РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ПРОБЛЕМЫ ДОАНТРОПОГЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

Эволюция биосферы

МОСКВА «НАУКА» 1993

УДК 576.12

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*

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

ISBN 5-02-004538-1

© Российская академия наук, 1993
© Коллектив авторов, 1993

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 deversity. 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 deversity. 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. Сенников, Т. Н. Троицкая

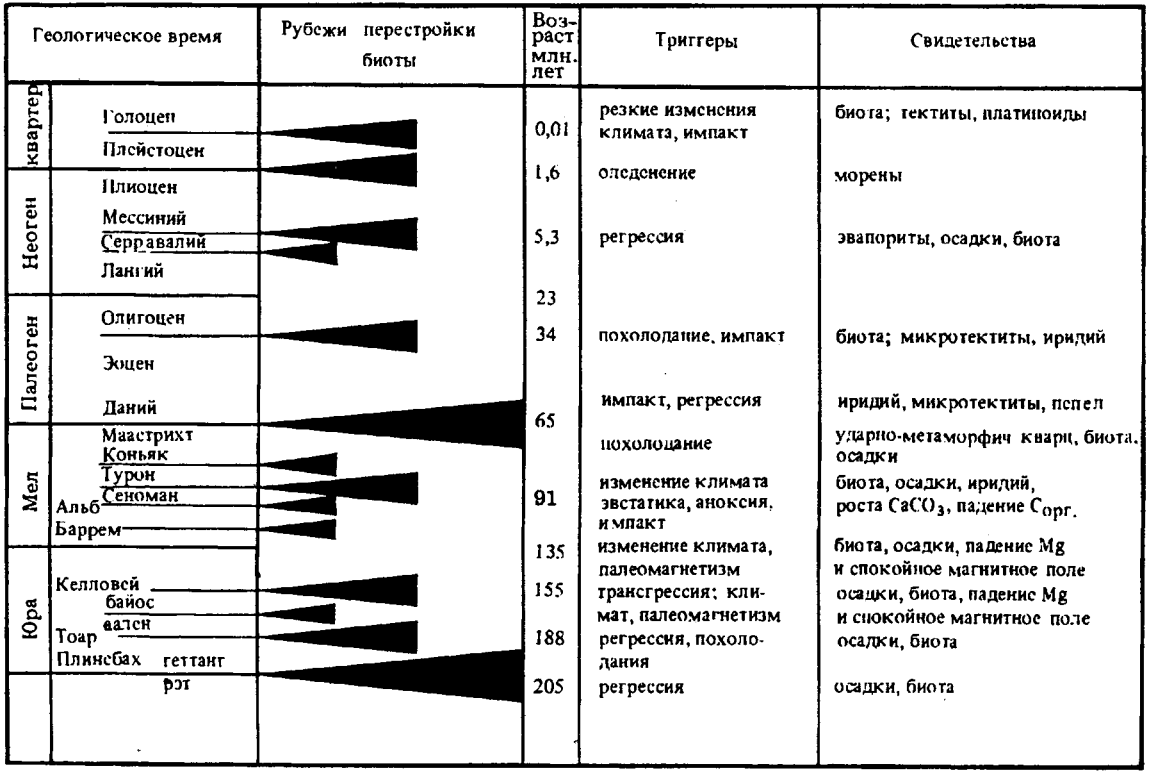
ОСНОВНЫЕ БИОТИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ В ФАНЕРОЗОЕ СИБИРИ

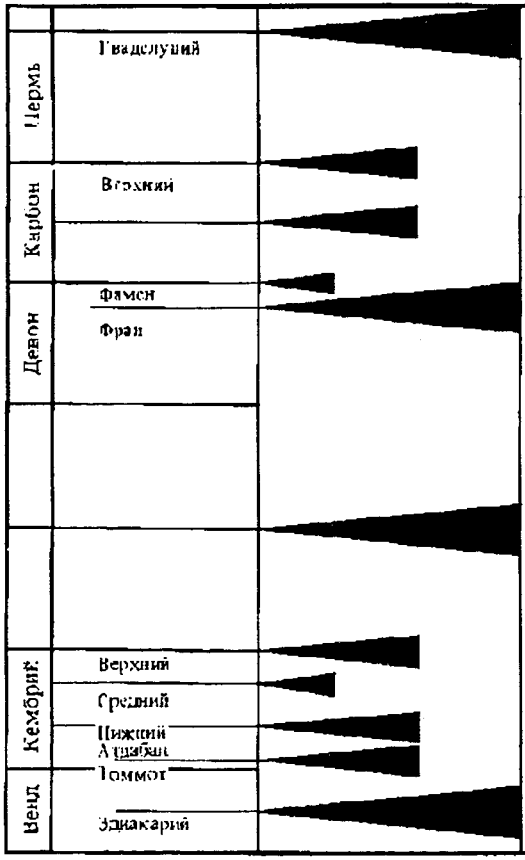
В соответствии с учением В. И. Вернадского современная биосфера — это итог развития биосфер геологического прошлого. Следы былых биосфер сохранились в стратисфере — верхней оболочке Земли, продуцированной круговоротами в палеобиосферах. Исследование былых биосфер по их следам позволяет понять некоторые 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 десятков 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





250	оледенение, регрессия импакт	тиллиты, осадки, иридий в Китае
290		
335	оледенение	тиллиты
355		
367	оледенение, глядио-эвстатика, аноксия, импакт (?)	тиллиты в Бразилии, осадки (черносланцевые; флуктуации карбоната); иридий и платина в Австралии
410		
438	оледенение, глядио-эвстатика, аноксия	тиллиты в Гоншане, осадки (черносланцевые)
510	регрессия	осадки, биота
550	регрессия, вулканизм регрессия, импакт	осадки, минералы осадки, фауна, иридий в Китае
590	оледенение	тиллиты в Зап. 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). Поздневендское 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) келловейский 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: конечнотоммотский, пограничный 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, вероятнее всего, об имманентной «потребности» биосферы к периодическим обновлениям путем ломки «старых» структур. Однако этот общефилософский 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 фоссилиях.

