

*К 80-летию академика Алексея Юрьевича Розанова*



Российская академия наук  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка

# ПАЛЕОНТОЛОГИЯ СТРАТИГРАФИЯ АСТРОБИОЛОГИЯ

*К 80-летию академика А.Ю. Розанова*

Москва  
ПИН РАН  
2016

ISBN 978-5-903825-38-7

Утверждено к печати Ученым советом Палеонтологического института им. А.А. Борисяка  
Российской академии наук

Палеонтология. Стратиграфия, Астробиология.  
К 80-летию А.Ю. Розанова. Москва, ПИН РАН, 2016.  
Отв. ред. С.В. Рожнов. 418 с., илл.  
ISBN 978-5-903825-38-7

В сборник вошли статьи исследователей из России и зарубежных стран – Азербайджана, Монголии, США и Польши. Сборник посвящен 80-летию академика Алексея Юрьевича Розанова, большую часть своей научной жизни отдавшему развитию различных направлений палеонтологии, стратиграфии, а в последнее десятилетие и астробиологии.



ISBN 978-5-903825-38-7

© Палеонтологический институт  
им. А.А. Борисяка РАН, 2016

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>ПРЕДИСЛОВИЕ. С.В. Рожнов</i>	7
<i>А. Али-заде, Э.Г. Алиева. ЭВОЛЮЦИЯ СОСТАВА БЕНТОСА И БИОНОМИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ЮЖНО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА В ПЛИОЦЕН–ПЛЕЙСТОЦЕНЕ</i>	9
<i>М.М. Астафьева. ДРЕВНЕЙШИЕ КОРЫ ВЫВЕТРИВАНИЯ И ПРОБЛЕМА БАКТЕРИАЛЬНОЙ КОЛОНИЗАЦИИ СУШИ</i>	31
<i>Г.А. Афанасьева. КРУПНЫЕ ВЫМИРАНИЯ ПАЛЕОЗОЙСКИХ ЗАМКОВЫХ БРАХИОПОД В ПОЗДНЕМ ДЕВОНЕ И НА ГРАНИЦЕ ПЕРМИ И ТРИАСА</i>	44
<i>М.А. Ахметьев. СТРАТИГРАФИЯ И ФЛОРА СЕНОНА И ДАНИЯ ЮГА РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА</i>	63
<i>Р. Барсболд. «ДЕРУЩИЕСЯ ДИНОЗАВРЫ»: РАСПОЛОЖЕНИЕ ИХ ТЕЛ ДО И ПОСЛЕ СМЕРТИ</i>	93
<i>Н.Г. Бочкарев, Л.М. Гиндилис. АСТРОБИОЛОГИЯ ГЛАЗАМИ АСТРОНОМОВ</i>	103
<i>Л.А. Вискова. ТРОФИЧЕСКОЕ СТРУКТУРИРОВАНИЕ КОЛОНИЙ ПОСТПАЛЕОЗОЙСКИХ МШАНОК КЛАССА STENOLAEMATA</i>	124
<i>И.А. Вислобокова. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ КАК СИСТЕМНЫЙ ПРОЦЕСС РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ</i>	137
<i>Richard B. Hoover. PERSPECTIVES IN ASTROBIOLOGY: MICROFOSSILS IN CARBONACEOUS METEORITES</i>	166
<i>Ю.Е. Демиденко, П.Ю. Пархаев. МЕЛКОРАКОВИННАЯ ФАУНА, ВНЕДРЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО ПРЕПАРИРОВАНИЯ КЕМБРИЙСКИХ ИСКОПАЕМЫХ И НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МИКРОСТРУКТУРЕ СКЛЕРИТОВ MOBERGELLA RADIOLATA</i>	188
<i>В.И. Евсиков, М.А. Потанов. ПОЛОВОЙ СОСТАВ ПОТОМСТВА ОПРЕДЕЛЯЕТСЯ БРАЧНЫМ ПОДБОРОМ РОДИТЕЛЕЙ (НА ПРИМЕРЕ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ)</i>	195
<i>В.А. Захаров. ГЛУБИНЫ ПАЛЕОБАССЕЙНОВ И ПОДХОДЫ К ИХ РЕКОНСТРУЦИИ</i>	208

<i>J. Kaźmierczak.</i> ANCIENT MARTIAN BIOMORPHS FROM THE RIM OF ENDEAVOUR CRATER: SIMILARITIES WITH FOSSIL TERRESTRIAL MICROALGAE	229
<i>Л.Ф. Копаевич, В.С. Вишневецкая.</i> РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДНЫХ МАСС И ДИНАМИКА ПАЛЕОГЕОГРАФИИ КРЫМСКО-СЕВЕРОКАВКАЗСКОГО РЕГИОНА В ПОЗДНЕМ МЕЛУ	243
<i>С.С. Лазарев.</i> ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ КАК РАЦИОНАЛЬНЫЕ ИСТОКИ (СЛЕДЫ) ИРРАЦИОНАЛЬНОГО ВЕКТОРА ДВИЖЕНИЯ САМОЙ ИСТОРИИ	257
<i>Т.Б. Леонова.</i> ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ АММОНОИДЕЙ: РОЛЬ ПАРАЛЛЕЛЬНОГО РАЗВИТИЯ	265
<i>Ю.В. Наточин.</i> ПАЛЕОФИЗИОЛОГИЯ	279
<i>С.В. Наугольных.</i> ВОЛЬЦИЕВЫЕ ХВОЙНЫЕ ИЗ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ПРИУРАЛЬЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ РЕГИОНОВ: ВОЗМОЖНЫЕ ИНТЕРПРЕТАЦИИ И АНОНС ТАКСОНОМИЧЕСКИХ РЕШЕНИЙ	294
<i>Л.И. Новицкая.</i> ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ МАТЕРИАЛОВ: ПО ИССЛЕДОВАНИЯМ МОРФОЛОГИИ И БАЗАЛЬНОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ. ГИПОТЕЗЫ И ОШИБКИ	305
<i>С.В. Рожнов.</i> РОЛЬ МИКРОБИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ФОРМИРОВАНИИ ХАРДГРАУНДОВ ВОЛХОВСКОГО РЕГИОНАЛЬНОГО ЯРУСА (СРЕДНИЙ ОРДОВИК, ДАПИНСКИЙ ЯРУС) ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ	325
<i>Н.В. Сенников.</i> ИНФРАЗОНАЛЬНЫЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ – НЕОБХОДИМЫЙ ИНСТРУМЕНТ ДЛЯ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ ЗОНАЛЬНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ (НА ПРИМЕРЕ ПАЛЕОЗОЙСКИХ ГРАПТОЛИТОВЫХ ШКАЛ)	338
<i>Б.И. Чувашов.</i> БИОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАННЕПЕРМСКОГО ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОГО БАССЕЙНА	359
<i>О.В. Янаскурт.</i> ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ МНОГОСТАДИЙНОГО ОСАДОЧНОГО ПРОЦЕССА И ЕГО ФАКТОРОВ	408

## *ПРЕДИСЛОВИЕ*

Этот сборник посвящен 80-летию академика Алексея Юрьевича Розанова, большую часть своей научной жизни отдавшему изучению различных направлений палеонтологии, стратиграфии, а в последнее десятилетие и астробиологии. В каждом из этих направлений он оставил неизгладимый след, давший начало или наметивший дальнейшие пути развития. Свои палеонтологические исследования Алексей Юрьевич начал с глобального и одновременно детального изучения археоциат и довел знания об их морфологии, распространении, эволюции и системе до максимально возможного уровня, став мировым лидером в этой области. Более того, применив закон гомологических рядов к археоциатам, он сумел предсказать возникновение в ходе эволюции новых, еще не известных в то время науке родов. Многие из этих родов уже открыты, а остальные еще ждут своего открытия. Алексей Юрьевич продолжает развивать это направление до настоящего времени, помогая своим ученикам в изучении археоциат и разрабатывая эволюционную теорию, отталкиваясь от развернутого им в геологическом времени закона гомологических рядов.

А.Ю. Розанов не ограничился чисто биологическим исследованием ископаемых кембрийских организмов. Он тщательно изучил их распространение во времени и им вместе с коллегами и учениками была разработана, создана и детализирована на основе кембрийских отложений Сибири и Восточной Европы, а также глубокого знания мировых кембрийских разрезов, глобальная кембрийская стратиграфическая шкала. Его интерес к стратиграфии не ограничивался только кембрием. Он глубоко вникал в стратиграфические проблемы других периодов и в задачи общей стратиграфии. Его влияние на развитие стратиграфических исследований в России и в целом мире неосцимемо.

Алексей Юрьевич всегда был чуток к новым направлениям и веяниям в науке, поддерживал многие новые нестандартные идеи, большинству

исследователей казавшиеся сначала слишком необычными. Впоследствии значительная часть из них превращалась в обычные, как уже многим казалось, стандартные представления. А Розанов уже шел дальше. Он первым в России обратил внимание на важность ископаемых микробиальных остатков для понимания развития биосферы, сумел организовать большой коллектив исследователей из разных институтов и, вместе и известным микробиологом Г.А. Заварзиным, создал новое направление в палеонтологии – бактериальную палеонтологию. Многие его последователи стали развивать это направление. Алексей Юрьевич пошел дальше: стал изучать окаменевшие остатки микробов в метеоритах. И вот он уже обосновывает свое новое необычное мнение – жизнь зародилась за пределами нашей Солнечной системы, так как окаменевшие микроорганизмы найдены им в метеоритах, возраст которых старше Солнечной системы.

В этом кратком предисловии не место подробно говорить о всем жизненном пути Алексея Юрьевича Розанова, о его учителях, учениках, о его наградах. Об этом много написано в специальных очерках, опубликованных к его 80-летию в нескольких журналах, прежде всего, в Палеонтологическом журнале. Но нельзя не отметить, что свои плодотворные научные исследования Розанов сочетал с активной научно-организационной деятельностью. Он долгое время руководил Палеонтологическим институтом, сумев сохранить его в девяностые, самые трудные для науки годы. Будучи главным редактором Палеонтологического журнала, он в несколько раз увеличил число его выпусков. В настоящее время, являясь президентом Палеонтологического общества России, он активно координирует деятельность всех палеонтологов страны.

В знак признательности за неоценимое и плодотворное влияние Алексея Юрьевича Розанова на развитие российской и мировой науки публикуется этот сборник. В нем представлены статьи исследователей как из России, так и зарубежных стран – Азербайджана, Монголии, США и Польши.

*Чл.-корр. РАН С.В. Рожнов*



## ЭВОЛЮЦИЯ СОСТАВА БЕНТОСА И БИОНОМИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ЮЖНО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА В ПЛИОЦЕН–ПЛЕЙСТОЦЕНЕ

А. Али-заде, Э.Г. Алиева

*Институт геологии и геофизики НАН Азербайджана  
e\_aliyeva@gia.ab.az*

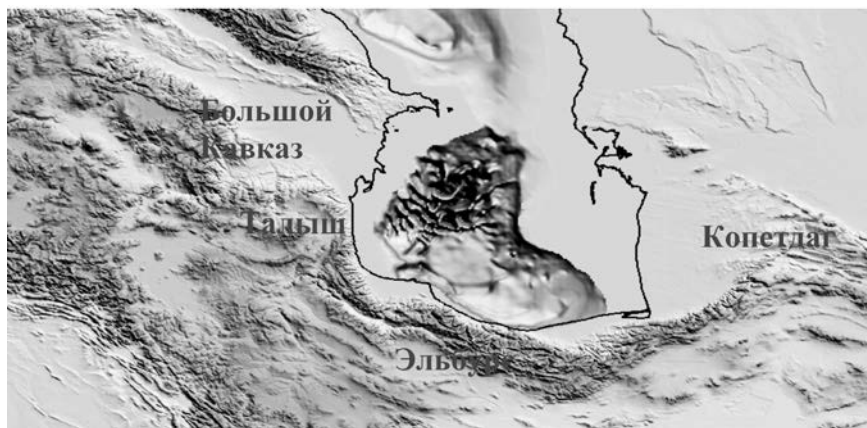
В статье рассмотрены вопросы смены состава бентосной фауны и биономических условий Южного Каспия в плиоцен–плейстоцене. На основе обобщения опубликованных данных и результатов наших исследований приводятся макрофаунистические и микрофаунистические комплексы разновозрастных каспийских бассейнов, показана их эволюция в зависимости от смены абиотических факторов среды. По палеонтологическим, биогеохимическим и изотопным данным раковинного вещества моллюсков и остракод делаются выводы об этапах формирования наиболее опресненных–соленых, холодных–теплых бассейнов. В статье рассматривается, в основном, Южно-Каспийский бассейн, однако, приводятся также данные фаунистического состава и биономии других частей Каспийского моря.

### ВВЕДЕНИЕ

Каспийское море, будучи самым крупным изолированным бассейном в мире, известно своим крайне нестабильным уровнем режимом. С момента изоляции Каспийского моря от Черного в конце миоцена амплитуда колебаний уровня данного бассейна превышала таковую Мирового Океана в сотни раз. К примеру, изменения уровня Мирового океана за последние 6 Ка составили 10 м (Shepard, 1956; Fairbridge, 1961), в то время как последний цикл колебаний уровня Каспийского моря составил 3 м за 65 лет. Эти процессы не смогли не сказаться на водном и солевом бюджете бассейна, которые также отличаются своей крайней нестабильностью во времени, что закономерно отразилось на частой смене биоценозов и интенсивном видообразовании в плиоцен-плейстоценовой истории Каспийского моря. Не вдаваясь в подробности причин частой и резкой смены уровня Каспийского моря, в статье приводятся палеонтологические и изотопно-биогеохимические факты, показывающие изменения биономических условий и бентосных фаунистических комплексов в плиоцен-плейстоценовую эпоху Южно-Каспийского бассейна.

## ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ЮЖНО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА

Южно-Каспийский бассейн (ЮКБ), окруженный горными системами Большого Кавказа, Талыша, Эльбурса и Копетдага, является частью Каспийского осадочного мегабассейна и Альпийско-Гималайского подвижного пояса (Международная тектоническая карта..., 2002). ЮКБ, находящийся в зоне коллизии Восточно-Европейской и Афро-Аравийской плит, согласно



**Рис. 1.** Тектоническое положение Южно-Каспийского бассейна (схема предоставлена компанией Conoco-Phillips).

некоторым авторам испытывает также начальные стадии субдукции вдоль его северного края (Jackson et al., 2002) (рис. 1). Бассейн и окружающие его территории характеризуется резко контрастными тектоническими движениями, огромной скоростью седиментации в плиоцен–квартере, результирующей в мощном осадочном чехле, достигающим более 25 км в наиболее погруженных частях. Ниже залегает «базальтовый» слой мощностью 15–20 км (Международная тектоническая карта..., 2002). Возраст осадочного чехла в Южном Каспии охватывает олигоцен-голоценовый интервал.

### РАННИЙ ПЛИОЦЕН (ПРОДУКТИВНАЯ ТОЛЩА)

#### *Фаунистический состав*

В конце миоцена- начале плиоцена в результате резкого погружения Южно-Каспийского бассейна и интенсивных орогенных процессов в окружающих его горных системах произошла изоляция Каспийского моря от Мирового Океана (Палеогеография СССР..., 1974, 1975). Это и предопределило дальнейшее развитие всей экосистемы Каспия, эволюционировавшей в условиях закрытого бассейна с крайне нестабильным уровнем режимом, изменения которого приводили к периодической связи с понтическим морем.

Огромное падение уровня Каспия в раннем плиоцене, достигавшее по разным оценкам от 600 до 1500 м, привело к осушению территорий Северного и

Среднего Каспия. Область седиментации сосредоточилась в районе Южного Каспия, где за 2 млн. лет накопилась мощная толща (8 км) озерно-дельтово-речных отложений так называемой продуктивной толщи. Эти отложения представляют собой одни из самых интересных в мире как с точки зрения условий осадконакопления их, так и с позиции их биотического состава и бионических условий раннеплиоценового бассейна.

Одной из самых больших загадок продуктивной толщи является полное отсутствие макрофаунистических остатков и редкие находки угнетенных остракод и фораминифер. Причины такого массового вымирания на границе понта и плиоцена до сих пор неясны. Таким образом, биостратиграфическое расчленение и корреляция отложений продуктивной толщи Азербайджана в связи с отсутствием стратиграфически важных групп органического мира в течение длительного времени оставались неясными. До сегодняшнего дня общепринятым является расчленение этих отложений на свиты на основе их литофациальной характеристики.

Один из первых микрофаунистов, исследовавших продуктивную толщу, Д.М. Халилов (1946), в комплексе остракод выявил следующие формы:

- виды, переходные из понтического моря и исчезнувшие в конце раннего отдела ПС (*Loxococoncha djaffarovi*, *Leptocythere paebacuana*, *L. avena*, *L. rosalinae* и др.);

- виды, продолжившие свое существование в акчагыльском и апшеронском морях (*Loxococoncha eichwaldi*; *L. petasus*, *Cyprideis littoralis* и др.);

- виды, впервые появившиеся в раннеплиоцевом бассейне (*Iliocypris bradyi*, *Limnocythere luculenta*, *Cythere balanchica*, *C. deltica* и др.).

Основываясь на характере распределения остракод, Халилов выделил три отдела в продуктивной толще: ранний, средний и поздний. Д.А. Агаларова (1948) впервые обратила внимание на то, что распределение переотложенных фораминифер в разрезе продуктивной толщи подчиняется определенному порядку. Так, в нижней части преобладают миоценовые фораминиферы, в средней – палеогеновые, в верхней – меловые. На основе этого ею также произведено деление отложений продуктивной толщи на три части, которые по своему объему отличаются от таковых, предложенных Халиловым.

В последующие годы и, в особенности, в последние десятилетия, вопросы фаунистической охарактеризованности, биостратиграфии и бионии продуктивной толщи явились предметом пристального внимания ученых. В подошве самой древней из обнажающихся на Апшеронском полуострове свит – подкирмакинской, были обнаружены переотложенные миоценовые и палеогеновые фораминиферы (Баба-заде, 2011). В фаунистических комплексах продуктивной толщи Апшеронского полуострова помимо переотложенных форм – фораминиферы, остракоды, почковидные радиолярии, микроскопические гастроподы, *in situ* был найден ряд остракод и фораминифер. 15 обнаруженных видов остракод, относящихся к 8 родам – *Loxococoncha eichwaldi*, *L. djaffarovi*, *Leptocythere rosalinae*, *L. olivine*, *L. cellula*, *L. praebacuana*, *L. subcaspia*, представляют собой реликтовые формы понтического бассейна,

перешедшие в базальные свиты ПТ. Все эти формы вверх по разрезу приобретают угнетенный характер и постепенно исчезают из фаунистических ассоциаций. Так, в залегающей в средней части продуктивной толщи надкирмакинской песчаной свите были найдены очень мелкие угнетенные раковины *Leptocythere subcaspia*, которые в верхах свиты полностью исчезают. В отложениях вышезалегающей надкирмакинской глинистой свиты обнаружены лишь мелкие *Cyprideis littoralis*.

Скудные фаунистические остатки обнаружены в самой песчанистой свите продуктивной толщи – свите перерыва. По данным Агаларовой (1948), здесь доминирует *Cyprideis littoralis* и редко встречается *C. torosa*. Эти же формы продолжают существовать и в вышележащей балаханской свите.

Наконец, в самых молодых свитах продуктивной толщи – сабунчинской и сураханской, был найден сравнительно более обогащенный комплекс остракод, состоящий из *Iliocypris bradyi*, *L. gibba*, *Cyprinotus salinus*, *Limnocythere luculenta*, *Heterocypris incongruens*, *Cypridopsis vidua*.

Относительно фораминифер можно отметить, что редкие находки *Ammonia beccarii*, *Elphidium macellum*, *Nonion granosus*, *N. sp.* имели место в низах ПТ. В отложениях верхнего отдела продуктивной толщи фораминиферы отсутствуют. Данные виды отмечены как в виде *in situ* форм, так и в переотложенном состоянии. Полученные данные также подтверждают вывод Агаларовой о закономерности распределения переотложенных фораминифер в разрезе продуктивной толщи. Так, миоценовые и палеогеновые формы обнаружены в нижних свитах, меловые – в средних и верхних. Данный факт находит в свое объяснение в палеогеографии раннеплиоценового бассейна, который представлял собой трансгрессирующий водоем, достигший своего максимума в конце раннего плиоцена.

Основываясь на данном факте, А. Баба-заде (2011) была предложена следующая схема расчленения отложений ПТ:

1. Зона развития *in situ* фораминифер (*Ammonia beccarii*, *Elphidium macellum*, *Nonion granosus*, *N. sp.*), реликтовых солоноватоводных остракод, и переотложенных миоценовых, палеогеновых и меловых фораминифер. Необходимо отметить, что переотложенные меловые формы появляются в верхах зоны, что соответствует литостратиграфическим единицам надкирмакинская глинистая свита – большая часть балаханской свиты. Нижняя половина зоны, характеризующаяся присутствием лишь переотложенных палеогеновых и миоценовых фораминифер в своем объеме отвечает подкирмакинской – надкирмакинской песчаной свитам.

2. Зона развития пресноводных остракод и отсутствия *in situ* фораминифер. К концу балаханской свиты наблюдается вымирание фораминифер и замещение эвригалинных остракод континентально пресноводными формами на границе балаханской и сабунчинской свит.

Верхняя граница продуктивной толщи определяется появлением солоноватоводной акчагыльской фауны.

### Биономические условия раннеплиоценового бассейна

Предшествовавший бассейну века накопления продуктивной толщи понтический бассейн характеризовался солоноватоводными условиями с типичным комплексом остракод *Leptocythere lata*, *L. rosalinae*, *L. praebaciana*, *Loxococoncha djaffarovi* и др., вместе с которыми на Апшеронском полуострове встречаются также микроскопические *Corbicula fluminalis*, попавшие в бассейн с пресными поверхностными водами. Как известно, оптимальная соленость воды, необходимая для расцвета корбикул, не должна превышать 3.5 ‰, что позволяет предположить значительное опреснение Каспийского моря к концу понтического века.

Как было сказано выше, солоноватоводные понтические остракоды и некоторые фораминиферы продолжили свое существование в качестве реликтовых форм в раннеплиоценовом бассейне. Некоторые из этих форм обитают и по сей день в Каспийском море – *Leptocythere olivine*, *L. cellula*, *Ammonia beccari*, *Elphidium macellum*, *Cyprides littoralis*, *C. torosa*. Оптимальная соленость для таких видов составляет 12‰–13.5‰. Однако, учитывая тот факт, что все описанные формы остракод встречаются в отложениях продуктивной толщи в угнетенном состоянии, можно предположить, что соленость этого бассейна не превышала 10‰. Подобный факт легко объясняется огромным речным стоком в значительно сократившийся в своих размерах Каспийский бассейн, который, как было уже сказано выше, сосредоточился лишь в области Южного Каспия.

Вверх по разрезу появляются угнетенные формы *L. subcaspia*, *Cyprideis littoralis*, *Elphidium macellum*; прозрачные раковины *Ammonia beccari* и *Nonion granosus*, которые в верхах толщи полностью замещаются эвригалинными *Cyprideis littoralis*. Таким образом, стеногалинные остракоды замещаются эвригалинными, способными переносить значительные колебания солености. Некоторые исследователи предполагают снижение солености раннеплиоценового бассейна от 12–13 до 8‰ в конце этого времени (Баба-заде, 2011).

Результаты биогеохимических исследований подтверждают этот вывод. Как известно, в основе биогеохимических методов воссоздания обстановок древних бассейнов лежат идеи В.И. Вернадского (1960) и А.П. Виноградова (1934, 1937, 1939, 1944) о прямой зависимости содержания некоторых химических элементов в живой и ископаемой фауне от физико-химических условий среды их обитания и захоронения. Нами был изучен как микроэлементный состав, так и изотопный состав кислорода и углерода раковинного вещества каспийских плио-плейстоценовых моллюсков и остракод.

Значения изотопов углерода в раковинном веществе остракод продуктивной толщи (по данным изучения *Cyprideis littoralis* (Brady)) варьируют в пределах 0.5–7.5‰, а Sr/Ca – 1–8‰ (Aliyeva et al., 2008). Это свидетельствует о значительных колебаниях солености раннеплиоценового Каспийского бассейна.

Кривые значений этих показателей показывают четкое разделение их на три части. В нижней части кривых, отвечающей нижним свитам ПТ от под-

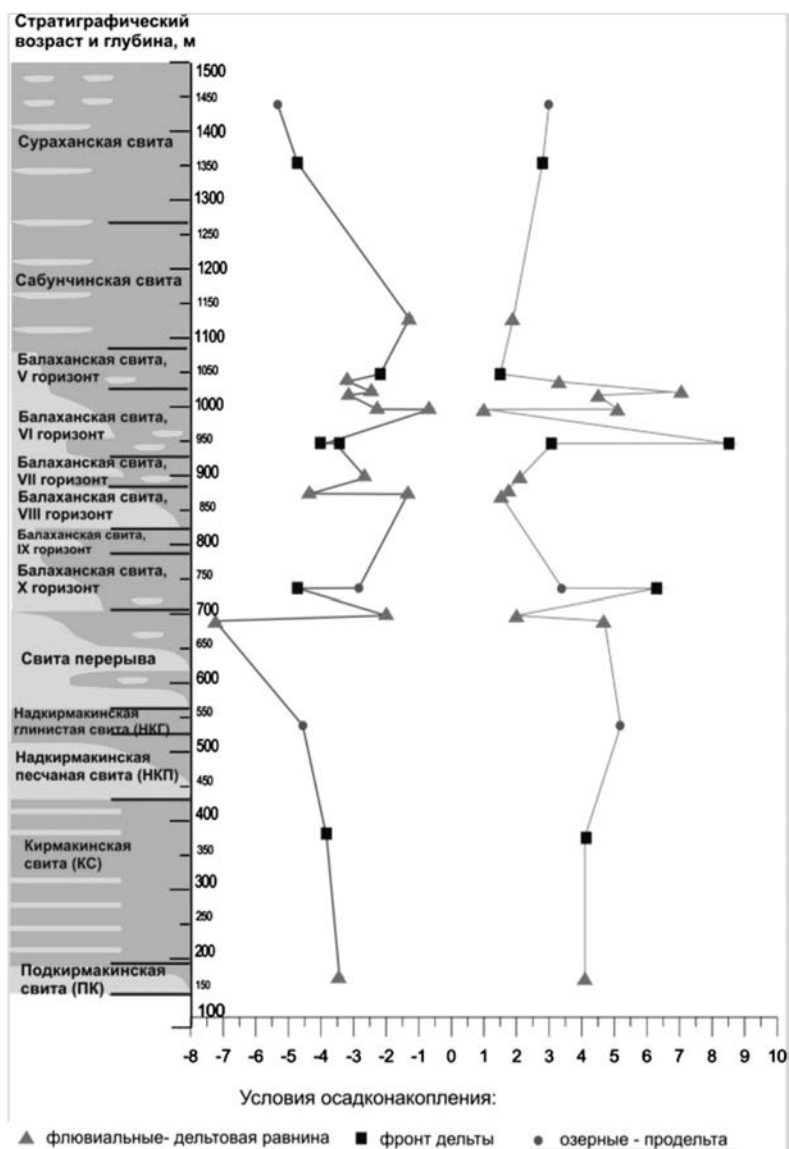


Рис. 2. Кривые Sr/Ca (зеленая линия) и  $\delta^{13}\text{C}$  (красная линия) в раковинах нижнеплиоценовых остракод.

кирмакинской до надкирмакинской песчаной биогеохимические показатели свидетельствуют о наибольшей солености бассейна в течение всего раннего плиоцена. Средняя часть кривых, охватывающая свиты надкирмакинская глинистая, свита перерыва, балаханская свита, характеризуется резкими скачками в значениях биогеохимических показателей, что свидетельствует о частых изменениях солености бассейна. Именно в этом стратиграфическом интервале происходит вымирание стеногалинных понтических видов и, если не расцвет, то широкое развитие эвригалинной остракоды *Cyprideis littoralis*

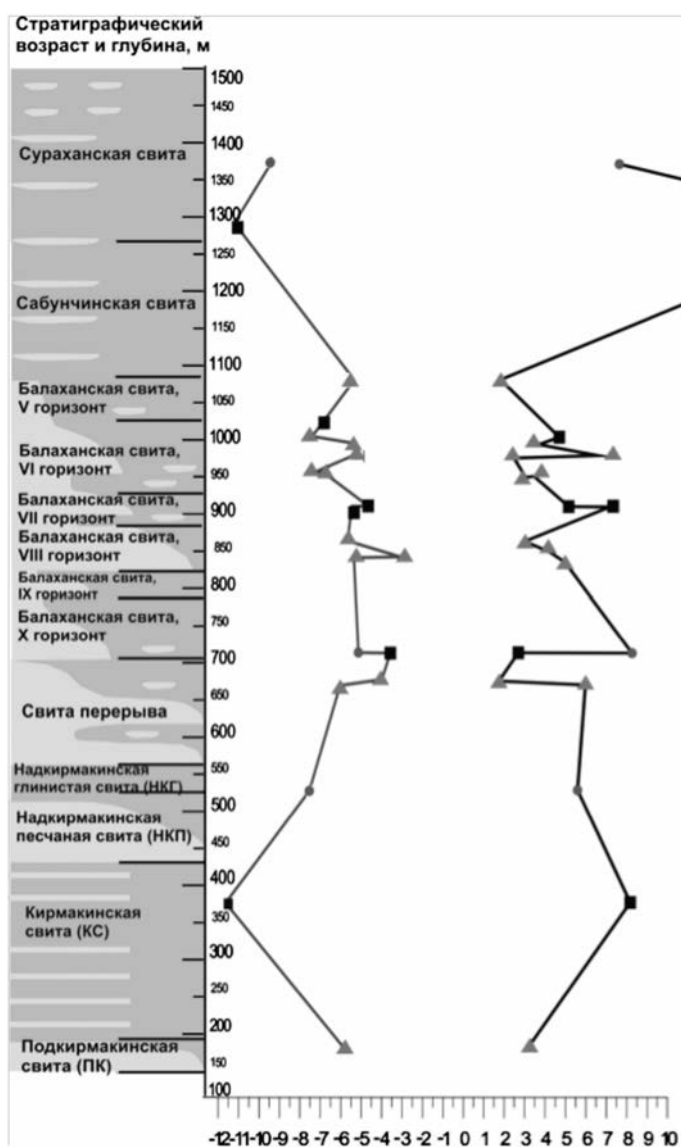
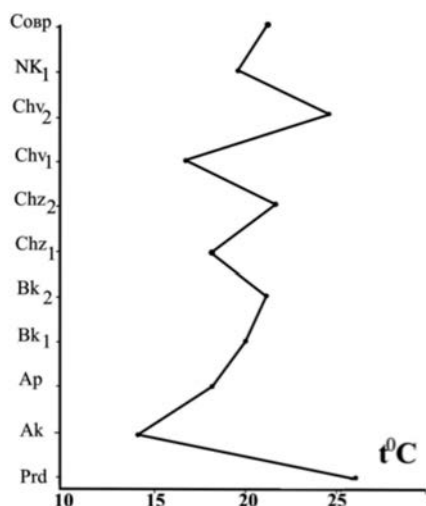


Рис. 3. Кривые Ca/Mg (голубая линия) и  $\delta^{18}\text{O}$  (коричневая линия) в раковинах нижнеплиоценовых остракод (условные обозначения см. рис. 2).

(Brady). Хочется также подчеркнуть, что седиментологические исследования подтверждают факт частых и резких изменений условий осадконакопления в срединном интервале раннего плиоцена.

Верхняя часть кривых отношения Sr/Ca и  $\delta^{13}\text{C}$ , отвечающих сураханской свите, говорит о существенном падении солености бассейна продуктивной толщи в конце раннеплиоценового времени (рис. 2).

Скудные находки фаунистических остатков не позволяют делать достоверные выводы о глубине раннеплиоценового бассейна. Имеющиеся комплексы,



**Рис. 4.** Температура придонной воды мелководья третичных и четвертичных бассейнов Азербайджана, реконструированная по данным магнезиальности раковин моллюсков (Султанов, Исаев, 1982).

Мы можем лишь проследить тенденцию в изменениях температур по разрезу. Как нам представляется, Каспийский водоем в ранний и поздний этап раннего плиоцена характеризовался наиболее теплым температурным режимом. Для средней части, охватывающей интервал разреза от свиты перерыва до сабунчинской включительно, очевидно, в целом можно говорить о похолодании в области Каспия. При этом на общем фоне падения температур отмечаются их частые колебания. Возможно, этим объясняется, как говорилось выше, развитие эврибионтной остракоды *Cyprideis littoralis*.

Конец раннего плиоцена ознаменовался очевидным потеплением. Согласно Султанову, Исаеву (1982), температура мелководья в Каспийском море в раннем плиоцене в среднем превышала 25 °С (рис. 4).

#### ПОЗДНИЙ ПЛИОЦЕН (АКЧАГЫЛЬСКИЙ ЯРУС)

##### *Фаунистический состав*

Пресноводный, мелководный бассейн продуктивной толщи сменился относительно глубоководным, солоноватоводным акчагыльским морем, имевшим связь с Черноморским бассейном, и, соответственно, с океаном, и далеко проникавшим на север Русской равнины.

Смена палеогеографической ситуации сопровождалась огромными изменениями в органическом мире Каспия. Появляются новые виды моллюсковой фауны, не существовавшие доньше. Многочисленные исследователи акчагыльской морской фауны высказывали различные мнения относительно ее

обнаруженные в керне шельфовой части современного Каспия говорят об очень мелководном бассейне, имеющем глубину около 50 м. К сожалению, отсутствие данных бурения в центральной глубоководной части Южного Каспия не дает возможности реконструировать глубины в этой части бассейна продуктивной толщи. Температурный режим раннеплиоценового моря также, как и соленость его, подвергался значительным колебаниям, судя по биогеохимическим данным (рис. 3).

Вариации значений изотопов кислорода достигают 10‰ – 2–12‰, а значения Ca/Mg меняются от 2 до 20% (Aliyeva et al., 2008). Поскольку в изолированных бассейнах в силу нестабильности изотопного состава воды нельзя судить об абсолютных температурах воды палеоводоема, то мы можем



происхождения, которые, в целом, можно свести к трем гипотезам: происхождение фауны акчагыла только лишь от реликтов предшествующих бассейнов (Богачев, 1922; Губкин, 1931; Жуков, 1946 и др.); происхождение от обитателей других водоемов (Ковалевский, 1933, 1951; Архангельский, 1943; Хаин, 1950; Муратов, 1951 и др.). Существует еще и третья гипотеза смешанного происхождения (Андрусов, 1918; Давиташвили, 1933; Колесников, 1940; К. Али-заде, 1954; А. Али-заде, 1961, 1967).

На этом вопросе хотелось бы остановиться поподробнее. В последние годы широко дискутируется и преподносится, как новая, теория о проникновении арктических видов в акчагыльский бассейн (Gallagher, 2011; van Baak, 2015). У этой теории есть как сторонники, так и противники. Не принимая ни одну из этих сторон, хотим отметить, что подобные взгляды были хорошо аргументированы еще значительно ранее многими советскими учеными – С.А. Ковалевским (1933), М.В. Муратовым (1951), К.А. Али-заде (1954), Б.Л. Афанасьевым, В.И. Белкиным (1963). Последний писал, что высота залегания акчагыльских слоев в западной Башкирии достигает 250 м, что вполне дает возможность преодоления Северных увалов, являющихся водоразделом между Северо-Двинско-Печорским с севера и Волжско-Камским с юга бассейнами. В сторону Каспийского моря идет падение высот до отметок 26 ниже уровня океана (К. Али-заде, 1954). В результате такого меридионального прогибания огромное количество северных вод хлынуло в область Каспия. В начале акчагыльской трансгрессии, согласно К. Али-заде, море захватывает полосу от Ледовитого океана до Каспия и распространяется в сторону Азовского моря по Манычскому прогибу, заливая также Куринскую низменность и Закаспий. Вместе с арктическими водами поступают и населявшие их организмы. Однако стенобионтные виды не в состоянии далеко продвигаться на юг, и в область Каспия проникают лишь эвригалитные, эвритермные виды, такие как прототип *Cardium dombra*, *Cardium pseudoedule*, *Avimactra subcaspia*, *Avimactra ossoskovi*, а также тюлени, рыбы, дельфины и прочие представители северных морей.

Согласно К. Али-заде (1954), соединение Каспия с Ледовитым океаном в начале акчагыла было кратковременным. Последовавшее затем разъединение привело к перемещению фауны на юг бассейна, а оттуда она расселялась далее по всему акчагыльскому морю. Опреснение в краевых участках бассейна не позволяло некоторым стеногалинным видам (некоторые виды кардиумов, авимактр) широко расселяться, что создавало неоднородность в распределении фауны по площади акчагыльского моря.

В развитии акчагыльской моллюсковой фауны и, соответственно, акчагыльского бассейна различают три этапа:

1. Ранний акчагыл: обедненный комплекс, состоящий, в основном, из руководящих форм *Cardium ex gr. dombra*, *Avimactra subcaspia*, *A. ossoskovi*, *Clessiniola vexatilis*.

2. Средний акчагыл: расцвет фауны, руководящими формами являются *Cardium nikitini*, *C. dahestanicum*, *C. radiiferum*, *Avimactra nazarlebi*, *A. inostranzevi*.

3. Поздний акчагыл: бедная, малорослая, угнетенная фауна *Cardium dombra*, *C. modiopsis*, *Avimactra parvula* n. sp., *A. subcaspia*, *A. miserabilis*.

По мнению К. Али-заде (1954), границу между ранним и средним акчагылом можно провести по появлению редкорребристых кардиид и уклоняющихся форм мактр. Более затруднено установление границы между средним и поздним акчагылом в виду того, что приходящие в упадок формы среднего акчагыла вымирают разновременно. Одним из возможных критериев может служить появление пресноводных форм.

В микрофаунистическом комплексе акчагыла фораминиферы представлены скудно (Али-заде, 1954), а остракоды изобилуют своими формами. Присутствуют многочисленные виды родов *Paracypria*, *Ilyocypris*, *Candona*, *Loxococoncha*, *Xestoleberis*, *Cythere*, *Cyprideis*, *Limnocythere* и др. (Али-заде, 1954). Наряду с формами, перешедшими из понта и продуктивной толщи, появляются новые виды, в частности, многочисленные представители рода *Cythere*, *Candona*, новый род *Limnocythere*.

#### **Биономия акчагыльского моря**

Скудный состав органического мира раннеплиоценового Каспийского бассейна сменился богатым комплексом акчагыльского моря в результате проникновения внешних соленых вод, принесших с собой фауны других бассейнов. Возможно, в начале акчагыльского века соленость акчагыльских вод была довольно высокая, но затем она постепенно снижалась (Али-заде, 1954). Этот процесс обусловил смену биоценозов по разрезу. В начале акчагыльского века в бассейне появились эвригалитные, как холодолюбивые, так и теплолюбивые формы – кардиумы, мактры, потамиды. Из фауны Черного моря в Каспийском акчагыльском бассейне смогли приспособиться только три, из коих лишь одна *Cardium edule* существует в современном Каспии. Это говорит о том, что соленость акчагыльского моря была выше, чем современного Каспия, но ниже, чем Черного моря.

Возможно, акчагыльский бассейн был даже несколько соленее понтического, о чем свидетельствуют находки фораминифер *Cibicides* cf. *lobatulus*, *Cassidulina crassa*. К концу акчагыла бассейн сильно опреснился, особенно в периферических частях, что привело к расселению здесь пресноводных видов родов *Dreissena*, *Unio*, *Paludina*. Существовали также сильно осолоненные участки на территории нынешнего Закаспия с очень скудным органическим миром.

Как свидетельствуют результаты исследований, также в центральной части акчагыльского моря существовали сильно восстановительные условия, обусловившие формирование обедненного комплекса фауны. Согласно Али-заде (1954), глубина акчагыльского моря доходила до 400 м. По-видимому, акчагыльский бассейн был более глубоководным по сравнению с бассейном века продуктивной толщи.

Относительно температур акчагыльского моря, как указывалось выше, можно отметить похолодание климата, что находит свое подтверждение в биогеохимических результатах. По данным магнетиальности раковин моллюсков

установлено резкое снижение температуры мелководья акчагыльского бассейна по сравнению с ранним плиоценом – до 13–14° (Султанов, Исаев, 1982) (рис. 4).

Таким образом, неоднородность биономических условий акчагыльского моря, главным образом, солености воды по латерали и по разрезу привела к значительной площадной и вертикальной гетерогенности сообществ морских организмов.

## ЭОПЛЕЙСТОЦЕН (АПШЕРОНСКИЙ ЯРУС)

### *Фаунистический состав*

Апшеронские отложения являются одними из самых изученных в осадочном разрезе Каспийского региона. Вопросами их фаунистического состава и стратиграфии занимался целый ряд известных ученых, таких как Э. Эйхвальд (1841), Х. Шегрен (1891), Н. Андрусов (1897, 1904, 1923, 1964), В.Е. Руженцев (1928), В. Ливенталь (1930), В. Богачев (1932, 1936), К. Али-заде (1936, 1945), В. Колесников (1950), Г. Попов (1961), К. Султанов (1964), А. Али-заде (1973) и др. На основе комплексов моллюсковой фауны было принято трехчленное деление апшеронских отложений. Обобщая результаты своих и предыдущих исследований, А. Али-заде (1973) была составлена наиболее полная таблица апшеронской моллюсковой фауны. Этим же автором дана полная фаунистическая характеристика всех трех подъярусов апшерона Азербайджана. Наибольшего расцвета апшеронская моллюсковая фауна достигает в среднем отделе. Здесь встречаются представители 82 видов, относящиеся к 24 родам – *Dreissena*, *Neomonodacna*, *Hyrkania*, *Neopseudocatillus*, *Neodacna*, *Neodidacnomya*, *Parapscheronia*, *Apscheronia*, *Corbicula*, *Pisidium*, *Unio*, *Micromelania*, *Clessiniola*, *Chazarella*, *Celekenia*, *Nematurella*, *Caspia*, *Pyrgula*, *Bithynia*, *Melenoides*, *Melanopsis*, *Valvata*, *Limnaea*, *Streptocarella*, *Nerithina*.

Значительно меньшим видовым разнообразием характеризуется нижний отдел – всего отмечено 36 видов, хотя родовой состав практически тот же, за исключением таких родов как *Pyrgula*, *Bithynia*, *Pisidium*, *Neodidacnomya*, которые и в среднем апшероне представлены единичными видами.

В позднем апшероне полностью вымирает *Parapscheronia*, и пышное развитие получают *Hyrkania* и *Apscheronia*. Видовой состав незначительно сокращается до 74 видов. Родовой и видовой состав остракодовой фауны во многом повторяет таковой акчагыльского бассейна, за исключением некоторых видов рода *Candona*, которые в апшероне вымирают (А. Али-заде, 1973). Возникает вопрос, в чем же причина таких значительных смен в составе биоценозов?

### *Палеогеография и биономия апшеронского моря*

Конец акчагыла – начало апшерона ознаменовалось усилением тектонических процессов положительного знака по бортам депрессионных зон Каспийского региона, осушением части территорий акчагыльского моря, увеличением речного стока (Али-заде, 1973). Как следствие, большинство стеногалинной акчагыльской фауны вымерло, остались лишь ее эвригалинные представители, которые трансформировались в типично апшеронскую фауну (Андрусов, 1923). Обмеление и опреснение бассейна в раннем апшероне

сопровождалось формированием обедненного и угнетенного раннеапшеронского комплекса. Находки пресноводных *Dreissena*, *Limnaea*, *Micromelania* в верхах акчагыла на Апшеронском полуострове свидетельствует о том, что масштабное опреснение бассейна началось уже в конце акчагыльского века.

Последующая после раннего апшерона трансгрессия в середине апшеронского века, некоторое осолонение и углубление бассейна создали благоприятные условия для широкого видообразования и расцвета фауны в среднем апшероне (Султанов, 1964).

Однако продолжающиеся процессы воздымания в обрамляющих депрессионные зоны горноскладчатых сооружениях снова приводит к сокращению бассейна в позднем апшероне. Некомпенсированное осадконакопление, обусловившее дальнейшее обмеление апшеронского моря, усиливавшийся речной сток в результате формирования сети крупных речных артерий, таких как Кура, Аракс, Самур и других, вызвали вымирание в позднем апшероне некоторых относительно солонолюбивых родов и видов, существовавших в среднеапшеронском море. В последующем, на границе со средним плейстоценом, эти процессы привели к вымиранию эндемичной апшеронской фауны и формированию специфичной плейстоценовой фауны моллюсков.

Относительно глубины апшеронского моря, согласно мнению большинства исследователей можно отметить, что этот водоем был сравнительно мелководным. Так, по мнению Андрусова (1923), максимальные глубины не превышали 320 м, и то в начале апшеронского века, что подтверждается фаунистическими комплексами.

Частые изменения биомических условий апшеронского моря подтверждаются результатами биогеохимических исследований. Согласно К. Султанову, С. Исаеву (1971), по результатам изучения раковин моллюсков *Dreissena distincta*, *Dr. polymorpha*, *Monodacna laevigata*, *M. minor*, *M. sjoegreni* из апшеронских отложений разреза Сабунчи Апшеронского полуострова, изменение соотношений в раковинном веществе этих моллюсков таких элементов как Sr, Ba, Mg, Ca свидетельствует о существенном различии солености и температуры апшеронского бассейна не только в раннем, среднем и позднем апшероне, но и о более частых колебаниях этих показателей. Этот факт приводил к частой смене состава и руководящих видов биоценозов апшеронского яруса. На сильную нестабильность солевого режима и температур апшеронского моря указывают также результаты биогеохимических исследований раковин остракод *Trachyleberis pseudoconvexa* из разреза среднеапшеронских отложений Шихово, расположенного на Апшеронском полуострове (Амиров, 2007; Алиева, Амиров, 2008) (рис. 5). Значения Sr/Ba отношения колеблются в широких пределах от 5 до 26, составляя в среднем 15. Прослеживается тенденция незначительного роста данного индикатора солености вверх по разрезу.

Палеотемпературные индикаторы, такие как отношения изотопов кислорода, Ca/Mg отношение также свидетельствуют о широких температурных вариациях на мелководье апшеронского моря (рис. 5). Как указывалось выше, использовать изотопные данные для определения абсолютных температур

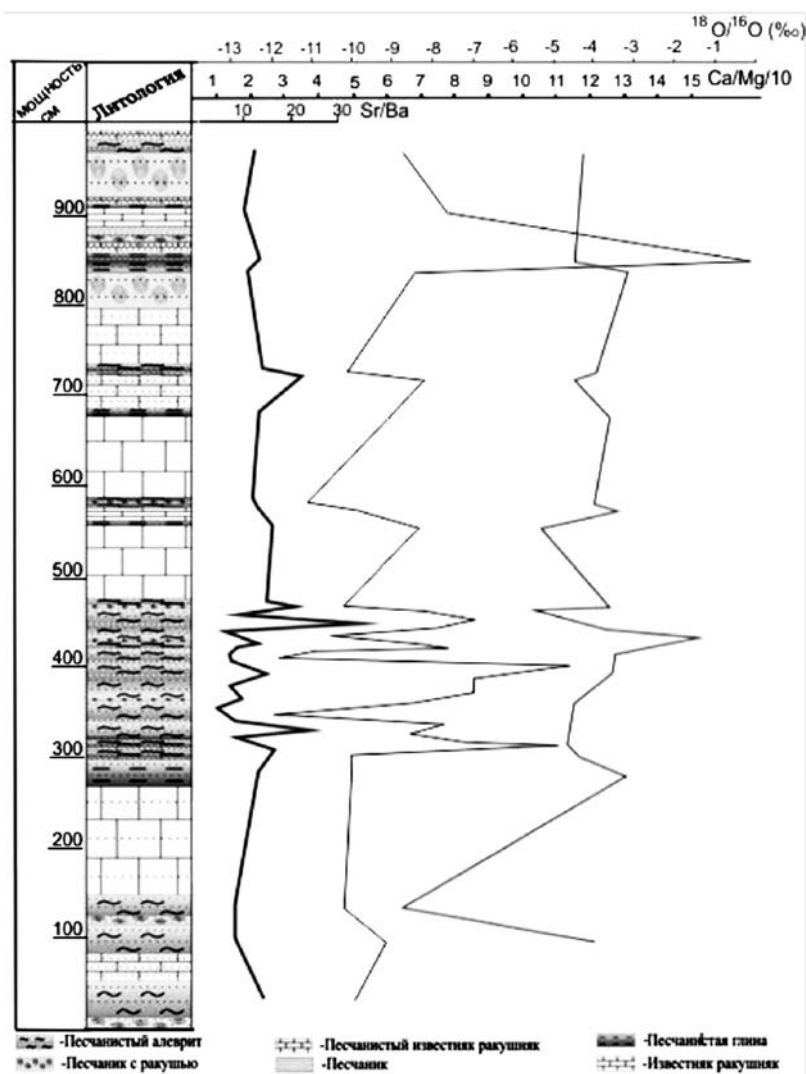


Рис. 5. Кривые распределения биогеохимических показателей в раковинах *Trachyleberis pseudoconvexa* по разрезу апшеронских отложений (Амиров, 2007; Алиева, Амиров, 2008).

воды в замкнутых водоемах нельзя, но можно проследить палеоклиматические тенденции. Так, за исключением пиковой величины около  $-8.7\text{‰}$ , значения отношения изотопов кислорода в раковинном веществе данной остракоды колеблются от  $-5.5\text{‰}$  до  $1.5\text{‰}$ . Учитывая тот факт, что  $1\text{‰}$  примерно составляет  $3^\circ$ , можно предположить, что вариации между самыми низкими и высокими температурами составили примерно  $20^\circ$ , что имеет, скорее всего, сезонный характер. Можно также говорить о тенденции незначительного облегчения изотопного состава кислорода вверх по разрезу, что говорит о незначительном потеплении в ходе апшеронского времени. Аналогичная тенденция просле-

живается и по кривой Ca/Mg. В среднем, температура апшеронского моря составляла 17–18 °С на мелководье, согласно Султанову, Исаеву (1982) (рис. 4). О потеплении апшеронского века по сравнению с акчагыльским свидетельствует интенсивное карбонатообразование, в том числе хемогенных карбонатов.

Подобная палеогеографическая история развития Каспийского бассейна предопределила генезис апшеронской фауны, которому было посвящено в свое время немало работ. Целый ряд авторов указывает на множественность предшественников апшеронских моллюсков (Колесников (1940), Султанов (1964), Попов (1961), К. Али-заде (1936)), которые можно разбить на три группы: 1) сильно измененные акчагыльские формы, способные пережить значительное падение солености. Это некоторые *Dreissena carinatoscurvata*, *Hyrkania*, *Apscheronia*, *Clessiniola*, возможно *Adacna*, *Micromelania*; 2) моллюски, переселившиеся в опресненный апшеронский бассейн из пресноводных водоемов: *Dreissena polymorpha*, *Corbicula*, *Unio*, *Caspia*, *Melanopsis*, возможно, *Nematurella*, *Limnaea*; 3) сильно измененные эвксинские формы – некоторые *Dreissena*, *Monodacna*, *Pseudocatillus*, *Didacnomya*. Последний факт предполагает кратковременную связь с Черным морем, против чего выступает, в частности, А. Али-заде, который рассматривает акчагыльскую моллюсковую фауну в качестве единственного предшественника апшеронских моллюсков.

## ПЛЕЙСТОЦЕН

### Фаунистический состав

Начало плейстоцена ознаменовалось появлением плоскороберных кардиид рода *Didacna*, которые являются руководящей группой в стратиграфии плейстоценовых отложений. Впервые упоминание о каспийских дидакнах было сделано П. Палласом в 1776 г., который выделил вид *Cardium trilaterum*. В 1838 г. Эйхвальд выделил род *Didacna*.

Вопрос о происхождении каспийских плейстоценовых дидакн вызывает много дискуссий. Аналогично гипотезам происхождения акчагыльской и апшеронской конхилиофауны выделяется три группы исследователей, поддерживающих гипотезы аборигенного, полифиличного и инвазионного происхождения каспийских плейстоценовых дидакн.

В течение плейстоцена установлено шесть трансгрессий Каспийского моря, из которых три – бакинская, раннехазарская (гюргянская), хвалынская были крупными, с подъемом уровня моря до +40 м и более (Свиточ, 2012). Три другие трансгрессии – урунджикская (мингечаурская), позднехазарская и новокаспийская были относительно менее крупномасштабными.

В бакинской трансгрессии выделяются две (Федоров, 1978), а согласно некоторым ученым (Янина, 2005), три стадии. Соответственно данные стадии характеризуются своим комплексом дидакн – раннебакинская трансгрессия – *Didacna parvula*; среднебакинская – господство катиллоидных дидакн; позднебакинская – *Didacna rudis* и *D. carditoides*. Всего отмечено 19 видов и подвидов дидакн (Янина, 2005). Помимо дидакн встречаются дрейссены, монодакны, адакны, микромелании, пресноводные унии и другие.

Последовавшие затем венедская регрессия и урунджикская трансгрессия сопровождалась появлением новых видов дидакн, как, например, *Didacna eulachia*. Широкие развитие получают появившиеся еще в конце бакинського века *D. pravoslavlevi*, *D. kovalevskii*, *D. lindleyi*, *D. celekenica*, *D. subpyramidata* и др. Согласно П. Федорову (1978), Б. Векилову (1969), Т. Яниной (2005), для низов урунджикских отложений характерно появление *Didacna eulachia* и существование бакинских видов *Didacna rudis* и *D. carditoides*. Во второй половине трансгрессии появляется моллюсковая фауна, близкая к хазарской. Всего в урунджикских отложениях выделен 21 вид и подвид дидакн.

В раннехазарской фауне наблюдается большое разнообразие дидакн. Всего отмечено 32 вида и подвида дидакн, некоторые из которых появились еще в конце бакинського века, некоторые получили свое развитие в урунджикском бассейне (Янина, 2005). Внутри раннехазарской трансгрессии выделяются, по крайней мере, три стадии с соответствующими комплексами моллюсковой фауны. В целом, для раннего комплекса присуще широкое распространение *D. subpyramidata*, *D. pallasi*; средний-ранний хазар – расцвет фауны, наибольшее развитие получают тригоноидные дидакны, широко развиты также катилоидные; поздний-ранний хазар – значительно меньшее видовое разнообразие, широкое развитие получают крассоидные дидакны – *D. nalivkini*, *D. delenda*.

Позднехазарская трансгрессия отличается значительно меньшим видовым разнообразием. В фаунистических ассоциациях отмечаются как унаследованные древние виды, так и новые – *D. surakhanica*, *D. karabugazica*, *D. bogatchevi*. Последние два имеют ограниченное распространение. От раннехазарского комплекса позднехазарский отличается широким развитием двух видов, относящихся к крассоидным дидакнам – *D. surakhanica*.

Великая хвалынская трансгрессия сопровождалась появлением совершенно новых видов дидакн: *D. parallells*, *D. ptotracta*, *D. ebersini*, *D. zhukovi*, *D. praetrigonoides*. Виды *D. trigonoides*, *D. crassa*, *D. pyramidata* также появляются в хвалынское время, но достигают расцвета уже в новокаспии. Всего в хвалынских отложениях отмечено 14 видов и подвидов дидакн, из коих лишь 7 имеют повсеместное распространение. Таким образом, видовой состав хвалынського комплекса значительно обеднен. Практически отсутствуют крассоидные дидакны, преобладают тригоноидные и катилловидные. Раннехвалынський комплекс характеризуется доминированием на западном побережье *D. parallella*, на восточном – *D. zukovi*, *D. cristata*. Позднехвалынський комплекс отличается повсеместным развитием *D. praetrigonoides*.

Как показывает проведенный анализ, видовой состав дидакн существенно менялся по разрезу плейстоценовых отложений, выражаясь в групповом составе преобладанием той или иной основной группы – тригоноидной, катилловидной, или крассообразной. Очевидно, что причины этого должны лежать в частой и резкой смене биономических условий плейстоценовых бассейнов Каспия.

### Биономия плейстоценовых бассейнов

Как показывают диаграммы распределения Sr/Ba, в раковинах плейстоцен-голоценовых дидактн Азербайджана этот показатель подвергается значительным вариациям в течение плейстоцена–голоцена (Алиева, 1990) (рис. 6). Закономерно предположить, что это связано с колебаниями солености палеобассейнов. Согласно Федорову (1957), соленость Каспийского моря в начале бакинского века была незначительно ниже солености современного Каспия, а во второй половине века несколько повысилась, не превышая при этом 13–14‰. По другим оценкам соленость бакинского моря составляла 14–15‰ (Султанов, Халифа-заде, 1969). Наши данные согласуются с этим мнением. Судя по Sr/Ba отношению, соленость раннебакинского моря была близка к голоценовой, возможно, незначительно превышая ее (Алиева, 1990) (рис. 6).

Если провести сопоставление Sr/Ba отношения в раковинах апшеронских и бакинских остракод *Trachyleberis pseudoconvexa*, то отчетливо прослеживается тенденция снижения этого показателя в бакинских формах. Если в апшеронских экземплярах он составлял в среднем 15, то в бакинских средние значения падают до 8 (рис. 7). Уменьшается также разброс значений данного коэффициента. Основываясь на данных результатах, можно сделать вывод о значительном снижении солености Палеокаспия в бакинское время по сравнению с апшеронским веком, и о существенно высоком солевом балансе апшеронского моря по сравнению с голоценовым Каспием.

Согласно А. Свиточу (2013) и Яниной (2005), доминирование соленолобивых дидактн из группы красса в начале урунджикской маломасштабной трансгрессии свидетельствует о значительно возросшей солености бассейна, которая могла достигать в области Куринского залива 16‰. В конце урунджикской трансгрессии отмечается опреснение бассейна по появлению пресноводной фауны.

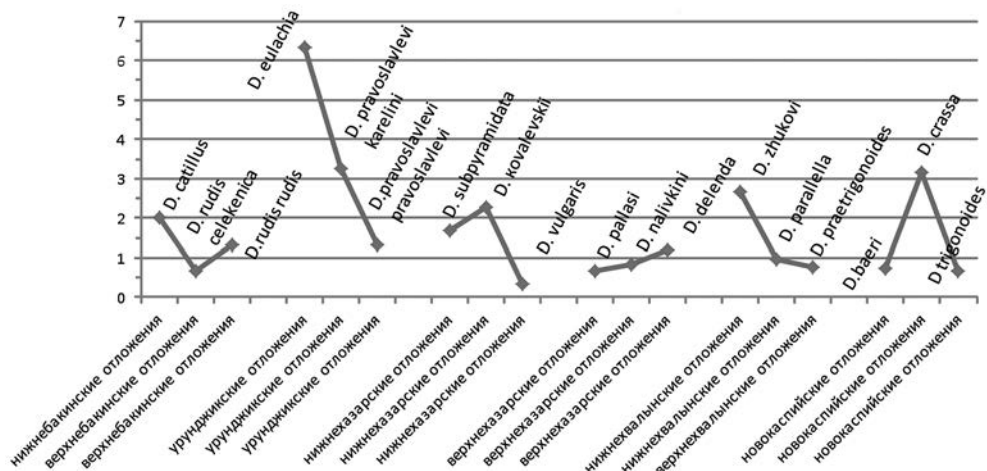


Рис. 6. Значения Sr/Ba отношения в раковинах плейстоцен-голоценовых дидактн Азербайджана.



Значения Sr/Ba отношения показывают резкий рост этого показателя в начале урунджика и постепенное плавное снижение его до значений, меньших, чем в бакинское время и современном Каспии (рис. 6). Таким образом, отмечается полная согласованность палеонтологических и биогеохимических данных. Согласно все тому же Свиточу (1976), судя по широкому развитию эвригалинных тригоноидных дидакн в начале хазара, соленость данного бассейна была ниже, чем бакинского моря, но не меньше, а скорее всего несколько выше (14‰), чем современного Каспия.

Как показывают биогеохимические данные, значения Sr/Ba отношения в раннехазарских раковинах *Didacna subpyramidata*, *D. kovalevskii* меняются от 2 примерно до 1.5; в большинстве бакинских форм – от 1.6 до 2, а в новокаспийских видах значительно меньше единицы, за исключением соленолюбивой *Didacna crassa*. Таким образом, судя по палеонтологическим и биогеохимическим данным, можно говорить о сходной солености раннехазарского и бакинского моря, и несколько более высокой солености раннехазарского моря по сравнению с голоценовыми водами (в районе 14‰) в азербайджанском секторе Каспийского моря

Не подтверждают полученные нами биогеохимические данные бытующее мнение о росте солености позднехазарского моря, основывающееся на исчезновении тригоноидных дидакн и расселении крассоидных. Отмечаются Sr/Ba отношения, близкие к голоценовым.

Согласно некоторым авторам, воды хвалынского моря были значительно опреснены (Федоров, 1957; Квасов, 1966). Другие исследователи придерживаются мнения, что соленость хвалынского моря была несколько ниже хазарского, но не ниже современной, а по мере увеличения трансгрессии соленость росла, достигнув максимума в ее пик (Свиточ, 1991). Угнетенный вид хвалынских дидакн Свиточ объясняет холодными температурами моря. Подобный вывод автор делает на основе смены фаунистических комплексов и широкого распространения *Didacna protracta* в Северном Каспии, которая обитает ныне на шельфе Среднего и Южного Каспия при средней солености 12–13‰. Данные Sr/Ba отношения позволяют согласиться с точкой зрения Свиточа. За исключением *Didacna zhukovi*, в которой установлено значение этого коэффициента в среднем равное 2.6, в остальных формах данный показатель составляет менее единицы, что близко к современным значениям.

Резюмируя вышепроведенный анализ, можно сделать вывод о том, что значительных колебаний солености Каспийское море в плейстоцене не испытывало. В абсолютном большинстве образцов плейстоцен-голоценовых дидакн, за исключением *Didacna crassa*, значения Sr/Ba коэффициента колеблются в узких пределах от 0 до 2 приблизительно. За исключением начала урунджикской трансгрессии, во время которой соленость, по-видимому, значительно превышала современную, и составляла в области западного побережья не менее 16‰ (Янина, 2005; Свиточ, 2013), в остальных плейстоценовых бассейнах значения солености в этом районе колебались в пределах 13–14‰.

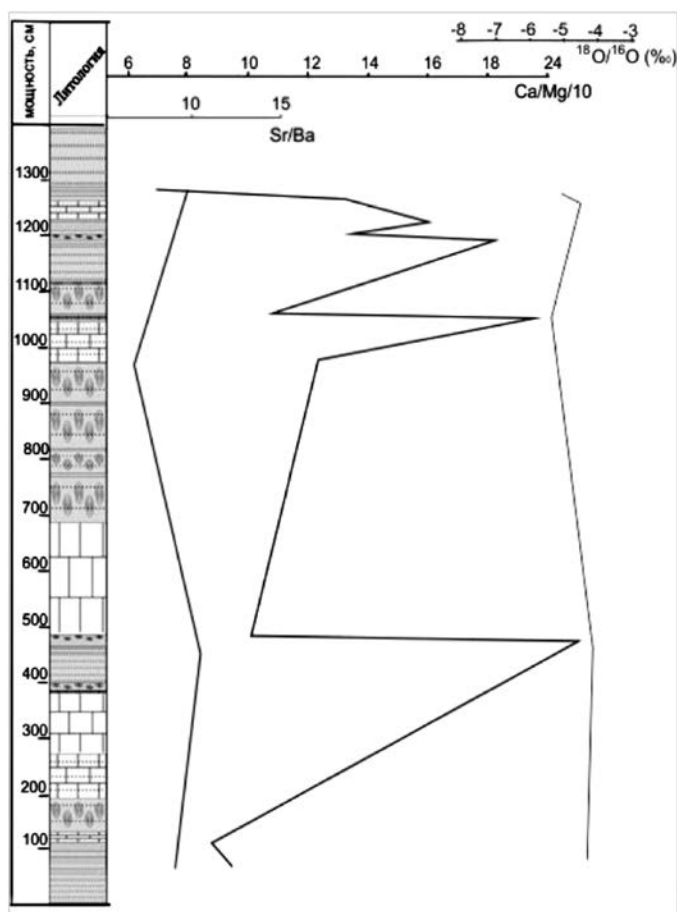


Рис. 7. Кривые распределения биогеохимических показателей в раковинах *Trachyleberis pseudoconvexa* по разрезу бакинских отложений (условные обозначения см. рис. 5) (Амиров, 2007; Алиева, Амиров, 2008).

Относительно температурных вариаций воды мелководья эоплейстоценового и плейстоценовых бассейнов Каспия можно отметить, что, судя по данным изотопного состава кислорода раковин бакинских *Trachyleberis pseudoconvexa*, среднегодовые температуры бакинского моря превышают таковые апшеронского. Так, среднее значение отношения изотопов кислорода для апшеронских форм составляет  $-2\%$ , для бакинских  $-4.7\%$  (Амиров, 2007; Алиева, Амиров, 2008) (рис. 7).

Если значения самых высоких температур воды в обоих морях должны быть примерно равными ( $\delta^{18}\text{O}$  равно  $-5.5\%$ ), то холодные сезоны в бакинское время отличаются более высокими температурами по сравнению с апшеронским. Наибольшее содержание тяжелого изотопа кислорода равно  $-4.1\%$  и  $+1.5\%$  соответственно. Разброс значений  $\delta^{18}\text{O}$  в бакинских раковинах также значительно уменьшился: от  $-5.5\%$  до  $-4.1\%$ . Аналогичная закономерность прослеживается и на кривой Ca/Mg отношения. По-видимому, можно говорить



**Рис. 8.** Кривые изотопного состава кислорода раковинного карбоната моллюсков дидакна западного и восточного борта Южно-Каспийского бассейна в плейстоцене (Aliyeva, 2001; Горбаренко и др., 1973).

о более стабильном температурном режиме Каспийского бакинского бассейна.

Согласно также данным  $\text{Ca/Mg}$  отношения, определенного в раковинном карбонате моллюсков *Didacna*, *Dreissena*, отобранных из обнажений бакинского возраста Апшеронского полуострова, Гобустана, Раннекуруинской депрессии, среднегодовая температура в раннебакинское время составила  $10.6\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Aliyeva, 2001). Вычисления производились по формуле  $T=28A/15B$ , где  $T$  – температура среды,  $A$  – количество  $\text{Ca}$  в раковинах,  $B$  – количество  $\text{Mg}$ , 28 и 15 – эмпирические константы (Дорофеева, Хабаков, 1980).

Биогеохимические и изотопные данные указывают на значительное потепление в позднебакинское и урунджикское время. Согласно изотопному составу кислорода раковин дидакн Апшеронского полуострова (Алиева, 2001) и восточного борта Южно-Каспийского бассейна (Горбаренко и др., 1973), содержание тяжелого изотопа в позднебакинских и урунджикских образцах существенно снижается по сравнению с раннебакинскими (рис. 8).

Необходимо учесть также и тот факт, что обогащение тяжелым изотопом кислорода раковин раннебакинских дидакн Азербайджана, возможно, связано с малой интенсивностью аллювиальных процессов на западном борту Южно-Каспийской впадины в раннебакинское время (Федоров, 1978). По данным  $\text{Ca/Mg}$ , отношения среднегодовые температуры воды в позднебакинское и урунджикское время могли достигать 17 и  $17.1\text{ }^{\circ}\text{C}$  соответственно.

Вверх по разрезу в раковинах раннехазарских экземпляров на обеих кривых отмечается существенное облегчение изотопного состава кислорода (рис. 8). Помимо этой общей тенденции в туркменских дидакнах имеет место падение  $\delta^{18}\text{O}$  до  $9.1\text{‰}$  в восточном направлении по мере приближения к дельте Палеоамударьи. Подобное резкое снижение содержания тяжелого изотопа кислорода в раковинах позднехазарского бассейна может объясняться не только потеплением климата, но и эффектом, производимым поступлением в раннехазарский бассейн в большом объеме талых вод ледников, о чем свидетельствовал Федоров (1978).

Позднехазарская трансгрессия не имела широкого распространения, о чем выше уже говорилось, и протекала в условиях теплого и сухого климата. Изотопные данные и значения Ca/Mg отношения подтверждают это. Согласно последним, среднегодовые температуры воды в позднем хазаре составляли 22.6 °С.

В ранней хвалыни, согласно изотопным данным туркменских образцов, наблюдается резкое утяжеление изотопов кислорода в раковинах дидакн. В этом контексте можно согласиться с мнением Свиточа (2013) о похолодании в ранней хвалыни. При этом труднообъяснимым является факт уменьшения  $\delta^{18}\text{O}$  в раннехвалыньских апшеронских образцах.

#### ВЫВОДЫ

Таким образом, результаты изучения биономических условий плиоцен-плейстоценовых бассейнов, основанные на применении палеонтологических, биогеохимических, изотопных методов исследований, свидетельствуют о многократной смене температурного режима Палеокаспия, сопровождавшейся существенными изменениями в составе биоценозов.

Солевой баланс Каспийского моря столь существенным образом не менялся, оставаясь присущим солонатоводным бассейнам. По-видимому, наибольшей соленостью обладали воды акчагыльского моря, наименьшей – водоем конца века продуктивной толщи (раннего плиоцена). Отмечается тенденция падения солености от акчагыльского бассейна к плейстоценовым, из которых наибольшим содержанием солей характеризовались воды урунджикского моря. В течение плейстоцена, за исключением урунджикского моря, соленость Каспия менялась в узких пределах и была близка к таковой современного Каспийского моря.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаларова Д.А.* Микрофаунистические данные по поводу генезиса продуктивной толщи. Азербайджанское нефтяное хозяйство. Азнефтеиздат. Баку. 1948. С. 11–12.
- Алиева Э.Г.* Филогения, систематика и палеоэколого-биогеохимическая характеристика антропогенных моллюсков дидакна западного борта Южно-Каспийской впадины. Автореф. канд. дис. Баку. 1990.
- Али-заде А.А.* Акчагыл Туркменистана. Т. 1, 2. Госгеолтехиздат. Недра. 1961, 300 с., 1967.
- Али-заде А.А.* Апшеронский ярус Азербайджана. Недра. 1973. 227 с.
- Али-заде К.А.* Подразделение апшеронских отложений Закавказья. Изв. АЗНИИ. 1936.
- Али-заде К.А.* Материалы к изучению Monodacna из апшеронских отложений. Изв. АН СССР. 1945. № 12.
- Али-заде К.А.* Акчагыльский ярус Азербайджана. Изд-во АН Азербайджанской ССР. 1954. 344 с.
- Амиров Э.* Секвенс-стратиграфия и популяции остракод в четвертичном периоде западного борта Южно-Каспийской впадины. Автореф. канд. дис. Баку. 2007.
- Андрусов Н.И.* Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии. Недра. 1964. Избр. труды. Т. 3 (1897).
- Андрусов Н.И.* Третичные отложения Шемахинского уезда. Изв. Геолкома. Т. 23. 1904. С. 201–243.
- Андрусов Н.И.* Взаимоотношения Эвксинского и Каспийского бассейнов в неогеновую эпоху. Изв. АН. Сер. 6. 1918. Т. 12. № 8. С. 749–760.
- Андрусов Н.И.* Апшеронский ярус. Тр. Геолкома, нов. сер. 1923. Т. 30. Вып. 110. С. 1–6.
- Андрусов Н.И.* Солонатоводные кардииды. Ч. 11. Избр. труды. Недра. 1964. Т. 111.
- Архангельский А.Д.* Геологическое строение СССР. Западная часть. 1934. Вып. 2. Изд. 2. 224 с.
- Афанасьев Б.Л., Белкин В.И.* Проблемы геологии кайнозоя Большеземельской тундры / Кайнозойский покров Большеземельской тундры. Изд-во МГУ. 1963. С. 4–9.

- Богачев В.В.* Колонии в южно-русских неогеновых морях. Изв. АГУ. 1922. № 2.
- Богачев В.В.* Н.И. Андрусов и геология Прикаспийских стран. 1925.
- Богачев В.В.* Руководящие окаменелости разреза Апшеронского полуострова и прилегающих районов. ОНТИ. Азнефтеиздат. 1932.
- Богачев В.В.* Пресноводные и наземные моллюски из верхнетретичных отложений реки Кура (приложение к т. 13). Тр. Азербайджанского филиала АН СССР. 1936.
- Векилов Б.Г.* Антропогеновые отложения северо-восточного Азербайджана. Баку. Элм. 1969. 218 с.
- Вернадский В.И.* Химический состав живого вещества в связи с химией земной коры. Избранные сочинения. М.: Изд-во АН СССР. 1960.
- Виноградов А.П.* Химический элементный состав организмов моря. Тр. Биогеохимической лаборатории АН СССР. Т. III. М-Л.: Изд-во АН СССР. 1934.
- Виноградов А.П.* Химический элементный состав организмов моря. Тр. Биогеохимической лаборатории АН СССР. Т. IV. М-Л.: Изд-во АН СССР. 1937.
- Виноградов А.П.* Химический элементный состав организмов моря. Тр. Биогеохимической лаборатории АН СССР. Т. V. М-Л.: Изд-во АН СССР. 1939.
- Виноградов А.П.* Химический элементный состав организмов моря. Тр. Биогеохимической лаборатории АН СССР. Т. VI. М-Л.: Изд-во АН СССР. 1944.
- Горбаренко С.А., Николаев С.Д., Попов С.О.* Изотопный состав кислорода раковин четвертичных моллюсков и изменения палеогеографии Восточного Каспия // Бюл. Моск. общ. испыт. природы. Сер. геол. 1973. Т. 43. Вып. 3.
- Губкин И.М.* Проблема акчагыла в свете новых данных. Изд-во АН СССР. 1931. 42 с.
- Давиташвили Л.Ш.* Обзор моллюсков третичных и послетретичных отложений Крымско-Кавказской провинции. ГОНТИ. 1933. 168 с.
- Дорофеева Л.Л., Хабаков А.В.* Определение температуры среды обитания современных и позднечетвертичных устриц кальций-магниевым методом // Бюл. Моск. общ. испыт. природы. Сер. геол. 1980. Т. 65. Вып. 4.
- Квасов Д.Д.* Палеогидрология Каспия в хвалынское время. **Верхний плейстоцен: стратиграфия и абсолютная геохронология.** М.: Наука. 1966. С. 175–180.
- Ковалевский С.А.* Лик Каспия. Тр. ГРК Азнефти. 1933. Вып. 2. 130 с.
- Ковалевский С.А.* Место и значение акчагыла в стратиграфии четвертичных отложений Русской равнины // Бюл. Моск. общ. испыт. природы, отд. геол. 1951. Т. 26 (I). С. 84–94.
- Колесников В.П.* Схема стратиграфического подразделения неогеновых отложений Понто-Каспийской области. Стратиграфия СССР. Неоген. ГИН АН СССР. 1940.
- Колесников В.П.* Акчагыльские и апшеронские моллюски / Палеонтология СССР. Т. 10, ч. 3, вып. 12. Изд. АН СССР. 1950. 259 с.
- Ливенталь В.Е.* Палентологические заметки о некоторых видах рода *Monodasna* из отложений апшеронского яруса, описанных Н.И. Андрусовым // Азербайджанское нефтяное хозяйство. 1930. № 4.
- Международная тектоническая карта Каспийского моря и его обрамления. Институт литосферы окраинных и внутренних морей РАН. Научный мир. 2002.
- Муратов М.В.* История Черноморского бассейна в связи с развитием окружающих его областей. Бюл. Моск. общ. испыт. природы, нов. сер., отд. геол. 1951. Т. 26, № 1. С. 7–34.
- Палеогеография СССР. Объяснительная записка к Атласу литолого-палеогеографических карт СССР. Т. 3, 4. М.: Недра. 1974, 1975. 233 с., 254 с.
- Попов Г.И.* Апшеронский ярус Туркмении. Изд-во АН Туркменской ССР. 1961. 432 с.
- Руженцев В.Е.* Подразделение апшеронского яруса в связи с изучением апшеронских отложений хребта Малый Харами. Бюл. Моск. общ. испыт. природы, нов. сер. 1928. Т. 36.
- Свиточ А.А.* Развитие Каспийского моря в плейстоцене. Проблемы общей физической географии и палеогеографии. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1976. С. 178–197.
- Свиточ А.А.* Колебания уровня Каспийского моря в плейстоцене (классификация и систематическое описание) / Каспийское море: палеогеография и геоморфология. М.: Наука. 1991. С. 5–100.
- Свиточ А.А.* Общая палеогеография, история внутриконтинентальных морей юга России и сопредельных территорий. М.: Географ. ф-т МГУ. 2012. 698 с.
- Султанов К.М.* Апшеронский ярус Азербайджана. Азернешр. 1964. 235 с.
- Султанов К.М., Халифа-заде И.М.* Биохимические критерии оценки температуры мелководий эоценовых и верхнеплейстоценовых морей Азербайджана. Тез. докл. I Всес. совещ. по палеобиохимии и палеоэкологии. Баку. 1969.

- Султанов К.М., Исаев С.А.* Палеобиогеохимическое исследование моллюсков верхнего плиоцена Восточного Азербайджана и современного Каспия. Азербайдж. гос. изд-во. Баку. 1971. 152 с.
- Султанов К.М., Исаев С.А.* Палеобиогеохимия моллюсков Азербайджана. Баку. Элм. 1982. 180 с.
- Федоров П.В.* Стратиграфия четвертичных отложений и история развития Каспийского моря. Тр. ГИН АН СССР. 1957. Вып. 10. 308 с.
- Федоров П.В.* Плейстоцен Понто-Каспия. М.: Наука. 1978. 165 с.
- Хаин В.Е.* Геотектоническое развитие Юго-Восточного Кавказа. Азнефтеиздат. 1950. 224 с.
- Халилов Д.М.* Микрофауна продуктивной толщи Апшеронского полуострова. Тр. АН Азербайджанской ССР. Баку. 1946. № 6. С. 4–6.
- Янина Т.А.* Дидакны Понто-Каспия. Изд-во «Маджента». 2005. 300 с.
- Aliyeva E.* The newest stage of the Caspian Sea development: bio- and sequence stratigraphy // Изв. НАН Азербайджана. 2001. № 1. С. 88–97.
- Aliyeva E., Huseynov D., Babazadeh A.* et al. Microfossils records of climatic and depositional environment changes in Lower Pliocene Caspian succession. 33 intern. geol. Congr. Oslo. Abstr. 2008.
- Aliyeva E., Amirov E.* Climatically forced Caspian Sea level changes as it recorded in Pleistocene succession. Microfossils records of climatic and depositional environment changes in Lower Pliocene Caspian succession. 33 intern. geol. Congr. Oslo. Abstr. 2008.
- Babazadeh A.D.* Micropaleontological investigation of the South Caspian Lower Pliocene Productive Series // Sedimentol. and stratigraphy of oil-gas basins. 2011. N 2. С. 3–14.
- van Baak Ch. Mediterranean-Paratethys connectivity during the late Miocene to Recent. Unravelling geodynamic and paleoclimatic causes of sea-level change in semi-isolated basins // Utrecht stud. earth sciences. 2015. N 87. 275 p.
- Eichwald E.* Faunae caspii maris primitae // Bull. de la soc. imp. dezs naturalists de Moscou. 1838.
- Eichwald E.* Fauna caspio-caucasica // Nouv. mem. dela soc. des natur. Moscou. 1841. V. 13.
- Fairbridge R.W.* Eustatic Changes in Sea Level // Physics earth. 1961. no. 4. P. 215–224.
- Gallagher R.* The ice age rise and fall of the Ponto Caspian: ancient mariners and the Asiatic Mediterranean // Sedimentol. and stratigraphy of oil-gas basins. 2011. N 2. P. 48–68.
- Jackson J., Priestley K., Allen M., Berberian M.* Active tectonics of the South Caspian Basin // Geophys. j. intern. 2002. V. 148. P. 214–245.
- Pallas P.S.* Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs in den Jahren 1768–1774. SPb., 1771–1776. N 1–3.
- Shepard F.P.* Late Pleistocene and Recent History of the Central Texas Coast // Geology. 1956. N 64. P. 152–168.
- Sjogren H.* Preliminara meddelanden om de kaukasika naftafalten // Geol. fören, Förhandl. Stockholm. 1891. N 136. Bd 13. H. 3.
- Svitoch A.A.* The history of the Greater Caspian, the late Pliocene basins of the Caspian // Sedimentol. and stratigraphy of oil-gas basins. 2013. N 1. С. 3–29.

## **Evolution of benthos and bionomic conditions of the South Caspian basin during the Pliocene – Pleistocene**

**A. Ali-zade, E.G. Aliyeva**

The paper deals with the change in composition of benthic fauna and bionomic conditions of South Caspian in the Pliocene-Pleistocene. On the basis of overview of the published data and our studies the macrofaunal and microfaunal assemblages of Caspian are given, and their evolution in connection with abiotic factors is shown. According to paleontological, biogeochemical and isotopic data on mollusks and ostracods shell material the conclusions about the timing of salinity and temperature fluctuations of the Caspian Sea in the Plio-Pleistocene history is done.

УДК 551.71/72

## ДРЕВНЕЙШИЕ КОРЫ ВЫВЕТРИВАНИЯ И ПРОБЛЕМА БАКТЕРИАЛЬНОЙ КОЛОНИЗАЦИИ СУШИ

**М.М. Астафьева**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
astafieva@paleo.ru*

Доказано присутствие разнообразных ископаемых микроорганизмов, бактерий (?цианобактерий) в раннедокембрийских (архейских и раннепротерозойских) корях выветривания. Вероятно присутствие эвкариот. Можно говорить о колонизации суши микроорганизмами уже в раннем докембрии и о существовании единого ряда от кор выветривания (примитивных почв) до настоящих почв.

*Ключевые слова:* прокариоты, эвкариоты, водоросли, бактерии, архей, протерозой.

А.Ю. Розанов сыграл ведущую роль в изучении древнейших кор выветривания. Эти исследования начались с попыток реконструкции архейско-раннепротерозойской истории биосферы Земли, которые тесно связаны с изучением древнейших осадочных пород. Осадочные породы это наиболее эволюционирующие элементы Земли, которые способны воспринимать, записывать и сохранять на миллиарды лет информацию, как о собственной истории, так и о развитии других геосфер (атмосфере и гидросфере). Именно поэтому осадочные породы являются основными историческими документами в геологии и бактериальной палеонтологии, именно они ясно и определенно отражают развитие экзосферы Земли, а также ее недр.

Тогда же был поставлен вопрос выхода жизни на сушу. Основными и, пожалуй, единственными индикаторами условий континентального осадконакопления, а значит и континентальных обстановок и условий, в которых происходило развитие биосферы, являются коры выветривания. Выветривание, однако,

происходило на Земле всегда, так как горные породы и осадки на поверхности Земли с самого начала их образования подвергались изменениям под воздействием факторов внешней среды. Поэтому коры выветривания и продукты их переотложения и рассеяния – это важнейшие геоисторические документы.

Современный кислородный тип кор выветривания соответствует современной кислородной атмосфере. Он максимально развит ныне, и, как считается, во все более ослабленном виде прослеживается в прошлое. Однако в последнее время наши представления о ранней истории Земли, в том числе о развитии ее биосферы в архее и протерозое, существенно изменились. Так, ранее предположения о существовании жизни на суше строились только по элементным и изотопным отношениям С, Н, N и Р в веществе. На основании этих исследований утверждалось наличие микробного мата на поверхности почвы уже 2.7–2.6 млрд. лет назад (Watanabe et al., 2000). Сами по себе фоссилизированные остатки древнейших наземных организмов до недавних пор обнаружены не были.

Не так давно – несколько лет назад, наконец, были обнаружены микрофоссилии в древнейших – архейских и раннепротерозойских – породах Карелии и Кольского п-ова. На основании этих находок был сделан вывод о заселенности суши микроорганизмами уже в столь отдаленное время (Розанов, Астафьева, Вревский и др., 2008; Астафьева, Розанов, 2010).

#### МАТЕРИАЛ

Нами были изучены архейские и палеопротерозойские коры выветривания Карелии и Кольского п-ова (таблица 1): архейские (предверхнелопийские) коры выветривания с возрастом 2.8 млрд. лет по вулканитам (гранитам и плагиогранитам) охтинской серии Лехтинской структуры Карелии (оз. Воронье, устье р. Нижняя Охта) и Хизоваарской зеленокаменной структуры (~2.8. млрд. лет); коры по архейским гранитоидам фундамента с возрастом ~2.5 млрд. лет из Ципрингской зеленокаменной структуры Сев. Карелии; разнообразные коры выветривания нижнего протерозоя: коры по метабазальтам (верхнекукшинской подсветы, находящиеся на западном фланге зеленокаменного пояса Имандра-Варзуга (Кольский п-ов), с возрастом около 2.45 млрд. лет; предсариолийские коры выветривания по кислым метавулканитам, с возрастом 2.4 млрд. лет, расположенные на северном берегу оз. Паанаярви (Сев. Карелия) и коры выветривания по гранитам Лехтинской структуры (оз. Ватулма, 2.4 млрд. лет); предьятулийские коры выветривания по архейским гранито-гнейсам Карельской гранит-зеленокаменной области, расположенные в районе оз. Малый Янисъярви (Сев. Приладожье) и коры выветривания зеленокаменного пояса Печенга с возрастом 2.3 млрд. лет; ятулийские коры выветривания с возрастом 2.1 млрд. лет Центральной Карелии (о-в Чапаншари, оз. Сегозеро).



**Таблица 1.** Стратиграфическое положение изученных кор выветривания раннего докембрия Карелии

Общая стратиграфическая шкала		Возраст, млрд. лет	Климат	Коры выветривания	
ПРОТЕРОЗОЙСКАЯ PR	НИЖНЕ-ПРОТЕРОЗОЙСКАЯ (КАРЕЛЬСКАЯ)	Верхне-карельская K <sub>2</sub>	2.1	Нивальный	<u>Ятулийские</u> О-в Чапаншари, оз.Сегозеро (Центр. Карелия)
		Нижне-карельская K <sub>1</sub>	2.3	Аридный	<u>Предятулийские</u> Зеленокаменный пояс Печенга (Кольский п-ов); Оз. Малый Янисъярви (Сев. Приладожье)
	2.4		Нивальный	<u>Предсариолийские</u> Оз. Ватулма, Лехтинская стр-ра (Карелия); Оз. Паанарви (Сев. Карелия)	
	2.45			Имандра-Варзугская стр-ра (Кольский п-ов)	
	2.5		<u>Предсумийские</u> Ципрингская стр-ра (Сев. Карелия)		
АРХЕЙСКАЯ AR	ВЕРХНЕ-АРХЕЙСКАЯ (ЛОПИЙСКАЯ)	Верхне-лопийская L <sub>3</sub>	2.8	<u>Архейские</u> Оз. Воронье, Лехтинская стр-ра (Карелия); Хизоваарская стр-ра (Сев. Карелия)	

Материал был любезно предоставлен сотрудниками ИГГД РАН А.Б. Вревским, Н.А. Алфимовой и В.А. Матреничевым, а также отобран в ходе бурения скважин по международной программе FAR DEEP (Fennoscandia Arctic Russia – Drilling Early Earth Project) В. Мележиком и А. Лепландом.

#### МЕТОДЫ

Бактериально-палеонтологические исследования проводились на электронном сканирующем микроскопе CamScan-4 с микроанализатором Link-860 и на сканирующем электронном микроскопе системы Zeiss EVO-50 с микроанализатором Inca Oxford (350). Операторы А.В. Кравцев и Л.В. Зайцева. Изучению подвергались только свежие сколы пород, обработанные спиртом и просушенные в муфеле.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Наиболее древние из изученных кор выветривания это архейские коры выветривания Хизоваарской и Лехтинской структур.

I. В корях выветривания Хизоваарской зеленокаменной структуры Сев. Карелии (2.8 млрд. лет) ископаемые микробы не обнаружены. О чем это говорит? С учетом того, что вероятность фоссилизации, сохранения и нахождения бактериальных форм крайне мала, то либо ни о чем, либо о том, что в образовании именно этих кор выветривания превалировали химические и механические процессы.

II. В одновозрастных архейских (предверхнелопийских – 2.8 млрд. лет) корях выветривания по вулканитам (гранитам и плагиогранитам) охтинской серии Лехтинской структуры Карелии (оз. Воронье, устье р. Нижняя Охта) картина совсем иная. В них встречены довольно многочисленные и разнообразные микрофоссилии.

Преобладают разнообразные, как правило, одиночные нитевидные формы (табл. I, фиг. 1). Коккоидные формы также довольно многочисленны. Встречены как скопления кокков, так и одиночные кокки. Отмечены и гантелевидные формы. Иногда наблюдаются многочисленные следы кокков, по-видимому, порода была буквально сложена коккоидными структурами (табл. I, фиг. 2).

III. Коры выветривания по архейским гранитоидам фундамента с возрастом ~2.5 млрд. лет из Ципрингской зеленокаменной структуры Сев. Карелии. В этих корях выветривания нам удалось изучить образцы, происходящие из двух зон коры – элювиальной и метаглинистой. Все образцы из метаглинистой зоны подверглись более позднему засорению (загрязнению) и интереса для исследований не представили. В элювиальной зоне ископаемые микробиальные остатки представлены преимущественно нитевидными формами (табл. I, фиг. 3–4) и биопленками.

IV. Коры выветривания по метабазальтам (верхнекукшинской подсветы, находящиеся на западном фланге зеленокаменного пояса Имандра-Варзуга (Кольский п-ов), с возрастом около 2.45 млрд. лет. Здесь обнаружены интересные нитевидные микрофоссилии со следами деления на клетки (табл. I, фиг. 5–6), биопленки и фоссилизированные остатки очень высокоорганизованных для того времени форм, о которых речь пойдет позднее.

V. Предсариолийские коры выветривания по кислым метавулканитам с возрастом 2.4 млрд. лет, расположенные на северном берегу оз. Паанаярви (Сев. Карелия). Микрофоссилии довольно разнообразны, представлены различными нитями (табл. I, фиг. 7), кокками (табл. I, фиг. 8), шаровидными и гантелевидными формами.

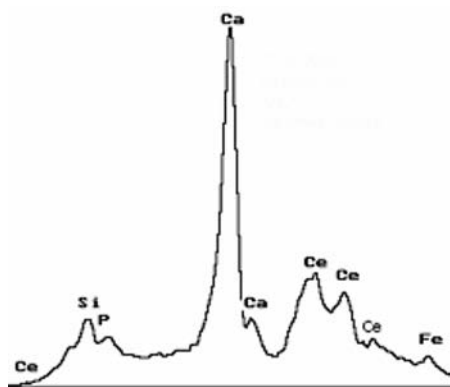


Рис. 1. Химический состав предположительно ?биопленок из Лехтинской структуры (оз. Ватулма, 2.4 млрд. лет).

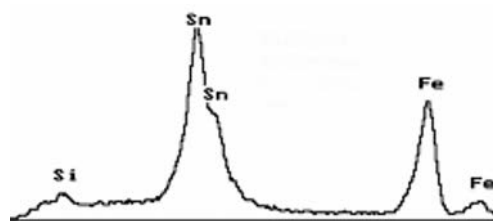


Рис. 2. Химический состав предположительно ?биопленок из Лехтинской структуры (оз. Ватулма, 2.4 млрд. лет).

VI. Коры выветривания по гранитам Лехтинской структуры (оз. Ватулма, 2.4 млрд. лет). Эти коры интересны тем, что среди предположительно биогенных образований в них встречены своеобразные ?биопленки, содержащие повышенные количества церия (табл. II, фиг. 1, рис. 1) и олова (табл. II, фиг. 2, рис. 2). Объяснений подобному химическому составу микрофоссилий пока не найдено. Обычных микрофоссилий в этих корях выветривания не обнаружено.

VII Следующая по возрасту (2.3 млрд. лет) кора выветривания из зеленокаменного пояса Печенга. Эти коры бедны ископаемыми микробами, в них обнаружены лишь невыразительные биопленки.

VIII. Предъятулийские коры выветривания по архейским гранито-гнейсам Карельской гранит-зеленокаменной области, расположенные в районе оз. Малый Янисъярви (Сев. Приладожье) имеют довольно представительный набор микрофоссилий – нити, шары, оболочки от кокков, биопленки.

IX. И, наконец, самые молодые из изученных, ятулийские коры выветривания (2.1 млрд. лет) Центральной Карелии (о-в Чапаншари, оз. Сегозеро). В нашем распоряжении были образцы из нескольких зон этих кор выветривания – кварц-серицитовой, алевритовой и из амфиболитов зоны контакта и перекрывающих ее доломитов. В первых трех зонах встречен обычный набор микрофоссилий, в котором также как и в других корях выветривания преобладают нитевидные формы. В алевритах ископаемые микробы гораздо более редки. В перекрывающих доломитах ископаемые бактерии не обнаружены.

Эти коры выветривания интересны тем, что среди микрофоссилий кварц-серицитовой зоны встречены формы, имеющие крайне специфический химический состав. Это овальные формы с неровной поверхностью и палочковидные формы, в составе которых существенную роль играет титан, тогда как в составе вмещающих пород титан практически отсутствует (табл. II, фиг. 3,

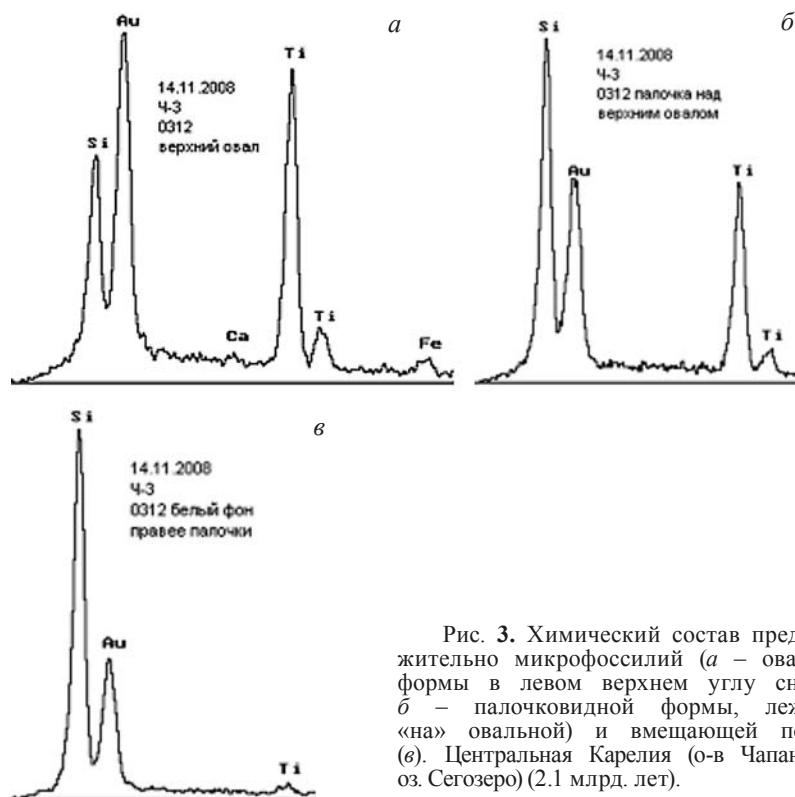


Рис. 3. Химический состав предположительно микрофоссилий (а – овальной формы в левом верхнем углу снимка; б – палочковидной формы, лежащей «на» овальной) и вмещающей породы (в). Центральная Карелия (о-в Чапаншари, оз. Сегозеро) (2.1 млрд. лет).

рис. 3). Характер соотношения микрофоссилий со вмещающими породами заставляет предположить, что микрофоссилии обнаружены *in situ*.

А.Ю. Розанов принимал активное участие и в Международной программе континентального бурения (International Continental Scientific Drilling Program – ICDP) в проекте FAR-DEEP (Fennoscandia Arctic Russia – Drilling Early Earth Project). Выполнение этой программы принесло невероятно интересные результаты по микрофоссилиям в древнейших корях выветривания.

Коры выветривания, как уже говорилось, это индикаторы континентального осадкообразования. Вопрос колонизации суши бактериями интересен сам по себе и исследования, проведенные в этой области, были весьма плодотворными. Уже была доказана активная роль бактерий в формировании древнейших кор выветривания, и было сделано предположение о бактериальной колонизации суши с самого начала образования осадочных пород, т.е. с самого начала геологической летописи (Розанов и др., 2008; Rozanov, Astafieva, 2009; Astafieva, Rozanov, 2012).

Летом 2007 г. под руководством В. Мележика и А. Лепланда (Геологическая служба Норвегии) в Мончегорском районе (центральная часть Кольского п-ова) на западном фланге нижнепротерозойского Имандра-Варзугского риф-

тогенного пояса была пробурена скважина 5018\_1А, которая вскрыла вулканогенно-осадочную толщу сумийско-сариолийского возраста. Координаты скважины 67.88° с.ш. и 33.07° в.д. (данные из базы данных FAR-DEEP: <http://far-deep.icdp-online.org>).

В интервале 186.69–193.72 м обнаружены коры выветривания по метабазальтам верхнекукшинской подсвиты нижнего протерозоя, что по региональной стратиграфической схеме соответствует сариолийскому надгоризонту нижнего протерозоя.

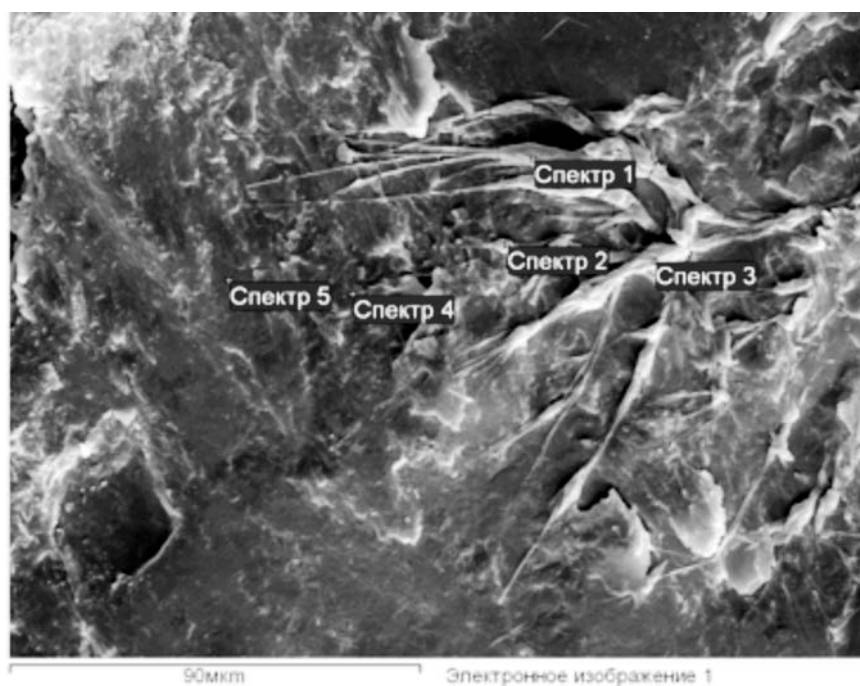
Эти коры выветривания перекрываются породами нижнесейдореченской подсвиты, причем считается, что вулканиты кукшинской свиты подверглись экзогенному выветриванию до отложения пород сейдореченской свиты (Чашин, 2008). По уточненным данным возраст метариодацитов из верхней части разреза сейдореченской свиты, определенный U-Pb методом по циркону, равен  $2.448 \pm 8$  млрд. лет (Чашин, 2008). Поскольку наши образцы происходят из кор выветривания, подстилающих самые низы нижнесейдореченской подсвиты, то их возраст соответственно превышает 2.448 млрд. лет.

Бактериально-палеонтологические исследования этих пород также проводились на сканирующем электронном микроскопе системы Zeiss EVO 50 с рентгеновским микроанализатором Inca Oxford (350), а также на Cam-Scan-4 с микроанализатором Link-860. Ископаемые микроорганизмы, обнаруженные в этих корах выветривания довольно разнообразны. Это нитевидные микроорганизмы со следами деления на клетки, биопленки, но наибольший интерес представляют находки многочисленных остатков очень высокоорганизованных для того времени форм, предположительно микроскопических водорослей, которые были обнаружены в образце, отобранном с глубины 188.11 м.

Обнаруженные ископаемые местами сливаются с породой, местами погружаются в нее, а иногда создается впечатление, что вся порода буквально пронизана подобными образованиями, поэтому можно считать, что в этом случае мы имеем дело с прижизненным захоронением. Мало того, некоторые фрагменты настолько насыщены спрессованными микрофоссилиями, что можно предположить наличие водорослевого мата, или, точнее, войлока (табл. II, фиг. 4).

Найденные ископаемые (табл. II, фиг. 5–8), судя по морфологии, относятся к многоклеточным эвкарриотам, вероятно, красным или зеленым водорослям. Столь высокий уровень организации форм, имеющих возраст более 2.4 млрд. лет, говорит о том, что в это время уровень оксигенизации атмосферы, был гораздо выше, чем обычно предполагается и что средние поверхностные температуры не могли отличаться от современных более чем на 15–20°.

Проведенные химические анализы показали, что вмещающие породы представлены, по всей видимости, калиевыми алюмосиликатами с примесью железа. Фоссилизированные остатки водорослей представлены карбонатными образованиями (рис. 4).



Спектр	C	Al	Si	K	Ca	Fe	O	Итого
Спектр 1	22.50913	4.2601	6.715125	2.243174	12.5254		64.96547	100
Спектр 2	16.63875	3.791104	6.054763	2.059987	11.74788		59.70752	100
Спектр 3	20.5113				17.75718		61.73152	100
Спектр 4		14.19752	22.058	12.56325		8.436212	42.74502	100
Спектр 5		14.18512	28.72719	9.748258			47.33942	100

Все результаты в весовых %

**Рис. 4.** Фоссилизированные водорослевидные формы *Gazavazinia antiqua* Rozanov et Astafieva, 2013 и их химический состав.

Характеристики изображенных ископаемых форм близко напоминают некоторых современных представителей родов *Draparnaldia* и *Draparnaldiella* (зеленые водоросли) (Курсанов и др., 1953; Мошкова, Голлербах, 1986; Водоросли, 1989). Это разветвленные кустиковидные формы с ярко выраженными различиями между главными нитями и боковыми ветвями, однако иногда интенсивно развитыми оказываются вертикальные нити.

Следует, однако, отметить, что нельзя полностью исключить возможность и грибной природы найденных ископаемых.

Хотя полной уверенности в точном систематическом положении обнаруженных форм не было, было сочтено необходимым присвоить им название. Эти формы были описаны нами в 2013 г. как *Gazavazinia antiqua* Rozanov et Astafieva (Розанов, Астафьева, 2013).

## ВЫВОДЫ

1. Уже в самых ранних корях выветривания присутствуют ископаемые микроорганизмы. Предполагается, что микробы принимали участие в образовании наидревнейших кор выветривания и можно говорить о заселении суши микроорганизмами с самого начала образования континентальных пород.

2. Разнообразие встреченных микроорганизмов и их количество напрямую не зависят от возраста кор выветривания. Самыми древними корами выветривания являются коры выветривания Хизоваарской стр-ры и оз. Вороньего (Лехтинской стр-ры). Однако в корях выветривания Хизоваарской структуры микрофоссилии отсутствуют, а одновозрастные коры выветривания оз. Вороньего – одна из наиболее насыщенных микрофоссилиями кор выветривания, причем и в количественном и в качественном отношении. И далее вверх по разрезу коры выветривания богатые микрофоссилиями чередуются с корами выветривания в которых ископаемые микроорганизмы практически отсутствуют.

3. Также нет прямой зависимости между климатическими условиями и присутствием микроорганизмов. Климатические условия, господствовавшие на территории Балтийского щита во время формирования изученных объектов резко различны. Для интервала 2.4–2.3 млрд. лет на основании широкого развития моренных ассоциаций пород, реконструируются нивальные обстановки осадконакопления (Ахмедов и др., 1996). Для ятулийского времени (2.3–2.1 млрд. лет) (Хейсканен, 1990) по наличию эвапоритов и красноцветных осадочных отложений в разрезах предполагается господство аридных климатических условий. Кроме того, для этого периода описано несколько каличе (Сочава и др. 1975), формирование которых также указывает на аридные условия. Согласно проведенному исследованию, коры выветривания, сформированные как в нивальных, так и в аридных условиях, характеризуются одинаковыми особенностями геологического строения и химического состава, что ставит под сомнение ведущую роль климата для образования гипергенных объектов в раннем докембрии.

В заключение надо сказать, что говорить о выходе жизни на сушу представляется не совсем корректным. Изученный нами материал заставляет предположить, что жизнь, вероятно, появилась на суше практически с самого начала образования Земли.

Автор признателен всем, принимавшим участие в обсуждении этой статьи, за ценные советы и доброжелательное отношение, особая благодарность сотрудникам ИГГД РАН Н.А. Алфимовой и В.А. Матреничеву, а также В. Мележику и А. Лепланду (Геологическая служба Норвегии) за предоставленные материалы, сотрудникам ПИН РАН А.В. Кравцеву и Л.В. Зайцевой за помощь при работе на электронных сканирующих микроскопах CamScan-4 и Zeiss.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма II) и поддержана грантами РФФИ, №№ 14-04-00260, 15-04-00774 и научной школой НШ-3785.2014.4.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафьева М.М., Розанов А.Ю.* Древнейшие коры выветривания (на примере Карелии) и микрофоссилии // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Сер. «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН. 2010. С. 10–22.
- Ахмедов А.М., Травин Л.В., Тихомирова М.* Эпохи оледенения и эвапоритизации в раннем протерозое и межрегиональная корреляция. Региональная геология и металлогения. С.-Петербург: Изд-во ВСЕГЕИ. 1996. № 5. С. 84–98.
- Водоросли. Справочник. Киев, Наукова Думка. 1989. 608 с.
- Курсанов Л.И., Забелина М.М., Мейер К.И.* и др. Определитель низших растений. Т. 1. Водоросли. М.: Советская наука. 1953. 396 с.
- Мошкова Н.А., Голлербах М.М.* Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10. Зеленые водоросли. Л.: Наука. 1986. 360 с.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М., Вревский А.Б.* и др. Микрофоссилии раннедокембрийских континентальных кор выветривания Фенноскандинавского щита // Отечеств. геол. 2008. № 3. С. 83–90.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М.* Уникальная находка древнейших (2.45 млрд. лет) многоклеточных водорослей // ДАН. 2013. Т. 449. № 3. С. 1–3.
- Сочава А.В., Савельев А.А., Шулушко И.К.* Каличе в среднепротерозойских отложениях Центральной Карелии. Л.: Докл. АН СССР. 1975. Т. 223. № 6. С. 1451–1454.
- Хейсканен К.И.* Палеогеография Балтийского щита в Карельское время. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 1990. 128 с.
- Чащин В.В., Баянова Т.Б., Левкович Н.В.* Вулканоплутоническая ассоциация раннего этапа развития Имандра-Варзугской рифтогенной зоны, Кольский полуостров: геологические, петрогеохимические и изотопно-геохронологические данные // Петрология. Т. 16. № 3. 2008. С. 296–316.
- Astafieva M.M., Rozanov A.Yu.* Bacterial-paleontological study of Early Precambrian weathering crusts // Earth sci. res. 2012. V. 1. No. 2. P. 163–170.
- Rozanov A.Yu., Astafieva M.M.* The evolution of the Early Precambrian geobiological systems // Paleontol. j. 2009. V. 43. No 8. P. 911–927.
- Watanabe Y., Martini J.E.J., Ohmoto H.* Organic and carbonate-rich soil formation 2.6 billion years ago // Nature. 2000. V. 408. С. 576–578.

## Объяснения таблиц

## Таблица I

Фиг. 1–2. Биоморфные структуры коры выветривания оз. Вороньего (AR, 2.8 млрд. лет): 1 – одиночная нитевидная форма, в средней части нити – разрыв; во вмещающей породе (в верхней части снимка и в нижнем левом углу снимка) видны многочисленные мелкие (~1 мкм) кокки; 2 – коккоидные и гантелевидные формы в гликокаликсе.

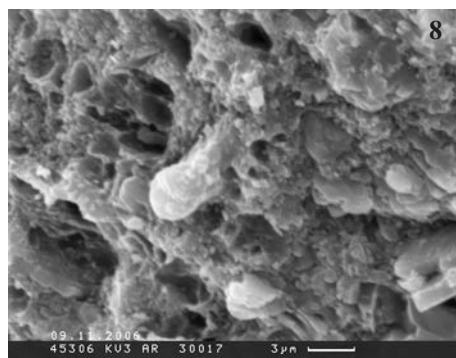
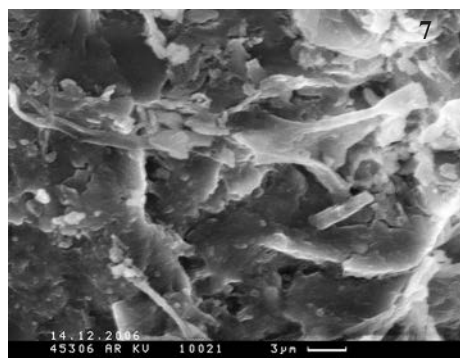
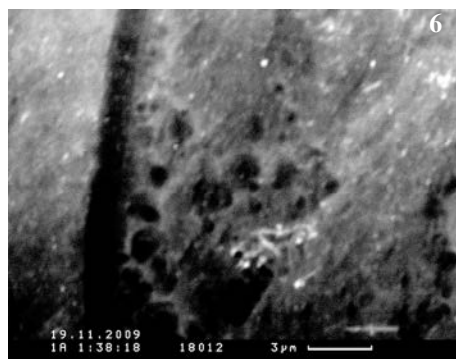
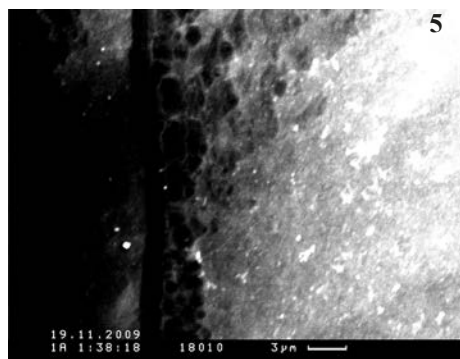
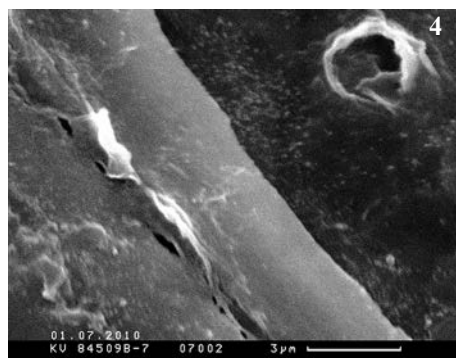
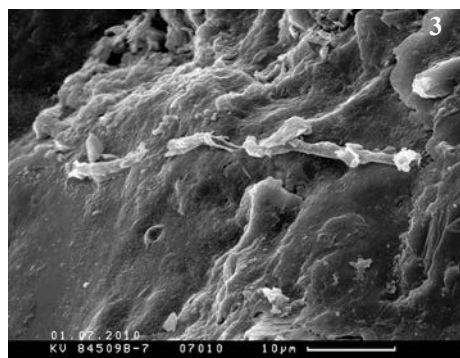
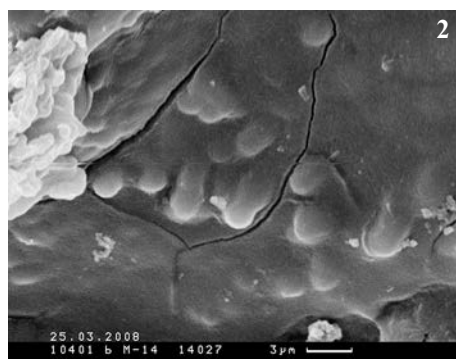
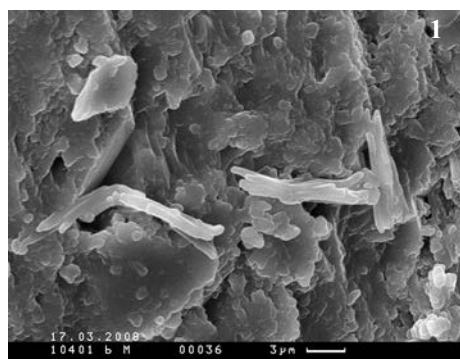
Фиг. 3–4. Нитевидные формы Ципрингской структуры (PR<sub>1</sub>, ~2.5 млрд. лет): 3 – остатки длинной одиночной нити, в нижней левой части рисунка – поперечный срез нити, частично заполненной породой; 4 – более крупное изображение нити, также частично заполненной породой.

Фиг. 5–6. Нитевидные формы со следами деления на клетки (Имандра-Варзуга, PR<sub>1</sub>, 2.45 млрд. лет). В верхней части снимка видно, что порода «насыщена» подобными нитями, практически состоит из них.

Фиг. 7–8. Коры выветривания по кислым метавулканитам, сев. берег оз. Паанаярви, PR<sub>1</sub> (2.4 млрд. лет): 7 – расплюснутые нитевидные формы или чехлы цианобактерий; 8 – скопление кокков (диаметр ~3 мкм) и следов от них, слагающих целый фрагмент породы.



Таблица I



### Таблица II

Фиг. 1–2. Ископаемые биопленки (оз. Ватулма, PR<sub>1</sub>, 2.4 млрд. лет): 1 – с повышенным содержанием церия; 2 – с повышенным содержанием олова.

Фиг. 3. Предполагаемые микрофоссилии с повышенным содержанием титана из кор выветривания о-ва Чапаншари (PR<sub>1</sub>, 2.1 млрд. лет).

Фиг. 4. Фрагмент ископаемого водорослевого мата («войлока») (Имандра-Варзуга, PR<sub>1</sub>, 2.45 млрд. лет).

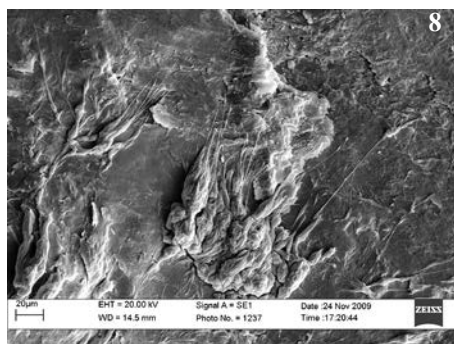
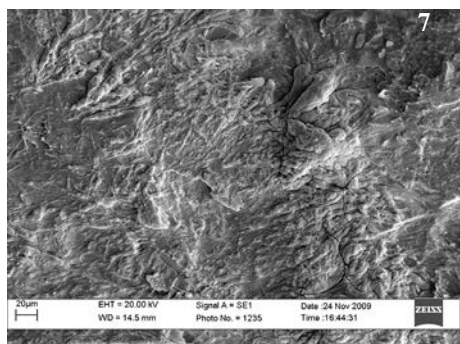
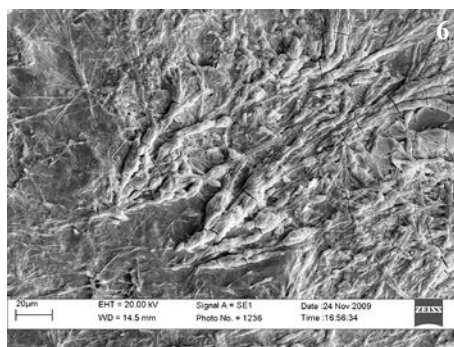
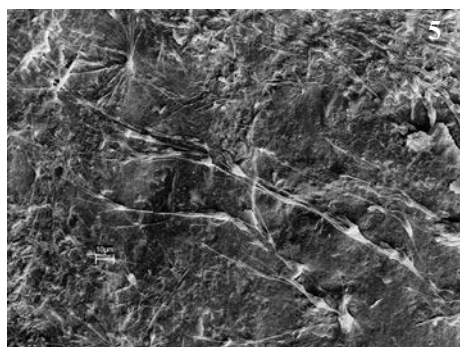
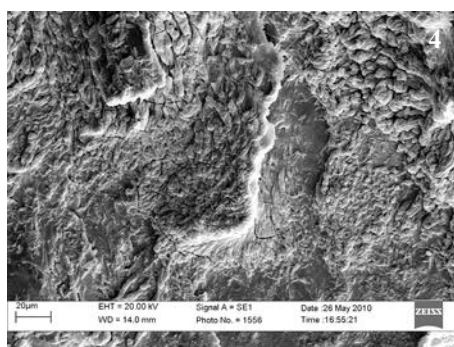
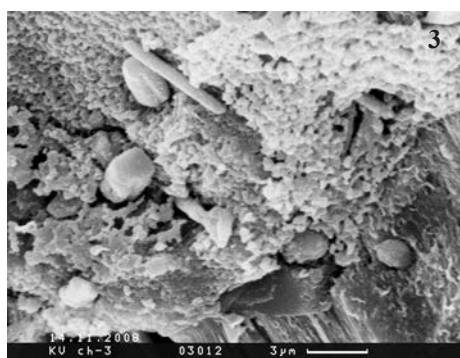
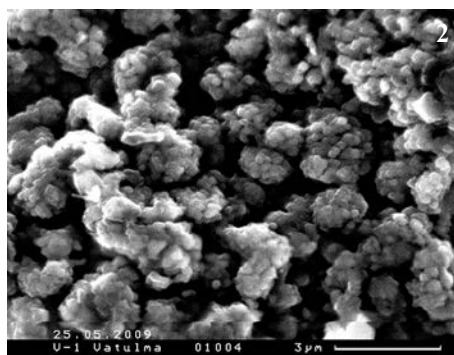
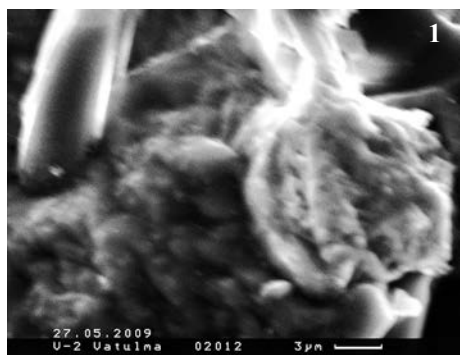
Фиг. 5–8. Высокоорганизованные фоссилизированные водорослевидные формы *Gazavarzinia antiqua* Rozanov et Astafieva, 2013 (Имандра-Варзуга, PR<sub>1</sub>, 2.45 млрд. лет): 5–7 – видны обильно разветвленные главные стволы (диаметр около 10 μм) и разветвленные боковые ветви (диаметр около 5 μм); 8 – уплощенные округло-овальные основания, или нашлепки (размер превышает 50 μм), посредством которых водоросли прикреплялись к субстрату.

