосфатизации, которым и являются по существу происходящие в их раковинах преобразования. Здесь этот процесс не зависит от количества фосфора, имеющегося в окружающей среде, а связан лишь с физико-химическими условиями, в которые попадают раковины после смерти.

Лингуляты — очень древние животные. Они появились почти с самого начала кембрия одновременно с большим числом других групп организмов, имевших, как и лингуляты, скелет из фосфата кальция. Но если большинство групп, обладавших фосфатным скелетом, вымерло к середине кембрия, то лингуляты продолжали

успешно развиваться в течение всего раннего палеозоя, позже число их в донных биотах сильно сократилось, но представители двух (из пяти существовавших в кембрии и ордовике) отрядов обитают и в современных морях. То есть мы имеем возможность сравнивать строение раковин у древних форм и у их современных потомков.

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИНЫ У СОВРЕМЕННЫХ ЛИНГУЛЯТ

Раковины современного рода *Lingula* построены тонкими протяженными минеральными слоями, субпараллельными поверхности створок, чередующимися с органическими слоями. Минеральные слои пронизаны микропорами диаметром около 1 мкм, которые проходят сквозь минеральный слой и слепо заканчиваются в органическом, внутрь пор заходят органические тяжи. Сами минеральные слои по существу представляют собой органо-минеральный агрегат; они состоят из органического матрикса, в котором заключены мелкие игольчатые кристаллиты фосфата кальция размером от 500 до 2000 Å. Органические слои лишены пор и сложены тонкими фибриллами менее 100 Å в длину (Iwata, 1981). Микроструктура раковин других современных родов лингулят тоже характеризуется чередованием минеральных и органических слоев, хотя детали ультраструктуры отличаются от наблюдаемых у лингулы (Watabe, Pan, 1984).

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИНЫ У ДРЕВНИХ ЛИНГУЛЯТ

Раковины древних лингулят тоже построены минеральными слоями, субпараллельными поверхностям створок. Соотношение слоев друг с другом у разных отрядов различается. Отдельные слои могут разделяться узкими полыми промежутками (некоторые *Lingulida*); могут соединяться между собой перпендикулярными к ним столбиками (*Acrotretida*); промежутки между слоями иногда заполнены тонкими, хаотично расположенными минеральными стержнями (*Discinida* и некоторые *Lingulida*); стенки створок могут быть пронизаны каналами, которые на поверхности заканчиваются иглами (*Siphonotretida*).

Состав минеральных слоев как у древних, так и у современных лингулят очень близок и представлен карбонатсодержащим фтор-апатитом, близким к франколиту ($\text{Ca}_{10}[(\text{P}, \text{C})\text{O}_4]\text{F}_2$). Органические слои у современных форм составляют около 50% объема раковины и сложены протеинами и хитином. По всей вероятности, количество органики, участвовавшей в строении раковин древних лингулят, было не меньше (Ушатинская и др., 1988).

Долгое время ни у кого не вызывало сомнения, что у древних лингулят раковины состоят из первичных минеральных слоев, а разделяющие их пустые промежутки — места, где при жизни были органические слои, хотя допускалось, что процессы посмертной фосфатизации органики могли иметь место (Poulsen, 1971). Однако даже при поверхностном сравнении строения раковин некоторых