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-

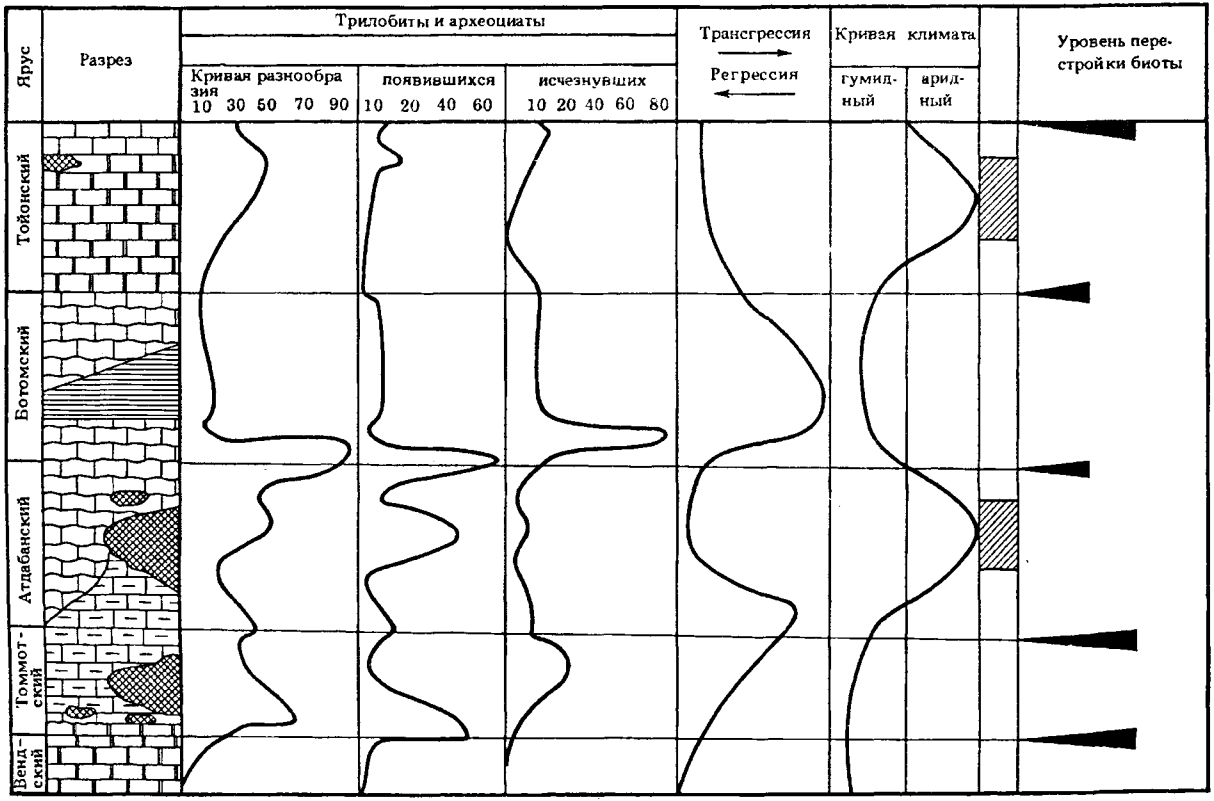


Рис. 2. Основные события в раннем кембрии на юго-востоке Сибирской платформы. Составили: И. Т. Журавлева, Л. Н. Репина, 1990

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, Hyolithelminthes, 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 Epiphyton. Аддабанская 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).