## Ancient weathering crusts and problem of bacterial colonization of the land

M.M. Astafieva

The presence of a variety of fossil microorganisms and bacteria (?cyanobacteria) in the Early Precambrian (Archean and Early Proterozoic) weathering crusts is proved. The presence of eukaryotes is probable. It is possible to speak about the colonization of land by microorganisms already in the Early Precambrian and about the existence of a single series of weathering crusts (primitive soil) to true soils.

Таблица II



УДК 564:551.734/736

## **КРУПНЫЕ ВЫМИРАНИЯ ПАЛЕОЗОЙСКИХ ЗАМКОВЫХ БРАХИОПОД В ПОЗДНЕМ ДЕВОНЕ И НА ГРАНИЦЕ ПЕРМИ И ТРИАСА**

**Г.А. Афанасьева**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
g.afanasjeva@mail.ru*

Проведен сравнительный анализ наиболее крупных вымираний в истории развития замковых брахиопод: на рубеже франского и фаменского веков позднего девона и на границе перми и триаса. Оба эти вымирания происходили на всех таксономических уровнях, включая отрядный, но различались по масштабу, течению и эколого-эволюционным последствиям. И в том, и в другом случае в процессе изменения разнообразия и перестройки сообществ определенную роль играла преадаптация. Франско-фаменское вымирание брахиопод носило избирательный характер, и эволюционная активность после кризиса в разных отрядах была различной, но уже в раннем карбоне разнообразие брахиопод по сравнению с девонским максимумом было в основном восстановлено. Характер изменения состава брахиопод на этой границе был резким. Вымирание брахиопод в конце пермского периода было всеобщим и сопровождалось изменениями биоты в целом. Впоследствии, в мезокайнозойе разнообразие брахиопод уже никогда не было восстановлено, и в донных сообществах различных зон моря, в которых в палеозое доминировали брахиоподы, ведущую роль стали играть бивальвии. Вымирание брахиопод на данном рубеже носило длительный и постепенный характер. Симптомы экологического кризиса в развитии пермских брахиопод прослеживаются, начиная уже с вордского века поздней перми.

Наиболее крупные вымирания замковых брахиопод до отрядного уровня в палеозое происходили на рубеже франского и фаменского веков позднего девона и в конце пермского периода, на границе палеозоя и мезозоя. Не касаясь причин самих кризисов, я попытаюсь охарактеризовать наиболее общие реакции разных групп замковых брахиопод на изменения условий обитания на данных этапах и их эколого-эволюционные последствия.

Франско-фаменское вымирание было резким и происходило на фоне крупной регрессии, при которой скорость снижения уровня моря была наивысшей в фанерозое (Hallam, 1984; Schindler, 1990; McGhee, 1990, 1992 и др.). Регрессия, по-видимому, сопровождалась нарушением вертикальной структуры океана, вызвавшим поднятие глубоких вод к поверхности, повлекшим за собой изменение в химическом, солевом и кислородном режиме океанических вод и поступление из придонных слоев детритовых масс и взвеси. В свою очередь это привело к засорению и интоксикации неглубоких вод, вызвавших вымирание многих бентосных фильтраторов, в том числе брахиопод (Afanasjeva et al., 1997). Вымиранию могли способствовать также получившие широкое распространение в акваториях фаменского века аноксидные условия существования (House, 2002; Curry, Brunton, 2007). В целом в это время вымерло около 50% родов и 15% семейств морских животных (Sepkoski, 1996).

Франско-фаменское вымирание носило избирательный характер и, в то время, как у других бентосных фильтраторов, например, у мшанок, существенного изменения таксономического состава на этом рубеже не происходило (Афанасьева, Морозова, 1995а), замковые брахиоподы были в целом одной из наиболее пострадавших групп морских беспозвоночных. Однако изменение разнообразия вследствие кризиса и его эколого-эволюционные последствия у разных отрядов артикулят были различными, а иногда и прямо противоположными (Афанасьева, Морозова, 1995а; Афанасьева, Барсков, 2001; Afanasjeva, 2010).

В качестве наиболее общих и характерных последствий этого кризиса для палеозойской биоты обычно указывались адаптивная радиация пелагических организмов, с одной стороны, и реорганизация и обеднение сообществ морского дна – с другой (Sheehan, 1985; Boucot, 1990). Однако анализ динамики разнообразия замковых брахиопод, доминантов морского бентоса того времени, показал во многом иную и более сложную картину их развития вследствие этого кризиса.

Вымирание брахиопод происходило на всех таксономических уровнях. На данном рубеже заканчивает свое существование основная масса родов, возникших в силуре и в более ранних веках девона. Полностью вымирают два отряда – Atrypida и Pentamerida, которые до этого, начиная с ордовика, были достаточно разнообразными и широко распространенными группами брахиопод. Родовой состав других отрядов – Orthida, Chonetida, Spiriferida, Athyridida, Terebratulida вследствие кризиса обедняется, а увеличение разнообразия у них начинается только в последующий каменноугольный период. Однако отряды Rhynchonellida, Productida и, в меньшей мере, Strophomenida испытывают заметное увеличение родового разнообразия непосредственно после кризиса уже в фаменском веке, в связи с чем, общее число артикулят

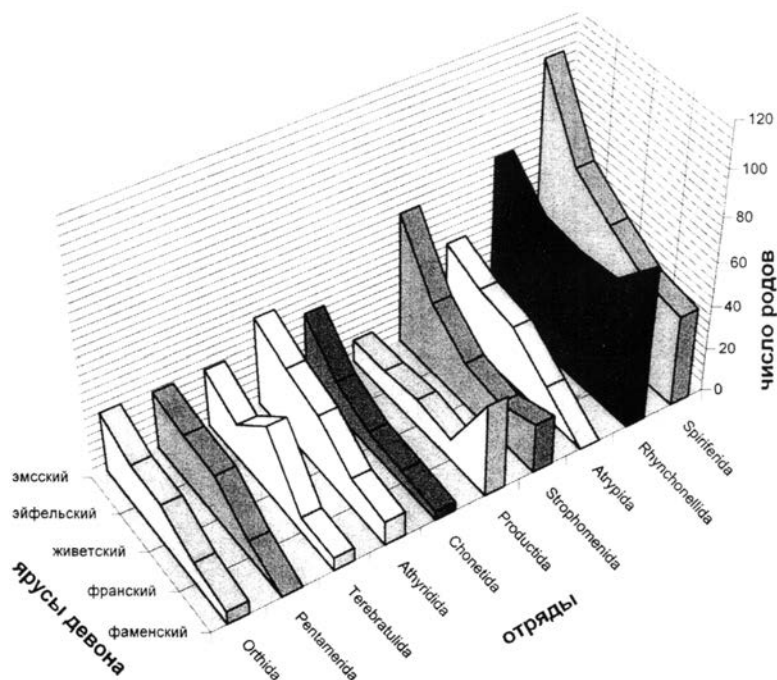


Рис. 1. Динамика родового разнообразия замковых брахиопод в девоне (Afanasjeva, 2010).

в это время по сравнению с франским веком даже несколько увеличивается (рис. 1). Среди фаменских брахиопод ринхонеллиды преобладают, составляя 35% общего разнообразия брахиопод (Curry, Brunton, 2007).

Наиболее впечатляющим последствием данного кризиса у брахиопод было так называемое «фаменское замещение» (Ager, 1968, 1971), в результате которого в разнообразных донных сообществах фаменского века место атрипид, ранее широко распространенных в разнообразных мелководных биотопах от литоральной до удаленной от берега зон моря (Corper, 1966, 1977, 1991), заняли ринхонеллиды, число родов которых, как уже отмечалось, увеличилось по сравнению с франским веком. Причины «замещения», вероятно, были связаны с изменениями в это время режима осадконакопления, воздействовавшими на фильтрующую систему данных брахиопод (Афанасьева, 1989; Afanasjeva, 2009). Совершенствование этой системы, с которой связана специализация в истории существования обеих групп в направлении интенсификации процесса фильтрации, с самого начала шло у них различными путями. Общим для всех атрипид, обладавших спиральным брахидием, было развитие в направлении увеличения размера и числа витков спиралей брахидия и соответственно лофофора, впитывающая поверхность которого также увеличивалась, усиливая процесс фильтрации. Эти брахиоподы с мощной фильтрующей системой не имели, однако, специальных эффективных приспособлений для защиты

внутренней полости раковины от засоряющих лофофор механических частиц. Лофофор же ринхонеллид, лишенный брахидия, и, по-видимому, меньший по размеру и по числу витков спирали, был, возможно, менее эффективным фильтрующим органом по сравнению с таковым атрипид, но защита внутренней полости у них успешно осуществлялась с помощью зигзагообразного изгиба переднего края створок, который при открывании раковины во время питания снижал высоту щели между передними краями створок, предотвращая засорение мантийной полости непищевыми частицами, без уменьшения общей площади зияния раковины (Rudwick, 1964).

Следует отметить, что защитными приспособлениями, играющими роль фильтра, в виде разнообразных краевых структур в той или иной мере снабжены многие брахиоподы. У современных видов защитную функцию несут также маргинальные щетинки, которые при открывании раковины становятся перпендикулярно плоскости створок, создавая как бы решетку, препятствующую попаданию непищевых частиц (Thomson, 1927). У большинства современных брахиопод маргинальные щетинки присутствуют у личинок, а взрослые формы лишены их, и только у ринхонеллид они характеризуют и взрослые особи всех видов. Скорее всего, ими обладали и древние представители отряда. Возможно, именно сочетание зигзагообразного края раковины и маргинальных щетинок сделали систему защиты внутренней полости от засорения у них наиболее эффективной. Во всяком случае, наблюдения процесса питания у современных брахиопод показали, что эффективность его, помимо действия лофофора зависит от наличия приспособлений для отсортировки непищевых материалов из входящих потоков, особенно полезных в местообитаниях с большой нагрузкой взвешенных частиц (Rhodes, Thayer, 1991). Наибольшей способностью эффективно очищать входящие потоки среди современных брахиопод обладают именно ринхонеллиды. Так, у *Nemithyris psittacea* (Gmelin) эффективность и скорость очистки внутренней полости не снижаются в зависимости от концентрации клеток водорослей, как это происходит у других брахиопод (Peck et al., 1997). Кроме того, ныне живущие ринхонеллиды обладают уникальной способностью протягивать лофофор за пределы раковины, увеличивая площадь улавливания пищевых частиц (Hoverd, 1985). По-видимому, подобными возможностями обладали и палеозойские представители отряда, поскольку они имеют ту же морфологическую характеристику, что современные формы.

Таким образом, совершенствование фильтрующей системы путем усложнения и увеличения размеров лофофора на определенном этапе давало адаптивные преимущества атрипидам, однако отсутствие эффективных защитных приспособлений, вероятно, способствовало их вымиранию и «замещению» ринхонеллидами с менее эффективным лофофором, но с приспособлениями, защищающими внутреннюю полость раковины и очищающими входящие во-

дные потоки, а также обеспечивающими более успешный процесс питания. Особенность этих последствий для ринхонеллид в том, что они проявились непосредственно вслед за кризисом и на основе преадаптаций.

В «замещении», по-видимому, принимали участие также спирифериды и атирииды (Corrèg, 1991). Однако эти группы не были преадаптированы к существованию в изменившихся условиях в той же мере, как ринхонеллиды, и их роль в этом процессе значительно меньшая. Родовой состав этих групп в фамене несколько сократился. Число их родов заметно возрастает позже, в начале карбона, когда, по крайней мере, у спириферид, происходит отчетливая адаптивная радиация. Но уже в самом конце фаменского века (зона *Wocklumeria*) у спириферид появляются признаки, характеризующие в дальнейшем многие их позднепалеозойские группы – желобообразная арея и ребра, образующие при ветвлении пучки. Тогда же и, в особенности несколько позднее, в турнейском веке, у спириферид получает широкое распространение сильное утолщение стенки раковины в области макушки брюшной створки, в строении которого начинает проявляться призматическая микроструктура скелетной ткани, дающая наибольшую возможность для увеличения толщины створки. Основная масса девонских, дофаменских спириферид, судя по преобладанию у них плоской ареи и выхода для ножки, принадлежала к якорному экологическому типу по Е.А. Ивановой (1949). Они характеризовали третий и четвертый бентосные комплексы по А. Буко (1979), обитая в обстановках слабой подвижности вод сублиторали нормально морских бассейнов. В карбоне спирифериды становятся экологически более разнообразными. Оптимальными для них были области накопления криноидных и криноидно-детритусовых осадков, с плотными грунтами, хорошей аэрацией и нормальной соленостью, однако ими были освоены также самые различные обстановки от прибрежного мелководья до открытого моря, включая области аномально сильной подвижности воды (волновое поле) и аномального химизма (примесь вулканогенных продуктов) (Сарычева и др., 1962). Желобообразная арея спириферид, по-видимому, стала местом прикрепления разветвленной ножки, усиливающей устойчивость положения на субстрате у получившего широкое распространение усложненного подтипа якорного экологического типа (Иванова, 1949). Такие спирифериды, иногда с довольно массивной раковинной, могли обитать как на илистых, так и на твердых грунтах и противостоять воздействию волнения. Появление пучков ребер способствовало укреплению раковины, а сильное макушечное утолщение служило в качестве балласта у представителей свободноежащего экологического типа.

У атириид экологическое разнообразие, по-видимому, также возрастает на протяжении второй половины позднего девона. Во всяком случае в начале карбона они характеризуют разнообразные обстановки мелководья (Иванова, 1958). Е.А. Иванова называет атириид «пионерами сидячего бентоса», так



как, хотя в песчано-глинистых отложениях литорали они не найдены, но появляются среди первых при образовании даже незначительных прослоев детрита. Появление у некоторых групп атириид концентрических пластин, рассеченных на узкие полоски, на наружной поверхности створок, возможно, было связано с совершенствованием очистки входящих потоков – узкие щели между полосками могли играть роль сита, препятствовавшего попаданию внутрь раковины крупных непищевых частиц в условиях подвижных вод мелководья.

Существует также предположение о замещении пентамерид, вымерших одновременно с атрипидами в конце франского века, представителями надсемейства *Stenosismatoidea* (Ager, 1987), условно отнесенного в отряд *Rhynchonellida*. И те, и другие характеризовались наличием сложных септальных структур на внутренней поверхности створок и в позднем девоне существовали в одних и тех же условиях. Насколько это замещение было реальным судить трудно, так как отчетливых адаптивных преимуществ у стеносцизматойд по сравнению с пентамеридами выявить не удалось.

У представителей трех родственных отрядов – строфоменид, хонетид и продуктид, обладавших псевдопористой раковиной, проявились как сходные, так и различные реакции на изменения условий обитания.

У хонетид в фаменский век появляются формы с сильно вогнуто-выпуклой раковиной и с чрезвычайно низкой внутренней полостью, которые позднее, в карбоне и перми получают самое широкое распространение. Одновременно на внутренней поверхности створок становятся значительно более рельефными бугорки-папиллы и увеличивается площадь мускульного поля брюшной створки. Все эти морфологические новшества, возможно, свидетельствуют о переходе хонетид к существованию с приоткрытой раковиной и об усилении роли мантии в процессе питания. Такие изменения, в полной мере проявившиеся в начале карбона, когда число родов хонетид заметно увеличилось и их экологическое разнообразие было максимальным, определили пути адаптивной радиации группы во всем позднем палеозое (Афанасьева, 1988).

Именно существованием с зияющей раковиной можно объяснить очень маленький объем внутренней полости раковины позднепалеозойских хонетид, створки которой повторяют изгиб друг друга. Мускульное поле брюшной створки у них, основную площадь которого занимают отпечатки мускулов-дидукторов, обычно обширное, соответствующее половине, или даже большей части внутренней поверхности створки. Такой характер мускульного поля заставляет предположить у этих животных наличие относительно мощной мускулатуры, открывающей раковину, способной обеспечить ее длительное зияние. По-видимому, дидукторы хонетид были постоянно сокращены и действовали, наподобие лигамента двустворок, как пассивная пружина, открывавшая раковину автоматически, как только аддукторы расслаблялись. Наличие мощной мускулатуры ограничивало развитие лофофора, который оставался при-

митивным (трохолоф, шизолоф). Простота лофофора, возможно, компенсировалась участием специализированной мантии в процессе питания. Рельефные образования мантии, соответствующие крупным бугоркам-папиллам и понижениям между ними, на внутренней поверхности раковины позднепалеозойских хонетид, вероятно, были связаны с сортировкой, транспортировкой и улавливанием пищи, а также аккумуляцией и удалением псевдофекалий, как это наблюдается у некоторых современных брахиопод (Westbroek et al., 1980; Thayer, 1986). Действительно, бугорки часто образуют радиальные ряды, соответствующие направлениям вводного и выводного потоков. Наиболее сильно бугорки развиты обычно на внутренней поверхности спинной створки, с которой связано положение лофофора. Появление талеол, которые соответствовали по положению наиболее крупным бугоркам-папиллам и усиливали их рельефность, скорее всего, было также связано с усилением данной функции мантии. Роль мантии в питании хонетид, возможно, не ограничивалась указанными действиями (Афанасьева, 1988). Слабый лофофор и развитый рельеф мантии могли означать также всасывание мантией растворенных в воде питательных соединений, подобно тому, как это происходит у некоторых современных брахиопод (Peck et al., 1997).

Наиболее крупные эколого-эволюционные последствия франско-фаменского кризиса отмечены у продуктид. Увеличение числа родов у них на этом этапе наиболее значительное среди всех замковых брахиопод. Происходят также крупные морфологические преобразования, носящие поэтапный характер. В начале фаменского века появляются формы с высокой полостью раковины. Во время, соответствующее основанию зоны *Cluemenia*, происходит редукция замкового сочленения створок. Темпы морфологической эволюции группы в это время были максимальными. В карбоне, когда число родов продуктид еще более увеличилось, происходило в основном комбинирование ранее возникших признаков, и темпы таксономической эволюции преобладали над темпами морфологической (Лазарев, 1990). Тогда же у продуктид получил широкое распространение свободнолежащий экологический тип. Появляются продуктиды с сильным утолщением раковины, которое у брахиопод, как уже говорилось, могло играть роль балласта в условиях сильной подвижности воды. Утрата замкового сочленения у продуктид, возможно, была связана с переходом к существованию с приоткрытой раковиной, подобно тому, как это было у хонетид, но на другой конструктивно-морфологической основе. В сочленении створок продуктид ведущую роль начала играть мускулатура. Мускулы-открыватели могли и у них действовать наподобие лигамента двустворок, поддерживая створки в приоткрытом состоянии (Termier H., Termier G., 1967).

До фаменского века у продуктид существовал, унаследованный от хонетид тип раковины с низкой внутренней полостью и необособленной маргиналь-

ной частью. У высокополостных форм, появившихся в фамене, маргинальная полость хорошо обособлена. На развитом шлейфе имеются образования типа раструбов и ободков. Развитие таких форм, по-видимому, шло по пути усиления эффективности фильтрующей функции лофофора, который увеличивался в размере и усложнялся, преобразуясь из плоского трохолофа в объемный птихолоф, и усиления защиты внутренней полости раковины от попадания туда механических частиц при помощи упомянутых дополнительных раковинных структур. У части продуктид внутренняя полость остается низкой и у них предполагается примитивный лофофор в виде трохолофа и шизолофа. Вероятно, образ жизни и способ питания этих последних был подобен такому у хонетид, рассмотренному выше. Увеличение родового разнообразия таких групп, так же как и хонетид, произошло уже в карбоне.

Характерные для всех продуктид полые иглы, выполняющие функции стабилизации раковины на субстрате и защиты внутренней полости от засорения непищевыми частицами, усиливаются на протяжении позднего девона, особенно в позднем фамене. Помимо этого наличие полых игл у продуктид, возможно, свидетельствует об участии у них мантии в процессе питания – соочки мантии, входящие в каналы полых игл, могли, подобно кэке современных пористых брахиопод, играть роль хранилищ продуктов субстрата метаболизма (Curry et al., 1989).

У строфоменид на рубеже франского и фаменского веков в псевдопорах появляются талеолы (Мананков, 1979), и увеличиваются соответствующие талеолам бугорки на внутренней поверхности створок. Замковое сочленение у них в это время ослабевает. Возможно, этими морфологическими преобразованиями обусловлено увеличение разнообразия строфоменид в фамене в связи с развитием в направлении приспособления к существованию с приоткрытой раковинной, так же как и у других брахиопод с выпукло-вогнутой раковинной – хонетид и продуктид. Однако это приспособление, по-видимому, не получило у них прогрессивного развития и в дальнейшем, в карбоне, число родов их заметно уменьшилось. Затем, на протяжении всего позднего палеозоя они играли довольно скромную роль в брахиоподовых сообществах.

Родовой состав ортид и теребратулид несколько беднеет в фаменский век по сравнению с франским, слабо увеличивается в карбоне и остается относительно низким на всем протяжении карбона. В течение этого периода данные группы не переживают в своем развитии каких-либо заметных адаптивных радиаций.

Таким образом, анализ изменений разнообразия и этолого-трофических особенностей замковых брахиопод вследствие франско-фаменского кризиса показал, что, хотя брахиоподы оказались в числе групп, наиболее пострадавших во время кризиса, брахиоподовые сообщества фамена в целом нельзя на-

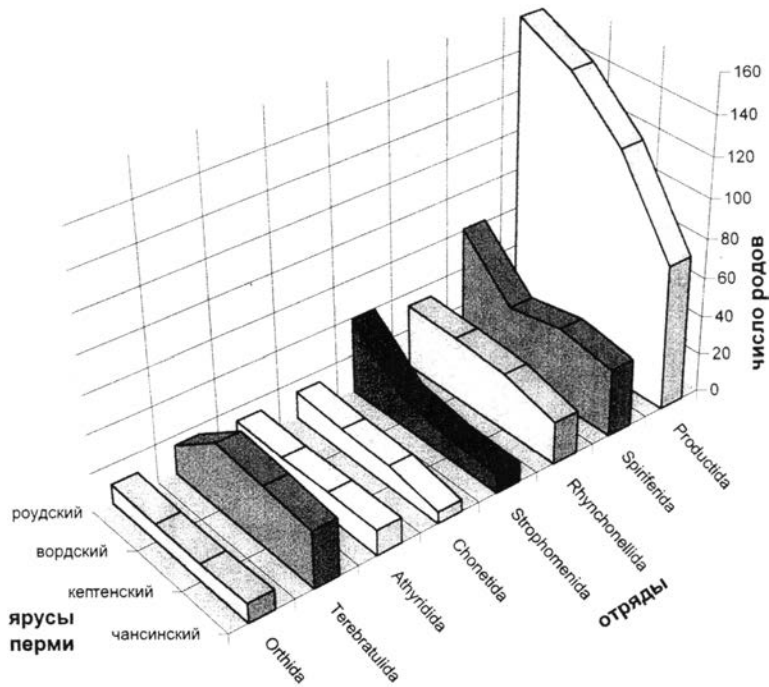


Рис. 2. Динамика родового разнообразия замковых брахиопод в перми (Afanasjeva, 2010).

звать обедненными. Эколого-эволюционные последствия кризиса у разных групп брахиопод проявились по-разному и в разное время. Существенная роль при этом принадлежала преадаптации. У одних групп адаптивная радиация следует непосредственно за кризисом уже в фаменский век. У других групп фамен – время появления морфо-физиологических особенностей, обусловивших пути их адаптивной радиации позднее, в карбоне и перми. Во всех случаях фаменский этап развития замковых брахиопод во многом определил их экологические и этолого-трофические типы в позднем палеозое. За кризисом последовала реорганизация брахиоподовых сообществ, сопровождавшаяся возрастанием роли брахиопод в мелководных фаунах. В карбоне франско-фаменское вымирание было в целом скомпенсировано. И, хотя таксономическое разнообразие каменноугольных брахиопод несколько ниже девонского максимума, их экологическое разнообразие в этом периоде наибольшее. Брахиоподы были широко распространены в самых разнообразных обстановках от прибрежного мелководья до открытого моря. Особенно возрастает их роль в мелководных сообществах в связи с появлением у одних групп приспособления к существованию с приоткрытой раковиной, и у других – в связи с утяжелением раковины (Afanasjeva, 2009).

Вымирание в конце пермского периода в отличие от франско-фаменского было всеобщим, но носило постепенный характер (Rhodes, 1967; Teichert, 1990; Афанасьева, Морозова, 1995б; Curry, Brunton, 2007 и др.). Это вымирание было максимальным в истории существования всех морских бентосных беспозвоночных, в ходе которого исчезло более 90% палеозойских видов, 55% родов и 20% отрядов и более высоких таксонов (Sepkoski, 1984; Невеская, 1998, 2004 и др.). Однако такие группы бентосных фильтраторов как двусторчатые моллюски и мшанки, хотя и с разной скоростью, восстановили свое разнообразие после кризиса. У моллюсков уже в триасе произошло значительное увеличение систематического состава и расширение ареала. Мшанки начали успешно выходить из кризиса со средней юры. Брахиоподы же навсегда потеряли свою доминирующую роль в морских донных сообществах (Афанасьева, Невеская, 1994; Афанасьева и др., 1998).

Различные группы брахиопод, подвергшиеся одинаково сильному воздействию кризиса, вышли из него с разными эколого-эволюционными последствиями. Во время, предшествовавшее кризису, бентосные сообщества перми, в которые входили брахиоподы, были достаточно устойчивы, весьма разнообразны и представлены главным образом видами-специалистами, имевшими узкие экологические ниши. Распределение видов в таких сообществах было равномерным, и структурированность сообществ высокая. Во время кризиса большинство специалистов вымерли, выжили лишь те из них, которые были наиболее эврибионтными и смогли вынести стрессовые условия. Эти виды образовывали сообщества, отличавшиеся большой численностью представителей немногих видов, резкой неравномерностью распределения видов и низкой структурированностью. Только такие виды смогли дать начало новым специалистам, слагавшим сообщества в послекризисное время (Афанасьева и др., 1998).

Вымиранию замковых брахиопод на рубеже пермского и триасового периодов предшествовал позднепермский предкризисный этап, во время которого сокращение таксономического разнообразия группы было длительным и постепенным. Неуклонное сокращение родового состава брахиопод начинается с вордского века и продолжается на протяжении кепитенского и чансинского веков (рис. 2). Можно считать, что по брахиоподам с этого рубежа начинается так называемая временная окрестность кризиса по Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиану (1993). В кепитенский век начинается также вымирание семейств, число которых на данном этапе сокращается на 30%. В конце чансинского века почти все существовавшие ранее роды замковых брахиопод вымирают. Практически заканчивают свое существование отряды Orthida, Strophomenida, Chonetida и Productida, сильно сокращается состав отрядов Spiriferida и Athyridida, которые доживают до начала юры. На протяжении мезозоя и кайнозоя замковые брахиоподы представлены в

основном отрядами Rhynchonellida, Terebratulida, возникшими в палеозое, и небольшим отрядом Thecideida, появившимся в триасе.

Позднепермское вымирание замковых брахиопод происходило на фоне сокращения и расчленения морских бассейнов, в бентосе которых они все еще были одной из доминирующих групп. Помимо этого в перми в связи с развитием складчатых сооружений повысилась скорость поступления в водоемы обломочного материала, что привело к изменению режима осадконакопления, отразившегося неблагоприятно на существовании донных фильтраторов, в том числе брахиопод (Erwin, Bowring, 1990). Несомненно, также, что вредное воздействие на них оказало происходившее тогда же увеличение количества раковинного фито- и зоопланктона (Tappan, 1971), которое могло отрицательно влиять на функционирование фильтрующей системы артикулят. Во всяком случае, ныне живущие замковые брахиоподы отрицательно реагируют на раковинный планктон (Зезина, 1979). Такие изменения условий оказались губительными для подавляющего большинства палеозойских замковых брахиопод, в особенности для представителей отрядов Strophomenida, Chonetida и Productida с вогнуто-выпуклой раковинной, обладавшим слабым лофофором и, как уже отмечалось, существовавшим с приоткрытой раковинной. Оптимальными для них были обстановки неглубоких спокойных вод с небольшой скоростью осадконакопления, распространенные в карбоне и перми. Преимущества получили брахиоподы с двояковыпуклой раковинной, способные изолировать внутреннюю полость от неблагоприятных воздействий внешней среды на длительное время. Это представители отрядов Rhynchonellida, Terebratulida, Spiriferida, Athyridida. Так же как и во время франско-фаменского вымирания, на данном рубеже в особенности проявились адаптивные преимущества ринхонеллид, о которых говорилось выше.

Анализ изменения разнообразия замковых брахиопод в поздней перми позволяет распознать некоторые из сформулированных Каландадзе и Раутианом общих симптомов экологического кризиса. В качестве симптома, согласно которому крупному экологическому кризису предшествует кризис меньшего масштаба, по-видимому, можно рассматривать вымирание более трети семейств брахиопод в кепитенском веке. Затем, прослеживается симптом, характеризующийся резким падением таксономического разнообразия в разгар кризиса, связанного не столько с увеличением скорости вымирания таксонов, сколько с понижением скорости появления новых таксонов. Так, процент вновь появившихся родов от вордского до чансинского веков снижается в пять раз – от 25% до 5%. Скорость вымирания на протяжении того же отрезка времени в целом не повышается. Далее, проявляется симптом выпадения в разгар кризиса из палеонтологической летописи ряда таксонов, которые на самом деле не вымирают вследствие сильного сокращения численности и ареала их предста-

вителей. Таковыми, по-видимому, следует считать роды в основном отрядов Rhynchonellida, Terebratulida, Spiriferida и Athyridida, которые были связующими звеньями между позднепермскими и раннетриасовыми таксонами этих отрядов, но не представлены в палеонтологическом материале (Афанасьева, Морозова, 1995б; Морозова и др., 1995; Afanasjeva, Morozova, 1997). Исключение составляют единичные малочисленные виды редко встречающихся родов ортид, ринхонеллид, хонетид, продуктид, спириферид и атиририд, распространение которых отмечено в чансинском ярусе верхней перми и в нижней части грисбахского яруса основания триаса Тропической области (Waterhouse, 1966; Grant, 1970; Xu, Grant, 1994; Shen, Archbold, 2002). Характерно, что у одного из этих родов Fanichonetes Xu et Grant при мелком размере раковины, наибольшая ширина которой не превышает 10 мм, на внутренней поверхности обеих створок развиты относительно крупные бугорки, отражающие хорошо выраженный рельеф мантии, способствовавшей, по-видимому, успешной фильтрации при наличии слабого лофофора, отпечатки которого на внутренней стороне спинной створки отсутствуют (Афанасьева и др., 2011). Наряду с эврифациальностью хонетид, этим, возможно, объясняется продолжение существования данного рода в кризисной ситуации.

В среднем и позднем палеозое артикуляты были представлены 10-ю отрядами, являясь одной из преобладавших групп морского бентоса. Раковины брахиопод в разные периоды образовывали большие скопления, будучи часто породообразующими. В перми существовало более 400 родов артикулят. В раннем триасе известно лишь около десятка родов. В дальнейшем число их возрастало и, хотя уже в юре отмечен расцвет в истории развития мезозойских брахиопод (Смирнова, 1989), их разнообразие не достигает палеозойского уровня. Число родов замковых брахиопод в юре в четыре раза меньше их числа в перми и, по крайней мере, в 6 раз меньше их числа в девоне – в период расцвета класса. В течение всего мезокайнозоя замковые брахиоподы не образуют массовых скоплений. Распределение брахиопод по зонам моря сужается. Если в палеозое они характеризовали лагуны, литораль, прибрежное мелководье, удаленные от берега отмели, мелководный открытый шельф и глубоководный шельф, то, начиная с триаса, они отсутствуют на литорали, в лагунах и на глубоководном шельфе. В современной фауне брахиоподы – редкие, мало кому известные животные.

Из двух экологически сходных групп морских беспозвоночных – пассивных бентосных фильтраторов: замковых брахиопод и бивальвий – наибольший урон во время пермо-триасового кризиса понесли брахиоподы, которые, как уже говорилось, навсегда потеряли свою главенствующую роль в бентосных сообществах, а у бивальвий за кризисом уже в триасе последовал этап наивысшей в истории класса эволюционной активности, вследствие чего увеличился

ПЕРИОДЫ	ЗОНЫ МОРЯ						
	БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОБЛАСТИ ИЛИ НАДОБЛАСТИ	ЛИТОРАЛЬ ЛАГУНЫ БУХТЫ	ПРИБРЕЖНОЕ МЕЛКОЕ МОРЬЕ	ОТМЕЛИ, УДАЛЕННЫЕ ОТ БЕРЕГА	ТВЕРДОЕ ДНО	МЕЛКОВОДНЫЙ ОТКРЫТЫЙ ШЕЛЬФ	ГЛУБОКО-ВОДНЫЙ ШЕЛЬФ
K	Бореальная	■	■	■	▣	▣	■
	Тропическая	■	■	■	■	▣	■
J	Бореальная	■	■	■	■	■	■
	Тропическая	■	■	■	■	▣	▣
T	Бореальная	■	■	—	—	■	■
	Тропическая	—	▣	▣	■	▣	■
P	Бореальная и нотальная	■	■	▣	—	▣	—
	Тропическая	▣	▣	■	—	□	▣
C	Тропическая	▣	□	□	—	□	▣
D	Восточно-Американская	□	□	□	—	□	▣
	Мальвино-Кафферская	□	□	—	—	▣	—
	"Старого света"	□	□	□	▣	□	□
S	Северно-силурийская	▣	▣	—	□	□	▣
E	Субтропическая Норвежско-Казхстанская	□	▣	▣	—	□	▣
	Умеренная Европейская	□	□	—	—	□	▣
	Тропическая Канадско-Сибирская	□	□	□	□	□	▣



**Рис. 3.** Схема соотношения числа таксонов замковых брахиопод (белый квадрат) и бивальвий (черный квадрат) в различных зонах фанерозойских морей. Величина квадрата соответствует степени распространения этих групп: 1 – преобладали; 2 – были характерными; 3 – присутствовали в небольшом количестве (Афанасьева, Невеская, 1994).



их систематический состав и расширился ареал. Меняется роль бивальвий в донных морских сообществах. Они начинают преобладать в зонах моря, где раньше доминировали брахиоподы (рис. 3). Уже в начале юрского периода они отмечены в качестве преобладающей группы бентоса на литорали, на прибрежном мелководье, на удаленных от берега отмелях, на открытом мелководном и глубоководном шельфе (Афанасьева, Невеская, 1994; Афанасьева и др., 1997).

Таким образом, в донных сообществах мезокайнозоя бивальвии играют ту же роль, которую в палеозое играли брахиоподы. Однако такое замещение нельзя объяснить вытеснением более адаптированными менее адаптированными, как это часто делается, поскольку факт почти полного вымирания обеих групп на рубеже перми и триаса не свидетельствует в пользу такого рода вытеснения. И хотя сравнению физиологии брахиопод и бивальвий посвящена обширная литература, бесспорные данные о прямых адаптивных преимуществах бивальвий не получены. Во всяком случае, это касается таких важных сторон жизнедеятельности обеих групп как питание, дыхание, размножение и отношения с хищниками.

Обычно считается, что жабры двустворок – более совершенный аппарат фильтрации, обеспечивающей питание и дыхание, чем лофофор брахиопод, однако специальные наблюдения над современными брахиоподами и бивальвиями показали, что лофофор одних и жабры других примерно одинаково справляются с замутнением воды (Thayer, 1986; Rhodes, Thayer, 1991). Кроме того, у брахиопод фильтрация может усиливаться действием ресничек мантии, которые наряду с лофофором создают токи воды во внутренней полости раковины, обеспечивая питание и дыхание этих животных. Различные образования по краям створок современных и ископаемых брахиопод могли играть роль сита, препятствуя попаданию механических частиц внутрь раковины и тем самым способствуя успешности фильтрации. Это маргинальные иглы, диафрагмы, шлейфы и т. п. У форм с простым типом лофофора (трохолоф, шизолоф, птихолоф) в сортировке, транспортировке и улавливании пищи могла участвовать специализированная мантия (Westbroeck et al., 1980; Афанасьева, 1988; Afanasjeva, 2009).

У современных брахиопод по сравнению с бивальвиями отмечается более низкая скорость метаболизма. Потребление энергии на дыхание, репродукцию и экскрецию также ниже, чем у бивальвий (Thayer, 1975; Rhodes, Thompson, 1927). В то же время отмечается, что медленное дыхание позволяло брахиоподам переносить гипоксию и выживать в условиях аномально-го химизма воды. Кроме того, более низкая скорость поглощения кислорода у брахиопод, возможно, компенсируется способностью запасать продукты субстрата метаболизма в мантии и использовать их различным образом в зависимости от температуры воды: протеин в зимнее время и у антаркти-

ческих видов при более низкой температуре, а липиды и карбонгидраты летом – при более высокой (Curry et al., 1989).

Плодовитость у современных брахиопод относительно низкая и, судя по отпечаткам мантийных каналов, была низкой в продолжении всего фанерозоя (Lawr, Thayer, 1991). Они выделяют гораздо меньше яиц, чем бивальвии. Однако среди живущих брахиопод есть формы с внутренним оплодотворением, не требующим большого числа яиц (Rickwood, 1968). Очень малое число яиц выделяют виды, обладающие выводковыми камерами (Atkins, 1960). Образования типа выводковых камер описаны также у ископаемых брахиопод (Elliot, 1948; Jux, Strauch, 1965). У морских бивальвий они, как правило, отсутствуют. Кроме того, способность ринхонеллид выдвигать лофофор за пределы раковины дает им дополнительную возможность высвобождения личинок (Hoeverd, 1985).

Отношения замковых брахиопод и двустворчатых моллюсков с хищниками оцениваются противоречиво. Одни авторы полагают, что артикуляты гораздо более, чем двустворки защищены своей несъедобностью и массивной раковиной (Donovan, Gale, 1990). Другие считают, что брахиоподы обладают лишь ограниченным набором приспособлений для того, чтобы обезопасить себя от хищников (в данном случае от морских звезд) по сравнению с двустворками, которых спасает инфаунный образ жизни и способность двигаться. Увеличение давления этих хищников рассматривается также в качестве одной из причин отсутствия эволюционного успеха у брахиопод после пермо-триасового вымирания (Thayer, Almon, 1991). Поскольку специальный сравнительный анализ взаимоотношений хищников с замковыми брахиоподами и двустворками не проводился, противоречивость суждений в этом отношении можно отнести за счет случайности и единичности наблюдений.

Замковые брахиоподы неподвижны, а бивальвии обладают некоторой возможностью передвижения. Это, пожалуй, единственный факт, который можно рассматривать в качестве так называемого «второстепенного функционального преимущества» бивальвий (Rudwick, 1970).

Однако бивальвии по сравнению с брахиоподами характеризуются более широким этолого-трофическим диапазоном, начиная с древнейших представителей обеих групп (Афанасьева, Невеская, 1994). Брахиоподы раннего палеозоя можно отнести только к одному трофическому типу – сестонофаги и к одному этологическому типу – эпибионты. На протяжении всей своей дальнейшей истории они сохраняли свой единый трофический тип и были представлены лишь немногочисленными эпифаунными экологическими типами – свободнолежащим, прирастающим и якорным (Иванова, 1949), появившимися уже в ордовике. Несмотря на то, что замковые брахиоподы были чрезвычайно разнообразны в палеозое морфологически и таксономически, они оставались биологически консервативными.

В то же время бивальвии уже в ордовике были представлены двумя трофическими типами (сестонофаги и сортирующие детритофаги) и двумя этологическими типами (эпибионты и эндобионты). В дальнейшем эти этолого-трофические группировки становились все более разнообразными, будучи представленными многими гильдиями.

В позднем палеозое эпифаунные двустворки-сестонофаги относились к биссусно прикрепленным, цементирующимся и свободнлежащим формам, которые могли передвигаться на небольшие расстояния или всплывать над поверхностью дна. Именно представители этих группировок заняли в мезокайнозойе ниши, эксплуатировавшиеся в палеозое брахиоподами.

Все эти возможности у замковых брахиопод отсутствовали, и объяснение различного характера эколого-эволюционных последствий позднепермского кризиса для замковых брахиопод и бивальвий, по-видимому, нужно искать в различной широте и разнообразии специализаций этих групп, проявившихся в характере их изначальной радиации (Афанасьева, Невеская, 1994).

Таким образом, наиболее крупные вымирания замковых брахиопод в палеозое происходили на рубеже франского и фаменского веков позднего девона и на границе пермского и триасового периодов. Оба они затронули все таксономические уровни, включая отрядный, но были различны по характеру течения, охвату и эколого-эволюционным последствиям. При этом определенную роль в изменении разнообразия артикулят на этих рубежах принадлежала преадаптации и трофическим специализациям. Франско - фаменское вымирание носило избирательный характер по отношению как к беспозвоночным в целом, так и к разным группам брахиопод. Непосредственно за кризисом последовали перестройка сообществ и повышение эволюционной активности ряда групп. Сокращение разнообразия брахиопод вследствие кризиса было скомпенсировано уже в раннем карбоне. Позднепермское вымирание было всеобщим и сопровождалось наиболее крупным в фанерозое изменением биоты в целом. Процент вымерших на рубеже перми и триаса высоких таксонов был более 20, в то время как на границе франского и фаменского веков он не превышал трех (Невеская, 1995). Позднепермское вымирание замковых брахиопод уже никогда не было скомпенсировано в последующие этапы геологической истории и в зонах моря, в которых в палеозое доминировали брахиоподы, ведущую роль стали играть двустворчатые моллюски, изначально характеризовавшиеся большей широтой и разнообразием специализаций.

Статья выполнена при поддержке гранта РФФИ, № 13-05-00459 и проекта «Закономерности изменения биогеоценозов и история формирования трофической структуры сообществ на разных этапах развития морской и континентальной биот» программы «Происхождение и эволюция биосферы».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева Г.А.* Брахиоподы отряда *Chonetida* (историческое развитие, функциональная морфология, филогенез и система) // М.: Наука. 1988. 123 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 228).
- Афанасьева Г.А.* Специализация в эволюции брахиопод // Докл. сов. геол. 28 Международн. геол. конгр. М.: Наука. 1989. С. 50–55.
- Афанасьева Г.А., Барсков И.С.* Эколого-эволюционные последствия франко-фаменского кризиса позднего девона в истории развития замковых брахиопод, головоногих моллюсков и конодонтов // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. М.: ПИН РАН. 2001. С. 68–77.
- Афанасьева Г.А., Вискова Л.А., Морозова И.П., Невеская Л.А.* Последствия пермского кризиса для различных групп беспозвоночных // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 3. М.: ПИН РАН. 1998. С. 30–37.
- Афанасьева Г.А., Ишига А., Тазава Дж.-И.* Новый вид рода *Fanichonetes* Xu et Grant (Brachiopoda, Chonetida) из нижней Перми Южной Кореи // Палеонтол. журн. 2011. № 3. С. 31–33.
- Афанасьева Г.А., Морозова И.П.* Брахиоподы и мшанки в кризисной ситуации на рубеже франского и фаменского веков позднего девона // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН. 1995а. С. 45–48.
- Афанасьева Г.А., Морозова И.П.* Развитие позднепермского морского бентоса предкризисной ситуации. Экологические перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2 // М.: Палеонтол. ин-т. РАН. 1995б. С. 77–79.
- Афанасьева Г.А., Невеская Л.А.* Анализ причин различных последствий кризисных ситуаций на примере замковых брахиопод и бивальной // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: ПИН РАН. 1994. С. 101–108.
- Буко А.* Эволюция и темпы вымирания. М.: Мир. 1979. 318 с.
- Зезина О.Н.* О формировании современной фауны брахиопод на шельфах и склонах Мирового океана // Бюлл. МОИП. 1979. Т. 84. № 5. С. 52–59.
- Иванова Е.А.* Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины // М.: Наука. 1949. 152 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 21).
- Иванова Е.А.* Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. Кн. 3. Развитие фауны в связи с условиями существования // М.: Наука. 1958. 303 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 69).
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С.* Симптоматика экологических кризисов // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 5. С. 3–8.
- Лазарев С.С.* Эволюция и система продуктид // М.: Наука. 1990. 173 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 242).
- Мананков И.Н.* О псевдопорах строфоменид // Палеонтол. журн. 1979. № 3. С. 72–78.
- Морозова И.П., Афанасьева Г.А., Гилмор Э.Г.* О вымирании некоторых групп морского бентоса и о неполноте палеонтологической летописи // Тезисы докл. Междунар. симп. «Проблемы эволюции пермской морской биоты». М.: ПИН РАН. 1995. С. 31.
- Невеская Л.А.* Динамика таксономического разнообразия морских беспозвоночных в фанерозое // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН. 1995. С. 16–29.
- Невеская Л.А.* Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Палеозой // М.: Наука. 1998. 503 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 270).
- Невеская Л.А.* Пермо-триасовый и мел-палеогеновый кризис биоты: различие и сходство // Экосистемные перестройки в эволюции биосферы. Вып. 6. М.: ПИН РАН. 2004. С. 51–56.
- Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н., Максимова С.В., Безносова Г.А.* Фациальная зональность брахиопод в каменноугольных морях Кузнецкой котловины // Палеонтол. журн. 1962. № 4. С. 58–69.
- Смирнова Т.Н.* Этапы развития мезозойских и кайнозойских брахиопод // В сб.: Биотические события на основных рубежах фанерозоя. М.: Изд-во МГУ. 1989. С. 72–90.
- Afanasjeva G.A.* Changes in the communities of Paleozoic brachiopods due to the evolution of their filter feeding system // Paleontol. j. 2009. V. 43. No 11. P. 1378–1389.
- Afanasjeva G.A.* Large extinctions of articulate brachiopods in the Paleozoic and their ecological and evolutionary consequences // Paleontol. j. 2010. V. 44. No 9. P. 1200–1208.

- Afanasjeva G.A., Morozova I.P.* Development of the Late Permian marine benthos in a precrisis situation // *Rec. Queen Victoria mus. and Art gallery.* 1997. No 104. Tasmania. P. 53–54.
- Afanasjeva G.A., Morozova I.P., Beznosov V.N.* Brachiopod and Briozoan diversity during the Late Devonian Frasnian – Famennian extinction event // *Rec. Queen Victoria mus. and Art gallery.* 1997. No 104. Tasmania. P. 21–23.
- Ager D.V.* The Famennian takeover // *Circ. paleontol. ass.* 1968. V. 54a. P. 1.
- Ager D.V.* Space and time in brachiopod history: faunal provinces in space and time // *Geol. j. spec.* 1971. No 4. P. 95–110.
- Ager D.V.* Why the rhynchonellid brachiopods survived and the spiriferids did not: a suggestion // *Palaeontology.* 1987. V. 30. Pt 4. P. 853–867.
- Atkins D.* The ciliary feeding mechanism of the Megathyridae (Brachiopoda), and the growth stages of the lophophore // *Journ. Mar. Biol. Ass. U.K.* 1960. V. 39. P. 459–479.
- Boucot A.* Phanerozoic extinctions: how similar they are? // *Extinction events in earth history* // Springer, Verlag. 1990. P. 5–30.
- Copper P.* Ecological distribution of Devonian atrypid brachiopods // *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleocol.* 1966. V. 2. No 3. P. 245–266.
- Copper P.* Paleolatitudes in the Devonian of Brasil and Frasnian – Famennian mass extinction // *Paleogeogr., paleoclimatol., paleocol.* 1977. V. 21. No 3. P. 165–207.
- Copper P.* Evolution of the atrypid brachiopods. Brachiopods through time // *Proc. 2 intern. brach. congr. Rotterdam.* 1991. P. 35–40.
- Curry G.B., Ansell A.D., James M., Peck Z.* Physiological constraints on living and fossil brachiopods // *Trans. roy. soc. Edinburgh: Earth sci.* 1989. V. 80. P. 255–262.
- Curry G.B., Brunton C.H.C.* Stratigraphic distribution of brachiopods // *Treatise on invertebrate paleontology.* Pt H. Brachiopoda revised. V. 6. 2007. Suppl. Lawrence: Kansas univ. press. Geol. soc. Amer. P. 2901–2965.
- Donovan S.K., Gale A.S.* Predatory asteroids and the decline of the articulate brachiopods // *Lethaia.* 1990. V. 23. No 1. P. 77–86.
- Elliott G.F.* Palingenesis of Thecidea (Brachiopoda) // *Ann. mag. nat. hist.* 1948. V. 12. No 3. P. 1–13.
- Erwin D.H., Bowring S.A., Jin Y.* End-Permian mass extinction. Catastrophic events and mass extinctions: impacts and beyond // *Geol. soc. Amer. Spec. pap.* 2002. No 356. P. 363–383.
- Grant R.E.* Brachiopods from the Permian – Triassic boundary beds and the age of Chhidru formations. Stratigraphic boundary problems: Permian and Triassic of West Pakistan // *Depart. geol. Kansas univ. Spec. publ.* 1970. N 4. P. 117–152.
- Hallam A.* Pre-Quaternary sea-level changes // *Ann. rev. earth and planetary sci.* 1984. N 12. P. 205–243.
- House M.R.* Strength, timing, setting and cause of Mid-Palaeozoic extinctions // *Palaeogeogr., paleoclimatol., paleocol.* V. 181. 2002. P. 2–25.
- Hoverd W.A.* Histological and ultrastructural observations of the lophophore and larvae of the brachiopod *Notosaria nigricans* (Sowerby, 1846) // *J. nat. hist.* 1985. V. 19. P. 831–850.
- Jux U., Strauch F.* Angebohrte spiriferen Klappen; ein Hinweis auf palökologische Zusammenhänge // *Senck. leth.* 1965. Bd 46. No 1. 55. S. 89–125.
- Lawr R.H., Thayer Ch.W.* Articulate fecundity in the Phanerozoic steady state or what? // *Proc. 2 inter. brach. congr. Rotterdam.* 1991. P. 183–190.
- McGhee G.R.* The Frasnian – Famennian mass extinction record in the Eastern United States. Extinction Events in Earth History // Springer, Verlag. 1990. P. 161–181.
- McGhee G.R.* Evolution biology of Devonian brachiopods of New York State: no correlation with rate of change of sea-level? // *Lethaia.* 1992. V. 25. P. 165–172.
- Peck L.S., Rhodes M.C., Curry G.B., Ansell A.D.* Physiology // *Treatise on invertebrate paleontology.* Pt H. Brachiopoda. 1997. V. 1. P. 213–242.
- Rhodes F.H.T.* Permian – Triassic extinction // *Fos. rec. geol. soc. London.* 1967. P. 57–76.
- Rhodes M.C., Thayer Ch.W.* Effects of turbidity on suspension feeding: are brachiopods better than bivalves? Brachiopods through time // *Proc. 2 intern. brach. congr. Rotterdam.* 1991. P. 191–194.
- Rhodes M.S., Thompson R.J.* Comparative physiology of suspension feeding in living brachiopods and bivalves: evolutionary implications // *Paleobiology.* 1993. V. 19. No 3. P. 322–334.

- Rickwood A.E.* A contribution to the life history and biology of the brachiopod *Pumilus antiquatus* Atkins // *Trans. roy. soc. New Zealand (zoology)*. 1969. V. 10. P. 163–182.
- Rudwick M.J.S.* The function of zigzag deflection in the commissures of fossil brachiopods // *Palaeontology*. 1964. V. 7. Pt 1. P. 135–171.
- Rudwick M.J.S.* Living and fossil brachiopods. Hutchinson univ. library. London. 1970. 199 p.
- Schindler E.* The Late Frasnian (Upper Devonian) Kellwasser crisis. Extinction events in earth history // Springer, Verlag. 1990. P. 151–160.
- Sepkoski J.J.* Kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. Post-Paleozoic families and mass extinctions // *Paleobiology*. 1984. V. 10. No 2. P. 246–267.
- Sepkoski J.J.* Patterns of Phanerozoic extinctions: a perspectives from global data bases // *Global boil. events in earth history*. Berlin – Heidelberg: Springer. 1996. P. 35–52.
- Sheehan P.M.* Reefs are not so different. They follow the evolutionary patterns of level-bottom communities // *Geology*. 1985. V. 13. P. 46–49.
- Shen Sh., Archbold N.W.* Chonetoida (Brachiopoda from the Lopingian (Late Permian) of South China // *Alcheringa*. 2002. V. 25. P. 327–349.
- Tappan H.* Microplankton, ecological succession and evolution // *Proc. N. Amer. paleontol. convention*. Sept. 1969. 1971. Pt H. P. 1059–1103.
- Teichert C.* The Permian – Triassic boundary revisited. *Extinction Events in Earth History* // Springer, Verlag. 1990. P. 199–238.
- Termier H., Termier G.* Comportement de certains Brachiopodea Callolophides d'après l'étude de leur kinesome // *Bull. soc. geol. France*. 1967. T. 8. No 4. P. 608–614.
- Thayer Ch.W.* Diductor muscles of brachiopods: active or passive? // *Paleobiology*. 1975. V. 1. No 1. P. 44–47.
- Thayer Ch.W.* Are brachiopods better than bivalves? Mechanism of turbidity tolerance and their interaction with feeding of articulate // *Paleobiology*. 1986. V. 12. P. 161–174.
- Thayer Ch.W., Almon R.A.* Unpalatable thecideid brachiopods from Palau: ecological and evolutionary implications // *Proc. 2 intern. brach. congr.* Rotterdam. 1991. P. 253–260.
- Thompson A.J.* Brachiopod morphology and genera (Recent and Tertiary) // *N. Z. board sci. and Art manual*. 1927. V. 7. P. 1–338.
- Waterhouse J.B.* Lower Carboniferous and Upper Permian brachiopods from Nepal // *Jhr. geol. bund.* (Wien). Sonderband 12. 1966. S. 5–95.
- Westbroeck P., Yanagida J., Isa Y.* Functional morphology of brachiopod and coral skeletal structures supporting cilliate epithelia // *Paleobiology*. 1980. V. 6. No 3. P. 313–330.
- Xu G., Grant R.E.* Brachiopods near the Permian – Triassic boundary in South China // *Smithson. contrib. paleobiol.* 1994. No 76. P. 1–68.

## **Large extinctions of the Paleozoic articulate brachiopods in the Late Devonian and at the Permian – Triassic boundary**

**G.A. Afanasjeva**

The largest Paleozoic extinctions of articulate brachiopods occurred at the Frasnian – Famennian boundary of Late Devonian, and at the Permian – Triassic boundary. Both had affected the taxa of all levels, but differed in scale, course, ecological and evolutionary consequences.

## СТРАТИГРАФИЯ И ФЛОРА СЕНОНА И ДАНИЯ ЮГА РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

**М.А. Ахметьев**

*Геологический институт РАН*

Рассмотрены результаты работ по созданию региональной стратиграфической схемы сенон-датских отложений юга Дальнего Востока России на палеоботанической основе с корреляцией стратонов. Предпринята расшифровка особенностей проявления глобальных биосферных событий на рубеже мела и палеогена, с установлением их природы, отраженной в специфике строения переходных слоев, составе флоры и изотопно-геохимического фона в наиболее полных разрезах Зейско-Буреинского осадочного бассейна и Сахалина. В результате комплексных биостратиграфических, геохимических, изотопных, магнитостратиграфических и радиологических исследований пограничных слоев в Амурской области и Северо-Восточном Китае следы импактных событий на рубеже мела и палеогена в соответствии с метеоритной парадигмой (Alvarez et al., 1980) не были обнаружены. Глобальный биосферный кризис имел континуальный характер и был связан с высокоамплитудной регрессией, активизацией ареального вулканизма, особенно в пределах Тихоокеанского кольца, и похолоданием, вызвавшим миграцию границ климатических зон. Исчезновение динозавров в бассейне Амура произошло в маастрихте до начала накопления переходных слоев.

### ВВЕДЕНИЕ

В последние годы опубликованы две сводки по стратиграфии и флорам верхнего мела и палеоцена Притихоокеанского сектора России (Герман, 2011; Sun G., Dong Z., Akhmetiev et al., 2014). Первая посвящена Анадырско-Корякскому и Северо-Аляскинскому субрегионам Северной Пацифики с характеристикой этапов развития альбско-палеоценовых флор, освещением проблем флорогенеза, фитостратиграфии и геологических событий позднего мела и палеоцена по обе стороны Берингии. Детальность исследований позволила А.Б. Герману уточнить положение границы маастрихта и дания в континентальных фациях Северной Пацифики. Вторая сводка, в которой принял участие автор, явилась итогом десятилетних исследований в бассейне Амура китайскими и российскими специалистами, а также учеными из других стран по

Международному проекту «Верхнемеловая биота и граница мела и палеоцена в бассейне р. Хэйлунцзян (Амур)». Детальная палеоботаническая характеристика разрезов правобережья и левобережья Амура с их сопоставлением, широкое использование, наряду с палеонтологическими физическими методами (геохимия, изотопия, радиология, магнитостратиграфия и др.), обеспечили надежную корреляцию стратиграфических схем верхнего мела и палеоцена Зейско-Буреинского осадочного бассейна России и его южного замыкания в Китае.

Для юга российского Дальнего Востока, кроме Зейско-Буреинского бассейна, последние сводки по стратиграфии и флорам верхнего мела были выполнены в 60–80-х годах прошлого столетия (Вахрамеев, 1976, 1988; Красилов, 1976, 1979; Аблаев, 1978). Спустя 30 лет появилась необходимость их обновления с учетом новых палеоботанических данных. Существенно увеличилось количество определений абсолютного возраста. В последующем все это может быть использовано для создания общей модели развития верхнемеловой и палеоценовой флоры и других групп континентальной биоты, а на их основе – единой стратиграфической шкалы континентальных отложений Дальнего Востока России.

В статье обобщены данные предшественников, а также результаты собственных полевых исследований и изучение ископаемых растений из регионов юга Дальнего Востока: среднего течения р. Амгуни, Нижне-Амурской и Удыль-Кизинской впадин, Восточно-Сихотэ-Алинского вулканического пояса, а также Тавричанского бурогоугольного месторождения Южного Приморья и Сахалина (Александровский, Бошняковский и Углегорский районы, перешеек Поясок) и Восточного Сахалина. Работы проводились вместе с сотрудниками Геологического института РАН В.А. Вахрамеевым, Е.Д. Заклинской, Г.М. Братцевой, Т.М. Кодрул, Н.И. Запорожец, К.А. Печниковой и др. Их результаты отражены в статьях.

Позднемеловая история юга Дальнего Востока была насыщена событиями. Море окончательно покинуло материк в середине позднемеловой эпохи, задержавшись почти до ее окончания на Сахалине. Его уход сопровождался активными восходящими движениями, формированием поднятий разной амплитуды и вулканизмом ареального типа. Все это продолжалось с сенона до конца палеоцена и завершилось формированием Сихотэ-Алинского вулканического пояса.

За пределами орогенных структур на гетерогенном складчатом основании начали образовываться наложенные впадины, нередко с периферии ограниченные разломами. Наиболее крупные из них – Зейско-Буреинская и Среднеамурская. Более многочисленны мелкие наложенные впадины: Тугуро-Немиленская, Чугчагино-Эворонская, Верхнеамгунская, Нижнеамурская, Удыль-Кизинская, Приханкайская, Артемо-Тавричанская. Часть из них фор-



мировалась одновременно с поднятиями, поэтому в основании разрезов их чехлов залегают грубообломочные породы, возраст которых часто определяется условно. Озерно-аллювиальные осадки накапливались также в эрозионных впадинах и ложбинах, разделявших вулканические постройки.

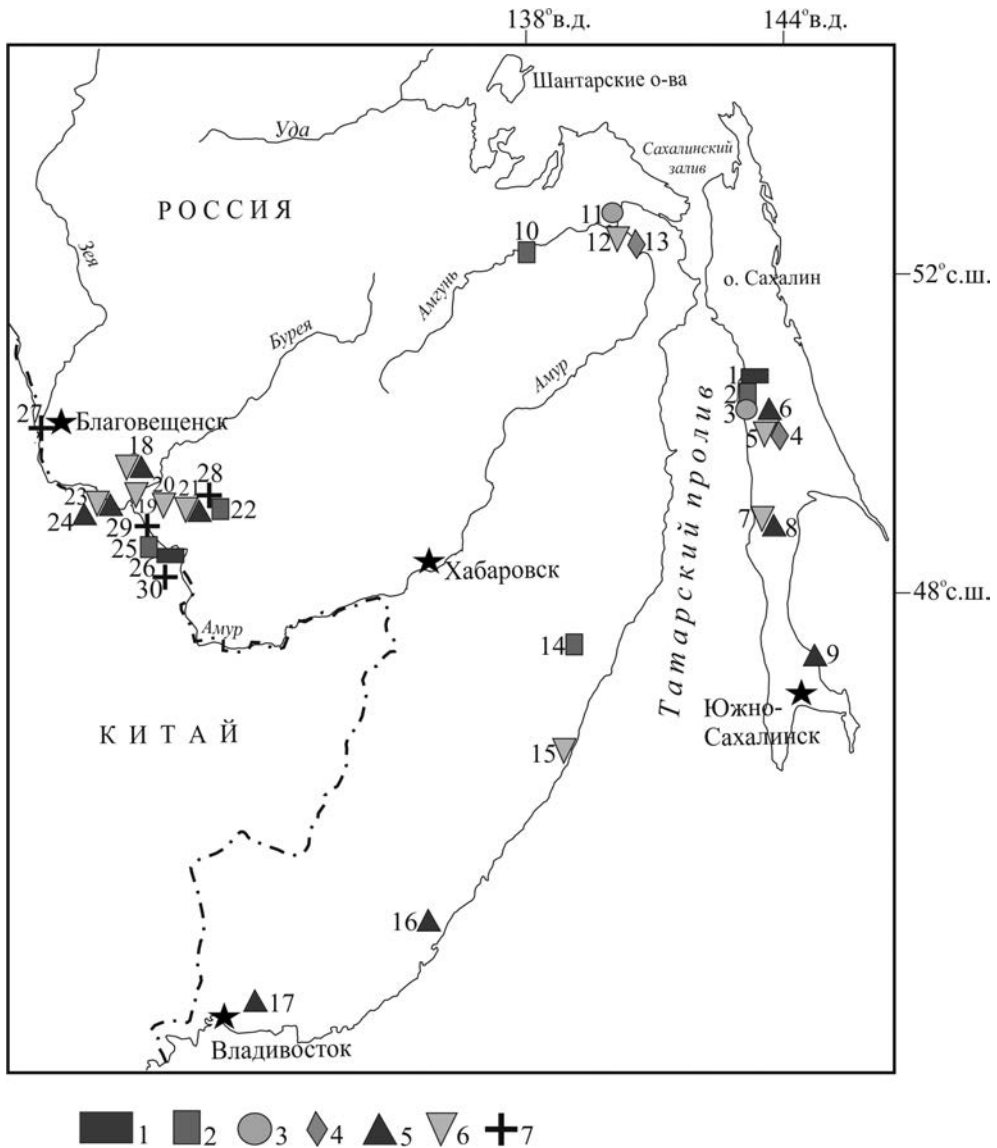
## РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОПИСАНИЯ

### А. Сахалин

Рассмотрение изученных регионов целесообразно начать с Сахалина, где флороносные пачки, нередко угленосные и туфогенные, чередуются в разрезах с пачками глинисто-алевритовых морских осадков с аммонитами и иноцерамами. Возраст наиболее молодых из них – маастрихтский.

Отложениями Большого мелового поля на Сахалине сложены горные цепи на западе острова, от их погружения под кайнозойские осадки на северном окончании Камышового хребта, до бассейна р. Найба на юге. В сложном чередовании морских и континентальных фаций верхнего мела четко выделяются четыре маркирующих морских горизонта. Два из них максимальные по мощности, наиболее выдержаны по простиранию. Они создают, своего рода, каркас, в который заключены континентальные флороносные песчано-глинистые, а также угленосные и туфогенные пачки сенонского возраста. В свою очередь, эти пачки расслаиваются двумя морскими пачками, роль которых в разрезах Сахалина была ограничена. Нижний морской горизонт представлен аргиллитами и алевролитами тымовской свиты. Южнее их замещают осадки нижнебыковской подсвиты с фауной аммонитов и иноцерамов туронского возраста. Верхний морской горизонт образован песчаниками красноярковской свиты верхнего кампана – маастрихта с крупнораковинной фауной иноцерамов и аммонитов (*Pachydiscus gollevilensis*, *P. subcompressus* и др.) (Верещагин, 1977). Два других реперных морских горизонта менее выдержаны по латерали. Первый нижний из них содержит концентрически-ребристые *Inoceramus uwajimensis* коньякского возраста. Т.Д. Зонова (1970) предполагает, что горизонт имеет минимальную мощность на юге (до 8–10 м). Севернее в направлении пос. Агнево она возрастает до 400 м, замещаясь верблюжьегорской свитой. Выше, уже в жонкьерской свите, появляется еще один горизонт с аммонитами *Anapachydiscus naumanni* и иноцерамами *I. transpacificus*, *I. mihoensis* сантон-раннекампанского возраста.

Наши полевые исследования и сборы растительных остатков на юге Сахалина касались толщ, перекрывающих красноярковскую свиту с фауной второй половины маастрихта, или, как в Бошняковском районе, частично замещающих верхнюю часть морского разреза, поэтому сведения о раннесенонских флорах приведены по данным предшественников, дополненным результатами изучения меловых толщ последних лет.



**Рис. 1.** Местонахождения верхнемеловых и датских флор, а также верхнемеловых динозавров на юге Российского Дальнего Востока и Северного Китая.

Флоры верхнего мела и дания: 1 – коньяка, 2 – сантона -?раннего кампана, 3 – среднего и позднего кампана, 4 – среднего и позднего маастрихта, 5 – раннего и среднего дания, 6 – позднего дания -?зеландия; 7 – скелетные остатки динозавров маастрихта. Цифрами на схеме указаны главные местонахождения, упоминаемые в статье, с их названиями.

Сахалин. Александровский район. 1–3 – флоры: 1 – айнуская, 2 – гилацкая, 3 – жонкьерская в разрезах севернее г. Александровска. Район пос. Бошняково и бассейна р. Августовка. 4–6 – флоры: 4 – августовская, 5 – бошняковская, 6 – каменная (конгломератной свиты). Углегорский район, р.р. Снежинка и Кама. 7–8 – флоры: 7 – верхних слоев бошняковской свиты, 8 – базальных слоев найбутинской (= снежинкинской) свиты. Долинский район. 9 – флоры подконгломератных слоев и базальной пачки найбутинской свиты.

Нижнее Приамурье. 10 – левый берег р. Амгунь выше пос. Демьяновка, флора пачки туффитов нижней части толщи порфиринов. 11–13 – правобережье Амура на участке пос.

Первые сведения об ископаемых флорах Сахалина получены от А.Н. Криштофовича (1936, 1939; Криштофович, Байковская, 1960). В.А. Красиловым выделяются четыре последовательно сменяющие друг друга флоры: Айнусская, Гиляцкая, Жонкьерская и Августовская.

В Александровском районе наиболее древние находки растений встречены в угленосных отложениях перекрывающих тымовскую свиту с туронскими иноцерамами (*I. lamarcki* и др.). С коньякского века возраст последовательности флор более надежно контролируется находками морской фауны. Айнусская флора приурочена к коньякским отложениям нижнеарковской подсвиты с *I. uwaiamensis*. Остатки растений собраны из продуктивной пачки черных алевролитов и углистых аргиллитов, залегающих под конгломератами (*Syathea sachalinensis*, *Cladophlebis frigida*, *Protophyllocladus sachalinensis*, *Araliaephyllum polevoi*, *Dalbergites simplex*). Ниже по разрезу в песчаниках обнаружены *Syathea sachalinensis*, *Nilssonia serotina*, *Protophyllum schmidtianum*, *Myricaephyllum yokooyamae*. Типичными таксонами айнуасской флоры Красилов (1979) считал *P. schmidtianum*, а также папоротник *Syathea sachalinensis*.

Сантонская гиляцкая флора существовала до раннего кампана. Она характеризует продуктивную надконгломератовую часть угленосной верхнеарковской подсвиты. Эта флора формировалась в период первого потепления в позднем мелу. С ним связано доминирование в гиляцком комплексе покрытосеменных, включая *Trochodendroides*. *Platanaceae* отходят на второй план. Из верхнеарковской подсвиты происходят обычные для сантона

Тыр – пос. Мало-Михайловка, флоры: 11 – пачки туффитов и туфогенно-осадочных пород в порфиридах Тырского мыса, 12 – осадочных пачек мало-михайловской свиты у пос. Мало-Михайловка, 13 – туфогенно-осадочной пачки в кварцевых порфирах у пос. Пад.

Восточный Сихотэ-Алинь. 14–16 – флоры: 14 – Сабуинской туфогенно-осадочной пачки в базальной части толщи порфиридов (устье р. Сабу – левого притока р. Самарги выше пос. Агзу), 15 – туфогенно-осадочной пачки в тахобинской свите в долине р. Соболевка (Тахобе), 16 – туфогенно-осадочной пачки в богопольской свите у пос. Устиновка (долина р. Тадуши (Зеркальная)).

Южное Приморье. 17 – флора тавричанской свиты одноименного угольного месторождения (пос. Тавричанка, Амурский залив, п-ов Речной).

Зейско-Буреинский осадочный бассейн. Местонахождения верхнемеловых-датских флор (18–26) и динозавров (27–30). Амурская область. 18–22: 18 – флоры: верхнецагаганской свиты, включая кивдинские слои Райчихинского бурогоугольного месторождения, 19 – г.г. Белая и Плоская (типичные местонахождения цагаганской флоры), 20 – карьера у ст. Архара из средне- и верхнецагаганской свит, 21 – Архара-Богучанского бурогоугольного месторождения из средне- и верхнецагаганской свит, включая кивдинские слои, 22 – Кундурский район из кундурской свиты. 23–26 – правобережье Амура (Северный Китай, провинция Хейлундзянь), флоры: 23 – слоев Байшантоу и палинокомплексы пограничных слоев мела и палеогена, вскрытые скважинами у г. Уюнь, 24 – продуктивной пачки формации Уюнь – возрастного аналога кивдинских слоев Уюньского бурогоугольного месторождения, 25 – юнанчанской и 26 – тайпилинчанской свит правобережья Амура у г. Цзяинь.

27–30 – скелетные остатки динозавров маастрихта: 27 – г. Благовещенск, карьер, глинистая пачка, предположительно нижнецагаганской свиты. 28 – Кундурский район, южный откос у полотна шоссе Владивосток-Чита, верхняя глинистая пачка нижнецагаганской свиты. 29 – правый берег Амура ниже г. Цзяинь, обрывы Лонгушань, селевые потоки в аллювии формации Юлианцзы – возрастного аналога нижнецагаганской свиты. 30 – поселок Вулага, карьер, селевые потоки в грубом аллювии формации Юлианцзы.

Система		Ярус		Сахалин		Нижнее Приамурье		Восточный Сихотэ-Алинь		Зейско-Бурейский бассейн							
		Эсвендин		Северный		Центральный и Южный				Амурская область		Северо-Восточный Китай		Флористические комплексы			
Палеогеновая	Даний	Каменская свита	Найбу́ттинская свита		Тахобинская свита	Верхнецагаанская свита	Кивдинская свита	Формация Уюнь	Угленосная пачка Уюнь	Слон Байянтгоу	Болшняковский Средне-Верхне-памянский Байянтгоуский	Найбу́ттинский Кивдинский Уюньский Тадушинский					
		Рошняковская свита	?	Маломихайловская свита	Тахобинская свита	Верхнецагаанская свита	Верхнецагаанская свита s. str.									Формация Фурзо	Августовский
Меловая	Маастрихт	Августовская свита	Красноярковская свита	Вулканогенная толща (кварцевые порфиры, порфириты)	Самаргинская свита	Среднецагаанская свита	Нижецагаанская свита	Формация Юлианцзы	Формация Юлианцзы	Динозавры							
		Жонкьерская свита	Кундурская свита													Формация Тайпинчан	Жонкьерский Кундурский Тайпинчанский
		Гилацкая свита	Порфириты													Формация Юнанчан	Гилацкий Юнанчанский
Сантон	Гилацкая свита	Порфириты	Порфириты	Ольгинская серия	Порфириты	Завитинская свита	Завитинская свита	Формация Юнанчан	Гилацкий Юнанчанский	Айнууский							
Коньяк	Айнууская свита	Порфириты	Порфириты	Порфириты	Порфириты	Завитинская свита	Завитинская свита	Формация Юнанчан	Гилацкий Юнанчанский	Айнууский							

Рис. 2. Схема сопоставления разрезов верхнего мела и дания южных районов Дальнего Востока России и Северного Китая. Морские отложения залиты серым цветом.

*Anapachydiscus naumanni*, *Inoceramus mihoensis*. К ведущим таксонам гилляцкой флоры, описанным Красиловым из флоры Мгачи, относятся крупнолистные *Araliaephyllum polevoi* и *Debeua tichonovichii*.

Жонкьерская флора кампана содержит комплекс растений из разрезов одноименного мыса и г. Верблюдов с характерными для этого уровня *Magnoliaephyllum magnificum* и *Myriceaephyllum yokooyamae*. Впервые начинает встречаться *Onoclea glossopteroides*. В жонкьерской свите обнаружены среднекампанские *Inoceramus patootensis*, *I. orientalis matsumotoi*.

Вышележащие морские слои верхнего кампана и начала маастрихта растительных остатков не содержат, но зато в них обнаружены типичные для красноярковской свиты иноцерамы и аммониты: *Inoceramus schmidti* и *Canadoceras kosmati*.

Августовская флора Бошняковского района второй половины маастрихта принадлежит угленосной пачке, залегающей на красноярковской свите с *Pachydiscus gollevilensis* и *P. subcompressus*, частично ее замещая. Пачка перекрыта туфогенной бошняковской свитой. В угленосной части разреза над слоями с аммонитами впервые встречены *Osmunda*, *Parataxodium* и *Glyptostrobus*.

Наиболее полный разрез бошняковской свиты обнажен у Бошняковских ворот на левом берегу р. Августовка. Над пачкой переходных слоев от угленосной толщи с комплексом августовской флоры с признаками размыва залегают толщи туфов, туффитов и туфоконгломератов мощностью до 200 м. Верхняя часть разреза (150 м) плохо обнажена и представлена туфопесчаниками, туфоалевролитами и грубообломочными туфогенными разностями. Из растительных остатков встречены только фрагменты листьев *Corylites*. Основные сборы из бошняковской свиты происходят из нижнего 50-метрового интервала разреза, представленного переслаиванием пачек туфопесчаников, туффитов, туфобрекчий и углестых туфоаргилитов. В большинстве пачек состав растений, особенно доминирующих, повторяется. К ним относятся папоротники *Osmunda*, *Woodwardia*, *Cladophledis*, хвойные – *Metasequoia occidentalis*. Из покрытосеменных – *Corylites* и *Alnites*. Для бошняковского комплекса также характерны *Ginkgo*, *Nilssonia gibbsii*, *Trochodendroides arctica*, *Platanus*, *Liriophyllum*, *Macclintockia*. В этой флоре, в отличие от августовской, появляется *Woodwardia*, а *Metasequoia occidentalis* ценотически замещает исчезнувшую *Sequoia reichenbachii*. Отмечены находки первых сережкоцветных, сближаемых с орешниками и ольхами. От молодой позднедатской флоры бошняковскую отличают находки нильссоний, кладофлебисов, а также отсутствие тополевых, буковых и ильмовых. Рассматривая бошняковскую флору в качестве первого этапа развития датской флоры, Красилов датирует ее ранним-средним данием, допуская тем самым окончательную элиминацию нильссоний не в позднем мелу, а в палеоцене.

Изучение разрезов пограничного интервала мела и палеогена на Сахалине автор выполнял с середины 60-х годов в разных районах: в Долинском

(р. Красноярка), на перешейке Поясок, в Углегорском (рр. Кама и Снежинка), в Александровском и Бошняковском (р. Августовка, разрезы у пос. Макарьевка (Дуэ)), на п-ове Шмидта.

Наблюдения у Бошняковских ворот относятся только к верхней туфогенно-осадочной пачке бошняковского разреза, сложенной грубообломочными разностями: туфопесчаниками, туфогравелитами, конгломератами. В редких линзах тонкообломочных туфогенных пород обнаружены фрагменты листьев *Trochodendroides arctica* и побеги *Metasequoia occidentalis*. Повторены находки листьев *Corylites*, возможно, принадлежащие тому же виду орешника, что и в разрезе Нижнеамурской впадины у пос. Мало-Михайловка. Выше вулканогенная бошняковская толща перекрывается конгломератами крупно- и среднегалечными, послойно слабо дифференцированными мощностью до 40 м. В окатанных обломках андезиты, кварц, метаморфические и осадочные породы. Конгломераты на туфогенной толще залегают согласно, без признаков срезания подстилающих пачек. Первые прослои осадочных пород появляются над конгломератами уже в базальных слоях угленосной серии палеогена.

Вулканогенный состав бошняковской свиты, пришедший на смену угленосным пачкам с августовской флорой, а также возрастающее участие в свите грубообломочных разностей создают предпосылки для сопоставления разрезов пограничных слоев материка и Сахалина в переходном интервале от мела к палеогену. Регрессия моря, активные поднятия, отразившиеся в появлении в массе грубообломочных осадков и, одновременно, активизация вулканизма, позволяет уже по этим событиям с большим основанием относить бошняковскую свиту к данию, сопоставляя ее с частью цагайанской серии Зейско-Буреинского бассейна.

Принимая во внимание диаметрально противоположные точки зрения на взаимоотношения морских меловых и континентальных палеогеновых толщ на Сахалине: от резко несогласных, с местами ясно выраженным угловым несогласием, до согласных, без перерыва или с неявно выраженным перерывом, в задачу автора входило уточнение этих взаимоотношений, а также сравнение состава пограничных толщ в районах Западного Сахалина и Долинского района на востоке острова. Еще одной задачей было установление возраста флороносных пачек в основании палеогеновых конгломератов, а также перекрывающих их и принадлежащих, по существу, уже нижним пачкам раннепалеогеновой угленосной серии (снежинкинской и найбутинской свитам).

Переход от мела к палеогену изучался в Долинском районе Южного Сахалина. В разрезах окрестностей пос. Загорск и по р. Синегорка Т.Г. Калишевич и В.Я. Посыльный (1958) выделили синегорские слои с *Thyasira*. Позже М.Я. Серова в слоях обнаружила комплекс бентосных фораминифер датского возраста. По нашим наблюдениям синегорские слои занимают в Долинском районе повсеместно одно и то же стратиграфическое положение. Они залегают между пятой пачкой красноярковской свиты В.Н. Верещагина с фауной

*Canadoceras multicostatus* и *Pachydiscus aff. gollevilensis* в верхней ее части и подошвой конгломератов найбутинской свиты. Таким образом, справедливо утверждение Красилова об одновозрастности датской туфогенной бошняковской свиты Среднего Сахалина с синегорскими слоями Сахалина. Наблюдения, выполненные В.А. Вахрамеевым, В.И. Медюляновым и автором в разрезах по р. Красноярка и ее притокам (ключи Угольный, Шахтный, Крематорский и др.), привели к заключению, что конгломераты в низах угленосной серии нельзя отрывать от основной части угленосной найбутинской свиты, так как флоры аргиллитов подконгломератовой пачки и углистых аргиллитов, перекрывающих ее кровлю, не отличаются. В связи с этим подконгломератовую тонкообломочную угленосную часть разреза мощностью 15–20 м следует исключить из объема синегорских слоев. Сходство флор, образующих единый комплекс с нижележащими слоями, сохраняется только до шестого угольного пласта найбутинской свиты. В его состав входят *Ginkgo*, *Dryophyllum*, *Ulmus*, *Trochodendroides*, *Platanus*, *Protophyllum*. Встречается ряд видов, появляющихся в поздне меловую эпоху.

Близок состав флористического комплекса нижней угленосной пачки найбутинской (=снежинкинской) свиты и в Углегорском районе по рр. Снежинка и Кама. В спектре комплекса: *Metasequoia occidentalis*, *Populus celastrophylla*, *Dryophyllum curticellense*, *Ulmus furcinervis*, *Trochodendroides arcticum*, *Platanus acutiloba*, *P. zhuravlevii*, *Protophyllum savitskii*, *Aspidiophyllum latifolium*, *Alangium tiliaefolium*, *Viburnum asperum*.

Обобщая данные по фитостратиграфии переходных слоев от мела к палеогену о-ва Сахалина можно заключить:

1. В пределах Западно-Сахалинского прогиба переходные слои от мела к палеогену в Долинском районе включают синегорские слои и подконгломератную пачку, которая исключается из синегорских слоев, так как она имеет единый комплекс флоры с надконгломератовыми слоями найбутинской свиты. В Углегорском районе этому интервалу отвечают бошняковская свита, «камские» слои и низы снежинкинской свиты. В Александровском районе, где бошняковская и частично красноярковская свиты размыты, к нему относятся подконгломератовые слои и низы каменской свиты.

2. В переходном интервале отчетливо выделяются следующие флористические комплексы: позднемаастрихтский (августовский), ранне-среднедатский (бошняковский), позднедатский – (?)раннезеландский (найбутинский).

3. Так как флора подконгломератовых слоев Александровского и Долинского районов, а также основной части «камских» слоев Углегорского района принадлежат найбутинскому флористическому комплексу, вызывает сомнение базальный характер конгломератовой пачки палеогеновой угленосной серии и большой перерыв, перед ее формированием. Отметим, что впервые эту точку зрения высказал японский геолог К. Кавасаки (1934), работавший в пределах угольного поля Найбути на Южном Сахалине.

## Б. Нижнеамурская впадина и поле мезозойских осадочных толщ Нижнего Приамурья

Верхнемеловые флоры в Приамурье известны из пачек туфогенно-осадочных пород, залегающих с перерывом на юрско-нижнемеловом складчатом фундаменте в основании различных по площади разобщенных полей сенонских вулканитов. Эффузивы и пирокластические продукты вулканических гряд, образованные одним или несколькими слившимися вулканами центрального типа, известны на Тугурском полуострове. В междуречье Ульбана и Амгуни ими сложен хребет Магу. Такое же поле вулканитов среднего и кислого состава распространено севернее хребта Кивун. Эти вулканогенные сооружения изучались автором в процессе геолого-съёмочных работ в междуречье среднего течения р. Амгунь и охотским побережьем. Результаты определений абсолютного возраста по цирконам из кислых игнибритов этих комплексов неизменно подтверждали их сенонский возраст (75–65 млн. лет). Флора из пачки туфогенно-осадочных пород обнаружена в подошве дацитов в левобережье Амгуни выше пос. Демьяновка. Состав сенонской флоры по определению Вахрамеева включал *Equisetum* sp., *Cladophlebis* sp., *Ginkgo digitata*, *Metasequoia occidentalis*, *Protophyllum* sp.

Линзы туфогенно-осадочных пород с остатками растений встречаются в вулканогенных толщах как в их основаниях, так и между эффузивно-пирокластическими пластами разного состава, надстраивающими друг друга в разрезе. Они изучались в правобережье Амура на погружении Сихотэ-Алинского вулканического пояса, а также на восточном обрамлении Нижнеамурской впадины у поселков Больше-Михайловка и Мало-Михайловка. В маломихайловском разрезе туфогенно-осадочная пачка (до 25 м), погружаясь к западу, возрастает в мощности, входя в чехол Нижнеамурской впадины.

Опуская сведения о бедных сенонских флорах в основании вулканитов у пос. Тыр, мыса Большая и пос. Больше-Михайловка обратимся к разрезу у северной окраины пос. Мало-Михайловка. Он расположен на западном фланге северного окончания Сихотэ-Алинского вулканического пояса.

У северо-западной окраины поселка в цоколе 6–8-метровой террасы Амура, над андезитами, в полотно пляжа, залегают пачка черных углистых аргиллитов (20–25 м). В кровле они перекрыты маломощным горизонтом погребенных почв с остатками клубеньков и побегов хвощей. Аргиллиты формировались в заболоченном озерном водоеме у подножья вулканической постройки. Выше над погребенными почвами выходят игнибриты липаритового состава. Они являются возрастными аналогами кислых вулканитов тахобинской свиты Центрального Сихотэ-Алия.

В цоколе амурской террасы выше по течению наблюдается постепенное замещение углистых аргиллитов тонкозернистыми песками, переходящими затем в грубообломочные разности. Происходит смена озерно-болотных фа-



ций аллювиальными. Состав тафоценозов их различен. В первых доминируют хвощи, папоротники, таксодиевые (главным образом побеги и репродуктивные органы метасеквойи), а также кипарисовые. В массе встречены листья орешника. Хорошая сохранность материала свидетельствует об автохтонном захоронении растений. Они произрастали в береговой зоне озерно-болотного водоема. Состав аллохтонного тафоценоза аллювиальных песчаников иной. Он включает остатки только трех видов растений, но зато в массовом количестве: *Ginkgo adiantoides*, *Metasequoia occidentalis* (побеги, женские стробилы, семена), а также *Trochodendroides arctica*. Если в первом захоронении отражена растительность подножья вулканической постройки, то во втором – растительный покров долин водотоков, рассекавших ее склоны и впадавших в заболоченный озерный водоем.

В маломихайловском комплексе выделяются растения, появившиеся в поздне меловую эпоху и переходящие в палеоцен. К ним относятся *Onoclea*, *Osmunda*, *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Cupressinocladus*, *Trochodendroides*. Меньше таксонов, появившихся впервые: *Woodwardia*, *Dennstaedtia*, *Corylites*, плодоншения *Paleocarpinus*. В маломихайловской флоре не были встречены многие растения, близкие августовскому комплексу Сахалина: *Parataxodium*, *Protophyllum*, *Pseudoprotophyllum* и др. Не найдена и *Nilssonia*. В то же время в углистых аргиллитах в массовом количестве обнаружены побеги метасеквойи и листья орешника. Это указывает на большое сходство маломихайловской и бошняковской флор Сахалина, что также свидетельствует о формировании ее в первой половине дания. Заметим, что, как и бошняковская, маломихайловская флора холоднолюбива.

## **В. Восточно-Сихотэ-Алинский вулканический пояс**

Исторически сложилось так, что в разрезах верхнего мела Сихотэ-Алинского вулканического пояса выделялись три флористические комплекса: партизанский (сеноман-туронский), сабуинский (сенонский) и тахобинский (датский) (Аблаев, 1974).

Первый комплекс является наиболее спорным в плане отнесения к нему конкретных флор тех или иных местонахождений. Их возрастные аналоги на Сахалине неизвестны, так как турон на севере острова представлен морской тымовской свитой (слои с актеонеллами), а на юге – нижнебыковской подсвитой, также содержащей только морскую фауну. В составе партизанского комплекса Восточного Сихотэ-Алиня отмечены некоторые таксоны, не характерные для флор сенона ("*Lygodium*" cf. *compactum*, *Ginkgoites* ex gr. *lipida*, *Elatocladus gracillimus*). Автором не изучались разрезы, с партизанским комплексом флоры, поэтому сведения о них ограничим только приведенными выше замечаниями.

Основной упор был сделан на исследование разрезов и сборы остатков растений из трех разновозрастных туфогенно-осадочных пачек: сабуин-

ской, соболевской (тахобинской) и зеркальненской (тадушинской). Первая пачка связана с кварцевыми порфирами ольгинской серии сенона в бассейне р. Самарга выше пос. Агзу. Коллекция, собранная в 1960 г. автором совместно с В.Г. Пахотником и А.С. Тишиной, была передана С.И. Невוליной, которая пришла к выводу о раннесенонском возрасте сабуинской флоры. Позже Сабуинский разрез и его флору изучал А.Г. Аблаев (1974). Им подтверждено присутствие в комплексе большинства таксонов, определенных Невוליной. Его состав таков: *Gleichenia sachalinensis*, *Cladophlebis frigida*, *Platanus cuneifolia*, *Credneria inordinata*, *Sassafras* sp., *Dryophyllum* sp., *Cupanites crenularis*, *Viburnum* sp., *Araliaephyllum saportanum*, *Araliaephyllum* sp. Участие в сабуинском комплексе платановых, а также таких теплолюбивых покрытосеменных как *Sassafras* и *Araliaephyllum* позволяет сопоставить сабуинскую флору с айнуасской и гияляцкой Сахалина, подтверждая мнение Невוליной о ее раннесенонском возрасте.

Датские и зеландские флоры изучались в разрезах тахобинской свиты в долине р. Соболевка (Тахобе), а также из вулканогенной пачки богопольской свиты, обнажающейся под потоками эоценовых базальтов суворовской свиты у Устиновского карьера.

Тахобинская флора открыта В.А. Ярмолюком в 1947 г. Она многие годы являлась эталонной, с которой сравнивались другие датские флоры Дальнего Востока. М.О. Борсук, впервые изучавшая коллекцию, отметила необычайное богатство флоры. Возраст ее определен как датский, с предположением, что она отражает заключительный этап развития позднемеловых флор (даний в конце 40-х годов был терминальным ярусом меловой системы). Борсук выделила в качестве доминирующих компонентов тахобинской флоры *Metasequoia occidentalis*, *Trochodendroides arctica*, *Platanus nobilis* (= *Araliaephyllum*), *Acer arcticum* (= *Archaeampelos acerifolia*), а также отметила присутствие *Grewiopsis*, *Protophyllum* и *Viburnum*. Ярмолюк включал тахобинскую флороносную пачку в ольгинскую серию из-за ее залегания на фельзитах и игнимбритах кислого состава, которые он относил к этой серии. В 60-х годах В.Г. Плахотник под потоками фельзитов обнаружил кайнотипные эффузивы (?) самаргинской свиты и поэтому отнес эти фельзиты к богопольской свите Южного Сихотэ-Алиня. Позже, учитывая пространственную разобщенность полей в пределах пояса кайнотипных кислых эффузивов, он предложил объединить фельзиты с флороносной пачкой и выделил их во вновь предложенную им тахобинскую свиту.

Стратиграфия и флора верхнемеловых вулканитов Восточного Сихотэ-Алиня была темой диссертации Аблаева и содержанием его монографии (1974). Мощность тахобинской флороносной пачки он оценивал в 100 м, подтвердив представления об ее залегании на фельзитах. Туфогенно-осадочные отложения в долине р. Соболевка по его данным с несогласием перекрыты платобазальтами неогена. Выделяя в составе флороносной пачки 14 слоев, с туфами, туф-

фитами, переслаиванием аргиллитов и песчаников, он отметил насыщенность остатками растений нижней части разреза (слой 3) и его верхней части (слои 9–12), где были обнаружены *Nilssonia gibbsii* и *Dryophyllum*.

Отметив в тахобинской флоре те же доминирующие компоненты, что и Борсук, он описал более 30 видов растений. Часть из них наследуют предшествующую меловую флору: *Nilssonia gibbsii*, *Elatocladus smittianus*, *Credneria* ex gr. *cuneifolia*, *Protophyllum exactum*, *P. lecontianum*, “*Grewiopsis*” *microdentata*. В то же время он указал на участие во флоре таксонов, родовой спектр которых более характерен для кайнозойских флор (s.l.): *Ulmus*, *Alnites*, *Betula*, *Acer*, *Vitis*, *Viburnum* и др. Как и Борсук, Аблаев рассматривал флору как типовую датскую Восточного Сихотэ-Алиня.

При проведении полевых работ на местонахождении мною был уточнен состав осадков флороносной пачки. Ее мощность была сокращена до 60–65 м, причем как в их кровле, так и в подошве были выявлены линзы фельзитов и игнимбритов. Таким образом, пачка оказалась полностью заключенной в кислую вулканогенную толщу. В составе флоры помимо доминантов – *Metasequoia occidentalis*, *Trochodendroides arctica*, *Ulmus furcinervis* и др., удалось выявить ряд общих видов с верхнекайнозойской флорой Зейско-Буреинской впадины: *Tiliaephyllum tsagajanicum*, *Archaeampelos acerifolia*, близкие морфотипы листьев сережкоцветных. Обращено внимание на разнообразие строения края листьев *Trochodendroides*. При их массовых находках был встречен лишь один отпечаток окрыленного плода *Nyssidium arcticum*. Дополнен и список растений тахобинской флоры: *Torreya* sp., *Arundo groenlandica*, *Juglans* sp., *Carya* sp., *Betula* sp. (семенная чешуя вида, принадлежащего секции *Costatae*), *Fagopsis* sp., *Menispermites* sp., *Lindera* sp., *Sorbus* sp. (простой лист), *Rhus* sp., *Vitis* sp., *Nyssa* (?) *gostrata* Pojark. Эта флора имеет общие виды как с бошняковской, так и с найбутинской флорой, благодаря присутствию широкого спектра кайнозойских родов. Однако молодой облик тахобинской флоры, скорее всего, связан с обитанием растений в горном поясе (до 600 м) занятом хвойно-широколиственными лесами. Почти полное отсутствие термофильных покрытосеменных указывает на умеренный гумидный климат склонов горных массивов Сихотэ-Алиня в датский век. Основными лесообразователями были *Metasequoia occidentalis*, *Cupressinocladus sveshnikovae*, *Alnus* ex gr. *carpinoides*, *Ulmus furcinervis*, *Trochodendroides arctica* и др. Вместе они составляют не менее 75% экземпляров коллекции. Большое количество семян, семенных брактеев, а также мегастробиллов и листьев сосновых позволяет предположить, что более высокий пояс растительности был занят представителями этого семейства. Сочетание в комплексе растений, встречающихся в бошняковской и найбутинской флорах Сахалина, позволяет датировать тахобинскую флору серединой дания или началом его второй половины.

### Г. Зеркальненская (Тадушинская) впадина

Самый южный из изученных разрезов Сихотэ-Алинского вулканического пояса расположен у южной окраины впадины напротив пос. Устиновка. Флороносная пачка экспонирована в карьере и в обрывах склона долины р. Зеркальная. Она образована плитчатыми туффитами, туфами, туфоаргиллитами мощностью более 100 м и залегает на кислых эффузивах и игнибритах богопольской свиты. Контакт с перекрывающими потоками суворовских базальтов эоцена не обнажен. В нижнем уступе карьера состав пачки более грубый и из растений найдены лишь женские сережки и семенные чешуи березы из секции каменных, а также окрыленные семена сосны и лист *Protophyllum* sp. Разнообразен состав растений в обнажениях на склоне. Доминантами являются *Metasequoia occidentalis* и *Ulmus furcinervis*, менее заметную роль играют *Betula* ex gr. *sachalinensis* и остатки еще одного вида березы, также принадлежащего секции *Costatae*, *Alnus ramifera* и фрагменты листьев сходных с рецентной *Alnus hirsuta*. Листья березы аналогичны встреченным в надугольной пачке формации Уюнь (Китай), а также на Сахалине в основании нижнедуйской серии у пос. Макарьевка (Дуэ), откуда *Betula sachalinensis* впервые была описана О. Геером по сборам Ф. Шмидта (Heer, 1878). Встречены: покрытосеменное "*Sichotaealinopteris acuminatus*", ошибочно принятое Аблаевым за папоротник, окрыленные семена и побеги *Pinus*, семена *Picea* и *Tsuga*, побеги *Cupressinocladus sveshnikovae*, листья *Carya* sp., *Ulmus* sp., *Menispermities* sp., *Protophyllum* sp., *Trochodendroides arctica* и его морфологический вариант *T. richardsonii*.

Массовые находки листьев и плодоношений березы и ольхи, листьев *Ulmus furcinervis* и *Trochodendroides arctica*, пучков листьев и репродуктивных органов *Pinus*, а также побегов *Metasequoia* позволят сопоставлять тадушинский комплекс с найбутинским конгломератовых слоев Сахалина, датировав его поздним данием (?зеландием).

### Д. Базальная толща угленосной серии палеогена п-ова Речного (северное побережье Амурского лимана)

Палеогеновые и миоценовые угленосные отложения п-ова Речного образуют моноклираль с падением к северо-востоку. Ее центральная и северо-восточная части отделены от юго-западного крыла шарнирным сбросом, с опущенным юго-восточным крылом. К востоку от сброса расположено основное поле Тавричанского буроугольного месторождения с увеличением мощности не только угленасыщенной части разреза, но и грубообломочной толщи (с 10–15 до 250 м). Экспонированный разрез на побережье и полученный по скв. 338, пройденной до глубины 968 м, совместно изучены и опробованы М.Д. Болотниковой, Г.М. Братцевой, В.А. Красиловым и автором (Ахметьев и др., 1974).

На побережье севернее мыса Бредихина базальная грубообломочная пачка (15 м) представлена слабо сцементированным щебнистым материалом. В линзах аргиллитов встречаются фрагменты листьев *Trochodendroides arctica* и побегов *Taxodiaceae*. Восточнее, в пределах самого месторождения базальная безугольная толща, мощностью 240 м, обычно включается в состав угловской свиты. Она представлена чередующимися в разрезе разнозернистыми песчаниками, гравеллитами, мелкогалечными конгломератами и осадочными брекчиями. К основанию разреза заметно погрубение осадков. Отпечатки побегов *Metasequoia occidentalis* обнаружены в образцах керна с глубин 836 и 753 м, а *Taxodium* sp. – с 850 и 753 м. Им сопутствуют фрагменты листьев двудольных. Результаты палинологического изучения образцов керна получены с глубины 883–865 м. Доминирует пыльца сосновых (*Pinus*, *Tsuga*, *Picea* ex sec. *Euripicea*). Единично встречена пыльца *Podocarpus*, *Dacrydium*, *Taxus*, *Cryptomeria*, *Cupressaceae*, *Ephedra*. В верхней части разреза подугольной толщи много пыльцы *Taxodiaceae*. В спектре покрытосеменных преобладает пыльца *Fagaceae* и *Juglandaceae*, морфологически сближаемая с *Quercus*, *Castanea*, *Castanopsis*, *Carya*, *Engelhardia*. Спорадически присутствует пыльца *Liquidambar*, *Ilex*, *Viburnum*, *Aralia*, *Cinnamomum*, *Hamamelis*. Существенное содержание (до 5–10%) раннепалеогеновой пыльцы *Protoacedites*, *Ulmoidipites* (*U. planeraeformis*, *U. crempii*, а также *Tricolporopollenites edmundii*, *Triatriporopollenites coryphaeus*, *Anacolosidites primigenius* и др.) позволяет датировать слои не моложе раннего эоцена. Таким образом, нижняя 100-метровая часть подугленосной толщи, особенно в ее грубообломочных фациях, принадлежит танету или зеландию, а базальные слои, по аналогии с другими разрезами юга Дальнего Востока, могут иметь еще датский возраст.

### Е. Зейско-Буреинский бассейн

Зейско-Буреинский бассейн является ключевым регионом при разработке проблем континентальной стратиграфии верхнего мела и палеоцена юга Дальнего Востока. Полученные палеоботанические данные являются важным звеном при корреляции унифицированных схем верхнего мела и палеогена всего Дальнего Востока и уточнении положения границы мела и палеогена. Толщи платформенного чехла бассейна этого возраста, в том числе и его южного крыла в Китае, были объектом исследования участников Международного проекта «Верхнемеловая биота и граница мела и палеогена в правобережье Хейлунцзян (Амур)» (Sun G., Dong Z.M., Akhmetiev et al., 2014). Была разработана схема сопоставления стратиграфических подразделений России и Китая и обоснован их возраст. Так как основная часть бассейна находится в Амурской области, то, в первую очередь, интересны результаты изучения угольных разрезов Райчихинского и Архара-Богучанского месторождений, а также окрестностей пос. Архара и правобережья Буреи, включая уже давно ставший клас-

сическим разрез Буреинского Белогорья. Криштофович и Байковская (1966) из переходных слоев мела и палеогена этого разреза выделили и описали цагайский флористический комплекс. Позже его состав был уточнен и дополнен Красиловым (1976), изучавшим разрезы Райчихинского прогиба. С начала текущего столетия, в рамках проекта опубликована серия статей (Флора и динозавры..., 2001 (под ред. Е.В. Бугдаевой)); Ахметьев и др., 2002; Golovneva et al., 2004; Герман, Ахметьев, Кодрул и др., 2009 и др.). Благодаря новому циклу работ удалось: 1) значительно детализировать строение отдельных частей сводного мел-палеоценового разреза, уточнить их возраст, а также положение границы мела и палеогена; 2) собрать растительные мега- и микрофоссилии, расширив видовой состав цагайской флоры; 3) разработать и сопоставить корреляционные схемы верхнего мела и палеоцена по обе стороны долины р. Амур; 4) ревизовать местонахождения позднемеловых динозавров и уточнить их возраст; 5) выявить тафономические условия локализации скелетных остатков и рассмотреть возможные причины вымирания динозавров.

Сборы ископаемых растений, сопровождались палинологическим опробованием, литолого-фаціальным изучением осадочных пачек, а также в ограниченных объемах палеомагнитными, изотопно-геохимическими и радиологическими исследованиями.

### *а. Кундурская свита*

В российской части Зейско-Буреинского бассейна сенонский флористический комплекс (до 30 видов) происходит из линз аргиллитов, залегающих в верхней 20-метровой пачке песчаников, венчающих кундурскую свиту в бассейне р. Удурчукан на востоке бассейна. В его составе покрытосеменные, едва достигая трети общего состава, заметно уступают хвойным. Характерные виды сенонских папоротников и ряд голосеменных, уже не встречаются в цагайской флоре. Кундурский комплекс близок по составу тайпилинчанскому комплексу правобережья Амура, имея с ним более 20 общих видов (*“Asplenium” dicksonianum*, виды *Pinaceae*, *Metasequoia occidentalis*, *Taxodium olrikii*, *Cupressinocladus sveshnikovae*, *Trochodendroides arctica*, *T. microdentata*, *T. lanceolata*, *T. taipilingchanica*, *Celastrinites kundurensis*, *Quereuxia angulata*, *Cobbania corrugata*, *Porosia verrucosa* и др.). Как и в разрезах правобережья Амура, от слоев с цагайской флорой кундурскую свиту отделяют слои с динозаврами. Ее объем соответствует двум формациям китайских разрезов Амура: юнанчанской и тайпилинчанской, но, так как находки остатков растений в нижней и средней частях кундурской свиты неизвестны, смену комплексов мегафоссилий сенона в бассейне Удурчукана можно проследить, только начиная с «кундурского» времени, сопоставляемого с тайпилинчанским, состав которого с юнанчанским сходен. В юнанчанском комплексе основная роль принадлежит папоротникам, гинкговым и прибрежно-водным

растениям, отличаясь массовым развитием *Queereuxia angulata*. Возраст комплекса, названный по его ведущим таксонам “*Parataxodium-Queereuxia*”, позднесантонский – раннекампанский (по палинологии он не моложе сантона), а тайпилинчанского и, соответственно, кундурского, получившим название “*Metasequoia, Trochodendroides, Cobbania*” – кампанский – ?раннемаастрихтский (Sun G., Dong Z.M., Akhmetiev et al., 2014).

### **б. Цагаянская серия**

Для расчленения цагаянских отложений, особенно широко распространенных в пределах бассейна, предлагалось несколько вариантов номенклатурных решений.

1. Выделение цагаянской серии с подразделением ее на удурчуканскую, буреинскую и дармаканскую свиты (Флора и динозавры..., 2001). В дармаканскую свиту включались и кивдинские угленосные слои. Предложение правильное, но оно не поддерживалось региональными стратиграфическими совещаниями. Кроме того, название «буреинская» давно задействовано и не может быть утверждено МСК. Возраст удурчуканской и буреинской свит принимался маастрихтским, а дармаканской – датским.

2. Рассмотрение цагаянских отложений в объеме свиты, с обособлением кивдинской угленосной части разреза как самостоятельной свиты или как угленосных слоев (пачки) верхнего цагаяна. Это предложение утверждалось региональными стратиграфическими совещаниями, а также МСК и широко использовалось при геолого-съемочных работах в 50–70-х годах. Для цагаянских отложений (s. str.) принимался меловой возраст, а для кивдинской свиты – палеоценовый. Разночтения в датировках цагаянских отложений по мегафоссилиям (Красилов, 1976) и микрофоссилиям (Братцева, 1965, 1969; Заклинская, 1970) связаны с различной интерпретацией возраста среднецагаянских отложений. Позже был согласован компромиссный вариант. Нижний цагаян и большая часть среднего цагаяна были отнесены к маастрихту, а флороносные слои, как и предполагал Красилов – к данию (Заклинская и др., 1977).

3. Как и в первом случае, выделялась цагаянская серия, с расчленением ее на нижне–средне- и верхнецагаянскую свиты, с включением в состав последней кивдинских слоев. Вариант утверждался МСК. Кивдинские слои к верхнему цагаяну были отнесены в 60-х годах сотрудниками МГУ (Оленин, устн. сообщ.). Так как цагаян объединяет два седиментационных мегацикла, разделенных перерывом (признаки перерывов отмечены и внутри каждого из них), то лучше оперировать названием «цагаянская серия», используемым и в данной статье. Перерыв внутри цагаяна участники Международной экскурсии 2003 г. наблюдали на водоразделе рр. Удурчукан и Мутная, а также у пересечения русла р. Мутная федеральной трассой. «Динозавровый» пролювий нижнего цагаяна здесь размыт и его блоки, наряду с галькой пород фун-

дамента, входят в состав конгломератовой толщи, перекрывающей пролювий. Предполагалось, что эти конгломераты принадлежат буреинской свите среднего цагаяна (Флора и динозавры..., 2001). Однако они скорее верхнецагаянские, так как имеют широкое площадное распространение на юге материковой части Дальнего Востока. Эти конгломераты откартированы по периферии Буреинского массива и выполняют ложе приразломных впадин Монголо-Охотского пояса. Что касается среднего и верхнего цагаяна, то их распространение ограничено только Зейско-Буреинским осадочным бассейном.

*а) Нижне- и среднецагаянская свиты*

Представления о разрезах ниже- и среднецагаянской свит впервые получены в середине прошлого века при проведении А.А. Тимофеевым и другими сотрудниками треста «Востсибнефтегеология» глубокого бурения по двум профилям: пос. Поярково – пос. Екатеринославка и г. Благовещенск – пос. Архара. Установлено, что в центральной части Зейско-Буреинского осадочного бассейна мощность цагаянской серии достигает 500 м, заметно сокращаясь к его периферии. Братцева (1966, 1969), палинологически изучавшая керн скважин на Райчихинском буроугольном месторождении, пришла к заключению о маастрихтском возрасте нижецагаянской свиты. Западнее долины р. Бурей ее выходы неизвестны. В центральной и западной частях бассейна цагаянская серия подстилается завитинской свитой, а в восточной, замещающей ее кундурской. Южнее по долине р. Мутная выходы кундурской и нижецагаянской свит протягиваются к пос. Сагибово, смыкаясь на правом берегу Амура с разрезами Белых Круч (Лонггушань). К нижецагаянской свите (удурчуканской по «Флора и динозавры...», 2001) относятся слои с остатками динозавров, крокодилов и черепов в долине р. Мутная и в формации Юлианцы, замещающей нижецагаянскую свиту в обрывах Белых Круч.

К нижецагаянской свите в районе Кундура относится пачка зеленовато-серых глин с галькой и обломками разной степени окатанности. Они являются продуктами селевых потоков, заключенных в аллювий. Темно-зеленый цвет глин, цементирующих обломки, связан с распространением минерала группы глауконита. Зеленую окраску той же природы имеют два пласта глин, вскрытых в верхней части нижецагаянской свиты в опорных буровых скважинах на юго-востоке бассейна. Это лишний раз свидетельствует о принадлежности слоев с динозаврами к нижецагаянской свите. За разнородный характер осадочного материала порода пачки в процессе полевых работ была названа «микститом». Эта пачка (1–3 м) с перерывом залегает на кундурской свите. Продукты размыва нижнего цагаяна вошли в состав перекрывающих осадков этой серии. Отсутствие скелетных остатков рептилий в аллювии и их сосредоточенность в языках селевых потоков свидетельствует о привносе остатков динозавров селями из соседнего к югу вулканического района, прорезае-



мого долиной Пра-Амура. Относительная редкость находок связана с их сосредоточенностью только в селевых потоках, что само по себе редкое явление.

Изучение разреза формации Юлианцзы – латерального аналога нижнецагайянской свиты на правом берегу Амура в обрывах Лонггушаня (Белые Кручи) подтвердило распространение в грубом аллювии, по крайней мере, четырех селевых линз, имеющих размеры от нескольких метров до 70–100 м, реже более. Скелетные остатки динозавров происходят только из них.

Несмотря на одновозрастность «динозавровых» слоев, состав рептилий в разрезе Кундура, в обрывах Лонггушаня, в Вулаге к юго-востоку от г. Цзяиня и в Благовещенске различен. Сводный список находок включает около десятка видов, определенных П. Годафруа, Донг Жимином, Ю.Л. Болотским и другими специалистами. Основную группу составляют крупные травоядные динозавры – гадрозавриды и ламбеозавриды, из хищников – тиранозавры, обнаруженные в Благовещенске, Лонггушани и Кундуре. Из Кундура известны находки *Kundurosaurus* и *Olorotitan arharensis*, из Лонггушани – *Mandshurosaurus amurensis*, *Charanosaurus jiaiyinensis*, а также зубы еще шести видов динозавров. Из Вулаги указываются *Wulagosaurus dongi* и *Sahaliania elunchunogum*, из Благовещенска – *Kerberosaurus manakini* и *Amurosaurus riabinini* (Sun G., Dong Z.M., Akhmetiev et al., 2014).

Разрезы верхних пачек среднецагайянской свиты изучались Т.М. Кодрул, С. Манчестером (США), Т.В. Кезиной и автором в окрестностях пос. Архара, на Архара-Богучанском бурогольном месторождении и в Буреинском Белогорье (юго-восточный склон г. Белая и западный склон г. Плоская) (Ахметьев и др., 2002).

Среднецагайянская свита, в отличие от нижне- и верхнецагайянской, характеризуется тонкотерригенным составом осадков с преобладанием алевритовых и мелкозернистых песчаников, аргиллитов, реже – бурых углей. Она обнажается на погружении Асташихинского поднятия между г. Белая и пос. Асташиха. Слои, ниже контакта с верхнецагайянской свитой вскрыты на склонах гг. Белая и Плоская и по руч. Дармакан. На контакте средне- и верхнецагайянской свит и выше его появляются грубообломочные и туфогенные разности, а также пласт кислых витрокластических туфов, непосредственно маркирующий границу свит. Он лежит в подошве верхнецагайянской свиты и ее возрастного аналога – пачки Байшантоу в правобережье р. Амур. Абсолютный возраст туфов, полученный по циркону трековым и урано-свинцовым методом в разрезах правобережья и левобережья Амура, колеблется в интервале 68–64 млн. лет. Эти цифры получены в лабораториях России, Китая, Японии, Германии и США (Knittel et al., 2013). Разрез среднецагайянской свиты в карьере юго-восточного склона г. Плоская представлен пачкой ритмичного переслаивания песков, алевритов и глин (15 м), перекрытой пластинами черных углистых (0.5 м) и табачных глин (1 м). Выше гривкой на склоне, обнажается упомянутый пласт витрокластических туфов. В полотное автодороги, на вос-

точном склоне г. Белая видимая мощность среднецагаянской свиты 25–28 м. Она, как и на г. Плоской, представлена переслаиванием тонкотерригенных разностей. Граница с верхнецаганской свитой проводится по подошве пачки косо- и горизонтально слоистых разнотерригенных песков. Все песчаные разности насыщены пепловым материалом.

Флороносные верхние пачки среднецагаянской свиты обнажаются в основании склона Архаринской сопки в полотно старого карьера севернее железнодорожной станции Архара. Они также образуют нижнюю угленосную пачку (мощностью 16.5 м) Архара-Богучанского месторождения. Полный разрез свиты (63 м) вскрыт скв. 1. Ниже границы средне- и нижнецагаянской свит тонкообломочные разности сменяются грубообломочными. Таков же характер контакта средне- и верхнецагаянской свит, где первая со скрытым перерывом перекрывается пачкой косослоистых гравеллитов и грубозернистых песчаников.

Второй разрез среднецагаянской свиты на месторождении мощностью около 20 м изучен в северной стенке карьера. Он представлен переслаиванием глин, аргиллитов, туффитов, пеплов, песчаников с двумя буроугольными пластами «Нижний» и «Двойной». Выше с перерывом, местами срезая кровлю угольного пласта «Двойной», залегают рыхлые конгломераты и грубозернистые песчаники верхнецагаянской свиты. Растения среднего цагаяна происходят из нижней части разреза (слои 3 и 4), в нескольких метрах выше угольного пласта «Нижний», а также над кровлей пласта «Двойной» (слои 10 и 13). Определены 35 видов, ряд из которых известны и в кампане: *Taxodiaceae*, *Trochodendroides arctica*, *Porosia verrucosa*, *Quegexia angulata*. Много общих таксонов с комплексом перекрывающей верхнецагаянской свиты: *Equisetum arcticum*, *Araucarites pojarkovae*, *Taxodiaceae* (*Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Sequoia*, *Metasequoia*), *Microconium beringianum*, *Zizyphoides flabella*, *Trochodendroides arctica*, *Platanus raynoldsii*, *Beringiaphyllum cupanoides*. Некоторые растения в большей степени характеризуют саму среднецагаянскую свиту, в том числе новые виды: *Mesocyparis rosanovii* Kodrul, *Tekleva*, *Krassilov*, *Archaranthus krassilovii* N. Maslova et T. Kodrul, *Amurocarya lobata* Kodrul, *Krassilov*. В верхнецагаянскую свиту не переходят *Nyssa bureica*, *Amersinia obrullata* и др. Во время полевой экскурсии разрез среднецагаянской свиты был изучен Ф. Хикксом (Hicks) палеомагнитным методом. Все пробы оказались прямо намагниченными. Этот интервал, по мнению Хиккса, можно отнести к эпизоду C29г эпохе прямой полярности раннего дания.

Остатки растений из карьера Архаринской сопки собраны из верхних слоев среднецагаянской свиты. Определено 16 видов, в том числе обнаруженные в этой свите на Архара-Богучанском месторождении *Equisetum arcticum*, *Onoclea hisperia*, *Araucarites pojarkovae*, *Metasequoia occidentalis*, *Taxodium olrikii*, *Microconium beringianum*, *Nymphaeites* sp., *Zizyphoides flabella*, *Trochodendroides arctica*, *Platanus raynoldsii*, *Nyssa bureica* и др. (Ахметьев и др., 2002).

*б) Верхнецагайская свита*

Разрезы верхнецагайской свиты Буреинского Белогорья – главные объекты изучения, так как именно из этих разрезов выделен типовой комплекс датской цагайской флоры Криштофовичем и Байковской (1966), позже переработанный Красиловым (1976). Объектами полевых работ были не только разрезы Буреинского Белогорья, но и Райчихинского (участки «Пионер» и «Прогресс»), и Архара-Богучанского месторождений, а также у железнодорожной станции Архара. Их результаты опубликованы (Ахметьев и др., 2002), поэтому обратим внимание лишь на главные отличия состава пород, условия их формирования и особенности состава флоры с целью корреляции разрезов.

Начало накопления верхнецагайской свиты приходится на переходный интервал от мела к палеогену. Оно отразило изменения природной обстановки и, прежде всего, глобальную регрессию, вулканизм и связанное с ними похолодание. На суше изменения были обусловлены оживлением эрозии и смелой тонкообломочных осадков – грубообломочными. Они составляют не менее 9/10 ее объема. Активизация вулканизма, особенно ареального, в пределах Тихоокеанского кольца, с извержением большого объема пирокластических масс, способствовало поступлению пеплового материала в аллювиальные и озерно-болотные осадки. Свита залегает на среднецагайской чаше со скрытым перерывом небольшой амплитуды. Лишь в некоторых разрезах, например на Архара-Богучанском месторождении, базальная пачка верхнего цагаяна срезает пачку среднецагайских глин над угольным пластом «Двойной», затронув кровлю самого пласта.

Представление о строении типового разреза Белой Горы получено при изучении стенок водоотводной траншеи автодороги, пройденной вкост простирания полого падающих слоев. Мощность свиты около 60–65 м. Ее подошва проводится по появлению пластов массивных туфопесчаников, рыхлых грубозернистых песчаников, песков и гравийников, сменивших пачки мелко- и тонкообломочных пород среднецагайской свиты. Нижняя грубообломочная часть разреза (около 20 м) заканчивается пачкой алевролитов с прослоями флороносных глин и лигнитов в их кровле. Отсюда происходят основные сборы остатков растений. Эта же пачка изучалась и на склоне г. Плоская к юго-востоку от Белой Горы. Флороносные слои перекрываются пачкой переслаивания средне- и мелкозернистых песков (до 15 м) с единственным прослоем маломощных флороносных глин и линзой лигнита. В кровле этой пачки – пласт туффитов также с остатками растений. Верхняя половина разреза свиты (25–30 м) представлена переслаиванием галечников, рыхлых конгломератов, гравелитов, грубозернистых косослоистых песчаников с массой обломков древесины. Вершина г. Белой и верхняя часть промоины автодороги у перевала, сложены тонкотерригенной угленосной толщей (12 м) с двумя пластами угля, разделяющими пачки

чередования мелкозернистых песчаников и алевроитов. Эта толща сопоставляется с кивдинской свитой Райчихинского месторождения.