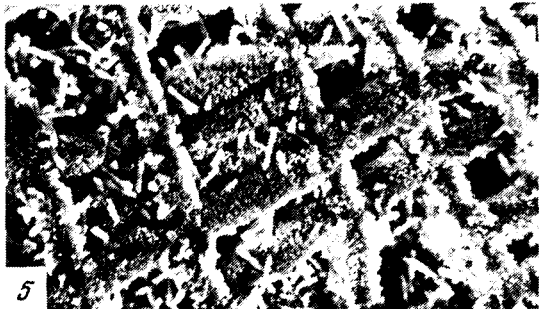
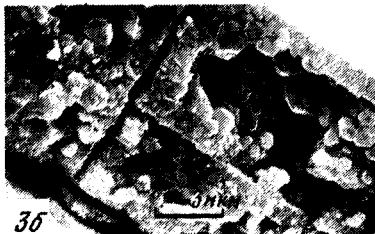
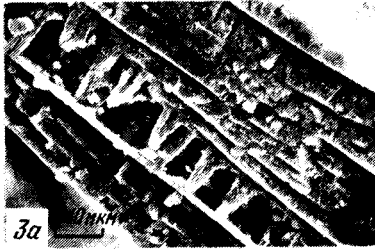
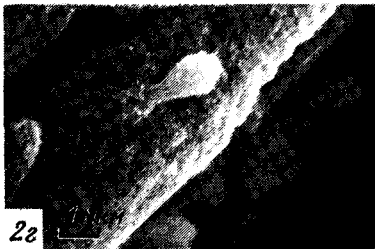
древних и современных лингулят обращает на себя внимание следующее противоречие: у современных брахиопод поры, когда они есть, пронизывают минеральные слои, у древних же, по общепринятой интерпретации, поры проходили сквозь органические (их слепками считаются столбики у акротретид), минеральные слои были сплошными. Поэтому недавно возникло предположение, что микроструктура у некоторых древних лингулят, наблюдаемая сейчас, не первична (Ушатинская, Зезина, 1988). Она сформировалась после смерти благодаря раннедиагенетическим процессам, в ходе которых часть фосфатного материала из органических и минеральных слоев была переотложена в пространство, при жизни занятое органикой. Наиболее наглядно это может быть показано на примере лингулят из отряда Acrotretida.

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИН У ДРЕВНИХ АКРОТРЕТИД

Первые представители акротретид появились в нижнем кембрии — в верхах атдабанского яруса, последние известны из нижнего девона. Раковины их обычно очень мелкие — от 1 до 5—6 мм. Стенка раковины построена тонкими протяженными минеральными слоями, соединенными между собой округлыми в сечении столбиками (табл. I, фиг. 1). Каждый слой состоит обычно из двух пластин, плотно прилегающих друг к другу или с узкой щелью между ними. Пластины сложены тесно упакованными тонкими игольчатыми кристаллитами или призматическими пластинками длиной 2—4 мкм, ориентированными перпендикулярно к их поверхностям (табл. I, фиг. 2а, б). Столбики сложены того же размера кристаллитами или пластинками, располагающимися перпендикулярно к их оси. Внутри столбиков обыкновенно проходит полый округлый в сечении канал или ось, к которой кристаллиты сходятся.

Однако в некоторых местонахождениях встречены раковины, у которых участки стенок, прилегающие к внешней и внутренней сторонам створок, построены различно. Створки у внешней стороны состоят из относительно толстых слоев (до 10 мкм), разделенных узкими промежутками. Слои сложены коллофаном — скрытокристаллическим апатитом, в котором иногда различаются отдельные сферолиты, и пронизаны многочисленными порами диаметром около 1 мкм. Части стенок, прилегающие к внутренней стороне, имеют типичное для акротретид строение: это слои, состоящие из пары пластин, и соединяющие их столбики. Внутри столбиков проходит полый канал диаметром около 1 мкм (см. табл. I, фиг. 3а).

Представляется, что наблюдаемое строение наиболее близко к первичному. Вероятно, сразу после смерти животных органическое вещество с наружной части раковины, в том числе из пор, было разложено и вынесено, поэтому сохранились ближайшие к поверхности исходные минеральные слои. Как и при жизни, они пронизаны порами, а составляющее их минеральное вещество превращено в коллофан с отдельными элементами сферолитовой структуры. Из



более глубоких участков стенок органика, по всей вероятности, не была быстро вынесена, и там произошло обычное для этих раковин ее разложение с последующим переотложением фосфата в освободившееся пространство. Выходит, что раковины акротретид при жизни состояли из чередующихся минеральных и органических слоев, первые были пронизаны порами, куда входили органические тяжи, соединявшие органические слои. Органическая часть представляла собой каркас, напоминающий «этажерку», построенную тонкими протяженными слоями, соединенными перемычками. В промежутках между слоями размещалась существенно минеральная часть. Как и у современных лингулят, она, по всей вероятности, состояла из игольчатых или собранных в сферолиты кристаллитов фосфата кальция, заключенных в органический матрикс.

ПОСМЕРТНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ В РАКОВИНАХ АКРОТРЕТИД

После смерти раковины акротретид оказывались на дне близ границы раздела вода/осадок — в зоне интенсивной биологической активности. Органика, заключенная в створках, как показали эксперименты Лука и Прево (1984), с помощью микроорганизмов расщеплялись на сахара и ряд простых соединений, в том числе на фосфорную кислоту, фосфат натрия, азотистое основание, одновременно повышался pH среды. Образовавшийся раствор заполнял пространство между минеральными слоями, частично растворяя и их и тем самым переводя дополнительно в подвижное состояние ионы Ca^{+2} , PO_4^{-3} и F^{-1} . В результате внутри органического пространства складывалась система, состоявшая из «островков» первичных минеральных слоев (твердая фаза), заключенных в растворе с фосфатообразующими компонентами (жидкая фаза). При $\text{pH} > 7$ и достижении необходимой концентрации ионов Ca^{+2} и PO_4^{-3} возникали предпосылки для кристаллизации фосфата кальция. Граница раздела фаз всегда является энергетически неуравновешенной и активной

Таблица 1

Фиг. 1. *Hadrotreta fragilis* Ushatinskaya. Экз. ПИН, № 4290/22, поперечный скол спиной створки, $\times 400$. Северо-восточный Казахстан, район ст. Бозшаколь, средний кембрий, майский ярус.

Фиг. 2. *Keyserlingia buchii* (de Vern.). Экз. ПИН № 4290/27, а — участок поперечного скола створки, видно строение столбика; б — то же, видны расщепленные кристаллы апатита и часть фосфатизированного микроорганизма; в — то же, фосфатизированное тело микроорганизма; г — то же; Ленинградская область, гора Воронья, верхний кембрий, ладожская свита.

Фиг. 3. *Erbotreta singularis* Ushatinskaya. Экз. ПИН № 4290/25, а — поперечный скол спиной створки, б — то же, другой участок; Хакасская АО, гора Сладкие Коренья, средний кембрий, амгинский ярус.

Фиг. 4. *Erbotreta* sp. Экз. ПИН № 4290/26, поперечный скол спиной створки, между пластинами и столбиками, слагающими створку, видны фосфатизированные тела микроорганизмов. Там же, где экземпляр, изображенный на фиг. 3.

Фиг. 5. *Keyserlingia buchii* (de Vern.). Экз. ПИН № 4290/12, поперечный скол створки, видны фосфатизированные тела микроорганизмов, $\times 3000$. Там же, где экземпляр, изображенный на фиг. 2.

для образования зародышей минералов (Григорьев, Жабин, 1976). Возникшие зародыши становились центрами кристаллизации и росли в виде тонких вытянутых кристаллов апатита по мере поступления новых порций раствора. Длинная ось кристаллов располагалась нормально по отношению к плоскостям слоев и осям пор, пронизывавших слои.

Росту кристаллов могли способствовать, с одной стороны, присутствие в растворе небольшого количества фтора, стимулирующего фосфатообразование, с другой — умеренное количество ионов Ca^{+2} , которые, наоборот, тормозят процесс. По мере растворения первичных минеральных слоев увеличивались мощность новообразующихся.

В некоторых случаях в пластинах наблюдается расщепление кристаллов апатита. Это выражается в увеличении угла расхождения осей отдельных кристаллитов, т. е. кристалл как бы разделяется на отдельные блоки, приобретая форму веера (см. табл. I, фото 26). В природе такое расщепление часто происходит при быстрой кристаллизации из поверхностных растворов (примером могут служить ледяные узоры на стекле). Оно вызывается оседанием посторонних частиц, каковыми могли быть бактерии, переполнявшие раствор, на растущие грани кристаллов. Частицы способствуют адсорбции растворенного вещества на поверхности граней и тем самым расклинивают решетку растущего кристалла (Юшкин, 1966).

Перекристаллизация тонкодисперсного материала всегда сопровождается уменьшением потенциальной энергии, к которому стремится любая система, потому данный процесс был необратим.