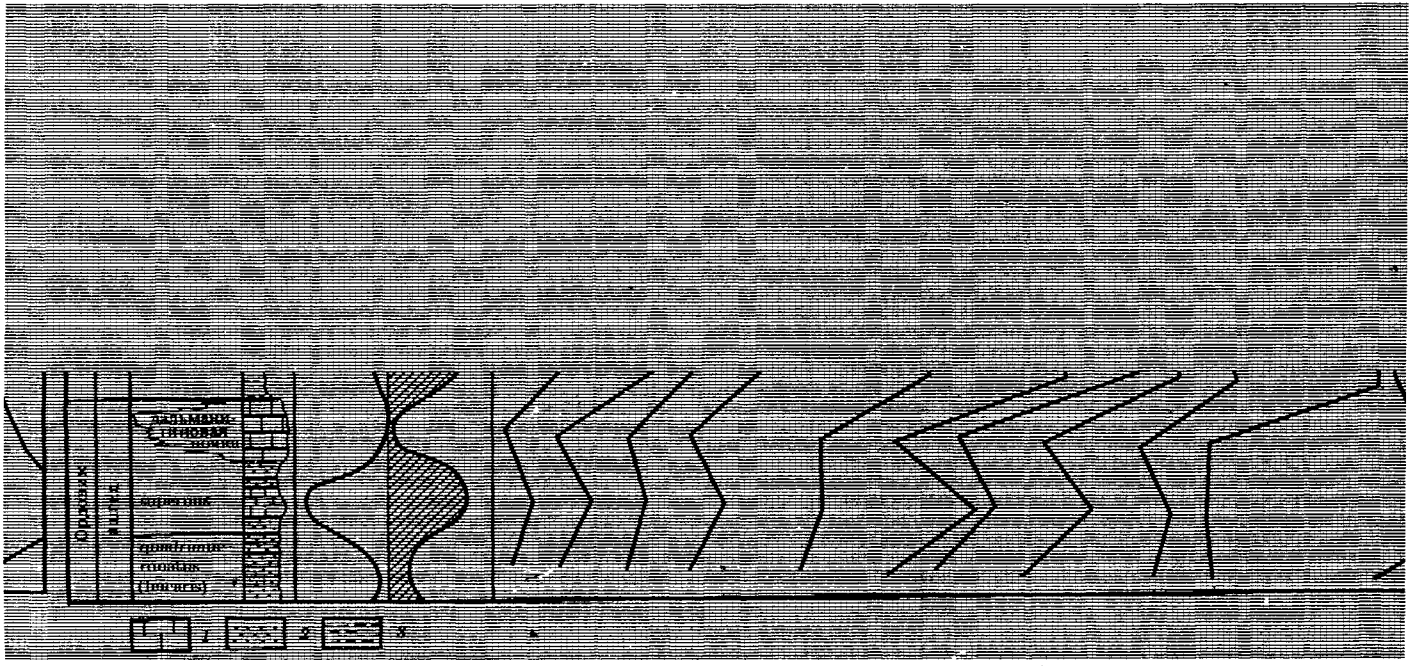


Рис. 3. Биособытия в Алтайском палеобассейне на рубеже ордовика и силура по результатам изучения граптолитовых ассоциаций и содержанию элементов. Составил В. Н. Сенников, 1990

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; привносом 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 слоев. 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 слоев в Чинете (Северо-Западный Алтай). Здесь в черносланцевой толще отмечается непрерывная последовательность граптолитовых зон с сопутствующими конодонтами

Стратиграфические шкалы
Стандартная
Региональная (Зап. Сибирь)
Главные биособытия
Стадии морфогенеза трилобитов
Кривые разнообразия брахиопод
Общее
Появление
Вымирание
20 10 5 0 5 10 20
Количество родов
Рубежи перестройки биоты
Фазы осадконакопления
Трансгрессии
Регрессии
3 2 1 0 1 2 3 4
Верхний девон
Средний девон
Нижний девон
Фаменский
Франский
Пястмамар
Маршов
Саамен
Фран
Живет
Эйфель
Эмс
Пражский
Локков
"Фамен"
"Франк"
Телегут
Телегинин
Бедгин
Кайбал
B
H
C
D
Khalfinella
Ganinella
макс.
подфаза 2б
подфаза 2а
фаза 2
фаза 1

и трилобитами (рис. 3). Изучение динамики разнообразия граптолитов на видовом уровне показало резкое его падение в кровле зоны supernus (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, Zn (см. рис. 3). В дальманитовой пачке, на уровне которой происходит разкое 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 Фыньсян (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 слоях в ракушниковых магнафациях демонстрируют преемственность 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 дестабилизирующуюся 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 филоморфогенезе 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 дробных 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 трангрессивных 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,

вызвавшая 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 конечнодевонские эвстатические события укладываются в 100 тыс. лет, а массовое вымирание заняло не более 20 тыс. лет.

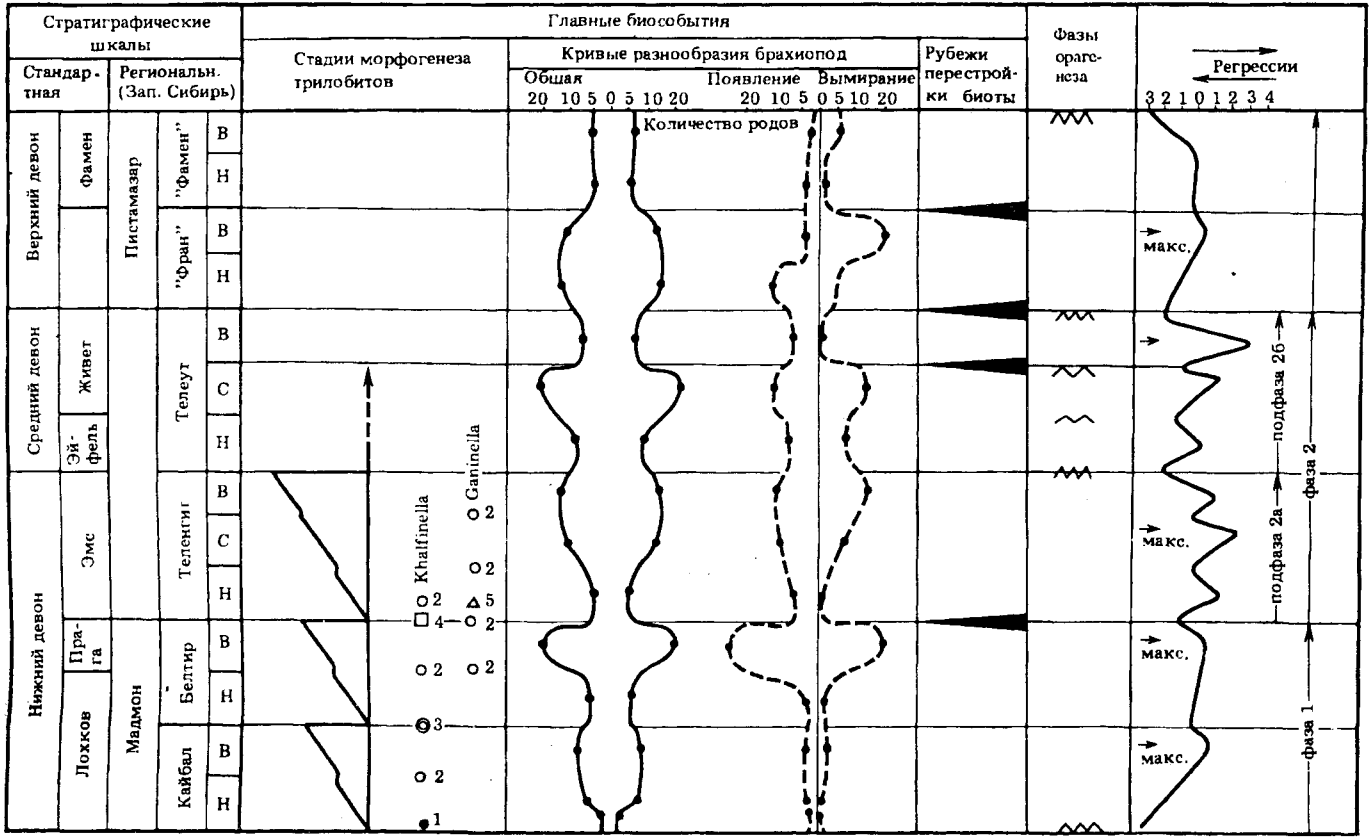
Позднекарбоновые и пермские биособытия на Ангариде