Доминирующими или часто встречающимися таксонами нижней пачки являются *Ginkgo ex gr. adiantoides*, *Glyptostrobus* spp., *Metasequoia occidentalis*, *Taxodium olrikii*, *Microconium beringianum*, *Nelumbo amurense*, *Zizyphoides flabella*, *Nordenskioldia borealis*, *Trochodendroides arctica*, *Nyssidium arcticum*, *Platanus raynoldsii*, *Myrica amurense*, *Vitis* sp., *Nyssa bureica*, *Beringiaphyllum cupanoides*, *Porosia verrucosa*. Они же образуют и основной фон флористического комплекса в разрезе г. Плоская. В нижней пачке разреза Белой Горы присутствуют также *Pinus* cf. *trunculus*, *Podocarpus tsagajanicus*, *Fokieniopsis catenulata*, *Nuphar burejense*, *Oreocarpa bureica*, *Carinalaspermum bureicum*, cf. *Vitis* sp. и др.

В аргиллитах средней пачки в массе найдены листья *Tiliaephyllum tsagajanicum*, а также *Trochodendroides arctica* и *Platanus raynoldsii*, единично – *Araucarites rojarkovae*, *Celtis aspera*, фрагменты листьев однодольных. Из туффигов кровли пачки Красиловым (1976) обнаружены побеги *Araucarites*, листья *Tiliaephyllum* и *Menispermum*.

На Архара-Богучанском месторождении к верхнецагаганской свите относится средняя груботерригенная часть экспонированного разреза цагаганской серии (40 м), с продуктивным пластом «Промежуточный». Как отмечено выше, верхнецагаганская свита залегает либо со скрытым перерывом, по палеоботаническим данным весьма непродолжительным, либо с пологим несогласием, частично срезая верхнюю пачку среднецагаганской свиты до кровли угольного пласта «Двойной». Остатки растений были найдены только в темно-серых аргиллитах подошвы пласта «Промежуточный» и в алевроитах его кровли. Здесь был встречен единственный экземпляр крылатого плода *Dipteronia*. Доминирующими таксонами свиты, как и в разрезе Белой Горы, были *Trochodendroides*, *Zizyphoides*, *Nyssidium*, *Nordenskioldia*, *Platanaceae*, *Tiliaephyllum tsagajanicum*. Хвойные, заметно уступают покрытосеменным как в видовом разнообразии, так и в количественных соотношениях, в том числе и в палиноспектрах, составляя не более 30% (*Pinaceae* – 10%, *Taxodiaceae* – 20%). В крупномерных остатках встречены побеги *Glyptostrobus*, *Metasequoia* и *Taxodium*. Обнаружены, хотя и в единичных экземплярах, верхнецагаганские cf. *Davidia* sp. и *Archaeampelos acerifolia*.

В районе пос. Архара верхнецагаганская свита (40 м) сложена преимущественно разнозернистыми песками. На вершине «Архаринской сопки» их завершает пачка туффигов, прорванных межпластовым долеритовым силлом. Из туффигов собраны *Ginkgo adiantoides*, побеги *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Taxodium*, листья и плодоношения покрытосеменных: *Zizyphoides*, *Trochodendroides*, *Nyssidium*, *Nordenskioldia*, *Platanus*. Как и на Архара-Богучанском месторождении, в верхней части разреза обнаружены скопления листьев *Tiliaephyllum tsagajanicum* и *Archaeampelos acerifolia*.

На Райчихинском месторождении разрез верхнецагаянской свиты изучался на участке «Прогресс». Пласт угля «Пятый», залегающий в нижней части верхнецагаянской свиты, по комплексу растительных мега- и микрофоссилий сопоставляется с пластом «Промежуточный» той же мощности Архара-Богучанского месторождения. Растительные остатки собраны с двух стратиграфических уровней: из плотных алевроитов, залегающих в 5 м над кровлей пласта «Пятого» и из темных пластичных глин 17 м выше его кровли, ближе к подошве пласта «Верхний», принадлежащего уже кивдинским слоям. В алевроитах доминируют *Trochodendroides arctica*, *Zizyphoides flabella*, *Tiliaephyllum tsagajanicum* и *Archaeampelos acerifolia*, а в подугольных глинах пласта «Верхний» обнаружены остатки растений прибрежно-водных и долинных местообитаний: массовое количество плодов *Davidia*, листья *Hydrocharis*, *Trochodendroides*, *Zizyphoides*, побеги *Glyptostrobus* и *Metasequoia*. Находки плодов *Davidia* имеют корреляционное значение при сопоставлении разрезов верхнецагаянской свиты Райчихинского и Архара-Богучанского месторождений, где плоды этого рода были найдены в пачке алевроитов ниже пласта «Промежуточный».

В наших сборах из типового разреза Буреинского Белогорья около 40 видов растений (Ахметьев и др., 2002). Основные находки происходят из глинистой пачки в нижней трети склона у автодороги. Их дополняют растения того же стратиграфического уровня из верхней части склона г. Плоской. Сборы из Архара-Богучанского месторождения, карьера у станции, а также с участка «Прогресс» включают до 16 видов.

Изменение режима седиментации и похолодание в начале позднецагаянского времени не могло не отразиться на составе растительных группировок. Сокращение озерно-болотных и долинных местообитаний при расширении склоновых привело к заметной редукации папоротников и хвощей. Возросла роль сосновых и таксодиевых (*Metasequoia occidentalis*, *Taxodium olrikii*, *Glyptostrobus* spp.), *Microconium beringianum*.

Произошло перераспределение ведущих компонентов в разных эшелонах растительного покрова. В долинные ассоциации из среднего цагаяна не переходит *Dugana flexuosa*, сокращается роль *Beringaephyllum*, обновился состав прибрежно-водных ассоциаций. В заключительную фазу формирования верхнецагаянской свиты в тафоценозах увеличилась роль растений долинных формаций, в том числе появившиеся на этом уровне *Tiliaephyllum tsagajanicum* и *Archaeampelos acerifolia*. Еще больше возросло ценотическое значение *Trochodendroides*, *Zizyphoides* и *Platanaceae*. Изменения в растительном покрове не были связаны с эволюцией флоры, а скорее отражали смены экологических обстановок на фоне развития рельефа и похолодания. Этим обусловлены некоторые различия в составе видов разных частей верхнецагаянской свиты.

Возрастные аналоги верхнецагаянской свиты в правобережье Амура (Китай) представлены преимущественно песчаными фациями пачки

Байшантоу, залегающей на формации Фурао. Она образует базальную часть формации Уюнь. В основании пачки среди грубообломочных туфогенных разностей встречаются маломощные линзы углистых аргиллитов. Флора пачки Байшантоу не отличается от верхнецагайанской и включает более 20 видов (*Ginkgo adiantoides*, *Taxidium olrikii*, *Trochodendroides arctica*, *Tiliaephyllum tsagajanicum*, *Beringiaphellum cupanoides*, *Platanus raynoldsii*, *Nyssa* sp. и др.). Палинологические комплексы двух сравниваемых стратонов также близки. Доминируют палиноморфы папоротников и хвойных особенно таксодиевых (до 80%). Присутствует пыльца сережкоцветных широкого таксономического спектра (*Betulaceae*, *Myricaceae*, *Juglandaceae*, *Fagaceae*), в сочетании с единичной пылью *Ginkgocycadophytus*, *Podocarpaceae*, *Araucariaceae* и *Gnetaceae*, а также формальных таксонов *Triatriopollenites confuses*, *Anacolosidotes subtrudens*, *Aquilapollenites spinulosus* и др. Это позволяет датировать пачку Байшантоу, как и верхнецагайанскую свиту в левобережье Амура, данием (Sun G., Dong Z.M., Akhmetiev et al., 2014).

*Кивдинские слои.* Угленосные отложения, венчающие верхнецагайанскую свиту, выделены в ее наиболее продуктивную часть – кивдинские слои. Накопление тонкообломочных угленосных осадков совпало с началом периода тектонической стагнации, сменившей эпоху активных поднятий, с накоплением грубообломочных осадков верхнецагайанской свиты (s. str.). В правобережье возрастным аналогом кивдинских слоев является угленосная пачка формации Уюнь.

При выделении кивдинских слоев (свиты) С.А. Музылев (1948, 1962) не дал четкого определения их границ, что позже привело к произвольной трактовке самих слоев, и, соответственно, разному пониманию их объема. Так как палеоботанические работы на Архара-Богучанском месторождении стали проводиться позже начала эксплуатации месторождения, первоначально вся продуктивная толща была отнесена к кивдинским слоям. По современным представлениям большая часть ее принадлежит среднему и верхнему цагайяну, а кивдинский возраст имеет только верхняя пачка с угольным пластом «Великий» (более 10 м). Этот пласт, кроме маломощных глин кровли и подошвы, заключен в грубообломочную толщу, из которой растительные мегафоссилии неизвестны. Наиболее полная информация о кивдинских слоях и их флоре дана А.М. Камаевой (1990). Она показала, что обновление флоры в палеоцене более заметны в надугольной части разреза, а ее состав подугольных слоев близок верхнецагайанскому.

На Райчихинском месторождении разрез кивдинских слоев изучался на участке «Прогресс», восточного фланга месторождения. Он близко расположен к разрезам Архары и Буреинского Белогорья, обеспечивая более надежную корреляцию разрезов цагайанской серии. Максимальная мощность кивдинских слоев на северо-западе участка 60–70 м. Здесь же распространен и основной продуктивный пласт «Верхний». Его мощность в промышленном

контуре от 1.5 до 4.2 м. Остатки растений собраны из линзы коричнево-серых глин в 6–7 м выше кровли угольного пласта, а также из плотных алевроитов, расслаивающих песчаники примерно в средней части надугольной пачки мощностью 18 м. Существенных различий в составе растений кивдинских слоев этих двух уровней не отмечено. Общий список насчитывает более 20 видов и включает: *Muscites* sp., *Equisetum arcticum*, *Woodwardia bureiensis*, *Osmunda* cf. *sachalinensis*, *Arctopteris rarytkensis*, *Lygodium* sp., *Ginkgo* ex gr. *adiantoides*, *Picea* sp., *Pinus hyperborean*, *Taxus* sp., *Glyptostrobus* sp., *Metasequoia occidentalis*, *Sequoia affinis*, *Taxodium olrikii*, *Fokeniopsis catenulate*, *Microconium beringianum*, *Zizyphoides flabella*, *Nordenskioldia borealis*, *Trochodendroides arctica*, *Nyssidium arcticum*, *Platanus raynoldsii*, *Alnus* sp., *Myrica burejensis*, *Ulmus furcinervis*, *Archaeampelos acerifolia* (Ахметьев и др., 2002).

Большинство хвойных входили в склоновые группировки. Растения автохтонных тафоценозов отражали состав долинных лесов, образованных троходендроидесами, березовыми и ильмовыми. В болотистых местообитаниях их замещали папоротники, болотные кипарисы и глиптостробусы. Тафоценозы в песчаниках гипоаллохтонные и представлены сочетанием растений склоновых и долинных группировок: крупнолистных троходендроидесов, платанов, гинкго, сосен, метасеквой и тиссов.

Верхняя угленосная часть формации Уюнь в пределах одноименного месторождения в правобережье Амура является разновозрастной кивдинским слоям. Ее накоплением завершился раннепалеогеновый седиментационный цикл на территории Китая. В экспонированном разрезе на месторождении видимая мощность угленосной его части не превышает 20 м. Главный рабочий угольный пласт обнажается в полотне карьера. Сам разрез представлен чередованием слоев песчаников (преобладают), алевроитов, глин и нерабочих угольных пластов. В его центральной части выделяется пласт светлоокрашенных глин (до 3 м) с остатками прибрежно-водных растений (*Zingiberites*, *Nuphar*). Флористический комплекс насчитывает около 30 видов. Большая часть растений собрана в надугольных слоях нижней части разреза и глинистых прослоях близ видимой кровли. Ведущими элементами являются *Equisetum* sp., *Ginkgo adiantoides*, *Glyptostrobus nordenskioldii*, *Metasequoia occidentalis*, *Tiliaephyllum tsagajanicum*, *Archaeampelos acerifolia*, *Beringiaphyllum cupanoides*, *Nuphar burejense*, *Nyssidium arcticum*, *Trochodendroides arctica*, *Platanus raynoldsii*, *Ulmus furcinervis*, *Myrica* sp., *Betula sachalinensis* (Sun G., Dong Z.M., Akhmetiev et al., 2014).

## ПОЛОЖЕНИЕ ГРАНИЦЫ МЕЛА И ПАЛЕОГЕНА В РАЗРЕЗАХ ЗЕЙСКО-БУРЕЙНСКОЙ ВПАДИНЫ

Положение границы мела и палеогена в континентальных разрезах Зейско-Буреинского бассейна установлено комплексным сочетанием биостратиграфических (палеоботанических) и физических (геохимия, изотопия, магнито-

стратиграфия, радиология) методов и хорошо согласуется с представлениями о главных событиях на рубеже мела и палеогена: глобальной регрессии, активизации вулканизма и похолоданием (Sun G., Dong Z., Akhmetiev et al., 2014). На правобережье Амура смена состава меловых палинокомплексов палеоценовыми была выявлена в верхних слоях формации Фурао в разрезах трех скважин, расположенных друг от друга на расстоянии менее 100 м: в скв. ХНУ-2006 в интервале 22.00–22.05 м, в скв. ХНУ-2005 в интервале 19.90–20.30 м и в скв. ХНУ-2008 в интервале 23.05–23.25 м. Палинологической группой участников проекта (В.С. Маркевич (Россия), Р. Ашрафом (Афганистан, Германия) и Д. Никольсом (США)) была независимо отмечена редукция верхнемеловой пыльцы при подходе к нижним границам установленных интервалов. Исчезают *Aquilapollenites conatus*, *A. stelkii*, *A. rigidus*, *Wodehouseia spinata*, *Parviprojectus aburensis*, *P. dolium*, *Marsypiletes cretacea*, *Integricorpus bellum* и др. (комплекс *Aquilapollenites conatus* – *Pseudoaquilapollenites spinulosus*). В самих интервалах выделен промежуточный смешанный комплекс, представленный относительно короткоживущими таксонами, переходящими из мела в палеоген. Наконец, палинокомплекс над переходным интервалом характеризуется массовым развитием палеоценовой пыльцы. Появляются *Rhoipites pissinus*, *Anacolosidites subtrudens*, *Integricorpus bellus*, *I. bertillonites* и др. (комплекс *Triatriopollenites confuses* – *Aquilapollenites spinulosus*). Литологически выделенные интервалы соответствуют тонкотерригенным пачкам, не содержащим туфогенный материал, количество которого становится заметным в основании палеоцена, постепенно возрастая вверх по разрезу, параллельно с появлением в нем крупно- и грубозернистых песчаников. Контакт формации Фурао с пачкой Байшантоу маркируется пластом массивных витрокластических туфов. Вопреки предполагаемой и даже прогнозируемой, в соответствии с парадигмой Л. и У. Альваришей и др. (Alvarez et al., 1980) приуроченности к переходному интервалу повышенного содержания иридия, платиноидов, появлению шокового кварца и шпинели – свидетелей импактных событий на рубеже мела и палеогена, в амурских разрезах ничего подобного выявлено не было как в скважинах, так и экспонированных обнажениях. Около двух десятков проб керна из разреза пограничного интервала скв. ХНУ-2006 с глубины 27–15 м были комплексно изучены физическими методами в лабораториях ГИН РАН и ГЕОХИ РАН России, а также Китая, Германии, США и Японии и результаты опубликованы (Sun G., Dong Z., Akhmetiev et al., 2014). Каких-либо существенных отклонений от фоновых содержаний (близких кларковым) Pt, Pd, Ir, других элементов платиноидной группы не выявлено. Несколько повышенное содержание иридия (0.2425 и 0.226 ng/g) в двух верхних пробах с глуб. 15–16.5 м, при разбросе значений во всех остальных пробах от 0.01–0.1 ng/g связано с увеличением роли в осадках туфогенной составляющей. Таким образом, каких-либо свидетельств проявления импактных событий в переходном интервале не установлено. Это



подтверждено и отсутствием признаков изменения геохимического фона по результатам спектро-люминесцентного изучения той же серии проб на содержание порообразующих окислов, цветных и редких металлов, редкоземельных элементов. Палеомагнитные исследования, выполненные Х. Янгом (Гиринский ун-т), выявили принадлежность пограничного интервала эпизоду C29g эпохе нормальной полярности. Абсолютные датировки трековым и урано-свинцовым методом по циркону были получены по маркирующему пласту витрокластических туфов на контакте средне- и верхнецагайской свит в разрезе г. Плоская Буреинского Белогорья и в основании пачки Байшантоу в русле р. Амуре в береговой полосе Китая. Возраст туфов г. Плоской определен в лаборатории абсолютного возраста ГИН РАН (аналитик А.В. Соловьев) –  $68.1 \pm 4.0$  млн. лет, тех же туфов, отнесенных к пачке Байшантоу –  $64.7 \pm 0.7$  млн. лет, позднее уточненные –  $66 \pm 1$  млн. лет (Knittel et al., 2013) Эти цифры близкие абсолютному возрасту границы, принятой Международной стратиграфической комиссией. В итоговой публикации по завершеному проекту за границу мела и палеогена принята граница средне- и верхнецагайской свит и их латеральных возрастных аналогов в Китае – формации Фурао и пачки Байшантоу. На этой границе наиболее заметно начинают проявляться признаки активизации вулканизма в окраинных вулканических поясах Тихоокеанского побережья и эрозионных процессов на суше, проявившихся в смене алевроито-глинистых осадков среднецагайской свиты песчанистыми, преимущественно, грубообломочными в верхнецагайской, на фоне похолодания.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На юге Дальнего Востока с конца турона и до палеоцена выделяется ряд последовательных этапов развития флоры и растительного покрова. Они являются основой для расчленения континентальных отложений материковой части, корреляции региональных стратонов, а также сопоставления стратиграфических подразделений России и Китая. Продолжительность этапов и их возрастные рамки установлены по сопоставлению морских и прибрежно-морских флороносных толщ Сахалина с континентальными толщами Зейско-Буреинского осадочного бассейна, а также по абсолютному возрасту туфов в осадочных пачках материковых разрезов.

Море окончательно покинуло материковую часть юга Дальнего Востока в середине поздне меловой эпохи и с начала сенона и до палеоцена на востоке происходило формирование Сихотэ-Алинского вулканического пояса и одновременно с ним наложенных впадин на различные по возрасту структуры складчатого фундамента. Переходные слои от мела к палеогену наиболее полно представлены в чехле наиболее крупных молодых платформ: Амуро-Зейской и Средне-Амурской впадинах, а также в более мелких приразломных впадинах на северном погружении Сихотэ-Алинского вулканического пояса, вклю-

чая Нижне-Амурскую. В это же время в пределах пояса были сформированы и заполнялись осадками небольшие эрозионные впадины и ложбины в понижениях между крупными вулканическими постройками центрального типа. Состав флоры в осадках большинства впадин, кроме доминирующих компонентов, был различен. На Сахалине морское осадконакопление сохранялось до конца мелового периода, поэтому для сенонских толщ типовыми флорами в их общей последовательности приняты сахалинские (по Красилову, 1979), благодаря чередованию в разрезах острова морских пачек с аммонитами и иноцерамами с пачками прибрежно-морских и озерно-аллювиальных отложений с остатками растений. Выделены: 1) коньякская айнусская флора с *Platanaceae*; 2) сантонская-?раннекампанская гиляцкая флора с *Araliaephyllum polevoi* и *Debeua tichonovichii*; кампанская жонкьерская флора с *Magnoliaephyllum magnificum* и *Mugicaephyllum yokooyamae*; средне(?)-позднемаастрихтская августовская флора с *Osmunda*, *Parataxodium*, *Glyptostrobus* и массовым количеством листьев *Trochodendroides*. Возрастным аналогом гиляцкой флоры в Сихотэ-Алине является сабуинская с *Araliaephyllum saportana* и *Sassafras* sp., а также флора левобережья Амгуни выше пос. Демьяновка с сенонской *Ginkgo digitata* и *Protrophyllum* sp. Жонкьерская флора сопоставляется с кундурской флорой востока Зейско-Буреинского бассейна и ее возрастным аналогом в Китае – тайпилинчанской флорой. С жонкьерской флорой близки флоры из осадочных пачек эффузивных толщ сенона в правобережье низовьев Амура у поселков Тыр, Больба, Пад, Больше-Михайловка. Во время формирования на Сахалине слоев с августовской флорой в Зейско-Буреинской впадине в середине маастрихта формировались верхние пачки нижнецагаянской свиты с остатками динозавров.

В датский век трансформация флоры и растительного покрова юга Дальнего Востока происходило в два этапа

Ранне-среднедатский этап (бошняковский) более надежно датирован на Сахалине. Он соответствует периоду накопления одноименной свиты с *Metasequoia occidentalis*, *Corylites* sp., *Trochodendroides arctica*. В Зейско-Буреинской впадине этому этапу отвечает формирование верхних флороносных пачек среднецагаянской свиты и нижних пачек верхнецагаянской. В Нижнем Приамурье в это время накаливались угленосные флороносные отложения маломихайловской свиты, а в Восточном Сихотэ-Алине – тахобинской туфогенной пачки с флорой, еще содержащей, как и бошняковская флора, нильссонии. В правобережье Амура продуктом этого этапа явились флороносные слои пачки Байшантоу, залегающей в основании формации Уюнь.

В позднедатский-?зеландский этап (кивдинский) в Зейско-Буреинской впадине формировались терминальные флороносные слои верхнецагаянской свиты (s. str.) и кивдинские угленосные слои с *Betula sachalinensis* и *Archaeampelos acerifolia*, а также тадушинские слои с этими же таксонами Южного Сихотэ-Алиня. На Сахалине это совпало во времени с накопле-

нием угленосной части разреза конгломератовых слоев найбутинской свиты Южного Сахалина и камских слоев Углегорского района. В правобережье Амура формировалась продуктивная верхняя пачка формации Уюнь с флорой кивдинского типа.

Граница мела и палеогена в континентальных разрезах цагайской серии Зейско-Буреинской впадины установлена по палеоботаническим данным в верхней части среднецагайской свиты. Она совпадает с началом развития эрозионных процессов в регионе, активизацией ареального вулканизма и похолоданием. Признаков проявления импактных событий в пограничном интервале в разрезах Зейско-Буреинской впадины России и Китая, а также на Сахалине не выявлены.

Данная работа выполнена в рамках темы № 01201459195 «Реконструкция и корреляция биотических и абиотических событий в кайнозой Евразии и разработка стратиграфических схем нового поколения на основе современных методов палеоботанических исследований» Геологического института РАН, при частичной поддержке РФФИ (гранты № 14-05-00421 и № 15-55-53019 ГФЕН-а), а также программы Президиума РАН 30 «Эволюция органического мира и планетарных процессов».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аблаев А.Г.* Поздне меловая флора Восточного Сихотэ-Алиня и ее значение для стратиграфии. Новосибирск: Наука, 1974. 180 с.
- Аблаев А.Г.* Геология и история флор побережий Японского моря (в поздне меловое и третичное время). М.: Наука, 1978. 191 с.
- Ахметьев М.А., Болотникова М.Д., Братцева Г.М., Красилов В.А.* Стратиграфия и палеофлористика опорного разреза Южного Приморья // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1978. № 4. С. 64–75.
- Ахметьев М.А., Кезина Т.В., Кодрул Т.М., Манчестер С.Р.* Стратиграфия и флора пограничных слоев мела и палеогена юго-восточной части Зейско-Буреинского осадочного бассейна // Сб. памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 275–315.
- Братцева Г.М.* Пыльца и споры маастрихтских отложений Дальнего Востока. М.: Наука, 1965. 40 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 129).
- Братцева Г.М.* Возраст цагайской флоры Азии // Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М.: Наука, 1966. С. 136–141.
- Братцева Г.М.* Палинологические исследования верхнего мела и палеогена Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. 56 с. (Тр. ГИН АН СССР; вып. 207).
- Вахрамеев В.А.* Развитие меловых флор северной части Тихоокеанского пояса // Палеонтология. Морская геология. Докл. сов. геол. XXV сессия МГК. 1976. С. 128–137.
- Вахрамеев В.А.* Юрские и меловые флоры и климаты Земли. М.: Наука, 1988. 214 с. (Тр. ГИН АН СССР; вып. 430).
- Верещанин В.Н.* Меловая система Дальнего Востока // Тр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та. Нов. сер. 1977. Т. 242. 207 с.
- Герман А.Б.* Альбская-палеоценовая флора Северной Пацифики. М.: ГЕОС, 2011. 280 с.
- Герман А.Б., Ахметьев М.А., Кодрул Т.М.* и др. Развитие флор Северо-Восточной Азии и Северной Аляски в переходное время между меловым и палеогеновым периодами // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2009. Т. 17. № 1. С. 88–108.
- Заклинская Е.Д.* Палинология поздне меловых и палеогеновых флор. Итоги науки и техники. Общая геология, стратиграфия, палеонтология. М. 1970. С. 71–95.

- Заклинская Е.Д., Братцева Г.М., Красилов В.А. О палинофлоре стратотипа цагаянской свиты // Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 28–31.
- Зонова Т.Д. Верхнемеловые иноцерамы из группы *Inoceramus uwajimensis* и их стратиграфическое значение // Материалы по литологии, стратиграфии и палеогеографии. Тр. ВСЕГЕИ. 1970. Т. 124. С. 174–202.
- Калишевич Т.Г., Посыльный В.Я. Об отсутствии перерыва в осадконакоплении между кайнозойем и мезозоем в районе Синегорска-Загорска на Сахалине // Докл. АН СССР. 1958. Т. 119. № 4. С. 766–768.
- Кавасаки К. Каменноугольные месторождения Найбути – Каваками. Отчет об исследовании каменноугольных месторождений Южного Сахалина. Токио: Тисицугаку, Дзасси, 1934. Сб. 1.
- Камаева А.М. Стратиграфия и флора пограничных отложений мела и палеогена Зейско-Буреинской впадины. Хабаровск: АмурКНИИ ДВО АН СССР, 1990. 66 с.
- Красилов В.А. Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с.
- Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 183 с.
- Криштофович А.Н. Материалы к третичной нижнедуйской флоре Сахалина // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1936. № 5. С. 697–727.
- Криштофович А.Н. Новые находки ископаемых флор на Дальнем Востоке как вехи стратиграфии // Академику В.А. Обручеву к 50-летию научной и педагогической деятельности. М.-Л. 1939. С. 277–313.
- Криштофович А.Н., Байковская Т.Н. Меловая флора Сахалина. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 122 с.
- Криштофович А.Н., Байковская Т.Н. Верхнемеловая флора цагаяна в Амурской области // Избранные труды А.Н. Криштофовича. М.-Л.: Наука, 1966. Т. 3. С. 184–320.
- Музылев С.А. Отчет о геологической съемке м:ба 1:1000000 Амуро-Зейского междуречья в 1943 году // Тр. Дальневосточной научно-исследовательской базы АН СССР. 1948. С. 48–49.
- Музылев С.А. Государственная геологическая карта СССР м:ба 1:1000000. Лист М-52 (Благовещенск). М.: Госгеолтехиздат, 1962. 13 с.
- Флора и динозавры на границе мела и палеогена Зейско-Буреинского бассейна. Владивосток: Дальнаука, 2001. 162 с.
- Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro F., Michel H.W. Extraterrestrial cause for Cretaceous-Tertiary extinction // Science. 1980. V. 208. № 4448. P. 1095–1108.
- Heer O. Beitrage zur Miocenen Flora von Sachalin // Flora fossilis arctica, 1878. Bd 5. № 4. S. 1–11.
- Golovneva L.B., Bugdaeva E.V., Sun G. et al. Systematic composition and age of floristic assemblages from the Kundur ad Taipinglinchang formation // Proc. 3 symp. Cretaceous biota and K/T boundary in Heilongjiang River area. Chanchun: Jilin univ. 2004. P. 23–26.
- Knittel U., Suzuki S., Akhmetiev M. et al. 66±1 Ma single zircon U-Pb date confirms the location of the non marine K-Pg boundary in the Amur/Heilongjiang River area (Russia, China) // N. jb. geol. paläont. Abh. Stuttgart, October 2013. V. 270. № 1. P. 1–11(11).
- Sun G., Dong Z.M., Akhmetiev M. et al. Late Cretaceous-Paleogene biota and the K-Pg boundary from Jiayin of Heilongjiang, China with discussion on the extinction of dinosaurs. Shanghai sci. & technol. edu. publ. house. 2014. 194 p.

## The stratigraphy and flora of the Senonian – Danian deposits of Russian South Far East

M.A. Akhmetiev

The results of studies on the establishment of a regional stratigraphic scheme of the Senonian – Danian of Russian South Far East on the basis of palaeobotany with a correlation of stratigraphic units given.

УДК 569

## **«ДЕРУЩИЕСЯ ДИНОЗАВРЫ»: РАСПОЛОЖЕНИЕ ИХ ТЕЛ ДО И ПОСЛЕ СМЕРТИ**

**Р. Барсболд**

*Институт палеонтологии и геологии Монгольской академии наук  
maspaleo@gmail.com*

Взаиморасположение скелетов «Дерущихся Динозавров» объясняется на основании их смещения после смерти обоих участников схватки.

*Ключевые слова:* дерущиеся динозавры, мозазавр, аммонит, велоцираптор, протоцератопс, схватка, хищник – жертва.

«Дерущиеся Динозавры» (рис. 1), как были названы сцепившиеся скелеты двух монгольских динозавров, сохранившиеся в ископаемом состоянии, представляют собой один из наиболее уникальных палеонтологических образцов, найденных когда-либо в мире. Во всяком случае, в палеонтологии позвоночных неизвестны другие находки, равные им по научному значению и познавательной ценности, а также и по силе экспрессии, исходящей из этого редкого естественного памятника, запечатлевшего драматические мгновения жизни замечательных животных отдаленного прошлого. Хотя на самом деле «Дерущиеся Динозавры» вызывают в моем сознании (может быть, это сравнение не всем понравится) образы двух малых детей, играющих на песке.

Среди немногих окаменелостей, содержащих признаки вероятных взаимоотношений двух (труднее судить, если более) участников, раковина аммонита со следами зубов мозазавра (рис. 2) обнаруживает возможные драматические события, приведшие к смерти моллюска после встречи с данным хищником. И только в этом аспекте раковина аммонита более или менее сравнима с «Дерущимися Динозаврами». Однако следы, оставленные на раковине, лишь подчеркивают высокую вероятность прошедших событий, позволяю-

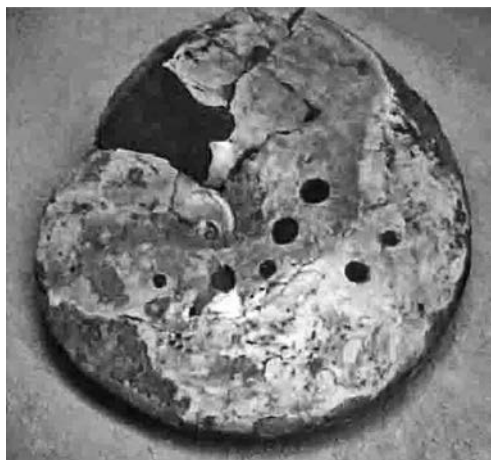


**Рис. 1.** «Дерущиеся Динозавры» (вид сверху справа). Тазовая область протоцератопса (видны параллельно направленные верхние края подвздошных костей) согнута почти под прямым углом (показан стрелкой) к позвоночнику.

щих в общих чертах восстанавливать ситуацию, окончившуюся столь драматически для моллюска. Вместе с тем, в данном примере нет наблюдаемых взаимоотношений этих двух участников события: можно лишь утверждать, что неустановленный мозазавр держал в зубах моллюска с целью раздавить его раковину и съесть мягкое содержимое. Неизвестно, осуществил ли мозазавр свое намерение. Возможно, осуществил, но может быть, моллюск был серьезно ранен укусом мозазавра и закончил свою жизнь внутри раковины, оставшись на этот раз вне рациона мозазавра. Как бы то ни было, для хищника все это было вполне обычным случаем, показывающим способы его охоты. Таким образом, раковина аммонита с явными следами укуса представляет собой хороший пример, иллюстрирующий, конечно же, далеко не полностью поведение мозазавра и его пищевые предпочтения. Я специально остановился на поврежденной раковине аммонита с единственной целью – подчеркнуть принципиальное отличие «Дерущихся Динозавров» как неповторимого образца, реально иллюстрирующего существенные аспекты поведения этих динозавров, ископаемые скелеты которых сохранили фиксированное взаиморасположение, приобретенное их телами в финальный момент смертельной схватки, когда они, возможно, еще были живы.

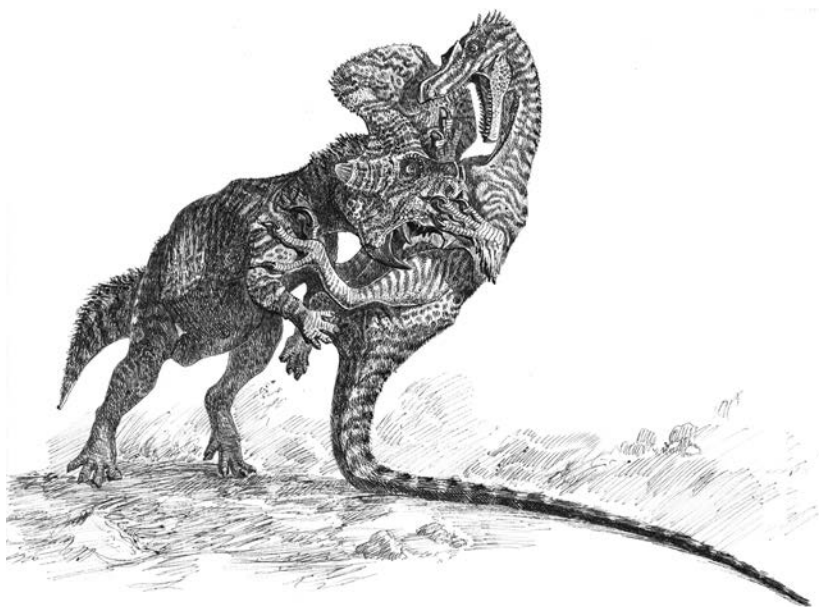
Две особенности во взаиморасположении скелетов «Дерущихся Динозавров» рассматриваются ниже. Именно эти особенности служат обоснованием для отнесения их к «Дерущимся Динозаврам», скелеты которых фиксируют прежде всего конечный результат их схватки, а также последующие изменения в их положении, постепенное выявление которых происходи-

ло шаг за шагом намного позднее. Первая особенность – характерная позиция обоих скелетов, отражающая «объятья» хищником жертвы с применением его главного вооружения – острых загнутых когтей на передних и особенно задних конечностях. Эта особенность сразу бросается в глаза, придает находке уникальный «дерущийся» облик и служит основанием называть ее «Дерущимися Динозаврами». Они действительно были участниками схватки друг с другом (Barsbold, 1974, 1998, 2014) и, скорее всего,



**Рис. 2.** Раковина аммонита со следами зубов мозазавра.

одновременно, или почти одновременно, лишились жизни вследствие смертельных повреждений, полученных обоюдно. Вторая особенность всегда оставалась вне общего внимания и, выявляясь лишь при детальном осмотре скелетов, явно свидетельствовала против того, что она была прямо связана со схваткой, но была привнесена извне после схватки, т. е. она была вторичной по отношению к финальному этапу схватки, кое в чем существенно изменив взаиморасположение тел динозавров и их отдельных структур, в большей мере относящихся к жертве. Другими словами, спустя предположительно недолгое время после их смерти (в любом случае, потери подвижности, даже если один из них или оба еще оставались живыми или, скорее, полуживыми) взаимное предсмертное или посмертное расположение тел обоих участников схватки и их определенных структур подверглось заметному, реально наблюдаемому, смещению, но уже после окончания схватки. Надо заметить, речь идет не о том, что динозавры испустили дух в точности одновременно. Не поддающееся установлению различие во времени их смерти вполне допустимо, но оно уже не имело значения. Это различие едва ли могло быть большим, и, самое главное, если оно и было в действительности, уже не могло повлиять на взаимное расположение тел динозавров. Даже если допустить, что один из них или оба участника схватки оставались еще живыми (скорее, полуживыми) какое-то недолгое время, это совсем не повлияло на ход предполагаемых последующих событий, которые, как нам кажется, объясняют наблюдаемые смещения скелетов динозавров и их отдельных структур. Возможность указанных смещений сохраняет свою силу как при мертвых, так и потерявших способность к движению еще живых (полуживых) участниках этой смертельной схватки. Этими рассуждениями я пытался учесть варианты возможных и, как правило, недоказуемых допущений, подчеркивая, что иные толкования

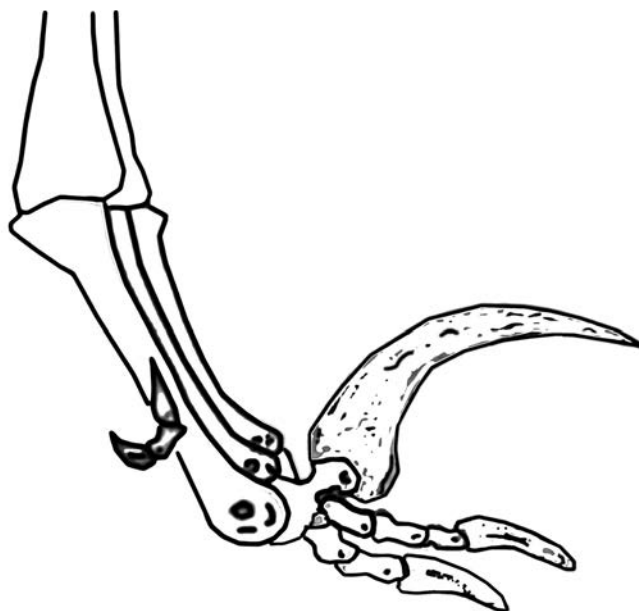


**Рис. 3.** Хищник-велоцираптор запускает свое оружие: обхватывает голову жертвы-протоцератопса передними лапами, опирается хвостом на землю, тем самым освобождая свои задние лапы, и разрывает живот (и грудь) жертвы «хищническими» когтями стоп.

«Дерущихся Динозавров» по-просту ограничиваются, прежде всего, недвусмысленным фактом реального расположения их скелетов.

«Дерущиеся Динозавры» широко известны всем, кто интересуется динозаврами. Этот знаменитый ископаемый образец иллюстрирует борьбу протоцератопса против велоцираптора как выражение «борьбы за жизнь», согласно Ч. Дарвину, или, что более приемлемо ныне, как выражение «системы хищник – жертва», впервые встреченное в палеонтологической летописи динозавров. Хищник, велоцираптор (рис. 3), обхватил голову протоцератопса, несомненной жертвы, своими передними лапами с острыми изогнутыми когтями. Смертельное объятие хищника однозначно демонстрируется расположением его кистей на обеих сторонах черепа протоцератопса. При этом велоцираптор вонзил громадные серповидные когти его ступней в область живота (и груди) жертвы. Правая передняя конечность хищника в области ближе к дистальному концу его предплечья располагается на обеих ветвях нижней челюсти протоцератопса (передний конец верхних челюстей не сохранился), т. е., вероятно, протоцератопс захватил переднюю лапу хищника зубами, пытаясь освободиться от его смертельных объятий – протоцератопс боролся на смерть с хищником. Дж.Х. Остром (Ostrom, 1969) впервые открыл это необычное оружие задних конечностей велоцираптора (рис. 4), не отмеченное в то время у других динозавров, хотя дромеозавриды – носители подобных когтей, приспособленных, по его мнению, разрезать и разрывать мягкие ткани жертвы, были уже известны в





**Рис. 4.** «Хищный» коготь велоцираптора, способный убираться назад (показан стрелкой). Роговое покрытие когтя (зачерненное) могло достигать 20–25 см в длину.

течение полувека как представители семейства хищных динозавров, найденных в Северной Америке и Монголии (Matthew, Brown, 1922; Osborn, 1924).

Общепринятая трактовка «Дерущихся Динозавров», несмотря на ее достаточную обоснованность, тем не менее вызывала некоторые сомнения с самого начала открытия этой находки в 1971 г. Х. Осмульска, участник этого открытия, предполагала, что тела «Дерущихся Динозавров» приобрели наблюдаемую позицию схватки благодаря транспортировке вскоре после их смерти. Другими словами, трупы этих динозавров были нанесены друг на друга при транспортировке, что создавало якобы видимость их схватки. Однако столь сложная и закономерная взаимная позиция тел двух динозавров и, прежде всего, однозначное расположение хватательных передних конечностей и узкоспециализированного вооружения стоп хищного велоцираптора соответственно на голове и в области живота его жертвы протоцератопса, полностью исключают любое случайное механическое нанесение друг на друга тел обоих динозавров. Позднее Осмульска (Osmolska, 1993) изменила свою первоначальную трактовку: велоцираптор, найдя труп протоцератопса, «более как трупояд, чем хищник» (Kielan-Jaworowska, 2013), вцепился в него, используя все свое атакующее вооружение. Почему же хищник, питающийся трупами, атаковал мертвую жертву, используя все свое вооружение, действие которого в данном случае совсем не требовалось, остается необъяснимым. Хотя такое допущение по отношению к неживой и неподвижной жертве в конечном итоге совсем не

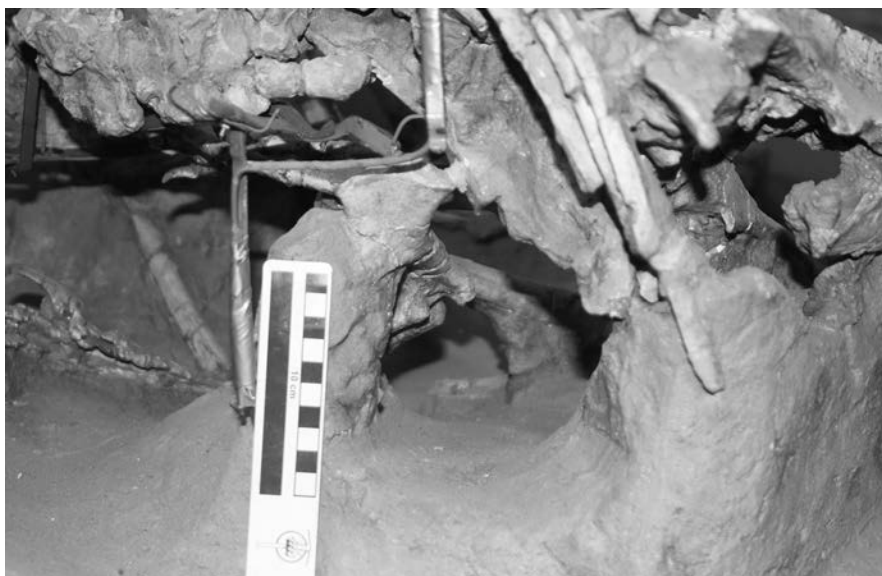


**Рис. 5.** Соединение фрагментов правого и левого коракоидов (близ острия стрелки), правый скапулокоракоид на ладони наблюдателя.

противоречит нашему объяснению. Главное – велоцираптор захватил голову жертвы когтями передних лап и «хищными» когтями стоп наносил повреждения в области ее живота, пусть мертвая жертва уже и не нуждалась в такой обработке. Современные хищники, псовые и кошачьи, равно как все другие, безошибочно распознают живую и мертвую жертву, и нет особого резона считать, что их древние предшественники уступали им. Так что скелеты обоих динозавров фиксируют их взаиморасположение в самый финальный предсмертный (посмертный) момент их схватки, что является главным в нашем случае.

Позиция «Дерущихся Динозавров», так выразительно зафиксированная в окаменевшем состоянии, не может не привлекать внимание многих наблюдателей, и общепринятая трактовка этой неповторимой находки изложена выше. Однако существует ряд неотмеченных черт, характеризующий расположение скелетов участников схватки, как правило, оставшийся абсолютно неизвестным для преобладающего большинства наблюдателей. Эти черты касаются прежде всего скелета протоцератопса, и представляют немаловажное значение для более полной интерпретации и более корректного восстановления событий, приведших к формированию этого замечательного памятника естественной системе «хищник – жертва» в природе позднего мела Монголии.

Протоцератопс сохранил свою обычную четвероногую позицию даже после схватки, смерти и захоронения в дюнных песках. Его левая передняя конечность не сохранилась в ископаемом состоянии, правая же, за исключением пальцев, сохранилась, будучи оторванной и сильно смещенной из ее нормального анатомического положения. Оба сочлененных скапулокоракоида были



**Рис. 6.** Правая плечевая кость (показана стрелкой), смещенная налево и назад под левой стороной туловища. Дельтопекторальный гребень и сочленовная головка кости ясно видимы.

также оторваны и смещены налево и назад, скорее всего, вслед обеим конечностям (как отмечалось, правая передняя конечность не сохранилась), и находятся здесь (рис. 5), будучи обращенными кверху и налево от туловища протоцератопса, фиксируя свое положение вблизи задних спинных позвонков. Очень важным, иллюстрирующим это смещение скапулокоракоидов, является пункт, где расположены маленькие фрагменты обоих коракоидов, сохранившиеся здесь (рис. 5), и точно соответствующие по разлому друг с другом. Этот пункт показывает, что правый скапулокоракоид смещался под грудной областью протоцератопса влево, назад и затем вверх, заняв положение, наблюдаемое ныне (налево – назад – вверх от туловища). Дорзальная ветвь левой лопатки была также смещена в этом направлении. Правая плечевая кость (рис. 6), следуя скапулокоракоиду, также переместилась налево назад по отношению к туловищу и расположилась здесь косо на том же уровне с задними ступнями протоцератопса (ниже задних спинных позвонков немного впереди правой подвздошной кости). Правая передняя конечность (локтевая и лучевая кости) располагается вблизи дистального конца плечевой кости, и три метакarpальные кости сразу близ дистального конца правой передней конечности, у которой карпальные кости не сохранились.

Таким образом, устанавливается достаточно большое смещение правой передней конечности и скапулокоракоида налево и назад по отношению к туловищу протоцератопса. Вероятно, не сохранившаяся левая конечность, согласно сохранившемуся скапулокоракоиду, была также смещена и не сохранилась. Возможно, она была вообще оторвана от тела жертвы. Следует отметить,

что правая передняя конечность и скапулокораконд смещались по крайне неудобному направлению, пересекая тело косо под нижней частью груди протоцератопса, проталкивая встреченные здесь ребра и, скорее всего, переднюю часть живота. Действительное смещение и его направление прослеживаются по идентифицируемым костным структурам, сохранившимся на необычных пунктах скелета протоцератопса. Таким образом, передние конечности и связанные с ними скапулокораконды не сами по себе, а следуя какой-то внешней силе были явно вывернуты из их анатомического сочленения, вытянуты налево и назад, и при этом движении правые конечность и плечевой пояс с немалой силой протягивались косо под грудной областью протоцератопса.

Наиболее загадочно то, что с силой вытягивало протоцератопса за передние конечности и плечевой пояс, выворачивая их из обычных сочленений. Вероятно, это происходило после того, как динозавры уже были мертвыми, или, во всяком случае, уже совсем не способными к какому-либо самостоятельному движению и, тем более, противодействию. Оба участника схватки достигали в длине примерно 170 см, их вес был приблизительно одинаковым (около 45–50 кг). Сцепленные тела динозавров начинали покрываться песчаными отложениями рассеиваемых ветрами дюн, их кожа, мышечная ткань и сухожилия высыхали в поздне меловом аридном или полуаридном климате, свойственном для обитания протоцератопсов. Вероятно, затвердевшие мягкие ткани способствовали тому, что передние конечности и связанные с ними структуры плечевого пояса выворачивались из сочленений и смещались почти целиком в упомянутом выше направлении, следуя вытягивавшей их загадочной силе.

Самый легкий тому ответ – трупояды, широко распространенные во все времена, пытались вытащить бездыханную жертву за ее передние конечности. Это вполне возможно, но тогда почему они не тронули хищника, лежавшего совсем близко к жертве? Более того, высока вероятность, что хищник лежал на своей жертве, об этой возможности ниже. Есть интересное предположение: протоцератопсы были стадными животными, и члены стада пытались помочь их храброму сородичу, вовлеченному в смертельную схватку с их ненавистным врагом и вытащить из его объятий. Может, они даже убили его совместными усилиями, или, скорее, добились врага, находившегося уже при последнем издыхании. Однако каких-либо следов этой помощи не обнаруживается, да и неизвестно, можно ли распознать возможные черты этой помощи. Наиболее простой кажется версия, что «Дерущиеся Динозавры» погибли в схватке, обоюдно нанеся повреждения, несовместимые с жизнью. Повреждения, нанесенные хищником жертве, кажутся очевидными благодаря свойственному ему атакующему способу умерщвления с помощью «хищных» когтей стоп. Трупы участников схватки быстро покрывались песчаными отложениями дюн. Спустя недолгое время члены стада протоцератопсов пытались вытащить уже испутившего последний дух сородича из смертельных объятий хищника, вытягивая за передние конечности и тем самым выворачи-

вая их кости из сочленений, но, как отмечалось выше, возможно, высыхающие кожные и мышечные ткани в какой-то степени предохраняли разрывы костей вытягиваемых ног и плечевого пояса у протоцератопса.

Расстояние, на которое произошло смещение, равно примерно 0.5–0.7 влево и назад (если смотреть со стороны основания хвоста велоцираптора). Вследствие этого смещения жертва, располагавшаяся над телом хищника, была оттащена левее и сзади от хищника. Каудальная область позвоночника протоцератопса сразу сзади его таза (левой подвздошной кости) согнута почти под прямым углом (рис. 1). Вероятно, задние конечности и хвост протоцератопса были глубже погружены в песчаные отложения, что наглухо блокировало движение этой части тела при смещении туловища влево и назад. Поэтому произошло искривление каудальной части позвоночника почти под прямым углом, что подтверждает немалую силу, с которой жертву вытягивали влево и назад за ее передние конечности.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

«Дерущиеся Динозавры» служат ярким, едва ли не художественным выражением системы «жертва – хищник», формируя реальные образы двух столь различных, хищного и растительного, древних животных в момент их драматической коллизии. Финальный этап схватки рисуется следующим образом: протоцератопс лежал на велоцирапторе, и эта позиция наиболее отвечает способу применения «хищных» когтей обеих стоп велоцираптора, предназначенного для нанесения повреждений в области живота и груди жертвы. При этом хищник острыми загнутыми когтями кистей, крепко вцепившись, держал с обеих сторон голову протоцератопса. Вероятно, в процессе схватки хищник захватил голову жертвы в тот миг, когда протоцератопс, защищая себя, поднялся на задние конечности, и падая на спину, включил в дело свои «хищные» когти обеих стоп, разрывая брюшную область жертвы. Похоже на эффектный борцовский способ с падением на спину, толчком ноги в грудную область соперника перекидывать его через свою голову. Представители кошек, включая и наших домашних любимцев, применяют этот способ, правда, без перекидывания через голову, особенно ярко выраженный у рысей с их сильными задними конечностями, как свидетельствует большой знаток животных Сэтон Томпсон. Конечно, у рысей все же не бывает таких больших «хищных» когтей, как у дromeозаврид. Здесь есть один момент, морфологически пока не доказуемый: велоцираптор обладал хвостовыми позвонками, у которых сухожилия вытягивались на длину 8–10 последовательных позвонков. Удлиненные сухожилия, накладываясь друг на друга, превращали хвост в упругую жесткую структуру, неизвестную у других динозавров, и выполнявшую функцию балансира при быстром беге с внезапными поворотами (Ostrom, 1969). Вместе с тем, этот упругий хвост мог бы служить опорой хищным дromeозавридам, позволяя им освобождать задние конечности для

употребления его «хищных» когтей обеих стоп. Некоторые исследователи не допускают такую возможность. Известно, что кенгуру в турнирных столкновениях наносят сопернику удары задними лапами, опираясь на свой хвост.

Вскоре, когда схватка закончилась вничью и оба участника были уже обездвижены (живые или мертвые – не имеет значения) и хищник лежал под своей жертвой, выступает неведомая сила, вытягивавшая протоцератопса налево и назад, о чем уже упоминалось. Вследствие этого передние конечности и плечевой пояс протоцератопса были вывернуты из сочленений и смещены, сам протоцератопс был сташен с велоцираптора в том же направлении. Смещение не освободило когти передних и задних конечностей хищника от головы и брюшной области жертвы, и этому мы обязаны, что неповторимый палеонтологический документ сохранился в палеонтологической летописи как яркое свидетельство поведения хищника и его жертвы при естественном столкновении на лоне позднемеловой природы в Гоби. Едва ли многие из наблюдателей ожидали, что вроде бы мирный, да и кажущийся беззащитным, растительноядный протоцератопс окажется таким стойким бойцом, обороняя себя и свою территорию против столь сильно вооруженного хищника, каким был велоцираптор. Его «хищный» коготь стопы был практически неповторимым в эволюции динозавров и позвоночных в целом, и лишь в заметно уменьшенной и функционально ослабленной форме проявлялся у троодонтидных динозавров, обитавших одновременно, но не сравнимых в вооружении с дromeозавридами.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Barsbold R.* Duelling Dinosaurs // *Priroda*. 1974. № 2. P. 81–83 (in Russian).
- Barsbold R.* Fighting Dinosaurs: they really fought // First intern. meeting Dinosaur paleobiology. Mus. nac. hist. nat. Portugal, Lisboa. 1998. P. 74–79.
- Barsbold R.* Again on the “Fighting Dinosaurs” // *Abstr. intern. symp. On Asian Dinosaurs in Fukui* 2014. Japan, Fukui dinosaur mus. 2014. P. 2-3.
- Kielan-Jaworowska Z.* In pursuit of early Mammals // Ed. J.O. Farlow. *Life of the Past*. Indiana univ. press. Bloomington & Indianapolis. 2013. 253 pp.
- Matthew W.D., Brown B.* The family Deinodontidae, with notice of a new genus from the Cretaceous of Alberta // *Bull. Am. mus. nat. hist.* 1922. 46(6). P. 367–385.
- Osborn H.F.* 1924. Three new Theropoda, Protoceratops zone, central Mongolia // *Am. mus. novit.* N 144. P. 1–12.
- Osmolska H.* Were the Mongolian “fighting dinosaurs” really fighting? // *Revue de Paleobiology*. 1993. Special Volume 7. P. 161–162.
- Ostrom J.H.* Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana // *Bull. Peabody mus. nat. hist.* 1969. Bull. 30. 165 pp.

### “Fighting Dinosaurs“: the location of their bodies before and after death

#### R. Barsbold

Interposition skeletons “Fighting Dinosaurs“ is explained on the basis of their displacement after the death of both parties fight.

*Keywords:* Fighting dinosaurs, mosasaurs, ammonite, Velociraptor, Protoceratops, fight, predator – prey.

## АСТРОБИОЛОГИЯ ГЛАЗАМИ АСТРОНОМОВ

*Алексей Юрьевич Розанов: от палеонтологии до астробиологии*

**Н.Г. Бочкарев, Л.М. Гиндилис**

*Государственный астрономический институт им. П.К. Штернберга  
МГУ им. М.В. Ломоносова*

А.Ю. Розанов, геолог по своему базовому образованию, значительную часть жизни посвятил исследованиям в области палеонтологии. Насколько мы себе представляем, палеонтология находится на стыке геологии и биологии и, поскольку изучаемые останки организмов находятся в толще земных пород, геология, по-видимому, имеет основополагающее значение для палеонтологии. Останки организмов не только находятся в земной коре, но и принимают участие в ее формировании. Особенно это относится к простейшим организмам. Поэтому представляется совершенно естественным, что Алексей Юрьевич занялся изучением ископаемых микроорганизмов и, по существу, явился, насколько мы можем судить, основоположником нового направления – *бактериальной палеонтологии* (см., напр., [1]). Распространив ее методы на изучение метеоритов, А.Ю. Розанов обнаружил биофоссилии в углистых хондритах и, учитывая их возраст, пришел к выводу, что жизнь, по крайней мере, в Солнечной системе, возникла до образования Земли. Это не означает, что жизнь была занесена на Землю из Космоса, но делает такую возможность вполне реальной. Так, бактериальная палеонтология естественно привела Алексея Юрьевича к астробиологии. Не случайно он явился инициатором создания Научного совета по астробиологии при президиуме РАН и сектора астробиологии в ОИЯИ в Дубне.

В последние годы астробиологические исследования получили широкое развитие во всем мире. Астробиология находится в центре значительного числа проектов, связанных с изучением космоса. В NASA функционирует крупный институт астробиологии (Astrobiology Institute), в Европе под эгидой ESA функцио-

нирует сеть астробиологических ассоциаций европейских стран (EANA), а в университетах начата подготовка студентов и аспирантов по этой специальности.

В этой статье мы рассмотрим подходы астрономов к астробиологии.

#### АСТРОБИОЛОГИЯ КАК НАУЧНОЕ НАПРАВЛЕНИЕ

По-видимому, астробиологию можно определить как научное направление, изучающее проблемы происхождения и существования жизни в Космосе. В настоящее время появляется все больше свидетельств того, что всюду во Вселенной распространены молекулы, дающие начало жизни; при аккумуляции планет из газопылевых дисков они могут войти в состав метеоритов и кометных ядер, которые способны доставить эти структуры на формирующиеся и уже «готовые» планеты. Возрождается и получает все больше подтверждений гипотеза панспермии. Все это, наряду с обнаружением планет земного типа у других звезд, означает, что во Вселенной, вероятно, должна быть распространена жизнь земного типа. Хотя не исключается и возможность существования иных форм жизни. Выявлена чрезвычайная приспособляемость жизни к самым разнообразным, в том числе экстремальным условиям, что заставляет по-новому исследовать возможности присутствия жизни на планетах Солнечной системы, их спутниках, в кометах, астероидах и межпланетной среде, а также вне Солнечной системы – в экзопланетных системах и даже в межзвездном и межгалактическом пространстве. Таким образом, астробиология имеет очень широкое поле исследований.

Говоря об истоках астробиологии, следует выделить два момента: 1) появление умозрительных представлений о существовании жизни и разума во Вселенной и 2) формирование астробиологии как научного направления. Умозрительные представления о жизни во Вселенной существовали с глубокой древности, а научные представления, по-видимому, стали формироваться в XX в.

Чтобы судить о распространенности жизни в Космосе, важно уяснить, как она возникает, в частности, как возникла жизнь на Земле. Изучение этой проблемы явилось одним из истоков формирования астробиологии. Начиная с 1968 г., происхождение жизни и смежные вопросы астробиологии обсуждаются на страницах журнала «Origins of Life and Evolution of Biospheres», редактор (Editor-in-Chief) Alan W. Schwartz. Там же публикуется и библиография по этой проблематике. Примерно в те же годы создано Международное Общество Исследования Происхождения Жизни (The International Society for the Study of the Origin of Life – ISSOL), впоследствии переименованное в Международное Общество Астробиологии.

Вторым истоком явилась проблема SETI (Search for Extraterrestrial Intelligence). Она стала формироваться в 1960-е годы, после того, как появилась возможность обнаружения радиосигналов от внеземных цивилизаций (ВЦ) [2]. Хотя SETI возникла как чисто *техническая* задача, связанная с по-



исками радиосигналов ВЦ, она не сводится только к технике связи. В рамках этого направления рассматривается широкий круг проблем, включая возможные формы жизни, происхождение жизни на Земле и других небесных телах, возможные пути эволюции внеземных цивилизаций и др. В Международном Астрономическом Союзе (МАС) это направление получило наименование «Биоастрономия». В 1982 г. Генеральная Ассамблея МАС утвердила в составе МАС комиссию 51 «Поиск внеземной жизни»; в 1985 г. она была переименована, новое название «Биоастрономия: поиск внеземной жизни», или сокращенно «Биоастрономия». В 2011 г. состоялось совместное заседание комиссии 51 МАС и Международного Общества Астробиологии (бывшее ISSOL). Надо сказать, что из двух терминов «Астробиология» и «Биоастрономия» большее распространение получил термин «Астробиология».

В середине XX в. считалось, что единственным способом обнаружения жизни *за пределами Солнечной системы* является поиск *сигналов разумных существ* из Космоса. С обнаружением экзопланет стратегия поиска начала меняться. Сегодня она включает выбор подходящих для жизни планет, исследование имеющихся на них условий; изучение возможности присутствия каких-то форм жизни в межзвездной среде, возможности панспермии, жизни в метеоритах, кометах и на других телах солнечной системы и т.д. Следовательно, круг вопросов, которые входят в сферу интересов SETI, расширился. SETI все больше смыкается с астробиологией. Учитывая это обстоятельство, Бюро Научного совета по астрономии РАН в декабре 2011 г. приняло решение преобразовать секцию № 7 НСА РАН «Поиск внеземных цивилизаций» в секцию «Жизнь и разум во Вселенной», сделав ее секцией двойного подчинения: Научному совету по астрономии РАН и Научному совету по астробиологии РАН.

#### АНТРОПНЫЙ ПРИНЦИП

Наиболее общий подход к проблеме жизни во Вселенной связан с так называемым *антропным принципом*. В середине XX в. было установлено, что многие особенности строения Вселенной, а также фундаментальные свойства материального мира, включая и микромир, связаны с существованием жизни во Вселенной. Речь идет о таких свойствах Вселенной в целом, о таких законах материального мира, и таких значениях фундаментальных физических констант, при которых смогли сформироваться и быть устойчивыми атомы, молекулы, звезды и др. структуры во Вселенной, необходимые для появления и развития жизни [3, 4]. Для этого, в частности, необходимо, чтобы пространство физической Вселенной было изотропным, чтобы оно было трехмерным, а время одномерным; средняя плотность материи во Вселенной должна быть близка к критической ( $10^{-29}$  г/см<sup>3</sup>), что на самом деле имеет место. Было установлено, что вариации физических констант ведут к *радикальным качественным изменениям Вселенной в целом*.

Далее, жизнь на углеродной основе была бы невозможна, если бы энергия резонанса ядерной реакции образования углерода путем слияния трех альфа-частиц ( $3^4\text{He} \rightarrow ^{12}\text{C}$ ) отличалась от существующего значения всего на миллиардные доли своей величины. В этом случае в природе практически не было бы углерода. Найдено немало условий такого типа и поиск их продолжается. Одно из ярких проявлений антропного принципа было недавно указано В.А. Рубаковым [5]. Решающую роль в эволюции Вселенной играет так называемая *темная энергия*. Она является причиной расширения Вселенной и определяет характер этого расширения. Плотность темной энергии очень мала. Но если массы элементарных частиц увеличить всего на одну миллиардную долю от их действительного значения, плотность темной энергии возрастет на 12 порядков! В такой Вселенной не могла бы существовать жизнь известного нам типа. Все это показывает, что Вселенная *очень тонко приспособлена для жизни*. Это обстоятельство поднимает ряд важных проблем естественнонаучного и мировоззренческого порядка.

#### СИСТЕМА ГЕЯ

Если антропный принцип представляет серьезную загадку и даже, в известной мере, вызов науке, то приспособленность Земли для существующей на ней жизни, на первый взгляд, представляется вполне естественной. Земля расположена в «зоне обитания» Солнечной системы, где она получает необходимое тепло. Масса Земли достаточно велика, чтобы удерживать атмосферу, которая является источником углекислого газа и кислорода и защищает поверхность от губительного для жизни ультрафиолетового (УФ) излучения. В то же время она не столь велика, чтобы удерживать первичную водородно-гелиевую атмосферу. На планетах, где эти условия не выполняются, не может существовать жизнь земного типа. Более детальное рассмотрение условий на Земле выявляет трудно объяснимые обстоятельства. Тепловое состояние земной атмосферы определяется сочетанием трех основных факторов: поток солнечного излучения, отражательная способность (альбедо) Земли и пропускание земной атмосферы. При определенном сочетании этих факторов устанавливается термическая стабильность атмосферы. Среднегодовая температура поддерживается с точностью до 10% в течение 4-х миллиардов лет, несмотря на то, что факторы, от которых зависит температура, значительно меняются со временем и притом разным образом. Более того, эта система является системой с положительной обратной связью. Следовательно, для поддержания равновесия необходим эффективный механизм внешней регуляции. Аналогичные проблемы возникают при объяснении химической стабильности атмосферы. Согласно гипотезе Лавлокка и Маргулис [6], роль регулирующего механизма выполняет земная биосфера. Они назвали эту систему *Гей*. Она включает в себя все организмы, а также все потребляемые и производимые ими газы, жидкости и твердые вещества. Как

функционирует такая система не вполне ясно, и это представляет определенный вызов науке, прежде всего, наукам о Земле.

#### АСТРОНОМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЫЖИВАНИЯ И РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Астрономические аспекты проблемы длительного поддержания на нашей планете физических условий, необходимых для существования и развития земной формы жизни, составляют одно из важных направлений современной астробиологии. Два важнейших условия – это непрерывное пребывание Земли в «зоне обитания» и надежная защита живых организмов от губительных для них видов радиации: жесткого электромагнитного (УФ и рентгеновского) излучения и космических лучей (КЛ).

Изменения «зоны обитания» вызваны эволюцией Солнца. В первый миллион лет существования Солнца, когда освобождалась энергия гравитационного сжатия вещества, светимость Солнца была выше современной, но быстро уменьшалась (в это время еще не сформировались планеты), а затем на протяжении всего времени эволюции возрастала. К настоящему времени она возросла примерно на 30% по сравнению с минимальным значением.

Земная атмосфера достаточно надежно защищает биосферу от электромагнитного излучения. С космическими лучами ситуация сложнее. Даже в настоящее время последствия сильных солнечных вспышек представляют угрозу здоровью людей. Активность молодого Солнца была в сотни раз выше, чем сейчас. Для защиты «зародышей жизни» от солнечных космических лучей требовалось магнитное поле Земли, сравнимое с современным. Однако ранняя история магнитного поля Земли пока не ясна. Кроме этого в поледние сотни миллионы лет оно испытывало многократные смены полярности. Если бы во время таких переполюсовок поле проходило через ноль, то жизнь на Земле оказывалась бы незащищенной. Но строго нулевого значения поле, видимо, никогда не достигало, оставаясь на уровне ~30% от нынешней величины. Кроме того, для защиты жизни от солнечных КЛ достаточно слоя почвы толщиной ~10 см.

Галактическим КЛ, чтобы достичь Земли, надо преодолеть два магнитных барьера: магнитное поле Земли и гелиопаузу – границу между межпланетным и межзвездным магнитными полями. Ныне гелиопауза находится на расстоянии в ~100 раз превышающем радиус орбиты Земли вокруг Солнца (~100 а.е.), а концентрация частиц межзвездного газа в ее окрестностях составляет ~0.1 см<sup>-3</sup>. Однако в своем движении вокруг центра Галактики Солнечная система должна была пересекать области межзвездного вещества с плотностью в сотни и тысячи раз больше современного значения. Положение гелиопаузы определяется равенством давлений солнечного ветра и налетающего на Солнечную систему потока межзвездного вещества (Солнце движется со скоростью ~20 км/с относительно межзвездной среды). Поэтому временами расстояние гелиопаузы от

Солнца могло сильно отличаться от современного, иногда становясь меньше 1 а.е. В этом случае галактические КЛ непосредственно облучали магнитосферу Земли и ее поверхность. Поток галактических КЛ зависит от того, какие участки Галактики пересекает Солнце. К тому же он может меняться в процессе эволюции Галактики. Количественно проблема воздействия галактических КЛ на биосферу пока практически не рассматривалась [7].-

Кроме того, определенную опасность для биосферы могут представлять близкие вспышки сверхновых и гамма-вспышки. Однако ввиду редкости этих событий они практически не наносят урона биосфере.

### ВНЕСОЛНЕЧНЫЕ ПЛАНЕТНЫЕ СИСТЕМЫ

Считается, что главным пристанищем жизни во Вселенной являются планеты земного типа. Хотя в научной литературе обсуждаются и другие возможности (некоторые из них будут кратко рассмотрены ниже), исследование планетной жизни представляется очень важным. С обнаружением экзопланет эта задача становится особенно актуальной.

Почти до конца XX в. не было известно ни одной планетной системы, кроме Солнечной. Время от времени появлялись данные об обнаружении планетной системы у той или иной звезды (например, у Летящей звезды Барнарда), но они находились на пределе экспериментальной точности и поэтому подвергались обоснованному сомнению. На этом основании скептики утверждали, что Солнечная система, по всей видимости, является исключительным явлением, и других планетных систем в Галактике не существует, следовательно, нет оснований рассчитывать на обнаружение жизни в Космосе. Это утверждалось, несмотря на то, что в то время мы *не могли* обнаружить планеты у других звезд, так как чувствительность аппаратуры была недостаточной. Положение изменилось в 90-х годах прошлого века главным образом благодаря появлению спектрометров нового поколения, позволяющих точнее измерять вариации лучевых скоростей звезд. Это сразу привело к обнаружению экзопланет. Первая внесолнечная планета была открыта Майором и Келозом (1995) [8] у звезды 51 Peg, после чего пошла лавина открытий.

В настоящее время для обнаружения планет используются в основном три метода: метод лучевых скоростей, метод транзитов и метод микролинзирования. Метод лучевых скоростей основан на измерении периодического изменения лучевой скорости звезды при ее вращении вокруг общего центра масс планетной системы. Метод транзитов состоит в наблюдении ослабления блеска звезды при прохождении планеты по ее диску. Ослабление составляет тысячные доли ее блеска. Тем не менее, оно уверенно регистрируется современной аппаратурой, главным образом, расположенной вне атмосферы Земли. Метод микролинзирования основан на гравитационной фокусировке света. Если между наблюдателем (находящимся на Земле) и наблюдаемой звездой находится

еще одна звезда, то она действует как линза, фокусируя излучение наблюдаемой звезды (увеличивая ее яркость). Если у звезды-линзы имеются планеты, ее гравитационное поле представляет собой наложение полей самой звезды и планет. Это отражается на кривой блеска (зависимости яркости от времени) наблюдаемой звезды: на ней появятся дополнительные максимумы характерной формы, вызванные линзированием в гравитационных полях планет.

Большинство планет обнаружено методом транзитов. Особенно успешной в этом плане оказалась космическая обсерватория «Кеплер», с помощью которой удалось обнаружить 4700 кандидатов в экзопланеты. Однако основным является метод лучевых скоростей. Только после подтверждения этим методом экзопланета считается обнаруженной, до этого она имеет статус кандидата. Каталог обнаруженных планет <http://exoplanet.eu/> ведется Жаном Шнейдером (Парижская обсерватория), хороший русскоязычный сайт <http://www.allplanets.ru/> ведется Викторией Воробьевой. На конец 2015 г. обнаружено более тысячи подтвержденных планетных систем и около 2000 планет. Среди них имеются земноподобные планеты, расположенные в «зоне обитания» своих звезд.

Следует иметь в виду, что для того, чтобы планета могла быть обнаружена тем или иным методом, должны выполняться определенные условия. Так, для метода лучевых скоростей и метода транзитов орбита планеты должна наблюдаться почти «с ребра». Если луч зрения сильно наклонен к орбите, то планета не будет обнаружена. Для обнаружения планет методом микролинзирования требуется, чтобы Солнце и две другие звезды находились практически на одной прямой. С учетом вероятности реализации этих условий исследователи пришли к выводу, что большинство звезд Галактики имеют планетные системы. Для астробиологии этот вывод имеет фундаментальное значение.

#### ОРГАНИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ ВО ВСЕЛЕННОЙ

Косвенным признаком возможности существования жизни за пределами Земли можно считать наличие органических соединений в космических объектах. Органические соединения обнаружены в кометах, метеоритах и в межзвездной среде. В составе комет имеются простейшие углеродные соединения, такие как  $\text{CH}$ ,  $\text{CN}$ ,  $\text{CO}$ ,  $\text{CO}_2$ , а также вода, аммиак, цианистый водород и более сложные соединения, включая аминокислоты. При столкновении кометных ядер с планетами эти вещества могут поступать в атмосферу и на поверхность планет, обогащая их первичными органическими соединениями. Академик В.Г.Фесенков рассматривал столкновения Земли с кометами, как один из важнейших источников поступления на нашу планету органических соединений [9].

Среди метеоритов наибольший интерес с точки зрения рассматриваемой проблемы представляют углистые хондриты. Еще в первой половине XIX века в составе углистых хондритов были обнаружены органические вещества. Природа их длительное время оставалась неизвестной, так как всегда очень

трудно отделить органические соединения, входящие в состав самого метеорита, от «загрязнений», приобретенных при его полете в атмосфере, ударе о поверхность и, наконец, при сборе образцов метеорита и их хранении. Поэтому сообщениям об обнаружении органических соединений в метеоритах не придавалось большого значения. Интерес к этой проблеме возрос после того, как в 1960 г. Мелвин Кальвин и Сьюзен Вон доложили об обнаружении в метеорите Мюррей (упавшем в 1950 г. в штате Кентукки, США) довольно сложных органических соединений – высокомолекулярных парафиновых углеводородов, а также вещества, напоминающего цитозин. Эта работа вызвала очень жаркую дискуссию. По времени она совпала с первыми попытками обнаружить радиосигналы от внеземных цивилизаций, что подогревало интерес к дискуссии.

Проблему удалось решить лишь после того, как в 1970-х годах был исследован с применением более совершенных аналитических методов метеорит Мерчисон, упавший в Австралии в 1969 г. В составе этого метеорита было обнаружено 16 аминокислот; из них только 5 относятся к числу тех, которые входят в состав земных организмов [30]. Впоследствии число обнаруженных аминокислот было доведено до 50, и оказалось, что только 8 из них входят в состав белковых молекул. Далее, как показал анализ, в метеорите Мерчисон в одинаковом количестве встречаются и левые, и правые молекулы. Все это указывает на небиологическое (а, значит, внеземное) происхождение аминокислот в метеорите Мерчисон. В нем были найдены также азотистые основания: аденин, гуанин, урацил и другие углеродные соединения. Исследование изотопного состава показало, что отношение изотопов углерода  $^{12}\text{C}$  и  $^{13}\text{C}$  отличается от их отношения в земных организмах, что также свидетельствует о внеземном происхождении углеродных соединений в этом метеорите. Впоследствии аминокислоты были обнаружены также в метеорите Мюррей. Кроме того, в углистых хондритах были найдены жирные кислоты и другие биологически важные молекулы [30].

К моменту, когда дискуссия об органических соединениях в метеоритах завершилась признанием их абиогенного внеземного происхождения, острота проблемы уже спала, ибо органические молекулы были обнаружены в межзвездных газопылевых облаках. К настоящему времени обнаружено около 200 различных межзвездных молекул. Среди них: вода, аммиак, цианистый водород, формальдегид, ацетальдегид, цианополиины, т. е. те молекулы, которые в лабораторных опытах по моделированию предбиологической химической эволюции рассматриваются как предшественники аминокислот, нуклеотидов и углеводов. Наряду со сравнительно простыми соединениями, в межзвездной среде найдены довольно сложные органические соединения (см. напр., [10-12]), такие как полициклические ароматические углеводороды (ПАУ, англоязычная аббревиатура РАН от Polycyclic Aromatic Hydrocarbons).

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ

Существует два различных подхода к проблеме происхождения жизни. Согласно одному из них, жизнь возникла в процессе химической, предбиологической эволюции на первобытной Земле. Согласно другому – она была занесена на Землю из Космоса (гипотеза панспермии). Предбиологическая эволюция не относится к компетенции астрономии. Астрономия может только дать сведения об условиях, в которых она происходила. Такими условиями являются наличие органических соединений и воды. Органические вещества в изобилии имеются в межзвездной среде, они входят в состав комет, а также некоторых типов метеоритов. Ядро массивной кометы, столкнувшись с Землей, может внести на ее поверхность такое количество органической материи, которое по порядку величины сравнимо со всей нынешней земной биомассой. Нужны ли космические источники органики – не ясно, возможно, предбиологическая эволюция может обойтись и без них. Как показали эксперименты (начиная с классических опытов Г. Юри и его аспирантки С.Миллер), органические соединения в первобытной атмосфере Земли могли легко образоваться под действием УФ излучения, ударных волн, радиоактивного распада и других источников энергии. При этом образуются достаточно сложные биологически активные соединения, такие, как аминокислоты, сахара и азотистые основания РНК. Другим источником образования органических соединений могут быть подводные вулканы, на что впервые обратил внимание Л.М. Мухин [13]. Возможно, имеют место оба процесса: земной синтез и обогащение под действием комет.

Что касается воды, полагают, что она также могла быть доставлена на Землю кометами. Согласно Брэдлею и др. [14], источником воды может быть и космическая пыль. Молекулы воды обнаружены на частицах космической пыли. Они образуются под действием солнечного ветра: при его взаимодействии с силикатами, входящими в состав пыли, образуется свободный кислород, который немедленно вступает в реакцию с ионами водорода  $H^+$  солнечного ветра, образуя молекулы воды. В этой работе отмечается, что частицы пыли могут быть источником не только воды, но и органических соединений. И не только в Солнечной системе, но и в других планетных системах.

Синтез органических соединений происходит и в межзвездной среде на поверхности и внутри межзвездных пылинок. Моделирование этого процесса было проведено в экспериментах российско-итальянской группой (Лаборатория радиационной биологии ОИЯИ, Дубна с участием итальянских университетов). Формамид  $NH_2CONH_2$ , подвергался облучению протонами, имитирующему воздействию галактических космических лучей. При этом были получены разнообразные соединения, важные для предбиологической эволюции. Существенно, что при этом в едином процессе, одновременно были

синтезированы соединения, необходимые для осуществления генетических и метаболических циклов. Было также установлено, что вещество метеоритов является активным катализатором этих процессов [15–17]. Следовательно, катализатором являются и космические пылинки, на поверхности которых может происходить синтез органических молекул.

По-видимому, важным этапом в процессе возникновения жизни явилось образование “мира РНК”. Как отметил А.С. Спирин [18], представление о том, что жизнь началась с молекул РНК и их ансамблей, является «почти общепринятым». Молекулы РНК – это уникальные биополимеры, которым свойственны как функции ДНК (кодирование), так и функции белков (катализ). Следовательно, молекулы РНК, по мнению Спирина, могли существовать и самовоспроизводиться на древней Земле *или других космических объектах* до появления клеточных форм жизни. Обнаружение биофоссилий в углистых хондритах, возраст которых практически совпадает с возрастом Земли, как отметил А.Ю. Розанов [19], указывает на то, что, по крайней мере, прокариотная (а возможно и эвкариотная) **жизнь существовала в Солнечной системе еще до образования Земли**. Эта революционная мысль все более входит в сознание исследователей. А значит, мир РНК должен быть еще более древним. Возникает вопрос, как мог образоваться мир РНК в протопланетном диске?

Сценарий такого процесса разработан В.Н. Снытниковым [20]. Согласно его сценарию, химическая эволюция в протопланетном диске приводит к *миру РНК*, но не заканчивается на этом, а продолжается вплоть до образования в диске *допланетной биосферы*, простирающейся от орбиты Юпитера до орбиты Венеры. Окончательное формирование планет, по крайней мере, для Земли заканчивается образованием *«планеты бактерий»*. Представление о том, что простейшая жизнь на Земле появилась сразу после формирования Земли как планеты, находит подтверждение в недавнем обнаружении биогенных органических соединений в породах циркония возрастом в 4.1 млрд. лет [21].

Тем не менее, многие детали образования допланетной биосферы и формирования планеты бактерий совершенно не ясны. Понимание процесса возникновения живой клетки с ее сложной структурой, матричным механизмом копирования и всей сложнейшей биохимией, представляется непосильной задачей для современного состояния науки. Поэтому все больший интерес у специалистов вызывает гипотеза панспермии.

#### ПАНСПЕРМИЯ

Идея о заселении Земли из Космоса возникла в XIX в., после того как Луи Пастер доказал, что в мире микробов, как и среди высших организмов, *любая форма жизни ведет свое происхождение от родительской формы*. Отсюда возникло представление, что жизнь никогда и нигде не возникает, она существует вечно, наподобие материи или энергии. «Зародыши жизни», блуждая



в мировом пространстве, время от времени попадают на подходящую по условиям планету, и там дают начало биологической эволюции (см., напр., [22]). В начале XX века теория переноса жизни была разработана Сванте Аррениусом, ему же принадлежит термин панспермия<sup>1</sup>. В течение длительного времени теория панспермии подвергалась серьезной критике, т. к. считалось, что споры и микроорганизмы должны погибать в межзвездной среде под действием таких факторов, как ультрафиолетовое излучение, жесткая (рентгеновская) радиация и космические лучи. Однако более детальное изучение показало, что споры и микроорганизмы могут сохраняться в центре межзвездных пылинок, не говоря уже о внутренних частях метеоритных тел и комет. Еще более устойчивыми являются вирусы и вириды. Это привело в последней четверти XX в. к возрождению теории панспермии, чему способствовали и трудности, с которыми сталкивается теория происхождения жизни путем химической эволюции.

Важный вклад в теорию панспермии внесли Ф. Хойл и Ч. Викрамасинг. Еще в середине прошлого века, основываясь на наблюдаемых спектрах межзвездной пыли, они выдвинули гипотезу, что межзвездная пыль в значительной мере состоит из бактерий [23]. Подобно тугоплавким ядрам пылинок, бактерии окружаются «шубой» из грязного льда, которая предохраняет их от разрушения. Согласно новым идеям Викрамасинга (*Viva Panspermia!*, 2011 [24]), это не живые бактерии, а их обломки. Викрамасинг считает, что каждая обитаемая планета выбрасывает в межзвездное пространство огромное число микроорганизмов, большинство из которых погибает, и лишь ничтожная доля порядка  $10^{-24}$  достигает подходящих планет и дает начало жизни на них. Большинство же разрушаются, и их обломки входят в состав межзвездной пыли. В противоположность господствующим представлениям о том, что органические соединения в межзвездной среде шаг за шагом воспроизводят этапы, ведущие к жизни – от простейших соединений до более сложных типа полициклических ароматических углеводородов (ПАУ), Викрамасинг считает, что всё обстоит как раз наоборот. Органические соединения в межзвездной среде можно выстроить в ряд от обломков бактерий, вирусов и виридов до соединений типа ПАУ и более простых. Представляется, что, скорее всего, в межзвездной среде протекают оба процесса: синтез органических соединений и распад микроорганизмов, вынесенных за пределы обитаемых планетных систем.

Один из аргументов против панспермии связан так называемыми *следовыми элементами* (Mo, Mn, Si, F, Cu, Zn и др.), которые в ничтожном количестве входят в состав земных организмов. Концентрация их в бактериях,

<sup>1</sup> Е.А. Воробьева предложила использовать для переноса жизни через космическое пространство термин «транспермия», а термин панспермия – для обозначения образования планет (и спутников) из космической пыли и осколков, содержащих «семена» жизни. – Выступление на российско-итальянском Круглом столе, посвященном проблемам астробиологии (*Round Table Italia–Russia @ Dubna «Astrobiology: New Ideas and Research Trends»*), Дубна, ОИЯИ, 10-13 декабря 2011 г.

грибах, растениях и сухопутных животных тесно коррелирует с их концентрацией в морской воде. По мнению ряда ученых (Д.Голдсмит, Т. Оуэн и др.), это указывает на то, что жизнь на нашей планете возникла в земных морях, а не была занесена из Космоса. Проблема следовых элементов снимается, если панспермия происходит на уровне продуктов предбиологической эволюции.

Этот процесс рассматривался А.Д. Пановым [25]. Он исходит из того, что жизнь на Земле возникла практически сразу после ее формирования, и времени на предбиологическую эволюцию было слишком мало. Отсюда он делает вывод (выдвигает гипотезу), что предбиологическая эволюция началась давно и протекала на других планетах земного типа около звезд много старше Солнца, а затем продукты предбиологической эволюции, были перенесены на Землю в процессе панспермии. Основным источником продуктов предбиологической эволюции, согласно Панову, может быть порода, выбиваемая метеоритами с поверхности планеты, на которой протекает предбиологическая эволюция. Перенос таких продуктов осуществляется проще, чем перенос живых бактерий и они менее подвержены действию разрушающих факторов. Панов рассчитал время, в течение которого продукты предбиологической эволюции, за счет панспермии, распространяются на всю Галактику. Оно оказалось порядка 400 млн. лет (два галактических года). Если на некоей планете в результате химической эволюции возникает удачная конкурентоспособная система, то за время порядка 400 млн. лет она распространится на все планетные системы Галактики. И если на какой-то из них начался свой процесс химической эволюции, продукты его будут подавлены занесенной из Космоса более конкурентоспособной системой – своего рода естественный отбор на уровне продуктов предбиологической эволюции. Эта модель приводит к увеличению на много порядков вероятности происхождения жизни по сравнению с моделью предбиологической эволюции на любой изолированной планете. Более того, в этой модели жизнь возникает *практически одновременно* на всех планетах, где созрели подходящие условия, и она возникает *на одной молекулярной основе, с единым генетическим кодом и с одной хиральностью*.

Н.Г. Бочкарев [26] рассмотрел процессы миграции молекул и пыли во Вселенной и пришел к выводу, что за время существования звезд и галактик обмен значительным количеством вещества охватывает объем радиусом около 100 млн. световых лет, в котором находится  $10^{15}$ – $10^{16}$  планет. Это, видимо, верхний предел размера области, в которой могла успеть произойти панспермия, т. е. занос жизни, возникшей на одной из экзопланет или экзопланетных систем, на Землю или в Солнечную систему.

Теория панспермии не решает проблему происхождения жизни, а лишь переносит ее с Земли на другие планеты. Как возникла жизнь на этих планетах, остается за рамками теории. В XIX в. такой вопрос не возникал, ибо тогда считалось, что Вселенная является вечной и неизменной. Отдельные миры в

ней могут образовываться и разрушаться, но сама Вселенная остается неизменной. Поэтому в ней вечно (на тех или иных мирах) может существовать жизнь, откуда она и переносится на другие планеты. Исходя из современных представлений об эволюции горячей Вселенной и ее возникновении из сингулярного состояния, жизнь (по крайней мере, в ее молекулярной форме) не могла существовать в ранней Вселенной. Следовательно, если даже теория панспермии может объяснить происхождение жизни на той или иной планете (например, на Земле), она оставляет открытым вопрос о том, как же первоначально возникла жизнь во Вселенной – на каких-то первомирах, откуда она начала потом свое распространение. Сторонники теории панспермии говорят, что *где-то* во Вселенной жизнь *могла* возникнуть из неживой материи. Маловероятно, что это произошло именно на Земле, но на одной из миллиардов планет такой процесс мог бы иметь место.

По существу, речь идет о *случайном* происхождении некоей потенциально жизнеспособной формы где-то во Вселенной. Простые расчеты показывают, что она ничтожно мала. Причем ничтожно мала не только в масштабах Земли, но и в масштабах всей видимой Вселенной за все время ее существования. Согласно В.А. Мазуру [27], такой процесс мог реализоваться в домене, образовавшемся в процессе инфляционного расширения Вселенной, размер которого на много порядков превосходит размер видимой Вселенной. Вероятность того, что в видимой части Вселенной возникла еще одна первичная макромолекула, практически равна нулю. И если это произошло на Земле, то она является единственной планетой в пределах горизонта Вселенной, где возможно возникновение жизни. Это ограничение может быть преодолено, если включится механизм панспермии – перенос возникшей жизнеспособной формы на другие планеты, как это было рассмотрено Пановым [25]. Однако здесь вновь возникает вопрос, почему процесс возникновения первичной макромолекулы реализовался в той части домена, из которой образовалась наша Вселенная. Это, конечно, спекулятивные рассуждения, но их надо иметь в виду.

#### О НЕКОТОРЫХ НЕДОСТАТОЧНО ПРОРАБОТАННЫХ АСТРОНОМИЧЕСКИХ ВОПРОСАХ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ПОДДЕРЖАНИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Краткое описание некоторых из недостаточно проработанных астрономических проблем, связанных с условиями зарождения и развития жизни на нашей планете, сделано недавно одним из авторов [7].

Важнейшей из таких проблем является недостаточная изученность вопросов, связанных со строением и эволюцией околозвездных протопланетных дисков, прежде всего, на стадии зарождения планетезималей. Особое значение эта проблема приобретает в связи с появившимися недавно указаниями на то, что интенсивный абиогенный синтез пребиотического вещества мог проходить там в грандиозных масштабах. Для понимания процессов, определивших воз-

никновение жизни на Земле, необходимо разработать детальные модели физической и химической эволюции протопланетных дисков учитывающие все основные определяющие их факторы. Кроме того, не ясны астрофизические условия, которые могут приводить к нарушению рацемического равновесия.

Не выяснены многие вопросы влияния космических лучей на планетные атмосферы, например, причины корреляции потока космических лучей и температуры на Земле на шкале времени сотни миллионов лет. Для поддержания и развития жизни на Земле необходима защита от радиационной опасности, прежде всего, от космических лучей. Недостаточно проработанным вопросом является влияние окружающей Солнечную систему среды на параметры гелиосферы и ослабление потока галактических КЛ низких энергий, проникающих в Солнечную систему. Параметры межзвездной среды, определяющие размеры и форму гелиосферы, а также условия проникновения КЛ в Солнечную систему, сильно различаются в разных участках траектории движения Солнца в Галактике. Бурное звездообразование, вызванное, например, поглощением (мерджингом) соседней галактики, усиливает генерацию КЛ и изменяет параметры межзвездной среды. В результате изменяется облучение космическими лучами поверхности Земли. Поэтому надо принимать во внимание возможное влияние эволюции Галактики на биосферу.

Подводя итог сказанному об астрономических обстоятельствах происхождения жизни, можно сделать следующие выводы. Идея случайного происхождения жизни на Земле (вероятностное чудо!) не имеет оснований и должна быть оставлена. В противоборстве идей панспермии и химической эволюции ни у той, ни у другой нет решающего перевеса. В плане предбиологической эволюции очень важной является концепция возникновения «мира РНК». Но механизм образования первой молекулы РНК и дальнейшие шаги к клеточным структурам пока не ясны. Представляется, что чаша весов склоняется в пользу космического происхождения жизни – по крайней мере, если говорить о происхождении жизни на Земле. Возможно, панспермия осуществляется на уровне продуктов предбиологической эволюции, которая начинается на одной из планет или в одном из протопланетных дисков нашей Галактики (либо какой-нибудь другой галактики) и завершается на других планетах. В целом, проблема происхождения жизни еще очень далека от решения.

#### ВОЗМОЖНЫЕ ФОРМЫ ЖИЗНИ

Существующую на Земле и единственно известную нам форму жизни называют *водно-углеродной*, имея в виду углерод как основной химический элемент, участвующий в построении живых систем, и воду как растворитель органических соединений, ту среду, в которой протекают биохимические процессы. Имея в виду основные вещества, играющие главную роль в процессах жизнедеятельности, ее называют также *белково-нуклеиновой* жизнью. С по-

зиций астробиологии, возникает вопрос – является ли эта форма единственно возможной? Или во Вселенной, в условиях, отличающихся от земных, могут реализоваться иные формы жизни? Этот вопрос имеет, по меньшей мере, две стороны: физические основы и химические формы жизни.

Жизнь на Земле построена на *молекулярной основе*. Обсудим, прежде всего, формы молекулярной жизни. Химия внеземной молекулярной жизни может отличаться от земной. Если иметь в виду жизнь на углеродной основе, то для построения внеземных белков, вообще говоря, могут использоваться другие аминокислоты, отличные от тех, которые входят в состав земных организмов. Генетические системы внеземной жизни, как указывают специалисты, также не обязательно должны быть химически идентичны нашим, но в таком случае там должны быть молекулы, выполняющие аналогичные функции.

Земная жизнь в качестве растворителя использует воду. Это определяет температурный диапазон, в котором могут активно функционировать земные организмы: примерно от 0 до 100 °С. Надо отметить, что в последнее время на Земле были обнаружены организмы, выживающие за пределами температурного диапазона 0–100 °С. Вода, несомненно, является уникальным веществом. Она не только хорошо растворяет органические вещества, но и обладает другими ценными для жизни свойствами. Высокая теплоемкость и высокая теплота парообразования позволяют сглаживать резкие колебания внешней температуры, а также регулировать внутреннюю температуру организма путем отвода тепла, выделяемого внутри клетки. Высокое поверхностное натяжение воды способствует концентрации твердых веществ вблизи клеточной мембраны.

Но вода не является единственно возможным растворителем. Хорошо растворяет органические вещества также аммиак. По составу органические соединения, растворимые в аммиаке, отличаются от привычных нам «водно-углеродных». Чтобы установить соответствие между ними, надо заменить в обычных органических соединениях кислород на аминную группу NH, а гидроксил OH заменить на NH<sub>2</sub>. Если такие аммиачные организмы существуют, то процессы метаболизма в них отличаются от метаболизма земной жизни. При нормальном давлении аммиак сохраняется в жидком состоянии при температуре от –70 °С до –33 °С. Следовательно, аммиачная жизнь может существовать только при очень низкой температуре. В Солнечной системе подобные условия могут иметь место в атмосферах планет-гигантов, где имеется и достаточное количество аммиака. Кроме аммиака и воды в качестве возможных растворителей рассматриваются метиловый спирт, фтористоводородная кислота (HF) и цианистый водород. Считается, что использование их в качестве растворителя маловероятно, но нельзя полностью исключить такую возможность. При атмосферном давлении метиловый спирт сохраняется в жидкой фазе при весьма широком диапазоне температур от –94 °С до +65 °С, что соответственно расширяет возможности «метилово-углеродной» жизни.

В рамках углеродной жизни можно встретиться с совершенно необычными формами. На одну такую возможность, связанную со сверхпроводимостью, указал В.Л. Гинзбург [28].

Можно расширить диапазон существования внеземной жизни за счет перехода к неуглеродным формам. Неоднократно обсуждалась возможность существования жизни на кремниевой основе. Кремневые полимеры могут быть созданы на основе кремний-кислородных связей. Такие полимеры (силоксаны) стабильны и могли бы послужить основой “кремнийорганической” жизни. В условиях относительно низких температур, которые господствуют на поверхности планет, кремнийорганическая жизнь не может возникнуть. Однако при высокой температуре, больше 1000 К, простейшие кремнийорганические соединения, такие как силан, все же образуются. Наряду с другими кремний-водородными соединениями они могут стать исходным материалом для образования более сложных кремнийорганических молекул. Следовательно, жизнь на основе кремния, если она, вообще, возможна (а большинство специалистов относится к этому скептически), может возникнуть только в условиях высоких температур, которые имеют место в атмосферах звезд или в недрах планет. В.Н. Снытников высказал предположение, что условия, существующие на поверхности Венеры, могут подходить для жизни на основе азотных соединений [29].

Обсуждаются и такие «непривычные» места, где могли бы формироваться сложные молекулы и, возможно, зародиться жизнь, как атмосферы остывших белых карликов и нейтронных звезд. Это, конечно, спекулятивные рассуждения. К той же категории относятся и примеры рассмотрения немолекулярных форм жизни. Фред Хойл в научно-фантастическом романе «Черное Облако» рассмотрел смешанный тип жизни, в котором используются как химические, так и электромагнитные процессы. И те и другие основаны на электромагнитном взаимодействии. Более радикальные отличия связаны с переходом к типам жизни, основанным на других видах физических взаимодействий.

Идея о возможности существования жизни на уровне элементарных частиц была высказана Дж. Коккони. Ф. Дрейк указал, что подходящим местом для формирования такой жизни могут служить внешние слои нейтронной звезды (см. [30]). В 1975 г. французский астрофизик Ж. Шнейдер [31] проанализировал возможность «ядерной жизни» на нейтронных звездах. При взаимодействиях элементарных частиц на поверхности нейтронных звезд могут возникать ядра, насчитывающие десятки тысяч элементарных частиц, которые по сложности можно рассматривать как аналоги живой клетки или, по крайней мере, аналоги макромолекул, лежащих в основании химической жизни. Временной масштаб ядерной жизни совершенно несоизмерим с нашим временным масштабом. В основе земной жизни лежат химические реакции, характерная длительность связанных с ними жизненных процессов составляет  $\sim 10^{-3}$  с [30]. Характерное время для процессов “ядерной жизни”  $\sim 10^{-21}$  с.

В качестве физической основы жизни рассматривается также темная материя. Изучение кинематики расширения нашей Вселенной показало, что наряду с веществом доступным для наблюдений современными средствами (так называемым барионным веществом) существует темная материя, масса которой в несколько раз превосходит массу обычного (барионного) вещества. Десятилетия экспериментального поиска невидимых частиц *только одного вида* не дали результата. Согласно Б. Добреску и Д. Линкольну [32], темная материя может быть сложно структурированной и содержать множество различных частиц. В том числе темная материя может, как повторять весь набор элементарных частиц, существующих в видимом нами мире (в случае, так называемого, зеркального мира темной материи, см. например, Хлопов и др., 1991 [33]), так и не повторять его (несимметричный мир). В зависимости от масс и зарядов темных фермионов они могут комбинироваться, создавая темные атомы (Каплан и др., 2010 [34]) со своими собственными химическими законами и темные молекулы. Открываются возможности создания и более сложных структур. Таким образом, не исключено, что может существовать жизнь, носителем которой является темная материя.

При всей необычности подобных представлений, надо признать, что они не противоречат существующим научным данным. Мы думаем, эти примеры приучают нас к мысли, что в Космосе можно встретиться с самыми экзотическими формами жизни.

#### ЖИЗНЬ НА ПЛАНЕТАХ И В ДРУГИХ СРЕДАХ

Наиболее подходящими объектами внеземной жизни считаются планеты. В Солнечной системе единственной обитаемой планетой считается Земля. О существовании жизни на других планетах пока данных нет, но этот вопрос активно обсуждается.

Условия на поверхности Венеры весьма неблагоприятны для известной нам формы жизни. Однако на высоте 55 км над ее поверхностью давление составляет 800 миллибар, а температура 27 °С. Основными препятствиями для существования там жизни являются очень низкая влажность и испарения серной кислоты из облаков. Тем не менее, некоторые исследователи полагают, что определенные виды земных организмов могли бы существовать в этих условиях. Тем более допустимо предположить, что на Венере мог бы развиваться иной тип жизни (например, углеродной, но с использованием других растворителей). Выше уже было упомянуто предположение Снытникова о возможности существования на поверхности Венеры жизни на основе азотистых соединений.

Более благоприятны, хотя и достаточно суровы, условия жизни на Марсе. Основным препятствием для существования жизни на Марсе считалось отсутствие жидкой воды. С обнаружением воды этот аргумент отпадает. В прошлом давление на Марсе могло быть выше, и климат был более мягким. В

таких условиях там могла возникнуть жизнь типа земной. Затем условия изменились, и сейчас они неблагоприятны для земной жизни. Для проверки этих представлений очень важно провести поиск ископаемых микроорганизмов в древнейших осадочных породах Марса, особенно на береговых откосах и дне высохших марсианских рек. Косвенные данные о наличии ископаемых микроорганизмов на Марсе были получены на основе исследования марсианских метеоритов, найденных в Антарктиде.

Условия на планетах-гигантах, в силу их удаленности от Солнца, в целом, являются достаточно суровыми. Однако и там могут быть места благоприятные для жизни. В атмосфере Юпитера, как и на Венере, существует промежуточный слой, где температура составляет 27 °С, а давление всего в несколько раз превышает атмосферное давление у поверхности Земли. Как раз в этой области происходит конденсация водяного пара, таким образом, возникают условия для появления водно-углеродной жизни. Выше в атмосфере место водяного пара занимает аммиак. Следовательно, на Юпитере могли бы возникнуть и существовать две формы жизни: водно-углеродная и «аммиачная». На Сатурне температура ниже, облака более холодные и также как на Юпитере, состоят в основном из аммиака, покрывающего нижнюю, более теплую, атмосферу. Подобно Юпитеру, Сатурн также имеет внутренний источник энергии. Внешние слои Урана и Нептуна еще более холодны, аммиак находится там в замерзшем состоянии. Но и на этих планетах существуют области атмосферы, где температура поднимается выше 0 °С. То есть, и там имеются области с относительно благоприятными условиями, где, возможно, могли бы зародиться какие-то формы жизни (см., напр., Бочкарев 1988 [35]).

Обсуждается возможность существования жизни на спутниках планет-гигантов – Титане (спутник Сатурна), Европе и Энцеладе (спутники Юпитера). Титан обладает плотной атмосферой, состоящей преимущественно из азота, как и на Земле. Фотохимический смог на Титане состоит из органических соединений. В его состав входят: метан, этан, пропан, ацетилен, метилацетилен и цианистый водород. Смог постепенно оседает на поверхность, в резервуары жидкого метана, где могут накапливаться органические молекулы.

На Европе обнаружена слабая кислородная атмосфера. Предполагается, что под поверхностью Европы, на глубине 100 км, имеется океан жидкой воды. Возможно, в нем обитают какие-то формы жизни, вырабатывающие кислород, который через трещины в ледяной поверхности поступает в атмосферу. Хотя кислород может образоваться и в процессе фотоллиза. Подледный океан обнаружен также на Энцеладе, причем вода в нем соленая и по составу близка к земным океанам. Вероятно, жидкая вода могла также существовать на ранних этапах эволюции Солнечной системы во внутренних частях многих астероидов (Бусарев [36]). Подледные водоемы на Европе, Энцеладе и астероидах могли служить потенциальными резервуарами для пребиоти-



ческой химии, что представляет значительный интерес для астробиологии. В определенной мере эти водоемы аналогичны подледниковым антарктическим озерам («Восток» и др.). Последние могут служить полигоном для будущих исследований подобных резервуаров на спутников планет и астероидах.

Обнаружение экзопланет открывает новые возможности исследования внеземной жизни. По мнению Ф. Дайсона, помимо планет, в качестве объектов существования жизни необходимо рассматривать также кометы.

Серьезно обсуждается вопрос о существовании жизни в межзвездной среде. Мы уже упоминали о гипотезе Ф. Хойла и Ч. Викрамасинга, согласно которой межзвездная пыль в значительной мере может состоять из бактерий или продуктов их дезинтеграции. Ф. Дайсон допускает более радикальное предположение – о существовании в межзвездной среде сложных форм жизни, вплоть до мыслящих существ [37]. Чтобы адаптироваться к жизни в космическом пространстве, живые организмы должны приспособиться к существованию в условиях нулевой гравитации, нулевой температуры и нулевого давления. Дайсон считает, что это вполне возможно. Он исходит из представления о том, что сущность жизни связана с организацией, а не с субстанцией. Главная теорема космической экологии Дайсона гласит, что скорость метаболизма в живом организме и, следовательно, расход энергии изменяется пропорционально квадрату температуры окружающей среды. Отсюда следует, что более холодная среда благоприятнее для жизни, чем горячая. Это связано с тем, что жизнь, в конечном итоге, есть упорядоченная форма вещества, а низкая температура способствует упорядоченности.

Из приведенного обсуждения следует, что природа и формы внеземной жизни, как и среда ее обитания, могут быть весьма разнообразны. Однако окончательное решение может быть получено только на основе наблюдений и экспериментов.

#### РАЗУМНАЯ ЖИЗНЬ В КОСМОСЕ. ПОИСКИ ВНЕЗЕМНЫХ ЦИВИЛИЗАЦИЙ

В XIX в. многие думали, что разумная жизнь существует на планетах Солнечной системы, прежде всего, на Марсе. В XX в. наука пришла к выводу, что разумной жизни на них нет. И, если она существует где-нибудь в Галактике, то искать ее надо в других планетных системах, около других звезд. Это откладывало перспективы контакта с разумными обитателями иных миров на неопределенно далекое время. Однако уже к середине XX в. выяснилось, что радиотехнические средства, необычайно развившиеся в годы второй мировой войны, позволяют обнаружить радиосигналы внеземных цивилизаций на межзвездных расстояниях [2]. Это создало ситуацию, при которой можно было начинать исследования и опыты по обнаружению радиосигналов внеземных цивилизаций. Первые эксперименты по поиску сигналов были проведены в США и СССР, позднее к ним присоединились другие страны. Полувековые

поиски пока не привели к положительным результатам, проблема оказалась более сложной и глубокой, чем могло показаться с первого взгляда. Мы не будем касаться здесь этой проблемы, поскольку она далека от традиционных направлений астробиологии. Достаточно полный обзор проблемы можно найти в монографии одного из авторов [38].

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Астробиология представляет собой междисциплинарное направление, в котором пересекаются знания в области астрофизики, космогонии, геологии, геофизики и геохимии, биогеохимии, молекулярной биологии, биологической эволюции и др. Астрономическая картина мира определяет условия, в которых разворачивается драма жизни во Вселенной. Астрономия дает конкретные сведения о планетах Солнечной системы, их спутниках, кометах, метеоритах, межпланетной и межзвездной среде. Важное значение для астробиологии имеют данные об экзопланетах, об органических соединениях в космических объектах. Представляют интерес теории звездной и планетной космогонии. Некоторые астрономические аспекты астробиологии носят пока умозраительный характер, но они могут быть востребованы в будущем.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Л.М. Герасименко, Е.А. Жегалло, С.И. Жмур и др. Бактериальная палеонтология и исследование углистых хондритов // Палеонтол. журн. 1999. № 4. С. 103–125.
2. Cocconi G., Morrison P. Searching for Interstellar Communication // Nature. 1959. V. 184. P. 844–846.
3. Розенталь И.Л. Элементарные частицы и структура Вселенной. М.: Наука. 1984. 112 с.
4. Дженкинс А., Перес Г. В поисках жизни в мультивселенной // В мире науки. 2010. № 3. С. 14–23.
5. Рубаков В.А. Темная энергия во Вселенной // Бюл. В защиту науки. 2010. № 7. М.: Наука. С. 154–172.
6. Lovelock J.E., Margulis L. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis. Tellus. Ser. A (Stockholm: Intern. meteorol. inst.). 1974. V. 26. Issue 1–2. P. 2–10.
7. Бочкарев Н.Г. Некоторые не достаточно проработанные астрономические вопросы происхождения и эволюции жизни // Современные направления в радиобиологии и астробиологии. Молекулярные, генетические, клеточные и тканевые эффекты / Дубна: ОИЯИ, 2016. С.000-000.
8. Mayor M., Queloz D. 51 Pegasi. Central Bureau for Astronomical Telegrams. Circular No. 6251. 1995.
9. Фесенков В.Г. Жизнь во Вселенной. М.: Знание. 1964.
10. Бочкарев Н.Г. Диагностика разреженной плазмы астрономических объектов // Энциклопедия низкотемпературной плазмы. 2006. Сер. Б. Справочные приложения, базы и банки данных. Т. V-1. Диагностика низкотемпературной плазмы. Ч. I. М.: Янус-К. С. 239–323.
11. Бочкарев Н.Г. Молекулы и их миграция во Вселенной // Проблемы происхождения жизни / М.: ПИН РАН. 2009. С. 102–119.
12. Бочкарев Н.Г. Основы физики межзвездной среды. 2010. М.: УРСС. Либроком. 352 с.
13. Mukhin L.M. Communication with Extraterrestrial Intelligence (CETI) // Ed. C. Sagan / MIT press. 1973. P. 58–60.
14. Bradley J.P., Ishii H.A., Gillis-Davis J.J. et al. Detection of solar wind-produced water in irradiated rims on silicate minerals – PNAS. 2014. V. 111. Issue 5. P. 1732–1735.

15. *Саладино Р., Ботта Д., Ди Мауро Э.* и др. Образование пребиотических соединений формамида при облучении ускоренными частицами высоких энергий // *Новости ОИЯИ*. 2013. [http://www.1.jinr.ru/News\\_4\\_2013](http://www.1.jinr.ru/News_4_2013)
16. *Saladino R., Botta G., Pino S., Di Mauro E.* Genetics first or metabolism first? The formamide clue // *Chemic. soc. rev.* 2012. V. 41. P. 5526–5565.
17. *Di Mauro E.* Origin of life made closer at Dubna accelerators // *Современные направления в радиобиологии и астробиологии. Молекулярные, генетические, клеточные и тканевые эффекты* // Дубна: ОИЯИ. 2016. С.000-000.
18. *Спирин А.С.* Древний мир РНК // *Проблемы происхождения жизни* / М.: ПИН РАН. 2009. С. 43–59.
19. *Розанов А.Ю.* Псевдоморфозы по микробам в метеоритах // *Проблемы происхождения жизни* / М.: ПИН РАН. 2009. С. 158–165.
20. *Снытников В.Н.* Астрокатализ – абиогенный синтез и химическая эволюция на догеологических этапах формирования Земли // *Проблемы происхождения жизни* / М.: ПИН РАН. 2009. С. 79–101.
21. *Bell E.A., Boehnke P., Harrison T.M., Mao W.L.* Potentially biogenic carbon preserved in a 4.1 billion-year-old zircon // *PNAS*. 2015. V. 112. Issue 47. P. 14518–14521.
22. *Гиндилис Л.М.* Обзор представлений о происхождении жизни: от античности до наших дней // *Космические факторы эволюции биосферы и геосферы* / Ред. В.Н. Обридко. СПб, Изд. ВВМ. 2014. С. 39–49.
23. *Hoyle F., Wickramasinghe C.* On the nature interstellar grains // *Astrophys. space sci.* 1979. V. 66. P. 77–90.
24. *Wickramasinghe C.* Viva panspermia! // *Observatory*. 2011. V. 131. P. 130–134.
25. *Панов А.Д.* Шкала времени предбиологической эволюции и гипотеза самосогласованного галактического происхождения жизни. Универсальная эволюция и проблема поиска внеземного разума. М.: URSS. Изд. ЛКИ. 2008. С. 41–54.
26. *Бочкарев Н.Г.* Миграция молекул и пыли во Вселенной. Пределы панспермии // *Космические факторы эволюции биосферы и геосферы* / Ред. В.Н. Обридко. СПб, Изд. ВВМ. 2014. С. 39–49.
27. *Мазур В.А.* Инфляционная космология и гипотеза случайного самозарождения жизни // *ДАН*. 2010. Т. 431. № 2. С. 183–187.
28. *Гинзбург В.Л.* Проблема СЕТИ (связь с внеземными цивилизациями). М.: Мир. 1975. С. 173–178.
29. *Снытников В.Н.* Допланетные этапы возникновения жизни в Солнечной Системе. Азотная жизнь на Венере и ее хроматографическое детектирование / *Программа семинара по астробиологии «Методы и приборы обнаружения признаков внеземной жизни»*. 10 февраля 2016. М.: ИКИ РАН.
30. *Голдсмит Д., Оуэн Т.* Какие формы может принимать жизнь // *Поиски жизни во Вселенной* / Ред. М.Я. Маров. М.: Мир. 1983.
31. *Schneider J.* Can life exist inside neutron stars? // *Observatoire de Meudon (France), July 10, 1975.* <http://libgallery.cshl.edu/items/show/74108> Collection SB: Sydney Brenner Collection (1927-2010) Series SB/2: Writings (1947-2010). Identifier SB/2/3/189
32. *Добреску Б., Линкольн Д.* Нераскрытые тайны скрытого космоса // *В мире науки*. 2015. № 12. С. 78–87.
33. *Хлопов М.Ю., Бескин Г.М., Бочкарев Н.Г.* и др. Наблюдательная физика зеркального мира // *Астрон. журн*. 1991. Т. 68. С. 42–57.
34. *Kaplan D.E.* et al. Atomic dark matter // *J. cosmol. astropart. phys.* 2010. No. 5. Art. № 021.
35. *Bochkarev N.G.* Is Uranus the most promising planet for SETI? // *Bioastronomy. The next steps.* Proc. IAU coll. 99 / Ed. G. Marx. Dordrecht: Kluwer acad. publ. (Astrophys. space science library. V. 144). 1988. P. 29.
36. *Бусарев В.В.* Каменно-ледяные тела как возможные инкубаторы первичной жизни // *Космические факторы эволюции биосферы и геосферы* / Ред. В.Н. Обридко. СПб. Изд. ВВМ. 2014. С. 32–38.
37. *Dyson F.* Time without end: physics and biology in an open universe // *Rev. mod. phys.* 1979. V. 51. P. 447–460.
38. *Гиндилис Л.М.* SETI: Поиск Внеземного Разума. М.: Физматлит. 2004. 648 с.

УДК 564.711

## ТРОФИЧЕСКОЕ СТРУКТУРИРОВАНИЕ КОЛОНИЙ ПОСТПАЛЕОЗОЙСКИХ МШАНОК КЛАССА STENO LAEMATA

**Л.А.Вискова**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
l\_viskova@mail.ru*

Рассмотрены некоторые особенности строения и функций лофофора – пищедобывающего аппарата автозооидов современных морских мшанок. Проанализированы особенности расположения апертур автозооидов на поверхности колоний постпалеозойских мшанок класса *Stenolaemata*. На основе характера их расположения и особенностей поведенческих реакций лофофора при питании выделены три типа трофического структурирования колоний этих мшанок – индивидуальный, групповой и комбинированный, каждый из них связан с активной фильтрацией пищевых частиц из водных потоков.

«Мшанки – одни из самых  
высокоорганизованных беспозвоночных».

*А.Ю. Розанов (1986)*

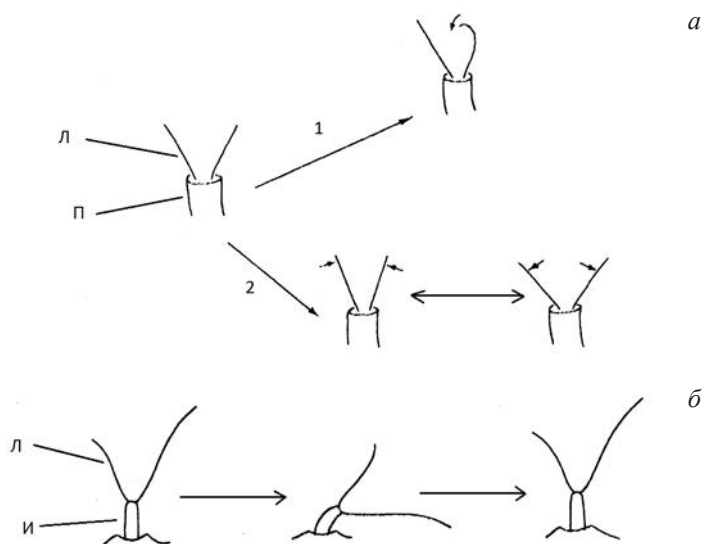
Мшанки класса *Stenolaemata*, отличаясь в целом определенной консервативностью колониальной организации, разными ветвями существуют с ордовика по настоящее время. Они были очень широко представлены в морях палеозоя, в конце которого почти полностью вымерли (Морозова, Вискова, 1977; Вискова, Морозова, 1993; Афанасьева и др., 1998). Пережив небольшим числом родов пермско-триасовый кризис, эти мшанки испытали первую обширную радиацию в средней юре, в которой оказались представленными уже тремя отрядами (согласно системе Висковой, 1992) – *Tubuliporida* (ордовик – ныне), *Seriporida* (триас – ныне) и *Meliceritida* (средняя юра – палеоцен). Особенно обильными и разнообразными *Stenolaemata* были в морских бассейнах меловой эпохи (Вискова, 1992, 1995, 2006; Taylor, Larwood, 1988 и др.). Мел-

палеогеновый кризис привел их к значительному эволюционному упадку, но, несмотря на редукцию, они продолжают существовать в современных морях. Среди рецентных Stenolaemata встречаются мшанки родов, которые возникли в разные века юрской или меловой эпох и представляют собой богатый материал для их разностороннего исследования. Особый интерес вызывают разнообразные морфологические адаптации, связанные с особенностями их питания, а также коррелятивные связи между морфологией скелетных и мягких частей, участвующих в процессах питания.

Известно, что морские мшанки являются колониальными бентосными организмами-фильтраторами. В колонии, сформированной мономорфными или полиморфными зооидами, функцию питания выполняют только автозооиды путем активной фильтрации из токов воды пищевых частиц (фитопланктон, наннопланктон, бактерии, детрит). И только автозооиды снабжены специальным пищедобывающим аппаратом, или аппаратом фильтрации – лофофором. Устройство и функционирование лофофора, а также коррелятивные связи между параметрами лофофора и скелетными элементами автозооида (автозооций у ископаемых мшанок) освещались в работах многих исследователей (Borg, 1926; Farmer, 1977; Winston, 1977–1979; Dick, 1984; McKinney, 1988, 1990 1993; Shunatova, Ostrovsky, 2001, 2002; Шунатова, 2002 и др.). Автором настоящей статьи строение и функции зооидов современных морских мшанок изучались в разное время на биологических станциях Московского и Казанского университетов на Белом море (соответственно Кандалакшский залив и Чупинская губа), Мурманского морского биологического института в Дальних Зеленцах (Баренцево море), в Институте океанологии АН Кубы (Мексиканский залив и Карибское море).