ОСТАТКИ МИКРООРГАНИЗМОВ ВНУТРИ РАКОВИН ЛИНГУЛЯТ

На сколах створок древних лингулят при большом увеличении неоднократно встречались микроскопические структуры, по форме и размерам напоминающие бактерии. На фото 2—5 (табл. I) в пространстве между слоями и столбиками, слагающими створки *Erbotreta* и *Keyserlingia*, видны образования круглой формы или имеющие вид гантелей или веретена. Иногда близкие по размерам структуры напоминают по форме булаву. Обращает на себя внимание, что все эти образования имеют близкие размеры в пределах 1—2 мкм. Представляется, что это остатки бактерий, принимавших участие в разложении органического вещества, тела которых после смерти были замещены фосфатом кальция.

Мною уже описывался эксперимент, когда в 10%-ную соляную кислоту были помещены несколько створок *Obolus* sp. из нижнего ордовика Прибалтики (Ушатинская, 1990). После полного растворения слагающего их апатита на две остались хлопья, состоящие из фосфатизированных остатков микроорганизмов, принимавших участие в разложении органических слоев. Устойчивость их к растворению в кислоте, по всей вероятности, объясняется присутствием в них фоссилизированной органики (Голубев, 1981).

СЛУЧАИ ПРИСУТСТВИЯ ПОСМЕРТНЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ В РАКОВИНАХ

Имеются местонахождения с остатками раковин лингулят, в которых описанный процесс посмертного преобразования либо не происходил, либо был минимальным. В таких створках сохранилось первичное строение, так как фоссилизация органофосфатного материала, из которого состояли их раковины, происходила на месте без растворения, переноса и переотложения.

Одно местонахождение приурочено к нижней части куонамской свиты (средний кембрий) в разрезе Чекуровка (низовья р. Лены). Брахиоподы извлечены из битуминозных глинистых известняков, вместе с ними выделено большое число мелких кристаллов пирита. Этот минерал формируется на дне ниже границы окислительно-восстановительного раздела, т. е. при недостатке в окружающей среде кислорода, а значит, и при невысокой бактериальной активности (Геологический словарь, т. II, 1973).

Второе местонахождение находится на горе Сладкие Коренья — в пределах Батеневского кряжа, Алтае-Саянской области. Брахиоподы заключены в органогенно-детритовых известняках сладкореньевской свиты среднего кембрия. По данным Т. Н. Херасковой, эти известняки накапливались в результате неоднократных спазматических оползневых и обвальных перемещений осадков из мелководья в более глубокие части бассейна. Вероятно, при этом могли происходить мгновенные прижизненные захоронения раковин брахиопод под большой толщей осадка, где деятельность микроорганизмов из-за слабого доступа кислорода тоже была минимальной.

Таким образом, интенсивность посмертных преобразований в раковинах лингулят находится в прямой зависимости от геохимических обстановок формирования осадков, где происходило их захоронение.

Выходит, что наблюдаемая сейчас микроструктура раковин у древних фосфатных брахиопод — лингулят — во многих случаях не первична. Она оформлялась после смерти животных на стадии раннего диагенеза. Процесс посмертного преобразования заключался в разложении первичного органического и минерального вещества, переносе и переотложении в виде фосфата кальция и происходил в ограниченном пространстве внутри створки. Он осуществлялся за счет соединений, заключенных в органических и минеральных слоях, слагавших створки брахиопод. Важнейшая роль в этом процессе принадлежала микроорганизмам. В условиях, где микробильная деятельность была подавлена, посмертной перестройки в раковинах либо не происходило, либо она была минимальной.