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 еврамерийских 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-


Стратиграфические шкалы
Стандартная
Региональн. (Зап. Сибирь)
Главные биособытия
Стадии морфогенеза трилобитов
Кривые разнообразия брахиопод
Общая
Появление
Вымирание
Количество родов
Рубежи перестройки биоты
Фазы орогенеза
Регрессии
Верхний девон
Средний девон
Нижний девон
Фамен
Франн
Живет
Эйфель
Эмс
Прага
Лохков
Пистамазар
Мадмон
"Фамен"
"Фран"
Телеут
Теленгит
Белтир
Кайбал
В
С
Н
Khalfinella
Garinella
макс.
подфаза 2б
подфаза 2а
фаза 2
фаза 1

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 фоссилии бореального типа. Главная особенность бореальных отложений — резкое преобладание терригенных осадков: песков, алевритов 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, имелась имграция 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, гжельский; 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

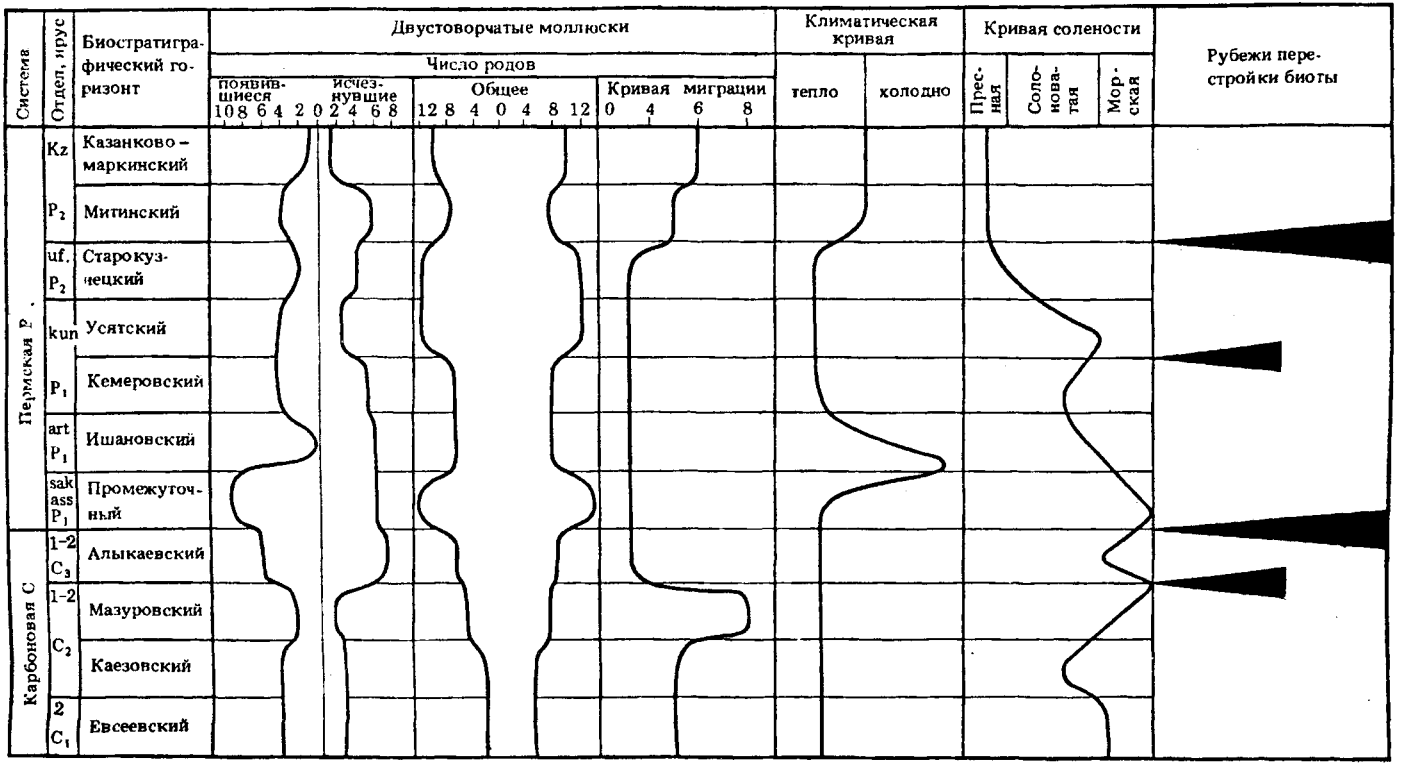


Рис. 6. Основные события в мезозое на севере Сибири. Подъярусы: Н — нижний, Ср — средний, В — верхний. Штриховка — разные состояния биоты: зубчатая — кризисное, вертикальная — дифференциальное, горизонтальная — нивелировки. Составили В. А. Захаров, А. Л. Бейзель, Н. И. Курдшин, 1990