**Лофофор и его деятельность.** Пищедобывающий аппарат морских мшанок представлен лофофором, или короной щупалец, основания которых окружают ротовое отверстие полипида. Трубчатый автозооид мшанок Stenolaemata имеет 8–16 щупалец (Клюге, 1962; Winston, 1978; Shunatova, Ostrovsky, 2001) или 6–17 (Taylor, Weedon, 2000), коробочковидный автозооид мшанок класса Eurystomata – 34–35 (McKinney, 1990). Каждое щупальце Stenolaemata несет четыре продольных ряда ресничек: два латеральных и два латеро-фронтальных, а у Eurystomata каждое щупальце имеет еще и пятый продольный ряд ресничек – фронтальный (Шунатова, 2002). У основного большинства Stenolaemata известковый цистид (зооций у ископаемых мшанок) автозооидов завершается более или менее высоким известковым трубчатым перистомом, через апертуру которого выступают щупальцы.

У современных Stenolaemata щупальцы, как правило, выступают из апертуры перистома не на всю свою длину и формируют неширокую воронку (рис. 1,а). Ее периодические расширения и сокращения, а также отдельные движения щупалец создают направленные токи воды в сторону ротового от-



**Рис. 1.** Схема положения лофофора во время питания: *а* – у мшанок *Stenolaemata*; *б* – у мшанок *Eurystomata* (по Shunatova, Ostrovsky, 2001, с изменениями); условные обозначения: и – интроверт, л – лофофор (корона щупалец), п – перистом; 1 – при смахивании пищевых частиц, 2 – сокращение и расширение воронки лофофора.

верстия и обратно. Однако трубка перистома ограничивает как полное раскрытие венчика щупалец, так и поведение щупалец над поверхностью колонии при захвате, удержании и просеивании частичек пищи (Shunatova, Ostrovsky, 2001). Наблюдается только слабый изгиб отдельных щупалец внутрь воронки. У мшанок *Eurystomata* разнообразие используемых реакций при добыче пищи значительно больше, чем у *Stenolaemata*. У них перистом отсутствует, а интроверт (ножка лофофора) полностью выступает над поверхностью колонии и изгибается во все стороны, также во всех направлениях изгибаются и щупальцы (рис. 1, *б*). Таким образом, небольшое количество поведенческих реакций и их однообразие при питании у мшанок *Stenolaemata* объясняется отмеченной выше связью между жестким (известковым) перистомом и мягкой частью автозооида – лофофором. Здесь уместно вспомнить замечание Дж. Фармера (Farmer, 1977) о том, что функция перистома состоит в регулировании положения лофофора над поверхностью колонии во время питания. При этом высота и наклон, а также диаметр перистома у различных мшанок более или менее заметно варьируют. У ископаемых *Stenolaemata* перистомы автозоооциев часто короткие, поскольку, к сожалению, не всегда сохраняются полностью, очевидно, из-за необычной, как и у современных мшанок, хрупкости их тонких известковых стенок. Если диаметр перистома определяется всегда (он обычно равен диаметру апертуры), то высота и наклон его устанавливаются только на отдельных хорошо сохранившихся участках колонии.

В целом на характер поведенческих реакций морских мшанок влияют и другие особенности: размер полипидов, длина интроверта, длина и толщина щупалец, диаметр венчика щупалец, плотность упаковки автозооидов (расстояния между венчиками щупалец). Особенно интересным представляется тот факт, что у *Eurystomata*, как отмечает Н.Н. Шунатова (2002), основную роль при добыче пищи играют разнообразные движения щупалец, тогда как у *Stenolaemata* в процессе питания большую роль, чем движения щупалец, играет активная работа их цилиатуры. Более того, определенное соотношение толщины их щупалец и длины ресничек приводит к образованию достаточно совершенного фильтра, через который поступают пищевые частицы. В связи с этим можно предположить, что именно эти факторы (активная работа ресничек и мощный фильтр) были в числе основных причин, которые способствовали процветанию *Stenolaemata* (несмотря на определенную бедность поведенческих реакций) до самого конца позднего мела. (В морях позднего мела уже достаточно многочисленными были мшанки *Eurystomata* с более высокой колониальной организацией, благодаря которой произошла их обширная диверсификация уже после мел-палеогенового кризиса, приведшего в упадок *Stenolaemata*). Кроме того, успешное развитие *Stenolaemata* в меловую эпоху, очевидно, было связано и с тем, что среди них находилась очень своеобразная группа мшанок, принадлежащих к отряду *Melicerititida*. Воронковидный трубчатый автозооид у этих мшанок был лишен перистома, а полукруглая апертура закрывалась известковым оперкулумом (Вискова, 1992, 2011, 2016; Taylor, 1994). Это позволяет предполагать, что при добыче пищи у *Melicerititida* могли быть разнообразные поведенческие реакции как за счет работы интроверта, по-видимому, полностью выступавшего над поверхностью колонии и изгибавшегося во все стороны, так и за счет свободно- и разностороннего движения щупалец.

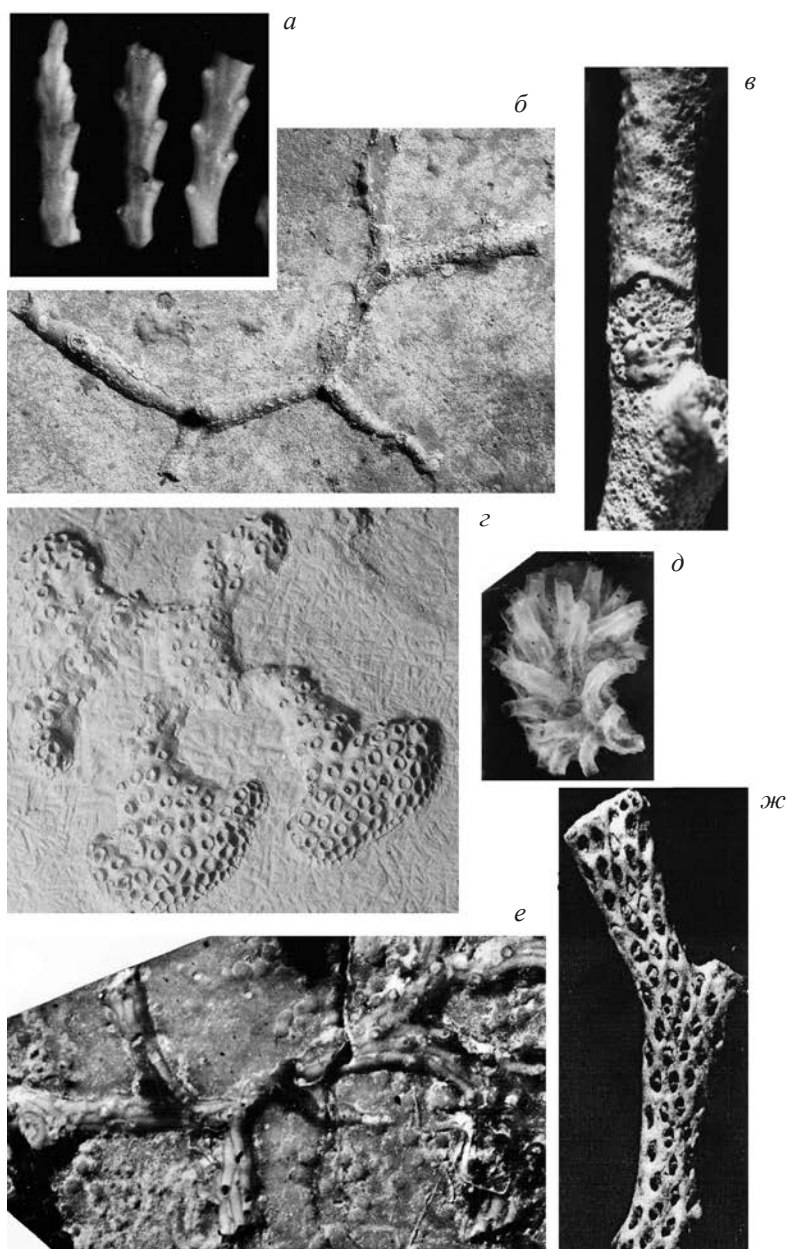
В целом в поведении современных морских мшанок были выделены две группы реакций – индивидуальные и коллективные, связанные с деятельностью лофофора (Shunatova, Ostrovsky, 2001, 2002). Индивидуальные поведенческие реакции свойственны отдельным автозооидам, и проявляются они в движении щупалец, работе ресничек или в действиях полипида в целом (Dick, 1984; Шунатова, 2002). Кроме питания, эта деятельность может включать отторжение несъедобных частиц (в том числе фекальные пеллеты), отвод отфильтрованных вод, выход гамет и личинок, очистку колонии. Коллективные поведенческие реакции – это совместная деятельность лофофоров нескольких соседних автозооидов или всех автозооидов колонии. Коллективная работа приводит к интенсификации процессов питания и удалению избытка пищевых частиц, к увеличению объема отфильтрованной воды и т.п. Интересно обратить внимание на то, что у мшанок *Eurystomata* свободно изгибающиеся интро-

верты позволяют щупальцам соседних лофофоров активно взаимодействовать между собой и создавать временные группы. Однако эти временные группы не фиксируются в скелетной морфологии их колоний. У *Stenolaemata* морфологические адаптации, связанные с процессами индивидуального или группового питания, хорошо отражены в скелетной морфологии, которая представлена известковыми трубками перистомы, одиночными или сгруппированными. Они, как было отмечено выше, связаны с лофофором и регулируют его положение.

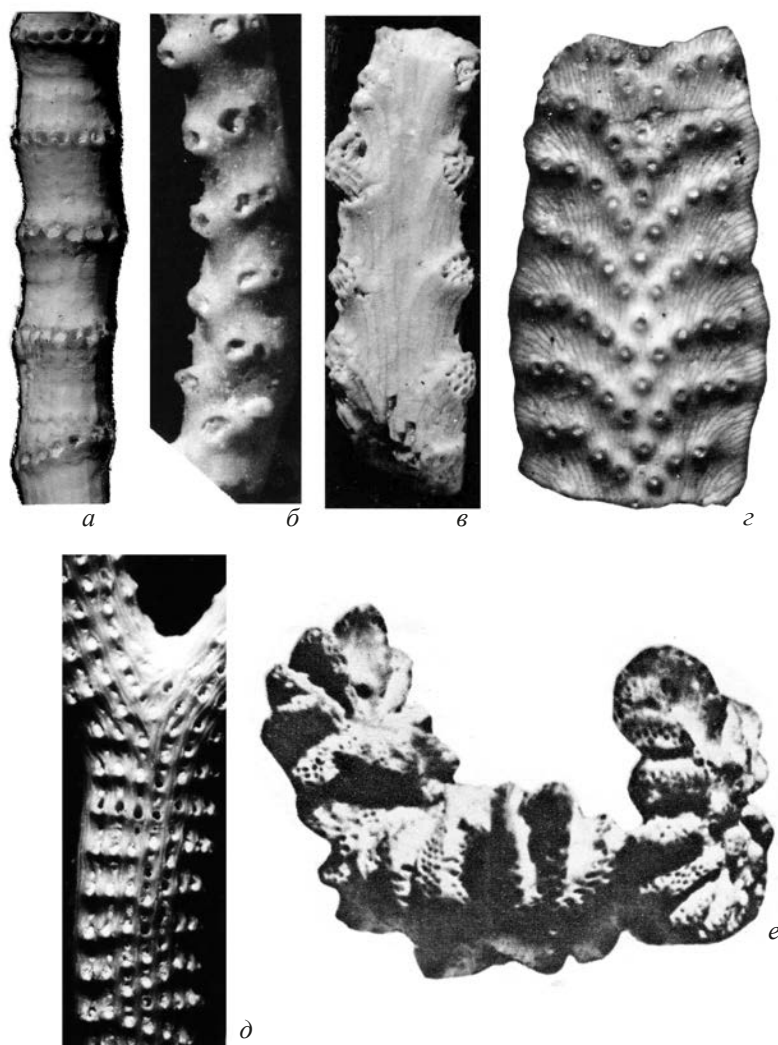
**Трофическое структурирование.** Одной из важнейших функций автозооидов является питание. Поэтому особенности расположения апертур автозооидов на поверхности колоний постпалеозойских мшанок *Stenolaemata*, как древних, так и современных, могут определять характер их трофического структурирования, которое сочетает в себе и деятельность лофофора и его связь с элементами скелетной морфологии. Представляется, что перистом мшанок *Stenolaemata* не только регулирует, но изначально определяет положение лофофора, поскольку в онтогенезе автозооидов морских мшанок формирование скелета (цистида) опережает формирование полипида (Вискова, 1992, 2015). Следовательно, эффективность питания *Stenolaemata* зависит не только от вариаций поведения лофофоров, включая работу ресничек и фильтра, но и от положения автозооидов в колонии, и особенно – от устройства и расположения перистомов с апертурами на ее поверхности, орошаемой водными потоками с пищевыми ресурсами.

Сравнительное изучение этих мшанок позволило установить, что они различаются двумя базовыми уровнями колониальной организации – относительно простой и сложной (Вискова, 2015). Структуру колоний с относительно простой организацией формируют либо только мономорфные зооиды – автозооиды, либо автозооиды и гетерозооиды (обычно одного типа), а апертуры в перистомах этих автозооидов на поверхности их колоний всегда более или менее равномерно удалены друг от друга. В таких колониях каждому автозооиду свойственны только индивидуальные поведенческие реакции. Поэтому колонии с разобщенными между собой, или одиночными апертурами на их поверхности следует относить к типу индивидуального трофического структурирования (ИТС) (рис. 2). Колонии со сложной организацией могут также состоять только из мономорфных автозооидов или из автозооидов и гетерозооидов (одного или разного типа). Однако на поверхности сложных колоний одиночные апертуры, как правило, не встречаются, перистомы с апертурами всегда собраны в группы – различного типа ряды или пучки – фасцикли. В каждой группе предполагается одновременное или последовательное взаимодействие лофофоров соседних автозооидов во время питания. Поэтому колонии с апертурами, собранными на их поверхности в различного рода фасцикли, следует относить к типу группового трофического структурирования



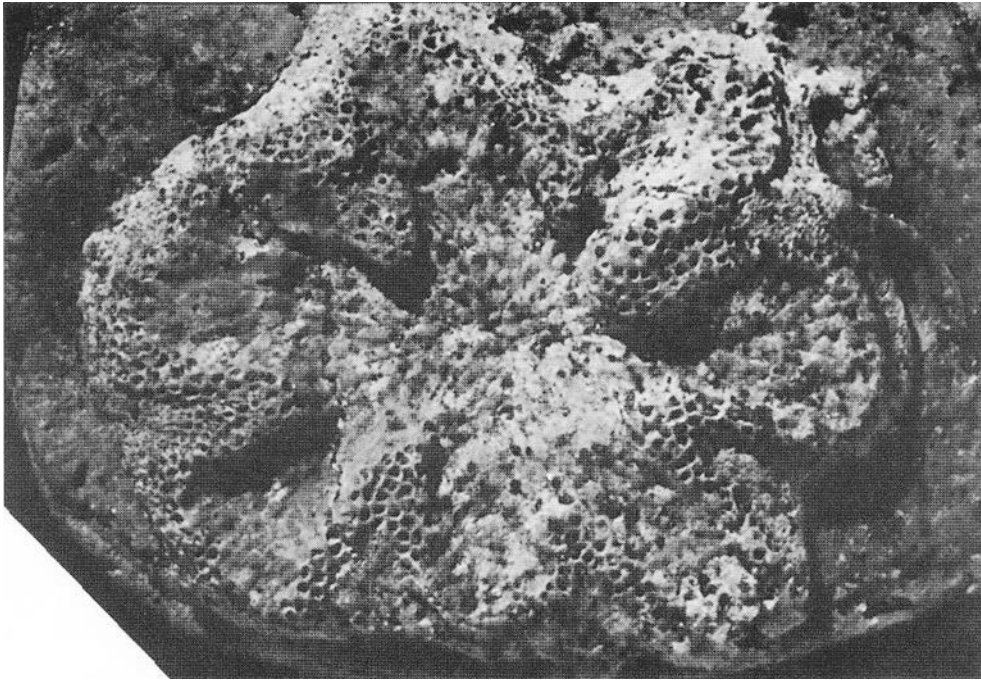


**Рис. 2.** Фрагменты колоний некоторых видов *Stenolaemata* с индивидуальным трофическим структурированием: *a* – *Crisia* sp.; экз. IGRACC, № 1/250-252 (x 12); Куба; эоцен; *б* – *Stomatopora bajocensis* (d'Orbigny, 1850); экз. ПИН, 5038/18 (x 25); Брянская обл.; средний келловей; *в* – *Cavarinella explicata* Viskova, 1972; экз. ПИН, № 2052/1402 (x 12); Крым, даний; *г* – *Guzhoviella improvisa* Viskova, 2014; голотип ПИН, № 5038/68 (x 14); Брянская обл.; средний келловей; *д* – *Tubulipora* sp.; экз. ПИН, № 4146/803 (x 60); хорошо видны тонкие трубчатые перистомы; Атлантическое побережье Бразилии, Сангава; современный; *е* – *Diplosolen verus* Viskova, 2005; голотип ПИН, № 2052/707 (x 12); Саратовская обл.; нижний маастрихт; *ж* – *Elea taylori* Viskova, 2011; голотип ПИН, № 5038/50 (x 12); Московская обл.; средний келловей.



**Рис.3.** Фрагменты колоний некоторых видов *Stenolaemata* с групповым трофическим структурированием: *a* – *Spigopora verticillata* Goldfuss, 1827; экз. ПИН, № 2922/29 (x 25); Беларусь, Гродно; нижний кампан; *б* – *Idemona oculata* Viskova, 2004; голотип ПИН, № 2922/40 (x 24); местонахождение и возраст те же; *в* – *Osculipora prescheri* Voigt, 1998; экз. ПИН, № 2922/11 (x 12); местонахождение и возраст те же; *г* – *Siphoniotyphlus marginatus* Viskova, 1972, голотип ПИН, № 2922/3 (x 12); Белгородская обл.; коньяк; *д* – *Sulcocava torulosa* Viskova, 1972; голотип ПИН, № 2052/201 (x 12); Ульяновская обл.; нижний маастрихт; *е* – *Actinopora complicata* Viskova et Endelman, 1971; голотип ПИН, № 3068/13 (x 7); Казахстан, Мангышлак; даний.

(ГТС) (рис. 3). В отдельных случаях трофическое структурирование может быть комбинированным (КТС), если в одной и той же колонии наблюдаются участки с ИТС и ГТС (рис. 4). Каждый из этих трех типов трофического структурирования кратко отмечался в отдельных статьях автора (Вискова, 2006, 2008, 2009). Ниже они рассматриваются несколько подробнее на ископаемом и современном материале.



**Рис. 4.** Колония *Spirodella radiolobata* Viskova, 2008 с комбинированным трофическим структурированием; голотип ПИН, № 5038/40 (x 4); Московская обл.; средний келловей.

Тип ИТС встречается у мшанок всех трех постпалеозойских отрядов класса *Stenolaemata*. Их инкрустирующие и прямые (вертикально растущие) колонии отличаются разнообразными формами роста, несмотря на относительную простоту организации, а также расположением апертур автозооидов на более или менее равном расстоянии друг от друга (рис. 2). Обычно общие стенки между смежными автозооидами становятся самостоятельными у дистального конца каждого из автозооидов, и перистомы соседних автозооидов не соприкасаются. ИТС наблюдается во многих семействах отряда *Tubuliporida* на протяжении всего времени их существования, отметим некоторые из них.

У *Crisiidae* (поздний мел – ныне), с двурядным расположением автозооидов, апертуры открываются по сторонам интернодиев членистых колоний (рис. 2,а), а у инкрустирующих *Stomatoporidae* (триас – ныне) автозооиды и их апертуры обычно имеют моносериальное расположение (рис. 2,б). Инкрустирующие *Oncousoeciidae* и *Diastoporidae* (юра – ныне) характеризуются олиго-мультисеральным расположением автозооидов. При общем равноудаленном расположении апертур в колониях этих семейств у *Oncousoeciidae* иногда наблюдаются изменения в расстояниях между апертурами и их размерах на ранних и поздних стадиях роста (рис. 2,в), а, например, у позднемеловых *Diastoporidae* – неравномерное расположение нанозооциев между ав-

тозооцеями (рис. 2,е). У прямых и стелющихся колоний Tubuliporidae (мел – ныне) равно- и разно удаленные апертуры более или менее длинных трубчатых автозооидов открываются на всех или трех (у стелющихся) сторонах ветвей (рис. 2,д). Относительно равноудаленные апертуры у мшанок семейств Petaloporidae (мел – палеоген) из отряда Cerioporida или Eleidae (средняя юра – палеоцен) из отряда Melicerititida открываются на всех сторонах прямых и билатеральных ветвей. При этом между апертурами у Petaloporidae имеются многочисленные отверстия эксилязооцеиев (рис. 2,в), а у Eleidae открываются элеозооцеии (рис. 2,ж).

Однако ИТС может иметь разного рода усложнения. Например, у Crisiidae (рис. 2,а) бисериальность автозооидов и их апертур в интернодиях придает последним своеобразную сложность. У этих мшанок интернодии структурно и физиологически соединены кутикулярными связками в одно колониальное целое, но каждый интернодий в определенной степени является функционально обособленной единицей членистой колонии (у него есть свои зоны астогенетического изменения и повторения, он может полностью дегенерировать и регенерировать) (Клюге, 1962; Вискова, 1992).

Особый вид сложности ИТС демонстрируют мшанки рода *Diplosolen* Canu (рис. 2,е) из семейства Diastoporidae. У них индивидуальная деятельность автозооидов осуществляется в определенной степени с помощью гетерозооидов – нанозооидов, имеющих по одному щупальцу. Первыми проявляют активность нанозооиды: над поверхностью колонии выступают их щупальцы и долгое время остаются неподвижными, сканируя обстановку. Только через час или больше появляются лофофоры автозооидов и начинают свою работу (Silén, Harmelin, 1974; Вискова, 1989). Интересно заметить, что в геологической истории нанозооиды у этих мшанок развивались постепенно. Впервые появились они в средней юре и формировались только около некоторых автозооидов колонии (Вискова, 2007). У меловых *Diplosolen* нанозооиды либо группировались около отдельных автозооидов, либо развивались рядом с каждым автозооидом (Voigt, 1929, 1951; Фогт, 1962; Brood, 1972; Вискова, 2005). И в юре, и в мелу колонии этого рода были, очевидно, только инкрустирующими. В настоящее время колонии мшанок *Diplosolen* инкрустирующие и прямые, билатеральные и анастомозирующие, а нанозооиды всегда сопровождают каждый автозооид (Клюге, 1962; Вискова, 1992).

Еще одним примером усложнения ИТС является специфическая группа юрско-меловых мшанок, принадлежащих к отряду Melicerititida (Вискова, 2016). В инкрустирующих и прямых (билатеральных и цилиндрических) колониях этих мшанок воронковидно-трубчатые автозооцеии лишены, как было отмечено выше, перистомы, а полукруглые апертуры закрыты известковым оперкулумом (рис. 2,ж). Между автозооцеями развиты разного вида викарирующие элеозооцеии – рострозооцеии, трифолиозооцеии и демизооцеии.

Возможно, при жизни мшанок они создавали дополнительные токи воды с пищевыми частицами в направлении апертур автозооидов и, кроме того, могли играть защитную роль.

Постпалеозойские мшанки *Stenolaemata* с ГТС, также закрепленным в их эволюции, отличаются более сложной колониальной организацией (рис. 3). Автозооиды на конечных стадиях их роста, как в инкрустирующих, так и в прямых колониях приобретают разнообразное групповое расположение. Обычно общие внутренние стенки между автозооидами остаются общими и между перистомами в группах – разного типа фасциклях. В колонии фасцикли расположены на определенном расстоянии друг от друга, имеют фиксированное положение и более или менее высоко подняты над ее поверхностью, число апертур в них значительно варьирует, оставаясь относительно постоянным в пределах каждого вида. Адаптивная значимость разного типа групп – в усилении эффективности питания. Одновременная деятельность нескольких лофофоров, хотя и ограниченная трубчатými перистомами, но усиленная работой ресничек и фильтров, позволяет создавать более интенсивные токи воды с пищей к ротовым отверстиям, и быстрее удалять отфильтрованные воды по пониженным участкам между группами.

Наиболее разнообразны фасцикли в колониях мшанок отряда *Tubuliporida*. Например, на поверхности прямых цилиндрических колоний мшанок семейства *Spirororidae* (юра – эоцен) встречаются однорядные кольцевые или спиральные фасцикли (рис. 3,а). Однорядные линейные фасцикли свойственны мшанкам семейства *Idmoneidae* (средняя юра – ныне). На фронтально-латеральной стороне их прямых ветвей фасцикли образуют поперечные ряды, короткие (рис. 3,б) или удлиненные; они чередуются по обе стороны от средней линии, а дорсальную сторону ветвей обычно формируют разного типа гетерозоиды (Вискова, 2004). Удлиненные фасцикли характеризуют прямые ветви колоний мшанок позднемиловых семейств *Sulcocavidae* (рис. 3,д) и *Siphonotyphlidae* (рис. 3,з), при этом у последних они могут иметь характерное перистое противопоставленное расположение. У целого ряда меловых родов семейства *Cytitidae* (средняя юра – ныне) фасцикли могут иметь вид узких или широких пучков, выступающих на всех сторонах цилиндрических ветвей или по бокам уплощенных прямых ветвей (рис. 3,в). Радиальные фасцикли (однорядные, двухрядные и многорядные), расходящиеся от центра или от центрального поля дисковидных инкрустирующих колоний (рис. 3,е), встречаются, к примеру, в семействе *Theonoidae* (средняя юра – ныне), но они известны также у мшанок отряда *Ceriporida*.

В колониях постпалеозойских *Stenolaemata* с ГТС также могут встречаться разного типа усложнения. Необычайный интерес представляют они у мшанок *Terebellaria ramossissima* Lamouroux, 1821 (средняя – верхняя юра) из семейства *Tubuliporidae* (Герасимов, 1955; Taylor, 1978; Вискова, 2006). Эти усложнения

связаны с таким явлением, как энантиоморфизм (Вискова, 2013). Прямые ветви их колоний не только энантиоморфные, они право- и левозавернутые по нисходящей, а не по обычно восходящей спирали. Ветви *T. gamossissima* сформированы многослойными инкрустирующими поясами автозооциев, невысокие перистомы которых связаны между собой общими стенками. В каждом обороте пояса различаются нисходящие спиральные зоны с открытыми и закрытыми апертурами. Предполагается, что открытые апертуры принадлежали автозооидам, лофофоры которых, осуществляя коллективные действия, могли создавать эффективную систему водотоков, как поступавших, так и отфильтрованных.

Нельзя обойти вниманием усложнения у некоторых мшанок вышеупомянутого семейства *Idmoneidae*, тоже связанных с энантиоморфизмом. Колонии *Idmoneidae*, как правило, характеризуются прямыми ветвями. Однако у видов *Heterocrisina candelabrum* Voigt, 1987 (поздний маастрихт Нидерландов) и *Crisidmonea archimediformis* Taylor et McKinney, 1996 (эоцен США) ветви колоний представлены пространственными лево- и правозавернутыми восходящими спиралями. По мнению авторов, установивших эти виды (Voigt, 1987; Taylor, McKinney, 1996), система питающих водных потоков должна была проходить через спиральные обороты ветвей снизу вверх, орошая их поперечные фасцикли.

Что касается КТС, то оно пока зарегистрировано только у среднеюрских мшанок *Spirodella radiolobata* Viskova, 2008 (Вискова, 2008) из семейства *Discoporellidae* (средняя юра – ныне) отряда *Ceriporida* (рис. 4). Мшанки *Discoporellidae* характеризуются инкрустирующими дисковидными колониями и различными радиальными фасциклями, между которыми, как и в центральном поле, встречаются альвеолы. У *S. radiolobata* равноудаленное расположение апертур автозооидов, сформировавших центральное поле неправильно дисковидной колонии, свидетельствует об ИТС этой ее части. Характер расположения апертур в радиальных лопастях, подстилаемых многослойными альвеолами и расходящихся от центральной площадки, предполагает их ГТС.

В целом адаптивная значимость закрепленного в эволюции разнообразия трофического структурирования колоний и поведенческих реакций постпалеозойских *Stenolaemata* состоит в более эффективном экстрагировании пищевых частиц из водных потоков. Типы трофического структурирования в сочетании с особенностями различной сложности колониальной организации, могут использоваться при характеристике таксонов разного уровня. Они легко устанавливаются по внешнему виду колонии как у ископаемых (даже при не совсем удовлетворительной сохранности), так и у современных мшанок *Stenolaemata*.

Автор признателен А.Н. Соловьеву за обсуждение отдельных вопросов, связанных с процессами питания беспозвоночных, и выражает благодарность Г.С. Кунаевой и И.О. Ренга (ПИН РАН) за помощь в подготовке необходимых иллюстраций к данной статье.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева Г.А., Вискова Л.А., Морозова И.П., Невеская Л.А.* Последствия пермского кризиса для различных групп беспозвоночных // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. 1998. Вып. 3. М.: ПИН РАН. С. 30–37.
- Вискова Л.А.* Морфология и колониальная организация рода *Diplosolen Canu*, 1918 // Палеонтол. журн. 1989. № 2. С. 22–26.
- Вискова Л.А.* Морские постпалеозойские мшанки. М.: Наука. 1992. 187 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 250).
- Вискова Л.А.* Динамика родового разнообразия мшанок (классы *Stenolaemata* и *Eurystomata*) в интервале триас – ныне // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: ПИН РАН. 1995. Вып. 2. С. 80–83.
- Вискова Л.А.* Новые находки позднемеловых стенолемных мшанок с закрытым типом роста // Палеонтол. журн. 2000. № 6. С. 26–31.
- Вискова Л.А.* Идмонеиформные *Tubuliporina*, (мшанки *Stenolaemata*): особенности морфологии, вопросы систематики, новые таксоны // Палеонтол. журн. 2004. № 1. С. 43–55.
- Вискова Л.А.* Новые мшанки (*Tubuliporina*, *Stenolaemata*) из верхнего мела Среднего Поволжья // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 56–62.
- Вискова Л.А.* Диверсификация юрских мшанок (*Stenolaemata*) Русской платформы // Эволюция биосферы и биоразнообразие. М.: КМК. 2006. С. 168–176.
- Вискова Л.А.* Новые мшанки *Stenolaemata* из средней юры Москвы и Подмосковья // Палеонтол. журн. 2007. № 1. С. 46–55.
- Вискова Л.А.* Новые стенолемные мшанки из юры центра Европейской части России (Москва, Подмосковье и Костромская область) // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 46–53.
- Вискова Л.А.* Новые данные о колониальной морфологии юрских мшанок класса *Stenolaemata* // Палеонтол. журн. 2009. № 5. С. 65–70.
- Вискова Л.А.* Редкие мшанки (*Stenolaemata*) с билатеральными колониями из юры и мела Восточно-Европейской платформы // Палеонтол. журн. 2011. № 1. С. 37–47.
- Вискова Л.А.* Инкрустирующие мшанки *Stenolaemata* из келловея (средняя юра) Брянской области, Россия // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 23–31.
- Вискова Л.А.* Мшанки *Meliceritida*: особенности морфологии и положение отряда в таксономической структуре класса *Stenolaemata* // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 48–57.
- Вискова Л.А.* Феномен энантиоморфии у морских мшанок // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. Сер. «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН. 2013. С. 145–164.
- Вискова Л.А.* Онтогенез, астогенез и эволюция морских постпалеозойских мшанок отряда *Tubuliporida* // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариабильность. Сер. «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН. 2015. 10 с.
- Вискова Л.А., Морозова И.П.* Эволюционные преобразования морских мшанок и кризисные ситуации фанерозоя // Палеонтол. журн. 1993. № 3. С. 49–56.
- Герасимов П.А.* Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей европейской части СССР. Ч. 2. Иголки, ракообразные, черви, мшанки кораллы юрских отложений. М.: 1955. 90 с.
- Клюге Г.А.* Мшанки северных морей СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1962. 584 с.
- Морозова И. П., Вискова Л.А.* 1977. Историческое развитие морских мшанок *Ectoprocta* // Палеонтол. журн. 1977. № 4. С. 3–20.
- Фогт Э.* Верхнемеловые мшанки европейской части СССР и некоторых сопредельных областей / Ред. Д.П. Найдин. М.: Изд-во МГУ. 1962. 125 с.
- Шунатова Н.Н.* 2002. Пищевое поведение и особенности морфофункциональной организации пищедобывающего аппарата морских мшанок (*Bryozoa*, *Gymnolaemata*) // автореф. дисс. ... канд. биол. наук. С-Петербург. 2002. 18 с.
- Borg F.* Studies on recent cyclostomatous Bryozoa // Zool. bidr. Uppsala. 1926. Bd 10. S. 182–507.
- Brood K.* Cyclostomatous Bryozoa from the Upper Cretaceous and Danian in Scandinavia // Stockh. contr. geol. 1972. V. 26. P. 1–464.

- Farmer J.* Morphological and behavioral adaptations for efficient feeding in some species of Cyclostomata // 4 intern. conf. intern. bryozool. ass. Woods Hole. Massachusetts. 1977. P. 21–22.
- McKinney F.K.* Elevation of lophophores by exposed introverts in Bryozoa: a gymnolaemate character recorded in some stenolaemate species // *Bull. mar. sci.* 1988. V. 43. P. 317–322.
- McKinney F.K.* Feeding and associated colonial morphology in marine bryozoans // *Aquatic sci.* 1990. V. 2. № 2. P. 255–280.
- McKinney F.K.* A faster-paced world?: contrasts in biovolume and life-process rates in cyclostome (class Stenolaemata) and cheilostome (class Gymnolaemata) bryozoans // *Paleobiology.* 1993. V. 19. № 3. P. 335–351.
- Shunatova N.N., Ostrovsky A.N.* Individual autozooidal behaviour and feeding in marine bryozoans // *Sarsia.* 2001. V. 86. P. 113–142.
- Shunatova N.N., Ostrovsky A.N.* Groups autozooidal behaviour and chimneys in marine // *Marine biol.* 2002. V. 140. № 3. P. 503–518.
- Silén L., Harmelin J.-G.* Observation on living Diastoporidae (Bryozoa, Cyclostomata) with special regard to polymorphism // *Acta zool.* 1974. V. 55. № 2. P. 81–96.
- Taylor P.D.* The spiral bryozoans *Terebellaria* from the Jurassic of southern England and Normandy // *Palaeontology.* 1978. V. 21. P. 357–391.
- Taylor P.D.* Systematics of the meliceritid cyclostome bryozoans; introduction and the genera *Elea*, *Semielea* and *Reptomulitea* // *Bull. nat. hist. mus. Lond. (geol.).* 1994. V. 50. № 1. P. 1–103.
- Taylor P.D., Larwood G.P.* Mass extinctions and pattern of bryozoan evolution // *Extinction and survival in the fossil Record* / Ed. G.P. Larwood. Systematic association. Spec. vol. 34. Oxford: Clarendon press. 1988. P. 99–119.
- Taylor P.D., McKinney F.K.* An Archimedes-like cyclostomes bryozoans from the Eocene of North Carolina // *J. paleont.* 1996. V. 70. № 2. P. 218–229.
- Taylor P.D., Weedon M.J.* Skeletal ultrastructure and phylogeny of cyclostomes bryozoans // *Zool. j. Linn. soc.* 2000. V. № 128. P. 337–399.
- Voigt E.* Die Bryozoen gattung *Diplosolen* in der Schreibcreide de von Rügen // *Mitt. naturwiss. Verein Neuvorpommern und Rügen Greifswald.* 1929. Bd 52/56. S. 2–6.
- Voigt E.* Das Maastricht-Vorcomen von Ilten bei Hannover und seine Fauna mit besonderer Berücksichtigung der Gross-Foraminiferen und Bryozoen // *Mitt. geol. staatsinst. Hamburg.* 1951. № 20. S. 15–109.
- Voigt E.* Neue cyclostome Bryozoen aus der Maastrichter Tuffcreide (Ob. Maastrichtium) // *Paläont. z.* 1987. V. 61. S. 41–56.
- Voigt E.* *Osculipora prescheri* n. sp. (Bryozoa, Cyclostomata, Fam. Cytitidae Bassler, 1953) aus dem Baltischen Danium // *Abh. staats. miner. geol. Dresden.* 1998. Bd 43/44. S. 293–303.
- Winston J.E.* Relationships between behaviour and morphology in marine ectoprocts // 4 intern. conf. intern. Bryozool. ass. Woods Hole. Massachusetts. 1977. P. 48–49.
- Winston J.E.* Polypide morphology and feeding behaviour in marine ectoprocts // *Bull. mar. sci.* 1978. V. 28. № 1. P. 1–31.
- Winston J.E.* Current-related morphology and behavior in some Pacific coast bryozoans // Eds G.P. Larwood, M.B. Abbott. *Advances in Bryozoology. Systematics association. Spec. vol. № 13.* London, N-Y. Acad. press. 1979. P. 247–268.

## The trophic structuring of colonies of the post Paleozoic bryozoans of the Class Stenolaemata

I.A. Viskova

Some peculiarities in the structure and function of the lophophore – a feeding apparatus of autozooids of the modern marine bryozoans is considered.



УДК 551.763

## МАКРОЭВОЛЮЦИЯ КАК СИСТЕМНЫЙ ПРОЦЕСС РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ

**И.А. Вислобокова**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
ivisl@paleo.ru*

Макроэволюция, эволюция надвидовых таксонов – системный процесс преобразования видового потока жизни на Земле в ходе ее геологической истории. В работе макроэволюционный уровень выделен в качестве самостоятельного структурного уровня живой материи между популяционно-видовым и биосферным (или экологическим). С позиции системного и эволюционно-экологического подходов и с учетом современного состояния науки сформулированы основные постулаты концепции макроэволюции. Показано, что макроэволюционные процессы протекают в видах, но качественно отличаются от процессов на популяционно-видовом уровне по их роли в поддержании потока жизни и приуроченности основных преобразований к узловым точкам эволюции (пространствам перехода) этих потоков.

### ВВЕДЕНИЕ

Макроэволюция, эволюция надвидовых таксонов (или фил), – это системный процесс преобразования организменной жизни на Земле в ходе ее геологической истории. Изучение этого процесса позволяет понять основные закономерности эволюции жизни на нашей планете, оценить ее современное состояние и возможное будущее.

Историческое развитие организмов не отделимо от эволюции биосферы. Эволюция жизни на Земле представляет собой процесс постепенного ее разветвления, экспансии, с ростом разнообразия, возрастающим усложнением, повышением уровня организации и все более совершенными и взаимопроникающими взаимосвязями и взаимодействиями организмов с окружающей средой, появлением *Homo sapiens* и усиливающимся антропогенным воздействием на биосферу.

Воссоздание родственных связей и эволюции конкретных групп организмов традиционно основывается на данных палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии. Детальные исследования разнообразных организмов (от архей до высших позвоночных) и данные новых дисциплин (от бактериальной палеонтологии академика А.Ю. Розанова до молекулярной биологии и филогенетики) позволяют четче видеть закономерности макроэволюции. Этому способствует и интенсивное развитие экологического (биосферного) подхода, начатого работами академика В.Н. Сукачева (1947, 1964).

Сегодня в изучении эволюции жизни используются данные многих дисциплин (биологии, генетики, экологии, биохимии, климатологии, геологии, гео- и биохронологии, геохимии и др.), но значительную роль в этих исследованиях по-прежнему играет палеонтология. Изучение эволюции в масштабах геологического времени остается её прерогативой. У нас в стране современному прогрессу в изучении эволюции жизни на Земле мы обязаны комплексным исследованиям, которые проводятся по инициативе и под руководством выдающегося ученого и организатора науки академика А.Ю. Розанова (1973, 2003, 2009, 2012). Изучается широкий круг проблем от происхождения и ранних этапов эволюции биосферы до эволюции биот плейстоцена.

Со времени появления работы Ч. Дарвина (Darwin, 1859) по происхождению видов и позднее, с господством в XX в. синтетической теории эволюции (СТЭ), а в современной биологии – с развитием стандартной теории эволюции, основными в теории эволюции считаются проблемы вида и видообразования, а аспекты надвидовой эволюции обычно рассматриваются как производные от них. Альтернативная позиция, признающая реальность надвидовых таксонов и их эволюции, берет начало в трудах Ж.-Б. Ламарка (Lamarck, 1809) и Дарвина (Darwin, 1859). Значительный вклад в изучение эволюции высших таксонов внесли работы Дж. Гексли (Huxley, 1923, 1942, 1957, 1958), Э. Майра (1974; Mayr, 1965, 2001), А.Н. Северцова (1925, 1939, 1945, 1967), И.И. Шмальгаузена (1938а, б, 1940, 1964), А.С. Северцова (1973, 1981, 1990) и других замечательных представителей научного мира. Многие из закономерностей и факторов макроэволюции основываются на данных изучения млекопитающих (Ковалевский, 1875; Osborn, 1902; Gregory, 1910; Matthew, 1915; Simpson, 1944, 1945, 1953; Teilhard de Chardin, 1955; Vrba, 1983, 1992, 1993; и др.). Более глубокое понимание закономерностей исторического развития организмов оказалось возможным благодаря разработке эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ) М.А. Шишкиным (1988, 2006, 2010, 2012). Созданию этой теории способствовали представления Шмальгаузена (1941, 1946) и К. Уоддингтона (Waddington, 1957, 1959, 1961, 1962) о канализированности развития и принципе целостности живой организации. В последнее время в связи с очевидной необходимостью нового синтеза эволюционной теории заметно возрос интерес и к макроэволюции (см. Pegliucci, Müller, 2011; Pontarotti, 2011; Laland et al., 2014; Futuyama, 2015; Serelli, Contier, 2015; и др.).

Совершенствование методов изучения эволюции разных групп, прогресс в области генетики, молекулярной биологии, компьютерного моделирования биологических, геологических и климатических глобальных процессов, а также в изучении космоса способствуют всестороннему анализу закономерностей эволюции жизни и приближают нас к их более полному познанию. Данные, полученные в последние десятилетия, вывели эту область знаний на качественно новый уровень, который позволяет анализировать изменения биоразнообразия на фоне изменений окружающей среды, проследить сопряженность эволюции органического и неорганического мира, временные и пространственные преобразования сообществ организмов и экосистем и предлагать общие и частные схемы эволюции разной детальности. Большое значение для понимания основных закономерностей эволюции живой природы имели разработка общей теории систем, основ термодинамики, кибернетики и их приложение к явлениям природы (von Bertalanffy, 1950, 1968; Шмальгаузен, 1968; Николис, Пригожин, 1979; Prigogine, Stengers, 1984; и др.).

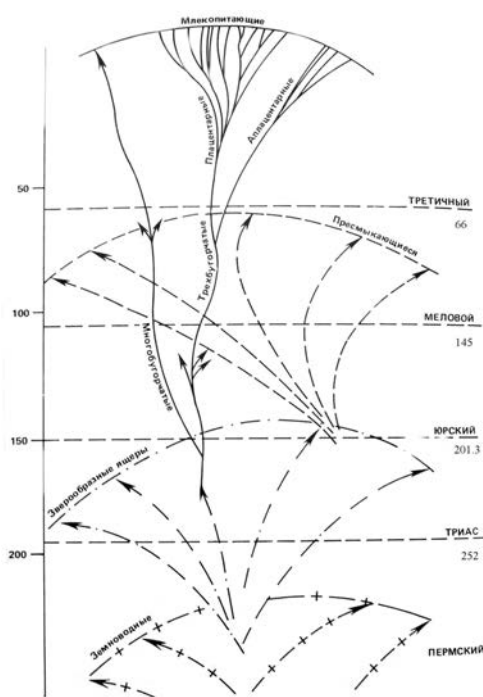
Теоретические вопросы макроэволюции, ее факторы и закономерности рассматривались мною в ряде монографий и статей (Вислобокова, 1990, 2008, 2013, 2014; Vislobokova, 2012; и др.). В данной статье я хочу подчеркнуть системный характер макроэволюции и остановиться на таких важных положениях концепции макроэволюции, как понятия «макроэволюционный структурный уровень» и «экон», а также предложить краткую формулировку основных постулатов этой концепции. Разрабатываемая концепция макроэволюции основывается на представлениях плеяды выдающихся эволюционистов, исследованиях автора и современном научном знании.

Работа выполнена в рамках программ Президиума РАН (по эволюции биосферы и биоразнообразию) и программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий».

Хочу выразить особую благодарность академику РАН А.Ю. Розанову, директору Палеонтологического института РАН члену-корреспонденту РАН С.В. Рожнову и заведующему лабораторией млекопитающих профессору доктору биол. наук А.К. Агаджаняну за поддержку моих исследований.

#### РЕАЛЬНОСТЬ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ И МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Высшие таксоны представляют собой целостные естественноисторические группировки организмов (ветви жизни, *phylae*, или макротаксоны). Их можно рассматривать как открытые динамические, иерархически организованные биологические системы и применять для изучения их эволюции системный подход. Макроэволюция представляет собой эволюционное развитие таких ветвей жизни и потока жизни в целом в геологической истории планеты.



**Рис. 1.** Схема макроэволюции на примере тетрапод (Tetrapoda), с узловыми точками (мутациями или сцеплениями роста) и млекопитающими (Mammalia), составляющими главную ветвь жизни (по: P. Teilhard de Chardin, 1955). Добавлен возраст границ между периодами, принятый в настоящее время. В узловых точках могут фиксироваться процессы оптимизации и пролонгирования информации, обеспечивающие эволюцию жизни и структурирование ее потоков.

несмотря на то, что многие ученые признают реальность высших таксонов и специфичность их эволюции (Simpson, 1944, 1945, 1953; Teilhard de Chardin, 1955; Мауг, 1965; Тахтаджян, 1971; Татаринев, 1976; Vrba, Eldredge, 1984; Раутиан, 1988, 2006; Чернов, 1990; Иорданский, 1994, 2004; Price, 2003; Elbe, 2004; Erwin, 2005, 2010, 2011; Рожнов, 2005, 2009; и др.). Значительная часть исследователей (в основном неонтологов) полагает, что реально существуют лишь виды, а надвидовые таксоны – умозрительные и используются лишь для удобства классификации организмов. Как справедливо заметил П. Тейяр де Шарден (Teilhard de Chardin, 1955), для того, чтобы увидеть и понять процессы макроэволюции, нужен взгляд в глубину, изучение всех «пластов» жизни прошлого Земли.

Макротаксоны – субординационные (иерархически организованные) группы, созданные самой природой (на чем настаивал Дарвин). Они отражают последовательное, качественное усложнение организации живой материи при освоении меняющегося и расширяющегося пространства обитания, которое

Проблема специфики эволюции высших таксонов четко обозначилась в связи со становлением популяционной генетики. Интенсивное изучение процессов формо- и видообразования в начале XX в. привело к созданию теоретической аксиомы: основные эволюционные процессы жизни связаны с популяционно-видовым уровнем.

Термин «макроэволюция» для эволюции таксонов надвидового уровня ввел биолог и генетик Ю.А. Филипченко (1923; Philipschenko, 1927). Он считал, что эволюционные механизмы образования таксонов надвидового ранга («родов» в широком смысле, т.е. родов, семейств, классов, типов) должны качественно отличаться от механизмов образования подвидов и видов и, возможно, начинались с изменения стадий эмбрионального развития, а крупные скачки в эволюции могли совершаться путем резкого изменения его хода.

Проблема остается актуальной,

происходило в «узловых точках», или «мутовках» ветвления (пространствах перехода) эволюционирующего потока жизни. На особое значение таких узлов, начинающих каждую новую крупную ветвь эволюции, обратил внимание Тейяр де Шарден (Teilhard de Chardin, 1955) (рис. 1).

Теория Дарвина (Darwin, 1859) предполагала, что формирование высших таксонов от предковой формы, как и трансформация вида в виды или вида в роды, происходит путем постепенно накапливаемых наследуемых изменений под действием естественного отбора. СТЭ, возникшая в 30–40-х гг. XX в. как синтез популяционной генетики и классического дарвинизма (Haldane, 1933; Dobzhansky, 1937; Huxley, 1942; Mayr, 1942; Simpson, 1944; Rensch, 1947; и др.), утверждает, что свойства организмов определяются генами, эволюция есть результат случайных генных мутаций, ненаправленные генные мутации являются элементарным эволюционным материалом. Элементарной единицей эволюции считают популяцию, а элементарным эволюционным явлением – изменение ее генотипического состава. Реальность таксонов надвидового ранга либо не признавалась, либо допускалось, что их эволюция может представлять собой лишь суммативное выражение процессов, протекающих на популяционно-видовом (или микроэволюционном) уровне. К концу XX в. генетическую сущность естественного отбора уже видели в «дифференцированном сохранении в популяции определенных генотипов и избирательном участии их в передаче генов следующему поколению» (Гиляров, 1986, с. 192). При этом полагали, что естественный отбор «может воздействовать на частоту и преобладающее направление мутаций, оказывая определяющее влияние на темпы и направления эволюционного процесса». Считалось аксиомой, что случайные изменения генетических программ многократно усиливаются при становлении фенотипов и подвергаются естественному отбору (Медников, 1974). Р. Рэфф и Т. Кофмен (1986) попытались объяснить эволюцию отбором значительных морфологических перестроек, обусловленных мутациями регуляторных генов. И в настоящее время первым постулатом СТЭ остается утверждение, что материалом для эволюции служат мелкие, дискретные изменения наследственности – мутации (Воронцов, 1999; Reif et al., 2000; Simons, 2002; Kutschera, Niklas, 2004; и др.). Значимость мутаций и естественного отбора для эволюции была впервые подвергнута сомнению исследованиями М. Кимуры (1985). Многие из мутаций, скорее всего, являются помехами развития, а не его стимулом. Естественный отбор поддерживает развитие адаптаций, повышающих устойчивость фенотипа к помехам, в том числе к мутациям (Шишкин, 2006).

Для изучения закономерностей эволюции, реконструкции филогенезов и построения естественной классификации наряду с палеонтологическими данными с успехом используются данные сравнительной эмбриологии и онтогенеза, а в последние годы молекулярной биологии и филогенетики. Классические исследования позволили выявить ряд важных законов: биогенетический за-

кон («онтогенез есть краткое повторение, или рекапитуляция, филогенеза») (Haeckel, 1866), концепция инадаптивной эволюции (Ковалевский, 1875), правило прогрессивной специализации (Deréret, 1907), закон необратимости эволюции (Dollo, 1893), закон неспециализированного предка (Cope, 1896), принцип адаптивной радиации (Osborn, 1902), принцип мозаичной эволюции переходных форм (de Beer, 1930, 1958; Watson, 1951), а также принципы прогрессивной эволюции Шмальгаузена и Северцова. Большое значение для понимания макроэволюционных процессов имели и концепции направленности эволюции, такие как: батмогенез (Cope, 1896), ортогенез, или ортоэволюция (Eimer, 1897), аристокенез (Osborn, 1915), номогенез (Берг, 1922, 1977) и ноогенез (Teilhard de Chardin, 1955). Существование направленности эволюции подтверждал и закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, открытый генетиком Н.И. Вавиловым (1935) при изучении параллелизмов у близких видов. Проявление этого закона на палеонтологическом материале прекрасно показали А.Ю. Розанов (1973) на примере изучения археоциат и С.В. Рожнов (2006) на примере изучения иглокожих.

Естественная классификация организмов, отражающая структурированность потока жизни, подразумевает, что любой таксон – это реальный биологический объект, обособленная группа организмов, связанная той или иной степенью родства, по которой ей присваивается определенная таксономическая категория (ранг). Структурированность обычно менее выражена в группах, рано ответвившихся от общего ствола и сравнительно слабо эволюционировавших, и хорошо проявляется у высокоразвитых организмов (например, у высших позвоночных). Следует признать, что присвоение рангов изучаемым группам организмов часто остается произвольным. Нередко это связано со слабой изученностью или спецификой групп. Иногда произвольное выделение таксонов и произвольное присвоение им рангов обусловлены и позицией исследователя, не признающего реальности высших таксонов и/или макроэволюции. Часто непризнание реальности высших таксонов сочетается с приверженностью к кладистике и искусственным классификациям (см. Расницын, 2002). В некоторых случаях такие классификации являются этапом на пути создания естественной классификации.

Теоретическая основа макроэволюции стала формироваться примерно с середины XX в. В это время появились концепции и воззрения, которые касались специфики макроэволюции с учетом некоторых принципов системности развития. Это – эволюционная теория Тейяра де Шардена (радиальные и тангенциальные энергии: Teilhard de Chardin, 1955), теория стабилизирующего отбора Шмальгаузена (1941, 1946) и концепция Уоддингтона о взаимосвязи генетики и развития (эпигенетический ландшафт: Waddington, 1957, 1959, 1961). Они показали, что важными особенностями эволюции жизни являются ее целостность, направленность и канализированность.

Многие исследователи пришли к выводу, что специфические особенности макроэволюции существуют (Rensch, 1960; Eldredge, Gould, 1972; Gould, 1977; Stanley, 1979; Eldredge, Cracraft, 1980; Кейлоу, 1986; Jablonski, 2007; Erwin, 2005, 2010; Grantham, 2007; Fraser et al., 2015). Объективность существования макроэволюционных процессов обычно обосновывается своеобразием появления крупных новшеств и закономерностями изменения биоразнообразия. Внезапное появление крупных новшеств больше свойственно макроэволюции, чем микроэволюции (Eldredge, Gould, 1972; Vrba, 1993; Gould, 2007; McPeck, 2007; Erwin, 2010, 2011; и др.). Часть теорий основывается на концепции сальтационизма, согласно которой главными факторами макроэволюции являются сальтации (или макромутации), т. е. внезапные, скачкообразные изменения, приводящие к появлению высших таксонов. В основе этой концепции лежат воззрения Х. де Фриза (de Vries, 1900–1903) и Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940, 1955). Предполагают, что с сальтациями могут быть связаны такие явления, как метаморфоз в биологии развития, некоторые морфологические преобразования (неотения, педоморфоз, тератогенез), крупные генные мутации, хромосомные и геномные перестройки (Татаринов, 1987, 2002, 2007). С сальтационными явлениями связывают появление многих групп растений (например, происхождение высших растений от зеленых водорослей, голосеменных – от примитивных папоротников) (Тахтаджян, 1983). Данные палеонтологии хорошо изученных групп позвоночных (в частности, класса млекопитающих) чаще указывают на то, что эволюционные изменения внутри крупных фил этих животных осуществляются в ходе постепенного эволюционного развития, а сальтации достаточно редки.

Сегодня исследования по эволюции вобрали в себя огромный массив новых данных по генетике, молекулярной биологии и эволюционной биологии развития (evolutionary developmental biology, Evo-Devo) (Holliday, 1990; Riggs et al., 1996; Brigandt, Love, 2010; Закиян и др., 2012; Laland et al., 2014; Moszek, 2015; Frommlet et al., 2016; и др.). При этом среди эволюционистов намечается постепенный отход от ‘геноцентрической’ (‘gene-centric’) концепции эволюции и придание большего значения действию процессов биологического развития. Сегодня на этих исследованиях основывается организмоцентрическая теория – расширенный эволюционный синтез (Extended Evolutionary synthesis, EES) (Laland et al., 2014).

Согласно ЭТЭ, «непосредственным предметом эволюции являются целостные системы развития, флуктуации которых стабилизируются в качестве необратимых изменений» (Шишкин, 2006, с. 181). Первым принцип целостности сформулировал Г. Спенсер (Spencer, 1864). Этот принцип является одним из основных в теории биологических систем Л. фон Берталанфи (Bertalanffy, 1950, 1962, 1968). ЭТЭ трактует наследственность как продукт естественного отбора и выражение телеономической (целеполагающей) на-

правленности развития к устойчивому конечному состоянию (Шишкин, 2006, 2012). Основу этой концепции составили выводы эмбриологии о регулятивных свойствах индивидуального развития и учение о естественном отборе. По ЭТЭ основным объектом отбора является фенотип, а ведущее значение в формировании наследственности принадлежит эпигенетической системе, осуществляющей онтогенез. Устойчивая траектория развития (креод) формируется в ходе стабилизации последовательных онтогенезов под действием естественного отбора.

Хотя позиции СТЭ по-прежнему сильны (см. Марков, Наймарк, 2014), но современным данным о развитии живого и установленным факторам и закономерностям макроэволюции, по моему мнению, больше соответствует ЭТЭ, развиваемая Шишкиным (1988, 2006, 2010, 2012) (таблицы 1, 2). ЭТЭ продолжает формироваться как наиболее объективный и полный взгляд на развитие потока жизни, основанный на системном подходе и представлении о развитии целостной организации.

На фенотипическом материале хорошо выявляются основные принципы эволюции, вскрываемые ЭТЭ. В ходе эволюции в различных линиях живого происходит целенаправленное, телеономически направленное изменение целостной системы развития, как и предполагает эта теория. Естественный отбор отсекает менее удачные и неудачные комбинации. При этом устойчивость процесса эволюции жизни настолько высока, что даже инадаптивные направления эволюции в некоторых случаях оказываются способными существовать достаточно долго в палеобиосферном времени.

Современное научное знание показывает, что эволюция «организменного» потока жизни представляет собой сложную, устойчивую, саморегулирующуюся систему, с ускоряющимся усложнением организации. Эволюционирующая жизнь интегрирована в общий ход преобразования планеты, зависит от него и влияет на него, формируя и преобразовывая биосферу, экосистемы и биомы. Направленное, стабилизирующее развитие системы поддерживается многочисленными обратными связями и стабилизирующими контурами (разными на разных структурных уровнях живого).

#### МАКРОЭВОЛЮЦИОННЫЙ СТРУКТУРНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОЙ МАТЕРИИ

Многие закономерности эволюции биосферы и макроэволюции относятся к классу общих свойств и закономерностей развития биологических систем. Биологические системы разных уровней образуют иерархию структурированности живой материи (von Bertalanffy, 1950, 1968). Каждая система включает в себя предыдущие системы, и общая характеристика такого ряда определяется свойствами его высшего уровня. При своем становлении система приобретает собственные принципы организации и свойства, отличные от принципов и свойств компонентов, из которых она формируется.



**Таблица 1.** Сопоставление основных постулатов теории естественного отбора Ч. Дарвина (ТЕО), синтетической теории эволюции (СТЭ), эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ) и концепции макроэволюции

Основные постулаты	ТЕО	СТЭ	ЭТЭ	Концепция макроэволюция
Элементарный материал эволюции	Наследственность и изменчивость	Ген Генотип Мутации	Целостная система развития (норма) Автономизированный онтогенез	Целостная система развития (норма), локализованная в пространстве и времени Автономизированный онтогенез
Начало изменений	Разновидности	Мутации ДНК	Перестройка целого, начинается с фенотипа и фиксируется генотипом	Перестройка целого; может начинаться с изменений любого комплекса разнообразных признаков и механизмов (структурных, эпигенетических, поведенческих и др.).
Элементарная единица эволюции	Вид	Популяция	Вид	Вид и экон
Элементарное эволюционное явление	Изменение под действием естественного отбора	Изменение генотипического состава популяции	Изменение целостной системы развития (нормы)	Изменение целостной системы развития (нормы), внутренних и внешних взаимосвязей Векторизованное освоение эволюционирующего пространства обитания
Основные механизмы и формы эволюции	Дивергенции	Дивергенции	Формирование креода развития	Разноуровневые контуры регулировок
Темпы эволюции	Постепенный	Постепенный Преимущественно равномерный	Постепенный Неравномерный	Непрерывный Неравномерный
Главный движущий фактор эволюции	Естественный отбор	Естественный отбор Движущий отбор как дифференциальное воспроизводство генотипов	Стабилизирующий отбор; изменение равновесного состояния адаптивной нормы и формирование нового креода развития.	Отбор; необходимость соответствия целостной системы развития и нормы реакции изменениям среды
Интегративные факторы			Морфогенетическое поле	Архетип; морфогенетические механизмы; экологические взаимосвязи и взаимозависимости
Иерархия таксонов	Иерархия таксонов на основе дихотомии	Иерархия таксонов на основе дихотомии или условность иерархического деления таксонов	Иерархия таксонов на основе дихотомии	Иерархия таксонов на основе дихотомии (дивергенций, адаптивной радиации) и повышения уровня организации

**Таблица 2.** Сравнение постулатов СТЭ, основанных на современных данных генетики, и концепции макроэволюции

	<b>СТЭ (по Маркову, Наймарк, 2014)</b>	<b>Концепция макроэволюции</b>
1	Размножение в геометрической прогрессии, в основе которого лежит способность молекул ДНК и РНК к репликации (копированию).	Эволюция целостных «организменных» систем, или целостных систем развития (нормы) как целеполагающий процесс освоения пространства жизни; осуществляется путем последовательной надстройки нормы и изменений нормы реакции, детерминированных как природой организмов, так и их экосистемными взаимодействиями и взаимосвязями; в основе процесса лежат морфогенетические и регуляторные механизмы. Элементарные единицы макроэволюции: вид и экон.
2	Генетическая изменчивость случайная и ненаправленная; случайные мутации – материал для эволюционного «поиска», для выбора методом проб и ошибок.	Генетическая изменчивость успешно эволюционирующих видов не выходит за рамки нормы реакции. Случайные мутации – не основной материал, а чаще помехи эволюции.
3	Наследственность. Передача не только «общеродовых характеристик», но и индивидуальных особенностей родителей.	Наследственность. Передача совокупности свойств фило, к которой принадлежит данный таксон.
4	Естественный отбор – зависимость выживания и размножения организмов от их наследственных свойств. Такая зависимость автоматически ведет к распространению генетических вариантов, обеспечивающих наиболее эффективное выживание и размножение.	Естественный отбор – пролонгирование развития устойчивой нормы целостных «организменных» систем.
5	Генетический дрейф, не позволяющей эволюции остановиться, когда отбор слабеет или вовсе прекращается.	Генетический дрейф как один из редких вариантов поддержания эволюции; ограничен из-за репродуктивной изоляции видов.
6	Секс, т. е. рекомбинирование фрагментов наследственной информации разных организмов – важнейший катализатор и ускоритель эволюции.	Рекомбинирование фрагментов наследственной информации разных макротаксонов только в относительно слабо буферных системах. Внедрения чуждой наследственной информации (ретро-вирусы и др.) как помехи эволюции.
7	Репродуктивная изоляция.	Репродуктивная изоляция.
8	Отбор и наследственность образуют «запоминающий механизм», позволяющий приближаться к оптимуму постепенно.	Отбор фиксирует и пролонгирует устойчивую норму, соответствующую изменяющемуся пространству обитания. Виды, оказавшиеся не приспособленными к новым условиям, элиминируют.

Представления об основных типах биосистем и уровнях организации живой материи менялись с развитием науки. Так, академик В.И. Вернадский (1967, 1989), основатель учения о биосфере и ноосфере, выделял четыре основных типа биосистем (особи, виды, биоценозы и биосфера). Им соответствуют четыре структурных уровня организации живой материи: организменный, популяционно-видовой, биоценотический и биосферный. Два последних обычно объединяются в один – биосферный. Анализ этих структурных уровней содержится во многих работах (Иорданский, 1994, 2001; Яблоков, Юсуфов, 2004; и др.). Кроме организменного и популяционно-видового уровней, существуют и другие микроэволюционные уровни (молекулярно-генетический, тканевый и др.).

К этим структурным уровням живой материи необходимо добавить **макроэволюционный уровень**, отражающий структуру «организменного» потока живой материи Земли в пространстве-времени (или пространстве палеобиосферного времени, по Б.С. Соколову, 2011). Макроэволюционный уровень представляет собой особый уровень интеграции живой материи. Он отражает развитие таксонов более высокого ранга, чем вид, и занимает промежуточное положение между популяционно-видовым и биосферным (экосистемным). Его элементарными единицами являются вид и экон, а элементарным явлением – изменение организменной целостности (нормы), целостной системы развития таксона, внутренних и внешних взаимосвязей и векторизированное освоение пространства обитания (таблица 1).

Макроэволюционный уровень имманентно включает в себя процессы, проходившие на популяционно-видовом и более низких структурных уровнях (микроэволюционных уровнях), а его общие свойства в значительной мере зависят от свойств палеобиосферного уровня, в который он интегрирован и регулирующим воздействиям которого подчинён.

Эволюционирующая целостность включает весь комплекс разнообразных особенностей (структурных, поведенческих, метаболических и др.). Устойчивость развивающийся фило поддерживается исторически сложившейся основой и системой разнообразных механизмов развивающейся системы, в частности, системой корреляций и топографических координаций, установленной Шмальгаузенем (1940).

В пределах эволюционирующей фило передача «базовой общности» идет от высших таксонов к низшим, а аккумуляция новых признаков осуществляются низшими таксонами (на концах ветвей), «оседание» таких признаков осуществляется в обратном направлении (в сторону базовой общности) (Рожнов, 2005). При этом доминирует общее направление макроэволюционных изменений – от высших таксонов к низшим.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПОТОКА ЖИЗНИ.  
ЭКОН КАК ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА  
ЭВОЛЮЦИОНИРУЮЩЕГО ПАЛЕОБИОСФЕРНОГО ПРОСТРАНСТВА

Начало изучения наружной оболочки Земли как области жизни восходит к Ламарку (Lamarck, 1809). Понятие «сфера жизни» впервые употребил А. Гумбольдт (Humboldt, 1845–1862), термин «биосфера» – Э. Зюсс (Suess, 1875), но по-настоящему понятие «биосфера» развил Вернадский (1926, 1989). Впервые биоту как развивающееся целое с определенным положением в пространстве и времени стал рассматривать последователь Дарвина и основоположник биогеографии и эволюционной зоогеографии А. Уоллес (Wallace, 1876). В основу его идей лег закон Дарвина (Darwin, 1859) о единстве типа и условий существования.

Современная биосфера представляет собой огромную экосистему, включающую экосистемы более низкого уровня, а также организмы и среду их обитания. Состав, структура и энергетика биосферы определяются совокупной деятельностью организмов и их взаимодействиями с окружающей средой. Экосистема (=биогеоценоз, по Сукачеву, 1947) – это незамкнутая, сложная, саморегулирующаяся структура, относительно устойчивая, имеющая вещественно-энергетические «входы» и «выходы». Экосистемы находятся в постоянном динамическом равновесии и претерпевают эволюционные изменения. В экосистемах виды тесно связаны друг с другом (трофическими, химическими и другими связями) и со многими абиотическими факторами (атмосферой и гидросферой, климатом, почвой и т. д.). В экосистемах и между ними происходит и обмен таксонами за счет эволюционных процессов и изменений пространственных отношений (миграции, расширения пространства обитания и др.). В функционировании современной биосферы проявляется действие ряда законов и правил: 1) закон сохранения структуры биосферы, или сохранения постоянства ее информационной и соматической структуры; 2) закон стремления к климаксу (к равновесию); 3) принцип экологического порядка, или закон упорядоченности заполнения пространства; реализация гомеостаза осуществляется с минимальными противоречиями между частями системы и в системе в целом; 4) закон самоконтроля и саморегуляции, способность к адаптации к изменениям окружающей среды (Goldsmith, 1981). Кроме того, развитие биосферы осуществляется в соответствии со следующими правилами: 1) правило гетерогенезиса, переплетения в ее составе различных компонентов (различающихся по геологическому возрасту и географическому происхождению); 2) принцип комплементарности (функционального взаимодействия компонентов); 3) принцип конгруэнтности (соответствия компонентов); 4) правило автоматического поддержания глобальной среды обитания живым веществом (Goldsmith, 1981; Реймерс, 1994).

В современных экосистемах коэволюция сообщества организмов с окружающей средой осуществляется таким образом, что поток энергии создает четко определенную трофическую структуру (пищевые цепи, сплетенные в пищевые сети, и трофические уровни), видовое разнообразие и круговорот веществ внутри системы. В экосистеме действуют многочисленные механизмы и обратные связи, обеспечивающие её гомеостаз и развитие; положительная обратная связь усиливает отклонение и необходима для развития; отрицательная обратная связь уменьшает отклонение на входе, стремясь к обеспечению гомеостаза системы (Одум, 1975). Совокупная деятельность всех живых организмов на планете, их взаимосвязь и процессы саморегуляции способствуют поддержанию относительного гомеостаза её биосферы.

На фоне прогрессивного развития и совершенствования биосферы (в пространстве палеобиосферного времени) разрастался, структурировался и оптимизировался поток жизни, шли микро- и макроэволюционные процессы, осуществлялось развитие разных групп организмов, совершенствовались связи между ними, структурировалось, оптимизировалось и расширялось пространство обитания, значительно изменялся облик биосферы – шло последовательное преобразование палеобиосферного пространства. Сопряженность эволюции биосферы и макроэволюции показывает, что развитие жизни идет в русле направленных экосистемных, или палеоэкосистемных, преобразований планеты. Как составляющая эволюции биосферы макроэволюция обладает такими свойствами, как самоорганизация и саморегуляция, последовательное усложнение, трансформация и дифференциация, устойчивость, этапность, сопряженность с изменениями окружающей среды (Вислобокова, 2014). Отчетливо проявляется действие таких правил, как оптимизация путей и форм эволюционных направлений и минимизация энергетических затрат.

На макрофилогенез оказывают влияние два типа экологических системных регуляторных механизмов: биоценотическая регуляция и биогеоценотическая регуляция. Первая в основном регулирует экологию таксонов и пищевые связи внутри сообществ, а вторая – воздействия, связанные с биогеохимическим круговоротом, давлением факторов среды, а также энергетические взаимодействия внутри сообществ и со средой.

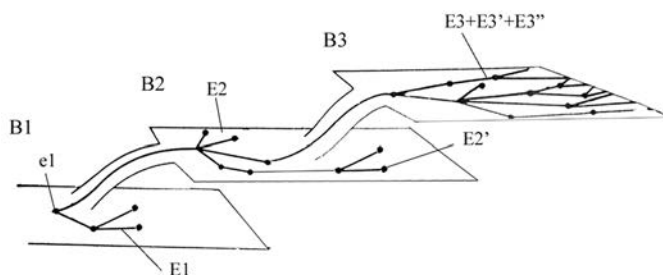
В качестве элементарной естественноисторической экологической динамической единицы эволюционирующего палеобиосферного (палеоэкосистемного) пространства мною было предложено **понятие «экон»** (таксон и пространство его обитания) (Вислобокова, 2014). Оно основано на трактовке понятия «экологическая ниша» С.С. Шварцем (1980), применяемого для современных экосистем и биосферы. По Шварцу (1980), «экологическая ниша» – это вид в среде обитания, или таксон и его экологическая ниша, т. е. экологическая ниша (s.l.).

Понятие «экологическая ниша» имеет разные трактовки. Под экологической нишей обычно понимают совокупность всех факторов среды, в пределах которых возможно существование вида (таксона) в природе. Одним из первых термин ниша (*niche*) употребил Дж. Гриннел (Grinnell, 1917) для обозначения функциональной роли и положения организма в сообществе. По Р. Одуму (1975), «ниша» – это профессия организма. Э. Пианка (1981, с. 261) определял нишу «как общую сумму адаптаций организменной единицы или как все разнообразные пути приспособления организменной единицы к определенной среде». Р. Мак-Артур (MacArthur, 1968, 1972) обратил внимание на аналогию понятий «ниша» и «фенотип» (оба связаны с неопределенным числом признаков и имеют общие переменные). При этом он показал, что для сравнения видов достаточно нескольких операционально значимых признаков.

В узком смысле экологическая ниша – это место, занимаемое видом в биотической и абиотической среде. Именно в этом смысле термин «экологическая ниша» употребляется в большинстве работ. В более широком понимании, экологическая ниша (*s.l.*) – это конкретный вид в среде его обитания (Шварц, 1980), т. е. «не просто место в природе (биотоп), а нечто, характеризующее, прежде всего, специфичностью адаптаций организма» (Татаринов, 1987, с. 42).

Понятие «экологическая ниша», применяемое в современной биологии, основано на модели, предложенной Дж. Хатчинсоном (Hutchinson, 1965). Модель предполагает, что экологическая ниша представляет собой часть воображаемого многомерного пространства (гиперобъема), отдельные измерения которого соответствуют факторам, необходимым для нормального существования вида. В.В. Жерихин (1994) предложил свести неопределенно большое число измерений ниши Хатчинсона к трем обобщенным: (1) организации носителя *e* ниши, (2) используемым ресурсам и (3) лимитирующим факторам нересурсной среды (условиям).

Для изучения эволюции палеоэкосистем и биосферы Земли больше подходит экологическая ниша (*s.l.*), в трактовке Шварца, в ее динамике, для такой ниши я предложила название «экон». Эконы – это конкретные виды с их связями со средой обитания (т. е. суммой взаимодействий с окружающей средой) в динамике их существования и развития в условиях эволюционирующей палеобиосферы. Сумма всех взаимодействий вида (таксона) со средой отражает суммарное воздействие всех абиотических и биотических факторов среды, в пределах которых возможно его существование. Экон можно рассматривать в качестве минимальной единицы эволюционирующего палеобиосферного пространства (биосферного континуума) (рис. 2). Он несет информацию о таксоне, с его историческим прошлым и возможным будущим, детерминированным и направленным. Анализ эволюции экон в пространственно-временном континууме может ограничиваться в каждом конкретном случае необходимыми для исследования параметрами.



**Рис. 2.** Элементарная схема пространственно-временной эволюции биосферы планеты: В – биосфера, Е – экосистема, е – экон (Вислобокова, 2014). Использован принцип построения эволюционной модели А.Н. Северцова.

Процесс прогрессивной экспансии жизни на нашей планете совершается на основе создания в ходе филогенеза новых экологических ниш (Шварц, 1980), т. е. экон. В ходе эволюции «в круговорот биосферы вовлекаются все новые и новые потенциальные среды жизни, повышается продуктивность и стабильность отдельных биогеоценозов и биогеоценотического покрова Земли в целом, создаются предпосылки создания все новых экологических ниш, это гарантирует бесконечность эволюции в пространстве и времени» (Шварц, 1980, с. 253).

Экон как единица палеобиосферного пространства включает в себя две составляющие, это: (1) «организменный» компонент, или таксон, и (2) сумма связей таксона с пространством жизни (пространством обитания).

В отличие от модели Хатчинсона, гиперобъем экона включает не только факторы окружающей среды, необходимые для существования таксона, но и сам таксон. Экон отражает целостность таксона и среды в её динамике и может быть применен для построения аналитических моделей эволюции биосферы. Экон может рассматриваться как несущий информацию участок, или объём, эволюционирующей экосистемы (по аналогии с экконом, несущим информацию участком гена). Он же может быть использован для моделирования экосистемных процессов, а также для процессов макроэволюции (адаптациогенеза и экогенеза) в эволюционирующем палеобиосферном пространстве.

#### ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ И «ПРОСТРАНСТВО ПЕРЕХОДА»

Все организмы адаптированы к среде, в которой обитают, и приобретают новые адаптации в ходе своей эволюции в постепенно или быстро меняющихся условиях окружающей среды. Один из основных законов макроэволюции – закон расширения пространства обитания и адаптаций. Он проявляется как в общем направлении эволюции жизни, так и в эволюции ее крупных ветвей, некоторые из которых смогли независимо освоить все три основные среды обитания (наземную, водную и воздушную) (например, динозавры, птицы и млекопитающие).

Подобно сетчатой (ретикулярной) эволюции (чередование дивергенций и слияний разных ветвей одного ствола), выявленной как одна из форм видообразования Ф.Г. Добжанским (Dobzhansky, 1937), многочисленные и разнообразные взаимосвязи и взаимовлияния в системе «макроэволюция-биосфера» также могут быть образно представлены в виде сложной, объемной сетчатой структуры, разворачивающейся в пространстве-времени.

К основным функциям макроэволюции относятся:

1. Структурирование потока жизни путем перехода на более высокий уровень организации и формирования таксонов более высокого ранга, чем вид (родов, семейств, отрядов, классов и т. д.). Структурирование осуществляется в основном за счет дифференциации (дивергенций и адаптивных радиаций) и качественного изменения целостной организации вида в узловых точках (пространствах перехода).

2. Канализация и пролонгирование процесса эволюции – в основном за счет морфогенетических механизмов, развития регуляторных систем и регулирующих (гомеостатических) механизмов, обеспечивающих прогрессивное усложнение организации и расширение пространства обитания. Стабилизирующая (гомеостатическая) форма отбора ведет к стабилизации (повышению устойчивости) органических систем, оптимальных для определенных пространственно-временных условий, и прогрессивной автономизации онтогенеза, которые сочетаются с перестройкой генетических структурных и регуляторных систем и механизмов. Пролонгирование обеспечивается последовательным качественным повышением уровня организации в узловых точках (пространствах перехода).

3. Интеграция потоков жизни в пространственно-временной континуум биосферы (эволюционирующее пространство палеобиосфер, по Б.С. Соколову); за счет действия разнообразных экосистемных регуляторных контуров.

4. Оптимизация эволюции – вычленение неэкономичных вариантов, обеспечивающее экономизацию пролонгирования линий жизни (филогенетических ветвей).

Эволюцию конкретной филогенетической линии организмов, как и эмбриогенезы, можно рассматривать как самосборку, ход которой предопределен, с одной стороны, исторически сложившимися структурной целостностью (основами организации) и целостностью системы развития таксонов, а с другой – направленно меняющимися факторами среды.

Сжатие и оптимизация информации в ходе макроэволюции прослеживается не только на фенотипическом материале (например, в эмбриональном развитии позвоночных и человека), но и на генотипическом, в частности, в сокращении размеров геномов. Размер генома у млекопитающих и птиц намного меньше, чем у Protozoa и многих беспозвоночных (см. Марков, Коротаев, 2009, рис. П. 2).



Эволюционные изменения на фенотипическом материале могут выглядеть как постепенные, без резких преобразований. Но при этом в целостной системе таксона они сопровождаются существенными преобразованиями, затрагивающими как структуры и механизмы осуществления онтогенезов, так и генотипические структуры (в том числе структуры генома). Кроме генетических и онтогенетических регуляторов развития организмов существуют и экосистемные регуляторы, влияющие на развитие. Кроме разнообразных биотических факторов на организмы влияет множество абиотических факторов (температура, давление, влажность, напряженность магнитного поля, особенности химического состава среды и др.).

Крупные преобразования фенотипов в филогенетических линиях и появление крупных таксонов всегда осуществлялись во время крупных перестроек биосферы. Макрособытия меньшего масштаба (например, появление родов и видов) обычно происходили при изменении условий окружающей среды меньшего масштаба и при начальных изменениях адаптиогенеза и экогенеза. Такие макрособытия хорошо прослеживаются у *Mammalia* в плейстоцене на фоне флуктуации ландшафтно-климатических изменений при общем тренде к похолоданию планеты.

Пусковые механизмы популяционно-видового уровня («векторизированные внутривидовые изменения») (Тимофеев-Ресовский и др., 1969, с. 158) на макроэволюционном уровне сменяются векторизированным освоением видами пространства обитания, контролируемым системой внутренних и внешних запретов, а также возможной нормой реакции, и направляемым общим ходом гео- и биогенеза планеты. Поддержание гомеостаза обеспечивается механизмами обратной связи.

Макроэволюционное новшество возникает как каскадный процесс, начинающийся со сдвига нормы реакции организмов в направлении давления среды (отбора) и заканчивающийся фиксацией новой нормы естественным отбором (Шишкин, 2006, 2012). Пусковые механизмы макроэволюционного события могут быть самыми разнообразными (от биохимических и тканевых изменений до экологических и этологических). В процессе эволюции происходит смещение средних значений эволюционирующей нормы таксона в направлении давления отбора, т. е. в сторону наибольшего соответствия изменениям среды. Основой для новой нормы служит дестабилизация прежней нормы и/или значительное расширение прежней нормы (рост изменчивости, распространения и др.) в направлении давления отбора. Рост изменчивости отражает расширение (или смещение) нормы реакции в сторону давления среды (положительная обратная связь). Новая адаптивная норма фиксируется естественным отбором. Эволюционное событие может привести к формированию нового крупного макротаксона. В процессе эволюции приобретенные адаптации широкого значения закрепляются системой координаций и корреляций с другими признаками и становятся основой устойчивости таксона.

Векторы направленности изменений успешно эволюционирующего таксона обычно совпадают с векторами воздействий меняющейся (эволюционирующей) среды, но при резких изменениях среды или из-за каких-либо внутренних системных сбоях (например, при инадаптивной эволюции) могут и не совпадать с ними. Совпадение ведет к росту положительной обратной связи и, следовательно, к поддержанию эволюции и возможному ее ускорению. Если норма реакции в ходе эволюции сокращается, то значительные изменения среды могут привести к вымиранию таксона. Если внешние воздействия противоположны общему направлению эволюции таксона, изменения нормы реакции должны быть достаточными, чтобы их компенсировать. В противном случае, таксон может подвергнуться элиминации.

Хотя темпы эволюции в разных группах различны, но, в целом, прослеживается такая закономерность: протяженность «пространства перехода» ( $T_{m1} \rightarrow T_{m2}$ ) таксона ( $m$ ) во времени ( $t$ ) меньше при переходе низших макротаксонов (вида, рода, семейства) и больше – между высшими макротаксонами (типами, классами, отрядами); т.е. она возрастает с рангом таксона.  $T_{m1} \rightarrow T_{m2}$  при род-предок  $\rightarrow$  род-потомок  $<$   $T_{m1} \rightarrow T_{m2}$  при отряд-предок  $\rightarrow$  отряд-потомок  $<$   $T_{m1} \rightarrow T_{m2}$  при класс-предок  $\rightarrow$  класс-потомок и т. д. (схема)

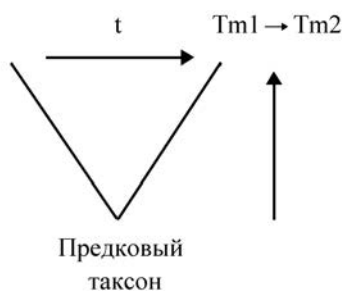


Схема «пространства перехода»

Хорошо известно, что если организмы существуют в течение длительного геологического времени в практически неизменных условиях среды, то они структурно почти не меняются (например, живые ископаемые: ланцетник *Amphioxus*, целокант *Latimeria chalumnae*). Адаптационная составляющая у таких организмов остается практически неизменной. Процесс эволюции высокоорганизованных пластичных групп со значительной амплитудой нормы реакции при изменении существующих трендов среды может значительно ускоряться. К таким группам относились многие плейстоценовые млекопитающие.

Пространство перехода от одного макротаксона к другому может быть не очень протяженным во времени и представлять собой пространство дивергенции или адаптивной радиации вида-родоначальника (или рода), стоящего в основании ветви. Из пучка возможностей, пучка видов базального рода, об-

разовавшихся в результате адаптивной радиации, может произойти несколько успешных (магистральных) эволюционных линий.

Анализ макроэволюционного процесса конкретной линии в его связи с изменением пространства обитания лучше начинать с анализа экона предкового вида, эволюционные потенции которого согласуются с происходящими направленными биомными, экосистемными и биосферными перестройками. При стабилизирующем отборе в ходе прогрессивной эволюции наибольшее преимущество в эволюции имеют фенотипы со средними значениями размаха изменчивости, или нормы реакции.

Формирование макроэволюционных новшеств приурочено к «пространству перехода» между группой-предком и группой-потомком в узловых точках филогенеза. «Пространство перехода» представляет собой область реализации определенных морфогенетических изменений за определенное время. Протяженность «пространства перехода» во времени зависит от ранга и специфики анализируемых групп. На низших стадиях эволюции жизни на Земле «пространство перехода» имело значительную протяженность во времени (млрд лет). Эконы видов в качестве основателей царств или типов можно теоретически представить только для самой ранней биоты Земли. Скорость макроэволюции тогда была намного меньше, чем в фанерозое. В фанерозое на формирование новшеств, составивших основу класса *Mammalia* или его отрядов, потребовались, по-видимому, миллионы и сотни тыс. лет. Становление групп ранга отряда и подотряда у *Mammalia* могло занимать миллионы лет. Так, дивергенция надотряда *Cetartiodactyla* на китообразных (отряд *Cetacea*) и парнопалых (отряд *Artiodactyla*) могла произойти в палеоцене (65–55 млн. л.н.) от базальных форм, близких по строению к генерализованному типу меловых наземных *Eutheria* (Вислобокова, 2013). Адаптивная радиация отряда *Artiodactyla* с образованием подотрядов мозолоногих (*Tylopoda*), жвачных (*Ruminantia*) и свинообразных (*Suiformes*) осуществлялась в начале эоцена (~55–50 млн. л.н.). В ее основании стояли формы, морфологически и экологически близкие к роду *Archaeomeryx*, сохранявшему значительное сходство с меловыми генерализованными *Eutheria*.

#### О ПЕРСПЕКТИВАХ ПОИСКА МАКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ МАРКЕРОВ НА МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОМ МАТЕРИАЛЕ

Современные исследования в области генетики развития, эпигенетики и Evo-Devo уточняют ряд важных деталей процессов эволюционного развития (Jablonska, Lamb, 1995; Carroll et al., 2001; Pennisi, 2002, 2008; Carroll, 2005, 2008a, b; Jablonska, Gal, 2009; и др.). Исследования показали возможность эпигенетической природы наследования, роль метилирования ДНК (ее модификации без изменения ее нуклеотидной последовательности) в формировании эпигенетических систем наследования, важность эпигенетических механизмов в переключении развития.

Показано, что при сильном давлении среды эволюция может начаться с изменения фенотипа (идти по «phenotype-first» пути) с последующими генетическими изменениями, которые следуют за формированием морфологических и других фенотипических новообразований, а не инициируют их (West-Eberhard, 2003).

Установлено, что незапрограммированная перестройка может происходить под воздействием среды за счет пластичности механизмов развития. Некоторые исследователи предполагают, что на ранних стадиях макроэволюции изменения многоклеточных организмов могли быть связаны с эпигенетическими механизмами этого ряда (Müller, Newman, 2003).

Подтверждается и возможность негенетической передачи наследственных признаков; например, с надгенетическими процессами могут быть связаны изменения поведения и символов в историческом развитии разных организмов, в том числе человека (Jablonska, Lamb, 2014).

Выявлена возможность формирования новшеств при межвидовых взаимодействиях (Lawrence et al., 2012).

Все эти исследования поставили под сомнение основной постулат СТЭ о ведущей роли мутаций в эволюции и лучше согласуются с ЭТЭ и представлениями о важнейшей роли регуляторных процессов в эволюции морфогенеза (см. Шмальгаузен, 1946; Шишкин, 1988, 2012; и др.), а также с макроэволюционными процессами.

Современные данные филогеномики подтверждают возможность существования «маркеров» макроэволюционных событий и возможность выявления системных преобразований геномов, соответствующих макроэволюционному уровню (Reik, 2007; Putnam et al., 2008; Lowe et al., 2011; и др.). Они говорят и о необходимости дальнейшего поиска сильных филогенетических сигналов (Salichos, Rokas, 2013). По имеющимся на сегодня данным (Ohno, 1970; Patthy, 1999; Brown, 2006; Hittinger, Carrol, 2007; Rodin, Rodin, 2008; и др.), с макроэволюционным уровнем могут быть связаны следующие генетические процессы:

- 1) резкое усиление избыточности системы – резкий рост генетической информации (за счет дубликации генов, полиплоидизации, а также, возможно, симбиогенеза, трансдукции генетического материала из одного таксона в другой и др.);
- 2) комбинаторное распределение признаков (перекombинирование генов);
- 3) структуризация;
- 4) оптимизация, обеспечивающая экономизацию пролонгирования и дальнейшей эволюции линий жизни, филогенетических линий.

Избыточность любой системы по каким-то параметрам по отношению к условиям функционирования системы служит основой, которая обеспечивает новый виток в развитии системы – дает новый импульс к расширению ее функций или переходу на новый уровень развития. Периодическое резкое усиление избыточности прослеживается не только на генетических материа-

лах (дупликация генома и др.), но и на морфологических характеристиках (изменениях фенотипов). В палеонтологии хорошо известны такие явления, как избыточная видовая изменчивость у анцестральных видов и избыточность гетерохроний у переходных групп.

Все генетические изменения осуществляются с помощью относительно немногих генетических инструментов. В канализированность развития жизни и целостной сущности (целостной организменной системы) вносят свой вклад и «рамки возможностей» генетических преобразований, осуществляющихся с помощью этих инструментов.

Установлено, что в ходе эволюции в разных линиях действуют сходные механизмы регуляции. Возникновение таксонов высокого ранга может быть связано с существенным изменением регуляторных механизмов, формированием новых, более сложных сетей взаимосвязей и взаимодействий. Возникновение гомологичных органов у разных групп в значительной мере обусловлено гомологией клеточных и молекулярных механизмов, регулирующих план строения и развитие органов.

Интересные результаты дает изучение млекопитающих, расшифровка геномов человека и приматов и поиск филогенетических маркеров (IHGSC, 2001; Mikkelsen et al., 2005; Reik, 2007; Scally et al., 2012; Monaco et al., 2015; Sudmant et al., 2015; и др.).

Сравнение 29 видов плацентарных млекопитающих позволило подойти к созданию генетической карты эволюции человека. Из 3.6 млн. функциональных участков ДНК (~5.5% генома) около трети принадлежат белок-кодирующим последовательностям и две трети – регуляторным. Выявлено 280 тыс. регуляторных участков, происходящих из фрагментов мобильных генетических элементов; эволюция 563 участков шла ускоренными темпами у предков человека после отделения этой ветви. Было установлено, что консервативные участки генома, мало отличающиеся у разных видов плацентарных, имеют низкую вариабельность и у *H. sapiens*. Многие сайты с ограниченной эволюционной пластичностью у разных видов плацентарных и у *H. sapiens* варьируют одинаковым образом (Lindblad-Toh et al., 2012). Выявленное сходство *H. sapiens* с остальными видами плацентарных говорит не только о сходном давлении отбора, но также отражает канализированность развития, которое осуществлялось при сохранении базовой структурной и регуляторной общности и достаточно узких рамок вариабельности.

Интересные данные получены при изучении геномов 13 горилл из двух популяций (Xue et al., 2015). Значительная гомозиготность и потеря высоко разрушительных генетических вариантов показывает, что популяция прошла через «бутылочное горлышко» и инбридинг. Генетические изменения произошли, по-видимому, около 20 тыс. л. н. и, возможно, были связаны с изменением климата и человеческим фактором. Установлено, что геномы в малых

популяциях способны очищаться от опасных мутаций путем инбридинга; таким способом сохраняется устойчивость популяции.

Особый интерес в связи с проблемой поиска генетических особенностей макроэволюции представляет изучение «узловых точек» радиации и дивергенции высших таксонов (типов, классов, отрядов). В этих точках возможна «генетическая фиксация» процессов оптимизации, перепрограммирования и пролонгирования программы целостного развития целостных биосистем (фил). Несомненно, что для получения результатов необходимы широкие комплексные исследования: изучение процессов системной реорганизации геномов, сопоставление возможных генетических «сигналов» макроэволюционных изменений отдельных фил (таксонов) с фенотипическими изменениями этих фил в «узловых» точках. Хорошим материалом для таких исследований служат высокоорганизованные группы с длинной геологической историей, в частности, млекопитающие.

Необходима и дальнейшая разработка исследований генетических аспектов взаимосвязей организмов в биогеоценозах, на что одним из первых обратил внимание академик Н.П. Дубинин (1970). Их недооценка может приводить к искаженным картинам родства, получаемым на основе данных филогенетики. Например, возможные черты кажущегося генотипического сходства лани *Dama dama* L. и большерогого оленя *Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1799) могут быть связаны не только с гомоплазией и общностью происхождения триб Cervini и Megacerini, к которым эти виды соответственно принадлежат (см. Вислобокова, 2012; Vislobokova, 2012), но и с их сходным положением в биогеоценозах.

#### ОСНОВНЫЕ ПОСТУЛАТЫ КОНЦЕПЦИИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Основные постулаты концепции макроэволюции основываются на сумме знаний, накопленных к настоящему времени благодаря исследованиям многих замечательных ученых. Некоторые из этих постулатов следуют из теории естественного отбора Дарвина, большая часть постулатов соответствует ЭТЭ Шишкина. Они могут быть кратко сформулированы следующим образом:

1. Макроэволюция – реальный многофакторный интегральный процесс, осуществляющийся на макроэволюционном структурном уровне организации живой материи.

2. Основным материалом для макроэволюции служит «организменная» целостность (норма), локализованная в пространстве и времени в виде определенных видов. Филогенез осуществляется, как правило, через автономизированный онтогенез и изменение нормы реакции.

3. Главным фактором макроэволюции является отбор; необходимость соответствия сложившейся целостности изменениям среды. Естественный отбор осуществляет фиксацию и пролонгирование развития устойчивой нормы целостных «организменных» систем (таксонов), соответствующих изменяюще-

муся пространству обитания. Таксоны, оказавшиеся не приспособленными к новым условиям жизни, элиминируют.

4. Наименьшей единицей макроэволюции является вид, а наименьшие эволюционные события – трансформация вида в вид или вида в род.

5. Иерархия таксонов – реальное явление, которое отражает последовательную соподчиненную структурированность потоков жизни; осуществляется на основе дихотомии (дивергенций, адаптивной радиации) и отражает расширение «суммы жизни» (по Дарвину) и повышение уровня организации.

6. Элементарное макроэволюционное явление – изменение «организменной» целостности (нормы), целостной системы развития, внутренних взаимосвязей и взаимодействий, а также внешних взаимосвязей, осуществляющихся в ходе векторизированного освоения пространства обитания.

Эволюция целостных «организменных» систем как целеполагающий процесс освоения пространства жизни осуществляется путем последовательной надстройки нормы и изменений нормы реакции, детерминированных как природой организмов, так и их экосистемными взаимодействиями и взаимосвязями; в основе процесса лежат разнообразные регуляторные механизмы, в том числе морфогенетические. Наследственность понимается как передача таксону совокупности свойств предшествующей стадии развития филы, к которой принадлежит данный таксон. Случайные мутации относятся к помехам эволюции, а не к основным материалам эволюции.

7. Интегративные факторы – исходная исторически сложившаяся организационная структура (архетип), морфогенетические механизмы развития и эпигенетические механизмы регуляции, в том числе экосистемные.

8. Макроэволюция в целом имеет дивергентный характер, макротаксоны по происхождению монофилетичны, т.е. происходят от единственного предкового вида (в системе «макроэволюция–биосфера» – от единственного экона).

9. Макроэволюция начинается с перестройки целостной системы развития; может начаться с изменений любого комплекса разнообразных признаков и механизмов (структурных, эпигенетических, поведенческих и др.).

10. Основные механизмы макроэволюции – разнообразные, разноуровневые контуры регулировок (от микроэволюционных до биосферных), системы положительных и отрицательных обратных связей.

11. Темпы эволюции разнообразны: от постепенных до неравномерных. Потоки живой материи неоднородны и скорость их изменений зависит от многих факторов, наряду с «постепенным» изменением, в них происходили и резкие изменения (адаптивные радиации, трансформации, элиминации и др.).

12. Макроэволюция в целом имеет направленный характер, определяемый как развитием филы, так и системой палеобиосферных воздействий (влиянием биотических и абиотических факторов).

13. Макроэволюционные процессы вплетены в эволюционирующее палеобиосферное пространство и последовательно формируют его; изменения палеобиосферного структурного уровня организации живой материи и существующие в нем биотические и иные связи оказывают важное регулирующее воздействие на эволюцию фил.

14. Макроэволюция в целом осуществляется закономерно в русле гео- и биогенеза планеты. В макроэволюции преобладают детерминированные процессы; стохастические и случайные процессы играют в этом процессе подчиненную роль.

Вопрос о соотношении закономерного и случайного в эволюции один из важнейших. Эволюция путем мутаций, отстаиваемая СТЭ, предполагает, что основную роль в эволюции играет случайность. При альтернативном взгляде ЭТЭ на эволюцию телеономической (целеполагающей) процесс случайности отводится подчиненное положение. Подчиненную роль случайности подтверждает системный подход к изучению эволюции – анализ развития жизни как целостного процесса эволюции организмов и их окружающей среды. Данные эволюционной биологии, эволюционной биологии развития, генетики и палеонтологии свидетельствуют о направленном, канализированном развитии жизни Земли – закономерном развертывании ленты жизни (телеологическом, т. е. закономерном, процессе). К случайным процессам в макроэволюции, по всей видимости, могут быть отнесены лишь некоторые «сбои» (ошибки) в эволюции организмов. У млекопитающих в результате таких «сбоев» могли развиваться инадаптивные направления эволюции, установленные В.О. Ковалевским (1875). Они выявлены, в частности, у некоторых групп копытных (*Enthelodontidae*, *Condylarthra* и др.).

Для дальнейшей разработки концепции макроэволюции организмов необходимо продолжить системное исследование этого процесса, опираясь на интеграцию данных разных наук о жизни.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С.* Номогенез, или эволюция на основе закономерностей // Тр. Геогр. ин-та. 1922. Т. 1. 321 с.
- Берг Л.С.* Труды по теории эволюции, 1922–1930. Л.: Наука, 1977. 387 с.
- Берталанфи Л. фон.* Общая теория систем – критический обзор / Исследования по общей теории систем. Сборник переводов. М.: Прогресс. 1969. С. 23–82.
- Биологический энциклопедический словарь / Ред. М.С. Гиляров. М.: Советская энциклопедия. 1986. 832 с.
- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Теоретические основы селекции растений. Т. 1. М.-Л.: Сельхозгиз. 1935. С. 75–128.
- Вернадский В.И.* Биосфера. Л.: Научн. хим.-техн. изд-во. 1926. 146 с.
- Вернадский В.И.* Биосфера. М.: Мысль. 1967. 376 с.
- Вернадский В.И.* Биосфера и ноосфера. М.: Наука. 1989. 258 с.
- Вислобокова И.А.* Об основных закономерностях исторического развития и классификации *Ruminantia* // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 3–14.
- Вислобокова И.А.* Древнейший представитель *Entelodontoidea* (*Artiodactyla*, *Suiformes*) из среднего эоцена местонахождения Хайчин-Ула II, Монголия, и некоторые закономерности эволюции этого надсемейства // Палеонтол. журн. 2008. № 6. С. 69–80.



- Вислобокова И.А.* О происхождении Cetartiodactyla: сравнение данных эволюционной морфологии и молекулярной биологии // Палеонтол. журн. 2013. № 3. С. 83–97.
- Вислобокова И.А.* Эволюция биосферы и макроэволюция. М.: ГЕОС. 2014. 168 с.
- Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэфф Р.А.* Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. 1997. Т. 28. № 5. С. 325–343.
- Дубинин Н.П.* Общая генетика. М.: Наука. 1970. 488 с.
- Жерихин В.В.* Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. 1994. С. 13–20.
- Закян С.М., Власов В.В., Дементьева Е.В.* Эпигенетика. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2012. 592 с.
- Иорданский Н.Н.* Макроэволюция. Системная теория. М.: Наука. 1994. 112 с.
- Иорданский Н.Н.* Эволюция жизни. М.: Академия. 2001. 425 с.
- Иорданский Н.Н.* Макроэволюция: макрогенез и типогенез // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65. № 6. С. 451–463.
- Кейлоу П.* Принципы эволюции. М.: Мир. 1986. 128 с.
- Кимура М.* Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир. 1985. 394 с.
- Ковалевский В.О.* Остеология двух ископаемых видов из группы копытных Entelodon и Gelocus // Изв. Импер. об-ва любит. естествознан. антропол. этногр. 1875. Т. 16. С. 1–59.
- Майр Э.* Популяция, виды и эволюция. М.: Мир. 1974. 460 с.
- Марков А.В., Коротаев А.В.* Гиперболический рост в живой природе и обществе. М.: URSS. 2009. 198 с.
- Марков А., Наймарк Е.* Эволюция. Классические идеи в свете современных данных. М.: Аст. 2014. 656 с.
- Медников Б.М.* О реальности высших систематических категорий // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35. № 5. С. 659–665.
- Николис Г., Пригожин И.* Самоорганизация в неравновесных системах. М.: Мир. 1979. 512 с.
- Одум Р.* Основы экологии. М.: Мир. 1975. 740 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир. 1981. 399 с.
- Расницын А.П.* Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Рус. энтопол. об-ва. 2002. Т. 73. С. 1–108.
- Раутиан А.С.* Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции / Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. 1988. С. 76–118.
- Раутиан А.С.* Букет законов эволюции / Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: КМК. 2006. С. 20–38.
- Реймерс Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Россия молодая. 1994. 367 с.
- Рожнов С.В.* Морфологические закономерности становления и эволюции высших таксонов иглокожих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: КМК. 2005. С. 156–170.
- Рожнов С.В.* Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и архаическое многообразие по данным палеонтологии / Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: КМК. 2006. С. 134–151.
- Рожнов С.В.* Роль гетерохроний в становлении планов строения высших таксонов иглокожих // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 2. С. 155–166.
- Розанов А.Ю.* Некоторые закономерности эволюции археоциат. М.: Наука. 1973. 164 с.
- Розанов А.Ю.* Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 41–49.
- Розанов А.Ю.* Условия жизни на ранней Земле после 4.0 млрд. лет назад // Проблемы происхождения жизни. М.: РАН. 2009. С. 185–197.
- Розанов А.Ю.* Проблема изучения жизни на ранней Земле // Астробиология: от происхождения жизни на Земле к жизни во Вселенной. Тез. докл. Пушино: РАН. 2012. С. 32.
- Рэфф Р., Кофмен Т.* Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир. 1986. 404 с.
- Северцов А.Н.* Главные направления эволюционного процесса. М.: Изд-во Думнова. 1925. 153 с.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1939. 610 с.
- Северцов А.Н.* Этюды по эволюции: Индивидуальное развитие и эволюция. Собр. соч. Т. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1945. С. 19–216.
- Северцов А.Н.* Главные направления эволюционного процесса. 3-е изд. М.: Изд-во МГУ. 1967. 139 с.
- Северцов А.С.* Становление ароморфоза // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34. № 1. С. 21–35.
- Северцов А.С.* Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ. 1981. 317 с.

- Северцов А.С. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ. 1990. 272 с.
- Соколов Б.С. Палеонтология докембрия и акрохроны биосферной эволюции (к теории расширяющейся биосферы) // Темпы эволюции органического мира и биостратиграфия. Мат-лы 57 сес. Палеонтол. об-ва. СПб. 2011. С. 3–10.
- Сукачев В.Н. Основы теории биогеоценологии // Юбилейный сборник АН СССР. М.-Л.: Наука. 1947. С. 283–304.
- Сукачев В.Н. Биогеоценоз как выражение взаимодействия живой и неживой природы на поверхности Земли: соотношение понятий «биогеоценоз», «экосистема», «географический ландшафт» и «фация» // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука. 1964. С. 5–49.
- Татаринов Л.П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы эволюции. М.: Наука. 1976. 258 с.
- Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции. М.: Наука. 1987. 251 с.
- Татаринов Л.П. Филогенетические исследования, классический дарвинизм, кладистический анализ, молекулярная генетика // Палеонтол. журн. 2002. № 3. С. 3–12.
- Татаринов Л.П. Молекулярная генетика и эпигенетика в механизмах морфогенеза // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 3. С. 165–169.
- Тахтаджян А.К. Тектология: история и проблемы // Системные исследования. М.: Наука. 1971. С. 200–277.
- Тахтаджян А.Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1593–1603.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 1969. 408 с.
- Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. М.: Изд. Сабашниковых. 1923. 288 с.
- Чернов Г.Г. Законы теоретической биологии. М.: Знание. 1990. 64 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 1980. 280 с.
- Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. 1988. С. 142–169.
- Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Палеонтол. журн. 2006. № 3. С. 179–198.
- Шишкин М.А. Эволюционная теория и научное мышление // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 3–17.
- Шишкин М.А. Системная обусловленность формообразования и ее проявление в палеонтологической летописи // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 3–15.
- Шмальгаузен И.И. Интегрирующие факторы эволюции // Природа. 1938а. № 6. С. 36–47.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1938б. 144 с.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1940. 231 с.
- Шмальгаузен И.И. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 3. С. 307–354.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1946. 396 с.
- Шмальгаузен И.И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Изд-во АН СССР. 1964. 132 с.
- Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука. 1968. 223 с.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа. 2004. 336 с.
- Bertalanffy L. von. The theory of open systems in physics and biology // Science. 1950. V. 111. P. 23–29.
- Bertalanffy L. von. General system theory. N-Y: Brazziler. 1968. 289 p.
- Brigandt I., Love A.C. Evolutionary novelty and the Evo-Devo synthesis: field notes // Evol. biol. 2010. V. 37. P. 93–99.
- Brown T.A. Genomes. 3 ed. Oxford: Wiley-Liss. 2006. 736 p.
- Carroll S.B. Endless forms most beautiful: the new science of Evo-Devo and the making of the animal kingdom. N-Y: W.W. Norton. 2005. 350 p.
- Carroll S.B. Evo-Devo and an expanding evolutionary synthesis: a genetic theory of morphological evolution // Cell. 2008a. V. 134. P. 25–36.
- Carroll S.B. Frequent and widespread parallel evolution of protein sequences // Mol. biol. evol. 2008b. V. 25. P. 1943–1953.

- Carroll S.B., Grenier J.K., Weatherbee S.D.* From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design. MA, Malden: Blackwell sci. 2001. 214 p.
- Cope E.D.* The primary factors of organic evolution. Chicago: The open court publ. Co. 1896. 547 p.
- Darwin Ch.* The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: J. Murray. 1859. 490 p.
- de Beer G.R.* Embryology and Evolution. Oxford: Oxford univ. press. 1930.
- de Beer G.R.* Embryos and ancestors. 3 ed. Oxford: Oxford univ. press. 1958.
- Depéret Ch.* Les transformation de monde animal. Paris: E. Flammarion. 1907. 360 p.
- de Vries H.* Die Mutations theorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreich. Bd I, II. Leipzig: 1901. 1903.
- Dobzhansky Th.* Genetics and the origin of species. N-Y: Columbia univ. press. 1937. 364 p.
- Dollo L.* Les lois de l'évolution // Bull. soc. belge geol. paleontol. hydrol. 1893. V. 7. P. 164–166.
- Eimer T.* Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig: Engelmann. 1897. 513 S.
- Elbe G.J.* The macroevolution in phenotypic integration // Phenotypic integration. Studying of the ecology and evolution of complex phenotypes / Eds M. Pigliucci, K. Preston. N-Y: Oxford univ. press. 2005. P. 253–273.
- Eldredge N., Cracraft J.* Phylogenetic patterns and evolutionary process. N-Y: Columbia univ. press. 1980. 349 p.
- Eldredge N., Gould S.J.* Punctuated Equilibria: An alternative to phyletic gradualism // Models in paleobiology / Ed. T.J.M. Schopf. San Francisco: Freeman, Cooper. 1972. P. 82–115.
- Erwin D.H.* Macroevolution: Seeds of diversity // Science. 2005. V. 308. P. 1752–1753.
- Erwin D.H.* Microevolution and Macroevolution are not governed by the same processes // Contemporary debates in philosophy of biology / Eds F. Ayala, R. Arp. Malden: Wiley-Blackwell. 2010. P. 180–193.
- Erwin D.H.* Macroevolution: dynamics of diversity // Current biol. 2011. V. 21. № 24. P. R1000–1001.
- Fraser D., Gorelick R., Rybczynski N.* Macroevolution and climate change influence community assembly of North American hooved mammals // Biol. j. Linnean soc. 2015. V. 114. P. 485–494.
- Frommlet F., Bogdan M., Ramsey D.* Phenotype and Genotypes. London: Springer. 2016. 222 p.
- Futuyama D.J.* Can modern evolutionary theory explain macroevolution? // Macroevolution. Explanation, interpretation and evidence / Eds E. Serrelli, N. Gontier. Switzerland: Springer intern. publ. 2015. P. 29–86.
- Goldschmidt R.* The material basis of evolution. New Haven: Yale univ. press. 1940. 436 p.
- Goldschmidt R.* Theoretical genetics. Berkeley: univ. California press. 1955. 563 p.
- Goldsmith E.* Thermodynamics or Ecodynamycs // Ecologist. 1981. V. 11. № 4. P. 178–195.
- Gould S.J.* Ontogeny and phylogeny. Cambridge, MA: Harvard univ. press. 1977. 501 p.
- Gould S.J.* Punctuated equilibrium. Cambridge, MA: Harvard univ. press. 2007. 396 p.
- Gould S.J., Eldredge N.* Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. № 3. P. 115–151.
- Grantham T.* Is macroevolution more than successive rounds of microevolution? // Palaeontology. 2007. V. 50. № 1. P. 75–85.
- Gregory W.K.* The order of mammals // Bull. Amer. mus. nat. hist. 1910. № 27. P. 1–524.
- Grinnell J.* The niche relationships of the Californian thrasher // The Auk. 1917. V. 34. P. 427–433.
- Haeckel E.* Generale morphologie der organismen. Bd 1–2. Berlin: Reimer. 1866. Bd 1. 574 S.; Bd 2. 462 S.
- Haldane J.B.S.* The part played by recurrent mutation in evolution // Amer. nat. 1933. V. 67. P. 5–19.
- Hittinger C.T., Carroll S.B.* Gene duplication and the adaptive evolution of a classic genetic switch // Nature. 2007. V. 449. P. 677–681.
- Holliday R.* Mechanisms for the control of gene activity during development // Biol. rev. Cambr. philos. soc. 1990. V. 65. P. 431–471.
- Humboldt A. von.* Kosmos. Bd 1–5. Stuttgart: Tubingen. 1845–1862.
- Hutchinson G.E.* The niche: abstractly inhabited hypervolume // The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven: Yale univ. press. 1965. P. 26–78.
- Huxley J.S.* Progress, biological and other // Essays of a biologist. London: Chatto and Windus. 1923. P. 1–64.
- Huxley J.S.* Evolution. The modern synthesis. London: Allen and Unwin. 1942. 645 p.
- Huxley J.S.* The three types of evolutionary process // Nature. 1957. V. 180. № 4584. P. 454–455.
- Huxley J.S.* Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades // Uppsala univ. Arsskr. 1958. № 6. P. 21–39.

- IHGSC. Initial sequencing and analysis of the human genome // *Nature*. 2001. V. 499. № 6822. P. 860–921.
- Jablonska E., Gal R.* Transgeneration epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // *Quart. rev. biol.* 2009. V. 84. № 2. P. 131–176.
- Jablonska E., Lamb M.J.* Epigenetic inheritance and evolution: Lamarkian dimension. Oxford; N-Y; Tokio: Oxford univ. press. 1995. 346 p.
- Jablonska E., Lamb M.J.* Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of Life. Cambridge; London: MIT press. 2005. 462 p.
- Jablonski D.* Scale and hierarchy in macroevolution // *Palaentology*. 2007. V. 50. № 1. P. 67–109.
- Kutschera U., Niklas K.J.* The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis // *Naturwissenschaften*. 2004. Bd 91. № 6. P. 255–276.
- Laland K., Uller T., Feldman M.* et al. Does evolutionary theory need a rethink? // *Nature*. 2014. V. 514. № 7521. P.161–164.
- Lamarck J.-B.* Philosophie zoologique, ou exposition des considerations relatives à l'histoire naturelle des animaux. V. 1–2. Paris: Bailliere. 1809.
- Lawrence D., Fiegna F., Behrends V.* et al. Species interactions alter evolutionary responses to a novel environment // *PLoS biology*. 2012. V. 10. № 5. P. e 1001330.
- Lindblad-Toh K., Garber M., Zuk O.* et al. A high-resolution map of human evolutionary constraint using 29 mammals // *Nature*. 2011. V. 478. P. 476–481.
- Lowe C.B., Kellis M., Siepel A.* et al. Three periods of regulatory innovation during vertebrate evolution // *Science*. 2011. V. 333. P. 1019–1024.
- MacArthur R.* The theory of the niche // *Population biol. evol.* Syracuse, Syracuse univ. press. 1968. P. 159–176.
- MacArthur R.H.* Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Princeton, NJ: Princeton univ. press. 1972.
- Matthew W.D.* Climate and evolution // *Ann. N-Y acad. sci.* 1915. V. 24. P. 171–318.
- Mayr E.* Classification and phylogeny // *Amer. zool.* 1965. V. 5. № 1. P. 165–174.
- Mayr E.* What evolution is: from theory to fact. N-Y: Basic books. 2001. 336 p.
- McPeck M.A.* The macroevolutionary consequences of ecological differences among species // *Palaeontology*. 2007. V. 50. P. 111–129.
- Mikkelsen T.S., Hillier L.W., Eichler E.E.* et al. Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome // *Nature*. 2005. V. 437. № 7055. P. 69–87.
- Monaco G., van Dam S., Casal Novo Ribeiro J.L.* et al. A comparison of human and mouse gene co-expression networks reveals conservation and divergence at the tissue, pathway and disease levels // *BMC evol. biol.* 2015. V. 15. № 1. P. 259.
- Moszek A.P., Sears K.E., Stollewerk A.* et al. The significance and scope of the evolutionary biology: a vision for the 21 century // *Evol. development*. 2015. V. 17. P. 198–219.
- Müller G.B., Newman S.A.* Origination of organismal form: beyond the gene in development and evolutionary biology. Cambridge, MA: MIT press. 2003. 342 p
- Ohno S.* Evolution by gene duplication. N-Y, Heidelberg, Berlin: Springer, Verlag. 1970.
- Osborn H.F.* The laws of adaptive radiation // *Amer. naturalist*. 1902. V. 36. № 425. P. 353–363.
- Osborn H.F.* Origin of single characters as observed in fossil and living animals and plants // *Amer. naturalist*. 1915. V. 49. № 580. P. 193–239.
- Pontarotti P.* (ed.). Evolutionary biology – concepts, biodiversity, macroevolution and genome evolution. Berlin; Heidelberg: Springer, Verlag. 2011. 350 p.
- Patthy L.* Genome evolution and the evolution of the exon-shuffling – a review // *Gene*. 1999. V. 238. P. 103–114.
- Pennisi E.* Evolutionary biology: Evo-Devo enthusiasts get down to details // *Science*. 2002. V. 298. № 5595. P. 953–955.
- Pennisi E.* Evolutionary biology. Deciphering the genetics evolution // *Science*. 2008. V. 321. P. 760–763.
- Philipschenko J.* Variabilitat und Variation. Berlin: Borntrager. 1927. 101 S.
- Price P.W.* Macroevolutionary theory on macroecological pattern. Cambridge: Cambridge univ. press. 2003.
- Prigogine I., Stengers I.* Oder out chaos: mans new dialogue with nature. London: Bantam (Heinemann). 1984. 349 p.
- Putnam N.H., Butts T., Ferrier D.E.K.* et al. The Amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype // *Nature*. 2008. V. 453. P. 1064–1071.
- Reif W.-E., Junker Th., Hossfeld U.* The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis // *Theory biosci.* 2000. V. 119. P. 41–91.

- Reik W.* Stability and flexibility of epigenetic gene regulation in mammalian development // *Nature*. 2007. V. 447. № 7143. P. 425–432.
- Rensch B.* Neuere probleme der abstammungslehre: die transspezifische evolution. Stuttgart: Enke. 1947. 436 S.
- Rensch B.* Evolution above the species level. N-Y: Columbia univ. press. 1960. 448 p.
- Riggs A.D., Martienssen R.F., Russo V.E.* An introduction // *Epigenetic mechanisms of gene regulation*. N-Y: Cold Spring Harbor lab. press. 1996. P. 1–4.
- Rodin S.N., Rodin A.S.* Evolution by gene duplication: from the origin of the genetic code to the human genome // *Biosphere origin and evolution* / Eds N. Dobretsov, N. Kolchanov, A. Rozanov, G. Zavarzin. Springer. 2008. P. 257–276.
- Salichos L., Rokas A.* Inferring ancient divergences requires genes with strong phylogenetic signals // *Nature*. 2013. V. 497. № 7449. P. 327–331.
- Scally A., Dutheil J.Y., Hillier L.W.* et al. Insights into hominid evolution from the gorilla genome sequence // *Nature*. 2012. V. 483. P. 169–175.
- Macroevolution. Explanation, interpretation and evidence / Eds E. Serrelli, N. Gontier. Springer intern. publ. 2015. 403 p.
- Simons A.M.* The continuity of microevolution and macroevolution // *J. evol. biol.* 2002. V. 15. P. 688–701.
- Simpson G.G.* Tempo and mode in evolution. N-Y: Columbia univ. press. 1944. 237 p.
- Simpson G.G.* The principles of classification and a classification of mammals // *Bull. Amer. mus. nat. hist.* 1945. V. 85. 350 p.
- Simpson G.G.* The major features of evolution. N-Y: Columbia univ. press. 1953. 434 p.
- Spencer H.* The principles of biology. V. 1. London, Edinburg: Williams, Norgate. 1864. 492 p.
- Stanley S.M.* Macroevolution: pattern and process. San Francisco: W.H. Freeman. 1979. 332 p.
- Sudmant P.H., Rausch T., Gardner E.J.* et al. An integrated map of structural variation in 2,504 human genomes // *Nature*. 2015. V. 526. №. 7571. P. 75–81.
- Suess E.* Die Entstehung der Alpen. Wien: W. Braumiiller. 1875. 168 S.
- Teilhard de Chardin P.* Le phénomène humain. Paris: Ed. du Seuil. 1955. 350 p.
- Vislobokova I.A.* Giant deer: origin, evolution, role in the biosphere // *Paleontol. j.* 2012. V. 46. Suppl. № 7. P. 643–775.
- Vrba E.S.* Macroevolutionary trends: new perspectives on the roles of adaptation and incidental effect // *Science*. 1983. V. 221. P. 387–389.
- Vrba E.S.* Mammals as a key to evolutionary theory // *J. mammal.* 1992. V. 73. P. 1–28.
- Vrba E.S.* Turnover pulses, the Red Queen, and related topics // *Amer. j. sci.* 1993. V. 293. P. 418–452.
- Vrba E.S., Eldredge N.* Individuals, hierarchies and processes: towards a more complete evolutionary theory // *Paleobiology*. 1984. V. 10. P. 146–171.
- Waddington C.H.* The strategy of the genes. London: Allen, Unwin. 1957. 262 p.
- Waddington C.H.* Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters // *Nature*. 1959. V. 183. № 4676. P. 1654–1655.
- Waddington C.H.* The nature of life. London: Allen, Unwin, 1961. 128 p.
- Waddington C.H.* New pattern in genetics and development. N-Y: Columbia univ. press. 1962. 271 p.
- Wallace A.R.* The geographical distribution of animals. London: MacMillan. 1876. 503 p.
- Watson D.M.S.* Paleontology and modern biology. New Haven: Yale univ. press. 1951. 216 p.
- West-Eberhard M.J.* Developmental plasticity and evolution. N-Y: Oxford univ. press. 2003. 794 p.
- Xue Y., Prado-Martinez J., Sudmant P.H.* et al. Mountain gorilla genomes reveal the impact of long-term population decline and inbreeding // *Science*. 2015. V. 348. № 6231. P. 242–245.