Изложенные в статье данные, с одной стороны, помогают воссоздать первичное строение лингулят для уточнения их систематики, эволюции и филогении, а с другой, — делают лингулят подходящей моделью для изучения процесса фосфатизации органического вещества, широко распространенного в природе, и роли в нем микроорганизмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Батурин Г. Н. Фосфаты на дне океанов. М.: Наука, 1973. 232 с.
 Геологический словарь. Т. 2. М., 1973.
- Голубев С. Б. Реальные кристаллы в скелетах кокколитофорид. М.: Наука, 1981. 162 с.
- Григорьев Д. П., Жабин А. В. Онтогенез минаралов. М.: Наука, 1975. 339 с.
- Еганов Э. А. Фосфоритообразование и строматолиты. Новосибирск, 1988. 89 с.
- Занин Ю. Н., Горленко В. М., Миртов Ю. В. и др. Бактериоморфные образования в желваковых и зернистых фосфоритах//Геология и геофизика. 1987. № 2. С. 43—49.
- Лука Ж., Прево Л. Синтез апатита: К вопросу о новой модели генезиса осадочных фосфоритов//XXVII Междунар. геол. конгр.: Докл. сов. геологов. М., 1984. Т. 15. С. 59—68.
- Ушатинская Г. Т. О роли бактерий в консервации раковин лингулид из нижнего палеозоя Прибалтики//ДАН СССР. 1990. Т. 311, № 1. С. 215—218.
- Ушатинская Г. Т., Зезина О. Н. О возможном механизме посмертного преобразования вещества раковины фосфатно-кальциевого состава у древних беззамковых брахиопод//ДАН СССР. 1988. Т. 300, № 5. С. 700—703.
- Ушатинская Г. Т., Зезина О. Н., Попов Л. Е., Путивцева Н. В. О микроструктуре и минеральном составе брахиопод с фосфато-кальциевой раковиной//Палеонтол. журн. 1988. № 3. С. 45—55.
- Холодов В. П. Проблемы формирования эпох рудогенеза в осадочном процессе//Эволюция осадочного рудообразования в истории Земли. М.: Наука, 1984. С. 5—33.
- Юшкин Н. П. Морфология и рост расщепленных кристаллов целестина//Генезис минеральных индивидов и агрегатов. М.: Наука, 1966.
- Iwata K. Ultrastructure and mineralization of the shell of *Lingula unguis* Linné (Inarticulate Brachiopod)//J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV. 1981. Vol. 20, N 1. P. 35—56.
- Lamboy M. Z., Monty C. Z. V. Bacterial origin of phosphatized grains//Terra cognita. 1987. Vol. 7, N 2/3. P. 207.
- Poulsen V. Notes on an Ordovician Acrotretacean brachiopods from the Oslo region//Bull. Geol. Soc. Denmark. 1971. Vol. 20. P. 267—278.
- Watabe N., Pan Chi miao. Phosphatic shell formation in Atramate brachiopods//Amer. Zool. 1984. Vol. 24. P. 977—985.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
<i>Соколов Б. С.</i> От биосферы прошлого к ее будущему.	4
<i>Розанов А. Ю.</i> Проблемы изучения эволюции древней биосферы.	10
<i>Пономаренко А. Г.</i> Основные события в эволюции биосферы.	15
<i>Захаров В. А., Бейзель А. Л., Бетехтина О. А., Волкова В. С., Грацианова Р. Т., Елкин Ф. А., Журавлева И. Т., Зыкин В. С., Кульков Н. П., Курушин Н. И., Сенников Н. В., Троицкая Т. Н.</i> Основные биотические события в фанерозое Сибири.	25
<i>Пономаренко А. Г., Дмитриев В. Ю.</i> Эволюция разнообразия и устойчивость экосистем.	54
<i>Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С.</i> Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель сопряженной эволюции и биоты.	60
<i>Герман А. Б.</i> Палеофлористические и палеоклиматические изменения в позднем мелу Анадырско-Корякского субрегиона.	95
<i>Чумаков Н. М.</i> Проблемы палеоклимата в исследованиях по эволюции биосферы.	106
<i>Холодов В. Н.</i> К проблеме эволюции осадочного процесса в истории Земли.	123
<i>Виноградов В. И.</i> Эволюция геохимической роли биосферы по изотопным данным.	167
<i>Покровский Б. Г.</i> Изотопно-геохимические репперы верхнего докембрия.	174
<i>Рышков М. М.</i> Флюидный состав раковин некоторых моллюсков и газовый режим среды.	187
<i>Малиновский Ю. М.</i> Биосферные ритмы и задачи их изучения.	191