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 поздненорийских 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 келловея) и один род гастропод, а среди семипелагических — один род белемнитов 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 келловея. 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: конечнотоарский-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-Вилюйском, 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

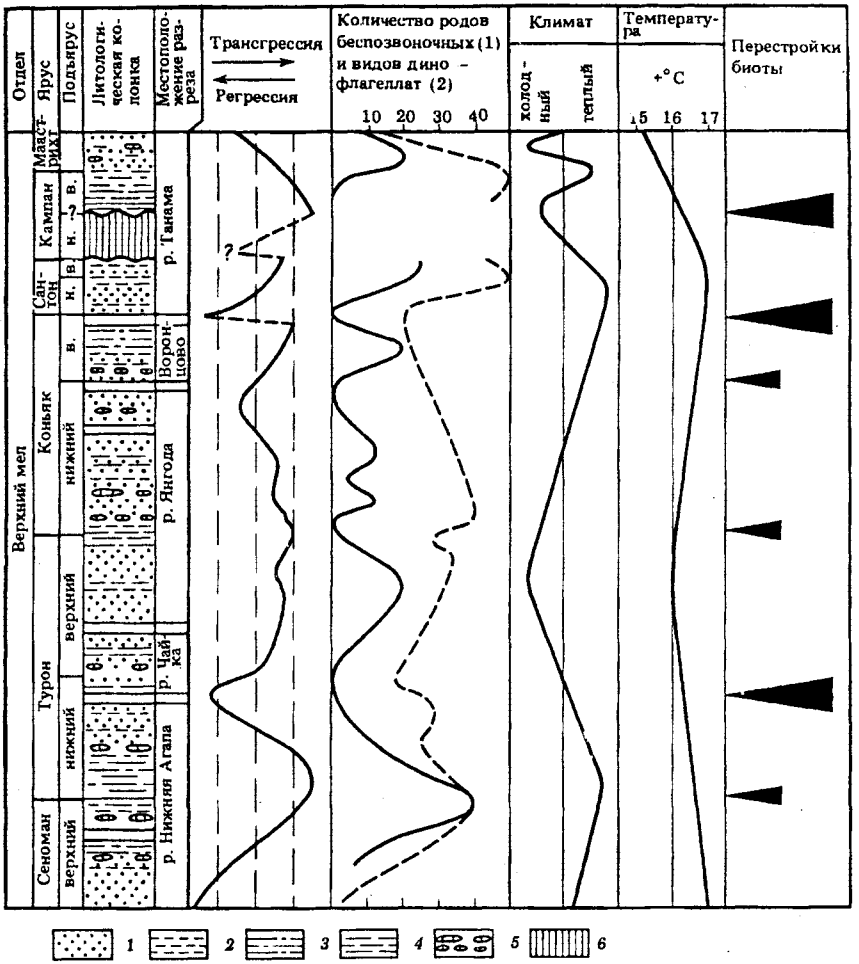


Рис. 7. Главные биотические события в позднем мелу на севере Сибири (Усть-Енисейская впадина)

1 — пески; *2* — алевриты; *3* — глинистые алевриты; *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 позднемеловой 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 Cremnoceramus пришла группа видов Sphenocerámus.

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-

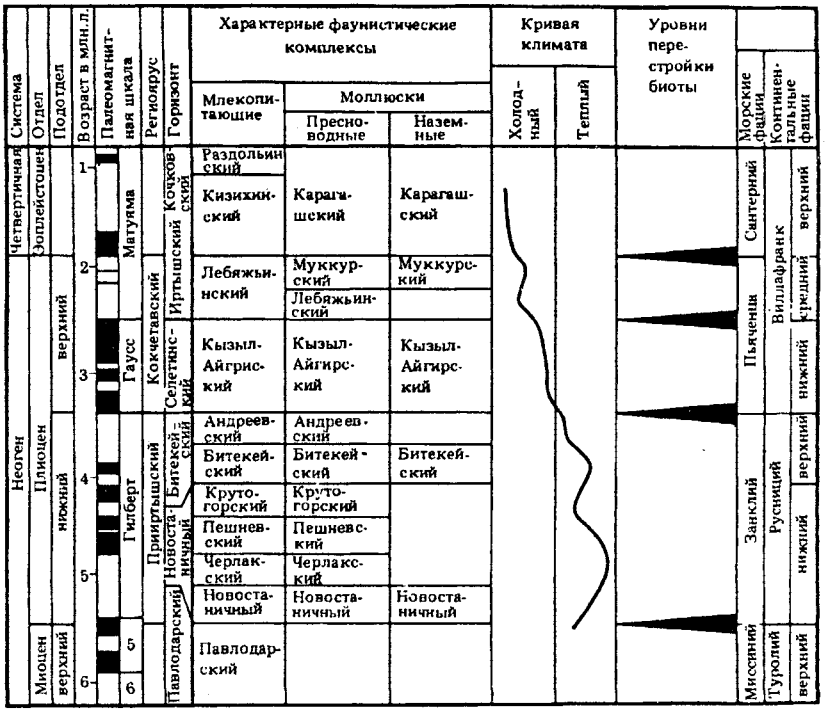


Рис. 8. Главные фаунистические и климатические перестройки в плиоцене и эоплейстоцене на юге Западной Сибири. Составил Зыкин В. С., 1990

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 субаэральными, преимущественно эоловыми красноцветными карбонатными отложениями. Эта аридная фаза по биостратиграфи-