## Macroevolution as a system process of life evolution

### I.A. Vislobokova

Macroevolution, evolution above the species level – is a system transformation of «organismic» life flow on Earth during its geological history. The paper highlighted the macroevolution level as an independent level of organization of life between the population-species and the biosphere levels. From the standpoint of the biosystem and the evolutionary-ecological approaches and taking into account the current state of science, the basic tenets of the concept of macroevolution are present.

## PERSPECTIVES IN ASTROBIOLOGY: MICROFOSSILS IN CARBONACEOUS METEORITES

**Richard B. Hoover**

*Astrobiology Laboratory, Athens State Univ., Athens, Alabama USA  
Buckingham Centre for Astrobiology, Univ. of Buckingham, Buckingham, UK*

Recent observations by space probes and rovers and discoveries of microbial extremophiles and microfossils in meteorites have invalidated many long-held and widely accepted. It is now known that microbial life exists on Earth virtually everywhere water, energy and life-critical biogenic elements co-exist. These life-critical conditions also co-exist on virtually every planet, comet and moon in our Solar System. Extra-solar planets are very abundant. It is now known that the conditions necessary for life are widely distributed throughout the Cosmos. Scanning Electron Microscopy studies of many different carbonaceous meteorites have yielded high-resolution images of a multitude of biomorphic microstructures with morphological and morphometric features of well-known prokaryotic and eukaryotic microorganisms. These forms are often found embedded in freshly fractured interior surfaces of the meteorite rock matrix. Energy Dispersive X-ray Spectroscopy (EDS) investigations at the NASA/Marshall Space Flight Center reveal these permineralized remains are often rich in carbon and oxygen but have nitrogen content below the instrument detection limit ( $N < 0.5\%$  atomic). Since Nitrogen is present in all living cells and it is removed very slowly by geological diagenetic processes. Therefore, the absence of detectable nitrogen levels of in these remains provides direct observational evidence that they are ancient indigenous microfossils rather than modern biological contaminants. This paper reviews recent planetary discoveries that have altered Perspectives in Astrobiology and considers how microfossils in carbonaceous meteorites provide direct evidence that life is not restricted to the planet Earth.

### 1. INTRODUCTION

*Does life exist elsewhere in the Universe?* This fundamental question of Astrobiology<sup>1</sup> represents one of the great human questions. The hypothesis that life on Earth originated in a primordial soup on early Earth (indigenous origin) stems from the Oparin-Haldane heterotrophic theory of the origin of life.<sup>2,3</sup> After the Miller-Urey experiment demonstrated that amino acids could form from abiotic reactions within gases present in Earth's primitive atmosphere, the hypothesis that all life on Earth originated on the Earth became a widely-accepted paradigm. According to this theory, chemical reactions in the atmosphere powered by volcanoes, lightning

and other energy sources produced pre-biotic organic chemicals, amino acids and other non-living but self replicating biomolecules in oceans, seas or pools which ultimately yielded proto-cells and then bacteria on the primordial Earth.<sup>4-7</sup>

The alternative (exogenous origin or panspermia) hypothesis is that life on Earth originated elsewhere in the Cosmos and was delivered to Earth as intact cells or viable spores by comets, meteorites or asteroids. The Greek philosopher and scientist Anaxagoras<sup>8</sup> advanced this hypothesis around 460 BC after he studied comets and observed the fall of meteorites. In 1834, the hypothesis that microbial life was delivered to Earth in meteorites or comets (panspermia) was revived by the Swedish chemist Jöns Jacob Berzelius<sup>9</sup>. He reached this conclusion after discovering indigenous water, carbon and humus-like organic matter in the CII carbonaceous meteorite that was collected immediately it was seen to fall near Alais, France in 1806. The panspermia hypothesis was further elucidated in 1908 by Svante Arrhenius<sup>10</sup> and later by Hoyle and Wickramasinghe.<sup>11</sup> It is now widely accepted that comets, asteroids and meteorites delivered water, amino acids and other biomolecules to the early Earth.<sup>12,13</sup> But the possibility that viable spores or cells may have been delivered is still widely dismissed by the scientific community.

The indigenous origin paradigm remains unshaken despite paleontological evidence that microbial life may have existed on Earth over 3.8 billion years ago,<sup>14</sup> microbial biospheres persisted across the late heavy bombardment;<sup>15,16</sup> and indigenous extraterrestrial water, organic biomolecules and recognizable microfossils are present in carbonaceous meteorites. Since the Miller-Urey experiments, much has been learned about the complex metabolic pathways required to produce biomolecules and the astonishing complexity of living cells. Exhaustive research has been carried out, but the fundamental question of where, when, and how life originated remains unresolved. It is now known that the conditions essential for life are widely distributed throughout the Universe and thus the belief that life exists only on Earth and that all other planets, moons and comets of the cosmos are sterile has no scientific merit.

## 2. WATER, ICE, AND LIFE

Recent studies of extremophiles have revealed that microbial life is present on Earth virtually wherever water co-exists with an energy source and a small group (~20) of life-critical biogenic elements. Six of these (C, H, O, N, P, S) comprise 99% of all living matter and Hydrogen and Oxygen (as water) make up ~70% of the cell mass. The H<sub>2</sub>O molecule is the most abundant chemical compound in the Universe. Water has unique physical and chemical properties crucial to life. Two positively charged hydrogen ions are covalently bonded to a single negatively charged oxygen ion. The negative charge of the oxygen ion results in a relatively strong hydrogen bond with the slightly positive hydrogen atoms. Hydrogen bonding in water molecules provides the physical and chemical properties crucial to life. Hydrogen bonds formed with other water molecules are stronger than those formed with oily molecules so that oils separate from water, which allows cell membranes to form providing envelopes needed to house metabolic processes and genetic material. The 104.5°

H-O-H bond angle gives the water molecule polarity so they can form polymer-like chains of up to eight molecules. These chains of polar water molecules can align to shield each other to resist recombination of the ions. This gives water the ability to dissolve many substances. Specific physical and chemical properties let water remain liquid over a wide temperature range and have high dielectric constant and high surface tension. Water expands upon freezing as spaces form within a three dimensional crystalline lattice. Ice floats since it has density ~8% less than liquid water, and it also a good insulator. A thick layer of floating ice keeps deeper layers from freezing even though atmospheric temperatures may remain far below zero for long time periods.

Water has several unique properties essential to all known forms of life on Earth. Pure water has a maximum density at +3.8 °C and the temperature for maximum density is only slightly depressed when the salinity, pH or pressure is changed. For this reason, the environmental conditions within the liquid water in the seas or oceans deep beneath the icy crusts of Europa, Enceladus, Ceres, Pluto or Charon should be virtually indistinguishable from that of oceans and oceans, seas or lakes deep beneath the polar ice sheets of Earth. Based on the physical and chemical properties of water, the environmental conditions present in the deep aqueous regions of these extraterrestrial bodies should be liquid water at high pressure in total darkness with temperatures ranging from +3.8 °C (276.8 K for freshwater) to -21.1 °C (251.9 K for saturated brines). *A great diversity of living organisms thrive in the total darkness in the abyssal zone of Earth's oceans; in super-cooled saturated brines of cryopegs and in the waters of Lake Vostok. Hence, there is no rational scientific basis to conclude that life as we know it on Earth could not also inhabit similar aqueous or icy environments elsewhere in the Universe.*

The once widely accepted paradigm that water must be in liquid state in order for life to exist is invalid. In the early 1990's, David Gilichinsky of the Institute of Soil Science and Photosynthesis (RAS) and co-workers demonstrated the long-term cryopreservation of a great diversity of viable microbial ecosystems frozen in ancient permafrost and growing in saturated cryopeg brines at temperatures -9 to -21 °C. They discovered that unicellular organisms (e.g., such as bacteria, diatoms, algae, yeast, and amoebae) can survive in ancient frozen permafrost and ice for millions of years, and even complex plants such as moss can be cryopreserved and remain viable in permafrost for tens of thousands of years.<sup>17-20</sup>

At the same time, Sabit Abyzov of the Institute of Microbiology (RAS) pioneered the study of the long-term viability of microorganisms after cryopreservation in the deep ice layers of the polar cap above Lake Vostok, Antarctica.<sup>21-23</sup> He first recognized that indigenous microorganisms were present in living state in these deep, dark ice cores drilled at Vostok Station. The discoveries of Gilichinsky and Abyzov were initially greeted with skepticism. However, it is now well established that many groups of prokaryotic and eukaryotic organisms employ specialized enzymes, biomolecules, cryoprotectants and ice-binding proteins which

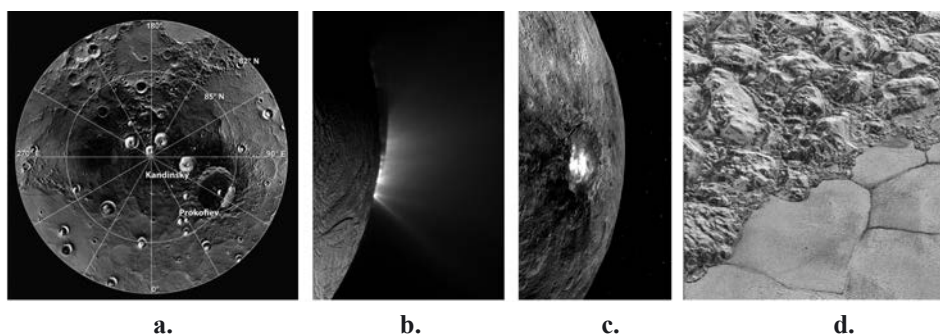


allow them to survive for long periods in ancient permafrost and ice. Many life forms not only survive in deep anabiosis, but are capable of growing and replicating in snow, cryopegs and brine channels in permafrost and in glaciers and polar ice sheets and the dark, perennially encased waters of Lake Untersee and Lake Vostok.<sup>24-27</sup> Metagenomic sequence analysis has revealed over 3,500 unique gene sequences of both freshwater and marine organisms with taxonomic identification to genus and species for 1623 of prokaryotes (Bacteria, Cyanobacteria and Archaea) and eukaryotes (Diatoms, Rhizaria, Amoebozoa, Excavata, Ciliophora, Fungi and Animalia) in the subglacial Lake Vostok accretion ice.<sup>28</sup> Since the concentration of both total cells and viable cells in the accretion ice from recently frozen Vostok lake water was notably higher than that present in the overlying meteoric ice, shows that these organisms had been living and growing in the oligotrophic waters of Lake Vostok. These recent results have validated the hypothesis that living organisms can survive for vast time periods in ancient permafrost and the ice sheets and live in cold dark waters of perennially encased lakes in polar ice caps. Permafrost and ice sheets provide excellent models for extraterrestrial habitats. Microbes can live in permafrost, surface ice or transient water pools in comets, Mars' Ice Caps and in cold, dark oceans or seas beneath the frozen crusts of planets or icy moons of the outer Solar System.<sup>29-32</sup>

### 2.1. Water, Organics and Biomarkers in the Solar System

High resolution imaging and spectroscopic observations from Earth-based Observatories, Deep Space Missions and Robotic Landers have shown that all requirements for life co-exist on virtually every planet, moon, comet and water-bearing asteroid in the Solar System. The Neutron Spectrometer on the *MESSENGER* spacecraft discovered water ice (probably delivered by comets or asteroids) in permanently shaded craters near the North Pole of Mercury (**Fig. 1.a**)<sup>33</sup> invalidating the widely held paradigm that Mercury was too hot for water and ice to exist. Where this ice contacts hot rocks, it should melt to produce pockets of liquid water and vapor that could provide habitable micro-niches on Mercury similar to the cryoconite environments where microbial extremophiles thrive in melt-water around dark rocks heated by the Sun in the polar regions of Earth.<sup>25</sup>

The NASA/ESA/Italian Space Agency *Cassini* spacecraft has produced images of water-ice geysers that result from the vigorous venting of liquid water and vapor from the "Tiger Stripe" fractures within the south polar depression of Saturn's icy moon Enceladus (**Fig. 1.b**). *Cassini* gravity data<sup>34</sup> combined with the detection of a large forced physical libration has revealed that instead of a localized polar, there exists sea a vast global liquid water ocean lies beneath the icy crust of Enceladus.<sup>35</sup> The *Cassini* data obtained by sampling the water as the spacecraft plunged through the escaping organic-rich plumes of Enceladus provided evidence for a briny ocean similar to the Lost City hydrothermal field of the mid-Atlantic which has dissolved  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  and high pH (~10-12).<sup>36,37</sup> These hypersaline, hyperalkaline conditions of the Enceladus spray are simi-



**Fig. 1.** **a.** *Cassini* image of water and ice geysers from a global water ocean beneath the icy crust of Enceladus; **c.** *Dawn Mission* image of bright spot on Ceres from briny water sublimation on icy crust; **d.** *New Horizons* image of water-ice polygons on Pluto. Image Credits: **a-c.** NASA/JPL/SSI/Caltech; **d.** NASA;JHUAPL;SwRI

lar to those found in terrestrial soda lakes, such as Lake Magadi in Kenya and Mono Lake in California. The diverse microbial communities of these ecosystems were first discovered in the 1920's by Academician B. Issatchenko and subsequently studied extensively by Academician Georgi Zavarzin.<sup>38-40</sup> These ecosystems are habitats for microorganisms that employ well known energy-producing chemotrophic processes along with phototrophic processes. The Soda lakes on Earth support luxuriant growths of cyanobacteria, purple bacteria, alkaliphilic archaea (*Halobacteriales*) as well as other extremophiles such as species of *Spirochaeta*, *Desulfonatrum*, and *Tindallia*.<sup>41-43</sup> The *Cassini* data indicate the high alkalinity of the Enceladus ocean is caused by serpentization by the aqueous alteration upper mantle iron minerals in rocks that are low in silica and high in magnesium and iron (e.g., peridotite or olivine). Serpentization is a metamorphic process that usually occurs when ultramafic rocks are brought up from the Earth's upper mantle to regimes near the ocean floor where they chemically interact with water under heat and pressure to form the mineral serpentine. The serpentization process can generate large amounts of hydrogen and low-molecular-weight organics, that could then provide energy and organic nutrients capable of sustaining subsurface microbial organotrophic communities completely independent of a photosynthetically supported surface biosphere.<sup>44</sup>

These recent discoveries about comets, planets, moons and microbial extremophiles have generated new perspectives in Astrobiology. The deep oceans and icy craters and crusts of comets, planets, and moons are now being considered as ideal targets for the search for extant and extinct extraterrestrial life forms and biomarkers elsewhere in the Cosmos.<sup>32,45,46</sup>

The NASA *Dawn Mission* images of the asteroid or Dwarf Planet 1 Ceres revealed a large bright pit on the floor of crater Occator (**Fig. 1.c**). These images have been interpreted as indicating sublimation of water ice from a briny sea thought to exist beneath the icy crust with the localized bright areas being due to hydrated magnesium sulfate,<sup>47</sup> which is a dominant vein-filling mineral in the Orgueil CII carbonaceous meteorite.<sup>48</sup> Ground based IR spectral studies of 1 Ceres confirmed the

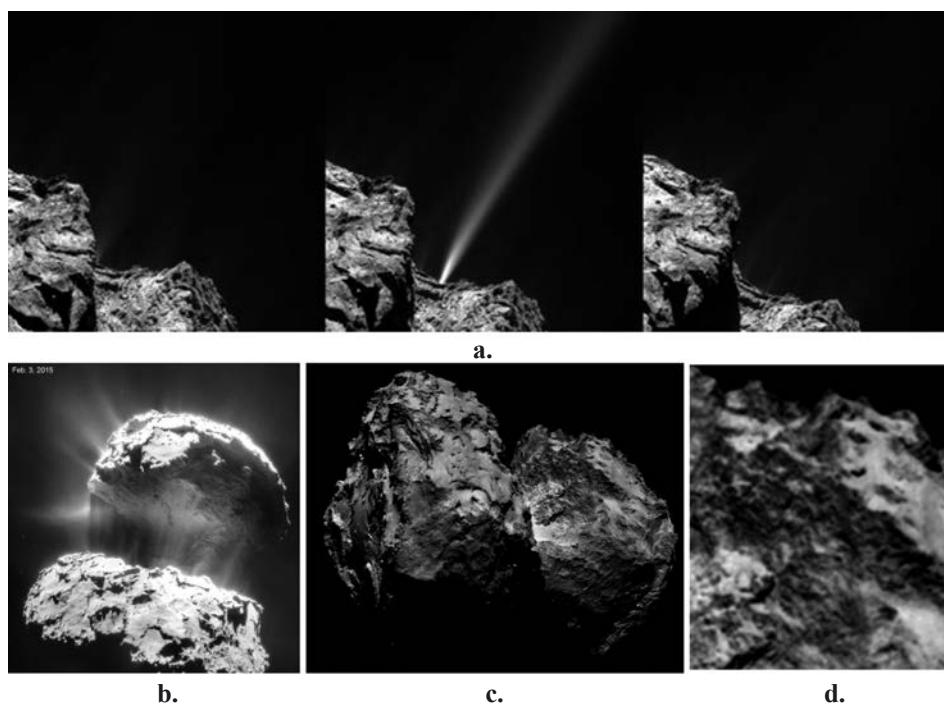
presence of absorption features at 3.06  $\mu\text{m}$  that were reproduced in the laboratory by a linear mixture of crystalline water ice and ion-irradiated asphaltite.<sup>49</sup> Asphaltites are solid non-graphitic asphaltic pyro-bitumens with kerogen content over 50%.<sup>50</sup> It has long been known that the insoluble macromolecular component of carbonaceous meteorites is similar to terrestrial kerogen and has a Deuterium/Hydrogen ratio similar to that of the interstellar medium.<sup>51</sup> The Murchison meteorite stones collected on Sept. 28, 1969 just after the observed fall emitted a strong odor of methyl alcohol and asphaltenes.<sup>52</sup> Samples kept in sealed vials at the Victoria Museum still retain a strong sulfurous odor similar to asphalt or tar.<sup>53</sup>

The NASA *New Horizons Mission* produced spectacular images of the cratered plains and jagged faults on Pluto and Charon and made many discoveries that invalidate long-held paradigms about planets and moons of the outer Solar System.<sup>54</sup> **Figure 1.d.** reveals the complex terrain of the shoreline of Pluto's Sputnik Planum with great rippled blocks of water-ice jammed together near the Al-Idrisi mountains. Large fractures in the icy crust of Charon indicate that it may harbor a subsurface ocean.<sup>55</sup> The *Ralph Spectral Composition Mapper* has revealed a variety of colors on the surface of Pluto, ranging from pale blue to yellows, oranges and deep red water-ice, which have been attributed to tholins.<sup>56</sup> However, these colors are also consistent with pigments (chlorophylls, fucoxanthins, carotenoids, phycocyanins, phycoerythrins, phycobillins, etc.) present in diatoms, cyanobacteria and many other photosynthetic microorganisms.<sup>57-59</sup>

The ESA *Rosetta Mission* produced dramatic images of comet 67P/Cheryumov-Gerassimenko showing an explosive outburst (**Fig. 2.a**) at 13:24 GMT 25 July 2015 and jets (**Fig. 2.b**) erupting through the black crust as the comet approached perihelion.<sup>60,61</sup> Many of these jets result from sublimation of volatile ices and subsurface geysers. However, the explosive outbursts observed of some of the jets may result when localized pressure builds up as the comet nucleus is heated by the Sun causing near surface water ices and other volatiles to melt and then vaporize. If gas is evolved more rapidly than it can escape through thinner regions of the crust the internal pressures could exceed the structural strength of the overlying crust and produce explosive events. The direct observation of explosive jets suggest that pools of liquid water and gases could exist in water-filled pockets beneath the crust. These pools could provide aqueous habitats for microbial extremophiles that could be rapidly freeze dried when exposed to the vacuum of space and ejected as the crust fails.<sup>62,63</sup>

## 2.2. Molecular Oxygen and Methane as a Biomarker on Earth, Exoplanets, and Comets

It is well established that biological processes of living organisms dramatically altered the onset of global oxygenation in the atmosphere-hydrosphere system of the early Earth. The early prebiotic atmosphere was essentially devoid of molecular oxygen. Significant amounts of molecular oxygen did not exist in the Earth's atmosphere before the appearance of photosynthetic microorganisms in the oceans of

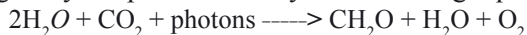


**Fig. 2.a.** *Rosetta* Osiris and NavCam images of comet 67P/C-G show **a.** explosive outburst at neck & **b.** active jets; **c.** RGB color image of comet nucleus and **d.** enlargement showing brown, white, pink, red and blue-green patches.

**Photos Credit:** *ESA/Rosetta/MPS for OSIRIS Team MPS/UPD/LAM/IAA/SSO/INTA/UPM/DASP/IDA*)

our planet, which some have suggested may have even begun to appear as early as 3 billion years ago.<sup>64</sup> Photosynthetic microorganisms may have undergone an explosion as the atmospheric oxygen level changed abruptly some 2.2 billion years ago.<sup>65</sup> Due to its high chemical reactivity and the difficulty in the abiotic production of O<sub>2</sub> molecules at significant levels, the detection of the Oxygen 1.27 mm absorption feature in the atmospheres of exoplanets has been widely considered as representing a biomarker that would provide strong evidence for photosynthesis and therefore the existence of life on the planet.<sup>66</sup>

Almost all of the oxygen in Earth's atmosphere is the result of photosynthetic activity by cyanobacteria, diatoms and other algae and plants with <1 part per million of atmospheric O<sub>2</sub> from abiotic processes.<sup>67</sup> In the metabolic process of oxygenic photosynthesis, photons from the Sun extract hydrogen atoms from water molecules and use them to produce organic molecules from carbon dioxide and release free oxygen molecules. The phenomenally complex pathways of the photosynthesis can be summarized in greatly simplified form by the following equation:



with *italics* used to indicate that the water molecules are the source of the free oxygen atoms in the O<sub>2</sub> molecule. Free oxygen is extremely reactive and would rapidly

disappear from Earth's atmosphere if it were not being continuously replenishing by the multitude of photosynthetic organisms in the aqueous environments and land plants of our planet. In 1980, Owen proposed that an attempt to detect the  $O_2$  molecule represented an excellent strategy to search for life elsewhere in the Universe.<sup>68</sup> Sagan *et al.*<sup>69</sup> took advantage of the December, 1990 Galileo space probe flyby to search for spectroscopic evidence of life on planet Earth. They demonstrated they could remotely detect colors of biological photosynthetic pigments biosignatures and spectroscopic identification of free oxygen, ozone, methane and other "molecules profoundly out of thermodynamic equilibrium unexplained by any non-biological process and widespread pigments that cannot be understood by geochemical processes."

The Rosetta OSIRIS (Optical, Spectroscopic, and Infrared Remote Imaging System) camera is equipped with 11 optical filters (245nm to 1000nm). The NavCam color image (**Fig. 2. c.&d**) (produced by combining images from filters centered at Red, Green and Blue wavelengths and presented at the 2014 Fall AGU meeting) shows the nucleus to have regions of white, black with pink, red, green and blue regimes.<sup>70-71</sup> Sagan noted that widespread red-absorbing pigments, with no likely mineral origin supports the hypothesis of biophotosynthesis.<sup>69</sup> The Philae Lander Cometary Sampling and Composition (COSAC) instrument detected 16 Organic Chemicals (including many nitrogen bearing species) and some never before detected on comets.<sup>72, 73</sup> Comet 67P/Churyumov-Gerasimenko is a Jupiter Family comet with abundant water ice. The bulk density of the comet nucleus was found to be very low ( $\sim 0.4 \text{ g/cm}^3$ ) and it ejected pristine fluffy particles with density  $< 1 \text{ g/cm}^3$  coated with "coated with a sticky organic material, observed on the surface of 67P's nucleus."<sup>74</sup> Direct in situ measurement by the ROSINA mass spectrometer found the Deuterium/Hydrogen ratio to be  $(5.3 \pm 0.7) \times 10^{-4}$ , approximately three times greater than that of terrestrial water.<sup>75</sup> This discovery may invalidate the hypothesis that the Jupiter family comets were the source of the water for the Earth's oceans.

### 2.3. Molecular Oxygen and Methane on Comet 67P Cheryumov-Gerassimenko

One of the most astonishing discoveries of the *Rosetta* mission was the detection of a high abundance ( $\sim 3.8\%$  relative to  $H_2O$ ) of molecular oxygen in the coma of 67P C-G.<sup>76</sup> The ROSINA-DFMS mass spectrometer found the highly reactive free oxygen  $O_2$  molecule to be the fourth most abundant molecule after water ( $H_2O$ ), carbon monoxide (CO) and carbon dioxide ( $CO_2$ ) in the atmosphere of comet 67P/C-G. Free oxygen had never previously been found on a comet and it was widely believed that molecular oxygen could not exist in the coma of comets. The *Rosetta* data showed the Oxygen levels remained high over seven months of observations (Sept., 2014 - March, 2015) and the water/oxygen ratio did not change in different locations on the comet over this duration. Rosina also detected methane ( $CH_4$ ), methanol ( $CH_3OH$ ), ammonia ( $NH_3$ ), hydrogen sulfide ( $H_2S$ ), carbon disulfide ( $CS_2$ ), carboxylic acid polymers and many other organics. Since the  $O_2$  molecule readily combines with hydrogen or protons to form water and reacts with carbon to form carbon dioxide it

is widely accepted by planetary scientists and astrobiologists that molecular oxygen is a valid biomarker indicative of life if detected in the atmosphere of an exoplanet. Molecular oxygen  $O_2$  and ozone  $O_3$  has been detected at very low levels ( $\sim 10^{-10}$  that of Earth) in the atmospheres of icy satellites of Jupiter (Europa, Ganymede) and Saturn (Rhea, Dione).<sup>77-81</sup> These reactive molecules are possibly being formed by abiotic photochemical reactions from UV radiation high energy particles in the magnetospheres of these giant planets, but there could also be a biological photosynthetic contribution as well. However, 67P/Cheryumov-Gerasimenko is a the Jupiter Family comet.<sup>82</sup> It has no strong magnetosphere and therefore this abiotic process has no relevance to explain the molecular oxygen that is continually released into the coma. However, there is no valid scientific reason to dismiss the possibility that the observed molecular oxygen could be the result of oxygenic photosynthesis carried out by active microorganisms living in liquid water pools, brine channels, ice and permafrost just beneath the surface crust of the comet 67P C-G nucleus. The photosynthetic pigments of these microorganisms could easily account for the pink, red, green and blue green patches in the color images (**Fig. 2.c. & d.**).

The orbital parameters, mineralogy, petrology, and cosmochemistry of the Orgueil CI1 carbonaceous meteorite indicate the most probable parent body for this meteorite is one of the Jupiter-family comets although a Halley-type comet cannot be excluded.<sup>83,84</sup> Dust particles collected directly from the Jupiter Family (JF) comet 81P/Wild-2 by the NASA *Stardust Mission* included aqueous processed sulfide minerals such as are also found in the CI1 carbonaceous chondrites. These include Pyrrhotite  $(Fe,Ni)_{1-x}S$ , Pentlandite  $(Fe,Ni)_9S_8$ , and orthorhombic Cubanite  $(CuFe_2S_3)$  that forms in liquid water (pH 7 to 10) and temperature 20 °C to 150 °C.<sup>85,86</sup> The orbital parameters and the cosmic ray exposure age (800,000 yrs) of the Murchison CM2 carbonaceous meteorite indicate that it could have resided on the surface of the periodic JF comet 15P/Finlay for a hundred thousand years before it became detached recently by normal cometary activity and entered the Earth's atmosphere in 1969.<sup>87</sup> Murchison is a CM2 carbonaceous meteorite that was observed to fall at 11:00 AM local time on Sept. 28, 1969 in the town of Murchison, Victoria, Australia.<sup>88</sup> Hence, there is both direct and indirect evidence in support of the hypothesis that comets may represent the parent bodies for the CI and CM groups of carbonaceous meteorites. Comets have been shown to contain abundant water, ice, organics, and all necessary life-critical biogenic elements. As they approach the Sun, the dark cometary nuclei are exposed to high levels of sunlight and become sufficiently hot as melt subsurface ices, where entrapped pools or films of liquid water could form that would be entirely suitable for the rapid growth of aerobic or anaerobic bacteria as well as oxygenic cyanobacteria, diatoms, algae and other photosynthetic microorganisms. The well-preserved remains of these types of microorganisms have been found in great abundance in freshly fractured interior surfaces of Orgueil (CI1) and Murchison (CM2) as well as in several other carbonaceous meteorite groups that have been studied. However, recognizable microfossils have not been detected in any stony chondrite or nickel iron meteorite investigated to date, even

though many of these meteorites were “finds” that had been on Earth for long periods of time before they were recovered.<sup>89</sup>

### 3. MICROFOSSILS IN CARBONACEOUS METEORITES

The modern study of biomolecules and microfossils in carbonaceous meteorites began in the early 1960's when B. Nagy and co-workers discovered complex biogenic hydrocarbons and evidence for microfossils in carbonaceous meteorites.<sup>90,91</sup> They found that the polymer-like insoluble organic matter in the Orgueil meteorite was very similar to the terrestrial kerogen which is known to result from diagenetic conversion of biologically produced organic matter. The Orgueil meteorite stones were associated with a great fireball seen of a large part of southern France at 8:13 PM on May 14, 1864. Many black stones of this CII carbonaceous meteorite were collected soon after they fell in an 18 km scatter ellipse around the villages of Orgueil, Campsas and Nohic, France. The Orgueil meteorite stones that were studied immediately after the fall were found to have a black interior of moist, shiny fine paste-like matter that was easily cut with a knife and that readily disintegrated when placed in water.<sup>92</sup> Chemical analysis by François Cloëz, the pioneer of analytical chemistry, revealed that the Orgueil stones contained indigenous water, carbon, humic substances and insoluble organic matter that was similar in chemical composition to peat, bitumen and lignite coal.<sup>93</sup> It was argued that the “meteorite organic matter may have been subjected on the meteorite parent bodies to diagenetic processes similar to those by which terrestrial kerogen is formed.”<sup>94-96</sup> The widely accepted paradigm is that the microfossils or “organized elements” described by Claus and Nagy were merely modern pollen grain contaminants, coating artifacts or the result of an intentional “hoax”.<sup>95</sup> However, these explanations fail to address the findings of several independent contemporary scientists and recent Scanning Electron Microscopy observations. In 1962, palynologist and petroleum geologist Frank Lyons Staplin<sup>98</sup> reported the discovery of an assemblage of microfossils of “unicellular algae with acid resistant pellicles” in Orgueil which “does not compare to any of Cambrian to recent age.” Tan and VanLandingham<sup>99</sup> produced Transmission Electron Microscopy (TEM) images of acid resistant microfossils in Orgueil meteorite showing short rods with electron dense solid bodies that were aligned in the “chain of pearls” configuration. This is a characteristic of the alignment of magnetosomes in magnetotactic bacteria, but these organisms were unknown to Science when this paper was published

Palik<sup>100</sup> the leading microbiologist of Eötvös Loránd University in Budapest illustrated (**Fig. 3.a.**) “filaments similar to algae in the Orgueil carbonaceous meteorite.” Dimensions and makings indicate curved filament 2 of her illustration is ~ 4  $\mu\text{m}$  broad X 50  $\mu\text{m}$  long with 3  $\mu\text{m}$  long X 4 broad cells. The filament tapers slightly at the end and terminates in a thickened pellicle or calyptrate apical cell. These filaments have sizes and morphology of many filaments found embedded in the Orgueil meteorite at NASA/MSFC. The morphological and morphometric properties of the

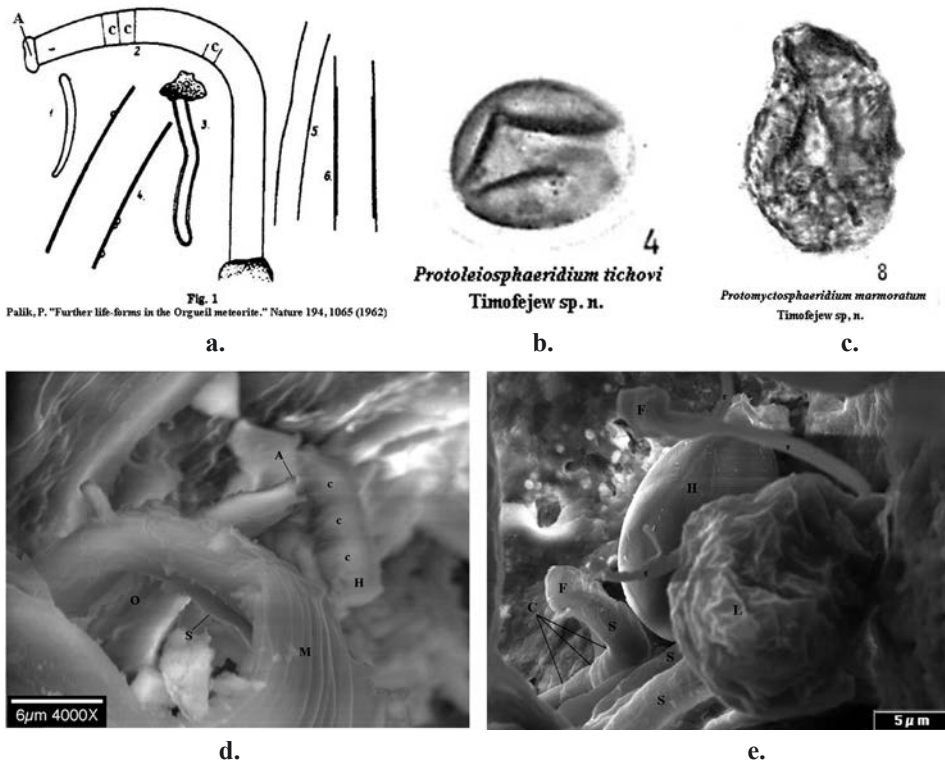
Orgueil filaments exhibit trichome dimensions, cell sizes and presence of capitate or calyptrate apical cells known in many species of uniseriate trichomic cyanobacteria genera (e.g., *Schizothrix*, *Symploca*, *Phormidium*, *Oscillatoria*).<sup>101</sup>

In 1963, Boris V. Timofejev (palynologist of Leningrad State University who pioneered the study of late Precambrian and early Paleozoic acritarchs and other acid resistant microfossils) published several photomicrographs of acritarchs (**Fig. 3.b & c.**) extracted from the Mighei meteorite using standard palynological techniques.<sup>102</sup> The Mighei CM2 carbonaceous meteorite was observed to fall at 8:22 P.M. on June 18, 1889 near the village of Mighei in the Odessa District of Ukraine.<sup>103</sup> Timofejev described and named several of the acid resistant microfossils he found in Mighei as new genera and species of acritarchs. One form was designated *Protoleiosphaeridium tichovi* Tim. sp. n. (**Fig. 3.b**) to indicate that it represented a new species in the meteorite with characteristics of known terrestrial acritarchs that had previously been assigned to the genus *Leiosphaeridia*. Timofejev was the premier authority on acritarchs and this paper clearly shows that he considered the forms extracted by acid maceration of Mighei to be biological in nature and to represent new species of ancient extinct acritarchs previously unknown to Science. Therefore, these discoveries may not be easily dismissed as simply coating artifacts, misidentified pollen grains or recent biological contaminants.

In 1997, the results of Scanning Electron Microscopy studies conducted in Russia at the Paleontological Institute (RAS) and in the United States at the NASA/Marshall Space Flight Center were published.<sup>104,105</sup> These independent studies provided new evidence concerning indigenous microfossils embedded in the rock matrix of different carbonaceous meteorites. **Figure 3.d** is NASA/MSFC Field Emission Scanning Electron Microscope (FESEM) image showing permineralized morphotypes of cyanobacteria-like filaments found in the Murchison meteorite. Measurements show the curved uniseriate filament **O** in the FESEM image show to be 2.7  $\mu\text{m}$  broad before it tapers to a 1.6  $\mu\text{m}$  diameter calyptrate apical cell **A**. This permineralized filament found embedded in a freshly interior surface of the Murchison meteorite rock matrix is very similar in both size and detailed morphology to filament 2 that Palik illustrated in 1962 from the Orgueil meteorite. The larger filament **M** with delaminated sheath **S** has characteristics of *Microcoleus chthonoplastes*, a very well known species of multiseriate cyanobacteria which has multiple trichomes enveloped within a common sheath. Also visible in this image is a short rod **H** which has characteristics of a short escaped hormogonium with internal cells **c** which is the mode of reproduction of many species of cyanobacteria.

**Figure 3.d** is a 4,000X FESEM image of a suite of microfossils encountered in a freshly fractured interior surface of the Orgueil CII carbonaceous meteorite. The smooth (11 $\mu\text{m}$ X17 $\mu\text{m}$ ) egg-shaped form **H** is characteristic of a heterocyst or akinete of cyanobacteria. The  $\sim$ 3  $\mu\text{m}$  broad filament **S** on the left shows slight cross wall constrictions **C** that suggest nearly quadrate internal cells. Nearby are other curved filaments **S** and several narrower (1 - 1.5  $\mu\text{m}$  broad) filaments **s**. All of these





**Fig. 3.** Microfossils in carbonaceous meteorites: **a.** Palik drawing of "filamentous algae" in Orgueil meteorite showing long curved tapered filament 2 with internal cells **c** and apical cell **A** with thickened pellicle; **b.** Timofeyev photos of new acritarchs and **c.** acid resistant microfossils (possible *Euglyphidae*) from the Mighei meteorite. **d.** FESEM image of filaments in Murchison with long curved filament **O** tapering to apical cell **A**, short hormogonia **H** with cells **c** and multiseriate filament **M** with laminated sheath **s**; **e.** FESEM image of heterocyst **X** in Orgueil near tapered *Schizothrix*-like filaments with pointed, funnel shaped apical cells **Z** and wrinkled spherical form **Y** as morphotype of acritarch *Leiosphaeridia* sp.

**Image Credits:** **a.** P. Palik, Eötvös Loránd University, Hungary; **b.** & **d.** R. B. Hoover & G. Jerman, NASA/MSFC, USA; **c.** B. V. Timofeyev, Leningrad State University, Russia; *Orgueil* Courtesy: Dr. Martine Rossignol-Strick, Musée Nationale d'Histoire Naturelle, Paris; *Murchison* Courtesy: Dr. William Birch, Victoria Museum, Australia

filaments are seen appear to terminate in pointed, conical or funnel shaped apical cells **F**. Several species of cyanobacteria (*Schizothrix* spp.; *Symploca* spp.) have trichomes with these dimensions and terminate in pointed or funnel-shaped apical cells. In 2007, Academician Alexei Yu. Rozanov, pioneer of the field of Bacterial Paleontology, recognized the wrinkled spherical form **Y** to be like terrestrial acritarchs that have been assigned to the genus *Leiosphaeridia*.<sup>106</sup>

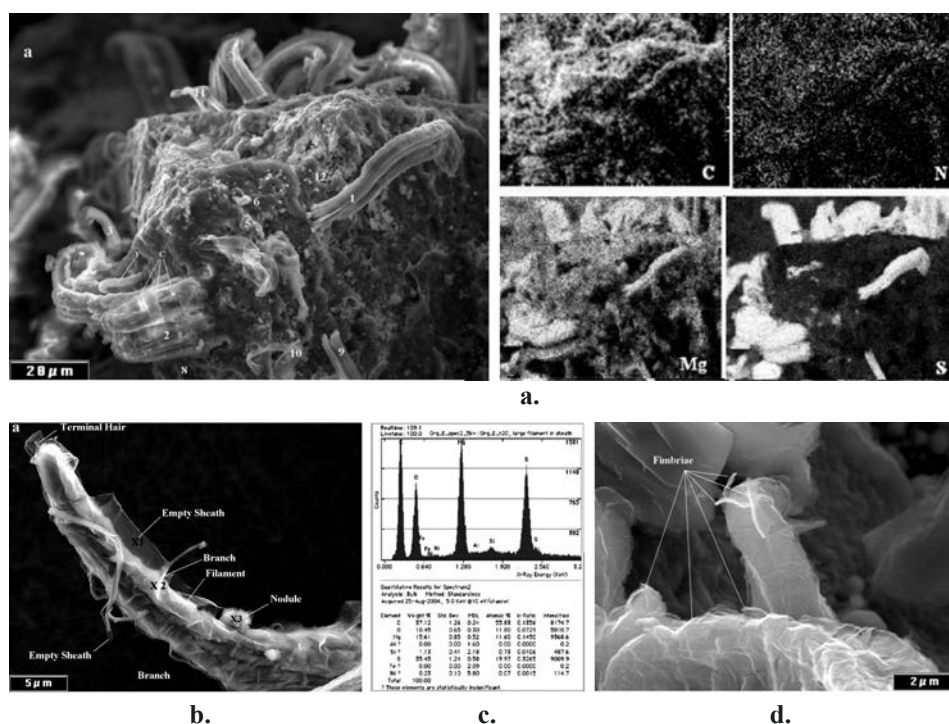
Over the past two decades, independent and then subsequent joint studies between NASA/MSFC and PIN have produced several thousand high-resolution images showing a great diversity of well-preserved microbial remains embedded in freshly fractured interior surfaces of the meteorite rock matrix in many different carbonaceous meteorites.<sup>107-110</sup> Energy Dispersive X-ray Spectroscopy (EDS) analy-

sis has revealed that many of these carbon-rich microbial remains have nitrogen content below the instrument detection limit ( $N < 0.5\%$  atomic). The cells of all living (and pleistocene) organisms have nitrogen content in the readily detectable levels of 2% atomic, so the absence of detectable nitrogen provides direct evidence that the remains are not recent (post-arrival) biological materials that have entered the stones in the past few millennia. Most of the microfossils found in these stones are permineralized and exhibit the correct size and morphological features of known genera and species of modern and fossil prokaryotic and eukaryotic microorganisms.

As is shown in **Fig. 4.** many of the Orgueil filaments are carbonized glycocalyx sheath remains that have been infilled with magnesium sulfate and they are often in an astonishing state of preservation. **Figure 4.a** is a low magnification (1 kX) FESEM Secondary Electron image and associated 2D Element X-Ray Maps of a 120  $\mu\text{m}$  wide region of a small Orgueil fragment that is densely populated with different types of embedded filaments and electron transparent sheaths. The diverse filaments exhibit complex morphological features consistent with the known characteristics of major groups of cyanobacteria. Filaments **1** and **2** have sheaths with irregular longitudinal striations suggesting they once contained multiple parallel oriented trichomes enclosed within a common homogeneous sheath. They also appear to have been epilithic on the Orgueil meteorite matrix. The end of Filament **1** becomes slightly wider ( $\sim 10 \mu\text{m}$ ) where it joins the rock matrix and may have contained four trichomes with diameters  $\sim 2.5 \mu\text{m}$  /trichome. Filament **2** is larger ( $\sim 20 \mu\text{m}$  dia.) and the longitudinal striations suggesting  $\sim 5$  trichomes with diameters  $\sim 4 \mu\text{m}$ /trichome. The slight cross wall constrictions (**C**) in Filament **2** suggest  $\sim 4 \mu\text{m}$  diameter isodiametric cells internal cells consistent with morphotypes of undifferentiated Oscillatoriacean cyanobacteria of the genus *Microcoleus*.

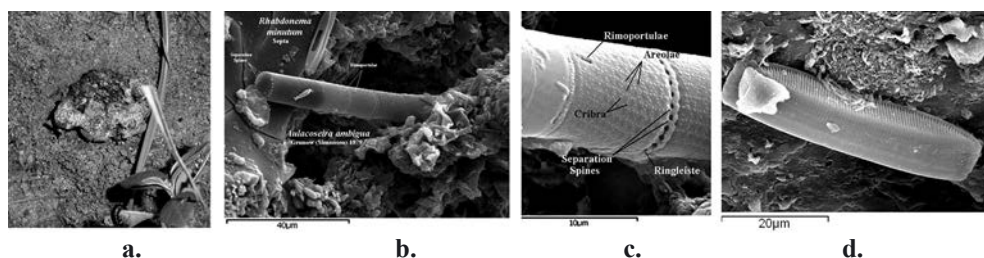
Reproduction within this order occurs by trichome fragmentation and the production of undifferentiated short segments (hormogonia) by binary fission of the cells in one plane at right angles to the long axis of the trichomes, such as what was shown in the short rod of **Fig. 3.d**. The smaller multiseriate filament **1** and the solitary filament **F** ( $2 \mu\text{m}$  diameter hook-shape with a narrowed terminus) may represent a morphotype of *Trichocoleus Anagnostidis*, which has trichomes typically of  $0.5 \mu\text{m}$  to  $2.5 \mu\text{m}$  diameter. X-ray 2D Element maps showing distributions of C, N, Mg and S in these Orgueil filaments and empty sheaths are not notably above background in the N map, but they appear as bright features in the C, Mg and S maps. They are also very visible in Oxygen map (not shown), suggesting the hollow carbon-rich glycocalyx sheaths were infilled with magnesium sulfate precipitates when fluids entered them after death and destruction of the internal cells.

**Figure 4.b.** is a Hitachi FESEM image at 6000X of a large curved, branched, polarized filament. It is  $\sim 8 \mu\text{m}$  broad at the base and the primary trichome tapers to  $3 \mu\text{m}$  diameter at the apex. The secondary trichomes form “Y” branches of much smaller diameter ( $0.6$  to  $1.0 \mu\text{m}$ ) and terminate in rounded empty sheaths. This complex filament is covered with an electron transparent mucilaginous sheath that en-



**Fig. 4.** Microfossils in the Orgueil CI1 carbonaceous meteorite: **a.** with 2D element X-ray maps showing the embedded nitrogen-poor filaments are carbon-rich and infilled with magnesium sulfate minerals. **b.** cyanobacterial filament (8  $\mu\text{m}$  base tapering to 3  $\mu\text{m}$  at apex) with terminal hair, and laminated sheath with V-false and true-branching. EDS shows sheath at **X1** highly carbonized (82 % C) and **c.** EDS of filament interior at spot **X2** shows high Mg, S, and O indicating glycolyx sheath is permineralized with magnesium sulfate and N content is below the instrument detection limit (<0.5% atomic). **d.** small cyanobacteria filaments with lophotrichous tufts of 5-10 nm diameter fimbriae nanofibrils. *Orgueil Courtesy: Dr. Paul Sipiera, DuPont Meteorite Collection, PSF, Chicago*

closes a 0.4  $\mu\text{m}$  diameter terminal hair. The Y branching and these other features are diagnostic of members of cyanobacterial Order **Stigonematales**, Geitler 1925. Many species of genus *Fischerella* have branches narrower than the main filament. The large nodule near the base may represent a lateral or intercalary heterocyst as is known in some members of the Family **Mastigocladaceae** and the filaments of some species of the genus *Brachytrichia* end in a terminal hair.<sup>101</sup> The EDS spectra at spots **X1** (not shown) indicates the sheath has very high carbon content (82 % atomic) and the high Mg, S and O at spot **X2** indicates the main body of the filament has been infilled with Magnesium Sulfate mineral precipitate. Nitrogen is below instrument detection limit (<0.5%) indicating these filaments are indigenous ancient permineralized remains rather than modern biological contaminants. **Figure 3.d** is a 10 kX Hitachi FESEM image of a 2  $\mu\text{m}$  broad Orgueil filament with coiling helical nanostructures (6-10 nm diameter) near the apex that are interpreted as lophotrichous tufts of fimbriae. Fimbriae are known in *Oscillatoriacean* cyanobacteria and many other groups of bacteria with gram-negative cell walls.



**Fig. 5.** Polonnaruwa stone with fusion crust *in-situ* in Aralaganwila paddy field on Jan. 29, 2013. **b.** Filament of centric colonial planktonic marine diatoms *Aulacoseira ambigua* and septa of the marine araphid pennate *Rhabdonema minutum* embedded in meteorite rock matrix; **c.** detail of well-preserved *A. ambigua* filament showing diagnostic features characteristic of the species. **d.** Complete frustule of araphid marine pennate diatom. **Photos:** Richard B. Hoover; N. C. Wickramasinghe & Jamie Wallis

Nitrogen below the EDS detection limit can be used to distinguish indigenous, ancient microfossils from modern biological contaminants. Nitrogen is present in every amino acid, protein, enzyme and nucleotide of DNA and RNA molecules of all living cells. Almost a century ago, it was found that the nitrogen content of bacterial cells is ~8% to 10% by weight.<sup>112</sup> After cellular death, the organic nitrogen molecules within the cells are slowly broken up and returned to the atmosphere as inorganic N<sub>2</sub> molecules during the slow, complex diagenetic processes<sup>113</sup> and/or metabolic pathways<sup>114</sup> of the aerobic and anaerobic biogeochemical denitrification components of the nitrogen cycle. Nitrogen levels below the 0.5% detection limit provides direct evidence the remains are ancient microfossils rather than modern biological contaminants.<sup>115,116</sup>

On December 29, 2012, a bright green fireball was observed to disintegrate at 6:30 PM over North Central Sri Lanka. Many low density (0.6 g/cm<sup>3</sup>) black stones were recovered within minutes to hours after the observed fall. The author recovered the low density stone with fusion crust (**Fig. 5.a**) on Jan.29, 2013 from a rice paddy field (7° 52' 59.5" N; 81° 9' 15.7" E) near the village of Aralaganwila in Polonnaruwa District. Wallis *et al.*<sup>117</sup> reported the detailed analysis of the physical, chemical and mineralogical properties of the Aralaganwila and other meteorite stones from the Polonnaruwa fall. These stones have ~4% carbon but their unusual physico-chemical properties unlike other carbonaceous meteorites and all known terrestrial rocks. Polished thin sections prepared by the Rozanov group at the Paleontological Institute (RAS) revealed highly porous poikilitic stones of isotropic silica-rich/plagioclase-like hosts with mm-sized inclusions with smaller subangular grains that are often more fractured than the surrounding host. The stones contained ilmenite, fractured shocked grains of olivine (Fayalite), quartz polymorphs (Cristobalite and Stishovite), high levels of trace elements and exotic high temperature/high pressure minerals. Maskelynite<sup>118</sup> is a clear glassy pseudomorph of Plagioclase that is formed without melting at extreme shock pressures (20 - 30 GPa). Maskelynite was identified in the Aralaganwila stones by FTIR Spectroscopy at Cardiff University by the detection of bands at 778 cm<sup>-1</sup> and 796 cm<sup>-1</sup> that matched the IR spectra of Maskelynite in Shergotty meteorite. Further evidence of shock was the detection by Raman spectroscopy

**Table 1.** Triple Oxygen Isotope Data for Aralaganwila Polonnaruwa Stones

Measurement	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{17}\text{O}$	$\Delta^{17}\text{O}$
Prof. Andreas Pack, Univ. of Göttingen	17.816	8.978	-0.335
Prof. Eizo Nakamura Okayama, University - 1	20.84	10.60	-0.328
Prof. Eizo Nakamura Okayama, University - 2	20.75	10.59	-0.296

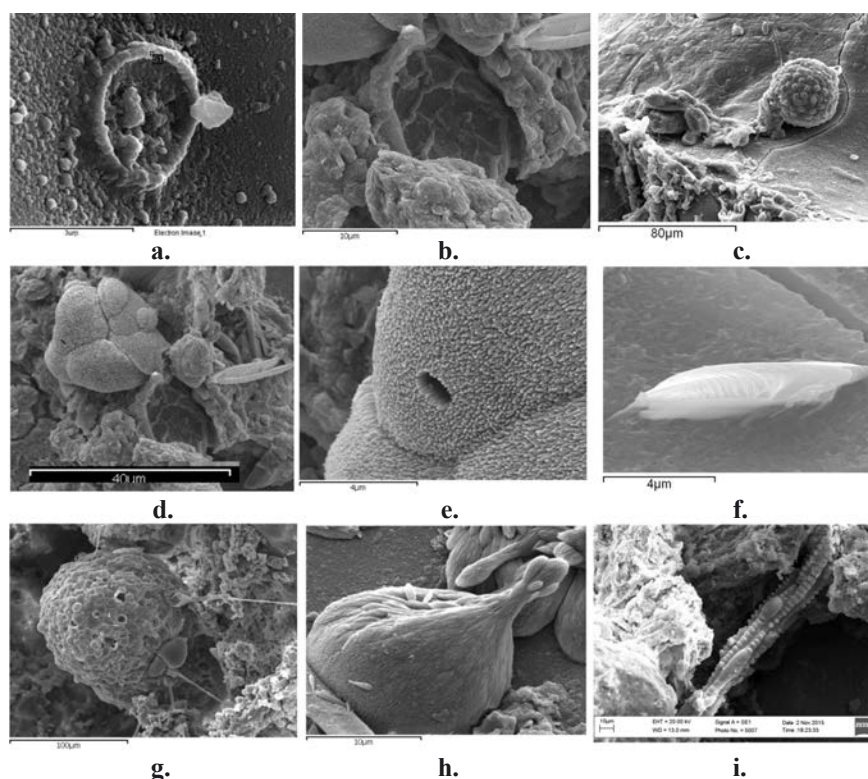
copy of the high temperature  $\text{SiO}_2$  polymorph cristobalite within quartz crystals. The bulk chemical compositions of the plagioclase-like samples are similar to data from lunar rocks (e.g., Miller Ranger 05035) and the Si-rich samples are consistent with mafic and felsic glasses in the Howardite (NWA 1664).

Triple Oxygen Isotope data (**Table 1**) were independently obtained by laser fluorination studies carried out in Germany and in Japan. Triple oxygen isotope results of  $\Delta^{17}\text{O} = -0.335$  with  $\delta^{18}\text{O}$  (‰ rel. SMOW) values of  $17.816 \pm 0.100$  compare well with those of known CI1 carbonaceous meteorites and are within the range of CI-like (Meta-C) chondrites. The  $\Delta^{17}\text{O}$  values are like CK and HED meteorites and lie far below the Terrestrial Fractionation Line.

Trace element abundances were determined by Inductively Coupled Plasma-Optical Emission Spectroscopy (ICP-OES) at Cardiff University. All of the Polonnaruwa stones were found to have Iridium levels 1-7ppm ( $\sim 10^4$  times average levels reported in oceanic crust) and a profound Europium anomaly (0.7 to 0.9 ppm). Concentrations of pairs of highly incompatible trace elements appeared to be strongly correlated in all samples with Th/Sm ratios close to those in CI1 carbonaceous meteorites. The CI1 normalized REE patterns accord well with those of high potassium and high aluminum glasses in the lunar and 4 Vesta meteorites. Dr. Marina Frontasyeva is conducting Neutron Activation Analysis Studies at JINR precisely measure element compositions of Polonnaruwa and several other carbonaceous meteorites.

FESEM studies at NASA/MSFC, PIN and Cardiff University have revealed the Polonnaruwa stones contain well-preserved fossilized remains of carbonized, nitrogen-poor and embedded filamentous cyanobacteria, diatoms, acritarchs, hys-trichospheres, testate amoebae and a many of other as yet unidentified prokaryotic and eukaryotic microorganisms.<sup>119</sup> **Figure 5.a.** shows a stone with fusion crust *in-situ* in the Aralaganwila paddy field on Jan. 29, 2013 just prior to collection by the author. **Figure 5.b.** is a FESEM image showing a well-preserved filament of centric colonial planktonic marine diatom *Aulacoseira ambigua* and septa of the marine araphid pennate *Rhabdonema minutum* embedded the meteorite rock matrix. **Fig. 5.c.** shows important diagnostic features labeled (Ringleiste, Rimoportulae, Areolae, Cribra, & Separation spines) characteristic of the diatom species *A. ambigua* and **Fig. 5.d.** is an image of a complete frustule of the araphid pennate diatom.

**Figure 6** shows FESEM images of biomorphic microstructures in the Polonnaruwa stones of uncertain affinity. These circular ridged and wrinkled forms are somewhat similar to Acritarchs, and Tasmanites or the Prasinophyte algae described by Rozanov and Astafieva from the 2.04 GA phosphorites of the Pechanga Greenstone belt.<sup>120</sup>



**Fig. 6.** Biomorphic microstructures in the Aralaganwila meteorite of unknown affinity; **a&b.** possibly Prasinophyte algae; **c.** Chrysophyte algae *Synura* sp., **d.-f.** Unidentified protists; **g.** Hystrichosphere or Heliozoan protist *Actinophrys sol* with long axopods or spines and high Carbon and N <0.5%. **h.** Testate amoebae (cf. *Hyalosphenia* sp.); **i.** Unidentified protist. **Image Credits:** **a.-c.** Richard B. Hoover & G. Jerman; **d.-k.** R. B. Hoover, N. Miyake, N. C. Wickramasinghe & Jamie Wallis

The circular forms in **Fig. 6.a & b.** are much smaller than representatives of the genus *Pechengia* Rozanov and Astafieva, but there are also much smaller Prasinophyte algae. **Fig. 6.c.** is large, spherical algae with a long flagellum ~Chrysophyte algae *Synura* spp. and **Figs. 6.d.-f.** are unidentified protists; and **6.g.** is a large C-rich (N<0.5%) Hystrichosphere or heliozoan protist similar to *Actinophrys sol*.

## CONCLUSION

Because of the inherent and universal properties of the H<sub>2</sub>O molecule, the liquid water and brines that may exist in the oceans, seas, pools and thin films beneath the frozen crusts of comets or planets and their icy moons should be indistinguishable from that of Earth. Water and ice has been discovered on Earth's Moon, Mercury and Pluto and virtually every other planet, moon and comet in the Solar System. Therefore there is no scientific basis to conclude that life could not thrive in these extraterrestrial bodies. Carbonaceous meteorites contain a wide variety of biomolecules and indigenous recognizable microfossils of prokaryotic and eukaryotic microorganisms. EDS studies have shown that these forms have nitrogen levels below

the 0.5% atomic instrument detection limit. This establishes that the biological forms detected are not modern biological contaminants but rather indigenous remains of extraterrestrial life forms that lived and died on the meteorite parent body long before it entered the Earth's atmosphere.

### ACKNOWLEDGEMENTS

I want to thank Academician Alexei Yu. Rozanov of the Astrobiology Center of the Joint Institute for Nuclear Research, Dubna, Russia and the Paleontological Institute (Russian Academy of Sciences) and Academician Erik Galimov of Vernadsky Institute, (Russian Academy of Sciences) for their kind support and many helpful scientific discussions over the past twenty years. I also thank Greg Jerman and James Coston and the NASA Marshall Space Flight Center for FESEM and EDS support and Brig Klyce of the Astrobiology Research Trust for funding support.

### REFERENCES

- [1] Des Marais, D. J. *et al.*, "The NASA Astrobiology Roadmap." *Astrobiology* 8, 715-730 (2008).
- [2] Oparin, Alexander Ivanovich, *Proiskhozhzhdenie zhizny*, Moscow (1924) (In Russian) and Oparin, A. I. *The Origin of Life*. London, MacMillan Publishing, pp. 1-270 (1938) (In English).
- [3] Haldane J. B. S. "The Origin of Life." *Rationalist Annual* (1929) reprinted in Haldane, JBS, *Science and Life*, Pemberton Publishing Co, Ltd, London (1968).
- [4] Urey, H. C. "On the Early Chemical History of the Earth and the Origin of Life." *Proc. Nat. Acad. Sci. US* 38, 351-363 (1952).
- [5] Miller, S. L. "A production of amino acids under possible primitive Earth Conditions." *Science* 117, 528-529 (1953).
- [6] Calvin, M. *Chemical evolution: molecular evolution towards the origin of living systems on the earth and elsewhere*. Oxford University Press (1969).
- [7] Lazcano, A. and Miller, S. "The Origin and Early Evolution of Life: Prebiotic Chemistry, the Pre-RNA World, and Time." *Cell*, 85, 793-798 (1996).
- [8] O'Leary, M. *Anaxagoras and the Origin of Panspermia Theory*, iUniverse publishing Group (2008).
- [9] Berzelius, J. J. "Analysis of the Alais meteorite and implications about life in other worlds." *Ann. Chem. Pharm.* (1834).
- [10] Arrhenius, S., *Worlds in the making: the evolution of the universe*. Harper, New York (1908).
- [11] Hoyle, F. and Wickramasinghe, N. C. *Lifecloud - The Origin of Life in the Universe*, Harper and Row, New York (1978).
- [12] Jenniskens, P., Wilson, M. A., Packan, D., Laux, C. O., Krüger, C. H., Boyd, I. D., Popova, O. P. and Fonda, M. "Meteorites: A Delivery Mechanism of Organic Matter to the Early Earth." in *Leonid Storm Research* (Eds. Jenniskens, P., Rietmeijer, F.J.M., Brosch, N., Fonda, M.) Springer, Netherlands, pp. 57-70 (2000).
- [13] Chyba, C. F., Thomas, P. J., Brookshaw, L. and Sagan, C. "Cometary delivery of organic molecules to the early Earth." *Science*, 4967, 366-373 (1990).
- [14] Mojzsis S.J. *et al.* "Evidence for life on earth before 3,800 million years ago." *Nature* 384, 55-59 (1996).
- [15] Wetherill, G. W. "Late Heavy Bombardment of the Moon and Terrestrial Planets." *Proc. Sixth Lunar Sci. Conference*, Houston, pp. 1539-1561 (1975).
- [16] Abramov, O. and Mojsis, S. J. "Microbial Habitability of the Hadean Earth during the Late Heavy Bombardment." *Nature* 459, 419-422 (2009).
- [17] Gilichinsky, D. A., Vorobyova, E. A., Erokhina, E. A., Fyodorov-Dayvdov, D. G. and Chaikovskaya, N. R. "Long-term Preservation of Microbial Ecosystems in Permafrost." *Adv. in Space Res.*, 12, 255-263 (1992).
- [18] Gilichinsky, D., Rivkina, E., Bakemans, C., Shcherbakova, V., Petrovskova, L., Ozerskaya, S., Ivanushkina, N., Kochkina, G., Laurinivichius, K., Pecheritsina, S., Fattakhova, R. and Tiedje, J. M. "Biodiversity of Cryopegs in Permafrost." *FEMS Microbiol. Ecol.* 53, 117-128 (2005).

- [19] Bidle, K. D., Lee, S., Marchant, D. R. and Falkowski, P. G. "Fossil Genes and Microbes in the Oldest Ice on Earth." *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 104, 13455-13460 (2007).
- [20] Marsic, D., Hoover, R. B., Gilichinsky, D. and Ng, J. D., "Extraction and Amplification of DNA from an Ancient Moss." *Promega*, 1-3 (1999).
- [21] Abyzov, S. S. "Microorganisms in the Antarctic Ice." in *Antarctic Microbiology* (E. Imre Friedman, Ed.) Wiley-Liss, New York, pp. 265-295 (1993).
- [22] Hoover, R. B., Abyzov, S. S. and Ivanov, M. V. "Environmental scanning electron microscopy investigations of ancient microorganisms from deep ice above Lake Vostok." *Proc. SPIE 3755, Instruments, Methods, and Missions for Astrobiology II*, 187-198 (1999)
- [23] Abyzov, S.S., Duxbury, N.S., Bobin, N.E., Fukuchi, M., Hoover, R.B., Kanda, H., Mitskevich, I.N., Mulyukin, A.L., Naganuma, T., Poglazova, M.N. and Ivanov, M.V., 2006. "Super-long anabiosis of ancient microorganisms in ice and terrestrial models for development of methods to search for life on Mars, Europa and other planetary bodies." *Advances in Space Research*, 38, 1191-1197 (2006).
- [24] Deming, J. W and Eicken, H. "Life in Ice," in *Planets and Life: The Emerging Science of Astrobiology* (Sullivan, W. T. and Baross, J. A., Eds.) Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 282-312 (2007).
- [25] Hoover, R. B. and Pikuta, E. A. "Psychrophilic and Psychrotolerant Microbial Extremophiles in Polar Environments." in *Polar Microbiology: The Ecology, Biodiversity and Bioremediation Potential of Microorganisms in Extremely Cold Environments*. (Bej, A. K., Aislabie, J. and Atlas, R. M., Eds.), CRC Press, New York, 115-156 (2010).
- [26] Janech, M. G., Krell, A., Mock, T, Kang, J.-S. and Raymond, J. A. "Ice-Binding Proteins from Sea Ice Diatoms (Bacillariophyceae)." *Jour. Phycol.* 42, 410-416 (2006).
- [27] Andersen, D. T., Sumner, D. Y., Hawes, I., Webster-Brown, J. and McKay, C. "Discovery of large conical stromatolites in Lake Untersee, Antarctica." *Geobiology* 9, 280-293 (2011).
- [28] Shtarkman, Y. M., Koçer, Z. A., Edgar, R., Veerapaneni, R. S., D'Elia, T., Morris, P. F. and Rogers, S. O. "Subglacial Lake Vostok (Antarctica) Accretion Ice Contains a Diverse Set of Sequences from Aquatic, Marine and Sediment-Inhabiting Bacteria and Eukarya." *PLOS ONE*, 8, 1-13 (2013).
- [29] Gilichinsky, D. "Permafrost Model of Extraterrestrial Habitat." in *Astrobiology: The Quest for the Conditions of Life* (Horneck, G. and Baumstark-Khan, C., Eds.) Springer-Verlag, Berlin, pp. 125-142 (2002).
- [30] Hoover, R. B. and Gilichinsky, D., "Significance to Astrobiology of Microorganisms in Permafrost and Ice." In *Permafrost Response on Economic Development, Environmental Security and Natural Resource Potential*, NATO-ARW held in NOVOSIBIRSK, SIBERIA, 12-16 Nov. 1998. (Roland Paepé, Ed.) Kluwer Publishing, New York, pp. 553-580 (2001).
- [31] Hoover, R. B., Hoyle, F., Wickramasinghe, N. C., Hoover, M. J. and Al-Mufti, S., "Diatoms on Earth, Comets, Europa, and in Interstellar Space." *Earth, Moon, and Planets*, 35, 19-45 (1986).
- [32] Hoover, Richard B. "Comets, Carbonaceous Meteorites and the Origin of the Biosphere." in *Biosphere Origin and Evolution* (N. Dobretsov, N. Kolchanov, A. Rozanov and G. Zavarzin, Eds.) Springer US, New York, pp. 55-68 (2008). <http://www.springerlink.com/content/u17384273280174/>
- [33] Lawrence, D. L. *et al.*, "Evidence for Water Ice Near Mercury's North Pole from MESSENGER Neutron Spectrometer Measurements." *Science* 339, 292-296 (2013).
- [34] Less, L., *et al.* "The Gravity Field and Interior Structure of Enceladus." *Science* 344, 78-80 (2014).
- [35] Thomas, P. C., Tajaddine, R., Tiscareno, M. S., Burns, J. A., Joseph, J., Loredó, T. J., Helfenstein, P. and Porco, C. "Enceladus's measured physical libration requires a global subsurface ocean." *Icarus*, 264, 37-47 (2016).
- [36] Glein, C. R., Baross, H. A. and Hunter Waite, Jr., J. "The pH of Enceladus' Ocean." *Geochem. et Cosmochem. Acta* 162, 202-219 (2015).
- [37] Kelley, D. S. *et al.*, "A serpentinite-hosted ecosystem: the Lost City hydrothermal field." *Science* 307, 1428-1434 (2005).
- [38] Issatchenko, B. L. "Chloride, sulfate and soda lakes of the Kulundinskayaa steppe and biogenic processes therein." *Selected works* 2, 143-162 (1951)..
- [39] Zavarzin, G. A. "Epicontinental soda lakes as supposed relict biotopes for the formation of terrestrial biota." *Microbiologia* 62, 789-800 (1993).
- [40] Zavarzin, G. A. "Recent Microbiology and Precambrian Paleontology." In *Perspectives in Astrobiology, NATO Science Series: Life and Behavioural Sciences* Vol. 366, (R. B. Hoover, R. Paepé, and A. Yu. Rozanov, Eds.) IOS Press, Amsterdam, The Netherlands, pp. 201-216 (2005).
- [41] Hoover, R. B., Pikuta, E. V., Bej, A. K., Marsic, D., Whitman, W. B., Tang, J. and Krader, P. "*Spirochaeta Americana* sp. nov., a new haloalkaliphilic, obligately anaerobic spirochaete isolated



- from soda Mono Lake in California.” *Int J Syst Evol Microbiol* 53, 815-821 (2003).
- [42] Pikuta, E. V., Hoover, R.B., Bej, A.K., Marsic, D., Detkova, E., Whitman, W. B., Krader, P. “*Tindallia californiensis* sp. nov., a new anaerobic, haloalkaliphilic, spore-forming acetogen isolated from Mono Lake in California.” *Extremophiles* 7, 327-334 (2003).
- [43] Pikuta, E. V., Hoover, R. B., Bej, A. K., Marsic, D., Whitman, W. B., Cleland, D., Krader, P. “*Desulfonatronum thiodismutans* sp. nov., a novel alkaliphilic, sulfate-reducing bacterium capable of lithoautotrophic growth.” *Int J Syst Evol Microbiol* 53, 1327-1332 (2003).
- [44] Brazleton, W. J., Morrill, P. J., Szponar, N. and Schrenk, M. O. “Bacterial Communities Associated with Subsurface Geochemical Processes in Continental Serpentine Springs.” *Appl. and Environ. Microbiol.* 79, 3906-3916 (2013).
- [45] McKay, C. P., Porco, C. C., Altheide, T., Davis, W. L. and Kral, T. “The Possible Origin and Persistence of Life on Enceladus and Detection of Biomarkers in the Plume.” *Astrobiology* 8, 909-919 (2008).
- [46] McKay, C. P., Anbar, A. D., Porco, C. and Tsou, P. “Follow the Plume: The Habitability of Enceladus.” *Astrobiology* 14, 352-355 (2014).
- [47] Nathues, A., et al. “Sublimation in Bright Spots on (1) Ceres.” *Nature*, 528, 237-240 (2015).
- [48] Richardson, S. M. “Vein formation in the C1 carbonaceous chondrites.” *Meteoritics* 13, 141-159 (1978).
- [49] Vernazza, P., et al. “Analysis of near-IR spectra of 1 Ceres and 4 Vesta, targets of the Dawn Mission.” *Astron. and Astrophys.* 436, 1113-1121 (2005).
- [50] Gallegos, E. J., “Biological Fossil Hydrocarbons in Shales.” In *Oil Shale* (Tan, T. F. and Chilingarian, G. V., Eds.) Elsevier, New York, pp. 132, 173-175 (1976).
- [51] Cruikshank, D. P. “Organic Solids in the Outer Solar System: Kuiper Belt Planetesimals.” in *The Cosmic Dust Connection*, NATO ASI 487, ( J. M. Greenberg, Ed.) IOS Press, Amsterdam, The Netherlands, pg. 471 (1996).
- [52] Hoover, R. B. and Rozanov, A. Yu., “Microfossils, Biominerals and Chemical Biomarkers in Meteorites.” In *Perspectives in Astrobiology*, Vol. 366, NATO Science Series: Life and Behavioural Sciences (R. B. Hoover, R. Paeppe and A. Yu. Rozanov, Eds.) NATO-ASI. IOS Press, Amsterdam, The Netherlands, p. 57 (2005).
- [53] Lovering, J., Private Communication to Richard B. Hoover, Melbourne, Australia (2000).
- [54] Stern, S. A., et al. “The Pluto system: Initial results from its exploration by New Horizons.” *Science* 350.6258 and 1815 (2015).
- [55] Rhoden, A. R., Henning, W., Hurlford, T. A. and Hamilton, D. P. “The interior and orbital evolution of Charon as preserved in its geologic record.” *Icarus*, 246, 11-20 (2015).
- [56] Grundy, W. M. and Buie, M. W. “Spatial and Compositional Constraints on Non-Ice Components and H<sub>2</sub>O on Pluto’s Surface.” *Icarus*, 157, 128-138 (2002).
- [57] Kuczynska, P. Jemiola-Rzeminska, M., Strzalka, K., “Photosynthetic Pigments in Diatoms.” *Marine Drugs*, 13, 5847-5881 (2015).
- [58] Hoover, R. B. “Instruments and Methods to Search for Extraterrestrial Life.” *Proc. SPIE* 9606-0N (2015).
- [59] Colyer, C.L., Kinkade, C.S., Viskari, P.J. and Landers, J. P. “Analysis of cyanobacterial pigments and proteins by electrophoretic and chromatographic methods.” *Anal. Bioanal. Chem.* 382, 559-569 (2005).
- [60] Bibring, J.-P., et al., “67P/Churyumov-Gerasimenko surface properties as derived from CIVA panoramic images.” *Science* 349, aab0671 (2015).
- [61] Goesmann, F. et al., “Organic compounds on comet 67P/Churyumov-Gerasimenko revealed by COSAC mass spectrometry.” *Science* 349, aab0689 (2015).
- [62] Hoover, R.B., Hoyle, F., Wickramasinghe, N.C., Hoover, M. J. and Al-Mufti, S., “Diatoms on Earth, Comets, Europa, and in Interstellar Space,” *Earth, Moon, and Planets*, 35, 19-45 (1986).
- [63] Hoover, R.B. “Comets, Carbonaceous Meteorites and the Origin of the Biosphere” in *Biosphere Origin and Evolution* (N. Dobretsov, N. Kolchanov, A. Rozanov and G. Zavarzin, Eds.) Springer, New York 55-68, (2008).
- [64] Crowe, S. A., et al. “Atmospheric oxygenation three billion years ago.” *Nature* 501, 535-538 (2013).
- [65] Kawahara, H., et al. “Can Ground-Based Telescopes Detect the Oxygen 1.27 mm Absorption Feature as a Biomarker in Exoplanets?” *Astrophys. Jour.* 758, 1-11 (2012).
- [66] Walker, J. C. G. *Evolution of the Atmosphere*. Macmillan, New York pp. 1-318, (1977).
- [67] Yamaguchi, K. E. “Evolution of the Atmospheric Oxygen in the Early Precambrian: An Updated Review of Geological Evidence.” *Frontier Research on Earth Evolution. Vol. 2*. FREE Report 2003-2004. pp 1-9 (2003).
- [68] Owen, T. “The Search for Early Forms of Life in Other Planetary Systems: Future Possibilities

- Afforded by Spectroscopic Techniques.” in *Strategies for the Search for Life in the Universe* (ed. M. Papagiannis) (Dordrecht: Reidel), pp. 177-187 (1980).
- [69] Sagan, C., Thompson, W. R., Carlson, R., Gurnett, D. and Hord, C. “A search for life on Earth from the Galileo spacecraft.” *Nature* 365, 715–721 (1993).
- [70] Hviid, S. *et al.* “Color Variegation on 67P Churyumov/Gerasimenko.” AGU Fall Meeting, Paper 22395, San Francisco 15-19 Dec. (2014). 2014 AGU Fall Meeting
- [71] Schupak, A. “Rosetta’s First Color Photo of Comet.” CBS News, Dec. 2, 2014 11:33 AM (2014). [http://www.cbsnews.com/news/rosettas-first-color-photo-of-comet/http://www.huffingtonpost.com/2014/12/15/color-comet-photo\\_n\\_6325622.html](http://www.cbsnews.com/news/rosettas-first-color-photo-of-comet/http://www.huffingtonpost.com/2014/12/15/color-comet-photo_n_6325622.html)
- [72] Goesmann, F. *et al.*, “Organic compounds on comet 67P/Churyumov-Gerasimenko revealed by COSAC mass spectrometry.” *Science* 349, 689-702 (2015).
- [73] Capaccione, F., Coradini, A., Filacchione, G., Erard, S., Arnold, G. *et al.* “The organic-rich surface of comet 67P/Churyumov-Gerasimenko as seen by VIRTIS/Rosetta.” *Science* 347, 6220 (2015).
- [74] Fulle, M. *et al.* “Density and Charge of Pristine Fluffy Particles from comet 67P/Churyumov-Gerasimenko.” *Ap. J.* 802\_L12, 1-5 (2015).
- [75] Altweg, K. *et al.* “Cometary science. 67P/Churyumov-Gerasimenko, a Jupiter family comet with a high D/H ratio.” *Science*, 347, 6220 (2015).
- [76] Beiler, A. *et al.*, “Abundant molecular oxygen in the coma of comet 67P/Cheryumov-Gerasimenko.” *Nature* 526, 678-683.
- [77] Hall, D. T., Strobel, D. F., Feldman, P. D. and McGrath, M. A. “Detection of an oxygen atmosphere on Jupiter’s moon Europa” *Nature* 373, 677-679 (1995).
- [78] Noll, K. S., Johnson, R. E., Lane, A. L., Domingue, D. L. and Weaver, H. A. “Detection of ozone on Ganymede.” *Science*, 273, 341-343 (1996).
- [79] Spencer, J. R., Calvin, W. M. and Person, M. J. “Charge-coupled device spectra of the Galilean satellites: Molecular oxygen on Ganymede.” *Jour. Geophys. Res. Planets*, 100, 19049-19056 (1995).
- [80] Teolis, B.D., Jones, G.H., Miles, P.F., Tokar, R.L., Magee, B.A., Waite, J.H., Roussos, E., Young, D.T., Crary, F.J., Coates, A.J. and Johnson, R.E., 2010. “Cassini finds an oxygen-carbon dioxide atmosphere at Saturn’s icy moon Rhea.” *Science* 330, 1813-1815 (2010).
- [81] Noll, K. S., T. L. Roush, D. P. Cruikshank, R. E. Johnson, and Y. J. Pendleton. “Detection of ozone on Saturn’s satellites Rhea and Dione.” *Nature* 388, 45-47 (1997).
- [82] Tancredi, G., Fernandez, J. A., Rickman, H., and Licandro, J. “A Catalog of Observed Nuclear Magnitudes of Jupiter Family Comets.” *Astron. Astrophys., Suppl. Ser.*, 146, 73-90 (2000).
- [83] Ehrenfreund, P., Glavin, D. P., Botta, O., Cooper, G. and Bada, J., “Extraterrestrial amino acids in Orgueil and Ivuna: Tracing the parent body of CI type carbonaceous chondrites.” *PNAS* 98, 2138-2141 (2001).
- [84] Gounelle, M., Spurny, P. and Bland, P. A. “The orbit and atmospheric trajectory of the Orgueil meteorite from historical records.” *Meteoritics and Planetary Science* 41, 135-150 (2006).
- [85] Berger, E. “Cubanite and associated sulfides in CI chondrites and Comet 81P/Wild 2: Implications for aqueous processing.” *Univ. Arizona PhD Thesis*, <http://hdl.handle.net/10150/202991> (2011).
- [86] Berger, E., Lauretta, D. S. and Keller, L. P. “Hydrothermal Synthesis of Cubanite: Implications for Fluids on Comet 81P/Wild 2 and the CI-Chondrite Parent Body.” *Meteoritics and Planet. Sci. Suppl.*, id. 5333 (2011).
- [87] Seargent, D.A.J. “Is the Murchison Meteorite a Fragment of Periodic Comet Finlay?” *WGN* 16,111-117 (1988).
- [88] Seargent, D. A. J. “The Murchison Meteorite: Circumstances of its Fall.” *Meteoritics* 25, 341-342 (1990).
- [89] Hoover, R. B. “Microfossils in Carbonaceous Meteorites.” in *Instruments, Methods, and Missions for Astrobiology XII*, Proc. SPIE 7441, 7441\_03, pp. 1-14 (2009).
- [90] Nagy, B., Meinschein, W. G. and Hennessy, D. J., “Mass spectroscopic analysis of the Orgueil meteorite: evidence for biogenic hydrocarbons.” *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 93, 27-35 (1961).
- [91] Claus G., and Nagy, B. “A microbiological examination of some carbonaceous chondrites,” *Nature* 192, 594-596 (1961).
- [92] Daubrée, A. “Note sur les meteorites tombées le 14 Mai aux environs d’Orgueil (Tarn-et-Garonne).” *Compt. Rend. Acad. Sci., Paris* 58, pp. 984-986. (1864).
- [93] Cloëz, S. “Analyse chimique de la pierre météorique d’Orgueil. Note de M. S. Cloëz présentée par M. Daubrée.” *Compt. Rend. Acad. Sci., Paris* 59, pp. 37-40 (1864).

- [94] Nagy, B. *Carbonaceous Meteorites*. Elsevier Scientific Publishing Co., New York, pp. 1-747 (1975).
- [95] Bandurski, E. and Nagy, B. "The polymer-like organic material in the Orgueil meteorite." *Geochim. et Cosmochim. Acta*, 40, 1397-1406 (1976).
- [96] Kissin, Y. V. "Hydrocarbon components in carbonaceous meteorites." *Geochim. Cosmochim. Acta* 67,1723-1735 (2003).
- [97] Anders, E., DuFresne, E. R., Hayatsu, R., Cavaille, A., DuFresne, A. and Fitch, F. W. "Contaminated Meteorite," *Science*, 146, 1157-1161 (1964).
- [98] Staplin, F. L. "Microfossils from the Orgueil meteorite" *Micropaleontology* 8, 343-347 (1962). <http://micropal.geoscienceworld.org/cgi/content/abstract/8/3/343>
- [99] Tan, W. C. and VanLandingham, S. L. "Electron Microscopy of Biological-like Structures in the Orgueil Carbonaceous Meteorite." *Geophys. Jour. Roy. Astr. Soc.* 12, 237-241 (1967).
- [100] Palik, P. "Further life-forms in the Orgueil meteorite." *Nature* 194, 1065 (1962).
- [101] Desikachary, T. V. *Cyanophyta*, Academic Press, New York, pp. 1- 686, Pl. 38, Fig. 9, pgs. 208, 577 (1959).
- [102] Timofejev, B. W. "Lebensspuren in Meteoriten. Resultate Einer Microphytologischen Analyse." *Grana Palynologica*, 4, 92-99 (1963). <http://www.tandfonline.com/doi/pdf/10.1080/00173136309437862>
- [103] Vdovykin, G. P. "The Mighei Meteorite." *Space Sci. Rev.* 14, 832-879 (1973).
- [104] Hoover, R. B. "Meteorites, Microfossils and Exobiology." *Proc. SPIE*, 3111, 115-136 (1997).
- [105] Zhmur, S. I., Rozanov, A. Yu., Gorlenko, V. M. "Lithified Remnants of Microorganisms in Carbonaceous Chondrites." *Geochemistry International*, 35, 58-60 (1997).
- [106] Rozanov, A. Yu. *Personal Communication to Richard B. Hoover* (2007).
- [107] Hoover, R. B., Rozanov, A. Yu., Zhmur, S. I. and Gorlenko, V. M., "Further evidence of microfossils in carbonaceous chondrites." *Proc. SPIE*, 3441, 203-216 (1998).
- [108] Hoover, R. B., Jerman, G. A., Rozanov, A. Yu and Davies, P. C. "Biomarkers and Microfossils in the Murchison, Rainbow, and Tagish Lake meteorites." *Proc. SPIE* 4859, 463321 (2003).
- [109] Hoover, R. B. and Rozanov, A. Yu., "Microfossils, Biominerals, and Chemical Biomarkers in Meteorites." *Proc. SPIE*, 4939, 10-27 (2003).
- [110] Hoover, R. B., Rozanov, A. Yu., Jerman, G. A. and Coston, J. "Microfossils in CI and CO Carbonaceous Meteorites." *Proc SPIE*, 5163, 7-23 (2004).
- [111] Wehr, J. D., Sheath, R. G., Eds. *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification*. Academic Press, Amsterdam, p. 136, pp. 1-918 (2003).
- [112] Bradley, H. C. and Nichols, M. S. "Nitrogen Content of Bacterial Cells: 1. Method." *J. Biol. Chem.* 33, 525-529 (1918).
- [113] Mariotti et al. "<sup>15</sup>N Isotope biogeochemistry and natural denitrification process in groundwater: Application to the chalk aquifer of northern France." *Geochem. et Cosmochim. Acta*, 52, 1869-1878 (1988).
- [114] Knowles, R. "Denitrification." *Microbiol. Rev.* 46, 43-70 (1982).
- [115] Hoover, R. B. "Fossils of Prokaryotic microorganisms in the Orgueil meteorite." *Proc. SPIE* 6309-02 (2006).
- [116] Hoover, R. B. "Ratios of Biogenic Elements for Distinguishing Recent from Fossil Microorganisms." *Proc. SPIE* 6694, 66940D, (2007).
- [117] Wallis, J., Wickramasinghe, N. C., Wallis, D. H., Miyake, N., Wallis, M. K., Hoover, R. B., Samaranayake A., Wickramaratne, K. and Oldroyd, A. "Physical, Chemical and Mineral Properties of the Polonnaruwa Stones" *Proc. SPIE* 8865, 886507 (2013).
- [118] Rubin, A. E. "Maskelynite in Asteroidal, Lunar and Planetary Basaltic Meteorites: an Indicator of Shock Pressure during Impact Ejection from their Parent Bodies." *Icarus*, 257, 221-229, (2015).
- [119] Hoover, R. B., Wallis, J., Wickramaratne, K., Samaranayake A., Williams, G., Jerman, G., Wallis, D. H. and Wickramasinghe, N. C. "Fossilized Diatoms from Recent Falls in Sri Lanka." *Proc. SPIE* 8865, 886506 (2013).
- [120] Rozanov, A. Yu., Astafieva, M. M. and Hoover, R. B. "Early Proterozoic (2.04 GA) phosphorites of Pechanga Greenstone Belt and their Origin." *Proc. SPIE* 6694, 669409\_10 (2007).

УДК 56.016.3:551.732.2; 57.012.3

**МЕЛКОРАКОВИННАЯ ФАУНА, ВНЕДРЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО  
ПРЕПАРИРОВАНИЯ КЕМБРИЙСКИХ ИСКОПАЕМЫХ  
И НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МИКРОСТРУКТУРЕ СКЛЕРИТОВ  
MOBERGELLA RADIOLATA**

**Ю.Е. Демиденко, П.Ю. Пархаев**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
juliad@paleo.ru, pparkh@paleo.ru*

Микроструктурное исследование зоопроблематик *Mobergella radiolata* Bengtson, 1968 из нижнекембрийских разрезов Сибирской платформы выявило ламинарную (фолиатную?) микроструктуру склеритов, сходную с таковой у некоторых брюхоногих и двустворчатых моллюсков, брахиопод, мшанок и кораллов.

Скелетные организмы появились в конце позднего венда и получили широкое распространение в раннем кембрии, став основой «кембрийского эволюционного взрыва» – важнейшего биотического события, случившегося около 540 млн. лет назад, в ходе которого произошло резкое увеличение количества ископаемых организмов, способных к биоминерализации (Розанов, 1986). Минерализованные покровы значительно увеличили вероятность сохранения остатков в ископаемом состоянии. По некоторым данным (Conway Morris, 1993), уже в начале кембрия сложилось до трех четвертей от всего числа таксонов животных высокого систематического ранга (типы, классы). Многие из них известны и в настоящее время (губки, членистоногие, моллюски, брахиоподы), другие являются полностью вымершими группами, как многие представители так называемых мелкораковинных ископаемых (Matthews, Missarzhevsky, 1975).

Термин «мелкораковинные ископаемые» или “small shelly fossils” (SSF) объединяет остатки скелетных организмов миллиметровой размерности, представляющих таксономически разнообразные группы: зоопроблематики,

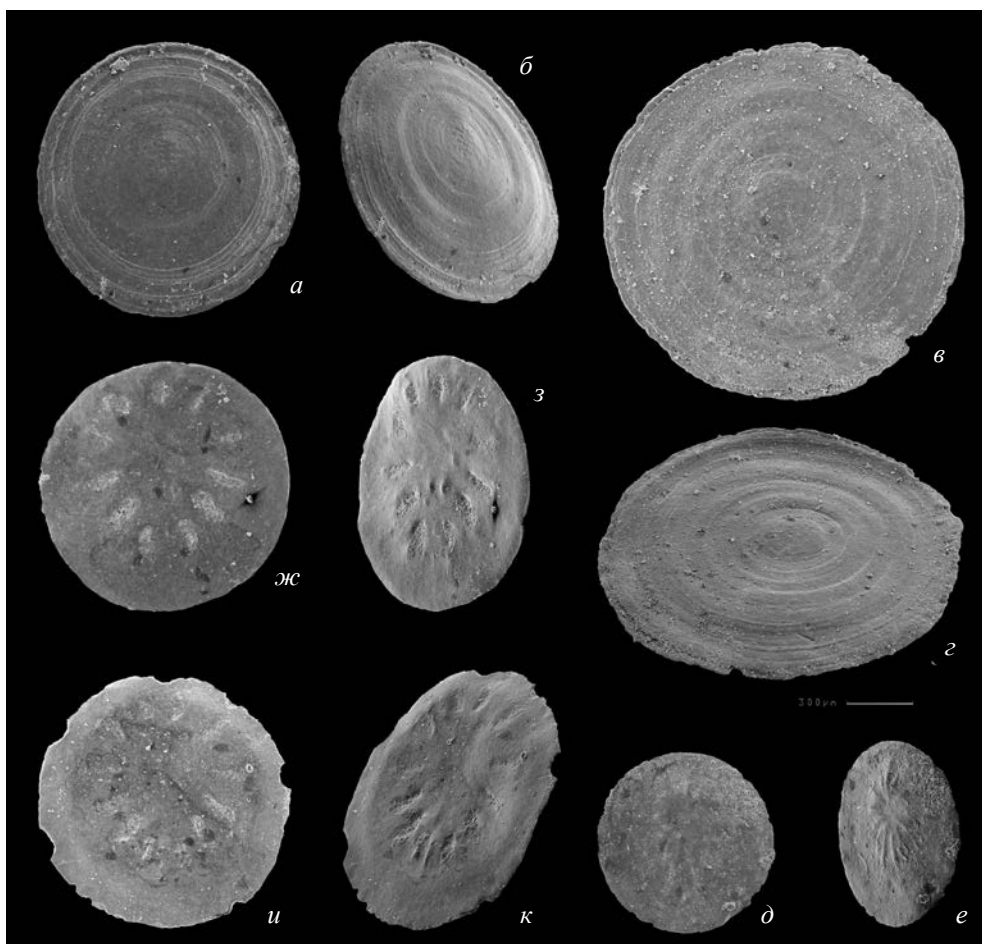
моллюски, брахиоподы и другие мелкие ископаемые. Как рассказал академик А.Ю. Розанов, первым, кто в начале 1970-х гг. предложил название SSF, был английский геолог и палеонтолог Джон Кауи (John W. Cowie). В дальнейшем этот термин прижился и стал широко использоваться как в отечественной, так и в зарубежной литературе.

Мелкораковинные ископаемые – сборная группа остатков ископаемых организмов, общим для которых является методика препарирования. В результате растворения карбонатных пород слабым раствором (8–10%) уксусной кислоты остается нерастворимая фракция, в которой, наряду с терригенными частицами, находятся фосфатные, силикатные, а также вторично фосфатизированные и окремненные остатки ископаемых – SSF. Эти скелетные остатки под световым стереоскопическим микроскопом отбираются из осадка и сортируются по систематическим группам; их более детальное изучение обычно проводится с помощью сканирующего электронного микроскопа. Описанный выше способ химического препарирования в начале 1960-х гг. был внедрен в практику изучения кембрийских ископаемых Розановым. Родоначальником этой методики был выдающийся польский палеонтолог профессор Роман Козловский. В результате были обнаружены и описаны многие новые группы ископаемых, в том числе разнообразные таксоны неясного систематического положения – зоопроблематики (Розанов, Миссаржевский, 1966; Розанов и др., 1969).

Одной из необычных групп кембрийских зоопроблематик являются мoberгеллиды. Их история изучения началась чуть меньше 150 лет назад после описания Э. Биллингсом округлой в сечении трубки и крышечки овальной формы с пятью парами радиальных отпечатков на внутренней стороне, которые он назвал *Hyolithes? micans* (Billings, 1872). В дальнейшем исследователи мoberгеллид относили их к брахиоподам (Hall, 1872; Moberg, 1892), блюдечкообразным моллюскам (Hedström, 1923; Миссаржевский, 1989; Conway Morris, Chapman, 1997) или считали их крышечками от трубчатых домиков организмов неясной систематической принадлежности (Fisher, 1962; Bengtson, 1968; Rozanov, Zhuravlev, 1992).

Мoberгеллиды – это округлые билатерально-симметричные склериты миллиметровой размерности. На наружной поверхности склеритов наблюдаются концентрические линии нарастания, внутренняя поверхность несет от 4 до 16 радиально расположенных мускульных отпечатков у разных представителей семейства *Mobergellidae* Missarzhevsky, 1989. Иногда мускульные отпечатки «просвечиваются» на наружной стороне склерита в его ювенильной части (Демиденко, 2016, рис. 6), видимо, за счет ее малой толщины на этой стадии роста животного или благодаря несохранившемуся (разрушенному) наружному слою склерита. Состав склеритов фосфатный.

Мoberгеллиды широко распространены в отложениях нижнего кембрия многих регионов мира. Самый древний представитель группы – вид *Mobergella*



**Рис. 1.** *Mobergella radiolata* Bengtson, 1968, склериты; *a–e* – вид снаружи; *a, в* – видны линии нарастания, в центре – ювенильная часть; *б, г, е* – наклонный вид: *a, б* – экз. ПИН, № 5279/5059; *в, г* – экз. ПИН, № 5279/5065; *д, е* – экз. ПИН, № 5279/5052; *жс–к* – вид изнутри, видны мускульные отпечатки; *з, к* – наклонный вид: *жс, з* – экз. ПИН, № 5279/5056; *и, к* – экз. ПИН, № 5279/5055; Сибирская платформа, разрез Журинский мыс среднего течения р. Лена; нижний кембрий, атдабанский ярус, зона *R. zegebarti*, пестроцветная свита, 4,5 м выше подошвы слоя 4 (Варламов и др., 2008, рис. 27); все экземпляры даны с одинаковым увеличением.

*radiolata* Bengtson, 1968 (рис. 1) – появился на Сибирской платформе на рубеже томмотского–атдабанского веков и существовал до середины атдабана. В первой половине атдабана произошло расселение мoberгелл на территории Казахстана и Европы (Швеция, Норвегия, Дания, Польша, Великобритания). Вместе с *M. radiolata* с середины атдабана встречаются *M. holsti* (Moberg, 1892) и *M. turgida* Bengtson, 1968. Увеличение видового разнообразия мoberгеллид совпало с начавшейся в середине атдабана крупнейшей раннекембрийской трансгрессией (Ярусное расчленение..., 1984). В верхнем атдабане – нижней ботоме Казахстана и Швеции встречался еще один предста-

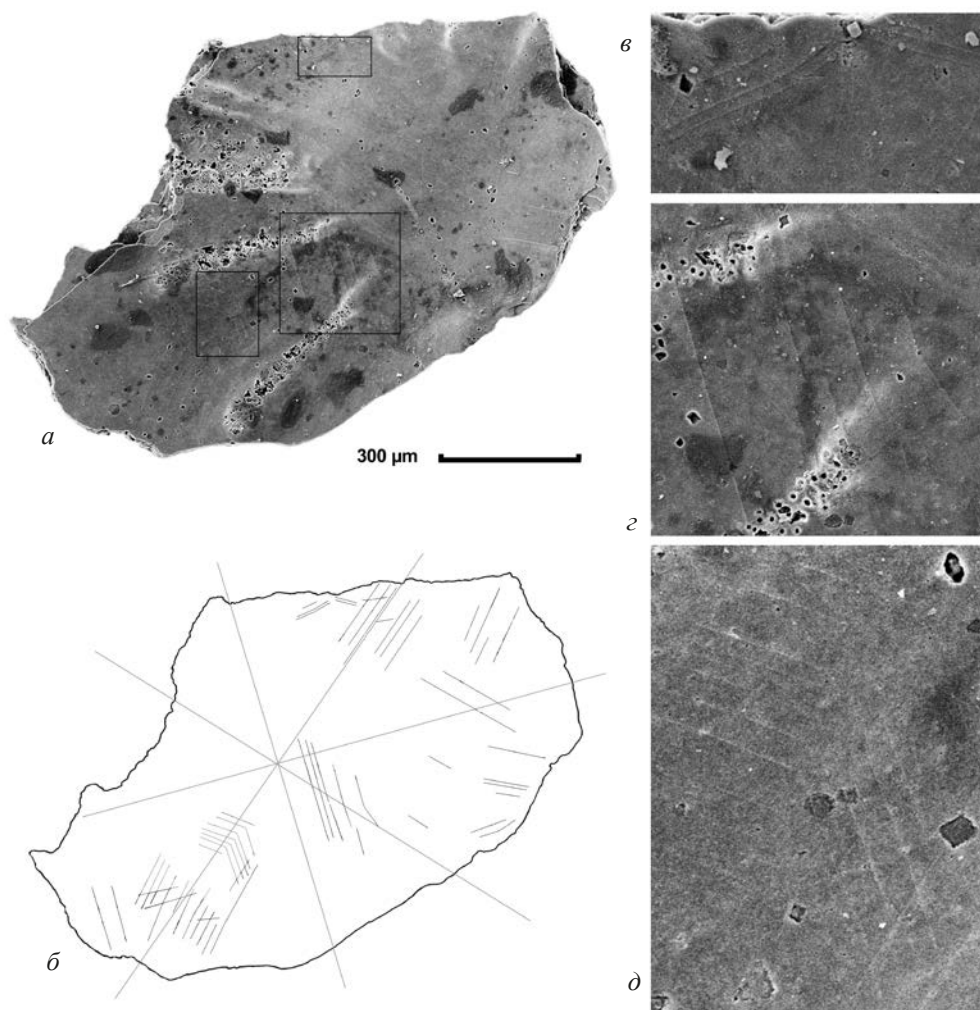
витель мoberгеллид – *Aktugaia triangula* Missarzhevsky, 1976. В ботомское время на палеоконтиненте Лаврентия (Сев. Америка, Гренландия) появился вид *Discinella micans* (Billings, 1872), существовавший также и в тойонское время. Среднекембрийская история мoberгеллид продолжилась на территории Сев. Африки, где вид *Tateltella ranocolata* Streng et Skovsted, 2006 известен из верхнетойонских–нижнеамгинских отложений Марокко. Можно полагать, что Сибирская платформа послужила центром происхождения мoberгелл, а палеоконтинент Балтия являлся центром их дальнейшей диверсификации.

Изучение мoberгеллид показало, что в ходе эволюции группы сначала происходило увеличение числа мускульных отпечатков на склеритах: от 10–14 у *M. radiolata* (поздний томмот – ранний атдабан) до 14–16 у *M. holsti* и *M. turgida* (вторая половина атдабана). Затем происходила постепенная редукция числа мускульных отпечатков до 12 у *Aktugaia triangula* (поздний атдабан – ранняя ботомы), 8–10 у *Discinella micans* (ботомы – тойон) и 4–8 у *Tateltella ranocolata* (поздний тойон – ранняя амга). Также отмечается изменение строения мускульных отпечатков – от пористых у *M. radiolata* и *M. holsti* до непористых у *M. turgida*, *Aktugaia triangula*, *Discinella micans* и *Tateltella ranocolata*.

Микроструктура склеритов *Mobergella* слоистая (Демиденко, 2016, рис. 7,б, д–е). Каждый слой состоит из серии тонких параллельных слоев (ламелл) толщиной менее 1 мкм (Демиденко, 2016, рис. 7,а–е), которые плотно прилегают друг к другу. Наружная поверхность ламелл гранулированная, образованная кристаллами апатита нанометровой размерности (Демиденко, 2016, рис. 7,в, г).

На внутренней поверхности одного из склеритов (экз. ПИН, № 5083/5085, руч. Тюсэр, хр. Хараулах) обнаружены фрагменты микроструктуры, представленной сериями параллельных линий (рис. 2). Анализ ориентировки всех линий выявил систему из восьми пересекающихся направлений с шагом в 45° между соседними (рис. 2,б). При наблюдении под небольшим углом к плоскости склерита видно, что линии представляют собой «микроступеньки» (рис. 2,а, прав. часть) – кромки ламеллы. По аналогии со структурой некоторых современных моллюсков (Fuchigami, Sasaki, 2005) обнаруженные линии, вероятно, представляют собой фронт роста ламелл. Наличие ламелл позволяет говорить о ламинарном (слоистом) типе микроструктуры склеритов мoberгелл.

У моллюсков ламинарные структуры подразделяются на фолиатные, полуфолиатные, фибро-фолиатные, перламутровые и полуперламутровые (Fuchigami, Sasaki, 2005; Vendrasco et al., 2010). Микроструктура мoberгелл в точности не соответствует ни одной из перечисленных микроструктур моллюсков, вероятно, в силу иной минералогии – у моллюсков раковина состоит из арагонита и/или кальцита, у мoberгелл – из апатита. Среди фосфатно-раковинных брахиопод (Ушатинская, 1995; Ushatinskaya, 1996; Williams, 1997; Cusak et al., 1999) также не известны микроструктуры, обнаруженные у *Mobergella*.



**Рис. 2.** Обломок склерита *Mobergella radiolata* Bengtson, 1968, экз. ПИН, № 5083/5085: *a* – вид изнутри, видны мускульные отпечатки и участки с микроструктурой; *б* – прорисовка фрагментов ламинарной микроструктуры; *в–д* – увеличенные участки с микроструктурой; Сибирская платформа, руч. Тюсэр, хребет Хараулах, разрез 3, обр. 254 (сб. Н.П. Мешковой, 1964 г.; Биостратиграфия..., 1974, рис. 9).

Анализируя схемы строения ламинарных микроструктур моллюсков, приведенные в работе Т. Фучигами и Т. Сасаки, все же можно отметить наиболее близкий к мoberгелле тип – это фолиатная микроструктура (regular foliated structure; Fuchigami, Sasaki, 2005, рис. 10 A-D, 12 A, 17 G). Для нее характерно наличие тонких листоватых элементов с прямыми параллельными фронтами роста. Кромка фронта роста обычно мелко зазубрена. Плоскость ламелл направлена под небольшим углом (менее  $10^\circ$ ) к внутренней поверхности раковины. Фолиатная микроструктура описана у различных моллюсков, например, у кембрийских гастропод *Pelagiella subangulata* (Tate, 1892) (Bengtson et al.,



1990, рис. 169 В), современных двустворок *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1758) (Chesa et al., 2009, рис. 6а) и многих других. Несмотря на внешнее сходство, выражающееся в первую очередь в параллельности фронтов роста, зазубренность фронта роста и падение плоскости ламелл вглубь стенки раковины отличает фолиатную микроструктуру от таковой у мoberгеллы.

Другой сходной разновидностью ламинарной микроструктуры является полуфолиатная (semi-foliated structure; Fuchigami, Sasaki, 2005, рис. 10 Е-Н, 12 В, 17 Н), для которой характерно «горизонтальное залегание» ламелл без падения вглубь раковины, как и у *Mobergella*. Но фронты роста ламелл полуфолиатной микроструктуры образуют углы в 45, 90 и 135°, а сами ламеллы не выдержаны по толщине, что отличает этот тип микроструктуры от наблюдаемой у мoberгелл. Полуфолиатная микроструктура описана у некоторых *Patellogastropoda* (Fuchigami, Sasaki, 2005), а также у устриц, брахиопод, мшанок и кораллов (Carter, 1990).

Изученный материал (более 250 экз.) собран авторами во время полевых работ 2006–2008 гг. из стратотипических разрезов нижнего кембрия Сибирской платформы (разрезы «Негюрчене», «Жури́нский мыс», «Гостинная», «Бачык»), расположенных в среднем течении р. Лены (Ярусное расчленение..., 1984; Варламов и др., 2008). Также изучен материал из коллекции Н.П. Мешковой (7 экз.; нижнее течение р. Лены, хр. Хараулах, руч. Тюсэр, сборы 1964 г.). Коллекции хранятся в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН, №№ 5083, 5279.

Авторы благодарны проф. В.А. Лучининой и д.г.-м.н. И.В. Коровникову (ИНГГ СО РАН) за возможность изучения коллекции Н.П. Мешковой, к.б.н. Р.А. Ракитову за помощь при работе на сканирующих электронных микроскопах CamScan и Tescan Кабинета приборной аналитики ПИН РАН. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ, №№ 13-04-00322, 13-05-00632, 16-05-00651.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биостратиграфия и фауна нижнего кембрия Хараулаха (хр. Туора-Сис). М.: Наука, 1974. 300 с. (Тр. Ин-та геол. геофиз. СО АН СССР. Вып. 235).
- Варламов А.И., Розанов А.Ю., Хоментовский В.В. и др. Кембрий Сибирской платформы. Книга 1: Алдано-Ленский регион. М.: ПИН РАН, 2008. 300 с.
- Демиденко Ю.Е. Морфология, систематическое положение и стратиграфическое распространение раннекембрийских скелетных проблематик *Mobergella radiolata* Bengtson, 1968 // Палеонтол. журн. 2016. № 5 (в печати).
- Миссаржевский В.В. Древнейшие скелетные окаменелости и стратиграфия пограничных толщ докембрия и кембрия. М.: Наука, 1989. 237 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 443).
- Розанов А.Ю. Что произошло 600 миллионов лет назад. М.: Наука, 1986. 95 с.
- Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В. Биостратиграфия и фауна нижних горизонтов кембрия. М.: Наука, 1966. 127 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 148).
- Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В., Волкова Н.А. и др. Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969. 380 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 206).
- Ушатинская Г.Т. Древнейшие лингуляты. М.: Наука, 1995. 88 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 262).

- Ярусное расчленение нижнего кембрия. Стратиграфия / Ред. А.Ю. Розанов, Б.С. Соколов. М.: Наука, 1984. 184 с.
- Bengtson S.* The problematic genus *Mobergella* from the Lower Cambrian of the Baltic area // *Lethaia*. 1968. V. 1. P. 325–351.
- Bengtson S., Conway Morris S., Cooper B.J.* et al. Early Cambrian fossils from South Australia // *Mem. assoc. Australas. palaeontol.* 1990. № 9. P. 1–364.
- Billings E.* On some new species of Palaeozoic fossils // *Amer. j. sci.* 1872. Ser. 3. V. 3. № 17. P. 352–360.
- Carter J.G.* (ed.) *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*. N-Y.: Van Nostrand Reinhold, 1990. V. 1. vii + 832 p. V. 2. 101 p.
- Checa A., Ramírez-Rico J., González-Segura A., Sánchez-Navas A.* Nacre and false nacre (foliated aragonite) in extant monoplacophorans (=Tryblidiida: Mollusca) // *Naturwissenschaften*. 2009. V. 96. P. 111–122.
- Conway Morris S.* The fossil record and the early evolution of the Metazoa // *Nature*. 1993. V. 361. P. 219–225.
- Conway Morris S., Chapman A.J.* Mobergellans from the Lower Cambrian of Mongolia, Sweden, and the United States: Molluscs or opercula of incertae sedis? // *J. paleontol.* 1997. V. 71. № 6. P. 968–984.
- Cusack M., Williams A., Buckman J.O.* Chemico-structural evolution of linguloid brachiopod shells // *Palaeontology*. 1999. V. 42. Pt 5. P. 799–840.
- Fisher D.W.* Small conoidal shells of uncertain affinities // *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt W. Miscellaneous. Lawrence: univ. Kansas press, 1962. W98–W143.
- Fuchigami T., Sasaki T.* The shell structure of the Recent Patellostropoda (Mollusca: Gastropoda) // *Paleontol. res.* 2005. V. 9. № 2. P. 143–168.
- Hall J.* Notes on some new or imperfectly known forms among the Brachiopoda // *Ann. rep. to the regents of the Univ. of the State of New York*. 1872. Rep. 23. Appendix G. P. 244–247.
- Hedström H.* On “*Discinella holsti* Mbg” and *Scapha* & *Archaeophiala* (some questions on nomenclature) // *Sver. geol. unders.* 1923. V. 314. P. 1–26.
- Matthews S.C., Missarzhevsky V.V.* Small shelly fossils of late Precambrian and early Cambrian age: a review of recent work // *J. geol. soc.* 1975. V. 131. № 3. P. 289–304.
- Moberg J.C.* Om en nyupptäckt fauna i block af kambrisk sandsten, insamlade av Dr. N.O. Holst // *Geol. Förenin. Stockholm Förhandlingar*. 1892. V. 14. P. 103–120.
- Rozanov A.Yu., Zhuravlev A.Yu.* The Lower Cambrian fossil record of the Soviet Union // *Origin and early evolution of the metazoan* / Eds J.H. Lipps, P.H. Signor. London: Plenum press, 1992. P. 205–282.
- Ushatinskaya G.T.* The Microstructure of Lower Paleozoic brachiopods with phosphatic shells and its early diagenetic transformations // *Proc. 7 intern. symp. Biomineralization’ 93*, Monaco, 17–20 November, 1993. Monaco: Inst. oceanogr., 1996. P. 413–424 (Bull. inst. oceanogr. Num. Spec. 14–4).
- Vendrasco M.J., Checa A.G., Kouchinsky A.V.* Shell microstructure of the early bivalve *Pojetaia* and the independent origin of nacre within Mollusca // *Palaeontology*. 2011. V. 54. Pt 4. P. 825–850.
- Vendrasco M.J., Porter S.M., Kouchinsky A.* et al. New data on mollusks and their shell microstructure from Middle Cambrian Gowers Formation, Australia // *Palaeontology*. 2010. V. 53. Pt 1. P. 97–135.
- Williams A.* Shell structure // *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt H. Brachiopoda 1. Lawrence: univ. Kansas press, 1997. P. 267–320.

## Small shelly fauna, invention of chemical preparation of Cambrian fossils and new data of sclerite microstructure of *Mobergella radiolata*

Yu.E. Demidenko, P.Yu. Parkhaev

Microstructural studies of zooproblematica *Mobergella radiolata* Bengtson, 1968 from the Lower Cambrian of Siberian Platform revealed the structural pattern of sclerites similar to laminar (foliated?) microstructure of shells found among some gastropods, bivalves, brachiopods, bryozoans and corals.

УДК 591.551:591.56:314.358:599.323

## **ПОЛОВОЙ СОСТАВ ПОТОМСТВА ОПРЕДЕЛЯЕТСЯ БРАЧНЫМ ПОДБОРОМ РОДИТЕЛЕЙ (НА ПРИМЕРЕ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ)**

**В.И. Евсиков, М.А. Потапов**

*Институт систематики и экологии животных СО РАН  
map@ngs.ru*

Представлен обзор результатов полевых и экспериментальных исследований, выполненных на мышевидных грызунах нескольких видов, по выявлению эффектов брачного подбора на половой состав потомства и формирование его адаптивно значимых характеристик. Показано, что действие стрессоров разной природы в период формирования пар приводит к сдвигу соотношения полов в потомстве в пользу самцов, которые в лабораторных условиях развиваются быстрее. Сопоставляются и обсуждаются эффекты, выявленные в результате лабораторных экспериментов и многолетних наблюдений в природной популяции.

Половой отбор является чрезвычайно эффективным орудием в руках эволюции. Сопровождающая его конкуренция за самок делает именно эту форму отбора лимитирующей для «жизненного успеха» самцов. Действительно, успешными в оставлении потомства оказывается лишь малая их доля. Самки же размножаются практически поголовно, и для них ведущей лимитирующей формой отбора является отбор в борьбе за существование. Важно подчеркнуть, что предшествующий зарождению новой жизни подбор репродуктивной пары в природе осуществляется не случайным образом, поскольку в основе этого процесса лежат закономерности полового отбора, открытые Ч. Дарвином (Darwin, 1871).

Мы неоднократно подчеркивали идею, высказанную Дарвином, о том, что половой отбор существует в двух видах: внутривидовой активной конкуренции за партнера, в которую вовлечены в основном самцы, и выбора партнера, осуществляемого обычно самкой. Оправданность такого гендерного «неравенства» объясняется неравным родительским вкладом полов в потомство. Тот

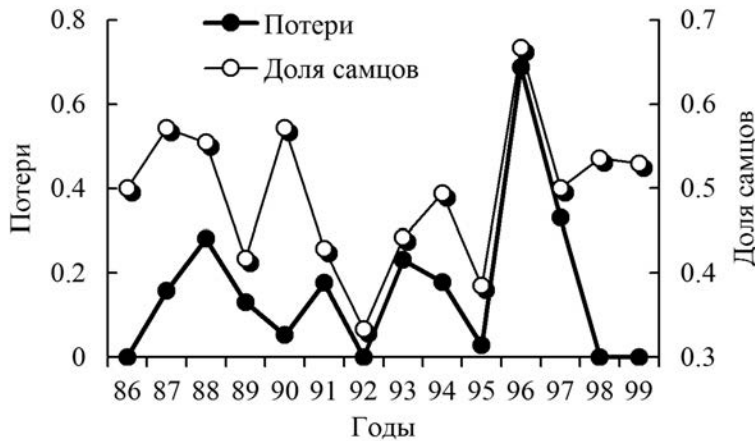
пол, который тратит на потомков больше, оказывается более «разборчивым» в выборе партнера. Высокие энергозатраты самок млекопитающих на беременность и молочное вскармливание и ограниченные возможности регуляции плодовитости (Евсиков, 1987) делают разборчивым именно этот пол. Только выбрав «лучшего» для себя самца, самка может получить эволюционные выгоды, которые проявятся в ее потомстве. Самец же может увеличить свою дарвиновскую приспособленность (число потомков), попросту покрыв несколько самок.

Показано, что самки грызунов по одному только запаху потенциального партнера (а хемокоммуникация является ведущей формой общения у млекопитающих) способны оценить целый ряд его адаптивно-важных генетических и физиологических характеристик. Спаривание самки с привлекательным самцом благоприятно сказывается на ходе дальнейшего размножения и на становлении адаптивных свойств потомства. Наши многолетние исследования эффективности осуществления самками брачного подбора нашли отражение в ряде обзоров (Потапов, Евсиков, 2000, 2009, 2011; Евсиков и др., 2014). Здесь же мы ограничимся вопросами регуляции полового состава потомства при осуществлении брачного подбора родителей в нормальных и стрессовых условиях и становления ключевых адаптивных характеристик особей нового поколения от периода тесного взаимодействия со своими матерями до взрослого состояния.

#### СТРЕСС И НАРУШЕНИЕ СООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ В ПОТОМСТВЕ

При действии на популяцию млекопитающих неблагоприятных факторов различной природы во многих случаях наблюдается нарушение равного соотношения полов в следующем поколении в пользу самцов (Kruuk et al., 1999; Евсиков и др., 2001б). У человека известным отражением этого эффекта является «феномен военных лет» – повышение частоты рождения мальчиков в годы социальной напряженности (Каледин и др., 1993).

У многоплодных видов млекопитающих подобный сдвиг полового соотношения в сторону самцов, как это показано на примере водяной полевки (*Arvicola amphibius*), сопровождается снижением числа выношенных самкой потомков, что свидетельствует, очевидно, о выборочной элиминации женских эмбрионов как возможной его причине (Nazarova et al., 1994). Отражением результата отбора против женских эмбрионов может служить отрицательная корреляция между размерами выводков и долей самцов в них (Evsikov et al., 1995). Дифференциальная по полу эмбриональная смертность, в свою очередь, зависит от уровня обеспеченности организма матери и развивающихся эмбрионов метаболическими резервами (Назарова, Евсиков, 2000, 2004). Известно при этом, что к нарушению соотношения полов в пользу самцов приводит, в частности, экспериментальное воздействие 16-часового голодового стресса на самок водяной полевки на 15–16 день беременности (Bazhan et al., 1996).



**Рис. 1.** Связь между долей взрослых самок с полными эмбриональными потерями и долей самцов среди эмбрионов и новорожденных в природной популяции водяной полевки.

Полученные сотрудниками ИСиЭЖ СО РАН многолетние полевые данные находятся в согласии с этими результатами. В частности, показано, что в природной популяции водяной полевки возрастание внешнесредового стресса определяется ограничением жизнеобеспечивающих ресурсов – уменьшением обводненности и, соответственно, площади пригодных для размножения биотопов (Евсиков и др., 1995, 2001а; Музыка и др., 2010). Такой стресс, в свою очередь, детерминирует возрастание эмбриональной смертности (Евсиков и др., 1999) и сопряженное с ним на межгодовом уровне ( $r_{12}=+0.56$ ,  $p<0.05$ ) увеличение доли самцов среди новорожденных и эмбрионов поздних стадий развития (Evsikov et al., 2000; Евсиков и др., 2014) (рис. 1).

Таким образом, можно предположить, что наблюдаемый сдвиг соотношения полов в сторону самцов в природной популяции в определенной мере может служить индикатором внешнесредового стресса и, соответственно, неблагополучия, испытываемого, в первую очередь, женской частью населения.