<i>Закруткин В. Е.</i> О масштабах накопления органического вещества в докембрии и фанерозое.	202
<i>Заварзин Г. А.</i> Развитие микробных сообществ в истории Земли.	212
<i>Герасименко Л. М., Заварзин Г. А.</i> Реликтовые цианобактериальные сообщества.	222
<i>Сергеев В. Н.</i> Цианобактериальные сообщества на ранних этапах эволюции биосферы. . .	254
<i>Вейс А. Ф.</i> Органостенные микрофоссилии докембрия — важнейший компонент древней биоты.	265
<i>Бурзин М. Б.</i> Микробные бентосные сообщества позднего венда.	282
<i>Жмур С. И.</i> Цианобактериальное бентосное сообщество — основной продуцент органического вещества морских высокоуглеродистых биологических пород.	294
<i>Ушатинская Г. Т.</i> Роль микроорганизмов в раннедиагенетических преобразованиях у древних лингулят (брахиоподы).	303

CONTENTS

Introduction	3
<i>Sokolov B. S.</i> From the biosphere of the past to its future.	4
<i>Rozanov A. Yu.</i> Problems of the study on the evolution of the ancient biosphere.	10
<i>Ponomarenko A. G.</i> Principal events in the evolution of the biosphere.	15
<i>Zakharov B. A., Beizel A. L., Betekhtina O. A., Volkova V. S., Gratsianova E. A., Zhuravleva I. T., Zysin V. S., Kulikov N. P., Kurushin N. I., Sennikov N. V., Troitskaya T. N.</i> Principal biotic events in the Phanerozoic of Siberia.	25
<i>Ponomarenko A. G., Dmitriyev V. Yu.</i> Evolution of the diversity and stability of ecosystems.	54
<i>Kalandadze N. N., Rautyan A. S.</i> The Jurassic ecological crisis of terrestrial tetrapod community and the eurytic model of the conjugated evolution and biota.	60
<i>German A. B.</i> Palaeofloristic and palaeoclimatic changes in the Late Cretaceous of the Anadyr'- Koryakia subregion.	95
<i>Chumakov N. M.</i> Problems of palaeoclimate in studies on the evolution of the biosphere.	106
<i>Kholodov V. N.</i> To the problem of the sedimentation process evolution in the history of the Earth.	123
<i>Vinogradov V. I.</i> Evolution of the geochemical role of the biosphere, according to isotope data.	167
<i>Pokrovsky B. G.</i> Isotopic-geochemical markers of the Upper Precambrian.	174
<i>Ryzhkov M. M.</i> Fluid composition of shells of some mollusks and a gas regimen of the environment.	187
<i>Malinovskiy Yu. M.</i> Biosphere rhythms and the tasks of their study.	191
	313

<i>Zakrutkin V. E.</i>	
On the scale of accumulation of the organic matter in the Precambrian and Phanerozoic.	202
<i>Zavarzin G. A.</i>	
Development of microbe communities in the history of the Earth.	212
<i>Gerasimenko L. M., Zavarzin G. A.</i>	
Relict cyanobacterial communities.	222
<i>Sergeyev V. N.</i>	
Cyanobacterial communities at early stages of the evolution of the biosphere. . .	254
<i>Veis A. F.</i>	
Organic-walled microfossils of the Precambrian is the most important component of the ancient biota.	265
<i>Burzin M. B.</i>	
Microbial benthic communities of the Late Vendian.	282
<i>Zhmur S. I.</i>	
Cyanobacterial benthic community is the main producer of the organic matter of marine biolithogenic rocks rich in carbonate.	294
<i>Ushatinskaya G. T.</i>	
Role of microorganisms on the earlydiagenetic transformations in ancient lingulata (brachiopoda).	303

Издание научное

**ПРОБЛЕМЫ
ДОАНТРОПОГЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ
БИОСФЕРЫ**

Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом РАН

Редактор издательства Е. Ю. Федорова
Художественный редактор Н. Н. Михайлова
Технический редактор И. Н. Жмуркина
Корректор А. Б. Васильев

ИБ № 45
ЛР № 020297 от 27.XI.91 г.

Сдано в набор 15.03.93.
Подписано к печати 05.11.93
Формат 60 × 90 ¹/₁₆. Гарнитура таймс
Печать офсетная. Усл. печ. л. 20.
Усл. кр. отт. 20,3. Уч.-изд. л. 23,26
Тираж 730 экз. Тип. зак. 4407

Издательство «Наука»
117485, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 94а
Московская типография № 2 ВО «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10