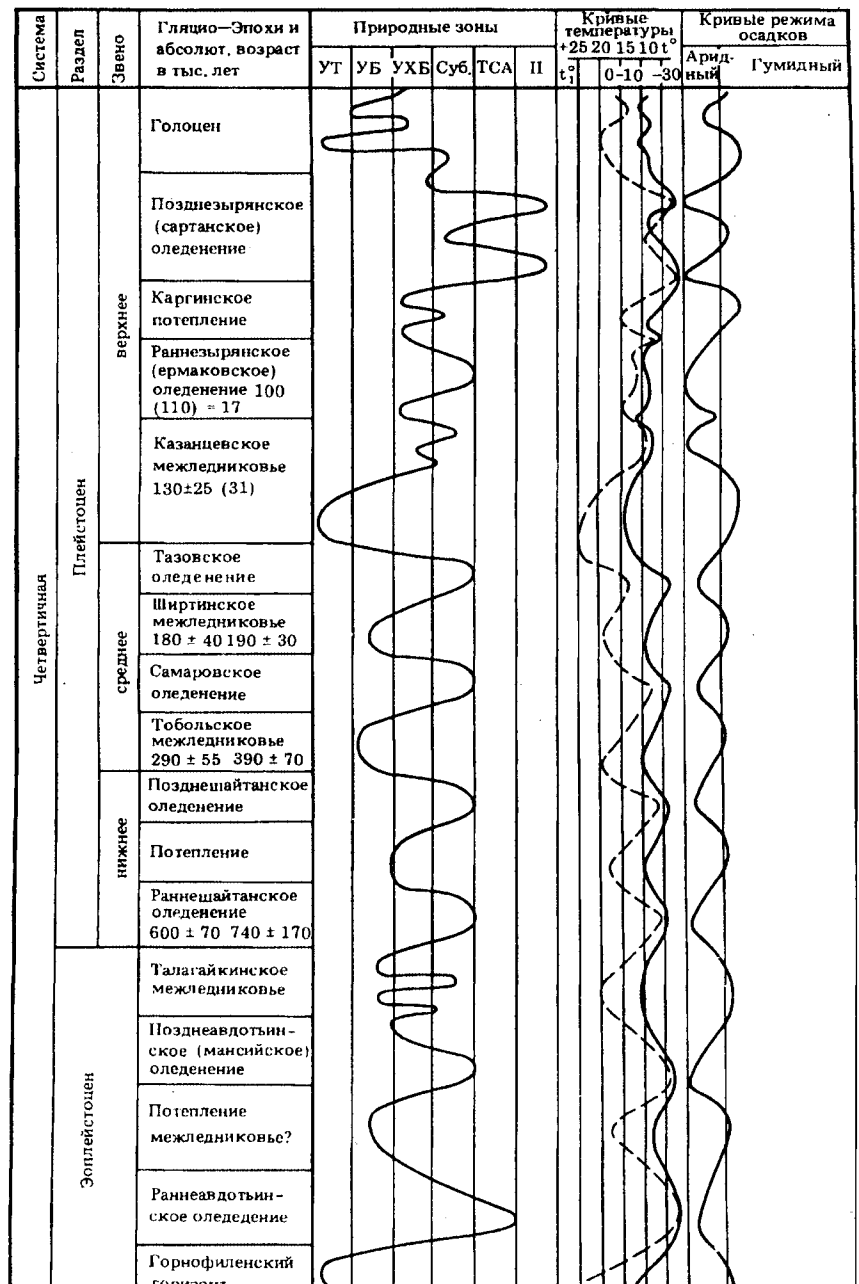
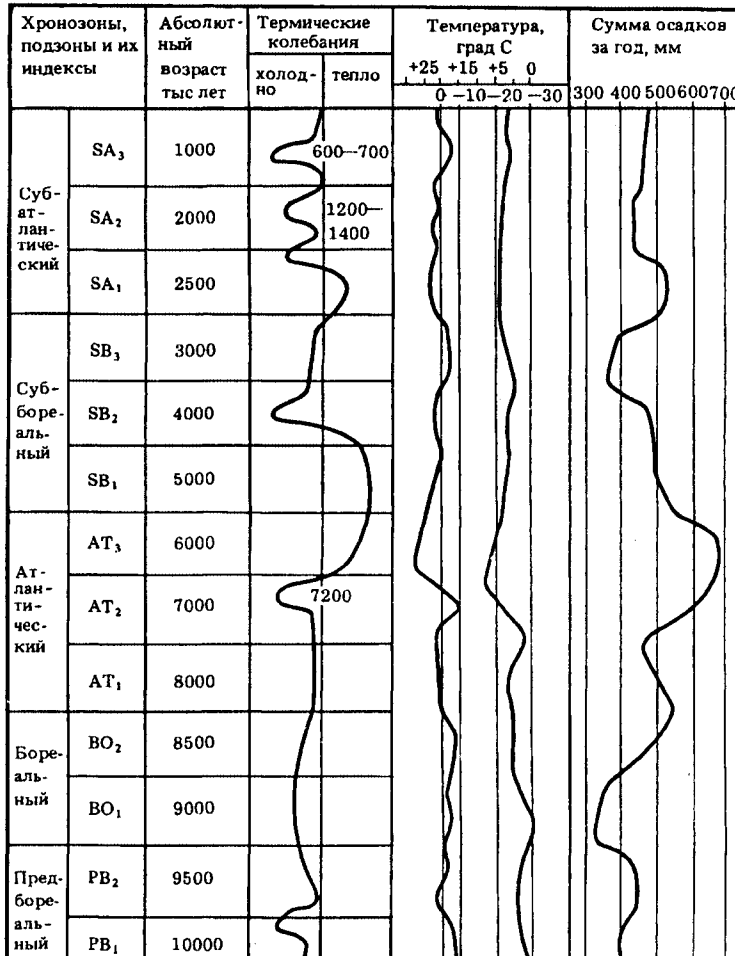