Достаточно неожиданным является тот факт, что к аналогичному эффекту – сдвигу вторичного соотношения полов в потомстве в пользу самцов зачастую приводит стресс, воздействующий не на самок, а на самцов – будущих отцов. Стрессором может служить, например, опыт поражений самцов лабораторных мышей в драках (Каледин и др., 1993) или подчиненное положение самцов водяной полевки в формирующейся социальной иерархии (Evsikov et al., 1995). Механизм этого явления на первый взгляд не вполне понятен, если не учитывать реакцию организма самок на потенциальных половых партнеров, физиологическое состояние и уровень стрессированности которых, отражаемые хемосигналами и поведением, могут зависеть от действия на них неблагоприятных факторов физической или социальной природы.

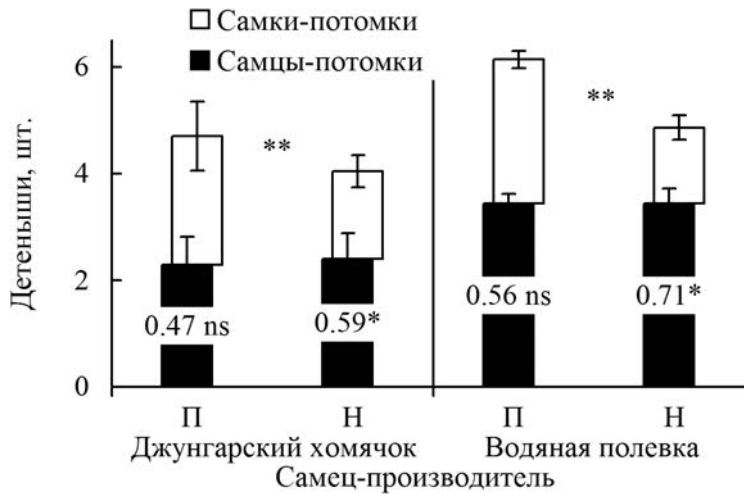
Мы предположили, что невозможность самостоятельного выбора самками «оптимальных» для себя половых партнеров и вынужденное спаривание с непредпочитаемыми самцами является своеобразным стрессующим фактором, налагающим в дальнейшем отпечаток на успешность размножения и половой состав потомства, как и в случае действия стресса непосредственно на самок. Действительно, в природе в норме самки имеют возможность выбора полового партнера (Darwin, 1871; Potts et al., 1992; Murie, 1995; Michener, McLean, 1996). Самки вынуждены спариваться с непредпочитаемыми самцами только при наступлении неблагоприятных условий. Так, ограниченный выбор полового партнера для самок может возникать при снижении «качества» или числа доступных самцов в условиях падения численности и роста пространственной разреженности популяции при достижении большого напряжения внешнесредовых стрессоров (Евсиков и др., 1997).

#### ЭФФЕКТЫ СПАРИВАНИЯ САМКИ С НЕПРЕДПОЧИТАЕМЫМ САМЦОМ

В опытах на джунгарском хомячке (*Phodopus sungorus*) и водяной полевке рецептивным самкам в серии 10-мин. тестов предлагали выбрать «предпочитаемый» из попарно предъявляемых стимулов самцов (подстилка из клеток) в трехсекционной установке (центральный отсек – стартовый) (Потапов и др., 2012). Критерием предпочтения служило большее время, проведенное самкой в соответствующем отсеке установки. Далее одну часть самок подсаживали в пары к предпочитаемым, а вторую – к непредпочитаемым ими самцам и наблюдали за появлением выводков. Регистрировали пол потомков и следили за изменением массы их тела до возраста 2-х месяцев. У джунгарского хомячка следили также за наступлением полового созревания у дочерей (по сроку открытия влагалища).

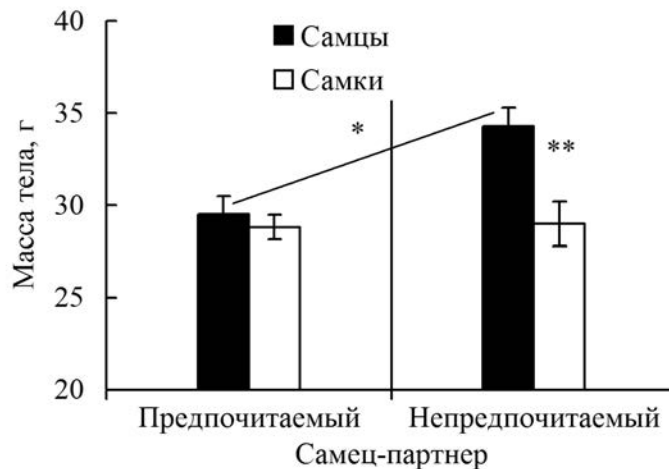
В результате проведенных наблюдений отмечено, что при спаривании с предпочитаемым самцом доли полов в выводках были практически равными, не отличаясь достоверно от 1:1. В случае же спаривания самки с непредпочитаемым партнером происходило общее уменьшение размера выводка, а соотношение полов в потомстве сдвигалось в пользу самцов за счет уменьшения числа рожденных дочерей (Евсиков et al., 1995; Евсиков и др., 2001б, 2014) (рис. 2). Ранее сходные эффекты были выявлены при предоставлении непредпочитаемых партнеров самкам лабораторных мышей аутбредного стока ICR (Gerlinskaya et al., 1995). Таким образом, эффекты на вторичное соотношение полов в потомстве как внешнего стресса, так и вынужденного спаривания самок с непредпочитаемым партнером аналогичны по своему проявлению.

Ранее показано, что затраты самок на лактацию, оцененные по потере массы тела за период вскармливания, положительно связаны с долей самцов в выводке. Это косвенно свидетельствует о большей энергетической стоимости выкармливания самцов, чем самок (Назарова, Евсиков, 2000). В то же вре-

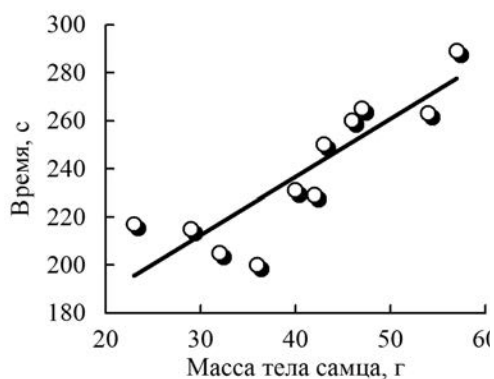


**Рис. 2.** Число самцов и самок в выводке при рождении ( $M \pm SEM$ ) и доля самцов (приведена на фоне столбцов) в потомстве предпочитаемых (П) и непредпочитаемых (Н) самками по запаховым стимулам самцов джунгарского хомячка и водяной полевки. Обозначения: ns – нет достоверных отличий от равных долей полов; \* – достоверные отличия от равных долей полов; \*\* – достоверные отличия по общему числу родившихся детенышей и по числу родившихся самок.

мя, меньший размер выводка оказывается благоприятным для развития в нем самцов, так как каждому из них в такой ситуации достается относительно больше материнской опеки и питания, в результате чего они вырастают более крупными. Ранее на примере водяной полевки показано, что в период вскармливания детеныши, рожденные в маленьких выводках, растут быстрее, чем рожденные в больших. При этом различия по массе тела сохраняются и во взрослом состоянии (Назарова, 1990). В нашем эксперименте потомки-самцы джунгарского хомячка, рожденные от непредпочитаемых их матерями отцов (т. е. в маленьких выводках с нарушенным соотношением полов), при насту-



**Рис. 3.** Масса тела в возрасте 2-х месяцев (M±SEM) у потомков предпочитаемых и не предпочитаемых самками самцов-партнеров у джунгарского хомячка. \* -  $p < 0.05$ , достоверные отличия между самцами-потомками предпочитаемых и непредпочитаемых самками самцов; \*\* -  $p < 0.01$  достоверные отличия между самками и самцами.



**Рис. 4.** Зависимость сексуальной привлекательности самцов джунгарского хомячка (время исследования самками их запаховых стимулов) от их массы тела.

плени половой зрелости в возрасте 2-х месяцев были крупнее сверстников из «благополучных» семей, а половой диморфизм по массе тела в их группе был выражен сильнее (рис. 3).

Важно при этом, что большая масса тела является существенной андрогенозависимой адаптивно-значимой характеристикой самцов, влияющей на репродуктивный успех, наряду с массой и функциональным состоянием репродуктивных органов, агрессивностью, социальным доминированием и т. д. Показано, что масса тела взрослых самцов джунгарского хомячка определяет их сексуальную привлекательность для рецептивных самок, оцененную по времени исследования запаховых стимулов в ольфактометре ( $r_s = +0.88$ ,  $p < 0.01$ ) (рис. 4). Более крупными были и потомки непродолжаемых самцов водяной полевки, что, как мы считаем, также повышало их репродуктивные шансы (Evsikov et al., 1995).

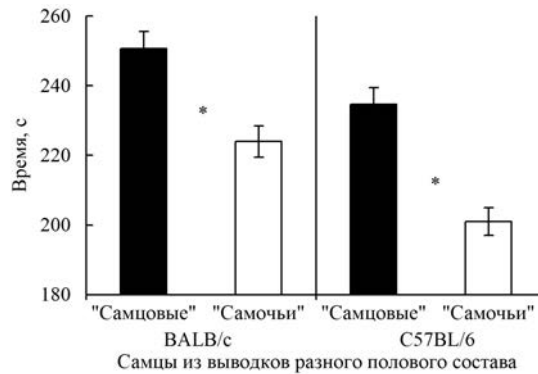
Достоверных различий по массе тела в 2-х месячном возрасте между самками, рожденными от предпочитаемых и непродолжаемых самцов, не было (рис. 3), в то время как наступление полового созревания у дочерей предпочитаемых самцов происходило более чем на неделю раньше, чем у дочерей непродолжаемых. Средний возраст открытия влагалища между группами достоверно отличался (соответственно  $34.3 \pm 5.6$  дней,  $n=19$  и  $42.8 \pm 14.4$  дней,  $n=9$ ; t-тест Стьюдента:  $t_{26} = 2.26$ ,  $p = 0.03$ ).

#### ПОЛОВОЙ СОСТАВ ВЫВОДКОВ И АДАПТИВНЫЕ ПРИЗНАКИ САМЦОВ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ И ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Лабораторные эксперименты проведены на мышах линий BALB/c и C57BL/6. Животных размножали по стандартной инбредной схеме в братско-сестринских парах (Бландова и др., 1983). Так же как и в работе с джунгарским хомячком, после формирования пар следили за появлением выводков, определяли пол потомков и взвешивали их до взрослого состояния. Потомков-самцов разбили на две группы в соответствии с численно преобладающим полом в помете, т. е. на рожденных в «самцовых» и «самочьих» выводках.



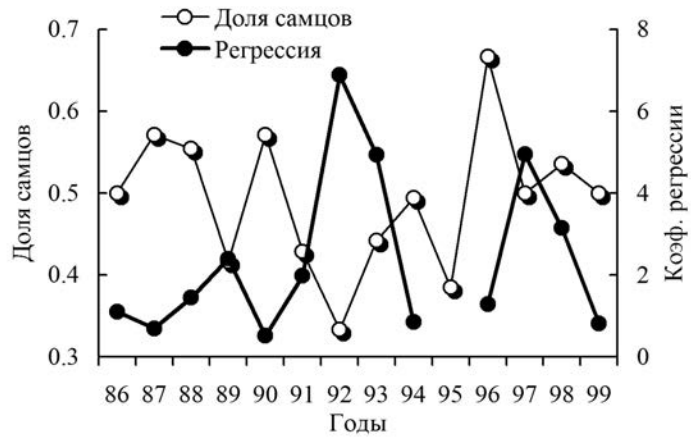
**Рис. 5.** Сексуальная привлекательность (время исследования рецептивными самками запаховых стимулов) самцов мышей, рожденных в выводках разного полового состава ( $M \pm SEM$ ): с преобладанием среди новорожденных самцов («самцовые») или самок («самочки»). \* –  $p < 0.01$ , достоверные различия между самцами из «самцовых» и «самочьих» выводков.



Запаховые стимулы взрослых самцов-потомков предъявляли рецептивным самкам в ольфакторных тестах (аналогичных вышеописанным) для определения сексуальной привлекательности.

В опыте, поставленном на мышах BALB/c, обнаружена положительная корреляционная связь доли самцов при рождении с массой их тела во взрослом состоянии ( $r_{18} = +0.60$ ,  $p < 0.01$ ). Этот результат сопоставим с полученным на джунгарском хомячке, где в маленьких выводках с численным преобладанием самцов последние были крупнее во взрослом состоянии, чем самцы из больших выводков с равным соотношением полов (рис. 3). Самцы мышей BALB/c из «самцовых» выводков характеризовались большей частотой агрессивных демонстраций в парных ссаживаниях, чем таковые из «самочьих» ( $t_{15} = 2.25$ ,  $p = 0.02$ ). Они оказались также и привлекательнее для самок, т. е. время исследования эструсными самками их запаха было достоверно больше, чем запаха самцов из «самочьих» выводков ( $t_{60} = 2.96$ ,  $p = 0.004$ ). Привлекательность самцов из «самцовых» выводков была выше и в аналогичном опыте, проведенном на мышах C57BL/6 (рис. 5).

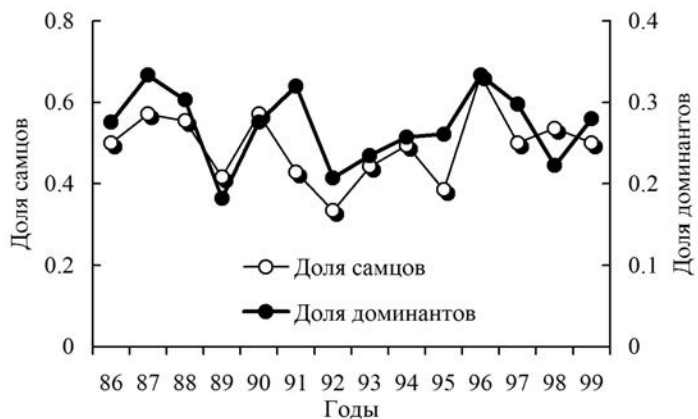
Приведенные выше экспериментальные данные позволили предположить важное демографическое значение вторичного соотношения полов и потребовали приложения полученных знаний к изучению популяций, обитающих в природных условиях. Вопреки ожиданиям, данные многолетних исследований, проведенных на природной популяции водяной полевки, со всей очевидностью противоречили результатам, полученным в экспериментах. В частности, было выяснено, что такие показатели как скорость полового созревания сеголетних самцов водяной полевки (коэффициент возрастной регрессии относительной массы семенников) и выраженность полового диморфизма (отношение массы тела самцов и самок) у зверьков того же поколения после перезимовки отрицательно зависели от межгодовых значений доли самцов среди поздних эмбрионов и новорожденных. Так, чем больше была доля самцов среди потомков на перинатальной стадии, тем медленнее самцы



**Рис. 6.** Связь скорости полового созревания сеголетних самцов (коэффициент возрастной регрессии индекса семенников) и доли самцов на перинатальной стадии.

впоследствии созревали ( $r_{11}=-0.65, p=0.02$ ) (рис. 6) и тем меньше превосходили самок по массе тела после перезимовки, т. е. на следующий год ( $r_{12}=-0.58, p=0.03$ ). Другими словами, самцы, рожденные в годы стресса и высоких годовых значений доли самцов на перинатальной стадии, получали в дальнейшем меньшее половое и физическое развитие. По всей видимости, это можно объяснить тем, что в природе различные стрессоры в неблагоприятные для животных годы продолжают свое действие и на родившихся и развивающихся в таких условиях потомков, угнетая их рост и половое созревание.

Однако выяснилось, что увеличение доли самцов среди поздних эмбрионов и новорожденных предопределяет возрастание на следующий год среди взрослых перезимовавших самцов (т. е. в том же поколении зверьков) доли особей, проявляющих «доминирующий» тип поведения, сопровождающийся демонстрационными формами (Ротаров, Музыка, 1994), типичными для высокоранговых доминантов в складывающейся иерархической структуре отношений между самцами ( $r_{12}=+0.63, p=0.02$ ) (рис. 7). Возможно, самцам, рожден-



**Рис. 7.** Зависимость доли социальных доминантов среди всех перезимовавших самцов водяной полевки от соотношения полов на перинатальной стадии в предыдущем году.

ным в годы стресса в «самцовых» выводках, довелось подвергнуться дополнительной внутриутробной маскулинизации (Vom Saal, 1984), а в дальнейшем более успешно противостоять угнетающему действию стресса и преуспеть в размножении, получив преимущества в конкуренции с другими самцами и предпочтение со стороны самок (Evsikov et al., 1995). Таким образом, происходящий в неблагоприятных условиях сдвиг вторичного соотношения полов приводит к увеличению интенсивности отбора и к репродуктивной дифференциации самцов следующего поколения.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Половой состав потомков предпочитаемых самцов у грызунов практически не отличается от 1:1. Такая ситуация аналогична нормальной природной, когда брачный подбор животные осуществляют самостоятельно. Свободный подбор пар поддерживает высокую плодовитость и равное соотношение полов в потомстве, что позволяет не жертвовать самками нового поколения и не подрывать потенциал возобновления популяции. Спаривание самок с предпочитаемыми самцами благоприятствует также быстрому половому созреванию дочерей и, соответственно, более интенсивному воспроизводству популяции. Сыновья в таких парах в некоторых случаях также могут получать преимущества. Ранее показано на мышах, что взрослые сыновья матерей, не ограниченных в выборе полового партнера, в большей мере проявляли поведение доминирования, имели более крупные участки обитания, лучше строили гнезда (Drickamer et al., 2000).

Самки же, лишенные возможности выбрать потенциально «лучшего» партнера, испытывают физиологический «дискомфорт» – своеобразный стресс, который приводит к снижению плодовитости за счет выборочной элиминации женских эмбрионов и к сдвигу вторичного соотношения полов среди потомков в пользу самцов. Самки, рожденные в таких выводках, позже достигают половой зрелости, в то время как самцы вырастают ко взрослому состоянию более крупными. Одним из объяснений лучшего роста самцов в маленьких выводках может быть перераспределение материнской заботы и лактационных ресурсов на меньшее число детенышей.

Кроме того, следует взять в расчет известный пренатальный гормональный механизм, влияющий на ряд признаков потомков в зависимости от их внутриутробного положения (intra-uterine position, IUP). Зародыш, развивающийся по соседству с мужскими эмбрионами, маскулинизируется, получая от них дополнительные дозы андрогенов в период половой дифференцировки (Vom Saal, 1981, 1989; Новиков, Чураков, 1999). Внутриутробное положение плода влияет на его будущие вторичные половые признаки, морфологические характеристики, поведение, темпы созревания и сексуальную привлекательность во взрослом состоянии (Clemens et al., 1978; Vom Saal, 1981; Even et al., 1992; Clark, Galef, 1994;

Clark et al., 1998; Hernandez-Tristan et al., 1999; Palanza et al., 2001). Считается, что внутриутробное положение животных может оказывать влияние на популяционную демографию и микроэволюционные процессы (Vom Saal, 1984; Zielinski et al., 1991; Clark et al., 1993; Новиков, Чураков, 1999). Естественно, что высокая доля самцов среди зародышей повышает вероятность соседства в матке с мужскими эмбрионами, что приводит в дальнейшем к маскулинизации мужского потомства и дефеминизации женского (Vom Saal, 1989). И действительно, у джунгарского хомячка в потомстве непредпочитаемых отцов (с преобладанием самцов) мы наблюдали замедленное половое созревание дочерей и быстрый рост сыновей. У самцов лабораторных мышей наблюдалась зависимость массы тела во взрослом состоянии от доли самцов при рождении. Самцы мышей из «самцовых» выводков отличались большей агрессивностью и сексуальной привлекательностью для рецептивных самок.

Информация об андрогенозависимых признаках, таких как масса тела, агрессивность, функциональное состояние семенников, семенных пузырьков и препуциальных желез кодируется в фенотипическом запаховом образе самца и лежит в основе брачных предпочтений (Huck et al., 1986; Gerlinskaya et al., 1995). На разных видах грызунов было показано, что самки предпочитают более маскулинизированных самцов – крупных, доминирующих в сообществе и т. д. Масса тела самца вносит вклад в его репродуктивный успех, влияя как на сексуальную привлекательность, так и на плодовитость (Evsikov et al., 1995). Крупные размеры дают преимущества самцам также и потому, что от массы тела зависит их конкурентоспособность в социальных взаимодействиях, как показано на природной популяции водяной полевки (Potapov, Muzyka, 1994). Следовательно, относительно большую массу тела взрослых сыновей непредпочитаемых самками самцов можно трактовать как адаптивную реакцию популяции на неблагоприятные условия, в которых пребывали представители родительского поколения.

Таким образом, непредпочитаемые самцы, производящие в маленьких выводках больше сыновей, дают последним шанс стать более успешными в размножении, чем их отцы. Высокая доля самцов, рожденных от непредпочитаемых отцов, обостряет прямую и непрямую конкуренцию между ними во взрослом состоянии и, соответственно, увеличивает интенсивность внутриполового отбора. Самки, покрытые непредпочитаемыми самцами, также обеспечивают своим дочерям лучшие условия для брачного подбора, поскольку в новом поколении самцы характеризуется лучшим качеством (к примеру, по массе тела), а также превосходят самок численно, что обеспечивает последним большее поле для выбора полового партнера. Очевидно, что последствия спаривания самок с непредпочитаемыми самцами отражают популяционную пластичность, которая обеспечивается адаптивным потенциалом, вовлекаю-

щим воспроизводительные процессы в поддержание оптимальной демографической структуры в ряду сменяющихся поколений.

Таким образом, самки грызунов демонстрируют способность к подбору партнера, приводящему к достижению преимущества в приспособленности. В результате свободно осуществляемого самками брачного подбора их дочери созревают раньше. В условиях же стресса, ограничивающего возможности подбора партнера, включаются компенсаторные механизмы. Сдвиг соотношения полов в пользу самцов влияет на внутриутробное положение потомков, благоприятствующее физическому развитию сыновей, а во взрослом их состоянии обостряет конкуренцию между ними, выявляющую наиболее перспективных в репродуктивном плане. Дочери же в таком случае созревают медленнее, что словно бы гарантирует им «неспешный» подбор оптимального полового партнера.

В первую очередь авторы благодарят организаторов и редакторов за предоставленную возможность внести свою лепту в сборник, приуроченный к 80-летию юбилею акад. А.Ю. Розанова. Представленный обзор отражает результаты совместного труда многих членов коллектива ИСиЭЖ СО РАН. Особую благодарность авторы выражают Г.Г. Назаровой, Е.А. Новикову и О.Ф. Потаповой за плодотворные идеи и их заинтересованную разработку, а также за многолетнее деятельное сотрудничество. Источник финансирования работ – Программа фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013–2020 гг. (проект № VI.51.1.6).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бландова З.К., Душкин В.А., Малащенко А.М., Шмидт Е.Ф. Линии лабораторных животных для медико-биологических исследований. М.: Наука, 1983. 192 с.
- Евсиков В.И. Генетико-эволюционные аспекты проблемы гомеостаза плодовитости млекопитающих (на примере норок) // Генетика. 1987. Т. 23. № 6. С. 988–1002.
- Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П. и др. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза // Водяная полевка: Образ вида (сер. Виды фауны России и сопредельных стран) / Ред. П.А. Пантелеев. М.: Наука, 2001а. С. 386–411.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П., Потапов М.А. и др. Генетико-эволюционные и экологические аспекты проблемы популяционного гомеостаза млекопитающих // Экология популяций: Структура и динамика. Ч. 1. М.: Россельхозакадемия, 1995. С. 63–96.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А. Генетико-экологический мониторинг циклирующей популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) на юге Западной Сибири // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1133–1143.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А. Половой отбор и роль внутрисемейных отношений в реализации адаптивного потенциала млекопитающих // Успехи совр. биол. 2014. Т. 134. № 4. С. 323–338.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Рогов В.Г. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. I. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности // Сиб. экол. журн. 1999. Т. 6. № 1. С. 59–68.
- Евсиков В.И., Потапов М.А., Новиков Е.А., Потапова О.Ф. Видовые адаптации на примере взаимоотношений родители-потомки у млекопитающих // Эволюционная биология. Т. 1 / Ред. В.Н. Стегний. Томск: ТГУ, 2001б. С. 264–278.

- Каледин В.И., Кудрявцева Н.Н., Бакитановская И.В. Состояние тревоги как возможная причина нарушения соотношения полов в поколении (“феномена военных лет”) // Докл. РАН. 1993. Т. 329. С. 100–102.
- Музыка В.Ю., Назарова Г.Г., Потанов М.А. и др. Влияние гидрологических условий на внутривидовую конкуренцию, структуру поселений и воспроизводство у водяной полевки *Arvicola terrestris* // Сиб. экол. журн. 2010. № 5. С. 827–833.
- Назарова Г.Г. Реализация репродуктивного потенциала водяных полевок на разных фазах динамики численности. Дис... канд. биол. наук. Новосибирск: Биол. ин-т СО АН СССР. 1990. 100 с.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Влияние метаболических ресурсов у водяной полевки (*Arvicola terrestris*) в период беременности на вторичное соотношение полов // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 12. С. 1488–1494.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Влияние условий выкармливания на выживаемость потомков, их репродуктивные характеристики и соотношение полов у водяной полевки (*Arvicola terrestris*) // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 1. С. 58–63.
- Новиков С.Н., Чураков Г.А. Сезонная изменчивость внутриматочного положения плода у лабораторных мышей как потенциальный вектор микроэволюции // Докл. РАН. 1999. Т. 368. С. 717–720.
- Потанов М.А., Евсиков В.И. Генетико-физиологические взаимоотношения мать-плод и их влияние на адаптивные признаки потомков: взгляд с третьей стороны // Современные концепции эволюционной генетики / Ред. В.К. Шумный, А.Л. Маркель. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН. 2000. С. 277–293.
- Потанов М.А., Евсиков В.И. Теория полового отбора Ч. Дарвина и перспективы ее развития в свете эволюционных идей Д.К. Беляева // Вестн. ВОГиС. 2009. Т. 13. № 2. С. 390–400.
- Потанов М.А., Евсиков В.И. Эволюционная экология плодовитости животных: Факторы эпигамного полового отбора у грызунов // Вавилов. журн. генет. и селек. 2011. Т. 15. № 1. С. 22–34.
- Потанов М.А., Задубровская И.В., Задубровский П.А. и др. Системы брачных отношений у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) и узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) из Северной Кулунды // Экология. 2012. № 1. С. 43–47.
- Bazhan N.M., Makarova E.N., Yakovleva T.V. Food deprivation in pregnancy and reproduction in the water vole (*Arvicola terrestris*) // J. mammal. 1996. V. 11. P. 1078–1084.
- Clark M.M., Galef B.G., Jr. A male gerbil's intrauterine position affects female response to his scent marks // Physiol. behav. 1994. V. 55. P. 1137–1139.
- Clark M.M., Karpiuk P., Galef B.G. Jr. Hormonally mediated inheritance of acquired characteristics in Mongolian gerbils // Nature. 1993. V. 364. P. 712.
- Clark M.M., Vonk J.M., Galef B.G. Jr. Intrauterine position, parenting, and nest-site attachment in male Mongolian gerbils // Dev. psychobiol. 1998. V. 32. P. 177–181.
- Clemens L.G., Gladue B.A., Coniglio L.P. Prenatal endogenous androgenic influences on masculine sexual behavior and genital morphology in male and female rats // Horm. behav. 1978. V. 10. P. 40–53.
- Darwin C.R. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. London: John Murray, 1871. V. 1/2.
- Drickamer L.C., Gowaty P.A., Holmes C.M. Free female choice in house mice affects reproductive success and offspring viability and performance // Anim. behav. 2000. V. 59. P. 371–378.
- Even M.D., Dhar M.G., Vom Saal F.S. Transport of steroids between fetuses via amniotic fluid in relation to the intrauterine position phenomenon in rats // J. reprod. fertil. 1992. V. 96. P. 709–716.
- Evsikov V.I., Nazarova G.G., Potapov M.A. et al. Ecological factors determine differential reproduction in mammals // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia & V. 1 / Ed. N.A. Kolchanov. Novosibirsk: IC&G& 2000. P. 21–23.
- Evsikov V.I., Nazarova G.G., Potapov M.A. Female odour choice, male social rank, and sex ratio in the water vole // Advanc. biosci. V. 93 / Eds R. Apfelbach, D. Müller-Schwarze, K. Reutter, E. Weiler. Oxford: Pergamon& 1995. P. 303–307.
- Gerlinskaya L.A., Rogova O.A., Yakushko O.F., Evsikov V.I. Female olfactory choice and its influence on pregnancy in mice // Advanc. biosci. V. 93 / Eds R. Apfelbach, D. Müller-Schwarze, K. Reutter, E. Weiler. Oxford: Pergamon. 1995. P. 297–302.

- Hernandez-Tristan R., Arevalo C., Canals S.* Effect of prenatal uterine position on male and female rats sexual behavior // *Physiol. behav.* 1999. V. 67. P. 401–408.
- Huck U.W., Lisk R.D., Allison J.C., Van C.G.* Determination of mating success in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*): Social dominance and mating tactics under seminatural conditions // *Anim. behav.* 1986. V. 34. P. 971–989.
- Kruuk L.E., Clutton-Brock T.H., Albon S.D.* et al. Population density affects sex ratio variation in red deer // *Nature.* 1999. V. 399. P. 459–461.
- Michener G.R., McLean I.G.* Reproductive behaviour and operational sex ratio in Richardson's ground squirrels // *Anim. behav.* 1996. V. 52. P. 743–758.
- Murie J.O.* Mating behavior of Columbian ground squirrels. I. Multiple mating by females and multiple paternity // *Can. j. zool.* 1995. V. 73. P. 1819–1826.
- Nazarova G., Skorova S., Evsikov V.* Sex ratio manipulation through embryo mortality in the water vole (*Arvicola terrestris* L.): Consequences for fitness // *Pol. ecol. stud.* 1994. V. 20. No. 3–4. P. 419–422.
- Palanza P., Morley-Fletcher S., Laviola G.* Novelty seeking in periadolescent mice: Sex differences and influence of intrauterine position // *Physiol. behav.* 2001. V. 72. P. 255–262.
- Potapov M.A., Muzyka V.Yu.* Ethological structure in the population cycle of the water vole, *Arvicola terrestris* L. // *Pol. ecol. stud.* 1994. V. 20. No. 3–4. P. 427–430.
- Potts W.K., Manning C.J., Wakeland E.K.* MHC-based mating preferences in *Mus* operate through both settlement patterns and female controlled extra-territorial matings // *Chemical signals in vertebrates VI* / Eds R.L. Doty, D. Müller-Schwarze. N-Y: Plenum press. 1992. P. 183–188.
- Vom Saal F.S.* Sexual differentiation in litter-bearing mammals: Influence of sex of adjacent fetuses in utero // *J. anim. sci.* 1989. V. 67. P. 1824–1840.
- Vom Saal F.S.* The intrauterine position phenomenon: effects on physiology, aggressive behavior and population dynamics in house mice // *Prog. clin. biol. res.* 1984. V. 169. P. 135–179.
- Vom Saal F.S.* Variation in phenotype due to random intrauterine positioning of male and female fetuses in rodents // *J. reprod. fert.* 1981. V. 62. P. 633–650.
- Zielinski W.J., Vandenberg J.G., Montano M.M.* Effects of social stress and intrauterine position on sexual phenotype in wild-type house mice (*Mus musculus*) // *Physiol. behav.* 1991. V. 49. P. 117–123.

## **The Sexual Composition of Progeny is Determined by the Mate Choice of Parents (as Exemplified by Small Rodents)**

**V.I. Evsikov, M.A. Potapov**

The review of the field and laboratory studies on different small rodents aimed to reveal effects of parental mate selection on sexual composition of the progeny and formation of its adaptive traits is presented. It is shown that different stressors acting during pair formation lead to the shift of sex ratio in favor of males who in turn develop faster in laboratory. Relations between the results of laboratory and field studies are discussed.

*Keywords:* Mate selection, stress, sex ratio, body mass, sexual maturation, rodents.

УДК 551.8

## ГЛУБИНЫ ПАЛЕОБАССЕЙНОВ И ПОДХОДЫ К ИХ РЕКОНСТРУЦИИ

**В.А. Захаров**

*Геологический институт РАН  
mzarctic@gmail.com*

Ни одна из реконструкций геологического прошлого, начиная с факторов среды осадконакопления и существования организмов в конкретном палеобассейне и кончая глобальными палинспатическими реконструкциями не может считаться завершенной. Об этом свидетельствует непрерывно продолжающийся процесс воспроизводства все новых вариантов подобных реконструкций (их мультипликация), связанный с субъективностью интерпретации одних и тех же данных и, как следствие, отсутствие единодушного признания ни одного из них. Палеобатиметрия не является исключением. Более того, она, возможно, главенствует по количеству спекуляций. Интрига заключается в том, что этот наиболее востребованный в седиментологии фактор среды относится к числу самых трудных для реконструкций. Между тем, авторы публикаций весьма непринужденно (походя) оценивают батиметрию не только в относительных категориях «мелководности – глубоководности», но и в абсолютных величинах, т. е. в метрах. Эти заключения базируются, как правило, на упрощенных актуалистических моделях.

*Ключевые слова:* палеобассейны, относительные и абсолютные палеоглубины, реконструкции, фации, катены, седиментация, палеогидродинамика, донные палеосообщества, тафономия, палеоихнология.

### ВВЕДЕНИЕ

Реконструкция глубин палеобассейнов, основанная на современных аналогах, наиболее привычный путь для оценки условий формирования осадочных пород палеобассейнов. Однако он оказывается неприемлемым в случаях необычного сочетания пород или фоссилий в толщах морского генезиса. В таких, например, как нахождение экзотических валунов и галек в относитель-



но однородных мелкозернистых осадках, что иногда связано с гляциоразносом; или обнаружением в высокоуглеродистых осадках обширного эпиконтинентального моря мощных песчано-глинистых пачек, таких, как аномальные разрезы толщиной в несколько сотен метров. в 30-метровой черносланцевой баженовской свите Западной Сибири, в которой недавно неожиданно обнаружены «рыбные» темпеститы, что может объясняться «работой» турбидитов; или при находках в той же высокоуглеродистой баженовской свите раковин цементно-прикрепляющихся устриц среди остатков исключительно нектонных форм; или отсутствием бентоса в явно мелководных осадках замкнутого морского залива в среднетитонских позднеюрских зеленгофенских сланцах; или обилием следов илоедов и остатков таксономически разнообразного бентоса в высокоуглеродистых черных сланцах, формировавшихся в мелководном Среднерусском море (пандериевые слои Поволжья средневожского времени поздней юры) и многие другие ситуации (Захаров, 2004). Во всех перечисленных случаях классическая модель для объяснения подобных необычных сочетаний пород и фоссилей не подходит.

Но нередко и в обычных ситуациях достоверность палеобатиметрических реконструкций, основанных на классических приемах, порождает сомнение. Это и неудивительно: глубина всегда рассматривалась как наиболее сложный фактор в палеоэкологических и седиментационных реконструкциях.

Хрестоматийный путь реконструкции палеоглубин на морских шельфах связывается с анализом фаций. Упрощенная модель при анализе костной составляющей фаций предусматривает углубление: 1) при переходе от крупнозернистых осадков ко все более мелкозернистым; 2) при смене неправильно и косослоистых текстур, включая знаки ряби, параллельно слоистыми - толсто-, а затем тонкослоистыми; 3) при одновременном обогащении все более глинизирующихся осадков углеродистыми гумусовыми и сапропелевыми (планктоногенными) компонентами; 4) при постепенном повышении, а затем, понижении роли карбонатных (в особенности, биогенных) пород; 5) при смене гетит-содержащих пород – шамозит-содержащими и породами все более обогащенными фосфатами и сульфидами. Упрощенная модель при анализе биосоставляющей фаций предусматривает углубление: 1) при смене бентосных ассоциаций с резким преобладанием сестонофагов ассоциациями с резким преобладанием детритофагов, а среди них заменой собирателей низкого уровня на собирателей высокого уровня; 2) при сокращении в ориктоценозах остатков жестко прикрепляющихся к субстрату организмов (цементно, бисусно, сверлением, присасыванием) на организмы вагильные (ползающие, порхающие, зарывающиеся); 3) при смене доминировавших морфологически «простых» (прямых вертикальных) следов жизнедеятельности все более морфологически усложняющимися и «уплотняющимися» следами; 4) при замещении неупорядоченных типов ориктоценозов (ракушниковых скоплений,

типа «роза», рассеянных расчлененных скелетов и их фрагментов) более «организованными» захоронениями (хорошей сохранности целыми скелетами и прижизненно захороненными раковинами); 5) при вытеснении биогенных оолитов биокластами. Здесь невозможно уделить внимание специальным гораздо более изощренным методам исследования породы и заключенных в ней окаменелостей для реконструкции палеоглубин. Однако все упомянутые методы и оставшиеся за пределами обзора позволяют восстанавливать лишь относительные глубины. В природе не было и нет точных индикаторов абсолютных значений глубин ни среди пород и минералов, ни среди организмов. Тем не менее, актуалистический подход позволяет говорить о некоторых «запретных» глубинах, связанных 1) с недостатком света (ограниченным распространением на глубину световых волн разной длины), например, герматипные кораллы живут до глубины максимум 40 м, макроводоросли (ламинарии) достигают глубин максимум 80 м, известковые водоросли (литотамниум) – до 120 м; 2) с глубиной возрастает концентрация углекислоты и одновременно растет давление и связанное с ним растворение карбонатной раковины планктонных фораминифер (и карбоната вообще) на глубинах, превышающих в разных широтах 3000–5500 м; 3) с недостатком кислорода: отсутствие макроорганизмов в халистатических зонах глубоководных впадин внутренних морей; 4) с глубинами проникновения волн: глубину в конкретном месте в пределах оконтуренного палеобассейна можно определить по текстурным и тафономическим признакам, исходя из максимальной длины штормовой волны, которая в современных морях проникает на половину своей длины. Однако следует помнить, что максимальные скорости ветра в геологическом прошлом не были постоянными, а, следовательно, и длины волн краевых и эпиконтинентальных бассейнов отличались в периоды теплой и холодной палеобиосферы; 5) с понижением с глубиной температура воды в эпохи наличия психросферы. Этот прием обычно сопровождается исследованием стабильных изотопов в карбонатах, образовавшихся на разных глубинах.

Существует ряд методов расчетного определения абсолютных палеоглубин, которые, однако, исходят из посылок не всегда достоверных. Например, определение «абсолютных» палеоглубин по мощности осадочного чехла, по кривой зависимости возраста нормальной океанической коры от глубины океана, по связи формы раковины головоногого и строения внутренних септ с гидростатическими нагрузками на глубине обитания, по соотношению в ориктоценозах агглютинирующих и секреторных фораминифер и др. Понятно, что наибольший эффект дает комбинация всех методов. И все же следует еще раз повторить, что не существует универсальной модели, которая бы принимала во внимание все факторы обстановок осадконакопления, так же как нет общепринятой схемы для обстановок современного мелководного шельфа. Следовательно, любые попытки применить схему, основанную на современ-

ной батиметрической модели к реконструкции палеоглубин ограничены корреляциями между палеоглубинами и геологическими индикаторами, использованными для их оценки.

В современных исследованиях на закрытых территориях палеоглубина реконструируется на основе анализа и интерпретации последовательности стратиграфических результатов по данным, главным образом, сейсмоки, которые указывают на определенную геометрию слоистой толщи и особенности латерального простирания осадочных серий. Однако во многих случаях, этот метод не может обеспечить необходимую точность для палеобатиметрических реконструкций, вследствие ограничений, вызванных низким стратиграфическим разрешением сейсмического анализа. Как уже отмечено и будет не раз повторено, для точного определения палеоглубины необходимо принимать во внимание все возможные локальные факторы, включающие типы и темпы седиментации, геометрию дна, климат, тектонику и т. д., основываясь на всех доступных геологических и биологических данных.

#### ПОДХОДЫ К РЕКОНСТРУКЦИИ ПАЛЕОГЛУБИН

Следует заранее оповестить читателя, что в настоящей статье речь пойдет прежде всего о приемах реконструкции глубин древних шельфов и эпиконтинентальных морей на основе фациального анализа осадков в основном борельного типа. Мы не касаемся также реконструкции океанических глубин в геологическом времени. Такие реконструкции, используя зависимость между возрастом нормальной океанической коры и глубиной океана, были выполнены для Атлантического и Индийского океанов с юрского периода и по настоящее время (см. ссылки в Шопф, 1982, с. 59). Работы по Международной программе глубоководного океанического бурения позволили установить в мировом океане предельную глубину, на которой происходит растворение карбоната. Эта глубина названа «уровнем карбонатной компенсации (УКК)», которая для кальция в осадках современного океана находится в интервале от 3 км в Северной Пацифике до 5.5 км в центральной Атлантике. Арагонит растворяется на меньших глубинах: в Атлантике на глубине около 2 км, а в Тихом океане, чаще всего на глубине 1 км. Следует заметить, что УКК менялся во времени, и, например, в поздней юре он составлял 3.5 км. Глубина, на которой фиксируется быстрое увеличение растворимости  $\text{CaCO}_3$  названа лизоклином. Она приблизительно на 0.5–1.0 км меньше, чем УКК (Бергер, 1978).

В пределах шельфов современных морях не существует ни одного прямого индикатора абсолютного значения глубины ни среди организмов, ни осадков, ни минералов. В лучшем случае можно указать диапазон глубин, в пределах которых может обитать организм, отложиться осадок определенного состава, с определенной крупностью зерна и текстурой, или конкретный минерал. Не существовало таких индикаторов и в геологическом прошлом. В силу сказан-

ного при реконструкции палеоглубин эффективен только междисциплинарный подход (Захаров и др., 2000). Междисциплинарные исследования, как и любые геологические, предполагают две стадии: полевую и лабораторную. На полевой стадии, помимо традиционного послойного опробования на типы пород, гранулометрию, минералы, стабильные изотопы, фоссилии, проводятся детальные наблюдения по реконструкции первичных признаков породы, седиментационных текстур, аллохтонных или автохтонных танатоценозов, ихноценозов. На лабораторной стадии выявляются типы пород и окончательно реконструируется первичный осадок; исследуется гранулометрия, выделяются фракции и определяется их минеральный состав; уточняется систематический состав макро- и микрофоссилий, проводится палеоэкологическая классификация, с целью выяснения истинных палеобиоценозов и реконструируются катены бентоса. Весь этот материал рассматривается в тесной связи с существующими палеогеографическими реконструкциями, а в случае их отсутствия, привлекается для палеогеографических интерпретаций. Последний этап перед построением палеобатиметрического профиля – комплексный анализ осадка и биоты с целью реконструкции фаций. Т. о., конкретная фация реконструируется по совокупности признаков биотической и абиотической природы.

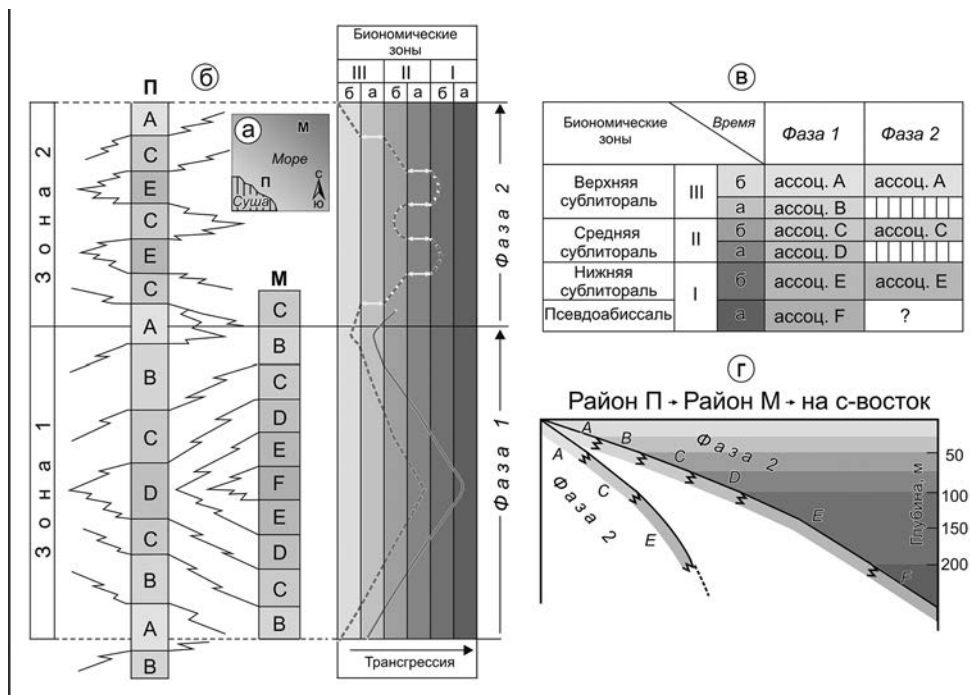
#### АНАЛИЗ КАТЕН БЕНТОСА

Существует два пути построения палеобатиметрического профиля: путь сравнительного анализа последовательных фаций сводного разреза конкретного региона (на основе правила Вальтера – Головкинского) или выделения рядов конкретных фаций на детально скоррелированной серии разрезов разных фациальных зон. Понятно, что реализация обоих подходов требует высокоточной хроностратиграфической основы: определения геологического возраста пластов или пачек до зоны (инфрозона) и позонной корреляции разнофациальных разрезов. Построение палеобатиметрического профиля основано на распределении по площади ранее реконструированных фаций. Вес каждого отдельного признака фации при построении палеобатиметрического профиля различен. Большинство палеоокеанологов признают, что биологические критерии являются наиболее точными и общими для оценки батиметрии осадочных пород, чем любой из других подходов (Шопф, 1982, с. 68).

Среди признаков биотической природы наиболее эффективен палеокатенный анализ (Захаров, Шурыгин, 1984, 1985). Палеокатена понимается как последовательность донных сообществ на склоне седиментационного бассейна, реконструированных на основе изучения рекуррентных ориктоценозов в естественных выходах или по керну скважин.

Один из важных вопросов, который решается путем анализа катены, это определение степени уклона дна. Замечено, что в областях со спокойным тектоническим режимом, устойчивой береговой линией и пологим дном форми-

руются более многочисленными катенами в отличие от таковых на участках с изменчивым тектоническим режимом, изрезанной береговой линией и крутыми уклонами дна. Кроме того, на пологом шельфе экотонные зоны между смежными сообществами шире, чем на крутом. На очень крутых склонах сообщества сменяют друг друга практически без экотона. В соответствии с этими представлениями можно считать, что каждому палеобассейну были свойственны катены с определенным набором звеньев (сообществ разных биономических зон), число которых как и характер экотонов, в условиях нормально падающего профиля равновесия дна контролировалось его уклоном. Каждое сообщество занимало свое место в катене и граничило со строго определенным сообществом. На этой основе можно сформулировать представление о полном катене,



**Рис. 1.** Схема реконструкции рельефа дна бассейна при анализе катены бентоса. а) палеогеографическое положение исследуемых разрезов – прибрежного (П) и мористого (М); б) рекуррентная смена автохтонных танатоценозов в трансгрессивно-регрессивных циклитах двух синхронных разнофациальных разрезов и реконструкция последовательной (во времени) смены биономических зон; в) распределение ассоциаций двустворок по биономическим зонам (катена) в изученном районе палеобассейна (см. а). А–F – сообщества двустворок, основные ассоциации которых реконструированы по соответствующим ориктоценозам в разрезах; г) схематический батиметрический профиль исследуемого участка палеобассейна в разных фазах. Условные обозначения: вертикальная штриховка – выпадение ассоциации (биономической зоны) из катены (на профиле дна), ломаные линии – фациальные переходы; А–F – автохтонные танатоценозы (и ассоциации) мелководья (III: б – приближенного к берегу, а – удаленного от берега), умеренных глубин (II: б, а – см. III), нижнесублиторальных (Iб) и псевдоабиссальных (Iа). На графике Т–Р смещения биономических зон: пунктирная линия – для прибрежного (П) разреза, сплошная линия – для мористого (М) разреза.

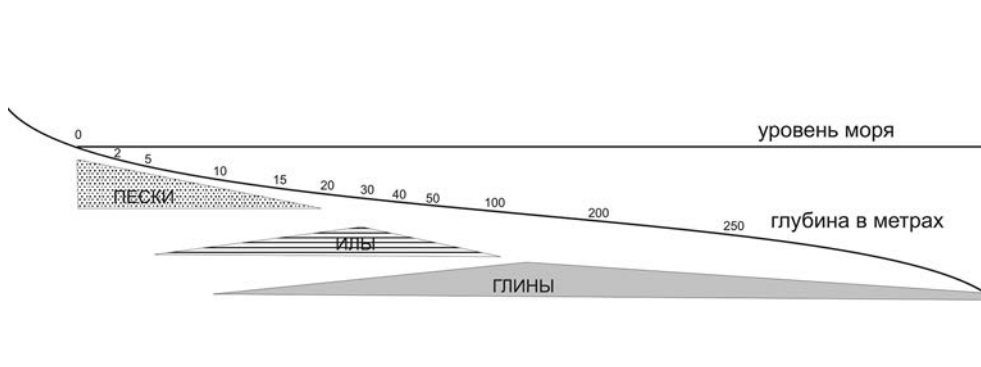
т. е. о такой последовательности, в которой будет представлено все разнообразие донных сообществ, известных для определенного профиля дна конкретного бассейна. Выпадение любого бентосного сообщества (или нескольких) из «нормального ряда» зафиксированного рекуррентными ориктоценозами и трансгрессивно-регрессивными циклитами стратиграфически полных разрезов, обычно связано с изменением профиля дна (рис. 1).

Анализ катены и ее эволюции, выполненный в соответствии с изложенными представлениями, позволяет изобразить профиль дна палеобассейна от предполагаемого берега в направлении к его центральным частям. Каждый бассейн имел свою катену, поэтому работа по изложенной методике начинается с реставрации полной катены для определенного интервала времени существования бассейна. Катена, однако, не дает ответа на вопрос об абсолютной глубине палеобассейна. Для этих целей одновременно с катеной в анализ вовлекаются другие признаки (Захаров, 2005; Шурыгин, 2005).

#### СЕДИМЕНТАЦИОННЫЕ ТЕКСТУРЫ. ГРАНУЛОМЕТРИЯ. МИНЕРАЛЫ

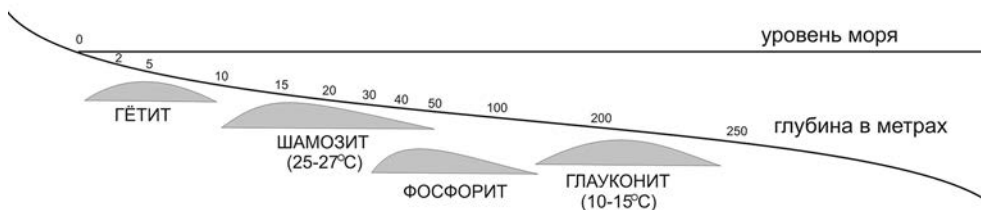
Один и тот же тип породы и одинаковая текстура, включая следы жизнедеятельности, могут характеризовать разные обстановки осадконакопления. При определении относительной глубины необходимо учитывать не единственный признак, а их совокупность (Шопф, 1982, с. 56).

Обычно принято считать, что размер зерен на шельфе имеет тенденцию к уменьшению с удалением от береговой линии, а литология связана с глубиной. Однако специфика этих взаимоотношений существенно зависит от факторов среды осадконакопления. Литологию определяет тип выветривавших пород и удаленность от источника сноса, геометрия дна, климат и многие другие факторы, которые широко варьируют в разных бассейнах. Например, пески могут быть обнаружены в дистальных частях подводных конусов на глубине нескольких сотен метров, тогда как тонкие глинистые осадки могут быть встречены в лагунах на глубине менее 1 м. Несмотря на эти сложности, литологический состав можно использовать как индикатор глубин, если обстановка осадконакопления должным образом изучена. Седиментологические сведения могут дать важную информацию о палеоглубинах особенно для мелководных обстановок (Clifton, 1988). Согласно одной из схем седиментации в современных морских системах (Walker, Plint, 1992) базис волновой эрозии (5–15 м в зависимости от местных условий) отделяет песчаный субстрат от илистого (рис. 2). Многие седиментационные текстуры тесно связаны с волновой активностью. Они включают диагональную слоистость, межваловую косую слоистость и различные типы знаков ряби выше базиса волновой эрозии. Параллельное напластование и волнистая косая слоистость преобладают ниже базиса волновой эрозии, а тонкослоистые осадки, богатые органикой обычны для обстановок ниже базиса штормовых волн (Walker, Plint,



**Рис. 2.** Схема распространения типов осадков на шельфе современных морей.

1992). Аутигенные минералы (особенно минералы группы железа и фосфорита) формируются на специфических глубинах. Гетит образуется в тропических морях в очень мелкой воде (0–10 м). Шамозит – в мелкой (10–50 м), очень теплой (выше 20 °С) и активной воде. Глауконит осаждается в глубокой части шельфа (150–250 м) при температуре ниже 15 °С (рис. 3, Porgenga, 1967). Большинство современных исследователей считает фосфориты мелководными (Bushinski, 1964; Bromley, 1967; Benedict, 1978). Углерод представляет особый интерес как индикатор палеоглубин, поскольку он хорошо сохраняется в осадках формирующихся в бескислородных условиях среды (Черное море, впадины Средиземного моря, фиорды Норвегии). Углерод обычно восстанавливается  $Fe^{2+}$  в минералах марказит и пирит, которые присутствуют в осадке и хорошо сохраняются в породах. Наличие сульфидов в породе указывает на относительно глубоководные условия (ниже базиса штормовых волн).



**Рис. 3.** Концентрация минералов на шельфе современных морей.

## РАСЧЕТНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ АБСОЛЮТНЫХ ГЛУБИН

Глубина палеобассейнов и ее изменение во времени является ключевым фактором при анализе как конкретных обстановок, так и в седиментологии в целом. Наиболее полный обзор расчетных методов палеобатиметрии, основанный на изучении следов в породах выполнил А. Иммерхаузен (Immenhauser, 2009), исключив при этом из рассмотрения фаунистические, флористические и химические свидетельства палеобатиметрии. Им предложена оценка связанных с глубиной главных параметров глубины в актуалистических моделях и обсуждается их применимость к седиментационным последовательностям. Автор приходит к выводу о необходимости реконструкции палеоглубин путем комплексирования методов. Он, например, считает, что нет такой характеристики, как средняя глубина проникновения волны, которая могла бы быть приложима к широкому спектру ископаемых обстановок. Такой вывод основан на том, что волны и климат в целом и, в особенности, в неритических и прибрежных обстановках, связаны с комплексом причин. Более того, наблюдения в современных океанах не являются приоритетными при оценке ископаемых обстановок. Признавая эти проблемы и ограничения, автор критически оценивает количественные оценки глубины, основанные на анализе фаций и других признаках седиментационной летописи.

**Анализ мощностей.** Исторически наиболее ранние попытки определения абсолютных глубин палеобассейнов геологами были основаны на анализе мощностей осадочных толщ, заполнявших с течением времени «чашу» водоема. Позднее авторы стали учитывать формирование осадков на разных глубинах, поэтому расчеты предварялись фациальным анализом, оценкой скоростей осадконакопления и динамики погружения дна. Наиболее продвинутый в этом направлении прием: «метод скользящего ноль-уровня моря» был предложен для расчетов глубины баженовского моря Западной Сибири во временном интервале волжского и валанжинского веков (Бочкарев, 1999; Бочкарев, Федоров, 1985). Однако эти расчеты выполнялись при условии некоторых субъективных допущений, а, главное, привлечении геохронологической шкалы 1975 г., показатели которой с момента публикаций существенно изменились и поэтому расчеты требуют обновления.

## ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ИНДИКАТОРЫ ГЛУБИН ПАЛЕОБАССЕЙНОВ.

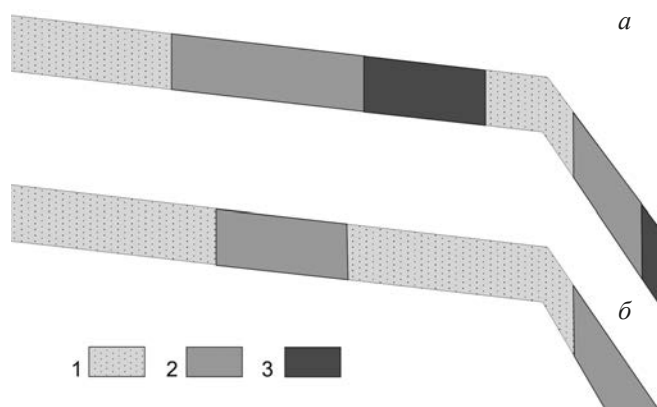
**Головоногие моллюски.** Наряду с геологами попытки оценить глубину палеоморей с помощью расчетов предпринимались и палеонтологами. Так, с 70-х годов прошлого века обсуждаются возможности использования для установления глубины обитания аммонитов индекса прочности септ (Westermann, 1973, 1990; см. обзор Барабошкин, Энсон, 2003). Современным аналогом послужили представители рода *Nautilus*, раковины которого не разрушаются на глубинах много сотен метров. Сомнения оппонентов в возможности привлече-



ния раковин наутилусов для расчетов глубин обитания аммонитов в юрских и меловых морях основаны на том, что строение сифона у *Nautilus* существенно отличается от такового аммоноидей. В этой связи возникает вопрос: насколько правомерно использовать для установления глубины обитания аммонитов индекс прочности септ (Mutvei, Dunca, 2007; Mutvei et al., 2010).

**Микрофауна.** Попытки реконструировать, как относительные, так и абсолютные палеоглубины предпринимались по остракодам. При этом была использована особенность некоторых бентосных остракод формировать глазные бугорки – прозрачные линзовидные утолщения, концентрирующие свет и расположенные на поверхности раковины над зрительными органами. С глубиной и уменьшением освещенности дна, размер и выпуклость глазных бугорков возрастают. Наиболее крупные бугорки зарегистрированы у обитателей внешнего шельфа (начиная с глубин 50–60 м), у видов, живущих на континентальном склоне, размер бугорков постепенно сокращается, пока они не исчезают полностью ниже отметки 600 м (Benson, 1984). На установленной зависимости размера глазного бугорка у современных остракод от глубины была предложена формула расчета абсолютных палеоглубин (Kontrovitz, Myers, 1988; Myers, Kontrovitz, 1987). Эта формула была использована при реконструкции палеоглубин для верхнемеловой формации Демополис (Demopolis Chalk) штатов Алабама и Миссисипи (Puckett, 1991). Наибольшая сложность этой методики связана с оценкой замутнённости воды минеральными частицами и фитопланктоном, что может повлиять на точность оценки глубины до 2.5 раза. Воды, где ослабление света связано только с фитопланктоном, имеют максимальное значение коэффициента прозрачности в пределах 0.2–0.3. Такие воды формируют относительно чистый мел. Для вод, обогащенных фитопланктоном и илом (осаждается мергель) принят коэффициент прозрачности 0.5. Однако разброс глубин, который при этом показывают остракоды, весьма мал – до 10 м. Например, при использовании коэффициента прозрачности 0.2 либо 0.5, остракоды покажут глубину 86–94 либо 34–37 м.

Реконструкции относительной палеоглубины производились как по процентному содержанию в образцах остракод с глазными бугорками, так и по анализу изменения таксономического разнообразия и численности в ископаемых сообществах остракод. Первый метод наиболее успешно применен для реконструкции относительных палеоглубин внешнего шельфа, изобилующего остракодами с глазными бугорками, что было показано на разрезах верхнего баррема – апта Горного Крыма (Карпук, 2016). Вторая методика, напротив, успешно применялась как для оценки палеоглубин внутреннего шельфа, так и для суждения о палеобатиметрии мелководных эпиконтинентальных морей, в которых таксономическое разнообразие бентосных остракод с глубиной непрерывно возрастает. Вариации относительной глубины в пределах верхней



**Рис. 4.** Зоны распространения фильтраторов (1), собирателей (2) и глотающих детритофагов (3) на широком плоском шельфе современных морей в эвтрофных (А) и олиготрофных (Б) условиях среды (Кузнецов, Нейман, 1977).

сублиторали (до глубин, примерно, 50 м) реконструированы по остракодам раннекембрийского моря в Курской области (Tesakova, 2013).

Менее надежными являются батиметрические реконструкции по соотношению бентосных агглютинирующих и секреторных фораминифер. Так, по находкам раковин фораминифер в высокоуглеродистых черных сланцах баженовской свиты и ее аналогов было выделено шесть батиметрических зон в море средневожского времени Западной Сибири.

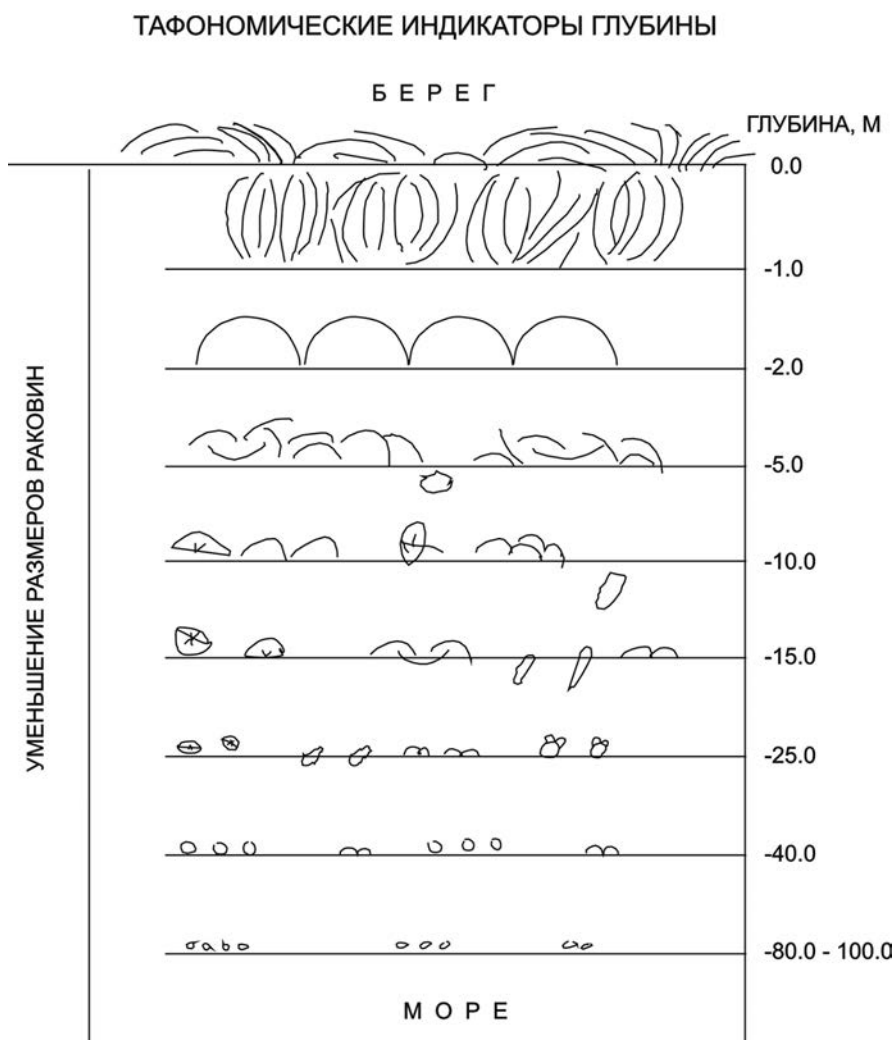
**Бентосные сообщества организмов.** Ниже базиса штормовых волн, где отсутствуют песчаные валы или дюны, на границе вода – осадок в условиях открытого моря теоретически может существовать недостаток кислорода (но не полное его отсутствие). При активных течениях полное насыщение кислородом распространяется до максимальной глубины 80 м, где встречаются макроводоросли. Присутствие водорослей указывает также на проникновение света. Глубина эуфотической зоны зависит от мутности воды, широты местности и составляет от нескольких до 100 м (Hallam, 1967a, b). Бентосные известковые водоросли обычно привлекаются для палеобатиметрических реконструкций (Brett, 1993), но они редко сохраняются в породах бореального типа. Оолиты, формируются в теплой насыщенной кислородом прибрежной воде сразу над базисом регулярных волн и обычно имеют глубину не более первых метров. Существуют четкие закономерности в современных бентосных морских сообществах, основанные на чередовании суспензионных питателей и илоедов вкост шельфовой зоны (Зенкевич, 1977). Две зоны суспензионных питателей параллельные береговой линии в мутной воде вдоль типичных континентальных окраин: первая в мелкой воде около берега, и вторая на значительно большей глубине на границе шельфа и континентального склона (рис. 4). Илоеды чаще всего сконцентрированы в зонах дефицита

кислорода на глубоком шельфе или его склоне (Зенкевич, 1977). Не существует строгого батиметрического контроля распределения современных донных сообществ в бореальных морях, но суспензионные питатели обычно находятся вблизи берега, а илоеды вдали от него. Притом детритофаги разделяются на две группы, анализ которых позволяет оценить динамику придонных вод более тонко. Собираатели одной группы нуждаются в пище на поверхности осадок-вода (высокий уровень), другой – под поверхностью осадок-вода (низкий уровень). Существование первой группы предполагает полное отсутствие волнового влияния на дно, что связано с дефицитом кислорода (дизоксия-аноксия) и застойными водами (существенно ниже базы проникновения штормовых волн). Обитание второй группы илоедов, собирающих детрит под поверхностью осадок-вода, связано со спокойными без дефицита кислорода придонными водами. Собирающие детритофаги населяют шельфы современных морей в олиготрофных и эвтрофных условиях среды, а глотающие – только в эвтрофных (рис. 4; Кузнецов, Нейман, 1977).

**Ихнофации.** Следы жизнедеятельности широко используются для интерпретации палеоглубин (Seilacher, 1964, 1967a, b; Ekdale, 1988). Четыре ихнофации выделены по удалению от береговой линии: *Scolithos*, *Cruziana*, *Zoophycos* и *Nereites*. Из них только две фации можно связать с глубиной: мелководную *Scolithos* и глубоководную *Nereites* (Seilacher, 1967b). В мелководных обстановках преобладают животные-строители нор, добывающие пищу из толщи воды, а глубоководные обстановки населяют ползающие животные-глотальщики, питающиеся преимущественно детритом с поверхности осадок-вода, либо под этой поверхностью. Другие типы ихнофаций могут встречаться на различной глубине. Разнообразие следов жизнедеятельности настолько велико, что требует для их исследования профессионалов (см. Trace Fossils Concepts, Problems, Prospects, 2007).

**Сведения по тафономии.** Тафономические данные по морским беспозвоночным используются для количественной батиметрической интерпретации глубин от 0 до уровня воздействия штормовых волн. О глубине судят по сохранности, сортировке, селекции и ориентировке твердых частей (двустворки, брахиоподы, остракоды) (Янин, 1983). Тафономические исследования в заливе Петра Великого в Японском море дали следующие результаты: на глубине 0–5 м виды из разных сообществ перемешаны раковины и их обломки, образующие гнездовидные скопления. На глубине 5–15 м створки сортированы по размеру и форме, что свидетельствует о перемещении с места обитания животных. Иногда раковины группируются в гнездовидные и линзовидные скопления. На глубине более 15 м раковины захороняются в прижизненном положении (Евсеев, 1981).

Два типа скоплений формируются сразу над базисом регулярных волн: «розы» или «ракушечные мостовые», которые образуются в прибрежной зоне



**Рис. 5.** Тафономические индикаторы глубин на примере раковин двустворок по материалам Японского моря. Абсолютные цифры глубже 30 м (предполагаемый базис штормовых волн) показаны условно.

на глубине до 2 м (рис. 5; Захаров, 1966, 1984). Первый тип состоит из гнездообразно или вертикально ориентированных крупных створок. «Ракушечные мостовые» образуются из отдельных створок бивалвий (или брахиопод) залегающих выпуклостью вверх обычно вблизи контакта со скоплениями гальки (Максимова, 1949). Ниже базиса регулярных волн не отмечено специфических типов образований. Тенденция уменьшения размера раковин с глубиной (ниже базиса штормовых волн) статистически не доказана.

ИНДИКАТОРЫ ПАЛЕОГЛУБИН, СВЯЗАННЫЕ С ВОЛНОВОЙ ДИНАМИКОЙ  
В БАССЕЙНЕ ПРИ ПОЛОГОМ УКЛОНЕ МЯГКОГО ДНА  
И ПРЕОБЛАДАНИИ ТЕРРИГЕННОГО МАТЕРИАЛА

Существует вполне оправданное и основанное на наблюдениях убеждение, что наиболее достоверными являются реконструкции палеоглубин бассейнов, выполненные для прибрежных мелководных осадков, формировавшихся при воздействии волн. Притом, до базиса регулярных волн глубину можно определить с точностью до первых метров, а до базиса штормовых волн – с точностью до десятков метров. Учитывая сказанное, представляется целесообразным еще раз суммировать основные признаки осадков и фоссилий, которые привлекаются для реконструкции мелководных обстановок осадконакопления и существования фауны и флоры.

1. Классическое положение об уменьшении размерности зерна в осадке при удалении от источника сноса при постепенном углублении дна, в общем, справедливо. Знаки ряби и оолиты, минерал гетит, вертикально стоящие в слое разрозненные створки раковин или «ракушечная мостовая», ихнофагия *Scolithos*, обилие жестко прикреплявшихся при жизни к грунту остатков беспозвоночных: цементом (следует помнить, что цементное прикрепление характерно для теплых вод, распространение которых обычно не превышает нескольких десятков метров, поэтому из-за дефицита свободной извести в холодных водах глубже встречается крайне редко), присасыванием (колпачковидные и др. гастроподы), с помощью биссуса (двустворки), ножкой (брахиоподы). Все эти признаки, как правило, свидетельствуют о проникновении на дно регулярных волн с короткой длиной волны. Однако следует иметь ввиду немногочисленные исключения. Например, современные присасывающиеся моноплакофоры (*Neopillina*) подняты с глубины несколько км. Отсюда объяснимо, что колпачковидные брахиоподы, например, *Discina*, могли жить на больших глубинах в Западно-Сибирском баженовском море. Вымывание штормовыми волнами мелко зарывающихся моллюсков и иглокожих, а среди них и крупнораковинных сестонофагов указывают на глубины в пределах проникновения регулярных волн.

2. Косая слоистость, обилие минерала шамозита и присутствие фосфорита, чередование автохтонных и аллохтонных танатоценозов, ихнофагия *Cruziana*, совместная встречаемость прикреплявшихся, зарывавшихся и перемещавшихся донных беспозвоночных-сестонофагов, любителей теплых вод указывают на глубины в пределах проникновения штормовых волн. Базис этих волн зависит от их длины, которая в свою очередь определяется размерами бассейна.

3. Ниже базиса штормовых волн для тонкозернистых осадков характерна параллельная слоистость, глубже – в органогенных илах – переходящая в очень тонкую; обилие фосфорита, с глубиной замещающегося сульфидами;

преобладание автохтонных танатоценозов, ихнофагии *Zoophycos* и *Nereites*, преобладание детритофагов низкого уровня, собиравших детрит под поверхностью осадок-вода и обитавших в спокойных водах, иногда при слабом дефиците кислорода; либо детритофагов высокого уровня, нуждавшихся в пище на поверхности осадок-вода, и обитавших обычно на больших глубинах при дефиците кислорода (дизоксия), что предполагает полное отсутствие волнового влияния (ниже базиса проникновения штормовых волн).

4. На дне переуглубленных эпиконтинентальных морей (с глубинами порядка нескольких или многих сотен метров) в пределах открытых акваторий, удаленных от источников сноса, формировались высокоуглеродистые биогенные тонкослоистые породы с сульфидами, обычно лишенные остатков зарывавшихся беспозвоночных и следов жизнедеятельности бентосных организмов, но обильно насыщенные остатками планктонных и пелагических животных и растений (псевдопланктон), а также немногих бореальных эпифаунных моллюсков.

В заключение следует предостеречь читателя, что изложенное, хотя и напоминает инструкцию, но ей не является. Мало того, что при палеобатиметрических построениях необходимо анализировать все признаки фаций в совокупности, следует учитывать палеогеографические и гидрологические особенности не только каждого конкретного бассейна, но и глобальную динамику атмосферы. Например, флуктуацию климата в истории Земли. Так, существенно более равномерное распределение тепла в мезозое снижало скорость перемещения воздушных масс на поверхности Земли, что отражалось на силе волнения в морях и океанах прошлого (Hallam, 1967b). Значит, надо учитывать, что глубина проникновения волн была менее значительной, чем в настоящее время. Известно, что глубина проникновения волны равна половине ее длины (Зенкович, 1962). Стало быть, реконструируя влияние регулярных и штормовых волн на дно мезозойских морей необходимо корректировать актуалистические данные.

#### ЗНАЧЕНИЕ ПАЛЕОБАТИМЕТРИИ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ГЛОБАЛЬНЫХ И РЕГИОНАЛЬНЫХ СОБЫТИЙ В ИСТОРИИ ЗЕМЛИ

В заключение рассматриваются некоторые ситуации, связанные с глобальными событиями в истории Земли, анализ которых невозможен без палеобатиметрических реконструкций.

**Эвстазия.** Кажется очевидным, что глубина палеобассейнов и ее изменение во времени является ключевым фактором при анализе обстановок осадконакопления и в седиментологии в целом. Число публикаций на эту тему представляется неисчислимым. Это так. Однако по своей важности палеобатиметрия не менее, если не более необходима для выявления следов эвстатических событий и палеогеографических реконструкций, включая палеоокеанологические. Преобладает убеждение, что планетарные процессы: тектонические, седиментационные и эвстатические, не могут быть расшифрованы на региональной ос-

нове. Поэтому большинство реконструкций, например, эвстатических осцилляций должно быть основано на глобальных корреляциях. Такой подход не совсем очевиден. Для интервалов времени, измеряемых первыми миллионами лет и меньше глобальные корреляции циклов не всегда надежны и влияние изо-стазии на уровень моря сильно зависит от провинциальных вариаций. Так что, скорее наоборот: реконструкции циклов на основе региональной корреляции более точны, а тектонические процессы имеют предсказуемые ограничения. На этом основаны оценки мало изученных причин быстрой смены уровня моря в мезозое. В качестве примеров, были выбраны три хорошо документированные региональные, полуколичественные кривые уровня моря в юре Британии, мелу России и альбе Омана (Immenhauser, 2005).

Здесь мы рассмотрим палеобатиметрическую модель, на основе которой были построены полуколичественные кривые уровня моря в юре мелу для морских осадочных последовательностей Русской плиты и северной окраины Сибирской платформы (Sahagian et al., 1996). Предлагаемая модель палеоглубин юрских и меловых морей основана на рассмотренных выше критериях оценки палеоглубин: анализе седиментационных особенностей (отложений разных типов осадков, особенностей их текстур, гранулометрических показателей = литофаций), экологических и трофических признаков донных сообществ, закономерностей в распределении таксонов и динамики таксономического разнообразия (биофации), закономерностей размещения следов жизнедеятельности на склоне дна (ихнофаций), тафономических свидетельств (тафоценозов), минералогических ассоциаций (характера минерализации). Предлагаемая генерализованная модель адаптирована к мелководным морским обстановкам с полого падающим равновесным профилем дна и не может быть в точности применима к дельтам, лагунам и эстуариям, с неустойчивым рельефом дна, непостоянными течениями, изменчивым режимом осадконакопления и т. д. Понятно, что всё разнообразие факторов среды следует учитывать перед применением предлагаемой модели. Поскольку эта палеобатиметрическая модель разработана для мелководного эпиконтинентального моря, она не применима к бассейнам с иными подводными ландшафтами и отличной гипсометрией. Тем не менее, методы с помощью которых модель разработана можно использовать для другого геологического времени и иных мест. Эта модель может послужить основой для разработки иных вариантов, применимых к другим бассейнам и тектоническим режимам.

Как выше отмечалось, палеобатиметрическая модель предназначалась для построения кривых колебания уровня юрского и мелового Среднерусского и Северосибирского морей на полуколичественной основе. Построение кривых в значительной мере опиралось на биологические и физические законы устойчиво существовавшие на Земле и ее биосфере. Так, принималось, что базис «юрской» волны, как и современной, находился на глубине равной по-

ловине ее длины (Зенкович, 1967). На основе нескольких факторов (например, размер бассейна, его форма, глубина и т. д.) ранее было показано, что штормовые волны Балтики имеют базис 20–30 м (Захаров, 1966). Поскольку мезозойский климат был мягче современного, то юрские и меловые ветры в средних широтах, вероятно, были слабее современных (Hallam, 1967), а волны зависели от глубины и длины разгона. Если это так, то мы принимаем длину регулярных волн в юрское и раннемеловое в Среднерусском море за 20 м, а базис волновой эрозии за 10. Максимальная длина волны во время сильнейших штормов принималась за 40 м, а базис волновой эрозии – за 20 м. Морские осадки в пределах Московской синеклизы не обнаруживают значительного воздействия штормов. Климатическая модель кимеридж – волжского времени показывает относительно низкую среднегодовую активность ветров для Московского моря (Moore et al., 1992). Существование тонко-ламинированных черных сланцев в средней волге (зона *D. panderi*) Московской синеклизы подтверждает спокойное осадконакопление. Или эти шторма были не так сильны, как современные, или образование черных сланцев было иным (более глубоководным), чем мы принимаем. Нами допускается, что максимальная глубина проникновения света, для роста макроводорослей составляла 40 м, а температура воды уменьшалась с глубиной. Микроводоросли (например, известковые цианофиты) могли достигать 80 м глубины. Эти предположения основаны на низкой прозрачности воды в Среднерусском море, что следует из терригенного осадконакопления относительно тонкозернистых осадков, которое преобладало в юре и части раннего мела. Субэральные несогласия в рязанское время указывают, по крайней мере, на то, что в какой-то период времени глубина составляла 0 м (поверхность), пока не происходило дальнейшее падение уровня моря, что может быть установлено на основании амплитуды субэрального вреза.

В процессе бэкстрипинга показатели глубины является важными для рисовки кривой, хотя ее значения трудно точно установить. Оценки глубины воды могут оказать существенное влияние на выводы об изменениях уровня моря. При крайне низких темпах осадконакопления, как в случае с «голодающими» платформами, изменение глубины воды может являться единственным выражением эвстазии. Глубина конечно не была постоянной, а процессы седиментации не всегда были связаны с эвстазией.

Вероятно, самой большой и трудно разрешимой загадкой для мезозоя является источник «новой» воды, которая могла бы вызывать изменения уровня моря и трансгрессивно-регрессивные циклы. Поскольку не доказано существование полярных ледовых щитов в мезозое, то практически все источники поступления «новой» воды отвергаются за исключением крайне спорного явления высокогорной гляциоэвстазии, связанной с орбитальным влиянием (Immenhauser, 2005). По мнению этого ученого, циклы замерзания и таяния



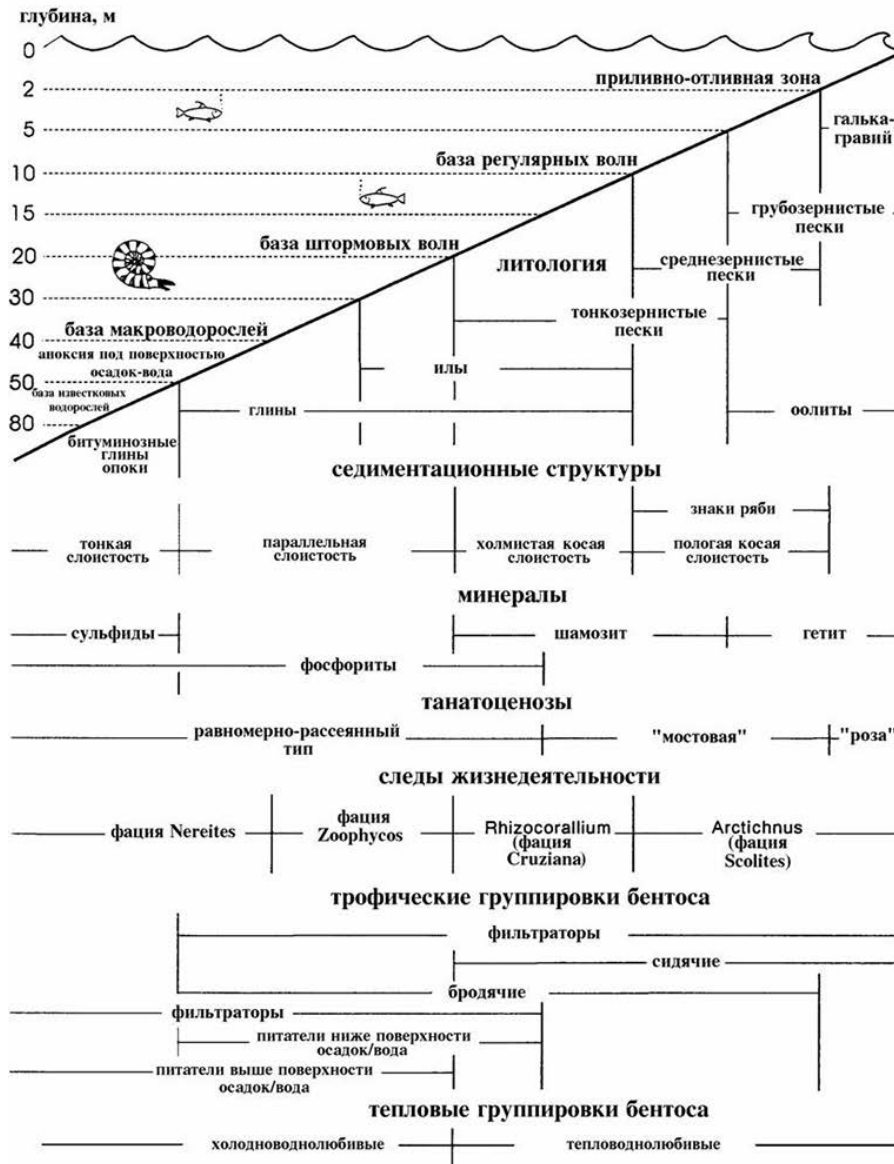


Рис. 6. Модель палеоглубин юрского и мелового Среднерусского моря (по Sahagian et al., 1996, fig. 8; вариант этой же модели см. Immenhauser, 2005, fig. 4).

ледников на больших высотах над уровнем моря могут объяснить изменения его уровня с умеренной амплитудой. Однако решающее доказательство, как полагает А. Имменхаузер, похоронено под трехкилометровым льдом Восточной Антарктики. Хотя с помощью регионального подхода удастся избежать нескольких сомнительных «глобальных» корреляций уровня моря, причины быстрых его изменений в мезозое остаются недостаточно понятыми.

**Палеогеография.** Палеогеографические реконструкции предполагают, прежде всего, определение положения границ, разделяющих континенты и моря. Дальнейшее внимание специалистов сосредотачивается на восстановлении ландшафтов суши и моря. Ландшафты моря неотрывно связаны с профилем дна ископаемых бассейнов, что предполагает анализ батиметрии. В разделе «катена» предложен путь воссоздания глубин от палеоберега в открытое море (рис. 1). С помощью этого приема определяется уклон дна водоема и его рельеф. Количественная оценка глубин может быть получена на основе комплексного изучения разнообразных характеристик осадков и остатков фоссилий в породах, заключающих информацию о глубинах их формирования. Для реализации этих целей следует опираться на батиметрическую модель (рис. 6). В качестве примера, демонстрирующего эффективность междисциплинарных исследований, приведем реконструкцию Южно-Анжуйского океана на территории Арктики. По мнению Л.П. Зоненшайна и Л.М. Натапова (1987), в триасе и ранней юре этот океан располагался в пределах Лено-Енисейского прогиба. Ошибочность этой гипотезы удалось доказать путем комплексного изучения палеонтологических и седиментационных данных с привлечением анализа катен бентоса и палеобатиметрических реконструкций в Ленско-Хатангской части прогиба (Захаров и др., 2002, рис. 17–22).

**Послесловие.** Автор осознает масштаб проблемы палеобатиметрии палеобассейнов и скромно оценивает результаты предложенного исследования. Главная цель публикации – привлечение внимания специалистов к одному из наиболее сложных для реконструкции факторов среды, выводы о характеристиках которого нередко принимаются на ограниченном материале. В обширной мировой литературе по палеобатиметрии, ничтожная часть которой упомянута в настоящей статье, рефреном проходит мысль о необходимости мультидисциплинарных исследований при реконструкции палеоглубин бассейнов, включая седиментологические, фаунистические, флористические и химические исследования.

Автор признателен М.А. Рогову за помощь в поисках литературы и оформлении графики. Анализ сообществ остракод с целью реконструкции палеоглубин Среднерусского моря в келловее и поздней юре подготовлен Е.М. Тесаковой. Работа выполнялась по теме лаборатории № 201253186, а также при финансовой поддержке по проекту РФФИ, № 15-05-03149а.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барбошкин Е.Ю., Энсон К.В.* Палеобатиметрия валанжин-аптского бассейна Горного Крыма по индексам прочности раковин аммонитов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. геол. 2003. № 4. С. 8–17.
- Бергер В.* Глубоководное осадконакопление // Геология континентальных окраин. Т. 1. М.: Мир. 1978. С. 239–271.
- Бочкарев В.С.* Палеобатиметрические условия формирования ачимовской толщи Западной Сибири // Геология, геофизика и разведка нефтяных месторождений. 1999. № 5. С. 23–27.

- Бочкарев В.С., Федоров Ю.Н.* Палеобатиметрия Западно-Сибирского бассейна на конец времени накопления баженовской свиты // Структура и нефтегазоносность баженитов Западной Сибири. Тюмень. 1985. С. 35–41.
- Евсеев Г.А.* Сообщества двустворчатых моллюсков послеледниковых отложениях шельфа Японского моря. М.: Наука. 1981. 160 с.
- Захаров В.А.* Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования. Отряд Anisomyaria. М.: Наука. 1966. 189 с.
- Захаров В.А.* Загадки палеобатиметрии и методы реконструкции палеоглубин // Палеострат-2004. Тезисы докл. годич. собрания секции палеонтологии МОИП. М.: Изд. МГУ. 2004. С. 15–16.
- Захаров В.А.* Палеобиогеография, палеогеография и палеогеодинамика // Ред. Ю.Б. Гладенков, К.И. Кузнецова. Биосфера, экосистемы, биоты в прошлом Земли палеобиогеографические аспекты. М.: Наука. 2005. С. 46–72.
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н.* Метод реконструкции рельефа дна и глубины морских палеобассейнов на основании анализа катен бентоса // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Новосибирск: Наука. 1985. С. 97–107.
- Захаров В.А., Курушин Н.И., Шурыгин Б.Н.* Палеобатиметрические реконструкции в эпиконтинентальных мезозойских бореальных морях: междисциплинарный подход // Ред. В.А. Захаров, Б.Н. Шурыгин, О.С. Дзюба. Среда и жизнь в геологическом прошлом. Тез. докл. Всерос. симп., посвящ. 100-летию Р.Ф. Геккера. Новосибирск. Изд. НИЦ ОИГМС СО РАН. 2000. С. 6–7.
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н., Курушин Н.И.* и др. Мезозойский океан в Арктике: палеонтологические свидетельства // Геология и геофизика. 2002. Т. 43. № 2. С. 155–181.
- Зенкевич Л.А.* Биологическая продуктивность океана. М.: Наука. 1977. 309 с.
- Зенкович В.П.* Учение о развитии морских берегов. М.: Изд-во АН СССР. 1962.
- Зоненшайн Л.П., Натанов Л.М.* Тектоническая история Арктики // Ред. А.Л. Яншин. Актуальные проблемы тектоники океанов и континентов (Тр. ГИН РАН. Вып. 425). М.: Наука. 1987. С. 31–57.
- Карпук М.С.* Остракоды верхнего баррема – апта Горного Крыма: стратиграфическое значение и палеоэкология. Автореф. дисс. канд. геол.-мин. наук. М.: ГИН РАН. 2016. 24 с.
- Кузнецов А.П., Нейман А.А.* Трофическая структура донного населения шельфов // Ред. А.С. Мошин. Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. 1977. С. 165–166.
- Максимова С.В.* О некоторых особенностях залегания и сохранности раковин моллюсков // Тр. ин-та Океанологии АН СССР. 1949. Т. 4. С. 165–171.
- Шопф Т.* Палеоокеанология. М.: Мир. 1982. 311с.
- Шурыгин Б.Н.* Биогеография, фауны и стратиграфия нижней и средней юры Сибири по двустворчатым моллюскам. Новосибирск. Академиздателство «Гео». 2005. 154 с.
- Benedict G.L.III, Walker K.R.* Paleobathymetric analysis in paleozoic sequences and its geodynamic significance // Amer. j. sci. 1978. V. 278. P. 579–607.
- Benson R.H.* Estimating greater paleodepths with ostracodes, especially in past thermospheric oceans // Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol. 1984. V. 48. P. 107–141.
- Brett C.E., Boucot A.J., Jones B.* Absolute depths of Silurian benthic assemblages // Lethaia. 1993. V. 26. P. 25–40.
- Bromley R.G.* Marine phosphorites as depth indicators // Mar. geol. 1967. No. 5. P. 503–509.
- Bushinski G.* On shallow water origin of phosphatic deposits // Deltaic and shallow marine deposits / Ed. L.V. Straaten. Amsterdam, Elsevier. 1964. P. 62–70.
- Clifton E.R.* Sedimentologic approaches to paleobathymetry, with applications to the Merced formation of Central California // Palaios. 1988. No. 3. P. 507–522.
- Hallam A.* The depth significance of shales with bituminous laminae // Mar. geol. 1967a. V. 5. P. 481–492.
- Hallam A.* Editorial (sea level) // Mar. geol. 1967b. V. 5. P. 329–332.
- Ekdale A.A.* Pitfalls of paleobathymetric interpretations based on trace fossils assemblages // Palaios. 1988. No. 3. P. 464–472.
- Immenhauser A.* High-rate sea-level change during the Mesozoic: new approaches to an old problem // Sedimentary geol. 2005. V. 175. P. 277–296.
- Immenhauser A.* Estimating palaeo-water depth from the physical rock record // Earth-science rev. 2009. V. 96. P. 107–139.
- Kontrovitz M., Myers J.H.* Ostracode eyes as paleoenvironmental indicators: zphysical limits of vision of some podocopids // Geology. 1988. V. 16. P. 293–295.
- McAlester A.L., D.C. Rhoads.* Bivalves as bathymetric indicators // Mar. geol. 1967. V. 5. P. 383–388.
- Moore G., Hayashida D., Ross C., Jacobson S.* Paleoclimate of the Kimmerigian/Tithonian (Late Jurassic) world: I. Results using a general circulation model // Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol. 1992. V. 93. P. 113–150.

- Mutvei H., Dunca E.* Connecting Ring Ultrastructure in the Jurassic Ammonoid *Quenstedtoceras* with discussion on mode of Life of Ammonoids // Eds N.H. Landman, R.A. Davis, R.H. Mapes. Cephalopods present and past: new insights and fresh perspectives. Springer. 2007. P. 239–256.
- Mutvei H., Dunca E., Weitschat W.* Siphuncular structure in the Recent *Nautilus*, compared with that in Mesozoic nautilids and ammonoids from Madagascar // GFF. 2010. V. 132. Issue 3–4. P. 161–166.
- Myers J.H., Kontrovitz M.* Geometrical optics of some ostracod eyes // Eds T. Hanai, N. Ikeya, K. Ishizaki. Evolutionary biology of Ostracoda. Tokyo, Kodansha. 1987. P. 187–193.
- Porrenga D.H.* Glauconite and chamosite as depth indicators in the marine environment // Mar. geol. 1967. V. 5. P. 495–501.
- Puckett T.M.* Absolute paleobathymetry of Upper Cretaceous chalks based on ostracodes Evidence from the Demopolis Chalk (Campanian and Maastrichtian) of the northern Gulf Coastal Plain // Geology. 1991. V. 19. P. 449–452.
- Sahagian D., Pinous O., Olfieriev A., Zakharov V.* Eustatic curve for the Middle Jurassic–Cretaceous based on Russian platform and Siberian stratigraphy: zonal resolution // Amer. assoc. petrol. geol. bull. 1996. V. 80. P. 1433–1458.
- Seilacher A.* Bathymetry of trace fossils // Mar. geol. 1967. V. 5. P. 413–427.
- Tesakova E.M.* Ostracode-Based Reconstruction of Paleodepths in the Early Callovian of the Kursk region, Central Russia // Paleontol. j. 2013. V. 47. No. 10. P. 1–16.
- Trace fossils concepts, problems, prospects / Ed. W. Miller III. Geol. dep. Humboldt State univ. Arcata, CA, USA. Elsevier. 2007. 611p.
- Walker R.G., Plint A.G.* Wave- and storm-dominated shallow marine systems. Facies models: response to sea level change // Ed. R.G. Walker. St. John's, Newfoundland. Geol. ass. Canada. 1992. P. 219–238.
- Westermann G.E.G.* Strength of concave septa and depth limits of fossil cephalopods // Lethaia. 1973. V. 6. P. 383–390.
- Westermann G.E.G.* New developments in ecology of Jurassic – Cretaceous ammonoids // Fossili, evoluzione, ambiente. Atti del secondo convegno internazionale F.E.A. Pergola. 1990. P. 459–478.

## Depths of paleobasin and approaches to their reconstructions

V.A. Zaharov

None of the reconstructions of the geological past can be considered complete, starting from the factors of the environment and sedimentation and existence of organisms in a particular paleobasin and ending by global plate tectonic reconstructions. This is evidenced by the ongoing process of continuous reproduction of new options such as reconstructions (animation), related to subjective interpretations of the same data and, as a consequence, the lack of a unanimous recognition of any of them. Paleobathymetric data is not an exception. Moreover, it may dominate by the number of speculation. The intrigue lies in the fact that the most demanded in sedimentology environmental factor is one of the most difficult for reconstructions. Meanwhile, the authors of the publications is very "relaxed" evaluating bathymetry, not only in relative terms of "shallow water-deep", but also in absolute terms, i.e., in meters. Such conclusions are usually based on simplified actualistic models.

*Keywords:* paleobasins, relative and absolute paleobathymetry, reconstruction, facies, catenation, sedimentation, paleogeodynamics, bottom paleoecology, taphonomy, paleoichnology.

---

## ANCIENT MARTIAN BIOMORPHS FROM THE RIM OF ENDEAVOUR CRATER: SIMILARITIES WITH FOSSIL TERRESTRIAL MICROALGAE

**J. Kaźmierczak**

*Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, Warszawa, Poland  
jkaz@twarda.pan.pl*

Ascertaining life on Mars may be done either indirectly, by identifying life-signaling biomolecules or finding signatures of life-supporting processes on Mars, or directly, by demonstrating morphological forms of extant or ancient Martian life. Here, several objects photographed by the Microscopic Imager (MI) of the Mars Exploration Rover Opportunity (MER-B) on the western rim of Endeavour Crater, are proposed as highly probable biomorphs. These mineral objects, with distinct Fe<sup>3+</sup>-rich smectite signature, were found exposed in layered fine-grained sedimentary rocks of Noachian age (~4 to 3.5 Ga-old) and were dubbed by the Opportunity research team 'newberries'. To date, efforts to explain plausibly their origin failed. In my opinion, some of these objects are morphologically strikingly similar to terrestrial microfossils identified as remains of unicellular and colonial planktonic microalgae which particularly massively accumulated in shallows and lagoons of Late Devonian seas. However, in contrast to the Terrestrial algae, which thrived in seawater oversaturated with calcium carbonate, and are often found embedded in post mortem precipitated calcium carbonate envelopes, their purported Martian analogs were most probably living in standing, weakly acidic to near-neutral, aqueous environment and were presumably preserved due to *in vivo* or early post mortem mineralization with ferric oxides and/or iron silicates.

**Keywords:** analogs of Martian life; Noachian; biomorphs; Opportunity Rover (MER-B); Endeavour Crater, Mars.

The hardest thing to see is what is in front of your eyes

*Johann Wolfgang von Goethe*

### INTRODUCTION

When searching for morphologically preserved traces of ancient life on Mars, i.e. interpreting any non-living Martian object as a biomorph, one must bear in mind the consensus among paleobiologists that the only method for setting a bio-affiliation of morphologically preserved remains of Terrestrial *fossil* forms of life is to

compare them with analogous *extant* living creatures or with similar biologically well-affiliated fossils. Logically, the same strategy should be applied in the evaluation of biogenicity of objects found on Mars. Whilst biomarkers and other geochemical tools designed for the Martian robotic missions provide supportive evidence, they cannot be used on their own to determine whether any imaged structures are Martian fossils (Cady *et al.*, 2003). The thus far extensively studied three cases were concerned with minute mineral bodies from two Martian meteorites (McKay *et al.*, 1996; Chatzitheodoridis *et al.*, 2014) and with layered Martian sediments, interpreted as analogues of microbial mats found on Earth (Noffke, 2015). The first case was comprehensively rejected as biogenic (Martel *et al.*, 2012), and the two others remain inconclusive. In the next paragraphs the similarity of some of the Martian objects dubbed ‘newberries’ to well-identified terrestrial microfossils is explored.

#### SETTING AND MATERIAL

The celebrated 10<sup>th</sup> anniversary of the Mars Exploration Rover Opportunity (MER-B) survey on the red planet culminated with the publication of an extensive report presenting the main results of this astonishingly long and effective NASA robotic mission on rocks exposed at the rim of Endeavour Crater (Arvidson *et al.*, 2014). Two of these results are undoubtedly of topmost significance from astrobiological point of view: (i) finding of Noachian sediments (~4 to 3.5 Ga-old) with geochemical characteristics indicative of deposition in an aqueous environment favorable for microbial life, and (ii) identification in these deposits of dense accumulation of mineral objects, nicknamed ‘newberries’, which are morphologically and texturally astoundingly diversified (Arvidson *et al.*, 2014) in contrast to the similarly abundant but rather homogenous spherical mineral objects (‘blueberries’), found by Opportunity at its landing site more than nine years earlier (Squyres *et al.*, 2004).

The Meridiani Planum ‘blueberries’ provided important evidence about the wet environmental conditions present on Mars in the distant past, because they were identified as concretions rich in the mineral hematite deposited by water saturating the bedrock (Squyres *et al.*, 2004; Squyres and Knoll 2005). The spherules at the Endeavour Crater at Kirkwood outcrops have, however, different textures and less iron-rich composition (Arvidson *et al.*, 2014). They were discovered at locations named Cape York and Solander Point at the eroded rim of the western segment of Endeavour Crater, where Opportunity arrived on August 19<sup>th</sup>, 2011 (Arvidson *et al.*, 2014; Squyres *et al.*, 2012). Opportunity worked on Cape York for nearly two years examining rocks intensively altered by water. There, the rover started the investigation of a bedded suite of rocks with a distinct Fe<sup>+3</sup>-rich smectite (clay mineral) signature, named formally Matijevic formation, which is the oldest sedimentary formation investigated thus far by Opportunity. Along the rim, called Matijevic Hill, NASA’s Mars Reconnaissance Orbiter had earlier identified the evidence of exposed, aluminum-rich clay minerals. From the observations by Mars orbiters (CRISM) and from Opportunity’s work on Cape York, researchers suspected these old rocks might contain clay minerals that had

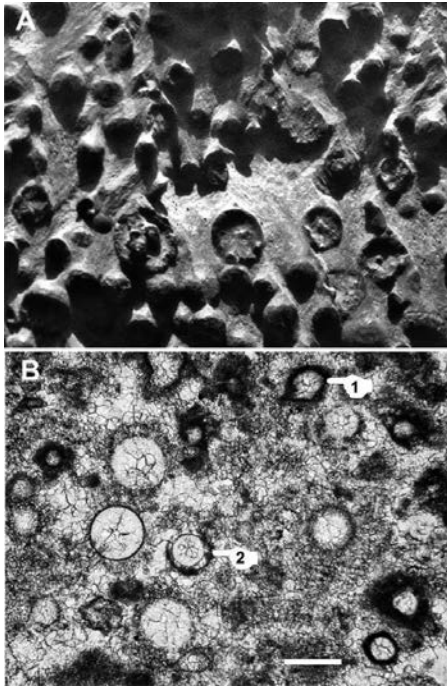
formed in aqueous mildly acidic to circum-neutral environments. Since such conditions are favorable for life (Story et al., 2010; Bristow, Milliken 2011), the rover was commanded to carry out detailed investigation of this rock formation.

This examination revealed that some of the Matijevec formation rock beds show in cross-section a millimeter- to centimeter-scale layering (Squyres et al., 2012; Arvidson et al., 2014). Further, up to 40% of their volume is composed by spherules, 2-3 mm in diameter on average (ranging between ~1 and ~5 mm – for details see Jones et al., 2014), distributed randomly in the fine-grained, not strongly lithified matrix. The spherules are evidently harder and more resistant to erosion than the surrounding material and stand out in positive relief. The discovery of the spherules sparked a heated debate concerning their origin. Various hypotheses have been considered (Arvidson et al., 2014). Experts agreed that the ‘newberries’ are texturally clearly different from the ‘blueberries’ found by Opportunity years earlier on Meridiani Planum. While the latter were almost univocally interpreted as concretionary bodies that had originated in water-loaded sediments (Squyres et al., 2004), the opinions concerning the origin of the spherules from the Matijevec formation differed significantly. They have been considered to be either diagenetic concretions or accretionary bodies of impact (micro-tektites) or volcanic (lapilli, hailstones) origin. Since, in the opinion of the Opportunity research team no plausible terrestrial analogs observable either in natural or experimental circumstances were found for the spherules, all the above mentioned hypotheses remain to date inconclusive and no satisfactory arguments have been proposed to reject or prove either of them (Fairén et al., 2014). A thorough review of the literature concerned with structures originated from the above mentioned abiotic processes seems to support this opinion (Kato, 1986; Lowe, Byerly, 1986; Glas, 1990; Montanari, 1990; Holser, 1991; Schumacher, Schmincke, 1991; Koeberl, Reimold 1995; Smith, Lotosky 1995; Simonson et al., 2000; James et al., 2002; Scolamacchia et al., 2005; Rose, Durant 2011; Brown et al., 2012; Chan et al., 2012; Fralick, Grotzinger, 2012; Van Eaton et al., 2012; Huber et al., 2014). From the other side, no in-depth studies have been undertaken thus far to find biotic mimics among the abundant and highly diversified objects exposed at the rim of Endeavour Crater.

#### OBSERVATIONS

Systematic examination of all available NASA archive photographs of the ‘newberries’ made by Opportunity Microscopic Imager (MI) during survey on Cape York and Solander Point area offers, in the author’s opinion, sufficient clues to interpret some of these objects as possible biomorphic structures. In contrast to the Meridiani Planum spherules, which are texturally fairly homogenous (structureless), many of the ‘newberries’ from the Matijevec Formation display features making them strikingly similar to certain well-known terrestrial microfossils.

The first images of the ‘newberries’ were taken on Sept. 6, 2012 (the 3064th Opportunity Martian day or sol) (Fig. 1A) although massive presence of similar, in part hollow, globular objects was documented by the PANCAM on sols 2654,

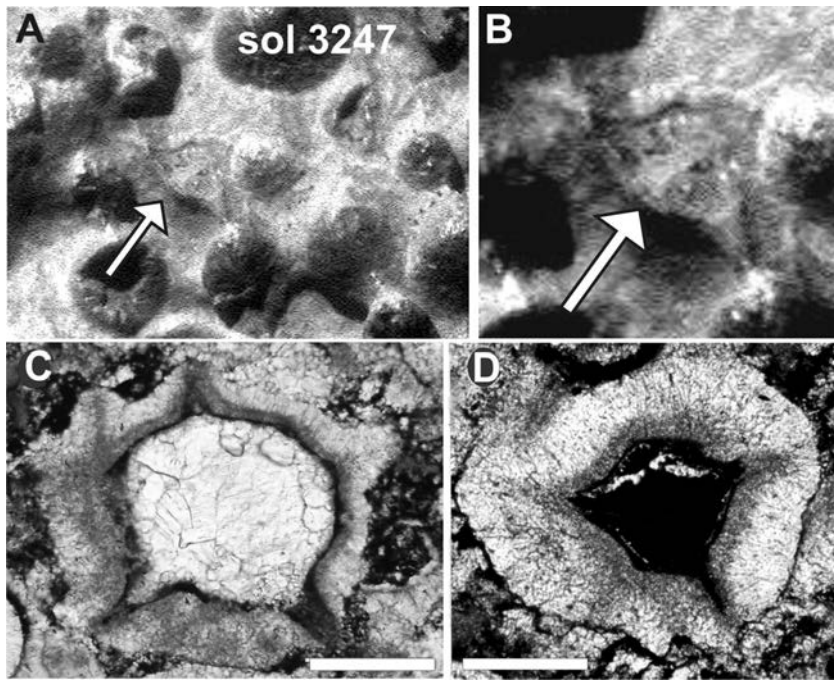


**Fig. 1.** Comparison of Martian ‘newberries’ with Late Devonian post mortem calcified microalgae. (A) Dense accumulation of Martian ‘newberries’ shown on magnified part of the photograph 1M400195635EFFBVM5P2956M2M1-BR taken by Opportunity micro imager (MI) on sol 3064. [Credit: NASA/JPL-Caltech/Univ. of Arizona]. (B) Photomicrograph of similarly dense accumulation of Late Devonian early diagenetically calcified microalgae: pointer 1 indicate an acanthomorph acritarch, pointer 2 an volvoclean algae (petrographic thin-section; Sosnowiec IG-1 borehole, core depth 2389–2395 m, Upper Silesia, Poland). The diameters of the Martian ‘newberries’ – approximately 2 mm; the scale bar for (B) – 200  $\mu\text{m}$ .

2666, 2670 and 2673 (Fairén et al., 2014). For this paper five examples of possibly biomorphic objects photographed by the MI on Cape York and the Solander Point rocks were selected. Two of these objects, photographed on sols 3247 and 3250, particularly strongly differ from the typically spheroid morphologies dominating in accumulations of ‘newberries’ from the Matijevic formation. The first is a star-like object imaged on sol 3247 (Fig. 2A, B). It is characterized by a large globular central body, about 1.5 mm in diameter, with three thick, short and spiny outgrowths lodged in the same plane. The weathering process had exposed the smooth surface of this tri-star object and its distinctly corroded central body looks like a chamber filled with granular material. The other unusual ‘newberry’, imaged on sol 3250, is an object sub-equatorially sectioned by erosion, consisting, similarly to the first one, of central vesicle-like body ornamented in this case with longer and thinner spines extending radially out from the central vesicle (Fig. 3A, B). Here, in contrast to the tri-star object, the whole structure is embedded in a mineral-like coating, the thickness of which is nearly equal to the extension of the spines.

Co-occurring with the star-like and spiny biomorphs in the accumulation of ‘newberries’ from sols 3247 and 3250 are numerous more complex structures displaying traits suggestive for biological origin. Two of them, shown here as examples, were almost perfectly equatorially sectioned by erosion. The first is a relatively large (~2 mm diameter) spherical object composed of a peripheral layer of more or less equidimensional and well delineated subglobular units surrounding a spheroid interior filled with fine-grained material (Fig. 4A, B). The units tightly adhere; their thin walls extend slightly what gives the units a cell-like appearance. Generally, the peripheral layer of the globular units stands clearly above the rock matrix whereas the interior is slightly plunged. The second object, occurring on the same MI image, is similarly strongly abraded. It is also built of discontinuous layer of globular units

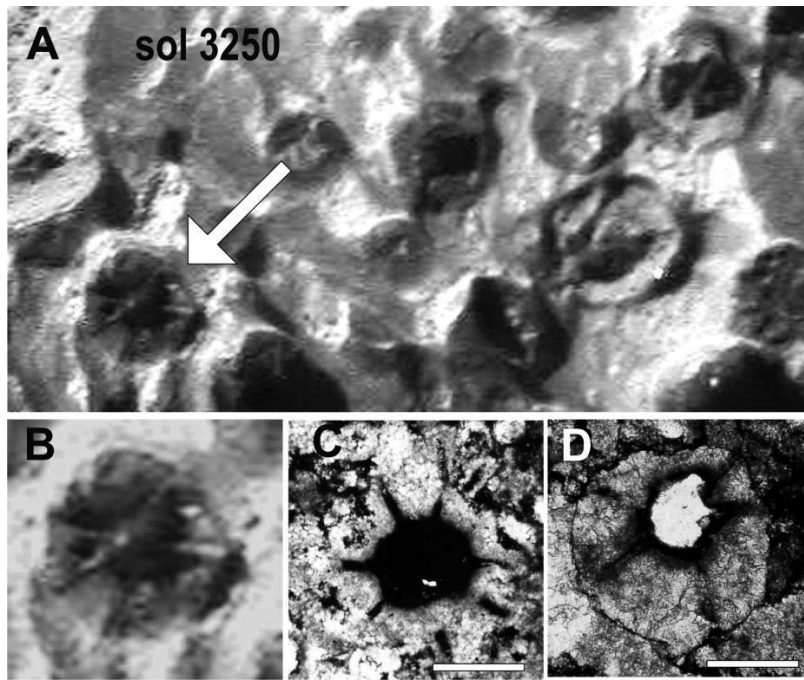




**Fig. 2.** Ancient (Noachian) Martian biomorph compared with Terrestrial fossil analogs. (A) MER *Opportunity* Microscopic Imager photograph 1M416437725EFFBXSIP2956M2M4-BR taken on sol 3247 (Big Nickel locality, Kirkwood outcrop, Cape York) from weathered rock surface. It shows dense accumulation of spherical structures ('newberries') among which an acanthomorph object is visible (arrow). (B) Close-up of the same object to show its erosion-exposed, cavity-like interior filled with granular material. (C, D) Optical micrographs (transmitted light, petrographic thin section) of morphologically similar common Terrestrial acanthomorph microfossils described as *Veryhachium*, typical representative of acritarchs, enigmatic microorganisms interpreted as remains of unicellular algae (Late Devonian limestone, Upper Silesia, Poland). Note the thick calcium carbonate coating precipitated post mortem in the mucus excreted during life time by the Devonian algae. The diameter of the Martian acanthomorph is appr. 2.5 mm; scale bars: for (C) and (D) – 100  $\mu$ m. [Credit for (A and (B): NASA/JPL-Caltech/Univ. of Arizona].

(partly indistinct), forming a kind of peripheral wall enveloping a spheroid interior in which another similarly discontinuously walled spherical structure surrounds a centrally located knobby nodule (Fig. 4D, E).

Similar compound spherules were encountered and imaged by *Opportunity* on sol 3094 at locality named Whitewater Lake rock (Fig. 5A, B) and on sol 3305 in the area of the Solander Point (Fig. 6A-C), which is a part of the Endeavour Crater rim belonging to the Cape York suite of sedimentary rocks. These spherules were exposed using the *Opportunity* Rock Abrasion Tool (RAT) on the rock surface. Following abrasion, the exposed and cleaned surface was imaged with MI, presenting three spherical objects of which two were sectioned tangentially and one almost perfectly equatorially (Fig. 6A, arrow). CorelDraw-13 'sharpen' and 'blur' tools were used to process the images. After magnification, the near-equatorially sectioned specimen appears, in both modes, as almost perfectly spherical structure composed of a single layer of adhering equidimensional globular bodies surround-

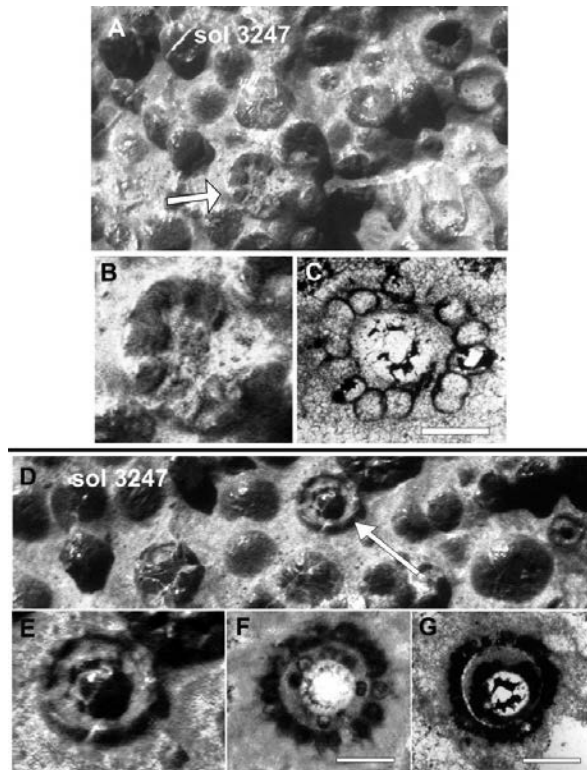


**Fig. 3.** Ancient (Noachian) Martian biomorph-like object compared with Terrestrial fossil analogs. (A) MER *Opportunity* Microscopic Imager photograph 1M416713255EFFBX SIP2955M2M1 taken on sol 3250 (Big Nickel locality, Kirkwood outcrop, Cape York) from rock surface showing an acanthomorph object (arrow) which is characterized by a spherical central body with radially extending short spiny processes. (B) Magnification of the same object to show the thick mineral coating enveloping the spiny biomorph. (C, D) Optical micrographs (transmitted light, petrographic thin-sections) of morphologically similar Earthly acanthomorph microfossils known as *Baltisphaeridium*, typical representatives of acritarchs interpreted usually as remains of enigmatic unicellular algae (Late Devonian limestone, Upper Silesia, Poland). Well-visible is the thick calcium carbonate coating precipitated post mortem in the mucus enveloping during life time these unicells. The diameter of the Martian acanthomorph appr. 2 mm; scale bars for C and D – 100  $\mu$ m. [Credit for (A) and (B): NASA/JPL-Caltech/Univ. of Arizona].

ing a central cavity (Fig. 6B). Spectral analysis of this rock target (named Espérance) with RAT integrated Alpha Particle X-ray Spectrometer (APXS) showed a clay that had been intensely altered by relatively neutral pH water, what in experts' opinion may indicate an ancient environment favorable for life (Milliken, 2011; Story et al., 2012). It should be noted that during the examination of the 'newberries' from Matije vic formation the two mineral detectors - the Miniature Thermal Emission Spectrometer (Mini-TES) and the iron-detecting Mössbauer spectrometer - were no longer functioning and a direct identification of the smectite clays in this outcrop (named Whitewater Lake) or directly of the spherules, was not possible.

#### COMPARISON

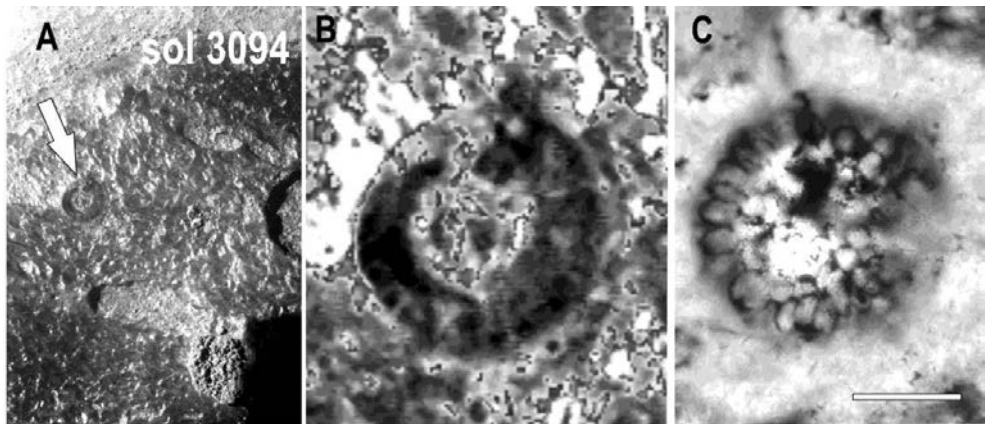
Although the spiny Martian objects described above measured c. 1-2 millimeters, they show striking resemblance to the smaller, attaining typically only hundreds of micrometers, common Terrestrial Paleozoic spiny (acanthomorph) micro-



**Fig. 4.** Ancient (Noachian) Martian biomorphs compared with Terrestrial fossil analogs. (A) MER *Opportunity* Microscopic Imager photograph 1M416437725EFFBXSIP2956M2M4-BR taken on sol 3247 (Big Nickel locality, Kirkwood outcrop, Cape York) from rock surface showing a spherical structure with well-delineated, ring-like external wall composed of tightly adhering subglobular bodies surrounding a hollow central chamber. (B) Magnification of the same structure to show details of the peripheral bodies. (C) For comparison, optical micrograph (transmitted light) of a subequatorial thin section of large spherical colony of Late Devonian volvoclean alga *Eovolvox* showing similar arrangement of peripherally distributed cells. The diameter of the Martian biomorph is approximately 3 mm; scale bar for (C) – 100  $\mu\text{m}$ . (D, E), A strongly abraded spherical structure built of discontinuous peripheral wall enveloping a cavity in which another walled spherical structure occur surrounding a central nodule. (F, G) Examples of Late Devonian volvoclean algae with variously degraded large singular daughter-colonies interpreted as analogs of the Martian biomorph shown in (D). The diameter of the Martian biomorphs appr. 2 mm; scale bars for C – 200  $\mu\text{m}$ , for F and G – 100  $\mu\text{m}$ . [Credit for (A), (B), (D), (E): NASA/JPL-Caltech/Univ. of Arizona].

fossils described as *Veryhachium* and *Baltisphaeridium* (Wicander, 1974; Tappan, 1980; Sarjeant, Stanlife, 1994). For a long time they had been considered to be enigmatic microfossils named acritarchs (meaning “of uncertain origin”) and interpreted usually as cysts of dinoflagellate algae (Tappan, 1980). Recently, some *Veryhachium* and *Baltisphaeridium* acritarchs have been unveiled as vegetative stages of unicellular green algae (Kaźmierczak, Kremer, 2009; Kremer et al., 2010).