Система
Раздел
Звено
Гляцио—Эпохи и абсолют. возраст в тыс. лет
Природные зоны
УТ
УБ
УХБ
Суб.
ТСА
II
Кривые температуры
+25 20 15 10 t°
t°
0 -10 -30
Кривые режима осадков
Арид-ный
Гумидный
Четвертичная
Плейстоцен
верхнее
среднее
нижнее
Эоплейстоцен
Голоцен
Позднезырянское (сартанское) оледенение
Каргинское потепление
Раннезырянское (ермаковское) оледенение 100 (110) = 17
Казанцевское межледниковье 130±25 (31)
Тазовское оледенение
Ширтинское межледниковье 180 ± 40 190 ± 30
Самаровское оледенение
Тобольское межледниковье 290 ± 55 390 ± 70
Позднешайтанское оледенение
Потепление
Раннешайтанское оледенение 600 ± 70 740 ± 170
Талагайкинское межледниковье
Позднеавдотьинское (мансийское) оледенение
Потепление межледниковье?
Раннеавдотьинское оледедение
Горнофиленский горизонт

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 (лебяжьинскую) и дальнейшим вымиранием теплолюбивых пресноводных моллюсков, приобретением малакофауной 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, вызвавшем 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 (лебяжьинской) фауны млекопитающих на поздневиллафранскую (кизихинскую) и исчезновением на юге равнины всех теплолюбивых групп в пресноводной малакофауны. 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

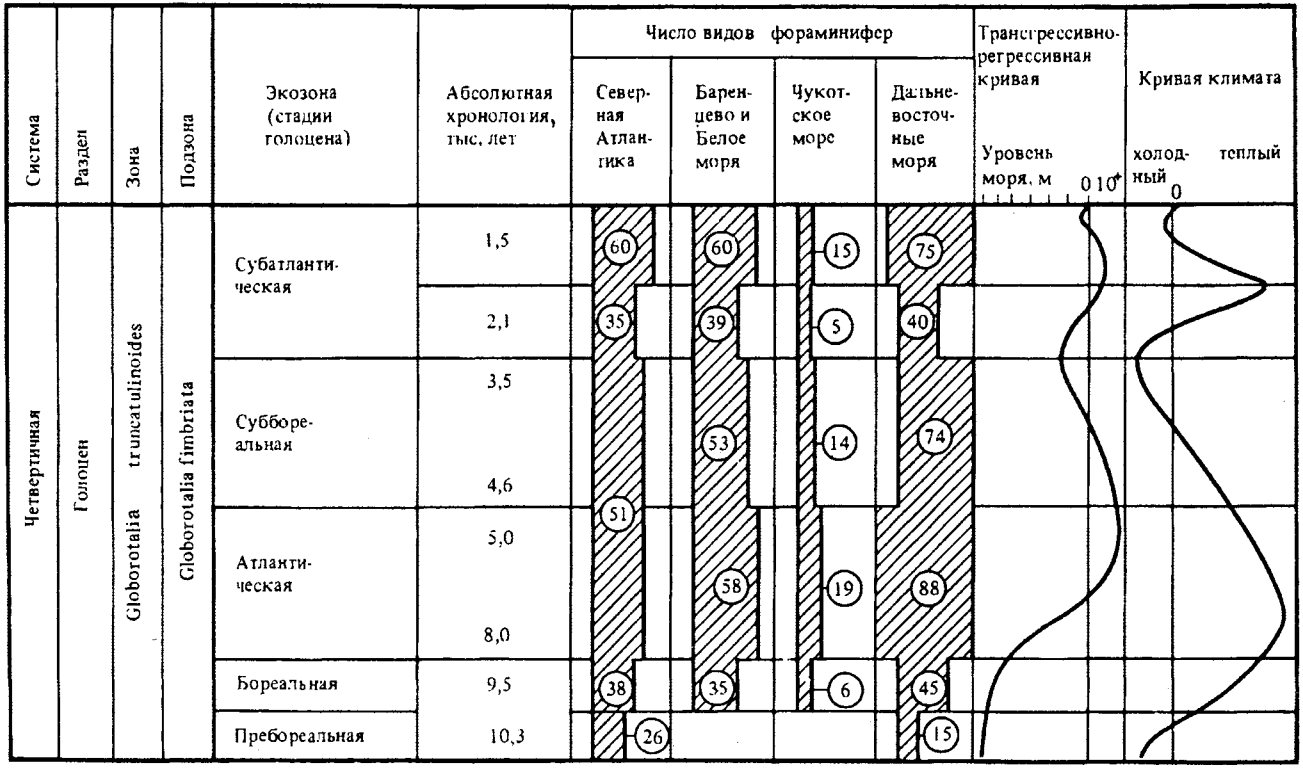


Рис. 11. Главные голоценовые события в арктической и бореальной областях. Составили: Т. Н. Троицкая, С. А. Гуськов, Л. К. Левчук, 1990