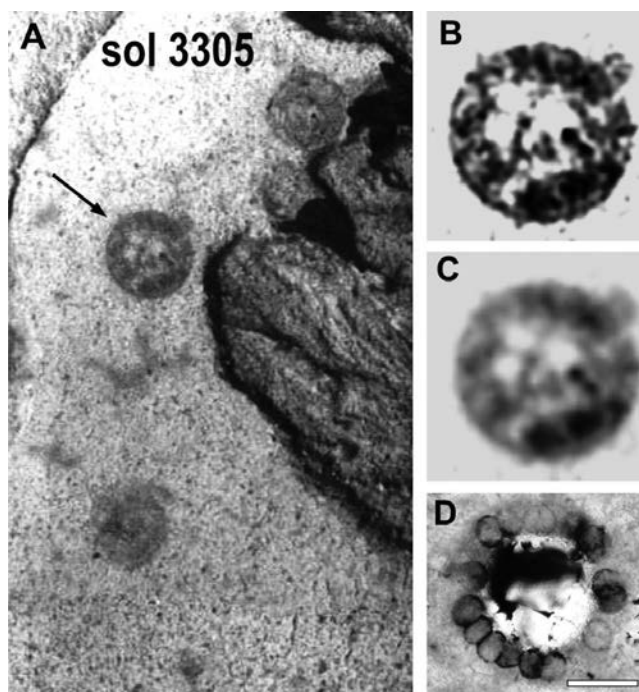
Acritarchs, which at certain periods of their very long history have reached giant sizes measured in millimeters (e.g., Ford and Breed, 1973; Tappan, 1980; Hofmann, 1985; Zhou et al., 2001), are sometimes found preserved in calcium carbonate (Kaźmierczak and Kremer 2005) (Fig. 1), calcium phosphate (Kremer, 2005;



**Fig. 5.** Ancient (Noachian) Martian biomorph-like object compared with Terrestrial fossil analogs. (A) MER *Opportunity* Microscopic Imager photograph 1M402858604EFFBW29P2956M2M1-BR taken on sol 3094 (Whitewater Lake rock outcrop, Cape York), showing sub-equatorially sectioned spherical object exposed from the rock by the Rock Abrasion Tool (RAT). (B) Magnification of the object to show its well-delineated spherical shape comprised of a peripheral layer of tightly adhering subglobular units enveloping a central chamber. (C) For comparison, micrograph of petrographic thin-section (transmitted light,) of Late Devonian (Upper Silesia, southern Poland) limestone with post mortem calcified colonial volvocalean algae *Eovolvox* composed of a similar peripheral layer of cells surrounding a central chamber. Note that the cell-like units comprising the colonial structures, both in the Martian biomorph and in the Terrestrial volvocalean, are partially degraded. The diameter of the Martian object is approximately 1.5 mm; scale bar for (C) – 100  $\mu$ m. [Credit for (A), (B): NASA/JPL-Caltech/Univ. of Arizona].

Zhou et al., 2001), and, rarely, even in iron- or manganese-oxide envelopes (Morad and Vidal, 1989) The envelopes precipitated mostly in early post mortem stages in the mucilage excreted by these organisms during life time. Such mineralized spiny acritarchs were in older micropaleontological literature described as “calcispheres” (Kaźmierczak, Kremer, 2005) or “mazuelloids” (Kremer, 2005).

A particularly fascinating comparison can also be made between the compound globular ‘newberries’ from sols 3094, 3247 and 3305 (Figs. 4, 5) and Terrestrial Late Devonian microfossils described as *Eovolvox silesiensis*, which may attain up to 200  $\mu$ m in diameter, and were identified as remnants of microalgae affined with extant colonial volvocalean algae (Volvocales, Chlorophyta) (Kaźmierczak, 1975, 1979, 1981). *Eovolvox* display traits typical for some common modern representatives of the modern family Volvocaceae, particularly those classified to genera *Pandorina* Bory and *Eudorina* Ehrenberg (Kirk, 1998). Cells in *Eovolvox* colonies are globoid and isomorphic and in that regard *Eovolvox* and the Martian biomorphs appear to be quite similar. Interestingly, the Devonian volvocaleans produce daughter colonies inside the parental colonies as a result of asexual reproduction (Kaźmierczak, 1975, 1981). The number of the daughter colonies varies from one to five, but a single large daughter colony is the most common (Figs. 4F, G; 7G, H). Both the parent and daughter colonies display various degrees of early diagenetic degradation; even in one rock sample, the volvocalean specimens can range from those with almost all cells preserved, through a spectrum of colonies with partly degraded cells, to specimens

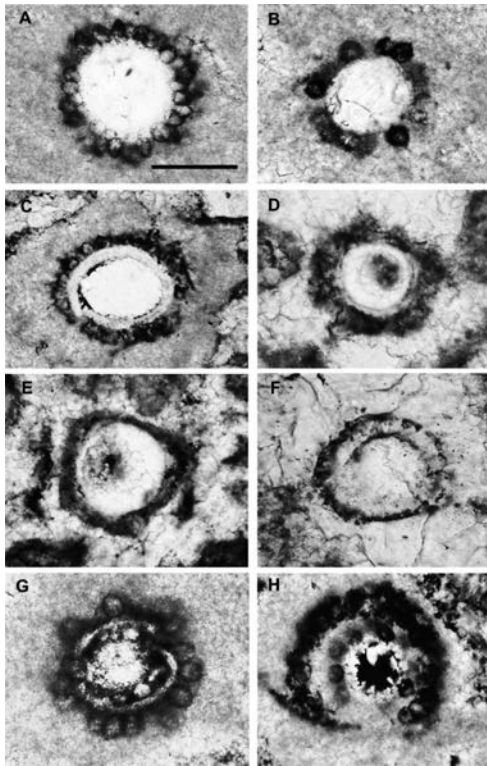


**Fig. 6.** Ancient (Noachian) Martian biomorphlike object compared with Terrestrial fossil analogs. (A) MER *Opportunity* Microscopic Imager photograph 1M421595695EFFBY08P2955M2M3 taken on sol 3305 (Espérance rock outcrop, Cape York), showing three spherical objects exposed from the rock by the Rock Abrasion Tool (RAT); two of these objects have indistinct structures whereas the sub-equatorially sectioned third object (arrow) shows biomorphic features. (B, C) Magnification of the black arrowed object in “sharpen” (B) and “blurred” (C) CorelDRAW Graphics Suite 13 mode unveils this object as well-delineated spherical body comprised of a peripheral layer of adhering and regularly distributed almost equidimensional globular units enveloping a central chamber. (D) For comparison, a micrograph of petrographic thin section (transmitted light,) of Late Devonian (Upper Silesia, southern Poland) limestone with post mortem calcified colonial volvoclean alga *Eovolvox* composed of a similar peripheral layer of cells surrounding a central chamber. Note that the cell-like units comprising the colonial structures, both in the Martian biomorph and in the Terrestrial volvoclean, are partially degraded. The diameter of the Martian object is approximately 2 mm; scale bars for (D) to (F) – 100  $\mu\text{m}$ . [Credit for (A), (B), (C): NASA/JPL-Caltech/Univ. of Arizona]

with cells almost totally decomposed (Fig. 7A-F). Comparing the Martian spherical objects to the Devonian volvoclean, it is possible that many of the ‘newberries’ may represent similarly degraded colonies, some containing remains that strongly resemble the degraded daughter colonies from Terrestrial fossils (Fig. 4D, E).

#### INTERPRETATION

The occurrence of Martian biomorphic objects with quite specific morphologies, which are comparable with living and fossil representatives of Terrestrial planktonic life, presents grounds to claim their possible biogenicity. An unambiguous identification of the considered Martian objects as fossils would, however, be difficult had they not displayed a considerable variety of morphologies comparable with living and fossil representatives of Terrestrial planktonic life and preservation mode almost



**Fig. 7.** Examples of variously degraded colonies of Late Devonian early post mortem calcified volvoclean algae. (A) and (B) Colonies with well-preserved cells. (C) Colony with part of cells preserved. (D) and (E) colonies with only few cells preserved. (F) A colony with totally degraded cells but with preserved colony outline. (G) and (H) Examples of variously degraded colonies enclosing well-preserved large singular daughter colonies. All petrographic thin-section imaged in plain transmitted light; Sosnowiec IG-1 borehole, core depth 2389-2395 m, Upper Silesia, Poland. Scale bar for all – 100  $\mu\text{m}$ .

identical with those known from well-documented terrestrial sedimentary record. The above mentioned well-preserved chlorococcalean- and volvoclean-like algae, which occur massively in Late Devonian limestones of southern Poland (Fig. 1B), may thus be used as reliable comparative material. Colonial volvoclean algae are here of particular interest since in almost all hypotheses concerned with the origin and evolution of multicellular life they are accepted as model organisms (Desnitsky, 1995; Kirk, 1998; Kaiser, 2001; Sachs, 2008; Nishii, Miller, 2010). Taphonomical studies revealed that often post-mortem biologically mediated mineralization (calcification) was involved in the fossilization process of these microbiota (Kaźmierczak, Kremer, 2005, 2009, 2011; Kremer, 2005). The mineralization occurred presumably during decomposition of the microalgae under aerobic or dysaerobic shallow burial conditions where pore water was oversaturated with calcium carbonate. The oversaturation was most probably caused by high alkalinity, which had been presumably evoked by the activity of sulfate-reducing bacteria on the decaying algal necromass. In that

way, calcareous coatings of various thickness were precipitated around remains of algal microbes forming a kind of micro-concretionary bodies. Similar processes in a mildly acidic, through circum-neutral, to weakly alkaline environment, as the Martian aqueous environment at the time of emergence of ‘newberries’ is thought to be (Squyres et al., 2012; Arvidson et al., 2014), could have also caused formation of mineral, but in this case non-calcareous envelopes, around the hypothesized algal remains enhancing their preservation potential. The Martian ‘newberries’ discovered by Opportunity at the rim of Endeavour Crater can therefore be seen, by comparison with the Terrestrial analogs (Kaźmierczak, Kremer, 2005, 2011; Kremer, 2005), as early diagenetically mineralized microbial structures (micro concretions).

To explain the genesis of at least some of the “newberries” from the Matije vic formation as permineralized microbial structures, it is noteworthy to mention that many metabolizing Terrestrial microbial unicells and colonies of cells are typically enveloped by sheaths of extracellular polymers (EPS). These are composed predominantly of acidic polysaccharides and glycoproteins, which during the organism’s lifetime have the ability to uptake, bind and concentrate (complex, chelate) large amount of environmental metals (Kaplan et al., 1987; Mann et al., 1987; Geesey, Jang, 1989; Schultze-Lam et al., 1995; Stone, 1997; Gadd, 2010). Autolytic processes or heterotrophic bacteria degrading post mortem such metal-enriched EPS layers and liberating the metals as active cations may enhance precipitation of a variety of metal enclosing minerals or serve as minerals nucleation centers (Ferris et al., 1987; Köhler et al., 1994; Urrutia, Beveridge, 1994; de Vrind-de Jong, de Vrind, 1997; Tazaki, 1997, 2006; Douglas, Beveridge, 1998; Konhauser, Urrutia, 1999; Ueshima, Tazaki, 2001; Chan et al., 2009). It was demonstrated that an array of authigenic minerals, including carbonates, phosphates, clay minerals, oxides and hydroxides, can nucleate and grow on or within such extracellular matrices, often leading to exquisite preservation of microbial remains (Kaźmierczak, Altermann, 2002; Souza-Egipsy et al., 2005; Zhu et al., 2005; Cai et al., 2012; Wacey et al., 2014).

#### PROSPECTS

The occurrence on Noachian Mars of possible biomorph objects resembling Terrestrial acanthomorph acritarchs and colonial volvocaleans (both eukaryotic organisms), which remarkably predated the appearance of such fossils on Earth (Kaźmierczak, 1979; Knoll, 2014), would imply a very early evolution of advanced forms of life on our neighbor planet. In a common opinion of experts, if life ever existed on Mars, it had most probably achieved only microbial level of development (Grotzinger et al., 2011; Westall et al., 2015), which seems to be supported by the images provided by the Opportunity Microscopic Imager from the rocks of the Matije vic formation. The examples presented in this report support also the opinions that life on Mars, if substantiated by the here suggested forms, must have been present there billions of years ago. This timeframe could have coincided with the period of early bombardment of Earth by large chunks of rocks knocked out, in part, from Mars surface. Therefore, in the light of the findings presented here, we could consider a transfer of resting or dormant forms of early Martian life to Earth, postulated by some researchers (e.g., Horneck et al., 2002; Valtonen et al., 2009; Gordon, McNichol, 2012), a possibility. This in turn may open a fascinating new chapter in the research on the origins of life on Earth.

#### DEDICATION AND ACKNOWLEDGMENTS

I dedicate this report to my friend, Professor Aleksei Yurievich Rozanov (Borissiak Paleontology Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow), along with my greetings on the occasion of his 80th birth anniversary and wishes of further passionate geobiological astrobiological research activities. I congratulate the constructors and operators of the unbelievably long and successful *Opportunity* mis-

sion. The results of this mission offered me the chance to write this contribution. The Martian images used were obtained due to courtesy of NASA Administration and NASA/JPL-Caltech/University of Arizona. The MER Rover mission is sponsored by NASA and its Mars Program at JPL. Financial support from National Science Center, Poland (NCN, Cracow) (grant 2011/01/B/ST10/06479) is gratefully acknowledged.

## REFERENCES

- Arvidson R.E.* et al. Ancient aqueous environments at Endeavour crater, Mars // *Science*. 2014. V. 343. P. 1248097-1-8097124-7.
- Bristow T.F., Milliken R.E.* Terrestrial perspective on authigenic clay mineral production in ancient Martian lakes // *Clays clay miner.* 2011. V. 59. P. 339–358.
- Brown R.J., Bonadonna C., Durant A.J.* A review of volcanic ash aggregation // *Phys. chem. earth.* 2012. V. 45–46. P. 65–78.
- Cady S.L., Farmer J.D., Grotzinger J.P.* et al. Morphological biosignatures and the search for life on Mars // *Astrobiology*. 2003. V. 3. P. 31–368.
- Chan M.A., Bowen B.B., Parry W.T.* et al. Characteristics of terrestrial ferric oxide concretions and implications for Mars, in *Sedimentary Geology of Mars, SEPM Spec. publ.* 2012. V. 102. P. 253–270.
- Cai Y., Schiffbauer J.D., Hua H., Xiao S.* Preservational modes in the Ediacaran Gaojiashan Lagerstätte: Pyritization, aluminosilicification, and carbonaceous compression // *Palaeogeogr., palaeoclim., palaeoecol.* 2012. V. 326–328. P. 109–117.
- Chatzitheodoridis E., Haigh S., Lyon I.* A conspicuous clay ovoid in Nakhla: Evidence for subsurface hydrothermal alteration on Mars with implications for astrobiology // *Astrobiology*. 2014. V. 14. P. 651–693.
- Chan S., Fakra S.C., Edwards D.C.* et al. Iron oxyhydroxide mineralization on microbial extracellular polysaccharide // *Geochim., cosmochim. acta.* 2009. V. 73. P. 3807–3818.
- Desnitski A.G.* A review on the evolution of development in Volvox – morphological and physiological aspects // *Eur. j. protist.* 1995. V. 31. P. 241–247.
- de Vrind-de Jong E.W., de Vrind J.P.M.* Algal deposition of carbonates and silicates // *Geomicrobiology: interactions between microbes and minerals / Eds J.F. Banfield, K.H. Nealson. Rev. mineral.* 1997. V. 35.P. 267–307.
- Douglas S., Beveridge T.J.* Mineral formation by bacteria in natural microbial Communities, *FEMS // Microbiol. ecol.* 1998. V. 26. P. 79–88.
- Fairén A.G., Squyres S.W., Grotzinger J.P.* et al. and the MER Athena Science Team, Hollowed spherules identified with the MER Opportunity near and at the Cape York, Western Rim of the Endeavour Crater, Mars, in *45th Lunar and Planetary sci. conf.* 2014, abstr. no. 1566.
- Ferris F.G., Fyfe W.S., Beveridge T.J.* Bacteria as nucleation sites for authigenic minerals in a metal contaminated lake sediment // *Chem. geol.* 1987. V. 63. P. 225–232.
- Ford T.D., Breed W.J.* The problematic fossil Chuaria // *Palaeontology*. 1973. V. 16. P. 535–550.
- Fralick P., Grotzinger J.* Potential recognition of accretionary lapilli in distant impact deposits on Mars: A facies analog provided by the 1.85 Ga Sudbury impact deposit in *Sedimentary Geology of Mars. SEPM Spec. publ.* 2012. V. 12. P. 211–227.
- Gadd G.M.* Metals, minerals and microbes: geomicrobiology and bioremediation // *Microbiology.* 2010. V. 156. P. 609–643.
- Geesey G.G., Jang L.* Interactions between metal ions and capsular polymers, in *Metal Ions and Bacteria / Eds T.J. Beveridge, R.J. Doyle. J. Wiley and Sons, N-Y.* 1989. P. 325–358.
- Glas B.P.* Tektites and mikrotektites: key facts and inferences // *Tectonophysics.* 1990. V. 171. P. 393–404.
- Gordon R., McNichol J.* Recurrent dreams of life in meteorites, in *Genesis – In the Beginning: Precursors of Life, Chemical Models and Early Biological Evolution / Ed. J. Seckbach. Springer, Dordrecht.* 2012. P. 549–590.
- Grotzinger J.* et al. Mars sedimentary geology: key concepts and outstanding questions // *Astrobiology.* 2011. V. 11. P. 77–87.
- Hofmann H.J.* Precambrian carbonaceous megafossils // *Paleoalgology: contemp. res. applic / Eds D.F. Toomey, M.H. Nitecki. Springer, Berlin.* 1985. P. 20–33.
- Holser W.T.* The Permian-Triassic of the Gartnerkofel-1 core (Carnic Alps, Austria): Sulfur, organic carbon and microspherules, in *The Permian-Triassic boundary in the Carnic Alps of Austria (Gartnerkofel Region) / Eds W.T. Holser, H.P. Schönlaub. Abh. Geol. B.-A.* 1991. V. 45. P. 139–148.



- Horneck G., Mileikowsky C., Melosh H.J. et al. Viable transfer of micro-organisms in the solar system and beyond, in *Astrobiology // The quest for the conditions of life / Eds G. Horneck, C. Baumstark-Khan*. Springer, Berlin. 2002. P. 57–76.
- Huber M.S., Črne A.E., McDonald I. et al. Impact spherules from Karelia, Russia: Possible ejecta from the 2.02 Ga Vredefort impact event, *Geology*, 2014, vol. 42, pp. 375–378.
- James M.R., Gilbert J.S., Lane S.J. Experimental investigation of volcanic particle aggregation in the absence of a liquid phase // *J. geophys. res.* 2002. V. 107 (B9). P. 2191.
- Jones D., Calvin W.M., DeSouza P., Joliff B.L. Martian spherule size distribution between Eagle and Endurance craters from Opportunity rover MI images, in 45th Lunar and planetary sci. conf. 2014. Abstr. no. 2026.
- Kaiser D. Building a multicellular organism // *Ann. rev. genet.* 2001. V. 35. P.103–123.
- Kaplan D., Christiaen D., Arad S. Chelating properties of extracellular polysaccharides from *Chlorella* spp. // *Appl. environ. microbiol.* 1987. V. 53. P. 2953–2956.
- Kato Y. Accretionary lapilli originated from hailstone // *J. geol. soc. Japan*. 1986. V. 92. P. 429–437.
- Kaźmierczak J. Devonian and modern relatives of the Precambrian Eosphaera: possible significance for the early eukaryotes // *Lethaia*. 1975. V. 9. P. 39–50.
- Kaźmierczak J. The eukaryotic nature of Eosphaera-like ferriferous structures from the Precambrian Gunflint Iron Formation, Canada // *Comparative study. Precam. res.* 1979. V. 9. P. 1–22.
- Kaźmierczak J. The biology and evolutionary significance of Devonian volvocaceans and their Precambrian relatives // *Acta palaeont. Pol.* 1981. V. 26. P. 299–327.
- Kaźmierczak J., Altermann W. Neoproterozoic biomineralization by benthic cyanobacteria // *Science*. 2002. V. 298. P. 2351.
- Kaźmierczak J., Kremer B. Early post-mortem calcified Devonian acritarchs as a source of calcispheric structures // *Facies*. 2005. V. 51. P. 554–565.
- Kaźmierczak J., Kremer B. Spore-like bodies in some early Paleozoic acritarchs: Clues to chlorococcalean affinities // *Acta palaeontol. Pol.* 2009. V. 54. P. 541–551.
- Kaźmierczak J., Kremer B. Micro-concretionary structures with microbial nuclei as planetary biosignatures. Workshop on Geobiology in Space Exploration, Marrakech, Morocco, February 7–9, 2011. Program and Abstracts.
- Kirk D.L., Volvox. *Molecular-Genetic Origins of Multicellularity and Cellular Differentiation*. Cambridge univ. press. Cambridge. 1998. P. 1–381.
- Knoll A.H. Paleobiological perspectives on early eukaryotic evolution, *Cold Spring // Harb. perspect. biol.* 2014. V. 6:a016121.
- Koerberl C., Reimold W.U. Early Archaean spherule beds in the Barberton Mountain Land, South Africa: no evidence for impact origin // *Precam. res.* 1995. V. 74. P. 1–33.
- Konhauser K.O., Urrutia M.M. Bacterial clay authigenesis: a common biogeochemical process // *Chem. geol.* 1999. V. 161. P. 399–413.
- Köhler B., Singer A., Stoffers P. Biogenic nontronite from marine white smoker chimney // *Clays clay miner.* 1994. V. 42. P. 689–701.
- Kremer B. Mazuellioids: Product of post-mortem phosphatization of acanthomorphic acritarchs, *Palaios*, 2005, vol. 20, pp. 27–36.
- Kremer B., Bauer M., Stark R.W. et al. Laser-Raman and atomic force microscopy assessment of the chlorococcalean affinity of problematic microfossils // *J. raman spectr.* 2010. V. 43. P. 32–39.
- Lowe D.L., Byerly G.R. Early Archaean silicate spherules of probable impact origin, South Africa and Western Australia // *Geology*. 1986. V. 14. P. 599–602.
- Mann H., Tazaki K., Fyfe W.S. et al. Cellular lepidocrocite precipitation and heavy-metal sorption in *Euglena* sp. (unicellular alga): implications for biomineralization // *Chem. geol.* 1987. V. 63. P. 39–43.
- Martel J., Young D., Peng H.-H. et al. Biomimetic properties of minerals and the search for life in the Martian meteorite ALH84001 // *Ann. rev. Earth planet. sci.* 2012. V. 40. P. 167–193.
- McKay D.S., Gibson E.K., Thomas-Keprta K.L. et al. Search for past life on Mars: possible relic biogenic activity in martian meteorite ALH8401 // *Science*. 1996. V. 273. P. 924–930.
- Montanari A. Authigenesis of impact spheroids in the K/T boundary clay from Italy: new constraints for high-resolution stratigraphy of terminal Cretaceous events // *J. sedim. petrol.* 1990. V. 61. P. 15–339.
- Morad S., Vidal G. Proterozoic Mn-oxide precipitation by planktonic plant protists (acritarcha) // *Geol. mag.* 1989. V. 126. P. 301–305.
- Nishii I., Miller S.M. Volvox: simple steps to developmental complexity // *Curr. opin. plant biol.* 2010. V. 13. P. 646–653.
- Noffke N. Ancient sedimentary structures in the <3.7 Ga Gillespie Lake Member, Mars, that resemble macroscopic morphology, spatial associations, and temporal succession in terrestrial microbialites // *Astrobiology*. 2015. V. 15. P.169–192.

- Rose W.I., Durant A.J. Fate of volcanic ash: aggregation and fallout // *Geology*. 2011. V. 39. P.895–896.
- Sachs J.L. Resolving the first steps to multicellularity // *Trends ecol. evol.* 2008. V. 23. P. 245–248.
- Sarjeant W.A.S., Stancliffe R.P.W. The Micrhystridium and Veryhachium complexes (Acritarcha: Acanthomorphytae and Polygonomorphytae): a taxonomic reconsideration // *Micropaleontology*. 1994. V. 40. P. 1–77.
- Schultze-Lam S., Urrutia M.M., Beveridge T.J. Metal and silicate sorption and subsequent mineral formation on bacterial surfaces: subsurface implications // *Metal contaminated aquatic sediments* / Ed. H.E. Allen. Ann Arbor press. Chelsea, Michigan. 1995. P. 111–147.
- Schumacher R., Schmincke H.U. Internal structure and occurrence of accretionary lapilli – a case study at Laacher See volcano // *Bull. volcanol.* 1991. V. 53. P. 612–634.
- Scolamacchia T., Macías J.L., Sheridan M.F., Hughes S.R. Morphology of ash aggregates from wet pyroclastic surges of the 1982 eruption of El Chichón Volcano, Mexico, *Bull. Volcanol.*, 2005, vol. 68, pp.171–200.
- Simonson B.M., Davies D., Hassler S.W. Discovery of a layer of probable impact melt spherules in the Late Archaean Jeerinah Formation, Fortescue Group, Western Australia // *Austr. j. Earth sci.* 2000. V. 47. P. 315–325.
- Smith G.A., Lotosky J.E. What factors control the composition of andesitic sand? // *J. sedim. res.* 1995. V. A65. P. 91–98.
- Souza-Egipsy V., Wierzechos J., Ascaso C., Neelson K.H. Mg-silica precipitation in fossilization mechanisms of sand tufa endolithic microbial community, Mono Lake (California) // *Chem. geol.* 2005. V. 217. P. 77–87.
- Squyres S.W., Knoll A.H. Sedimentary rocks at Meridiani Planum: Origin, diagenesis, and implications for life on Mars, Earth Planet // *Sci. lett.* 2005. V. 240. P. 1–10.
- Squyres S.W. et al. The Opportunity Rover's Athena science investigation at Meridiani Planum, Mars // *Science*. 2004. V. 306. P. 1698–1703.
- Squyres S.W. et al. Ancient impact and aqueous processes at Endeavour Crater, Mars // *Science*. 2012. V. 336. P. 570–576.
- Stone A.T. Reactions of extracellular organic ligands with dissolved metal ions and mineral surfaces // *Geomicrobiology: interactions between microbes and minerals* / Eds J.F. Banfield, K.H. Neelson. *Rev. mineral.* 1997. V. 35. P. 309–344.
- Story S., Bowen B.B., Benison K.C., Schulze D.G. Authigenic phyllosilicates in modern saline lake sediments and implications for Mars // *J. geophys. res.* 2010. V. 115. E12012.
- Tappan H. *Paleobiology of plant protists*. W.H. Freeman, San Francisco, California. 1980.
- Tazaki K. Biomineralization of layer silicates and hydrated Fe/Mn oxides in microbial mats: an electron microscopical study // *Clays clay miner.* 1997. V. 45. P. 203–212.
- Tazaki K. Clays, microorganisms and biomineralization // *Handbook of clay sci.* V. 1 / Eds F. Bergaya, B.K.G. Theng, G. Lagaly. Elsevier, Amsterdam. 2006. P. 477–497.
- Ueshima M., Tazaki K. Possible role of microbial polysaccharides in nontronite formation // *Clays clay miner.* 2001. V. 49. P. 292–299.
- Urrutia M.M., Beveridge T.J. Formation of fine-grained metal and silicate precipitates on a bacterial surface (*Bacillus subtilis*) // *Chem. geol.* 1994. V. 116. P. 261–280.
- Valtonen M., Nurmi P., Zheng J-Q. et al. Natural transfer of viable microbes in space from planets in extra-solar systems to a planet on our solar system and vice versa // *Astrophys. j.* 2009. V. 690. P. 210–215.
- Van Eaton A.R., Muirhead J.D., Wilson C.J.N., Cimorelli C. Growth of volcanic ash aggregates in the presence of liquid water and ice: an experimental approach // *Bull. volcanol.* 2012. V. 74. P. 1963–1984.
- Wacey D., Saunders M.J., Roberts M. et al. Enhanced cellular preservation by clay minerals in billion-year-old lakes // *Sci. rep.* 2014. V. 4. Art. no. 5841.
- Westall F. et al. Biosignatures on Mars: What, where, and how? Implications for the search for Martian life // *Astrobiology*. 2015. V. 15. P. 998–1029.
- Wicander E.R. Upper Devonian-Lower Mississippian acritarchs and prasinophycean algae from Ohio, USA // *Palaeontographica*. 1974. V. 148(B). P. 1–43.
- Zhou C.M., Brasier M.D., Xue Y.S. Three-dimensional phosphatic preservation of giant acritarchs from the Terminal Proterozoic Doushantuo Formation in Guizhou and Hubei provinces, south China // *Palaeontology*. 2001. V. 44. P. 1157–1178.
- Zhu M., Babcock L.E., Steiner M. Fossilization modes in the Chengjiang Lagerstätte (Cambrian of China): testing the roles of organic preservation and diagenetic alteration in exceptional preservation // *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 2005. V. 220. P. 31–46.

УДК 551.8:551.763.3(477.75+470.6)

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДНЫХ МАСС И ДИНАМИКА ПАЛЕОГЕОГРАФИИ КРЫМСКО-СЕВЕРОКАВКАЗСКОГО РЕГИОНА В ПОЗДНЕМ МЕЛУ

Л.Ф. Копаевич<sup>1</sup>, В.С. Вишневская<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, [lfkopaevich@mail.ru](mailto:lfkopaevich@mail.ru)

<sup>2</sup>Геологический институт РАН, [valentina@ilran.ru](mailto:valentina@ilran.ru)

Характерной особенностью палеогеографии Крымско-Кавказского региона и Русской платформы был контроль со стороны океана Тетис и Бореального океана. Это влияние осуществлялось благодаря проливам и колебаниям относительного уровня моря. Альб-Сеноманский рифтинг на территории Крымско-Кавказского региона привел к закрытию меридионального пролива на Русской платформе и к установлению широтных связей с Западно-Европейским бассейном и океаном Тетис (Nikishin et al., 2008). Это событие отразилось на составе фораминиферных и радиоляриевых комплексов, которые сходны с Западной и Центральной Европой. Поздний альб был также финалом бескислородного события ОАЕ 1d, а конец позднего сеномана совпал с ОАЕ-2. В связи с этим произошли изменения в океанической циркуляции, биопродуктивности и сохранности органического материала. Последнее выразилось в формировании осадков, обогащенных  $C_{org}$ , как в Крыму, так и на Кавказе. Эти абиотические события весьма существенно отразились на морской биоте, включая радиолярии и фораминиферы. Значительно повлияло на ход эволюции и состав комплексов этих двух групп микроорганизмов пограничное сантон-кампанское похолодание.

### ВВЕДЕНИЕ

Распределение водных масс определяют распределение микроорганизмов. Под водными массами понимаются большие объемы воды, соизмеримые с площадью и глубиной водоема и обладающие относительной однородностью физико-химических характеристик, формирующихся в конкретных физико-географических условиях. Свойства водных масс контролируют распределение организмов, локальный и региональный климат, тип осадконакопления. Основными факторами, которые их формируют, являются тепловая и водный

балансы данного района и, следовательно, основные показатели – температура и соленость. При анализе водных масс учитываются ее основные характеристики, которые дают возможность проследить ее перемещение из района формирования (Зубов, 1947; Муромцев, 1956). Границы между водными массами могут быть как постепенными, так и резкими. Большинство микроорганизмов предпочитают водные массы с определенными характеристиками и их распространение можно использовать для палеоокеанологических реконструкций. Одним из инструментов для подобного типа реконструкций может служить анализ фораминиферовых и радиоляриевых ассоциаций.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для палеореконовструкций послужили разрезы Горного Крыма (преимущественно его юго-западной его части, а также разрезы Северного склона Большого Кавказа, в которых были проанализированы состав комплексов фораминифер и радиолярий. При анализе ассоциаций фораминифер использовались следующие показатели:

1. Отношение планктон/бентос (П/Б), указывающее на изменение глубины бассейна. Известно, что распределение раковин фораминифер в современных океанических илах показало следующую закономерность. В местах, удаленных от береговой линии, раковины планктонных фораминифер составляют 99% и 1% БФ. По мере движения к берегу это отношение постепенно меняется на противоположное, уже в сублиторальной зоне. Эта закономерность в соотношении планктон/бентос (П/Б), позволяет судить о глубинах бассейна в прошлом (Grimsdale, Van Morkhoven, 1956; Phleger, 1960; Морозова и др., 1967; Кобаевич, 1989; Кобаевич, 1996; Алексеев и др., 2007; Hart, Bailey, 1979; Alekseev, Kobaevich, 1997; Walaszczyk et al., 2010; Dubicka, Peryt, 2011, 2012a, b) и многие другие.

2. Изучение современных фораминифер показало, что существует три ассоциации планктонных фораминифер в зависимости от глубины их обитания в процессе онтогенетического развития (Bé, 1977). На основании этого было выделено несколько групп среди поздне меловых таксонов: **мелководные формы**, осваивающие только эвфотическую зону, **переходные формы**, живущие на глубинах 50–100 м и глубоководные, для которых оптимальными являются глубины 150 м и более.

Основываясь на аналогии с современными фораминиферами предлагается следующее разделение меловых планктонных фораминифер (Lesckie, 1987, 1989).

1. Эпиконтинентальная морская фауна (EWF), представленная наиболее примитивными в морфологическом отношении таксонами – *r*-стратегисты

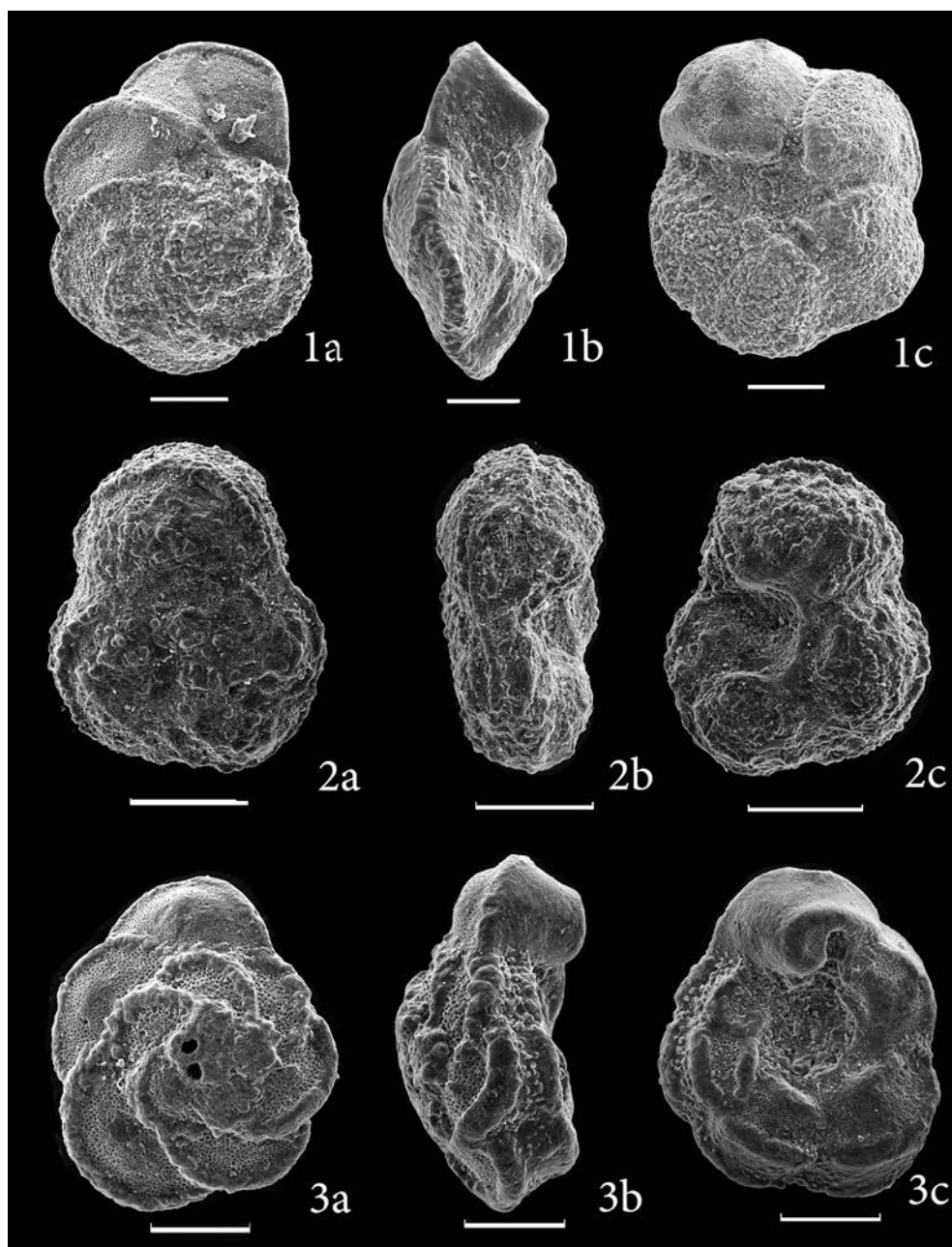
2. Фауна мелководного открытого моря (SWF), более таксономически разнообразная – *r/k* и *k/r* стратегисты.

3. Фауна глубоководного открытого моря (DWF) – морфологически сложно устроенные таксоны, с более длительным жизненным циклом, крупной морфологически сложно построенной раковиной – *k*– стратегисты (рис. 1, 2).

К «мелководным» морфотипам предложено относить роды *Heterohelix*, *Hedbergella*, *Globigerinelloides*, к «переходным» – мелкие *Praeglobotruncana*, *Whiteinella*, *Archaeoglobigeruna*, *Rugoglobigerina* к «глубоководным» – *Rotalipora*, *Marginotruncana*, *Dicarinella*. Если рассматривать более высокие горизонты мела, то к «глубоководным» морфотипам следует относить также *Concavatotruncana*, *Contusotruncana*, *Rugotruncana*, *Gansserina*, некоторые *Globotruncana* и *Globotruncanita* (Кобаевич, 1989). Соответствующие статические подсчеты позволяют наряду с изменением отношения П/Б фиксировать изменения по разрезу соотношения «мелководных», «переходных» и «глубоководных» форм внутри комплексов ПФ. Это в значительной мере детализирует представление о палеоглубинах. Действительно, два комплекса ПФ, где отношение П/Б составляет 60%, но в одном из них 40% составляют «глубоководные» морфотипы, а в другом – 60% «мелководные» явно были обитателями разных глубин.

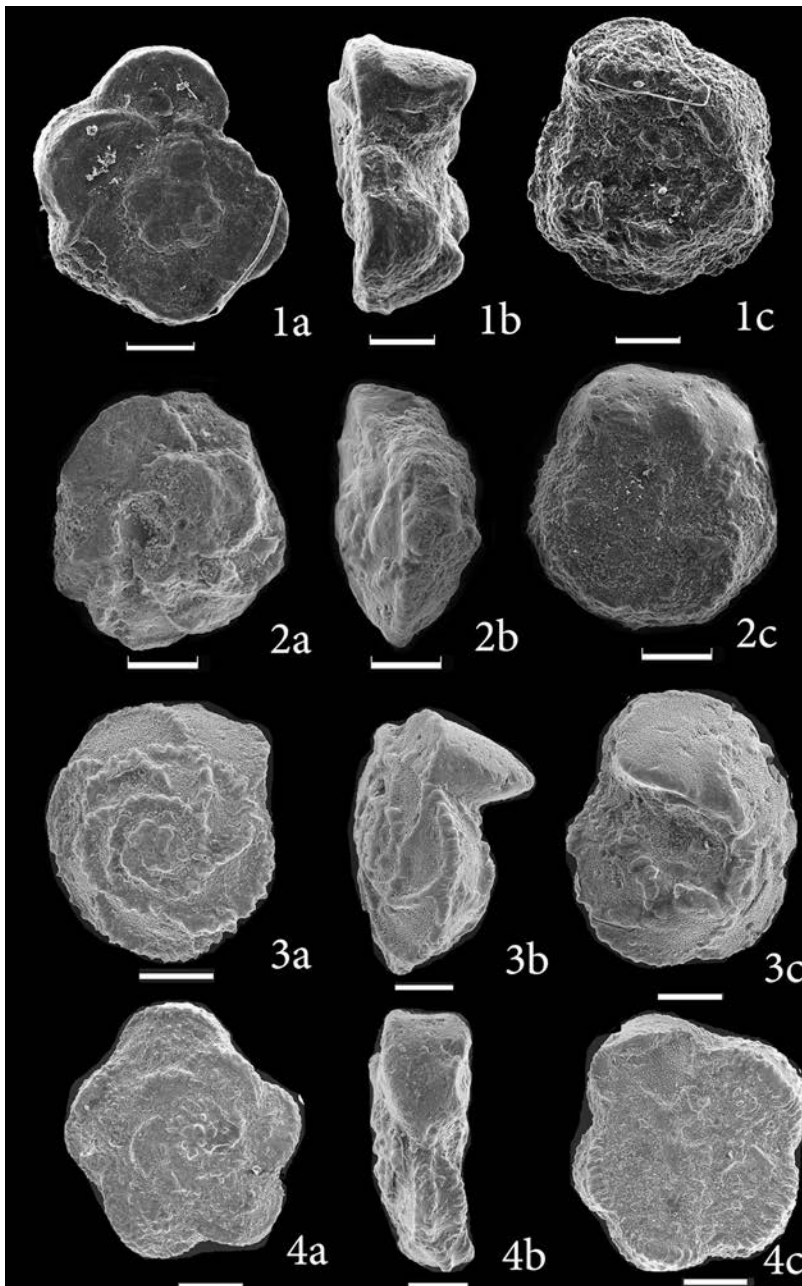
Эпиконтинентальные фации характеризуются отсутствием DWF и возрастанием отношения EWF/SWF. Фации открытого мелководного бассейна характеризуются преобладанием SWF во фракции 0.63 мм, в то время как EWF составляют около 5%, а стратиграфически важные DWF – около 2%. Зоны апвеллинга продуцируют возрастание количества видов зоны EWF, то есть быстрое изменение параметров среды должно способствовать преобладанию видов-оппортунистов. Отношение EWF/SWF может быть использовано также для определения близости береговой линии, определения направления палеотечений в эпиконтинентальных и окраинных бассейнах, а также для установления близости–удаления окраинного бассейна к открытому океану (в комплексе с отношением П/Б). Обитатели мелководных экологических ниш могут быть использованы как показатели биопродуктивности, насыщения кислородом, колебаний солености и температуры приповерхностных вод. Изменения этих параметров в свою очередь теснейшим образом связаны с океаническими флуктуациями.

3. Известно, что состав комплексов планктонных фораминифер в значительной степени зависит от климатической зональности. Таксономическое разнообразие растет с повышением температуры и возрастанием стабильности среды в направлении низких широт. Интересные исследования о температурном режиме поздне меловых бассейнов на основе анализа комплексов фораминифер опубликованы М. Хартом (Hart, 2000; Hart et al., 2005; Hart, 2007). В последней работе данные анализа комплексов планктонных и бентосных фораминифер сравнивались с изотопными характеристиками в разрезах Северной Атлантики, Англии, Североморского бассейна и Дании. Главными выводами, к которым пришел М. Харт являются:



**Рис. 1.** Сеноман-туронские фораминиферы из DWF группы Крымско-Кавказского региона (к-стратегисты): 1а-с – *Thalmanninella globotruncanoides* (Sigal); 2а-с – *Helvetoglobotruncana helvetica* (Bolli); 3а-с – *Marginotruncana pseudolinneian* Pessagno.

1. Распределение ПФ и БФ позволяет предположить существование теплого климата с незначительным температурным градиентом на протяжении позднего мела.



**Рис. 2.** Коньяк-кампан-маастрихтские фораминиферы из DWF группы Крымско-Кавказского региона (*k*-стратегисты): 1а–с – *Concavatotruncana concavata* (Brotzen); 2а–с – *Globotruncanita elevata* (Brotzen); 3а–с – *Globotruncanota stuarti* (Lapparent); 4а–с – *Abathomphalus mayaroensis* (Bolli).

2. Поздний сеноман и ранний турон идентифицируются с “hot greenhouse” климатом.

3. Затем следует постепенное похолодание к началу кампана – “cool greenhouse” климат.

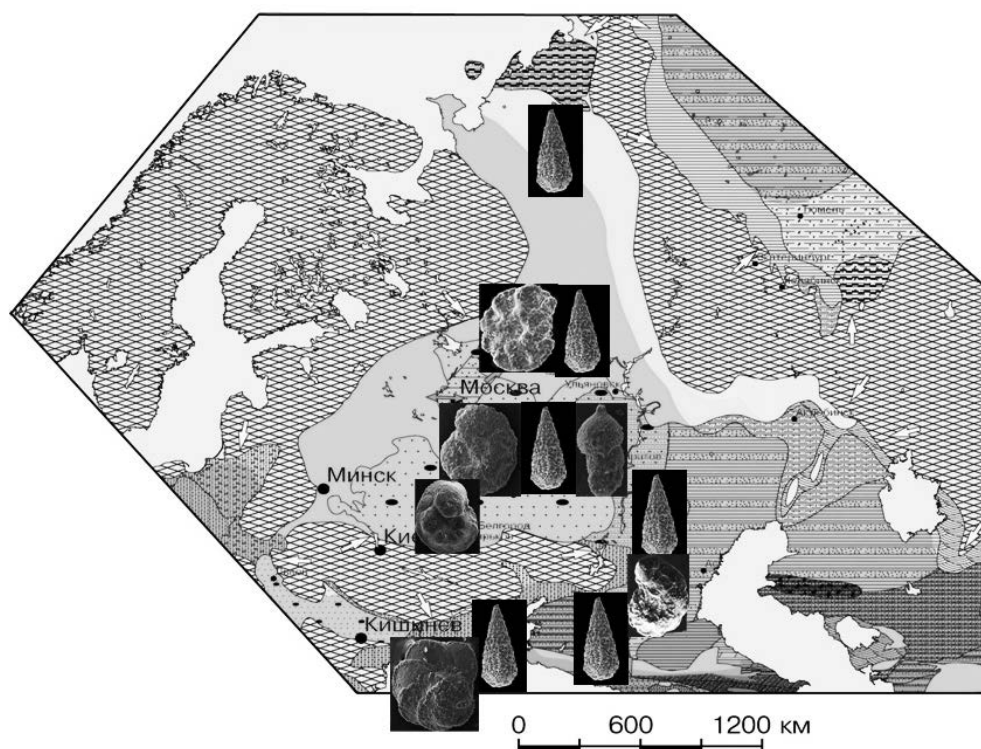
4. В маастрихте фиксируются климатические флуктуации, из которых максимальным был импульс потепления в позднем маастрихте. Он по времени совпал с проявлением так называемой *elegans*-трансгрессии (Wicher, 1953) и продолжался около 430 000 лет, закончившись за 22 000 лет до границы маастрихтского и датского ярусов. Этот импульс сменился пограничным маастрихт/датским похолоданием.

**Характеристика разрезов.** Формированию сеноманских отложений предшествовал активный позднеальбский вулканизм, который выразился в Крыму формированием вулканогенно-осадочных отложений, распространенных по всей территории юго-западного Крыма – разрезы Балаклавы, окрестностей г. Бахчисарая (Никишин и др., 2013; Кобаевич, Хотылев, 2014). На Северном Кавказе вулканизм проявился формированием многочисленных туфовых прослоев внутри пачки карбонатных глин – разрезы Баксан, Хеу, Подкумок (Горбачик и др., 2001; Кобаевич, Хотылев, 2014). Вулканизму предшествовало дизоксийное событие OAE 1d, завершение которого способствовало появлению и быстрой эволюции планктонных фораминифер группы “*rotaliporids*” (Vishnevskaya, Kobaevich, 2008; Kobaevich, Vishnevskaya, 2016).

Верхний альб в Крыму, на Кавказе и на Восточно-Европейской платформе (ВЕП) терригенно-карбонатный. Это обусловлено трансгрессией, которая соединила Бореальную область через ВЕП с Крымско-Кавказской провинцией Тетической области. Виды рода *Crolanium* (*C. cuneatum* (Smirnova et Aliev), *C. triangulare* (Aliev), *C. triquetrum* Pessagno), который вымер на рубеже раннего и позднего мела, являются свидетелями этого события. В то же время в Крымско-Кавказском регионе начинается расцвет DWF таксонов группы планктонных фораминифер *rotaliporids*. На эволюции этой группы основана вся стратиграфия терминального альба–сеномана. В это же время на ВЕП эти формы практически отсутствуют. Фораминиферы представлены бентосными таксонами с агглютинирующей и известково-секреторной раковиной (рис. 3).

Сеноман-нижнесантонская секвенция сложена карбонатными породами – мергелями и известняками, Толща часто носит характер циклического чередования пород и содержит в своем составе бентонитовые прослои разной толщины, имеющие смектит-монтмориллонитовый состав. Сеноманский бассейн, в отличие от верхнеальбского, имел широтную ориентацию (рис. 4) и обладал глубинами внешнего шельфа-верхней части склона, на что указывает состав комплексов фораминифер. Он состоит преимущественно из так называемых «глубоководных» таксонов (DWF) планктонных фораминифер и незначительного количества более примитивных таксонов (EWF/SWF). Отношение планктонных и бентосных форм (П/Б) достигает 70–90% в средней и верхней частях разреза. Глубины ниже уровня карбонатной компенсации могли су-



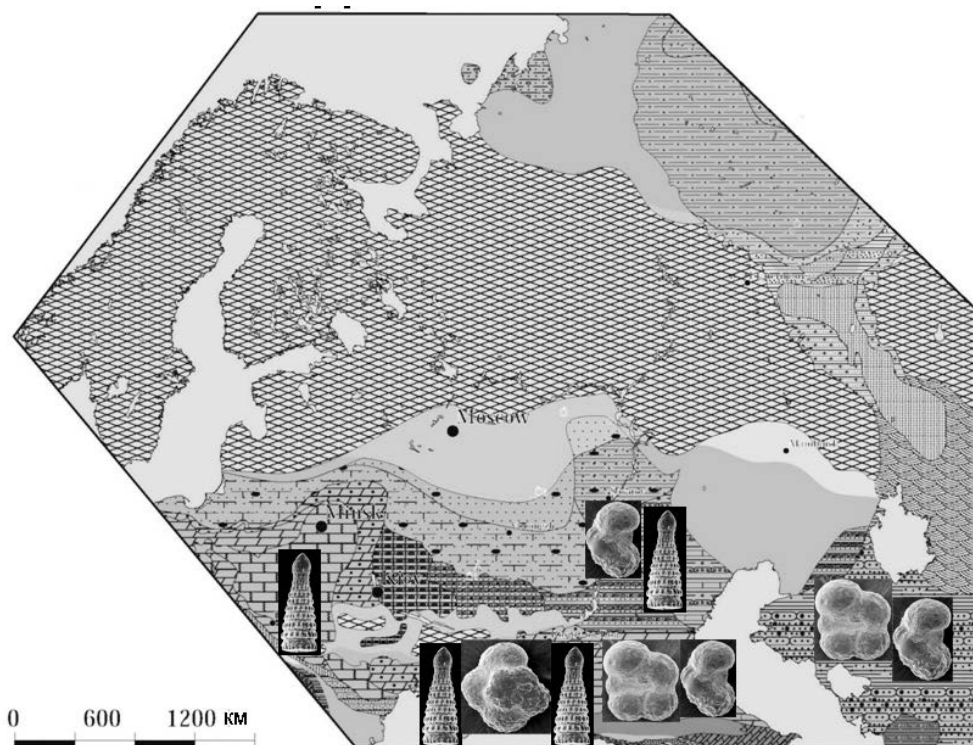


**Рис. 3.** Поздний альб. Распространение представителей рода *Crolanium* (радиолярии) в Крымско-Кавказском регионе и Восточно-Европейской области в среднем и позднем альбе. Фораминиферы представлены агглютинирующими и секреторными бентосными формами на ВЕП и килеватыми планктонными фораминиферами групп *rotaliporids-planomalinids* в Крымско-Кавказском регионе<sup>1</sup>.

уществовать на территории Западного Кавказа, в Новороссийско–Лазаревской зоне в области развития турбидитных отложений (Бадулина и др., 2009). В то же время на территории ВЕП сеноманские отложения представлены, главным образом, бентосными таксонами и указывают на мелководный характер осадконакопления.

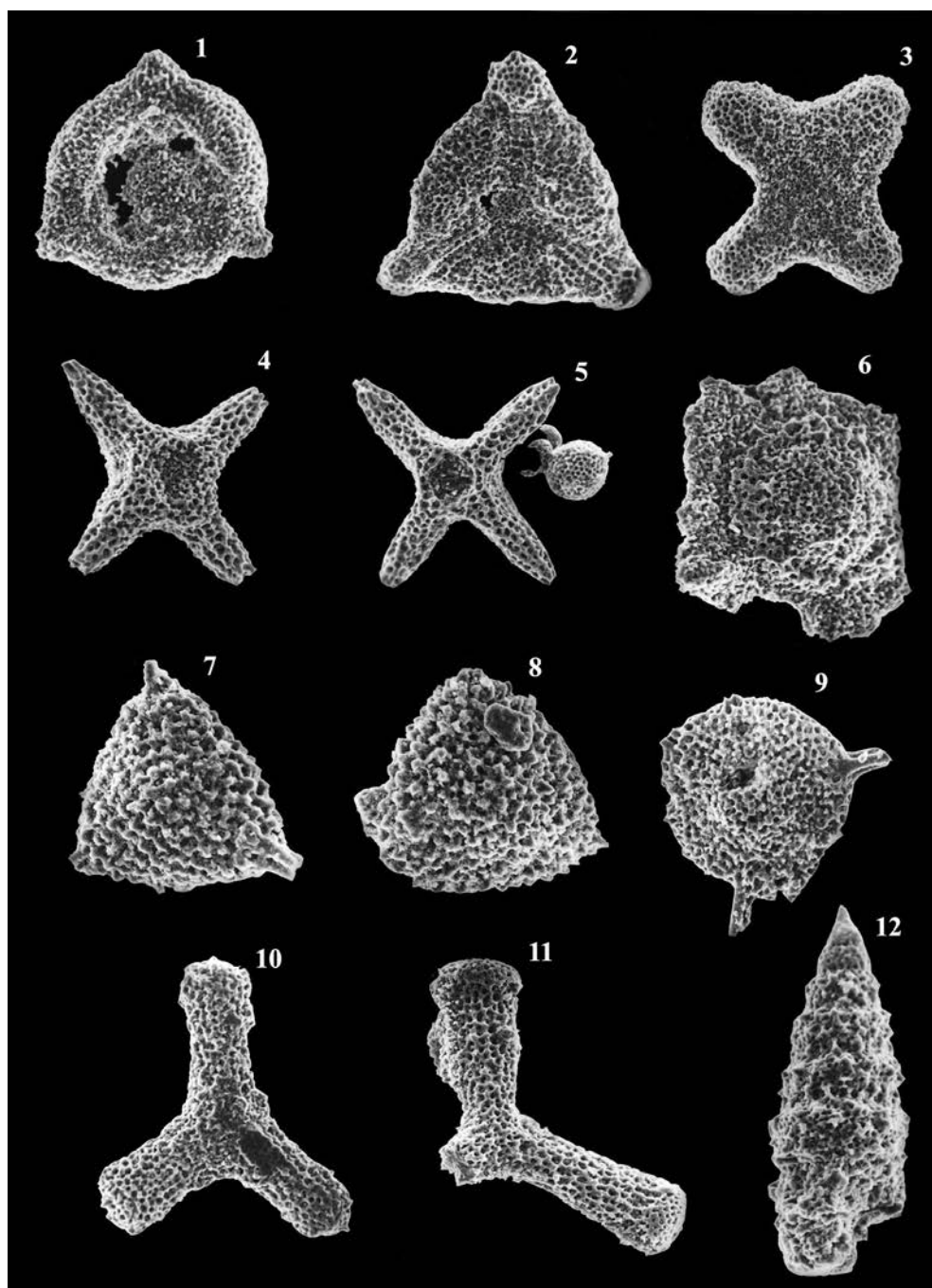
**В конце сеномана** в пределах водной массы на территории Крымско-Кавказского региона возникли придонные обстановки дефицита кислорода, что привело к резкой смене комплексов ПФ и вымиранию высокоспециализированных таксонов (рис. 4). Обстановки дефицита кислорода подтверждены следующими данными. 1. Присутствием в составе карбонатных толщ битуминозных прослоев с повышенным содержанием  $C_{орг}$  – до 7.8% в разрезах Крыма и до 10% в разрезах Северо-Западного Кавказа (Бадулина, Копаевич,

<sup>1</sup> Палеогеографические карты составлены: для позднего альба Е.Ю. Барабошкиным, для позднего сеномана и раннего кампана Е.Ю. Барабошкиным, А.С. Алексеевым при участии Л.Ф. Копаевич, В.Н. Беньямовского, А.Г. Олферьева (Baraboshkin, Alekseev, Kopaevich, 2003; Копаевич и др., 2005).



**Рис. 4.** Поздний сеноман. Зональный вид *Pseudodictyomitra pseudomacrocephala* (Squinabol) в Крымско-Кавказском регионе и на юге Восточно-Европейской области распространен только в Тетической области в сеномане. Хорошо видно, что в Бореальной области вид *Pseudodictyomitra pseudomacrocephala* (Squinabol) не встречается. Фораминиферы представлены EWF-SWF бескилевыми таксонами в Крымско-Кавказском регионе и бентосными фораминиферами, а также редкими EWF таксонами на ВЕП (влияние ОАЕ2).

2006; 2007; Fisher et al., 2005). 2. Составом комплексов фораминифер, в котором отсутствует бентос, а планктонные фораминиферы представлены видами-космополитами (рис. 4). 3. Изотопными и другими геохимическими характеристиками (Алексеев и др., 2007; Кораевич, Kuzmicheva, 2000; Бадулина и др., 2009; Левитан и др., 2010; Fisher et al., 2005). Для Крымско-Кавказского региона предполагаются флуктуации биопродуктивности, связанные с периодическим возникновением микроапвеллингов (Бадулина и др., 2009; Левитан и др., 2010). Они способствовали «цветению» некоторых микроорганизмов, в частности, радиолярий, роль которых при формировании сеноман-туронских аноксийных горизонтов отмечается и в разрезах Кавказского региона (Брагина, Брагин, 2007; Кораевич, Vishnevskaya, 2016). Следует отметить, что позднесеноманский комплекс радиолярий Крымско-Кавказской провинции имеет тетический характер, и зональный вид *Pseudodictyomitra pseudomacrocephala* (Squinabol) распространен только в Тетической области, а в Бореальной он не встречается (рис. 4, 5).



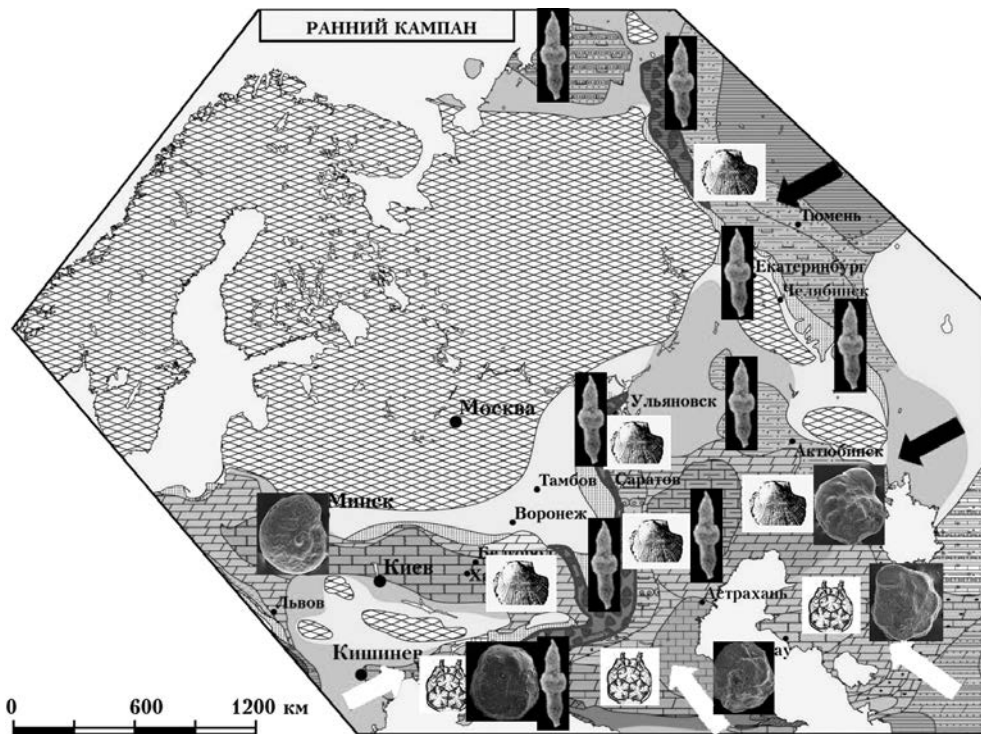
**Рис. 5.** Сеноман-туронские радиолярии разреза Сельбухра: 1 – *Cavaspongia euganea* (Squinabol); 2 – *Pessagnobrachia rara* (Squinabol); 3 – *Crucella aster* (Lipman); 4–5 – *Godia* sp., 7–8 – *Alievium* aff. *superbum* (Squinabol); 9 – *Pseudoaulophacus* cf. *circularis* Bragina; 10–11 – *Pessagnobrachia fabianii* (Squinabol); 12 – *Xitus spineus* Pessagno.

**Туронские и коньякские** отложения представлены известняками, содержащими в своем составе конкреции кремней. Интересно, что коньякские отложения, имеющие на территории известнякового Дагестана розовую окраску, часто присутствуют в виде олистолитов внутри белых сантонских известняков. Породы содержат богатый комплекс макрофауны – иноцерамы, аммониты, морские ежи. Установившаяся на всей изучаемой территории благоприятная для развития ПФ климатическая и батиметрическая обстановка способствовала увеличению таксономического разнообразия и росту фораминиферового числа. В этом интервале отношение П/Б составляет 50–70%, при этом преобладающую роль играют крупные высокоспециализированные таксоны группы “*marginotruncanids*” (см. рис. 1, фиг. 3).

Начиная с конца коньяка, на протяжении сантона и начала кампана наблюдается постепенное похолодание. Предполагается, что в это время открылся трансуральский пролив на широте городов Оренбурга и Орска, который соединил Прикаспийский и Западно-Сибирский бассейны (рис. 6). Другой пролив, соединивший водные массы Южно-Русского и Западно-Сибирского бассейнов, мог существовать на месте Тургайской депрессии. Холодные водные массы продвигались в сторону Крымско-Северо-Кавказского региона, о чем свидетельствуют представители средне-высокоширотного семейства *Prunobrachidae* (рис. 6). Кампанское похолодание способствовало постепенному вымиранию группы “*marginotruncanids*”. Пограничные сантон-кампанские отложения охарактеризованы бедными в таксономическом отношении комплексами, так как количество “*marginotruncanids*” сокращается, а группа “*globotruncanids*” развивается постепенно и не сразу достигает высокого таксономического разнообразия. Элементы похолодания сказывались в Крымско-Кавказском регионе, поскольку комплекс планктонных фораминифер, в том числе DWF таксонов, хотя и близок к Средиземноморскому, но менее разнообразен.

**Для кампана**, так же как и для альб-сеноманского интервала, характерны проявления магматизма, выразившиеся в накоплении относительно мощных прослоев монтмориллонитовых глин, достигающих нескольких метров. Такие прослои наблюдаются на территории Юго-Западного Крыма и Известнякового Дагестана (Никишин и др., 2013; Гаврилов и др., 2013).

**В сантон-маастрихтском интервале** существовали обстановки относительно глубоководного открытого морского бассейн, причем максимальные глубины существовали на протяжении середины кампанского века. Маастрихтские отложения формировались в сходных обстановках, однако в терминальном маастрихте происходит резкое обособление двух водных масс. Одна, располагавшаяся на территории юго-западного Крыма, характеризовалась незначительными глубинами. Об этом свидетельствуют низкие значения П/Б, не более 15–20%. При этом в планктонных ассоциациях преобладали примитивные EWF/SWF таксоны. Комплексы фораминифер весьма схожи с



**Рис. 6.** Ранний кампан. Распространение представителей средне-высокоширотного семейства Prunobrachidae (Radiolaria), *Oxytoma tenuicostata* (Roemer) – *Boreal bivalves*; *Marsupites testudinarius* Schlotheim – средиземноморские криноидеи, в кампанское время. На ВЕП ведущую роль играет известково-секреционный бентос, на карте показаны раковины вида *Gavelinella clementiana* (d'Orbigny). В Крымско-Кавказском регионе появляются представители группы *globotruncanids*: одноцилевые *Globotruncanita elevata* (Brotzen) в Крымско-Кавказской области и двуцилевые *Globotruncana arca* (Cushman) в Прикаспийской области. Стрелками показано направление трансгрессии из океана Тетис. Белыми стрелками показано направление трансгрессии из океана Тетис. Черные стрелки показывают направление трансгрессии из Западно-Сибирского Бореального океана.

ассоциациями южной и центральной частей Восточно-Европейской платформы. Другая водная масса располагалась на территории Восточного Крыма и была связана с более глубоководными участками океана Тетис (Кобаевич и др., 2007). Об этом свидетельствует разнообразный комплекс ПФ, самый богатый за всю историю их существования в меловом периоде.

Интересно, что как в разрезах Крымско-Кавказского региона, так и разрезах Восточно-Европейской платформы четко фиксируется кратковременный импульс термального максимума, когда тепловодные формы мигрировали на север и достигали широты Ульяновско-Саратовского прогиба (Alekseev et al., 1999).

Недавняя находка известковых цист динофитов Поволжья (Вишневская, 2016) также указывает на эпизод теплого климата в маастрихте. Это подтверждается указаниями на присутствие видов *Calcisphaerula innominata* Bonet, *Pithonella multicava* Borza, *Pithonella trejoi* Bonet, *Bonetocardiella*

*conoidea* Bonet и др. в верхнемеловых отложениях юга России – Крыма, Кавказа, Копетдага и северной части Горного Дагестана (Андрющенко, Долицкая, 1975), которые ранее относили к кальцисферулидам. В пределах более прохладных меловых обстановок умеренной и бореальной областей Восточно-Европейской платформы они ранее никогда не находились (Вишневская, 2016).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Количественный анализ состава комплексов фораминифер, анализ планктонной составляющей, события в комплексах радиолярий, позволили реконструировать некоторые параметры водных масс на территории Крымско-Кавказского региона: глубины бассейна, флуктуации температуры, моменты опреснения. Установлено региональное развитие микроапвеллингов на рубеже сеномана и турона в Юго-Западном Крыму. Анализ сеноман-туронского события дополнен геохимическими и изотопными характеристиками. На всей изучаемой территории установлены: эпизод дефицита кислорода на сеноман-туронской границе, похолодание в начале кампана и тетическая трансгрессия в терминальном маастрихте, хорошо подтвержденная экспансией тепловодных известковых цист динофитов. Полученная характеристика водных масс позволила существенно расширить представления о палеогеографии ВЕП и ее южного обрамления в позднемеловую эпоху.

Это исследование выполнено при поддержке РФФИ: проекты 15-05-04099, 15-05-03004, 15-05-04700 и 16-05-00363. Авторы благодарны за конструктивные советы и замечания А.С. Алексееву (МГУ), В.Н. Беньямовскому (ГИН РАН) и Е. Яхт-Языковой (Университет Ополе, Польша).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.С., Конаевич Л.Ф., Никишин А.М. и др. Пограничные сеноман-туронские отложения Юго-Западного Крыма. Ст. 1. Стратиграфия // Бюл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. геол. 2007. Т. 82, вып. 3. С. 3–29.
- Андрющенко А.И., Долицкая И.В. Распространение *Calcisphaerulidae* (*Problematica*) в верхнемеловых отложениях северной части Горного Дагестана // Бюл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. геол. 1975. Т. 50, вып. 5. С. 105–117.
- Бадулина Н.В., Конаевич Л.Ф. Строение и генезис пограничных сеноман-туронских отложений Новороссийского синклиория Северо-Западного Кавказа // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2006. № 3. С. 9–15.
- Бадулина Н.В., Конаевич Л.Ф. Строение пограничных отложений сеноман-туронских отложений разреза Аксу-Дере (Юго-Западный Крым) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2007. № 1. С. 22–28.
- Вишневская В.С. Находка известковых диноцист в верхнем мелу Поволжья // Докл. АН. 2016. Т. 466. № 3. С. 366–369.
- Горбачик Т.Н., Конаевич Л.Ф., Найдин Д.П. О границе альба и сеномана в Юго-Западном Крыму // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2000. Т. 8. № 5. С. 52–64.
- Зубов Н.Н. Динамическая океанология. М.-Л.: Гидрометиздат. 1947. 430 с.
- Зубов Н.Н. Основы учения о проливах Мирового океана. М.: 1956. 239 с.

- Копаяевич Л.Ф.* Определение палеоглубин на основе анализа комплексов планктонных фораминифер // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 1989. № 3. С. 25–34.
- Копаяевич Л.Ф.* Зональная схема для верхнемеловых отложений Крымско-Кавказского региона по глоботрунканидам (планктонные фораминиферы) // Бюл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. геол. 2010. Т. 85, вып. 5. С. 40–52.
- Копаяевич Л.Ф., Барабошкин Е.Ю., Алексеев А.С., Олферьев А.Г.* Палеогеография юга Восточно-Европейской платформы и ее складчатого обрамления в позднем мелу / Ред. А.М. Никишин. 400 миллионов лет геологической истории южной части Восточной Европы. Серия аналитических обзоров «Очерки по региональной геологии России». Вып. 1. М.: ГЕОКАРТ, ГЕОС. 2005. С. 233–258.
- Копаяевич Л.Ф., Никишин А.М., Беньямовский В.Н.* и др. О позднемаастрихтско-раннедатских водных массах, литологических и фораминиферовых комплексах в тектонически различных зонах Горного Крыма // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2007. № 3. С. 42–49.
- Копаяевич Л.Ф., Хотылев А.О.* Стратиграфическое положение меловых вулканитов в Крыму и на Северном Кавказе // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2014. № 6. С. 50–69.
- Левитан М.А., Алексеев А.С., Бадулина Н.В.* и др. Геохимия пограничных сеноман-туронских отложений Горного Крыма и Северо-Западного Кавказа // Геохимия. 2010. № 6. С. 570–591.
- Морозова В.Г., Кожевников Г.Е., Курылева А.С.* Датско-палеоценовые отложения Копет-Дага и методы их корреляции // Тр. ГИН АН СССР. Вып. 167. 1967. 211 с.
- Муромцев А.М.* Мировой океан. Л.: Гидрометеиздат. 1956. 87 с.
- Никишин А.М., Алексеев А.С., Барабошкин Е.Ю.* и др. Геологическая история Бахчисарайского района Крыма. М.: Изд-во Моск. ун-та. 2006. 358 с.
- Никишин А.М., Хотылев А.О., Бычков А.Ю.* и др. Меловые вулканические пояса и история формирования Черноморского бассейна // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2013. № 3. С. 6–18.
- Alekseev A.S., Kopaevich L.F.* Foraminiferal biostratigraphy of the uppermost Campanian-Maastrichtian in SW Crimea (Bakhchisaray and Chakhmakhly sections) // Bull. l'inst. roy. sci. nat. Belgique. Sci. Terre. 1997. V. 67. P. 103–118.
- Alekseev A.S., Kopaevich L.F., Ovechkina M.N., Olfieriev A.G.* Maastrichtian and Lower Paleocene of Northern Saratov region (Russian Platform, Volga River): foraminifera and calcareous nanoplankton // Bull. de l'inst. roy. sci. nat. Belgique. Sci. Terre. 1999. V. 69. Suppl. P. 15–45.
- Dubicka Z., Peryt D.* Integrated biostratigraphy of Upper Maastrichtian chalk at Chem (SE Poland) // Ann. soc. geologorum Pol. 2011. N 81. P. 185–197.
- Dubicka Z., Peryt D.* Foraminifers and stable isotope record of the Dubivtsi chalk (upper Turonian, West Ukraine): palaeoenvironmental implications // Geol. quart. 2012a. V. 56. N. P. 199–214.
- Dubicka Z., Peryt D.* The Lower/Upper Maastrichtian boundary interval in the Lublin syncline (SE Poland, Boreal Realm): new insight into foraminiferal stratigraphy // Newslet. stratigr. 2012b. V. 45. N 2. P. 139–150.
- Fisher J.K., Price G.D., Hart M.B., Melanie J.L.* Stable isotope analysis of the Cenomanian–Turonian (Late Cretaceous) Oceanic anoxic event in the Crimea // Cretaceous res. 2005. V. 26. № 6. P. 853–863.
- Grimsdale T.F., Van Morkhoven F.P.* The ratio between pelagic and benthonic foraminifera as a means of estimating depth of deposition of sedimentary rocks // Proc. 4 World petrol. Congr. (Rome). 1955. Section 1/D4, Rome. P. 473–491.
- Hart M.B.* Late Cretaceous climates and foraminiferal distribution / Eds M. Williams, A.M. Haywood, F.J. Gregory, D.N. Schmidt. Deep-time perspectives on climate change; marrying the signal from computer models and biological proxies. Micropalaeontological soc. Spec. publ. 2007. Geol. soc. London. P. 235–250.
- Hart M.B., Bailey H.W.* The distribution of planktonic Foraminifera in the Mid-Cretaceous of NW Europe // Aspekte der Kreide Europas. 1979. A 6. P. 527–542.
- Kopaevich L.F.* The Turonian strata in southwestern Crimea and Mangyshlak (foraminiferal biostratigraphy and palaeobiogeography) / New development in Cretaceous res. topics. J. Wiedmann Memorial Vol. Proc. 4 intern. Cretaceous symp. Hamburg. 1992. Mittel Geol-Paläont. Inst. Univer. Hamburg. 1996. Hf 77. P. 203–211.
- Kopaevich L., Kuzmicheva T.* The Cenomanian–Turonian boundary in southwestern Crimea, Ukraine: foraminifera and palaeogeographic implications / Ed. M. Wagreich. Proc. 6 intern. Cretaceous symp. 2000: Aspects of Cretaceous stratigraphy and palaeobiogeography. Österreichische Akad. Wissenschaften, Schriftenreihe der Erdwissenschaften, 2002. No 15. P. 129–149.

- Kopaevich L., Vishnevskaya V.* Cenomanian–Campanian (Late Cretaceous) planktonic assemblages of the Crimea–Caucasus area: palaeoceanography, palaeoclimate and sea level changes // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2016. V. 441. P. 493–515.
- Phleger F.B.* Ecology and distribution of recent foraminifera. Baltimore, USA. 1960. John Hopkins press. 267 p.
- Vishnevskaya V.S., Kopaevich L.F.* Development of the Cretaceous radiolarians and planktonic foraminifers across the crises boundaries // *Bull. l'inst. roy. sci. nat. Belgique. Sci. Terre.* 2008. V. 78. P. 87–115.
- Walaszczyk I., Wood C.J., Lees J.A. et al.* The Salzgitter-Salder Quarry (Lower Saxony, Germany) and Ślupia Nadbrzeżna river cliff section (central Poland) a proposed candidate composite Global boundary stratotype section and point for the base of the Coniacian stage (Upper Cretaceous) // *Acta geol. Pol.* 2010. V. 60. N 4. P. 445–469.
- Wicher C.A.* Micropaläontologische beobachtugen in de höheren borealen Oberkreide, besonders in Maastricht // *Geol. jahr.* 1953. B 68. S. 1–26.

## **Dynamics of paleogeography Crimea and North Caucasus in the Late Cretaceous**

**L.F. Kopaevich, V.S. Vishnevskaya**

The main palaeoceanographic features of Crimea-Caucasus area and the Russian Platform were controlled by the Tethyan/Boreal connection through straits and the influence of relative sea-level changes. Tectonics during Albian-Cenomanian formed the whole area when rifting took place in the Crimea-Caucasus area. This event resulted in the closing of the Russian Platform longitudinal strait and the opening of a latitudinal sea connection with the European basins and the Tethys region (Nikishin et al., 2008). It is reflected in the foraminiferal zonations for the Upper Cretaceous which are very similar for Western and Central Europe. The Late Albian was also final interval of OAE 1, and the late Cenomanian event coincided with OAE 2. During these periods, major fluctuations in oceanic circulation, surface water productivity and preservation of organic matter led to the global deposition of organic-rich sediments, and entered a profound impact on the evolution of the marine biota, including Radiolaria and planktonic foraminifers. Significantly influenced on the evolution and structure of assemblages of these two groups of microorganisms Santonian-Campanian boundary cooling.



УДК 575.85

## ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ КАК РАЦИОНАЛЬНЫЕ ИСТОКИ (СЛЕДЫ) ИРРАЦИОНАЛЬНОГО ВЕКТОРА ДВИЖЕНИЯ САМОЙ ИСТОРИИ

**С.С. Лазарев**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
marianna@paleo.ru*

С гомологическими рядами связана проблема исторических реконструкций, которой нет в универсальной (физической), то есть единосистемной (внеисторической) форме движения, основанной на категории «количество» – основе теории относительности А. Эйнштейна. Историческая форма движения характеризуется другим типом относительности – относительностью системно организованной, качественно значимой, которая обусловлена движением систем «идеальное → материальное» («И → М»). Процесс их реконструкции связан с обратным вектором движения: «М → И». И в этом «перевертыше» – гнесеологическая проблема исторических реконструкций, в которых гомологические ряды скорее помеха, чем помощь. Обсуждается основа теории относительности исторической, системно организованной (качественной) формы движения.

Объект, в частности система, может быть охарактеризован только через свои связи в широком смысле слова, то есть через взаимодействие составляющих элементов... Однако взаимодействия (взаимоотношения) никогда нельзя увидеть или воспринять непосредственно...

*Л. фон Берталанфи*

Тема статьи выбрана не случайно: она занимала, пожалуй, центральное место в докторской диссертации А.Ю. Розанова и в его книге «Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия» (1973). Но здесь она будет рассмотрена, скорее, в метафизическом, то есть максимально общем аспекте, касающемся причины биологической эволюции как таковой. А это означает, что помимо причины рациональной,

внутрисистемной, исходно физической (универсальной), то есть причины «снизу вверх», в биологической эволюции имела место также и причина иррациональная, эписистемная, то есть причина «сверху вниз» (своего рода «причина как “притяжение“ из будущего»). А совместное действие (точнее, поочередное преобладание) причин – это основа исторически неоднородной по интенсивности, дискретной череды движения систем как основа иерархической по структуре формы их гносеологического выражения (отражения). Такова первооснова понимания сущности эпифизических (исторических) процессов и основа их структурирования.

Эту максимально общую (метафизическую) основу структурирования процессуальности можно выразить следующей схемой: « $I \rightarrow M_1$ » → « $I \rightarrow M_2$ » и так далее. Здесь  $I$  – это идеальная (континуальная, полевая) составляющая любого процесса, а  $M_1$ ,  $M_2$  и так далее – это феноменально явленные, материальные (дискретные) компоненты целостных систем « $I \rightarrow M$ ». В таком контексте гомологические ряды – это те материально оставленные, параллельно ориентированные следы истории, среди которых «прячется» непосредственное продолжение исходной линии « $I \rightarrow M$ ». А сама стрелка соответствует вектору внутрисистемной активности от идеальной (континуальной) полевой составляющей (свойства, отношения) к материальной, то есть дискретной и пассивной (инертной) составляющей любого качественно значимого процесса как его системно организованных шагов, а точнее – онтологически проявленных вариантов по выбору (отбору) дальнейших шагов истории.

Однако исторически важно, что такого рода «онтологический отбор» – отбор стратегический (эписистемный) – принципиально отличен от дарвиновского варианта «естественного отбора», т. е. от внутрисистемного варианта отбора, суть которого логически рациональна и который приложим исключительно к ситуациям «здесь и сейчас»: ситуациям внеисторическим, сиюминутным и в этом смысле случайным и внутрисистемным.

Обратная к вектору направленности модель – модель гносеологических процессов « $M \rightarrow I$ » – касается уже не самих природных процессов, а их гносеологических реконструкций. Как таковая эта модель имеет обратный вектор направленности, а потому может в процессе детализации как угодно близко приближаться к исходно онтологической модели (« $I \rightarrow M$ »), то есть к тому, что было на самом деле, но никогда не достигнет полного тождества с ней.

Эта невозможность полного (абсолютного) слияния природы онтологических процессов с их гносеологической интерпретацией очевидна и объясняется диаметрально противоположной направленностью векторов движения онтологических и гносеологических процессов: « $I \rightarrow M$ » и « $M \rightarrow I$ ». Такой системно значимый, онтолого-гносеологический «перевертыш» обуслов-

ливает принципиальную невозможность абсолютно точного соответствия (совпадения) итога любого по значимости системного шага истории как ее материальной проявленности («М») с его же идеальным компонентом («И») как причины этой проявленности. К этому же сводится инвариантная суть любого исторического процесса как к его поэтапному (качественно значимому) движению, то есть как стремлению освободиться (очиститься) от своей материально значимой составляющей.

В этом контексте смысл инвариантно значимого, общего вектора исторического движения как поэтапных и разномасштабных пространственно-временных разрядок системно значимой напряженности (разрядок эписистемных) сводится к стремлению вернуть метафизическое «Время» в его исходную обитель – в Вечность.

Такой мне видится стратегическая цель и сущность исторической формы движения: движение систем «И – М», в которых компонент «М» – это всегда лишь средство (промежуточная цель), но не конечная цель всей истории процессуальности.

Принципиальная невозможность (недостижимость) полного тождества между онтологическим аспектом истории (модель «И → М») с его гносеологическим аспектом (модель «М → И») – это, по-моему, та же самая проблема, которая была предметом известной дискуссии, возникшей в физике при формировании квантовой механики (основы дискретности) в начале XX в., то есть дискуссия между сторонниками А. Эйнштейна и Н. Бора. Она касалась проблемы совместимости двух типов механики: традиционной, классической (континуальной) и только что возникшей квантовой (дискретной), то есть проблемы механизма системной основы движения «И – М». Напомню, что фундаментальное понятие классической механики – «материальная точка» – по существу, соединяет в себе несовместимое: дискретное (материальное) и сугубо идеальное (точка). Это и есть та двулика, системно значимая сущность в ее двух ипостасях («И → М» и «М → И»), которые определяют онтологию и гносеологию (понимание) исторически значимой процессуальности.

Иначе говоря, в качественно значимой (системно организованной) форме движения уже изначально (онтологически) была заложена основа принципиальной невозможности сделать какую-либо историческую науку (историю качественно значимой формы движения) наукой точной: математически выразимой. И эта, казалось бы, простая и очевидная мысль в дни моей молодости была не только неочевидной, но и ошибочной, чему в немалой степени способствовала замечательная книга Д. Гранина «Эта странная жизнь» о жизни и творчестве А.А. Любищева, который верил в возможность сделать биологию столь же точной наукой, как физика. Но дело в том, что только физика формально совмещает в себе несовместимое: фундаментальное

и нелепо звучащее понятие «материальная точка» (=материальная идеальность). Но уже вторая «точная наука» – химия – основана на категории «мера», то есть на категории, которая сама по себе является основой (первоосновой) качественно значимой формы движения, что отражено в периодической таблице системы Д.И. Менделеева. Но, с другой стороны, эта мера соответствует уже основе (источнику) качественно значимого (необратимого) и универсального, космологического движения как фундаментальной основы эволюции: основы системно организованной, усложнявшейся, необратимой: исторической (эволюционной) формы движения.

Только в физическом, то есть количественно значимом (и в этом смысле – универсальном) фундаменте всей истории процессуальности, стрелка, которая соединяла бы два компонента в системе «И – М» неуместна, ибо она не имеет там еще исторического смысла, поскольку физические процессы, будучи универсальными («везде и всегда») образуют лишь общий фон истории, сопровождавший процесс усложнения процессуальности: историю эпистемности. Можно сказать, что точность и предсказуемость чужды историческим наукам вообще: эти свойства остаются в докачественном (количественно выразимом) физическом фундаменте истории (точные науки), но не затрагивают саму историю: историю как онтологически значимую смену состояний систем «И → М», инвариантный вектор которой (стрелка) связан с общей историей усложнения процессов.

Завершению истории соответствует формирование максимально сложных процессов как процессов, получивших способность осознать себя (саморефлексия) и свою творчески значимую, гносеологическую роль (процесс «сверху вниз»): вторично активная функция, как продолжение онтологической функции активности, начатой творческой активностью метафизического «Времени».

Можно сказать, что сугубо чистая идеальность метафизического «Времени» – идеальность онтологическая – сохранялась инерционно и после формирования максимально сложных процессов как природных систем «И – М». Но эпприродные (тоже эпистемные) процессы – гносеологические процессы рефлексии и саморефлексии – это продолжение и завершение общей истории процессуальности по схеме « $I_1 \rightarrow M \rightleftharpoons I_2$ ». В ней  $I_2$  – это уже принципиально новая (гносеологически значимая) идеальность как высшая рефлексия реальности, которая способна не только к рефлексии (гносеологическому пониманию окружающей реальности), но и, что самое важное, к саморефлексии как творчески конечного и сложного смысла по завершению всей длительной истории процессов, онтологически начатой творческой функцией метафизического «Времени» (Бергсон, 1999).

Таким образом, основная и отличительная сущность человеческой формы (уровня) рефлексии реальности не сводится к продолжению приспособительной функции биологической рефлексии. Она касается прежде всего сущности творческой – эписистемной: функции онтологически начатой идеальностью метафизического «Времени». А наследником этой функции может стать лишь тот процессуальный уровень рефлексии реальности, который способен освободиться от гнета материального компонента системы «И → М»: уровень эпибиотический (эпиматериальный), потенция которого заложена только в человеческой форме рефлексии – в саморефлексии ( $M \rightleftharpoons I$ ).

И с этим внутрисистемным обращением («перевертыванием») вектора процессуальности в исторической череде систем связано формирование феномена (а точнее – ноумена) «Человек» ( $I_2$ ) на заключительном, эпибиологическом (максимально сложном) этапе по завершению строительства исторической пирамиды. Ее инвариантный вектор – нарастание сложности в череде этажей, а завершение (пик пирамиды) – формирование уникальной человеческой Личности: гносеологического процесса, унаследовавшего творческую функцию от онтологии метафизического «Времени».

В этом смысле гомологически ряды можно лишь очень условно сопоставить с психологическими типами человека: с темпераментом чувства (сангвиник и меланхолик) и с темпераментом деятельности (холерик и флегматик) (Кант, 1993). Условно потому, что ни один из этих типов (форм) рефлексии не лишен возможности к саморефлексии как фундаментальной характеристики, означающей завершение длительной истории процессуальности.

И в заключение выражу свою убежденность в принципиальной невозможности абсолютно правильной (окончательной) интерпретации качественно значимой (многокомпонентной) и эписистемной формы исторического (принципиально вне-опытного) движения. Оно имеет общую тенденцию к иррациональному усложнению, что связано с онтологически обусловленным «притяжением» (усложнением) из будущего: с активностью иррациональной и антиинерционной как исторической функции притяжения «сверху вниз».

Вполне очевидно, что это – все та же самая функция идеальности, которая обуславливает рационально необъяснимый, поэтапно дискретный механизм эписистемного усложнения (движения) природных систем по схеме «И → М». Его суть – периодические и разномасштабные в пространстве-времени разрядки идеальной (полевой) напряженности: «пошаговая», дискретно (материально) проявленная смена состояний систем, обладающая инвариантным вектором в сторону эписистемного усложнения.

Важно, что о любой истории прошлого мы – ее наиболее сложные терминалы – можем судить внеопытно и только «сверху вниз», то есть на основе

анализа материально оставленных и далеко не полных следов. И к этой неполноте материально оставленных следов сводится основная гносеологическая проблема реконструкции историко-природных процессов.

И с этой же принципиально значимой неполнотой следов истории связана гносеологическая проблема относительности познания исторических процессов как процессов недоступных для непосредственного наблюдения, и во многом уникальных.

Стоит отметить также специфику исторических реконструкций человеческих социумов. Они относительно богаче по материально оставленным следам истории, но гораздо сложнее по реконструкциям идеально значимых мотивов вторичных (гносеологических) компонентов систем как причине мотивации вторично сформированной идеальности ( $I_2$ ), конечный смысл которой – замыкание всей истории процессов по общей схеме « $I_1 \rightarrow M \rightarrow I_2$ ».

Общая онтолого-гносеологическая проблема исторических реконструкций сводится к проблеме принципиальной недостижимости полного (окончательного) слияния итога двух диаметрально ориентированных по вектору направленностей в соответствующих процессах: исходно исторических (« $I \rightarrow M$ ») и гносеологических (« $M \rightarrow I$ »). И с этим же самым онтолого-гносеологическим «перевертышем» в векторе активности историко-системного движения связана проблема невозможности (недостижимости) полного слияния итогов двух противоположно ориентированных систем-процессов: исходно онтологических (исторических) (« $I \rightarrow M$ ») и гносеологических (« $M \rightarrow I$ »).

Суть этой несовместимости сводится к принципиальной несовместимости двух, метафизически значимых элементов в системах, образующих основу исторической формы движения: идеального (континуального) и материального (дискретного). При этом в основе качественно значимой, исторической развертки (роста) многообразия процессов находится уже не категория количества («Число») как основа физической формы движения безликих «материальных точек», а категория качества. Содержание микроскопического по масштабу начала качественной формы движения было блестяще разработано Д.И. Менделеевым в его системно организованной таблице химических элементов, которая основана на категории «мера»: аналог категории «количество» (чистой идеальности) в физической форме движения.

Категория «мера» в химии – это уже условие (и начало) качественно значимой, исторической формы движения систем « $I \rightarrow M$ »: космологическое начало исторической формы движения, инвариантный вектор которой – нарастание системной сложности и пространственно-временной локальности исторически усложнявшихся процессов.

Все вышеизложенное наводит на мысль о таком типе относительности движения, который принципиально отличается от теории относительности физи-

ческого (количественно выразимого) движения, основанного исключительно на идеальной составляющей процесса – на понятии «материальная точка».

Итак, появление категории «мера» в химических процессах – категории промежуточной между категориями «количество» и «качество» – означало появление основы (но только основы) и условия возникновения исторической, то есть эпистемной (качественно значимой) формы движения.

Сама по себе историческая форма движения, в отличие от физически универсальной (математически выразимой) формы движения, принципиально ненаблюдаема из-за несопоставимости по длительности интервалов системно организованных «шагов» истории как онтологии ее непостоянства (неравномерности) с несоизмеримо малым масштабом длительности гносеологического существования историка-наблюдателя, изучающего только материально оставленные следы исторических процессов. Ведь количественно значимая длительность жизни историка-наблюдателя существенно меньше любого качественно значимого (системно организованного) «шага» истории.

Это означает, что гносеология исторических процессов связана всегда не с процедурами наблюдений и экспериментирования, как в «точных», универсально значимых науках, а с процедурами исторических реконструкций. Последние основаны уже не на категории «количество» (как в точных науках), а на качественно значимой основе движения, суть которой выражают понятия «системность» и «эпистемность» (смена состояний систем).

Иначе говоря, гносеологическая структура – результат реконструкций исторических процессов – призвана максимально полно соответствовать их онтологической структуре. И к этому не до конца полному онтолого-гносеологическому соответствию сводится смысл работы любых историков, начиная от историков, реконструирующих структуру движения человеческих социумов и заканчивая физиками, изучающими космологическую структуру нашего мира.

Этот уровень структурирования онтологически (исторически) соответствует первому и наивысшему (наиболее общему) уровню структурирования всей нашей реальности. Ведь именно с ним – в момент «Большого взрыва» – возникло невообразимо огромное количество элементарных (материальных) частиц, то есть появление самой системы «И → М» как основы и условия «включения» всей истории структурно значимого усложнения посюстороннего многообразия нашей реальности.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бергсон А.* Творческая эволюция. Материя и память. Минск: Харвест. 1999. 1408 с.
- Кант И.* Антропология с прагматической точки зрения. Собрание сочинений. Т. 7. С. 137–377.
- Розанов А.Ю.* Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука. 1973. 151 с.

## **Homologous series as rational sources (traces) of the irrational motion vector of the history**

**S.S. Lazarev**

With homologous series of historical reconstructions related problem, which is not universal (physical), ie edinosistemnoy (ahistorical) form of motion, based on the “quantity” category – based on Einstein's relativity theory. The historical form of the movement is characterized by a different type of relativity – relativity systematically organized, qualitatively important, which is caused by the movement of the “ideal → material” systems (“I → M”). The process of reconstruction is associated with the opposite motion vector “M → I”. And in this “Changeling” – epistemological problem of historical re-enactment, in which homologous series more of a liability than a help. It discusses the basics of the theory of relativity of historical, systematic organized (qualitative) forms of movement.



УДК 564.53

## ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ АММОНОИДЕЙ: РОЛЬ ПАРАЛЛЕЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

**Т.Б. Леонова**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
tleon@paleo.ru*

В статье рассмотрены различные варианты параллельного развития у аммоноидей по трем основным группам признаков: форме раковины, скульптуре и лопастной линии. Проанализированы различные типы параллельного развития в прогрессирующих и деградирующих филогенетических линиях, случаи синхронного и асинхронного параллелизма. Обсуждена роль этих явлений для систематики группы.

Система аммоноидей разрабатывается уже более двух веков. Для палеозойской части этой группы наибольший прогресс был достигнут в середине прошлого века. В.Е. Руженцев (1960) сформулировал основные принципы естественной систематики: хронологический, гомологический, онтогенетический, принцип основного звена и хорологический. Эти критерии с успехом не только применяются, но и развиваются многими современными палеонтологами. В целом для последователей естественной систематики при работе с таксонами предпочтителен линнеев подход – «не признак определяет род, а род определяет признак». Этот подход полагает, что «классифицируемое нами множество обладает внутренней структурой, подлежащей выявлению и описанию системой, так что объективность и естественность создаваемой системы признается более важной, чем простота и надежность диагнозов ее таксонов» (Расницын, 1990, с. 5). И о роли признаков: «...фиксация таксономической (ранговой) значимости признака – не более чем искусственный прием, упрощающий работу систематика в условиях недостатка данных о собственной структуре классифицируемой совокупности» (Расницын, 1990, с. 9). Изучение явлений параллелизма в развитии многих структур

особенно ярко демонстрирует, что признак сам по себе значит очень немного для построения системы.

Как и во всех других группах организмов, при выделении таксонов надвидового ранга у аммоноидей возникает целый ряд сложностей. До сих пор дискутируются вопросы реальности высших таксонов, их целостности, структуры и организации (Черных, 1986; Шиманский, 1990; Марков, Наймарк, 1998). Как показывает практика, таксономическая категория или ранг в некоторой степени субъективны, иногда они присваиваются разным группам организмов в зависимости от того уровня знаний и информации, какими владеет исследователь. Для обоснования общности и степени автономности отдельной группы особенно важно применение результатов исследования морфогенеза, выяснение общих направлений в развитии и сугубо специфических деталей, поскольку только их сочетание может создать то уникальное единство, которое и является реальным воплощением высших таксономических категорий.

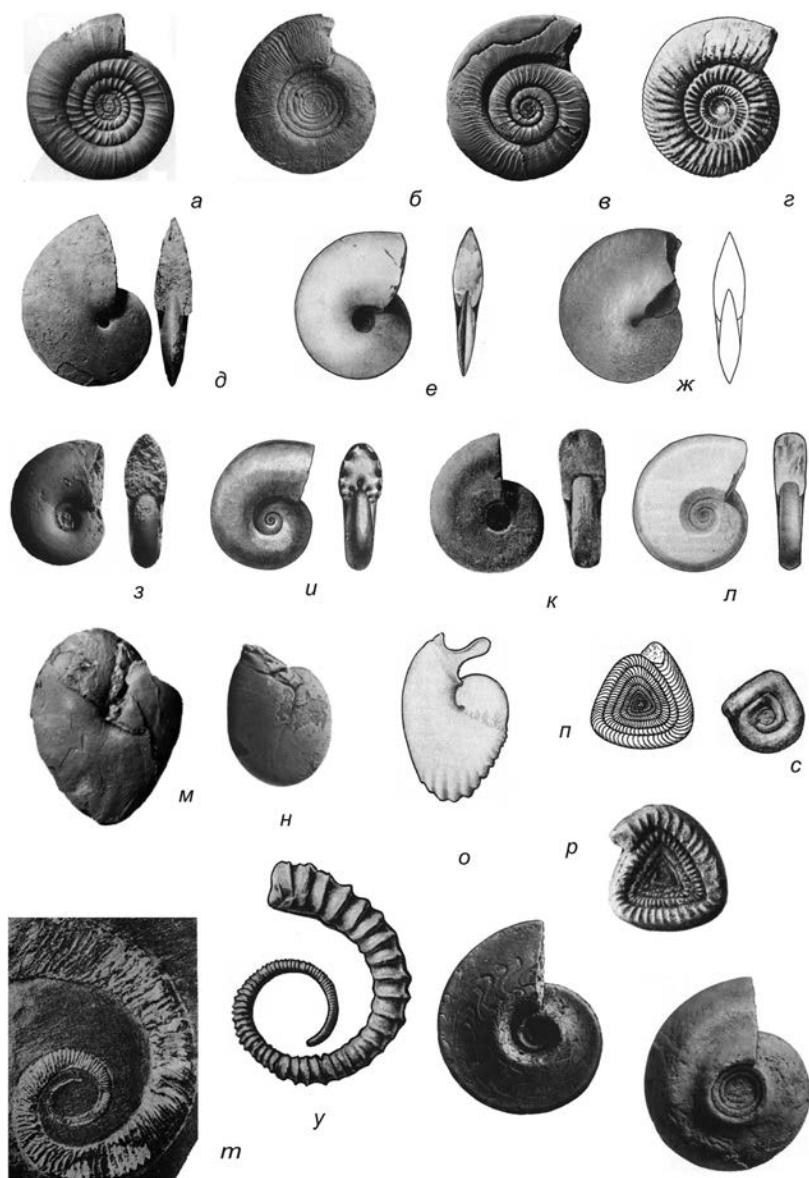
Система палеозойских аммоноидей постоянно изменяется и дополняется не только появляющимися новыми данными, но и вследствие применения новых подходов. В настоящее время подкласс *Ammonoidea* включает десять (Leonova, 2002) или девять (Шевырев, 2006) отрядов. Отряды *Anarcestida*, *Tornoceratida*, *Clymeniida*, *Goniatitida*, а также *Praeglyphioceratida* и *Prolecanitida* (Leonova, 2002) или *Medlicottiida* – по версии Шевырева (2006) были палеозойскими, оставшиеся четыре: *Ceratitida* (преимущественно мезозой), *Phylloceratida*, *Lytoceratida* и *Ammonitida* существовали в мезозое. Аммоноидеи являются классической группой вымерших животных, которая вот уже полтора века служит модельным объектом, на котором хорошо прослеживаются многие явления эволюционного процесса. Для палеозойских аммоноидей изучены многочисленные гетехронии: ускорение и запаздывание в развитии отдельных структур, изменение направления развития, мозаичность (Леонова, 2014; Leonova, 2015); явления вариабельности (Леонова, 2016). В данной работе основное внимание уделяется разнообразным параллелизмам, которые необычайно широко распространены во всех отрядах аммоноидей. Выявление причин и направлений этих процессов дает новые возможности и для решения проблем систематики.

Специальной работой, посвященной явлениям параллелизма среди ископаемых цефалопод, была статья Б.И. Богословского и В.Н. Шиманского (1990). Они рассмотрели множество проявлений «повторения» и «копирования» среди представителей двух подклассов, наутилоидей и аммоноидей. Авторы использовали термин «конвергенция», считая его наиболее общим в описании проявления сходства, как среди близкородственных, так и далеких по происхождению организмов, объединяя им такие понятия как параллелизмы, гомеоморфия и собственно конвергенция. В основном это были примеры появления одних и тех же или очень близких признаков в двух подклассах головоногих. Связывая конвергентное развитие с меняющимися жизненными

обстановками, они отмечали, что усиление этих процессов предшествовало периодам массовых вымираний, «в эти отрезки времени возникала ситуация «напряженности» в биосфере, когда разные группы приспосабливались к измененным условиям жизни, не всегда благоприятным. Появление «подражателей» говорит о еще большей пластичности организмов, о способности групп к быстрой радиации» (Богословский, Шиманский, 1990, с. 14). Авторы совершенно справедливо отмечали, что эти явления необычайно усложняют классификацию и затрудняют установление филогенетических связей.

Оценивая критерии параллелизма и конвергенции, Л.П. Татаринев (1987) пишет о тесном переплетении тех и других изменений, что затрудняет возможность четкого определения понятия «параллелизм». В этой работе Татаринев дает наиболее близкое мне понятие параллелизма, указывая, что его проявления в «одних признаках постоянно сопровождаются дивергенцией в других. Сходство при параллельном развитии объясняется не только простой общностью происхождения, но и проявлением в эволюции латентных потенциалов, заложенных в механизмах морфогенеза, генотипе, метаболизме. Но все латентные потенциалы, лежащие в основе параллелизмов, приводятся в действие, как мы полагаем, давлением естественного отбора. Даже самые глубокие параллелизмы идут в направлении отбора, а не вопреки ему; внутренние потенциалы лишь канализируют направления преобразований, придавая им сходное фенотипическое выражение» (Татаринев, 1987, с. 86). Такая трактовка представляется более полно отражающей не только сходство отдельных признаков, но и подобие филогенеза во многих родственных и достаточно далеких филогенетических линиях. Этот подход позволяет проводить анализ параллельного развития определенных структур в отдельных таксонах или общее направление эволюции целых групп, в результате чего, могут быть более реалистично реконструированы пути морфогенеза в подклассе аммоноидей. При рассмотрении «сходства» и «повторений» среди подкласса аммоноидей мы будем использовать термин параллельное развитие или параллелизм.

Параллельное развитие у аммоноидей обычно проявляется по одной из трех основных групп диагностических признаков – форме раковины, скульптуре и структуре лопастной линии. Многие, но далеко не все, примеры параллелизмов формы раковины продемонстрированы на рис. 1. Примеры параллельного развития раковины столь многочисленны, что мы смогли продемонстрировать лишь отдельные иллюстрации к наиболее ярким, маргинальным проявлениям этих характеристик. Наиболее «обычные» морфотипы палеозойских аммоноидей, как например, пахионовые или дисконовые, умеренно инволютные или умеренно эволютные раковины, на рисунке не показаны. Очень эволютную, офиоконовую форму (рис. 1, *a-z*) можно наблюдать во всех отрядах на всем протяжении существования подкласса от раннего девона и до конца мела, которая характерна как для «экзо-



**Рис. 1.** Параллелизмы формы раковины у представителей разных отрядов аммоноидей. Офиоконовые: *а* – отр. Clymeniida, *Platyclymenia annulata richteri* Wedekind, верхний девон, фамен; *б* – отр. Goniatitida, *Eothinites kargalensis aktubensis* Ruzhencev, нижняя пермь, артинский ярус; *в* – отр. Ceratitida, *Paracelites elegans* Girty, средняя пермь, роуд; *г* – отр. Ammonitida, *Bigotites petri* (Nicollesco), средняя юра, байос.

Линзовидные: *д* – отр. Gephuroceratida, *Carinoceras menneri* G. Ljaschenko, верхний девон, франский ярус; *е* – отр. Ceratitida, *Carnites floridus* (Wulfen), верхний триас, карний; *ж* – отр. Ammonitida, *Saynella clypeiformis* (d'Orbigny), нижний мел, готерив.

Дарэлитовые: *з* – отр. Prolecanitida, *Daraelites pamiricus* Toumanskaya, нижняя пермь, кунгур; *и* – отр. Phylloceratida, *Rhacophyllites neourensensis* (Quenstedt), верхний триас, норий.

Проноритовые: *к* – отр. Prolecanitida, *Neopronorites carboniferous* (Karpinsky), верхний карбон, гжель; *л* – отр. Ammonitida, *Neolissoceras grasianum* (d'Orbigny), верхняя юра, титон.

тического» отряда климений, характеризующихся дорсальным положением сифона, так и для многих гониатитид, цератитид, а также юрско-меловых аммонитид и литоцератид. Также достаточно часто возникал противоположный морфотип – линзовидной, совершенно инволютной раковины с приостренной вентральной стороной (рис. 1, *д–ж*). Подобная форма раковины наблюдается у отдельных представителей почти всех отрядов, начиная с эйфельских агониатитид и кончая меловыми аммонитами. Очень специфическая форма раковин, характерная для каменноугольно-пермских дарэлитид (отр. Prolecanitida), повторяется у некоторых представителей мезозойских Phylloceratida (рис. 1, *з–и*). Характерная для проноритид (также отряд Prolecanitida) форма с уплощенными боковыми сторонами известна и у мезозойских Ammonitida (рис. 1, *к–л*). Наиболее интересны примеры параллелизмов, повторяющих «неправильные», искаженные спирали. Сердцевидным последним оборотом характеризуются раковины представителей одного подотряда Cyclolobina (отряд Goniatitida, пермь): роды *Cardiella* и *Hyattoceras* и более далеких мезозойских аммоноидей, например, род *Cyrtosiceras* (отр. Ammonitida) (рис. 1, *м–о*). Появление раковин с треугольным навиванием (хотя бы на начальных оборотах) происходило неоднократно в истории группы, у фаменских климений, каменноугольных гониатитов и триасовых цератитов (рис. 1, *н–с*). Ротоконовые раковины с оттянутым умбиликальным краем появлялись в истории группы также несколько раз, наиболее характерны они для позднепермских цератитов (сем. Aгахoceratidae), но известны отдельные примеры и среди каменноугольных гониатитов (рис. 1, *ф–х*). Развернутые или неплотно свернутые спирали характеризовали как самых первых представителей подкласса в конце раннего девона, так и некоторых мезозойских гетероморф (рис. 1, *м–у*). Даже такой краткий обзор показывает широчайшее распространение параллельного развития формы раковины.

Кроме сходства конкретных форм, параллелизмы хорошо прослеживаются в общей направленности изменения раковины внутри отдельных филогенетических ветвей. Таких направлений несколько. Для одних групп характерно развитие в сторону увеличения инволютности *Propopoceras* →

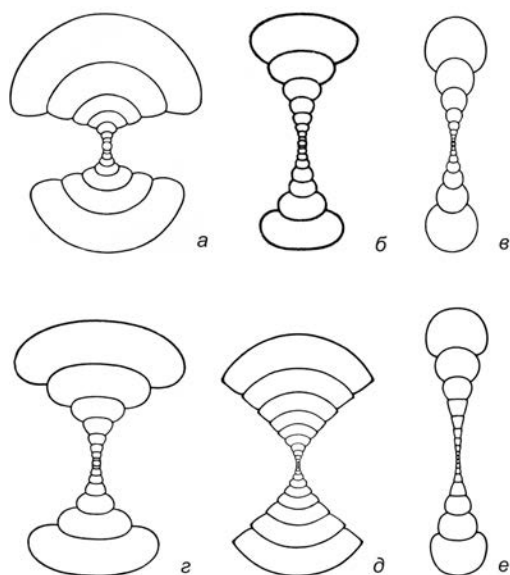
Сердцевидные: *м* – отр. Goniatitida, *Cardiella amygdala* Leonova, нижняя пермь, кунгур, *н* – отр. Goniatitida, *Hyattoceras geinitzi* Gemmellaro, средняя пермь, ворд; *о* – отр. Ammonitida, *Cyrtosiceras macrotelus* (Oppel), верхняя юра, Золенгофенские сланцы.

С треугольным навиванием: *н* – отр. Clymeiida, *Solilymenia paradoxa* (Munster), верхний девон, фамен, *р* – отр. Goniatitida, *Trigonogastrioceras uralicum* Librovtich, средний карбон; *с* – отр. Ceratitida, *Indoceltites trigonalis* Diener, средний триас, ладин.

Развернутые: *т* – отр. Agoniatitida, *Anetoceras arduennense* (Steininger), нижний девон, эмс; *у* – отр. Lytoceratida, *Spiroceras bifurcati* (Quenstedt), средняя юра, байос.

Ротоконовые: *ф* – отр. Goniatitida, *Tectirectites hodsoni* Ruzhencev et Bogoslovskaya, нижний карбон, башкир; *х* – отр. Ceratitida, *Araxoceras latum* Ruzhencev, верхняя пермь, чансин.

Источники иллюстраций: Treatise on invertebrate paleontology, 1957; Богословский, 1969; 1971; Николаева, Богословский, 2005; Furnish et al., 2009.



**Рис. 2.** Параллельные изменения формы раковины в рядах: *Glaphyrites* (а) → *Eoasianites* (б) → *Svetlanoceras* (в) и *Juresanites* (г) → *Metalegoceras* (д) → *Eothinites* (е); ранняя пермь.

*Pamiropopanoceras* → *Epitauroceras*, сем. Popanoceratidae) или эволютивности (филогенетический ряд *Pamirioceras* → *Pamiritella* → *Palermites* → *Sizilites* → *Doryceras*, сем. Adrianitidae), в других – увеличивается или уменьшается относительная ширина раковины, модифицируется вентральная сторона (сужение, расширение, уплощение, приострение, образование килей), происходят изменения боковых сторон, изменяется характер умбилика и умбиликального перегиба. Примером параллельного изменения формы раковины в сторону увеличения эволютивности и уменьшения ширины оборотов служит развитие филогенетических рядов *Glaphyrites* → *Eoasianites* → *Svetlanoceras* и *Juresanites* → *Metalegoceras* → *Eothinites* (рис. 2).

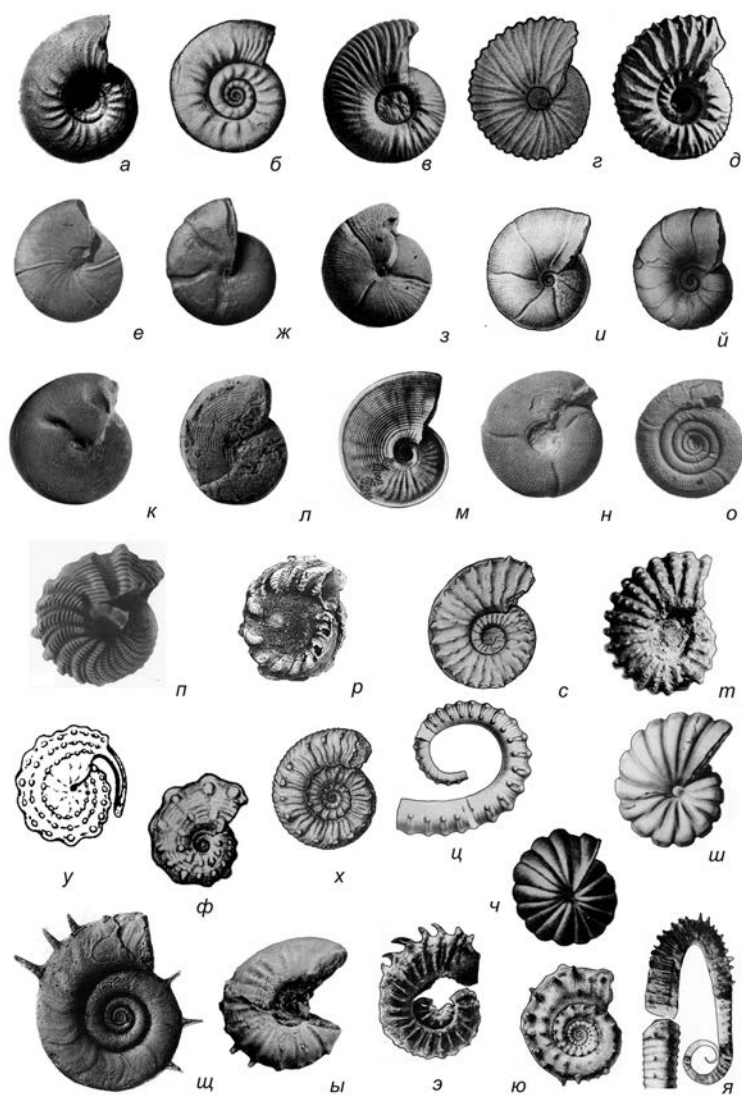
Не менее часты и параллели во второй группе признаков аммоноидей: в формировании скульптуры. Например, поперечная скульптура может быть представлена различными ребрами и ламеллами. Среди этих элементов есть множество, обладающих специфическими деталями, которые можно проследить в самых разных группах аммоноидей в различные геологические эпохи. Эволютивные раковины с короткими ребрами в умбиликальной зоне присутствовали практически во всех отрядах с девона по мел (рис. 3, а–б), так же, как и с выпуклыми дихотомирующими ребрами (рис. 3, в–д). Более тонкие и менее выпуклые ламеллы известны для представителей всех отрядов на протяжении всей истории подкласса (рис. 3, е–и). Различные модификации продольной скульптуры (лиры, спиральные ребра) распространены не менее широко. Классическим примером лиратной скульптуры может служить позд-

непалеозойский род *Agathiceras* (отр. Goniatitida). Кроме гониатитид такая скульптура прослеживается и у триасовых цератитов, и у более молодых аммонитов (рис. 3,к–м). Еще один из видов классической скульптуры – сетчатая. Она также была широко распространена и у палеозойских, и у мезозойских форм, отличаясь степенью интенсивности продольных или поперечных элементов, при этом имеются примеры повторения очень близких модификаций у филогенетически далеких групп (рис. 3,н–о). Особый интерес представляют «экзотические» типы скульптуры, представленные сочетаниями самых разнородных и часто гипертрофированных элементов: поперечных валиков с продольными ребрышками, бугорками и шипиками (рис. 3,п–т), бугорками различных размеров и формы (рис. 3,у–ц), веерообразными «лепестками» (рис. 2,ч–ш), шипами разной формы и величины (рис. 3,щ–я). Все эти формы возникали многократно в самых разных филогенетических группах на протяжении всей истории существования аммоноидей. Следует отметить, что наибольший расцвет подобных экзотов пришелся на вторую половину мезозоя – конец существования подкласса.

Как следует из приведенных выше примеров, практически все типы формы раковины и скульптуры появились на ранних стадиях существования подкласса, еще раз подтверждая справедливость гипотезы архаического многообразия. За длительную историю существования подкласса (около 340 млн. лет) эти морфотипы неоднократно появлялись снова и снова в самых разных группах.

Структура лопастной линии и ее изменения являются для палеозойских аммоноидей наиболее существенным диагностическим признаком. Тем не менее, и здесь нередко прослеживаются параллелизмы, что усложняет работу систематика. В самой общей форме параллелизм проявляется, как тенденция к усложнению, которая прослеживается в каждой крупной группе. Примером крайнего выражения этой тенденции могут служить необычайно сложные «аммонитовые» линии представителей трех отрядов: палеозойского Goniatitida, триасового Ceratitida и юрско-мелового Ammonitida (рис. 4). Здесь стоит отметить, что в отличие от формы раковины и скульптуры, не все типы лопастных линий появились в девоне. В это время наблюдается действительно архаическое многообразие линий в разных, часто немногочисленных и коротко существовавших группах (рис. 5). Это и очень простые – трехлопастные и многолопастные (до 52 лопастей) линии, со сложными вентральными лопастями, но «цератитовых» и «аммонитовых» линий у древнейших представителей подкласса не обнаружено. По-видимому, такие морфотипы явились продуктом длительной эволюции, первые из которых появились в конце карбона и перми.

Параллельное развитие может носить и более специфический характер однотипного расчленения и аналогичного развития дополнительных лопастей, как, например, у представителей Maratonitidae, Vidrioceratidae и



**Рис. 3.** Параллелизмы скульптуры у представителей разных отрядов аммоноидей. Поперечная скульптура. Короткие ребра: *а* – отр. Clymeiida, *Rectoclymenia lyrata* Nikolaeva et Bogoslovsky, верхний девон, фамен; *б* – отр. Ceratitida, *Pseudoaploceras vogdesi* (Hyatt), средний триас, анизий. Дихотомизирующие ребра: *в* – отр. Goniatitida, *Decorites crassicostatus* Ruzhencev et Bogoslovskaya, нижний карбон, серпухов; *г* – отр. Ceratitida, *Anatomites rotundus* Mojsisovics, верхний триас, карний-норий; *д* – отр. Ammonitida, *Prorasenia quenstedti* Schindewolf, верхняя юра, киммеридж. Ламеллы: *е* – отр. Tornoceratida, *Imitoceras varicosum* (Schindewolf), верхний девон, фамен; *ж* – отр. Praeglyphiocerata, *Praeglyphioceras pseudosphaericum* (Frech), верхний девон, фамен; *з* – отр. Goniatitida, *Delepinoceras bressoni* Ruzhencev, нижний карбон, серпухов; *и* – отр. Phylloceratida, *Holcophylloceras guettardi* (Raspail), нижний мел, апт; *й* – отр. Ammonitida, *Desmoceras latidorsatum* (Michelin), нижний мел, альб.

Продольная скульптура: *к* – отр. Goniatitida, *Agathiceras sueesi* Gemmellaro; *л* – отр. Ceratitida, *Phyllocladiscites acheshbokensis* Shevurev, средний триас, анизий; *м* – отр. Ammonitida, *Amaltheus pseudamaltheus* Frebold, нижняя юра, плинсбах.