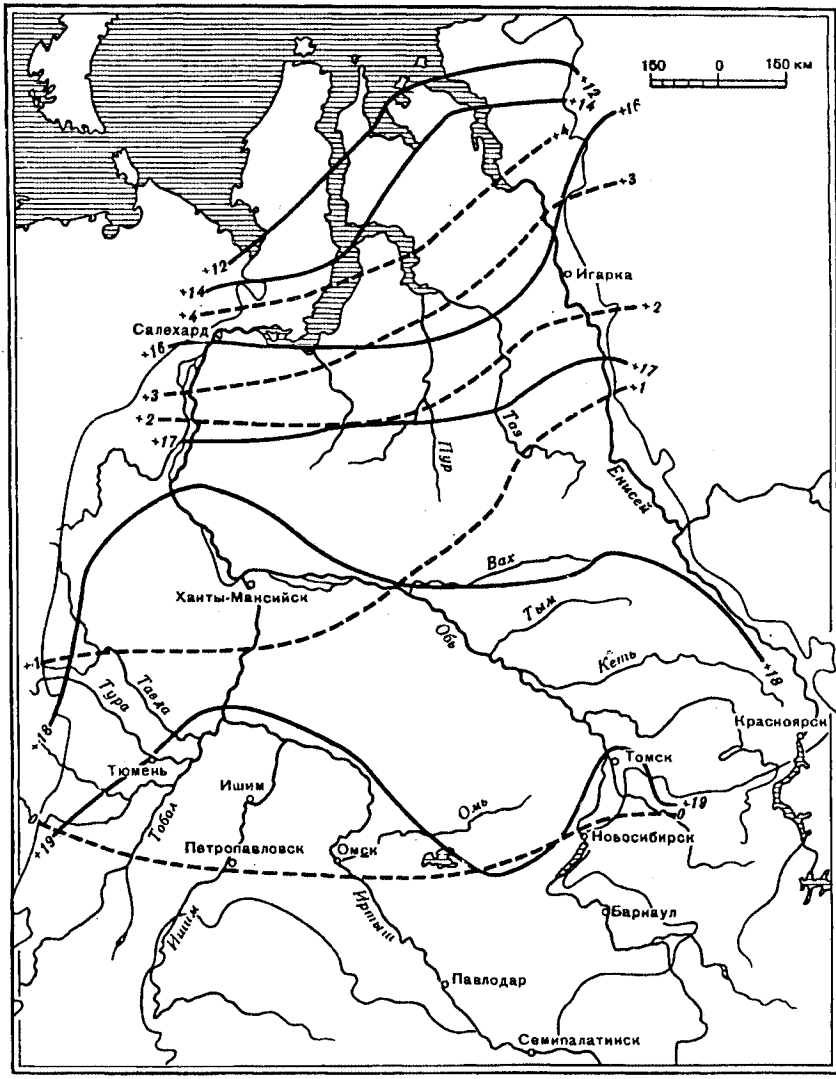
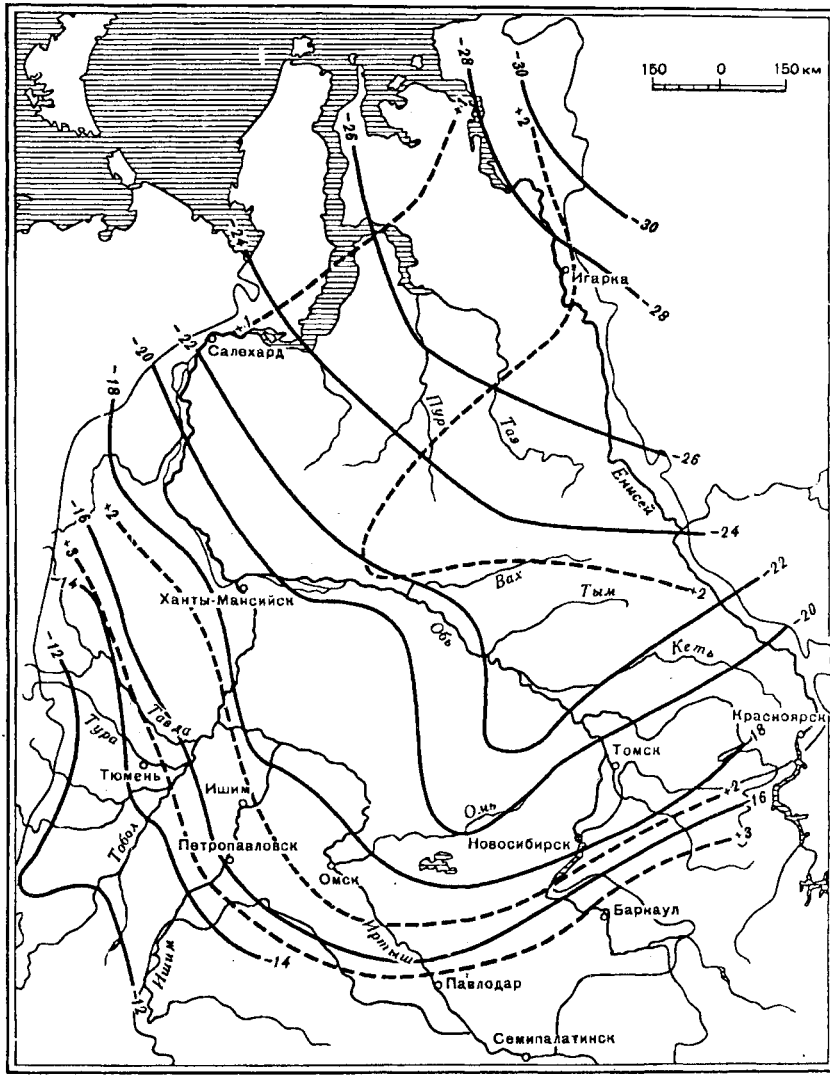


Рис. 12. Атлантический оптимум 5—6 тыс. лет назад:

а — 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 межледниковий 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 палинолого-палеокарпологических 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 существ 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 местообитания 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 вызывающимися оледенениями и эвстатикой Мирового океана. Признаки соударения (импакта) Земли с космическим телом (кометой?) обнаружены только на границе плейстоцена и голоцена (возраст прослоя 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 двустворчатых 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.
Палеогеография 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».