Сетчатая скульптура: *н* – отр. Goniatitida, п/отр. Goniatitina, *Chumazites primus* Ruzhencev et Bogoslovskaya, нижний карбон, башкир; *о* – п/отр. Adrianitina, *Adrianites elegans* Gemmellaro, средняя пермь, ворд.





**Рис. 4.** Параллелизмы в усложнении лопастной линии у представителей разных отрядов аммоноидей: *a* – отр. Goniatitida, *Timorites siggillarius* Ruzhencev, средняя пермь, кэпитен; *б* – отр. Ceratitida, *Joannites johannisaustriae* (Klipstein), средний триас, анизий; *в* – отр. Ammonitida, *Forbesiceras largilliertianum* (d'Orbigny), верхний мел, сеноман.

Рораносератидае немногочисленные лопасти имеют по несколько зубцов в основании (рис. 6). Однотипное деление наружной боковой лопасти на три глубоких цельнокрайних, близких по форме параллельно возникло в двух надсемействах аммоноидей Agathiceratoidea и Adrianitoidea, относящихся к разным подотрядам. Подобных примеров можно привести очень много практически во всех группах аммоноидей.

Относительно мало изученным проявлением параллелизма является однотипное изменение внутреннего участка лопастной линии. Нужно заметить, что этой части сутуры большинством исследователей уделяется недостаточно внимания, несмотря на высокую таксономическую значимость. Последняя обусловлена высокой консервативностью структур, расположенных внутри спирали и практически не подверженных внешним воздействиям. По-видимому, в связи с необходимостью дополнительных усилий и затрат времени на столь кропотливую работу очень немногие палеонтологи исследуют этот признак, даже обладая необходимым материалом. Следует отметить, что результаты таких работ позволяют решить многие вопросы систематики. Например, только изучение внутренней части лопастной линии позволило нашим американским коллегам (Miller, Furnish, 1939) разделить представителей двух надсемейств Agathiceratoidea и Adrianitoidea, в то время как наружная часть сутуры их представителей очень похожа.

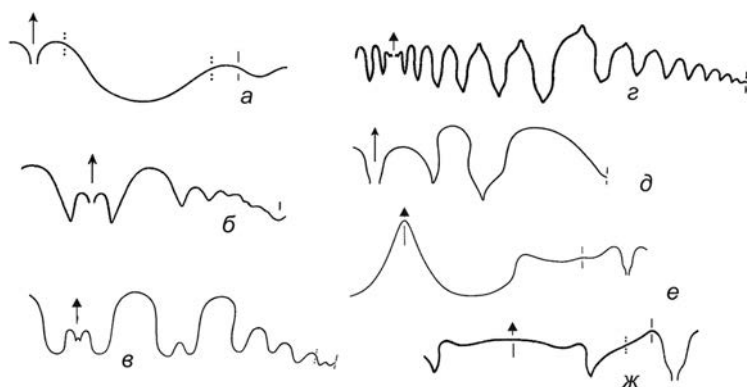
Сложные поперечные валики: *n* – отр. Tornoceratida, *Sangzhites aberrans* Zhao et Zheng, средняя пермь, ворд; *p* – отр. Goniatitida, *Nodogastrioceras discum* Ma et Li, средняя пермь, роуд; *c* – отр. Ceratitida, *Kellnerites bosnensis* (Hauer), средний триас, анизий; *m* – отр. Ammonitida, *Douvilleiceras mammilatum* (Schloth.), нижний мел, альб.

Бугорки: *y* – отр. Tornoceratida, *Elephantoceras nodosum* Zhao et Zheng, средняя пермь, роуд; *ф* – отр. Ammonitida, *Phlycticeras pustulatum* (Rein.), средняя юра, келловей; *x* – отр. Ceratitida, *Tretidites huxleyi* Mojsosovics, верхний триас, норий; *ц* – отр. Lytoceratida, *Anisoceras saussureanum* (Pictet), нижний мел, альб.

Лепестки: *ч* – отр. Ceratitida, *Leconteiceras californicum* (Huatt), верхний триас, карний; *ш* – отр. Ammonitida, *Pulchellia galeata* (Buch), нижний мел, баррем.

Шипы: *щ* – отр. Clymeiida, *Spinoclymenia aculeata* Bogoslovsky, верхний девон, фамен; *ы* – отр. Goniatitida, *Pseudagathiceras spinosum* Miller, средняя пермь, ворд; *э* – отр. Ammonitida, *Eoderoceras bispinigerum* (Buck.), юра, синемюр; *ю* – отр. Ammonitida, *Neocosmoceras sayni* (Simionesku), нижний мел, берриас; *я* – отр. Lytoceratida, *Idiohamites spiniger* (J.Sow.), нижний мел, альб.

Источники иллюстраций: Treatise on invertebrate paleontology, 1957; Богословский, 1969; 1971; Руженцев, Богословская, 1971; Николаева, Богословский, 2005; Furnish et al., 2009.



**Рис. 5.** Разнообразие лопастных линий девонских аммоноидей: *a* – *Teicherticeras pyshmensse* Bogoslovsky, эмс (отр. Anarcestida, Agoniatitina); *б* – *Komioceras stuckenbergi* (Holz.), фран (отр. Anarcestida, Gephuroceratina); *в* – *Devonopronorites ruzhencevi* Bogoslovsky, фран (отр. Anarcestida, Gephuroceratina); *г* – *Beloceras sagittarium* (Sandb. et Sandb.), фран (отр. Anarcestida, Gephuroceratina); *д* – *Sporadoceras inflexum* Wedekind, фамен (отр. Tornoceratida) и *е* – *Falcicylmenia akutissima* Nikolaeva et Bogoslovsky, *ж* – *Lissoclymenia wocklumeri* (Wedekind), фамен (отр. Clymeniida).

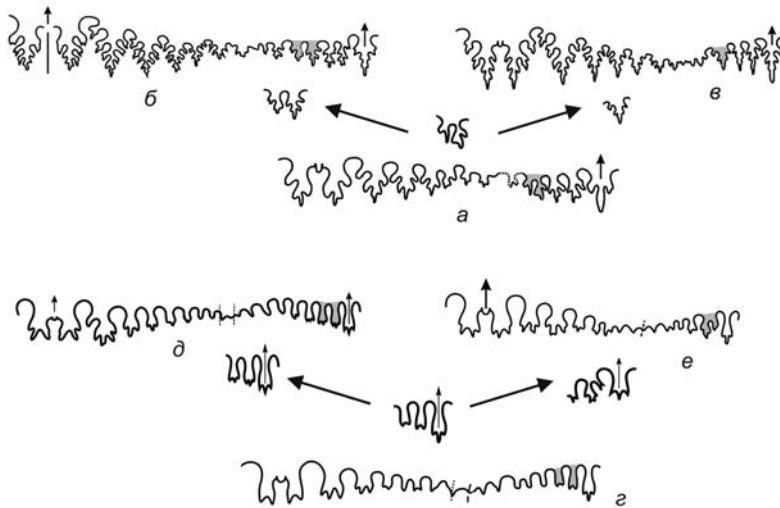
Источники иллюстраций: Богословский, 1969; 1971; Николаева, Богословский, 2005.

Другим примером может служить параллельное развитие внутреннего участка лопастной линии в двух достаточно далеких филогенетических группах – семействах Perrinitidae и Popanoceratidae. Наружная часть лопастной линии развивалась одинаково в каждом из двух подсемейств каждого семейства: путем увеличения числа лопастей и усиления их рассеченности, а внутренний отрезок изменялся в разных филолиниях по-разному (Leonova, 2002). У перринитид в подсемействе Perrinitinae



**Рис. 6.** Однотипное расчленение лопастей у представителей: *a* – сем. Maratonitidae, *Kargalites basarensis* (Toumanskaya), *б* – сем. Vidrioceratidae, *Prostacheoceras oshense* (Toumanskaya), *в* – сем. Popanoceratidae, *Pamirpopanoceras meridionale* Leonova, нижняя пермь, кунгур.

число внутренних боковых лопастей оставалось неизменным. В подсемействе Paraperrinitinae третья внутренняя боковая лопасть в ходе онтогенеза полностью разделилась на две самостоятельных, а у поздних представителей и четвертая внутренняя боковая лопасть в дальнейшем разделилась на три (рис. 7, *a*, *б*). Эти ветви отличались не только морфологически, но и были разделены биогеографически: представители одной из них населяли бассейны Западного полушария, а другой – тетические. Во втором семействе Popanoceratidae в первой



**Рис. 7.** Параллелизмы в развитии внутреннего участка лопастной линии у Perrinitidae: *a* – *Properrinites*, *б* – *Perrimetanites*, *в* – *Perrinites* и Popanoceratidae: *z* – *Propopanoceras*, *д* – *Eritauroceras*, *е* – *Popanoceras*; выделена модифицирующаяся внутренняя боковая лопасть.

филолинии (подсем. Popanoceratinae) – первая и вторая внутренние боковые лопасти сливаются в одну, причем этот признак прогрессирует в процессе филогенеза. У конечного члена ряда *Propopanoceras* → *Popanoceras* → *Neopopanoceras* первая внутренняя боковая лопасть представляет собой лишь небольшой зубец в верхней части второй внутренней боковой лопасти (рис. 7, *з*). Во втором подсемействе Ramipopanoceratinae они сохраняют свое раздельное положение на всем протяжении существования группы (Леонова и др., 2005).

Как уже указывалось, наиболее общим проявлением параллельного развития многочисленных, не связанных родством групп является усложнение структуры лопастной линии, которое сопровождается увеличением размеров раковины, уменьшением ее относительной ширины, что говорит о прогрессивном направлении развития таксона. При этом особым случаем является выявленный среди нескольких филогенетически разобщенных групп аммоноидей параллелизм пedomорфных изменений, связанный не только с упрощением лопастной линии, но и с дегенеративными изменениями раковины (уменьшение размеров, увеличение относительной ширины оборота и др.), например, у *Propinacoceras* → *Difuntites* и *Almites* → *Pseudovidrioceras* (рис. 8). Подобное параллельное развитие может служить показателем внешних воздействий, вызывающих регрессивные тенденции. Скорее всего, сокращение предкового онтогенеза, с фиксацией ювенильных состояний признаков на дефинитивной стадии, происходило в условиях стресса во время экологических кризисов.

По времени проявления параллелизмы делятся на синхронные и асинхронные. Одним из примеров синхронных параллелизмов может служить возник-

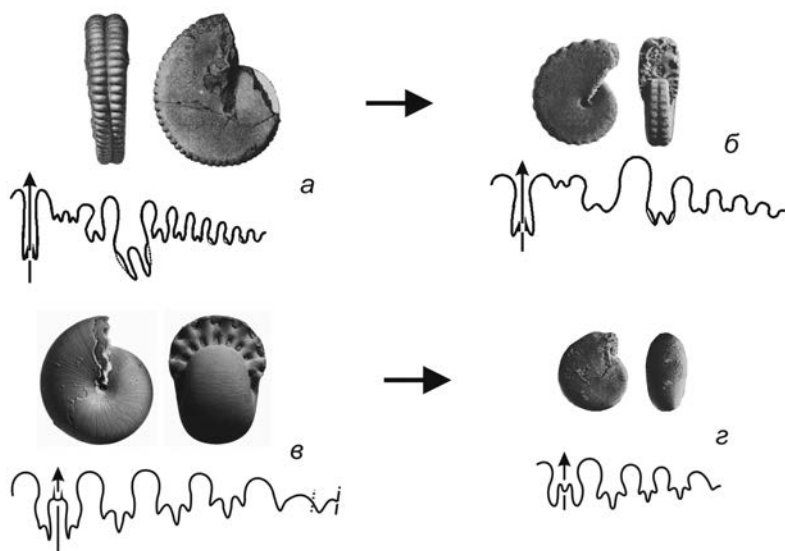


Рис. 8. Параллелизм педоморфных изменений: *a* – *Propinacoceras* → *Difuntites* (отр. Prolecanitida), *б* – *Almites* → *Pseudovidrioceras* (отр. Goniatitida).

новение регрессивных филогенетических линий. Примером может служить развитие подсемейств Neopronoritidae (конечный член ряда *Neopronorites*), Marathonitinae (конечный член ряда *Pseudovidrioceras*) в конце кунгура, Pamiritellinae (конечный член ряда *Doryceras*) и Aristoceratinae (конечный член ряда *Aristoceratoides*) в конце ворда. В ряде случаев это наблюдение перекликается с выводом Богословского и Шиманского (1990) о массовом проявлении конвергенции перед крупными кризисами. Но в данном случае, мы говорим не об отдельных сходных признаках, а об общем направлении в развитии нескольких филогенетических линий.

Примером общего проявления асинхронного параллелизма может служить возникновение гетероморфных раковин у аммоноидей. Настоящие гетероморфы появлялись трижды в истории подкласса: в конце триаса (граница нория и рэта), в средней юре (поздний байос – средний келловей) и на границе мела. Разные авторы объясняют их появление либо как свидетельство филогенетической деградации перед вымиранием, либо как экологическое приспособление к изменяющейся среде (Shevyrev, 2005). Возникновение настоящих гетероморф (т. е. связанных с частичным или полным разворачиванием раковины, отклонением от планоспирального навивания и приобретением самых разнообразных форм) известно у представителей отрядов Ceratitida (конец триаса) и Lytoceratida (средняя юра – мел). Некоторые искажения в планоспиральном навивании (на ранних оборотах или на последнем) зафиксированы у редких представителей отрядов Cluemenia (конец девона), Goniatitida (карбон, пермь) и Ammonitida (юра – мел). Причиной появления подобных форм, скорее всего, был целый комплекс причин, как биотических (латентные возможности отдаленно родственных групп), так и абиотических, связанных с критическими изменениями условий среды.

Более узким примером асинхронного параллелизма в двух группах, не связанных близким родством может служить разделение умбиликальной лопасти на три самостоятельных у представителей в семействах *Metalegoceratidae* и *Spirolegoceratidae* (рис. 9). Это увеличение числа лопастей путем деления произошло в первой группе в сакмарском веке ранней перми, а во второй повторилось в роудском веке средней перми. По нашим представлениям это связано с наличием у этих семейств общих предковых форм, принадлежащих одному надсемейству *Neococeratoidea* (род *Eoasianites* для первого и род *Tumaroceras* для второго, также связанные между собой как предок и потомок). К сожалению, даже в последнем ревизованном издании Третиза (Furnish et al., 2009) авторы не признают фактора независимого параллельного развития, а рассматривают спиroleгоцератид в составе семейства *Metalegoceratidae*.

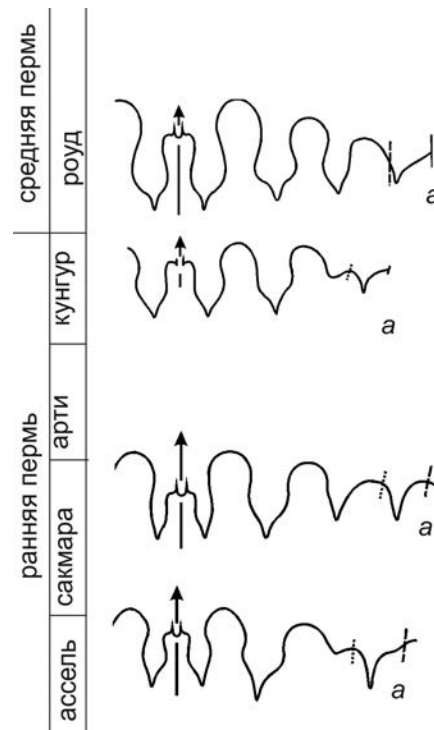
Подводя итог, можно сделать следующие заключения.

1. Параллелизмы у аммоноидей проявляются как в сходстве отдельных признаков, так и в конкретных направлениях и общих тенденциях развития, т. е. на всех уровнях системы.

2. Параллелизмы усложняют восприятие общей картины развития и затрудняют построение классификации, особенно это касается сходства отдельных признаков. С другой стороны, они являются свидетельствами общности происхождения нескольких, более или менее отдаленно родственных групп.

3. Как синхронное, так и асинхронное параллельное развитие целых групп или филолиний вызвано латентными потенциями и стимулировано сходными внешними воздействиями.

Статья подготовлена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов», Подпрограмма 2.



**Рис. 9.** Асинхронный параллелизм в развитии лопастной линии сем. *Metalegoceratidae*: а – *Juresanites primitivus* Maximova, б – *Metalegoceras evolutum* (Haniel) и сем. *Spirolegoceratidae*: в – *Epijuresanites vaigachensis* Bogoslovskaya, г – *Sverdrupites harkeri* Ruzhencev.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богословский Б.И.* Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты. М.: Наука. 1969. Тр. ПИН АН СССР. Т. 124. 341 с.
- Богословский Б.И.* Девонские аммоноидеи. II. Гониатиты. М.: Наука. 1971. Тр. ПИН АН СССР. Т. 127. 228 с.
- Богословский Б.И., Шиманский В.Н.* Роль конвергенции в историческом развитии наутилоидей и аммоноидей // Ископаемые цефалоподы / Ред. А.А. Шевырев, В.Н. Шиманский. М.: Наука. 1990. Тр. ПИН РАН. Т. 243. С. 5–15.
- Бойко М.С., Леонова Т.Б., Линь Му.* Развитие пермского семейства *Metalegoceratidae* (Goniatitida, Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2008. № 6. С. 15–25
- Леонова Т.Б.* Гетерохронии в эволюции палеозойских аммоноидей. Сб. мат. конф. «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия». М.: ПИН РАН. 2014. С. 164–177.
- Леонова Т.Б.* Основные направления эволюции пермских аммоноидей // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 26–36.
- Леонова Т.Б., Кутыгин Р.В., Шиловский О.П.* Новые данные о составе и развитии пермского надсемейства *Rorapocerataseae* (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 20–29.
- Леонова Т.Б., Шиловский О.П.* Развитие пермского семейства *Spirolegoceratidae* (Goniatitida, Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2007. № 1. С. 27–36.
- Марков А.В., Наймарк Е.Б.* Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. Тр. ПИН РАН. Т. 273. М.: ГЕОС. 1998. 318 с.
- Николаева С.В., Богословский Б.И.* Девонские аммоноидеи. IV. Климении (подотряд *Slumeniina*). М.: Наука. 2005 (Тр. ПИН РАН. Т. 287). 220 с.
- Расницын А.П.* Проблема ранга в таксономии // Систематика и филогения беспозвоночных / Ред. В.В. Меннер. М.: Наука. 1990. С. 5–9.
- Руженцев В.Е.* Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // М.: Наука. 1960 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 33). 331 с.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Ранненамюрские аммоноидеи // М.: Наука. 1971 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 133). 382 с.
- Татаринов Л.П.* Параллелизмы и их эволюционное значение // Очерки по теории эволюции. М.: Наука. 1987. С. 44–88.
- Черных В.В.* Проблема целостности высших таксонов. Точка зрения палеонтолога. М.: Наука. 1986. 143 с.
- Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 3. Классификация бактритоидей и аммоноидей // Палеонтол. журн. 2006. № 2. С. 34–46.
- Шиманский В.Н.* К проблеме высших таксонов. Систематика и филогения беспозвоночных. М.: Наука. 1990. С. 13–19.
- Leonova T.B.* Permian ammonoids: classification and phylogeny // *Paleontol. j.* V. 36, suppl. 1. 2002. P. S1-S114.
- Leonova T.B.* Role of heterochronies in the morphogenesis of Paleozoic ammonoids // *Paleontol. j.* 2015. V. 49. No 14. P. 1616–1623.
- Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L. Mollusca 4. Cephalopoda. Ammonoidea / Eds W.J. Arkell, W.M. Furnish, B. Kummel, A.K. Miller, R.C. Moore, O.H. Schindewolf, P.C. Silvester-Bradley, C.W. Wright. Geol. soc. Amer., univ. Kansas press. Lawrence, Kansas. 1957. 490 p.*
- Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zhou Z.* *Treatise on invertebrate paleontology. Pt L: Mollusca 4, Revised. V. 2: Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitida and Prolecanitida) / Ed. P.A. Seldon. Lawrence: Geol. soc. Amer., univ. Kansas press. 2009. P. 1–258.*
- Shevyrev A.A.* Heteromorph Ammonoids of the Triassic: a review // *Paleontol. j.* V. 39, suppl. 5. 2005. P. S614–S628.

## The problems of ammonoid systematics: role of parallel development

**T.B. Leonova**

The paper discusses different variants of parallel development in the subclass Ammonoidea according to three main groups of morphological features: shape of shell, sculpture and structure of lobe line. Various types of parallel development of structures in orthogenetic or pedomorphic phylogenetic lines are analysed, as well as the cases of synchronous and asynchronous parallelism. The role of these processes in the ammonoid classification is discussed.

*Key words:* ammonoids, evolution, parallelism, morphogenesis, systematics.

УДК 612.014.462

## ПАЛЕОФИЗИОЛОГИЯ

**Ю.В. Наточин**

*Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова,  
Санкт-Петербургский государственный университет  
natochin1@mail.ru*

Данные палеонтологии, исследования в области эволюционной физиологии, биохимии предоставляют материал для разработки проблем палеофизиологии. К этому направлению может быть отнесен в соответствии с предложением Я.В. Самойлова анализ происхождения биолитов. В статье обсуждается возможность отнести к проблемам палеофизиологии вопросы происхождения жизни, протоклеток и их функций, реконструкцию функций у существовавших ранее организмов на основании найденных форм, сопоставления локализации отдельных органов и вызванных этим изменений структуры скелета, например, в случае солевых желез.

*Ключевые слова:* палеофизиология, происхождение жизни, гомеостаз, протоклетка, калий.

### ПАЛЕОЛИТЫ, ПАЛЕОФИЗИОЛОГИЯ

Термин палеофизиология был предложен в начале XX в. Яковом Владимировичем Самойловым. Палеонтология – наука об организмах, которые жили в былые геологические эпохи, об этом можно судить по ископаемым останкам или следам их жизни. В названии статьи использован иной термин и следует несколько слов сказать об истории его происхождения. Самойлов работал в 1-м Московском университете, по образованию минералог, геолог. Его коллегами были выдающиеся геологи академики В.И. Вернадский и А.Е. Ферсман. После скорострительной смерти Самойлова 29 сентября 1925 г. (1870–1925) была подготовлена и издана книга его трудов (Самойлов, 1929). Предисловие написали Вернадский и Ферсман, они дали объяснение замысла Самойлова при выборе научного направления – исследование биолитов. Кратко характеризуя научную судьбу Самойлова, они писали, что «...была

одна область, к которой он постепенно перешел, которая охватила все его научное мышление, которая исторически развивалась в его уме в сложных законах идейного творчества человека. Это – область вопросов о роли организмов в геохимических и геологических процессах земной коры». Он пришел к этому, «развивая свое научное исследование фосфоритов, и из частного случая черпал общие идеи» (Вернадский, Ферсман, 1929, с. 1). В сборник трудов Самойлова (1929) включены материалы по минералогии осадочных пород, исследованию агрономических руд, биогеохимии, изучению химического состава морей и живых организмов, минеральных остатков жизнедеятельности – биолитов, которые он относил к проблемам палеофизиологии.

Удалось найти факты, которые позволят понять предпосылки возникновения у Самойлова этого направления исследований – палеофизиологии. Следует заметить, что этот термин почти не использовался в последующие десятилетия. Самойлов, выпускник физико-математического факультета Новороссийского университета, с 1902 г. работал на кафедре минералогии Новоалександрійского института, а с 1906 г. был профессором Московского сельскохозяйственного института, где создал минералогический музей агрономических руд. Одновременно с 1907 по 1911 гг. Самойлов был приват-доцентом, а с 1917 по 1925 гг. – профессором Московского университета. В 1908 г. он организовал комиссию по геологическому исследованию фосфоритов в России, а в 1919 г. основал и возглавил Научный институт по удобрениям (позднее он получил название Научно-исследовательский институт по удобрениям и инсектофунгицидам имени Якова Самойлова – НИУИФ). Его исследования этих лет стали предтечей формирования у него образа нового направления науки палеофизиологии. В некрологе, написанном А.Д. Архангельским (1929), рассказано, как Самойлов пришел к проблеме биолитов. «В фосфоритах, которыми Я.В. Самойлов с этого времени начинает заниматься, он впервые сталкивается с минералом, не только обязанным своим происхождением организмам далекого геологического прошлого, но и играющим важную роль в жизни организмов современной нам эпохи и, в частности, в жизни человека», его интересовала проблема «о роли организмов в образовании минералов и горных пород вообще» (Архангельский, 1929, с. 7).

В 1929 г. Самойлов обосновывает геологическое значение работ в области палеофизиологии (палеобиохимии). «Участие организмов в образовании некоторых минералов не вызывает никаких сомнений. Различные минералы – биолиты – непосредственно или посредственно образуются в результате жизнедеятельности организмов» (Самойлов, 1929, с. 77). Здесь мы входим в совершенно новую и незнакомую область, для обозначения которой я считал бы наиболее подходящим название палеофизиология (палеобиохимия)» (там же, с. 87). Он считал, что биолиты можно рассматривать глазами геолога как образование минерала, но и взором физиолога, анализируя характер метаболизма у живых существ, выделивших это вещество.



## ПРОБЛЕМЫ ПАЛЕОФИЗИОЛОГИИ

Палеофизиология – несочетаемые, казалось бы, в одном термине два корня – палео – (греч.) древний и физиология – (физио – природа, логос – знание) – наука о функциях живых существ. Несводимость понятий объясняется тем, что физиологическую функцию осуществляет живой организм, а предметом изучения палеонтологии служат существа, которые жили в прошлые геологические периоды и сохранились в виде ископаемых останков или следов жизнедеятельности. Данные палеонтологии позволяют проводить реконструкцию форм, характеризовать ряд их биологических особенностей, способов питания, размножения существ былых эпох. Более того, представляется возможным подойти и к пониманию некоторых физиологических функций у этих форм. О подходах к проблемам палеофизиологии, кроме намеченного Самойловым изучения биолитов, пойдет речь в данной статье.

Разнообразие гипотез о происхождении жизни, путях и способах эволюции живых организмов не может не включать в обсуждение их функции, химические процессы, лежащие в их основе, естественно, стремление к интеграции знаний об эволюции целостных систем, организмов, необходимость видеть многоликость и многогранность процессов в существах, обитавших ранее и живущих в наше время. Что же может служить предметом палеофизиологии? Эволюция жизни, эволюция протоклеток, эволюция ограниченных мембраной клеток, появление первых многоклеточных организмов требует рассмотрения их связи со средой, ее химическим составом, экологических аспектов этой проблемы. В палеонтологии переплетено изучение организмов и среды их обитания. По анатомическим особенностям ископаемых остатков судят о возможном образе их жизни, среде обитания. В любом случае – жизнь на суше, в пресной воде, океане, приспособление к внешним условиям требует наличия механизма стабилизации водного режима, тех или иных физиологических способов адаптации к разным вариантам окружающей водной среды. Это заключение включает необходимость поиска у животных специальных органов осморегуляции, таких как почки, жабры, солевые железы. Хотя, казалось бы, они не должны оставить следов в палеонтологической летописи, но, думаю, это не совсем так. Адаптация к длительным перелетам над океаном у морских птиц, жизнь в море у рептилий зависит, в частности, от развития солевых желез. Они могут быть достаточно крупными, у современных форм они локализованы в области глазницы, носа и некоторых иных областях, что может найти отражение в изменении скелета таких зон. Сопоставление этих локусов у современных форм и их предшественников может быть использовано для понимания природы адаптации к разным вариантам водно-солевого режима, стать одним из разделов палеофизиологии.

Важным подходом к проблемам палеофизиологии является соотнесение физико-химических параметров среды обитания и особенностей адаптированного организма. Имеют значение многие параметры, но прежде всего надо назвать осмоляльность, концентрацию ионов металлов, определяющих

многие жизненные функции ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$ ), pH и др. (Smith, 1943, 1953). Осмоляльность среды названа первой в этом ряду, так как она имеет ключевое значение для стабилизации объема каждой клетки, регуляции этого параметра. Вкратце обсудим эту проблему. Мембрана клетки, будь то протоклетка или исключительно сложноорганизованная клетка у наиболее развитых форм на Земле, ограничивает перемещение веществ между ее содержимым и окружающей средой. У свободно живущих одноклеточных и клеток многоклеточного организма в плазматической мембране имеются молекулярные механизмы селективного транспорта в клетку или удаления из нее органических или неорганических веществ. Перемещение воды через мембрану зависит от наличия в ней аквапоринов, обеспечивающих движение воды по осмотическому градиенту. Такова картина у протоклеток и одноклеточных, у многоклеточных организмов имеется специальная система водно-солевого гомеостаза, которая строго следит за поддержанием постоянства физико-химических параметров внеклеточной жидкости (Гинецинский, 1964; Bentley, 2013). У гомеосмотических организмов стабилизирован состав их внеклеточной жидкости по отношению к внешней среде, ее осмотическое давление. Это исключительно важный параметр, так как он обеспечивает возможность стабилизации объема каждой из клеток живого существа.

Очевидно, что объекты палеонтологии не могут быть изучены стандартными методами измерения физико-химических параметров жидкостей внутренней среды, эта среда канула в вечность, а анализ проводится во взятых, извлеченных у живых существ пробах, концентрация веществ рассчитывается при строгом учете исходного количества воды. И все-таки необходим подход, чтобы сделать невозможное возможным. Однако некоторые пути анализа этой проблемы могут быть намечены в рамках сопоставления данных палеофизиологии и современной физиологии.

Вначале несколько аксиом. 1. Можно допустить, что принципы адаптации, приспособления (именно принципы, а не конкретные формы) к физико-химическим факторам внешней среды (соленость, доступность пресной воды, температура и т. п.), имеющих значение, и в наше время те же, что были и у вымерших форм, объектов палеонтологии. 2. Клетки, ткани, органы животных, существовавших миллионы лет назад, не сохранились. В то же время, если эти органы существовали, функционировали и они примыкали к костному скелету, обладали значительным объемом, то в костях могут быть изменения формы, лакуны, выемки и иные постоянно выявляемые изменения. Адаптация к морской среде у современных морских птиц, морских рептилий зависит от деятельности осморегулирующих органов, в частности, солевых желез. Они развиты у позвоночных, почки которых не обеспечивают эффективной осморегуляции при дефиците пресной воды. Одним из выдающихся открытий в физиологии водно-солевого обмена в середине XX в. было выяснение функций солевых желез, обнаруженных у рептилий и птиц. Основная функция этих желез состоит в секреции ионов  $\text{Na}$  из плазмы крови в просвет

протока, открывающегося у многих видов в полость носа. Солевая железа обеспечивает внепочечный путь экскреции солей для образования осмотически свободной воды. Солевые железы размещаются в разных участках тела животных. Они обнаружены у пустынных ящериц и игуан, у живущей в море *Amblyrhynchus cristatus* солевой железой служит латеральная носовая железа, у морских змей – задние подъязычные слюнные железы. У рептилий в пустыне они выделяют избыток ионов калия. В костях черепа у исчезнувших форм рептилий *Lanthanosuchus* найдены локусы, где могли размещаться солевые железы. Солевые железы, по-видимому, были у ископаемых крокодилов и некоторых вымерших морских птиц. Их нет у млекопитающих, почки которых обладают способностью к образованию осмотически высококонцентрированной мочи, но они найдены у современных рептилий и птиц.

Палеофизиология может стать новым инструментом, новым подходом в анализе проблем эволюции живых существ. Данных для разработки проблем палеофизиологии очень мало, но это направление может много дать для понимания картины макроэволюции в сочетании с новейшими данными в области эволюционной и молекулярной физиологии. Взвешенный анализ может позволить высказать обоснованное заключение о функции ряда органов у существовавших ранее животных. Методами этого направления служит весь доступный арсенал классической палеонтологии и современной физиологии, это открывает возможность иначе взглянуть на проблемы развития, по-новому рассмотреть некоторые морфологические данные и их функциональное значение, возможности жизни ископаемых форм. Эволюция архозавров привела к эндотермии, на Земле появляются способные летать рептилии птерозавры. Теплокровность появляется у предшественников птиц и млекопитающих. Это новое качество требует качественных изменений метаболизма, кровообращения, растет потребление кислорода, интенсивнее становится дыхание. Качественно меняется кровоток почек, в них появляются две зоны – кора и мозговое вещество, это обеспечивает качественно новую функцию почек – способность к осмотическому концентрированию мочи.

Оценка функциональных особенностей предков современных форм основана на выяснении особенностей сохранившихся структур скелета, зубов. Это легло в основу гипотез, касающихся среды обитания, способа передвижения, пищеварения, характера питания. В то же время, апеллируя к анатомо-физиологическим особенностям существующих форм, могут быть высказаны некоторые соображения об эволюции ряда других физиологических функций. Некоторые проблемы палеофизиологии могут быть сформулированы в виде нескольких положений. Прежде всего, речь может идти о процессах на ранней Земле, которые обеспечили возможность появления жизни, протоклеток, возникновения мембран как основы отделения живого от среды. Функции у свободно развивающихся клеток, появление и роль у них системы жидкостей внутренней среды, факты о развитии и функциях формирующихся животных в запечатленных структурах остатков органической жизни на Земле.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ

В истории человечества, в сознании многих, а может быть всех, уже в детстве возникает вопрос, на который хочется получить ответ – о происхождении жизни. Бунге (Bunge, 1898) высказал предположение, что жизнь зародилась в океане. В литературе XX в. сложилось устойчивое представление о связи происхождения жизни на Земле с морем. «Жизнь возникла в море. Высокая вероятность возникновения жизни именно в море подчеркивалась почти всеми. Мне также кажется это почти бесспорным» (Шноль, 1979, с. 95). А.Г. Гинецинский (1964, с. 9) писал: «В настоящее время никто не сомневается в том, что жизнь возникла в воде океана палеозойской эры, содержащей определенные соотношения одновалентных и двухвалентных катионов, которые с полным основанием могут быть названы биологическими». Полагают, что современные животные унаследовали неорганический состав крови от океанических предков, подобный морской воде (Проссер, 1977). Однако в начале 2000-х гг. возникла мысль, что это противоречит многим безусловно установленным фактам стало ясно, что в этом утверждении имеется ошибка, и жизнь не могла возникнуть в море (Наточин, 2005). Исследования водно-солевого обмена у животных и человека, проведенный нами анализ содержания ионов в клетках, органах, тканях сотен видов организмов, знакомство с многими данными литературы свидетельствует о том, что во внутриклеточной жидкости преобладают ионы калия, а в плазме крови, во внеклеточной жидкости доминируют ионы натрия (Проссер, 1977; Наточин, Шахматова, 2013). Разработанные в XX в. точные методы измерения концентрации ионов металлов позволили определить этот параметр в крови у огромного количества живых существ, в водной среде их обитания. Оказалось, что в воде морей и океанов преобладают ионы натрия, концентрация ионов калия низка. Качественно по соотношению этих катионов сыворотка крови человека и многих животных напоминает морскую воду. Среди них амфибии и птицы, рептилии и млекопитающие, моллюски и черви. Во всех случаях в отличие от плазмы крови в клетках этих организмов преобладали ионы калия, а доля катионов натрия была мала.

Клетки окружены мембраной, которая содержит ионные насосы, они обеспечивают ионную асимметрию, различие концентрации ионов в клетке по сравнению с окружающей их жидкостью, служит поддержанию градиента концентрации  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$ . Сказанное выше известно, и очевидно противоречие в утверждении о возникновении жизни в море – как же могла возникнуть первая калиевая клетка в натриевой среде? Вначале ведь надо было построить мембрану, создать и вмонтировать в нее ионные насосы. Они должны были выбрасывать натрий из цитоплазмы в морскую воду, а внутрь клетки нагнетать ионы калия. Если жизнь возникла в море, то в этой внешней среде вначале доминировали ионы натрия.

Необходимо было найти решение этого, казалось бы, неразрешимого парадокса. В имеющейся литературе, касающейся химического состава как древнего океана, так и современных океанов, обосновано положение о том, что в

морской воде преобладали ионы натрия на протяжении долгой истории Земли, хотя менялась их концентрация в морской воде (Богданов и др., 1978; Холленд, 1987). Как же в натриевой среде могла возникнуть калиевая клетка? Вся современная биология поддерживает принцип Вирхова, что клетка возникает только из клетки, иных вариантов не известно. Как же возникла первая клетка, как возникла ее первая мембрана, оберегающая калиевую цитоплазму?

Из сказанного, которое представляется логичным, следует, что первичная жизнь не могла возникнуть в морской воде, богатой солями натрия. Более того, выяснилось, что растворы с ионами натрия являются средой, мало пригодной для синтеза белков, в отличие от растворов солей калия (Спирин, Гаврилова, 1971). Сказанное выше приводит к неожиданной мысли, что жизнь появилась не в «натриевых» морях, а в водоемах первичной Земли, где преобладали соли калия, тогда же сформировалась первая мембрана протоклетки (Наточин, 2005, 2009). Такие организмы, окруженные плазматической мембраной, могли потом развиваться и приспосабливаться в водных средах с иной концентрацией солей. Возможен и близок этому иной сценарий, когда первичные элементы жизни имели инопланетное происхождение, но условия ранней Земли и калиевые водоемы благоприятствовали развитию протоклеток на нашей планете.

Среди современных живых организмов, адаптированных к многообразию условий Земли, имеются и сравнительно простые существа, и наделенные высоким интеллектом. Вначале, после формирования Земля была необитаемой планетой, впоследствии, сотни миллионы лет спустя, судя по сохранившимся свидетельствам, появлялись всё более развитые формы живых существ (Рич и др., 1997; Розанов, 2003, 2009). Проведенные исследования позволяют представить по-новому некоторые ключевые этапы пути эволюции живого, начиная с первых шагов жизни, что может служить начальной главой палеофизиологии. Речь идет об одной из ключевых проблем естествознания – проникновения в суть первых этапов возникновения жизни, попытки выяснения физико-химических основ этого явления, проникновения в суть этого самого явления возникновения жизни, пользуясь образом Б.Л. Пастернака – «Во всем мне хочется дойти до самой сути» (Пастернак, 1990, с. 87).

Безусловно, жизнь возникла во влажной среде, где в этот момент была вода и присутствовали необходимые неорганические и органические вещества. Это была среда, пригодная для живого существа, независимого от того, сформировалась ли жизнь на Земле или была привнесена на нее из космоса. Неорганические компоненты внешней среды, в которой возникла жизнь, должны были обеспечить протекание основного набора внутриклеточных реакций, последующих функций живого. К ним относится синтез органических веществ, реализация процессов биоэнергетики, сохранение и передача информации последующим поколениям, сигнализация внутри клетки и между клетками. Выше речь шла о формировании ионного состава цитоплазмы первой клетки, появлении первой окружающей ее мембраны. Каждой последующей клетке будет легче, она образуется из уже существующей особи, способной жить в определенных условиях и имеющей потенциал для приспособления к новым ситуациям. Но первая

особь – протоклетка – должна была впервые построить саму себя, сформировать собственную мембрану, отделить себя от окружающего ее пространства, иметь все необходимое для жизни в собственном пространстве. Очень важно: она должна была иметь свою собственную внутриклеточную среду. Хорошо известно, что физико-химические параметры внутри клеток живых существ разного уровня развития всегда отличаются от окружающей околоклеточной среды. Как было сказано выше, принципиальное, качественное отличие в том, что в цитоплазме клетки доминируют ионы калия, а в околоклеточной жидкости, плазме крови – ионы натрия. Как сформировать клетку с внутриклеточной жидкостью, богатой солями калия, в бассейнах, где доминировали среди катионов соли натрия? В то время, около 4 млрд. лет назад, не было ионных насосов, они являются белками. Возникло предположение, что на заре эволюции Земли в первые периоды после ее образования существовали водоемы, в которых преобладали соли калия, а не натрия (Наточин 2007). Суть нашей гипотезы в том, что на начальном этапе возникновения живого были качественно одинаковы физико-химические условия среды внутри образующейся клетки и вне ее, внешняя среда и среда в водоеме были подобны, не отличались по физико-химическим параметрам от внутриклеточной среды, соответствовали потребностям для осуществления всего комплекса метаболических процессов внутри клеток. Это позволило бы обеспечить работу зарождающихся биохимических систем протоклетки для следующего шага, когда будет необходим прототип аппарата системы передачи информации, чтобы сообщать следующим поколениям найденные решения и тогда исчезнет необходимость непрерывно изобретать уже возникшее, а можно будет сохранять информацию и передавать её последующим поколениям, появится прототип генома.

Анализ данных о минеральном составе рек, морей, океанов и пород (Холленд, 1989), экспериментальные работы по определению вымывания ионов из геологических пород в воду показали возможность существования обогащенных калием сред. Предположение нашло экспериментальное подтверждение в совместной работе с Э.М. Галимовым и его сотрудниками (Галимов, Рыженко, 2008; Наточин и др., 2008; Galimov et al., 2012). Еще один вариант обогащенной  $K^+$  среды найден в слюде, между слоями которой скапливались соли калия. Совместим с высказанной гипотезой и вариант, средой возникновения жизни в котором предполагаются геотермальные воды (Mulکیدjianian et al., 2012). Эти данные подтверждают возможную роль калиевых водоемов на поверхности Земли на одном из ранних этапов происхождения жизни. В этом случае появилась, по меньшей мере, хотя бы теоретическая возможность синтеза полипептидов, различных органических полимеров для построения первичной мембраны. Ее появление можно представить с участием органических компонентов первичной среды, но главное – эта оболочка (мембрана) ограничивает протоклетку, не пропускает из нее высокомолекулярных соединений, но свободно проходима для минеральных веществ. Экспериментально показана и теоретически объяснена уникальная роль ионов калия в экспоненциальном ускорении ненаправленного синтеза пептидов из *L-глутаминовой*

кислоты, что подтверждает гипотезу о возникновении протоклетки в калиевой водной среде (Dubina et al., 2013). Гипотеза о том, что первые живые существа были РНК-организмами без белков и ДНК, требовала бы решения того же ионного парадокса, о котором речь шла выше.

Попытаемся представить путь от протоклетки к первой одноклеточной особи, которая смогла перейти от калиевого водоема к морской среде, а затем из моря проникнуть в пресные воды. Это потребовало, вероятно, миллиард лет. У протоклетки сформировалась система белкового синтеза, возникла плазматическая мембрана, появились элементы генома. Минеральные компоненты среды, окружающей эти клетки, могли быть разными – в солоноватых водах, морской воде высока концентрация  $\text{Na}^+$ , в опресненных бассейнах она низка, в то же время в протоклетке доминировали ионы калия. Приспособление к натриевой среде могло возникнуть только у тех особей, в плазматической мембране которых появились ионные насосы, использующие энергию клеточного метаболизма и способные удалять  $\text{Na}^+$  из клетки в обмен на  $\text{K}^+$ . Это дало невероятные преимущества для развития таких особей. Благодаря обмену одновалентных катионов на первом этапе эволюции клетки это не создавало осмотических проблем, не требовало создания механизма осморегуляции, но позволило освоить огромные новые пространства. Возникает система котранспорта – сочетание транспорта  $\text{Na}^+$  с другим катионом, анионом или органической молекулой. Это открыло возможность накопления или удаления из клетки веществ, переносимых вместе с  $\text{Na}^+$ . Иными словами, могла возникнуть система котранспорта веществ, столь широко представленная в наше время в клетках эпителия почек и ряде других органов у современных живых форм (Greger, Windhorst, 1996).

Система транспорта  $\text{Na}^+$  через мембрану легла в основу возникновения системы адаптации клетки к пресной воде, переход клеток, сформировавшихся в море, в пресные воды рек и озер мог состояться только в том случае, если плазматическая мембрана станет водонепроницаемой. В мембране должны появиться высокоэффективные молекулярные устройства для накопления из пресной воды ионов, необходимых для жизни. Сформировалась система накопления солей из очень разведенных растворов, пресной воды. Появление в мембране протоклетки  $\text{Na}^+$  насоса сыграло ключевую роль в развитии биоэлектрических явлений, возможности выживания «калиевой» клетки в море, в «натриевой» среде. Создание  $\text{K}/\text{Na}$  градиента было первичным условием для появления электрогенеза, возникновения биоэлектрических явлений. Эти электрические сигналы смогли в дальнейшем лечь в основу передачи информации по нервным волокнам, от клетки к клетке.

Клетки любой степени сложности организации – целостная система, уровень живой материи, способный к самовоспроизведению, сохранению в последующих поколениях, самореализации и адаптации к новым условиям среды, а потому к развитию. В этой формулировке, если ее принять, не проводится грань между прокариотами и эукариотами. Необходим был следующий шаг – появление многоклеточных организмов. Консерватизм природы в отношении базовых принципов построения живых систем должен был проявиться в качественном

сходстве условий протекания жизненных ключевых функций от первых ее форм в ряду последующих поколений до ныне живущих особей (Крепс, 1976).

Можно предположить, что протоклетки, общие предки растений, грибов, животных вышли из «калиевой» среды. В плазмалемме растений найдены калиевые, кальциевые и анионные каналы, среди них имеются каналы потенциалзависимые, активируемые растяжением, светом и рядом иных факторов. Как и в мембранах клеток животных (Agre et al., 2002), проницаемость плазматической и вакуолярной мембран для воды у растений обеспечивается участием аквапоринов. В организме сосудистых растений имеются внутриклеточные, до- и постфлоэмный, до- и постксилемный межклеточные системы транспорта. В клетках животных важнейшее значение имеют механизмы для трансмембранного транспорта натрия – натриевые каналы и натриевые насосы. Можно предположить, что в одни из периодов времени смена «калиевой» среды обитания протоклеток на водоемы с преобладанием ионов натрия способствовала в процессе эволюции, выживанию тех существ, которые приобрели способность приспособиться к натриевой внешней среде, а потому резко расширить ареал распространения, а потому резко расширить ареал распространения.

Одним из нерешенных остается вопрос о том, почему у большинства животных концентрация ионов калия в клетках и ионов натрия во внеклеточной жидкости находится в пределах 0.1–0.2 М хотя в океане она приближается к 0.5 М. Раньше это объясняли в ряде работ тем, что древний океан имел меньшую соленость, чем современный, а кровь позвоночных сохранила те же значения концентрации натрия и ряда других ионов, ту же соленость, что была во время кембрия (Гинесинский, 1964). Современные простейшие, например амебы, инфузории, представляют собой очень высоко организованные существа с большой степенью специализации. Поэтому их нельзя рассматривать как прообраз начальных стадий развития функций на лестнице эволюции. Можно лишь предполагать, что у истоков развития жизни были водные бассейны с преобладанием среди катионов ионов калия, в них сформировались протоклетки, затем последовала их миграция в морскую среду (или адаптация к натриевой среде), если в результате природных катаклизмов, натрий сменил калий в качестве доминирующего катиона во внешней водной среде. Наряду с одноклеточными сформировались многоклеточные существа, у них появились на одном из этапов эволюции жидкостные фазы тела, возникли системы стабилизации объема и химического состава этих внеклеточных жидкостей. Во внеклеточной жидкости у беспозвоночных, в геле у медуз концентрация натрия практически не обличается от окружающее морской воды. Естественно, у таких многоклеточных организмов следующим шагом могла быть морфофункциональная дифференцировка клеток, появление специализированных осморегулирующих органов, что давало преимущества этим организмам.

Физиологическим стимулом дифференцировки клеток также могло стать влияние ионов натрия. Наличие в мембране натриевых каналов и натриевых насосов, вероятно, было важным исходным пунктом дифференцировки клеток. У исходных форм эти макромолекулы случайно распределены в плазма-



тической мембране, но возможны случаи, когда будет наблюдаться скопление в одной их части ионных каналов, а в другой – ионных насосов. Это случайное перераспределение каналов и насосов может лежать в основе появления полярной клетки, асимметричной клетки, у которой в мембране одной стороны клетки будут преимущественно находиться ионные каналы, а другой – натриевые насосы, Na, K-АТФаза. Этот процесс предопределил появление клеток эпителия. У современных организмов такая особенность присуща клеткам кожи амфибий, клеток пищеварительного тракта, канальцев почки. В многоклеточных организмах имеются и симметричные клетки, например, эритроциты, в них распределение каналов и насосов в плазматической мембране однородно. Следовательно, обеспечивающие транспорт ионов натрия макромолекулы плазматической мембраны могли стать источником кристаллизации новой морфо-функциональной организации клеток, их дифференцировки, появления клеток эпителия. Между слоями клеток, образующими эктодерму и энтодерму появляется межклеточная жидкость, формируется система жидкостей внутренней среды. Клод Бернар высказал мысль, что постоянство внутренней среды служит основой свободной жизни. У позвоночных, особенно у млекопитающих и человека наряду со стабилизацией физико-химических параметров плазмы крови, внеклеточной жидкости тщательно охраняется среда у центральной нервной системы. Это обеспечивается специальной жидкостью, находящейся за гемато-энцефалическим барьером, имеется и ряд внеклеточных жидкостей, например, за гемато-офтальмическим барьером, во внутреннем ухе образуются эндолимфа и перилимфа.

#### ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФУНКЦИЙ

Речь может идти об интеграции многочисленных данных палеонтологических исследований в единое представление о становлении физиологических функций. Естественно, использоваться должны только строго выверенные, достоверные факты. Такой подход, такая линия анализа в сочетании с новейшими данными физиологии, биохимии, молекулярной биологии и генетики может позволить воссоздать более полный образ эволюции жизни на Земле, дать новое прочтение известным фактам. При таком подходе могут найти свое место в оценке эволюции функции палеонтологические данные и заполнены лакуны в построении образа развития физиологических систем от первичных форм к современным организмам. Этот подход может быть распространен на каждую из физиологических систем – пищеварения, дыхания, кровообращения, выделения, локомоции, органов чувств.

Растения, которые в наше время занимают огромные пространства Земли, сформировались несколько миллиардов лет назад и смогли колонизировать наземные территории. Хорошо разработана проблема отличий растений и животных, касающаяся особенностей питания. Одно из принципиальных физиологических отличий этих групп организмов, которое, вероятно, было заложено около 3 млрд. лет назад на заре появления многоклеточных растений и животных не обсуждается в литературе. Речь идет о стратегии развития

внечелочной среды, того, что стало позднее внутренней средой у животных. После формирования первых форм жизни у протоклеток около 4 млрд. лет назад непрерывно происходило их взаимодействие с окружающей средой, она служила ей своеобразной «гемолимфой», «кровью», «внечелочной жидкостью». Эти термины использованы, чтобы возник образ для сравнения. Огромные, бесконечные по объему водоемы, в которых обитали протоклетки, были относительно стабилизированы по физико-химическим параметрам, так как любые сдвиги во внешней среде демпфировались ее огромным объемом.

Возникновение многоклеточных существ предполагает в качестве безусловно, очевидного шага формирование и комплекса клеток, и околоклеточной водной среды внутри существа. Дальнейшие шаги будут сопровождаться дифференцировкой клеток, возникновением разных жидкостных сред, но в конструкциях палеофизиологии нельзя не согласиться с тем, что на одном из этапов эволюции около 3 млрд. лет назад у многоклеточных возникают, по меньшей мере, две жидкостные фазы – внутриклеточная (клетки) и внечелочная жидкости внутри особи. Эти данные основаны на работах, в которых были представлены доказательства существования развитых многоклеточных форм. Следует отметить, что сместилось на более ранний период не только время появления прокариот, но и многоклеточных эукариот (Розанов, 2004). Аннелидоморфы обнаружены в верхнего рифея (Гниловская, 1998).

После появления многоклеточности в рамках развиваемой нами гипотезы необходимо рассмотреть расхождение путей развития растений и животных, формирование разных типов водных фаз у животных, становление разных типов осморегуляции, ионной регуляции в зависимости от уровня развития организма и водного режима внешней среды. В линии животных это способствует созданию системы водно-солевого гомеостаза с четко различимой функцией стабилизации физико-химических параметров внечелочной жидкостей. У пойкилосмотических организмов, как и у одноклеточных форм, и у растений, важнейшая функции регуляции объема клетки обеспечивается самой каждой клеткой, у гомойосмотических организмов эта функция во многом передана организму. Он стабилизирует состав околоклеточной среды, это дает огромные преимущества, эта линия развития привела в эволюции животного на Земле к развитию высших форм интеллекта.

#### ЭВОЛЮЦИОННАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И ПАЛЕОФИЗИОЛОГИЯ

Имеется ряд общих проблем у эволюционной физиологии и палеофизиологии. Понимание природы процесса эволюции функций требует рассмотрения соотношения структуры и функции живых существ, развития функций. Представление Дарвина об эволюции совпадает с ключевым положением классической физиологии об организме как целостной системе. «Природа... может влиять на всякий внутренний орган, на каждый оттенок конституциональной особенности, на целый жизненный механизм. Человек отбирает только ради своей пользы, Природа – только ради пользы охраняемого существа» (Дарвин, 1991, с. 81). Изучение адаптации физиологических систем к меняющимся условиям внешней среды составляет содержание экологической

физиологии и биохимии, а выяснение закономерностей эволюции физиологических механизмов функций относится к эволюционной физиологии.

Изучение эволюции функций органов было основано на применении методов сравнительной и онтогенетической физиологии. Эта мысль была высказана Э. Геккелем (1874), который писал, что «задачей будущей физиогении явится такая же исчерпывающая и успешная разработка истории развития функций, какая уже давно проделана морфогенией в отношении развития формы» (с. 183). Термин «эволюционная физиология» предложен акад. А.Н. Северцовым (1914 г.), он считал, что необходимо развивать эволюционную физиологию наряду с эволюционной морфологией (Шмальгаузен, 1940, 1982), большой вклад в изучение эволюции функций внесли Люкас (Lukas, 1909), Коштыянец (1932), Орбели (1933), Гинецинский (1961), Уголев (1985), Diamond (1993).

Л.А. Орбели (1961) высказал мысль, что «эволюция функций должна составить первый важный стержень эволюционной физиологии» (с. 61). Требуется и характеристика самой функции и детальное описание этапов ее эволюции, в этой связи следует проанализировать эволюцию каждой функций – нервной системы, систем дыхания, кровообращения, пищеварения. Так, к числу наиболее значимых черт эволюции функций почки на примере позвоночных можно отнести возрастание полифункциональности; интенсификация процессов, лежащих в основе работы почки (клубочковой фильтрации, реабсорбции); принцип надстройки – формирование мозгового вещества в почке у птиц и млекопитающих; олигомеризация органов и полимеризация их функциональных единиц. В ряде случаев происходит субституция органа или отдельных его функций (участие в гипоосмотической регуляции у птиц наряду с почкой солевых желез); смена функций органа; регресс функций – отсутствие водовыделительной функции в агломерулярной почке; необратимость регрессивной эволюции функций (Наточин, 1984; Natochin, Chernigovskaya, 1997).

По мере усложнения организмов и необходимости осуществления более эффективной регуляции появились органы внутренней секреции, началась секреция гормонов, которые поступали в жидкости внутренней среды, в кровь и достигали каждой клетки при участии жидкостей внутренней среды. Возникает и совершенствуется система регуляции состава жидкостей внутренней среды, формируются органы, обеспечивающие ее циркуляцию, создается система стабилизации ее состава. Эта система имеет в эволюции значение не меньшее, чем совершенствование самих клеток, ибо без физико-химического постоянства жидкостей внутренней среды не существует условий прогресса у живых существ высокого уровня развития. Следующий этап эволюции эукариот – специализация функций – появились специальные системы органов – пищеварения, кровообращения, дыхания, выделения; возникают функциональные системы, включающие афферентные компоненты, передающие в нервную систему информацию о состоянии жидкостей внутренней среды, аппарат анализа информации в мозгу и эфферентные пути передачи информации к органам и тканям, что, способствует координации функций системы кровообращения, дыхания, пищеварения, размножения. Формируется система стабилизации баланса.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выше речь шла о возможной роли палеофизиологии в изучении последовательности событий возникновения и эволюции живых существ, стимулах их развития, роли физико-химических особенностях окружающей среды, способах адаптации. Естественно возникает вопрос, в какой среде появились организмы, каким путем шло формирование их функций. Понимание генетических факторов развития, молекулярных механизмов реализации каждой функции выяснение структуры особей должно идти в связи с анализом особенностей эволюции адаптации организмов как целостных структур.

## БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа частично поддержана грантом РФФИ, №14-04-00990, программой Президиума РАН № 1.19П и средствами государственного бюджета по госзаданию на 2013–2017 годы (№ г.р. 01201351572). PALEOPHYSIOLOGY

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архангельский А.Д.* Яков Владимирович Самойлов (некролог). Самойлов Я.В. Биолиты. Л.: Научное химико-технологическое изд-во. 1929. С. 5–11.
- Богданов Ю.А., Каплин П.А., Николаев С.Д.* Происхождение и развитие океана. М.: Мысль. 1978. 157 с.
- Вернадский В.И., Ферсман А.Е.* Предисловие / Самойлов Я.В. Биолиты. Л.: Научное химико-технологическое изд-во. 1929. С. 1.
- Галимов Э.М., Рыженко Б.Н.* Разрешение K/Na биогеохимического парадокса // Докл. АН. 2008. Т. 421. № 3. С. 375–377.
- Геккель Э.* Основной закон органического развития. Мюллер Ф., Геккель Э. Основной биогенетический закон. Избранные работы. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1940. С. 169–186.
- Гинецинский А.Г.* Об эволюции функций и функциональной эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1961. 24 с.
- Гинецинский А.Г.* Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.-Л.: Наука. 1964. 427 с.
- Гниловская М.Б.* Древнейшие аннелидоморфы из верхнего рифея Тимана // Докл. АН. 1998. Т. 359. № 3. С. 369–372.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора. СПб.: Наука. 1991. 528 с.
- Коштыяни Х.С.* Физиология и теория развития: (Некоторые вопросы // Под знаменем марксизма. 1932. № 5/6. С. 54–86.
- Крепс Е.М.* Об эволюции морфофизиологической и эволюции биохимической // Журн. эволюц. биох. и физиол. 1976. Т. 12. № 6. С. 493–502.
- Наточин Ю.В.* Проблемы эволюционной физиологии водно-солевого обмена. Л.: Наука. 1984. 40 с.
- Наточин Ю.В.* Роль ионов натрия как стимула в эволюции клеток и многоклеточных животных // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 19–24.
- Наточин Ю.В.* Физиологическая эволюция животных: натрий ключ к разрешению противоречий // Вестн. РАН. 2007. Т. 77. № 11. С. 999–1010.
- Наточин Ю.В.* Возникновение мембран // Проблемы происхождения жизни / Ред. А.И. Григорьев и др. М.: ПИН РАН. 2009. С. 215–228.
- Наточин Ю.В., Рыженко Б.Н., Галимов Э.М.* Роль солевого состава (K/Na) водной среды в биологической эволюции // Проблемы зарождения эволюции биосферы / Ред. Э.М. Галимов. М.: Либроком. 2008. С. 403–408.
- Наточин Ю.В., Шахматова Е.И.* Соотношение катионов в жидкостях внутренней среды у водных и наземных организмов // Рос. физиол. журн. 2013. Т. 99. С. 383–391.
- Орбели Л. А.* Об эволюционном принципе в физиологии // Природа. 1933. № 3–4. С. 77–86.
- Орбели Л.А.* Основные задачи и методы эволюционной физиологии // Л.А. Орбели. Избранные труды. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР. 1961. С. 59–68.
- Пастернак Б.Л.* Стихотворения и поэмы. Т. 2. Советский писатель. 1990.

- Проссер Л.* Сравнительная физиология животных. Т. 1. М.: Мир. 1977. 609 с.
- Рич П.В., Рич Т.Х., Фентон М.А.* Каменная книга. Летопись доисторической жизни. М.: Наука. 1997. 623 с.
- Розанов А.Ю.* Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 41–49.
- Розанов А.Ю.* Бактериальная палеонтология, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Современные проблемы геологии. Тр. ГИН РАН. 2004. Вып. 565. С. 448–462.
- Розанов А.Ю.* Условия жизни на ранней Земле после 4 млрд. лет назад // Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН. 2009. С. 185–198.
- Самойлов Я.В.* Биолиты. Л.: Научное химико-технологическое изд-во. 1929. 140 с.
- Северцов А.Н.* Современные задачи эволюционной теории. М. 1914. 155 с.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. Собр. соч. Т. 5. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1939. 610 с.
- Спирин А.С., Гаврилова Л.П.* Рибосома. М.: Наука. 1971. 256 с.
- Уголев А.М.* Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: элементы современного функционализма. Л.: Наука. 1985. 544 с.
- Холленд Х.* Химическая эволюция океанов и атмосферы. М.: Мир. 1989. 552 с.
- Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избр. труды. М.: Наука. 1982. 386 с.
- Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1940. 234 с.
- Шноль С.Э.* Физико-химические факторы биологической эволюции. М.: Наука. 1979. 263 с.
- Agre P., King L.S., Yasui M. et al.* Aquaporins water channels – from atomic structure to clinical medicine // *J. physiol.* 2002. V. 542. P. 3–6.
- Bentley P.J.* Endocrines and osmoregulation: a comparative account of the regulation of water and salt in vertebrates. Berlin: Springer. 2013. 300 p.
- Bunge G.* Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie. Leipzig. 1898.
- Diamond J.* Evolutionary physiology / The logic of life. Eds C.A.R. Boyd, D. Noble. Oxford univ. press. Oxford. 1993. P. 89–111.
- Dubina M.V., Vyazmin S.Yu., Boitsov V.M. et al.* Potassium ions are more effective than sodium ions in salt induced peptide formation // *Orig. life evol. biosph.* 2013. V. 43. P. 109–117.
- Galimov E.M., Yu.V. Natochin, B.N. Ryzhenko, E.V. Cherkasova.* Chemical composition of the primary aqueous phase of the earth and of life // *Geochemistry intern.* 2012. 50(13). P. 1048–1068.
- Greger R., Windhorst U.* Comprehensive human physiology. From cellular mechanisms to integration. Berlin. Springer. 1996. 1214 p.
- Lucas K.* The evolution on animal function // *Sci. progress.* 1909. V. 3. P. 472–483.
- Mulkidjanian A.Y., Bychkov A.Yu., Dibrova D.V. et al.* Origin of first cells at terrestrial, anoxic geothermal fields // *Proc. nat. acad. sci. USA.* 2012. V. 109. P. E821–E830.
- Natochin Yu.V., Chernigovskaya T.V.* Evolutionary physiology: history, principles // *Compar. biochem. physiol.* 1997. V. 118A. P. 63–79.
- Smith H.* The evolution of the kidney / H. Smith Lectures on the kidney. Kansas. univ. of Kansas. 1943. P. 3–23.
- Smith H.W.* From fish to philosopher. Boston. Little. Brown. 1953. 264 p.

## Paleophysiology

### Yu.V. Natochin

The data of paleontology, evolutionary physiology, and biochemistry provide new approach for development of paleophysiology. One of the direction that can be assigned to paleophysiology, in accordance with the proposal of Ya.V. Samoylov, is the study of bioliths origin. The paper discusses some problems of the paleophysiology – the origin of life, function of protocells, description of functions under the reconstruction of previously existing organisms found on the basis of forms of localization comparing individual organs and the skeleton structure caused by this change, for example, in the case of salt glands.

**Keywords:** paleophysiology, the origin of life, homeostasis, protocell, potassium, sodium.

УДК 561.47: 551.736

## **ВОЛЬЦИЕВЫЕ ХВОЙНЫЕ ИЗ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ПРИУРАЛЬЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ РЕГИОНОВ: ВОЗМОЖНЫЕ ИНТЕРПРЕТАЦИИ И АНОНС ТАКСОНОМИЧЕСКИХ РЕШЕНИЙ**

**С.В. Наугольных**

*Геологический институт РАН, Москва  
naugolnykh@rambler.ru*

Работа посвящена предварительной характеристике представителей вольциевых хвойных из пермских отложений Приуралья и Поволжья. Для этих растений, отнесенных к роду *Archaeovoltzia* Naugolnykh в открытой номенклатуре, характерны уплощенные семенные чешуи с тремя лопастями (одной апикальной и двумя краевыми). Семенные чешуи формируют фертильные зоны, расположенные на облиственных побегах последнего порядка.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Становление обширного биома хвойных лесов в конце палеозойской эры стало большим и важным событием в эволюции биосферы. Первые достоверные хвойные в истории высших растений появляются в самом начале среднего карбона. До середины пермского периода хвойные представлены семейством *Walchiaceae* (= *Utrechtiaceae*, *Lebachiaceae*, *Lebachiellaceae*) и его ближайшими эволюционными дериватами (*Bartheliaceae*). Однако во второй половине пермского периода на смену вальхиевым хвойным пришли вольциевые хвойные (порядок *Voltziales* Andreanszky, 1954, семейство *Voltziaceae* Arnold, 1947), которые в некоторых позднепермских флорах стали доминировать (например, во флорах европейского цехштейна: Schweitzer, 1960, 1963, 1968). В особенности многочисленными вольциевые стали в начале и середине триасового периода.

Несмотря на большое количество работ, посвященных вольциевым хвойным (*Grauvogel-Stamm*, *Schaarschmidt*, 1978; *Miller*, 1982; *Taylor*, *Grauvogel-*

Stamm, 1995; Anderson, Anderson, 2003; Hermsen et al., 2007; Looy, 2007, 2014; Гоманьков, 2010; Карасев, 2012; и др.), происхождение этой группы остается не вполне ясным. В целом понятно, что уплощенная семенная чешуя, свойственная этим растениям, образовалась за счет срастания стерильных чешуй и семяножек у вальхиевых хвойных с формированием единой семенной чешуи с ее последующим уплощением. В классическом учебнике палеоботаники А.Н. Криштофович очень ясно и лаконично обозначил основную морфогенетическую тенденцию («основное звено в развитии» по терминологии В.Е. Руженцева) в эволюции хвойных на рубеже палеозоя и мезозоя: «Среди позднепалеозойских и мезозойских хвойных известно много типов шишек, которые несомненно представляют результат дальнейшей эволюции типа шишек лебахиевых [т. е. Вальхиевых – С.Н.], в направлении редукции стерильных листьев «цветка» [кавычки мои – С.Н.], уплощения семенной чешуи, с полным сращением ее элементов в одно целое плоское образование, как у шишек сосны или ели» (Криштофович, 1957, с. 336).

Вольциевые хвойные упоминаются в каждом крупном обзоре, посвященном систематике и филогении кониферофитов. Так, например, А.Л. Тахтаджян пишет: «Непосредственно от *Lebachiaceae* произошло очень близкое к ним семейство *Voltziaceae*, появившееся в верхней перми (*Pseudovoltzia*, *Glyptolepis*, *Ullmannia*) и дожившее до нижней юры (*Schizolepis*, *Swedenborgia*). [Мегастробилы] плоские, приближающиеся к семенным чешуям современных хвойных» (Тахтаджян, 1956, с. 364). В первоисточнике явно по ошибке или описке мегаспорофилл назван мегастробилом, однако правильный смысл фразы совершенно понятен из контекста. В целом этих же взглядов придерживался и С.В. Мейен (Мейен, 1987, 1992; Meyen, 1987, 1988, 1997), который указывал, что «вольциевые отличаются от лебахиевых формированием семенной чешуи, которая образовалась путем слияния моноспермов (семяножек) на адаксиальной стороне бокового полисперма» (Мейен, 1987, с. 221).

Но в каких реальных представителях хвойных этот процесс был осуществлен? На этот вопрос, возможно, позволят ответить новые находки вольциевых хвойных в пермских отложениях Приуралья, предварительной характеристике которых посвящена эта работа.

Автор выражает искреннюю признательность друзьям и коллегам Д.В. Варенову и Т.В. Вареновой (Самарский областной историко-краеведческий музей им. П.В. Алабина, г. Самара) за предоставленные для изучения растительные остатки из местонахождения Исаклы, а также И.И. Терещенко и В.П. Ожгибесову (Пермский государственный национальный исследовательский университет, Некоммерческое партнерство «Пермский период», г. Пермь) за помощь в организации и проведении полевых работ на местонахождении Куединские Ключики (Пермский край). Работа выполнена в рамках темы госзадания № 01201459177 Геологического института РАН.

## ВОЛЬЦИЕВЫЕ ПЕРМИ ПРИУРАЛЬЯ

Первые упоминания о находках хвойных, которые были непосредственно отнесены к роду *Voltzia*, принадлежат С.С. Куторге (Kutorga, 1844) и М.Д. Залесскому (Zalessky, 1939). Позднее правомочность отнесения этих растительных остатков к роду вольция подвергалось сомнению (Мейен, 1971). Необходимо отметить, что различных «длинноиглых» хвойных, габитуально сходных с вольциевыми, в перми Приуралья довольно много (Залесский, 1927; Zalessky, 1937, 1939; Мейен, 1990; Наугольных, 1998, Naugolnykh, 2013, 2014), однако точное систематическое положение большинства этих форм оставалось не вполне определенным, вследствие неполноты сведений о связанных с ними женских и мужских репродуктивных органов. Часть из них, возможно, должны относиться к семейству *Bartheliaceae* (подробнее см.: Наугольных, 2007; см. здесь рис. 1, j).

Долгое время считалось, что настоящие вольциевые в нижнепермских отложениях Приуралья отсутствуют, пока не были обнаружены семенные чешуи, внешне очень сходные с семенными чешуями рода *Pseudovoltzia* Florin, характерного для отложений цехштейна Западной и центральной Европы (Наугольных, 2007, табл. XLI, фиг. 2; см. здесь рис. 1, e). Такого же типа семенные чешуи известны из близких по возрасту флор Северной Америки (DiMichele et al., 2004).

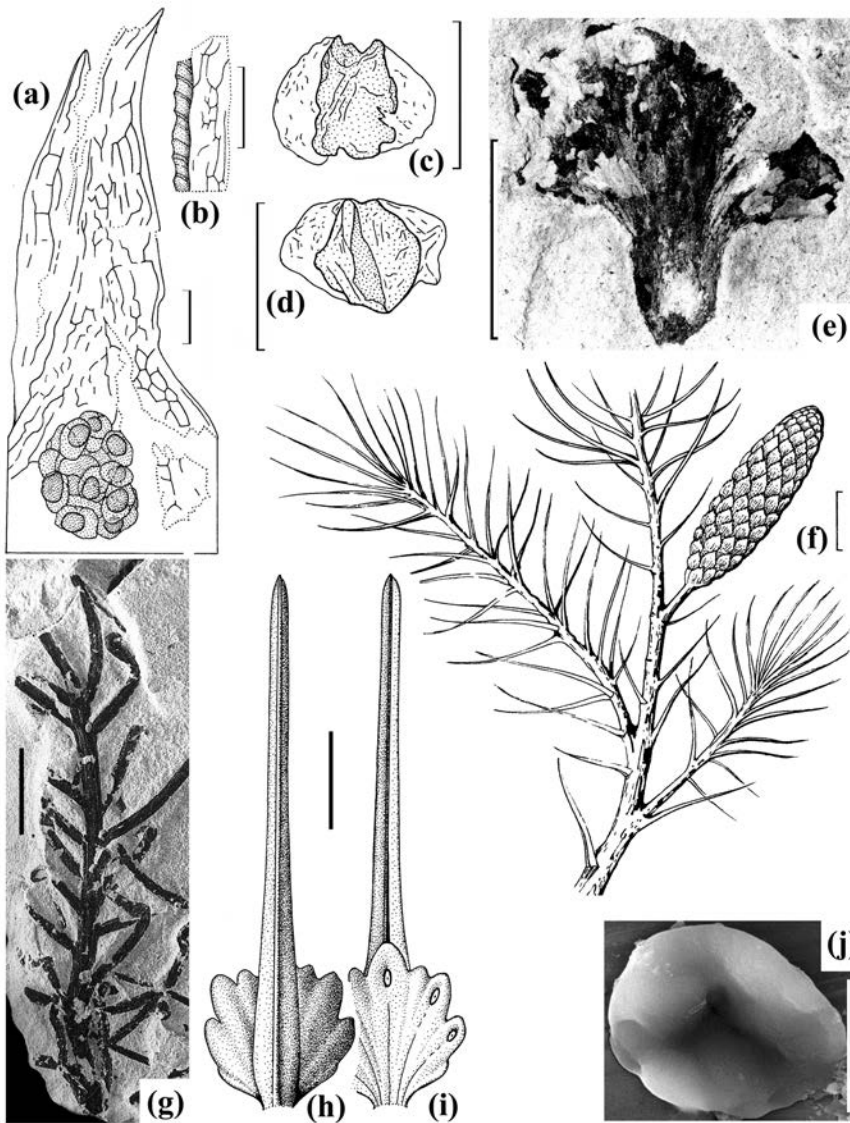
Позднее в нижнепермских отложениях Среднего и Южного Приуралья автором были обнаружены мужские стробилы, отнесенные к новому роду и виду *Uralostrobus voltzioides* Naugolnykh (Naugolnykh, 2014). Эти стробилы как по своей морфологии (рис. 1, f), так и по строению микроспорангиев (рис. 1, a, b) и по типу пыльцевых зерен, сохранившихся *in situ* (рис. 1, c, d), практически не отличаются от мужских стробилов классических вольциевых из верхней перми и триаса.

Переизучение ряда фертильных экземпляров хвойных из нижнепермских (кунгурских) отложений Приуралья показало, что среди них есть остатки вольциевых хвойных, отнесенных к новому роду и виду *Archaeovoltzia meyeniana* Naugolnykh (Наугольных, 2016; см. здесь рис. 1, e, g, h, i).

Таким образом, выяснилось, что уже в артинском и кунгурском веках раннепермской эпохи в Приуралье произрастали хвойные, которые могут быть отнесены непосредственно к семейству *Voltziaceae*, что подтверждает первоначальные выводы, сделанные Залесским без малого сто лет назад.

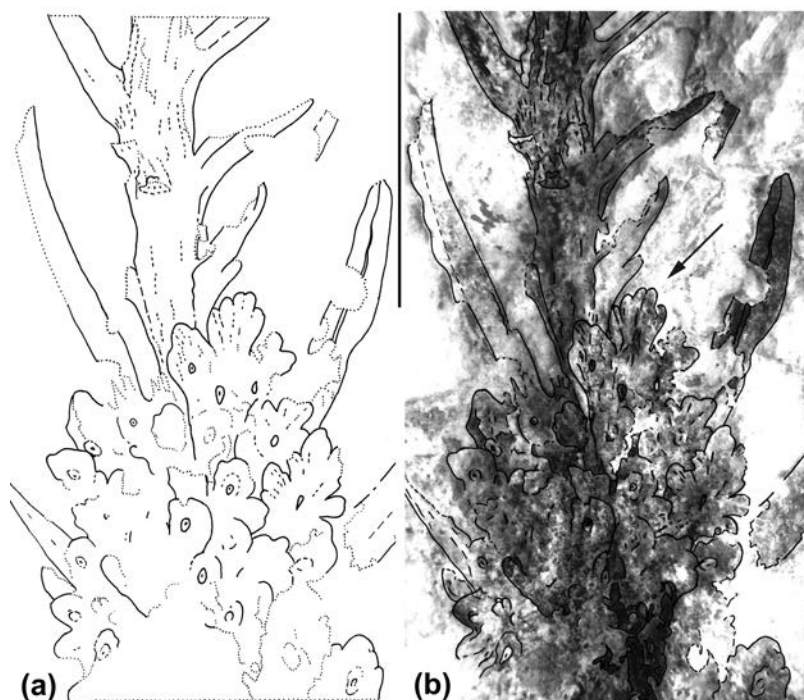
Дополнительные сборы растительных остатков из стратиграфически более молодых отложений Приуралья (местонахождение Куединские Ключики, средняя пермь, казанский ярус; подробнее см.: Терещенко и др., 2012) и Самарского Поволжья (местонахождение Исаклы, средняя пермь, казанский ярус; подробнее см.: Наугольных и др., 2014) показали, что вольциевые хвойные, охарактеризованные и фертильными и стерильными побегами, встречаются и в них. Ниже дана предварительная характеристика этих новых находок. Растения условно цитируются как «*Archaeovoltzia* sp. A» и «*Archaeovoltzia* sp.





**Рис. 1.** Строение хвойных Приуралья, Voltziaceae (a–i) и Bartheliaceae (j). *Uralostrobos voltzioides* Naugolnykh, микроспорангий со скоплением пыльцы (a), строение трахеиды (b), пыльца, сохраняющаяся *in situ* в микроспорангии (c, d); реконструкция побега (f). *Archaeovoltzia meyeniana* Naugolnykh, строение семенной чешуи, экз. ГИН, № 4856/160 (e); облиственный побег, экз. ГИН, № 3773(11)/330(93), ранее этот экземпляр был ошибочно отнесен к *Bardella splendida* Zalesky (Наугольных, 2007) (g); реконструкция брактейно-пазушного комплекса (h, i). *Bardella splendida* Zalesky, строение пыльцы, извлеченной из микростробила, SEM, 4856/179 (j). Местонахождение: Красная Глинка (e); Крутая Катущка-2 (f); Чекарда-1, слой 10 (a–d, g). Длина масштабной линейки – 50 мкм (a–d, j); 1 см (e–i).

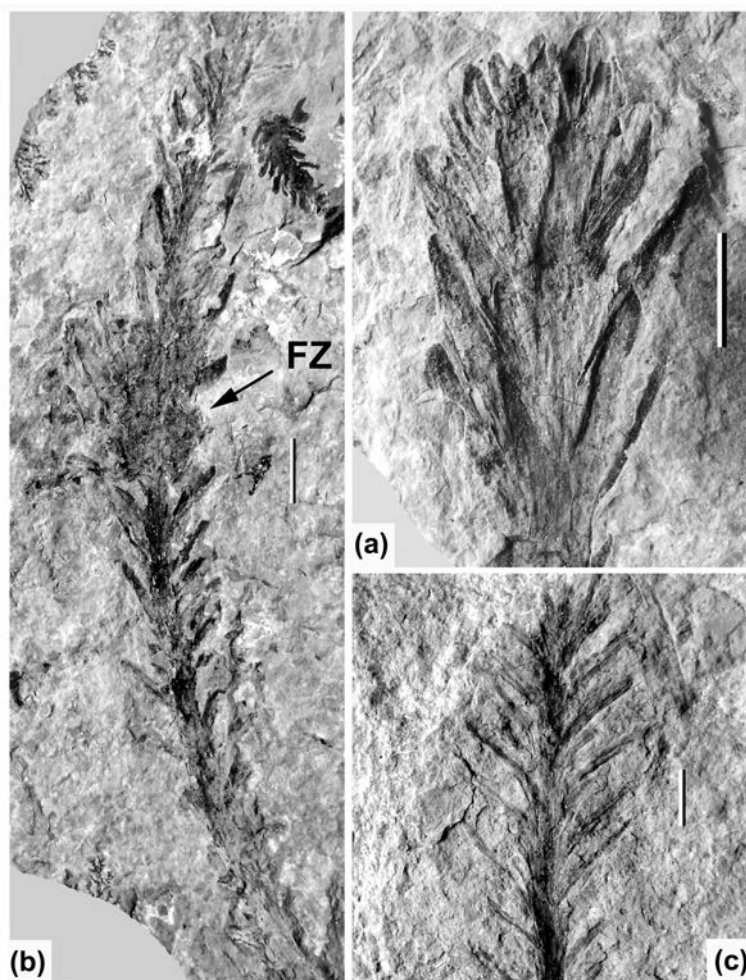
В». В перспективе планируется описать оба эти растения по всем правилам ботанической номенклатуры в качестве новых видов, принадлежащих роду *Archaeovoltzia* Naug.



**Рис. 2.** *Archaeovoltzia* sp. A. Прорисовка (a) и графическая дешифровка (b) верхней части женской фертильной зоны. Хорошо видны отдельные семенные чешуи с трехлопастной верхушкой и тремя семенными рубцами. Местонахождение Куединские Ключики. Пермский край; средняя пермь, казанский ярус. Длина масштабной линейки – 1 см.

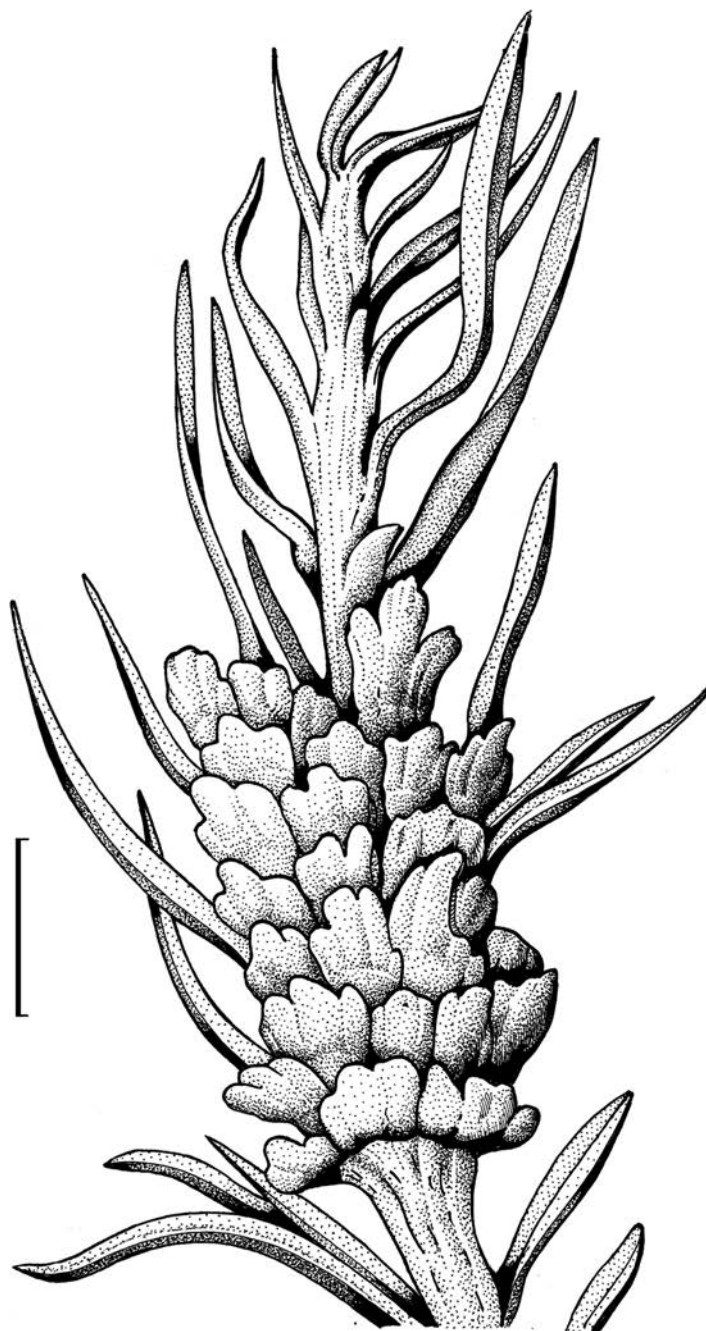
«*Archaeovoltzia* sp. A» (рис. 2, a, b; рис. 3, a–c; рис. 4; рис. 5, a–d). Это хвойное, обнаруженное в местонахождении Куединские Ключики, по всей видимости, имеет несколько более древний возраст по сравнению со сходным растением из местонахождения Исаклы. Вмещающие отложения, скорее всего, следует относить к нижнеказанскому подъярису, хотя этот вопрос пока остается открытым. Куединская *Archaeovoltzia* sp. A представлена десятью экземплярами побегов с относительно толстыми осями последнего порядка и длинными линейными листьями, прикрепляющимися к этим осям по рыхлой спирали. В приверхушечной части побега листья обычно располагаются более плотно, образуя своеобразную «метелку» или «кисточку» (рис. 3, a, c).

Женские репродуктивные органы этого хвойного представляют собой фертильные зоны, располагающиеся в средней части побегов последнего порядка (рис. 3, b). Фертильные зоны образованы плотно располагающимися по спирали семенными чешуями. Семенные чешуи этого хвойного очень похожи на семенную чешую рода *Pseudovoltzia*, но, вместе с тем, обладают рядом особенностей, не позволяющим отнести данное растение к этому роду. Семенные чешуи от субромбических до субтреугольных очертаний, с тремя отчетливыми хорошо развитыми лопастями – одной апикальной и двумя бо-

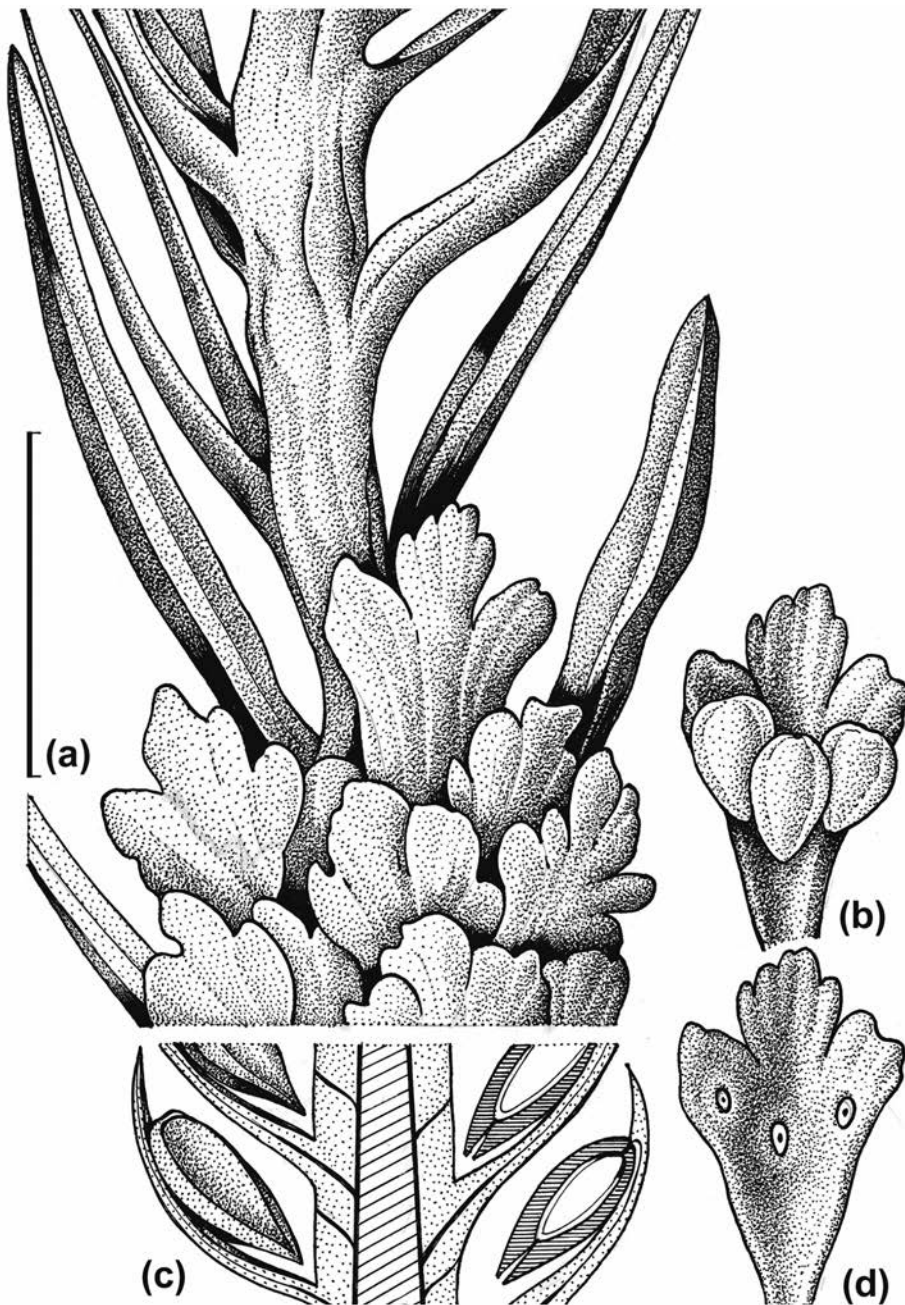


**Рис. 3.** *Archaeovoltzia* sp. A. *a* – апикальная часть побега с плотно расположенными листьями, образующими терминальную «метелку»; *b* – побег с фертильной зоной, отмеченной стрелкой (FZ – фертильная зона), деталь этого образца показана на рис. 2, *a, b*; *c* – облиственный побег. Местонахождение Куединские Ключики. Пермский край; средняя пермь, казанский ярус. Длина масштабной линейки – 1 см.

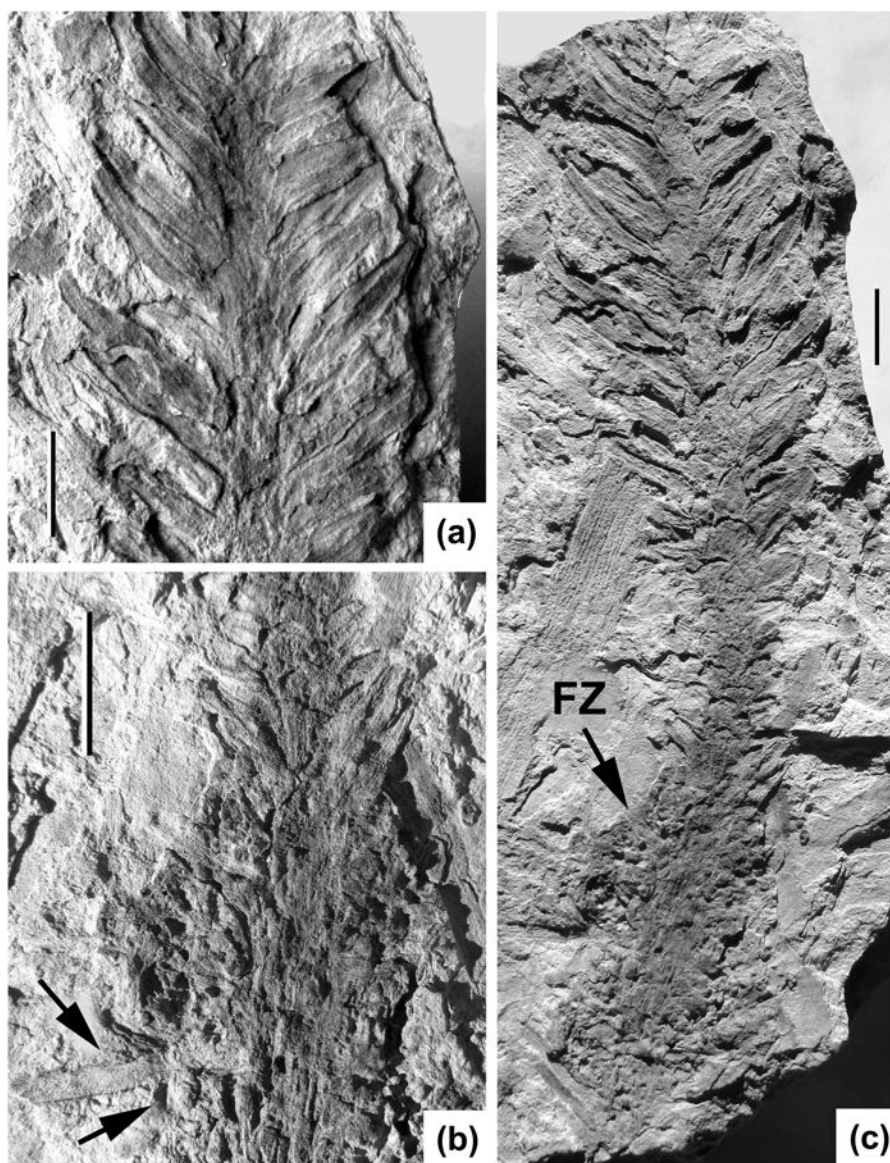
ковыми. Размер семенных чешуй варьирует в небольшой степени и в среднем составляет 6 мм в длину и 4–5 мм в ширину. Края лопастей надрезаны на более мелкие лопасти следующего порядка (этот признак не встречается у *Pseudovoltzia*). В основании или в средней части лопастей на их адаксиальной поверхности расположены мелкие семенные рубцы овальной формы. В центре рубца иногда заметен точечный рубчик выхода проводящих тканей. Вместе с остатками стерильных и фертильных побегов *Archaeovoltzia* sp. A часто встречаются мелкие семена с тонкой каймой окрыления, скорее всего, принадлежавшие тому же материнскому растению.



**Рис. 4.** *Archaeovoltzia* sp. A. Реконструкция фертильной зоны, основанная на рис. 2, *a, b* и рис. 3, *b*. Местонахождение Куединские Ключики. Пермский край; средняя пермь, казанский ярус. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Рис. 5.** *Archaeovoltzia* sp. A. Интерпретационная реконструкция верхней части фертильной зоны, основанная на рис. 2, *a, b* и рис. 3, *b*. *a* – строение семенных чешуй (вид с абаксиальной стороны) и стерильных листьев; *b* – семенная чешуя (вид с адаксиальной стороны) с тремя семенами, сохранившимися в прикреплении; *c* – схема прикрепления семян к семенной чешуе, семена справа показаны в продольном сечении; *d* – семенная чешуя (вид с адаксиальной стороны) с тремя семенными рубцами. Местонахождение Куединские Ключики. Пермский край; средняя пермь, казанский ярус. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Рис. 6.** *Archaeovoltzia* sp. B. *a* – верхняя часть фертильного побега с листьями в прикреплении; *b* – средняя (собственно, фертильная зона – FZ, на фото отмечена стрелкой) часть побега, стрелками показана практически полностью сохранившаяся семенная чешуя с длинными лопастевидными выростами (верхняя стрелка) и семенем в прикреплении (нижняя стрелка); *c* – побег с фертильной зоной (на нижней половине снимка). Местонахождение Исаклы, Самарская область; средняя пермь, казанский ярус. Длина масштабной линейки – 1 см.

«*Archaeovoltzia* sp. B» (рис. 6, *a–c*). Вольциевой хвойное *Archaeovoltzia* sp. B, обнаруженное в казанских (возможно, верхнеказанских ?) отложениях местонахождения Бузбаш, в целом очень напоминает куединскую *Archaeovoltzia* sp. A, но отличается от нее гораздо более длинными лопастями семенных

чешуй (рис. 6,b). Семенные чешуи, так же как и куединской археовольции, собраны в компактные фертильные зоны на побегах последнего порядка (рис. 6,c). Над фертильными зонами расположена облиственная часть побега, представляющая собой относительно толстую ось с расположенными по спирали линейными листьями (рис. 6,a).

Сходные облиственные побеги были изображены из другого местонахождения среднепермского (казанского) возраста этого региона – Бузбаш (Наугольных и др., 2013, табл. V, фиг. 1, 2).

Анализ морфологического строения семенных чешуй «*Archaeovoltzia* sp. А» и «*Archaeovoltzia* sp. В» показывает, что обе эти формы могли быть непосредственными потомками кунгурской *Archaeovoltzia meyeniana* Naug. и, таким образом, представлять эволюционную линию, ведущую от вальхивых к вольциевым и, далее, к современным хвойным.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гоманьков А.В. Хвойные из пермских отложений каргалинских рудников (Южное Приуралье) // Палеоботаника. С-Петербург: Марафон. 2010. Т. 1. С. 5–21.
- Залесский М.Д. Пермская флора Уральских пределов Ангариды // Тр. Геолкома. Нов. сер. 1927. Вып. 176. 52 с. 46 табл.
- Карасев Е.В. О находке стробила вольциевых хвойных из местонахождения Исады (северодвинский ярус, верхняя пермь; Вологодская область) // Палеонтология и эволюция биоразнообразия в истории Земли. М.: Геос. 2012. С. 93–97.
- Криштофович А.Н. Палеоботаника. Л.: Государственное научно-техническое изд-во нефтяной и горно-топливной литературы, Ленинградское отделение. 1957. 650 с.
- Мейен С.В. Пермские флоры Русской платформы и Приуралья // Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука. 1971. С. 294–308. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 130).
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра. 1987. 403 с.
- Мейен С.В. *Bardospermum* – новый род хвойных из кунгура Приуралья и некоторые вопросы эволюции ранних хвойных // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 3–12.
- Мейен С.В. Голосеменные ангарской флоры // Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М.: Наука. 1992. С. 120–147.
- Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. М.: Геос. 1998. 201 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 509).
- Наугольных С.В. Пермские флоры Урала. Москва: Геос. 2007. 322 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 524).
- Наугольных С.В. Flora Permica. Растительный мир пермского периода. Приуралье. М.: Геос. 2016. 336 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 612).
- Наугольных С.В., Сидоров А.А., Варенов Д.В., Варенова Т.В. Пермские ископаемые растения из местонахождений Новый Кувак и Бузбаш (Самарская область): таксономическое разнообразие // Объекты палеонтологического и геологического наследия и роль музеев в их изучении и охране. Кунгур: Кунгурский историко-архитектурный и художественный музей-заповедник. 2013. С. 46–61.
- Наугольных С.В., Мороз В.П., Варенов Д.В., Варенова Т.В. Флора казанского яруса местонахождения Исады (Самарская область) как отражение гидрофильных растительных сообществ середины пермского периода // Палеонтология в музейной практике. М.: Медиа-Гранд. 2014. С. 98–112.
- Техтаджян А.Л. Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1956. 488 с.
- Терещенко И.И., Наугольных С.В., Ожгибесов В.П. По тропе эволюции: к музею пермского периода. Пермь: Астер. 2012. 111 с.
- Anderson J.M., Anderson H.M. Heyday of the gymnosperms: systematics and biodiversity of the Late Triassic Molteno fructifications. Pretoria: Nat. bot. inst. 2003. 398 p.

- DiMichele W.A., Hook R.W., Nelson W.J., Chaney D.S.* An unusual Middle Permian flora from the Blaine Formation (Pease River Group: Leonardian-Guadalupian Series) of King County, West Texas // *J. paleontol.* 2004. V. 78 (4). P. 765–782.
- Grauvogel-Stamm L., Schaarschmidt F.* Zur Nomenklatur von *Masculostrobus* Seward // *Sci. géol.* 1978. Bull. 31. P. 105–107.
- Grauvogel-Stamm L., Schaarschmidt F.* Zur Morphologie und Taxonomie von *Masculostrobus* Seward und anderen Formgattungen peltater männlicher Koniferenblüten // *Senckenbergiana lethaea.* 1979. V. 60. P. 1–37.
- Hermesen E.J., Taylor T.N., Taylor E.L.* A voltzialean pollen cone from the Triassic of Antarctica // *Rev. palaeobot. palynol.* 2007. V. 144. P. 113–122.
- Kutorga S.S.* Zweiter Beitrag zur Palaontologie Russlands // *Verhandl. russ.-kais. mineral. gesell.* 1844. S. 62–104.
- Looy C.V.* Extending the range of derived Late Paleozoic conifers: *Lebowskia* gen. nov. (Majonicaceae) // *Intern. j. plant sci.* 2007. V. 168. P. 957–972.
- Looy C.V., Stevenson R.A.* Earliest occurrence of autorotating seeds in conifers: the Permian (Kungurian-Roadian) *Manifera talaris* gen. et sp. nov. // *Intern. j. plant sci.* 2014. V. 175 (7). P. 841–854.
- Meyen S.V.* Fundamentals of Palaeobotany. London: Chapman and Hall. 1987.
- Meyen S.V.* Gymnosperms of the Angara flora // *Origin and evolution of gymnosperms* / Ed. Ch.B. Beck. N-Y: Columbia univ. press. 1988. P. 338–381.
- Meyen S.V.* Permian conifers of Western Angaraland // *Rev. palaeobot. palynol.* 1997. V. 96. P. 351–447.
- Miller C.N.* Current status of Paleozoic and Mesozoic conifers // *Rev. palaeobot. palynol.* 1982. V. 37. P. 99–114.
- Naugolnykh S.V.* A new genus of male cones of voltzialean affinity, *Uralostrobus voltzioides* nov. gen., nov. sp., from the Lower Permian of the Urals (Russia) // *Geobios.* 2014. V. 47. P. 315–324.
- Naugolnykh S.V.* Lower Permian (Kungurian) flora of the Mazuevka locality (Perm region, Urals, Russia): taxonomic composition, taphonomy, and paleoecology // *The Carboniferous-Permian transition. New Mexico mus. nat. hist. sci.* 2013. Bull. 60. P. 274–285.
- Naugolnykh S.V.* Fossil flora and stratigraphy of the terrigenous Kungurian beds (Lower Permian) of the basin of the Barda River (Urals, Perm krai) // *Stratigr. Geol. correlation.* 2014. V. 22. No. 7. P. 680–707.
- Schweitzer H.-J.* Die Makroflora des Niederrheinischen Zechsteins // *Senckenbergiana lethaea.* 1960. V. 41. P. 37–57.
- Schweitzer H.-J.* Der weibliche Zapfen von *Pseudovoltzia liebeana* und seine Bedeutung für die Phylogenie der Koniferen // *Palaeontographica.* 1963. Bd 113. S. 1–29.
- Schweitzer H.-J.* Die Flora des Oberen Perms in Mitteleuropa // *Naturwissenschaftliche rundschau.* 1968. Bd 21. S. 93–102.
- Taylor T.N., Grauvogel-Stamm L.* The ultrastructure of voltzialean pollen // *Rev. palaeobot. palynol.* 1995. V. 84. P. 281–303.
- Zalassky M.D.* Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // *Problems paleontol.* 1937. V. 2–3. P. 37–101.
- Zalassky M.D.* Végétaux Permians du Bardien de l'Oural // *Problems paleontol.* 1939. V. 5. P. 329–374.

## Voltzialean conifers from the Permian deposits of the Cis-Urals and adjacent areas: possible interpretations and announce of taxonomical solutions

S.V. Naugolnykh

The present paper deals with the characteristics of the representatives of the Voltzialean conifers from the Permian deposits of the Cis-Urals and Volga regions. These plants are attributed to the genus *Archaeovoltzia* Naugolnykh in open nomenclature. The flatten seed-scales with the three lobes (one apical lobe and two lateral lobes) are characteristic for that genus. The seed-scales formed the fertile zones, which were disposed on the ultimate leafy shoots.

*Key-words:* Permian, Urals, conifers, Voltziaceae, seed-scale morphology, fertile zones.



**ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ МАТЕРИАЛОВ:  
ПО ИССЛЕДОВАНИЯМ МОРФОЛОГИИ  
И БАЗАЛЬНОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ.  
ГИПОТЕЗЫ И ОШИБКИ**

**Л.И. Новицкая**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*

Рассмотрены следующие особенности палеонтологических материалов: 1. Их сопряженность с фактором геологического времени. 2. Морфологическая информативность. 3. Их значение, как необходимых данных для обоснованного выделения фундаментальных признаков строения – решающих критериев в филогенетическом сближении таксонов высшего ранга.

Юбилейные издания – всегда в какой-то мере подведение итогов. Это относится и к сборнику статей, посвященному 80-летию академика РАН Алексея Юрьевича Розанова, одного из известнейших современных палеонтологов. Обычно, такие книги содержат наиболее интересные результаты исследований авторов, участвующих в сборнике. Моя статья – об особенностях палеонтологического материала, часто не учитывающихся морфологами, особенно, далекими от палеонтологии.

В работах последнего времени, занимаясь научной популяризацией результатов изучения палеозойских бесчелюстных (Agnatha) и связанной с ними проблемой происхождения челюстноротых позвоночных (Gnathostomata), а также контактируя с коллегами-неонтологами, я обнаружила довольно странное, а главное, тревожное положение дел. В учебниках, изданных уже в XXI в., упоминание о бесчелюстных не только не соответствует современному уровню знаний, но иногда искажает суть этих знаний. Например, в учебнике по сравнительной анатомии позвоночных животных (2005, серия «Классический университетский учебник») сообщается, что гетеростраки дают весьма ограниченную информацию об их внутреннем устройстве. Это совсем не так. Последнее важно, поскольку речь идет о бесчелюстных – исход-

ном морфо-эволюционном уровне позвоночных. (Подробнее в тексте статьи, в разделе «Информативность палеонтологических материалов»). Ошибочна, и это доказано исследованиями строения бесчелюстных, синонимизация бесчелюстных и круглоротых позвоночных (учебник о сравнительной анатомии нервной системы позвоночных: 2001, серия «Учебник для вузов»). Даже если автор учебника считает миног и миксин, т.е. круглоротых, бесчелюстными (что очень спорно), то и тогда их нельзя синонимизировать с бесчелюстными в целом, как это сделано в учебнике, поскольку значительная (большая) часть бесчелюстных имеет глубокое морфологическое сходство с челюстноротыми, а не с круглоротыми (см. текст статьи: раздел об информативности палеонтологических материалов и раздел о фундаментальных признаках).

Что касается проблемы происхождения челюстноротых позвоночных, имеющей приоритетное значение в исследованиях эволюции и филогенеза позвоночных, то в современных учебниках (учебник по зоологии позвоночных, 2013. Высшее профессиональное образование. Бакалавриат) не учтены очень существенные результаты сравнительных исследований палеонтологических и современных материалов, опубликованные в последние десятилетия (см. разделы этой статьи «Информативность палеонтологических материалов», «Фундаментальные признаки»).

В учебнике «Зоология позвоночных» (Держинский, Васильев, Малахов, 2013) гипотеза происхождения челюстноротых сводится к детально обсуждаемому варианту возможного происхождения жаберной системы и челюстей у челюстноротых позвоночных. Но ответом (гипотетическим) на эти вопросы проблема происхождения челюстноротых не исчерпывается. Она не может быть решена без исследования фундаментальных признаков, сохраняющихся на палеонтологическом материале, и их сравнения с рецентной морфологией, челюстноротых (акул) и круглоротых (миног, миксин).

Приходится отметить, что студенты ВУЗ'ов и преподаватели, для которых эти учебники также предназначены, не получают адекватных знаний о начальном морфо-эволюционном уровне позвоночных.

Однако знание этого исходного уровня имеет исключительно важное значение для понимания происхождения и дальнейшей эволюции наиболее сложноорганизованной ветви жизни на Земле. Именно бесчелюстные дали начало двум главным ветвям позвоночных – челюстноротых (Gnathostomata) и круглоротым (Cyclostomata), существующим от палеозоя до современности. Через сотни миллионов лет эволюции челюстноротые сформировали человека – единственное в биосфере существо, обладающее высокоразвитым интеллектом. В этом отношении человек уникален на Земле и, насколько известно, в Солнечной системе.

Вопрос о происхождении главных ветвей позвоночных и, особенно, дискутируемый с 70-х годов XX в. вопрос о происхождении ветви челюстноротых (рыбы – амфибии – рептилии – птицы – млекопитающие), относятся к самым активно обсуждаемым в мировой филогенетике (Stensiö, 1964, 1968;

Novitskaya, 1975, 1981; Janvier, 1981; Новицкая, 1983, Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986; Forey, Janvier, 1993; Novitskaya, 1993; Mallat, 1996; Novitskaya, Turner, 1998; Новицкая, 2002, 2004, 2015а, б; и др.).

Мнения относительно происхождения челюстноротых (Gnathostomata) резко, можно сказать, диаметрально, расходятся в современной филогенетике. Расхождения отчетливо выражены и аргументированы в исследованиях, сделанных автором этой статьи и в исследованиях Ф. Жанвье (Novitskaya, 1981, 1993; Новицкая, 1983; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986; Janvier, 1981; Forey, Janvier, 1993; и др.). В конце XX и в XXI в. появляется все больше очень серьезных морфологических фактов, имеющих фундаментальное значение в выявлении родства. Признаки глубокого сходства в основах строения головы, свойственные только челюстноротым и двуноздревым бесчелюстным (Новицкая, 2015а, б; Novitskaya, 2015), свидетельствуют о том, что челюстноротые связаны ближайшим родством именно с двуноздревыми бесчелюстными (Diplorhina). Сходство отчетливо видно в реконструкциях внутреннего строения гетеростраков (их обонятельного аппарата, в отсутствие его связи с гипофизом, в строении мозга) (Novitskaya, 1981, 1993; Новицкая, 1983, 2004; Novitskaya, Turner, 1998; и др.). Совсем недавно в результате сравнительного сопоставления сходные элементы строения (tracti olfactorii, bulbi olfactorii) обнаружены в головном мозге (telencephalon) двуноздревых бесчелюстных (гетеростраков) и человека (Новицкая, 2015а, б; Novitskaya, 2015). Существование обонятельных трактов у гетеростраков означает, что в эволюции позвоночных уже на уровне двуноздревых бесчелюстных реализовалась возможность увеличения размеров (разрастания) переднего отдела мозга. Тенденция к увеличению и усложнению переднего отдела мозга отчетливо прослеживается на протяжении эволюции челюстноротых позвоночных (Gnathostomata) и достигает наивысшего развития у человека (подробнее: Новицкая, 2015а, б; Novitskaya, 2015). У одноноздревых бесчелюстных (остеостраков), а также у круглоротых (миног и миксин) разрастанию переднего отдела мозга препятствовала его сближенность с носовым мешком. Следует подчеркнуть, что результаты исследований, относящихся к базовому уровню в эволюции позвоночных и, в конечном итоге, к проблеме происхождения человека, должны быть доступны и известны не только узким специалистам, но и, что очень важно, студенческой аудитории. Уровень биологического образования в XXI в. должен соответствовать имеющимся знаниям об эволюции.

В статье я остановлюсь на значении геологического времени, с которым имеют дело палеонтологи. Его необходимо учитывать в исследованиях различной направленности, в том числе в объяснении функциональных нагрузок на те или другие органы у древнейших позвоночных (бесчелюстных), появившихся в эволюции сотни миллионов лет назад.

Будет рассмотрено внутреннее строение агнат (Agnatha), следы которого сохраняются в виде вполне читающихся отпечатков и естественных слепков.

Палеонтологические материалы – это единственная фактическая основа для изучения реального (не гипотетического) развития высокоорганизованной жизни, осуществляющегося в меняющихся абиотических и биосферных условиях Земли.

Фактор времени в палеонтологии. Фактор [латинск. Factor – делатель, творец чего-нибудь]. 1. Движущая сила, причина какого-н. процесса... (толковый словарь русского языка. Под ред. проф. Д.Н. Ушакова).

Палеонтология [греч. Palaios – древний] в своем названии содержит указание на время. Время материализуется, проявляясь в меняющемся (эволюционирующем) строении животных. Визуально это заметно в группах с достаточно сложной морфологией и длительной историей эволюции, измеряемой геологическим временем – миллионами лет.

Остатки древнейших позвоночных найдены в отложениях ордовика, возраст которых определяется в 470 млн. лет (Gagnier, 1989). Иногда древнейшие находки относят к позднему кембрию (Repetski, 1978), их возраст составляет по геохронологической шкале (напр., Михайлова, Бондаренко, 1997) 500 млн. лет. Приблизительно 500 млн. лет – таково время эволюции позвоночных.

В этом интервале времени ими осваиваются среды жизни: водная и, позднее, наземная и воздушная. Освоение сред жизни, как исходной (водной), так и других, состояло в появлении новых адаптаций, т. е. в совершенствовании уже имевшихся органов и их систем, а также – в появлении новых. В сущности, непрерывный процесс стремления к повышению уровня (качества) жизни, осуществлявшийся изменениями морфогенезов, закреплявшимися в филогенезах и является эволюцией. Этот процесс реализуется в разнообразных адаптациогенезах, осуществляющихся на протяжении времени существования таксонов. То есть морфологические и функциональные изменения органов – это две стороны единого процесса адаптациогенеза. Естественно, что на протяжении геологического времени морфология и функция (функции) тех или других органов меняются, иногда очень существенно. Например, передние внутренние жаберные дуги двуноздревых бесчелюстных (Diplorhina: Heterostraci) превращаются в эволюции в челюсти рыб (Mallatt, 1996; Новицкая, 1998, 2015б).

Если иметь в виду сказанное, то тем более странно, что в сравнительно-морфологических заключениях некоторых неонтологов, обычно опирающихся, главным образом, на современные материалы, далеко не всегда учитывается возможность и даже обязательность существования различий в строении, а также функции органов у животных, разделенных большим интервалом геологического времени. При этом основой для выводов о древней функции нередко служат современные животные. Таким образом, сбрасывается со счетов фактор геологического времени, являющегося важнейшей составляющей эволюции (или, что то же самое, эволюция является проявлением геологического времени).

В потоке адаптивных изменений в эволюции особое место занимают фундаментальные признаки, определяющие основы строения таксонов высшего

ранга. (Фундаментальные признаки будут рассмотрены в отдельном разделе этой статьи).

Сопоставляя современный материал с древним, например, палеозойским (в одной филогенетической ветви или в близких ветвях), надо иметь в виду, что сравниваемые материалы принадлежат различным морфо-эволюционным уровням. В эволюции позвоночных древнейшим известным морфо-эволюционным уровнем, как отмечалось, являются бесчелюстные.

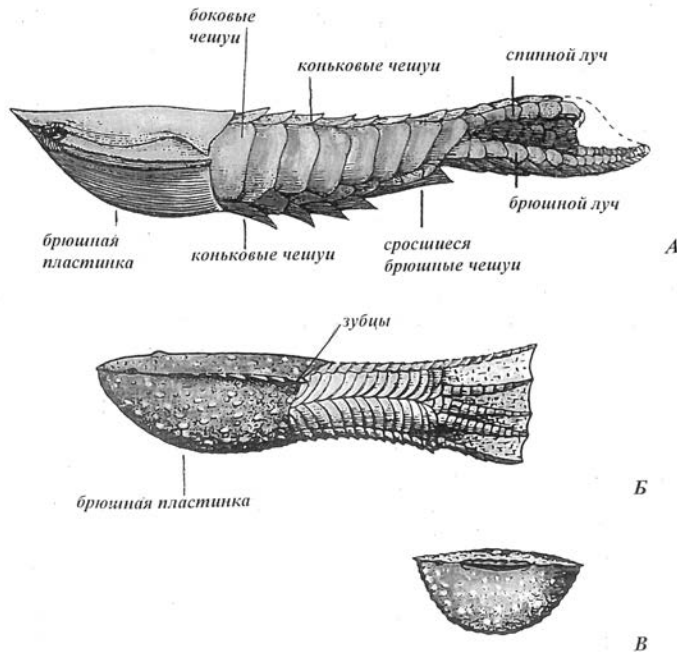
Бесчелюстные и современные животные, принадлежащие одному эволюционному направлению и одной филогенетической ветви, но разным морфо-эволюционным уровням (например, бесчелюстные и рыбы) заметно, а по некоторым признакам очень резко различаются во внешнем и внутреннем строении, в поведении, в образе жизни. Важно подчеркнуть, что понимание поведенческих возможностей ископаемых позвоночных может существенно помочь в уточнении состава и объема функций их органов, в том числе отделов мозга.

Приведу пример. Один из рецензентов моей статьи (Новицкая, 2015 а), пожелавший остаться неизвестным, утверждает, что палеозойские гетеростраки (*Agnatha: Heterostraci*) имели хорошо развитый отдел заднего мозга (*metencephalon*). Основанием для утверждения служит присутствие у гетеростраков ромбоидальной (ромбовидной) ямки (*fossa rhomboidalis*) (см. раздел статьи «Информативность палеонтологических материалов», рис. 4, фиг. Б, В, f.g.). Поскольку у современных позвоночных положение заднего мозга определяется в области ромбоидальной ямки (без ее каудального конца), то делается вывод, что и у гетеростраков присутствие ямки указывает на существование *metencephalon*, причем, судя по размерам ямки, большого.

Правомочен ли перенос состояний, свойственных многим современным позвоночным на палеозойских гетеростраков (бесчелюстных)?

Современные рыбы, независимо от того, являются ли они тихоходными или быстроходными, независимо от формы тела, в совершенстве адаптированы к движению в воде. Быстрое и очень сложное движение свойственно некоторым акулам— идеальным охотникам. Движением современных позвоночных управляют чувствительные и двигательные нервные центры, находящиеся в заднем и продолговатом отделах мозга (Савельев, 2001). Задний мозг у многих позвоночных, включая многих рыб, дает начало мозжечку, иногда достигающему очень крупных размеров и выполняющему особые функции, связанные с движением. У значительной части современных позвоночных (рыб, амфибий, рептилий) задний и продолговатый отделы мозга (*metencephalon* и *myelencephalon*) не имеют между собой заметной границы и обозначаются вместе как задний и продолговатый мозг (Савельев, 2001). Уже отмечалось, что размеры заднего мозга определяются по длине ромбоидальной ямки.

Если присутствие ромбоидальной ямки в качестве критерия существования заднего мозга перенести на палеозойских бесчелюстных (гетеростраков), то придется сделать вывод о том, что у них не только имелся задний мозг, но



**Рис. 1.** Реконструкции внешнего вида гетеростраков – циатаспид. Вид сбоку. А – *Anglaspis heintzi* Heintz, Б – *Stenaspis dentata* Kiaer, В – *Stenaspis dentata* Kiaer, вид спереди. (А – Новицкая, 2000; Б, В – Dineley, 1976).

и что он был очень крупный. Однако такому выводу совершенно не соответствует внешнее строение этих бесчелюстных, дающее вполне отчетливую информацию об их образе жизни и, следовательно, об адаптациях к движению.

Напомню, что в геологическом времени появление гетеростраков предшествовало появлению рыб. Среди известных позвоночных гетеростраки были самыми просто устроенными животными. Они еще не имели парных и непарных плавников (рис. 1). Поперечные разрезы через панцирь и постпанцирный отдел имели овальную или, у некоторых, близкую к круглой форму (Новицкая, 2000). То есть у них не было органов, позволяющих удерживать направление движения (не было рулей). Движение осуществлялось только за счет работы хвостового плавника (подробнее: Новицкая, 2000, 2015б). Разнообразие движения сводилось к следующему: вперед (как результат начала работы хвостового плавника); подъем в воду и движение в воде в течение непродолжительного времени (обеспечивалось интенсивной работой хвостового плавника и функцией панциря, как несущей плоскости); опускание на грунт (вызывалось снижением интенсивности движений хвостового плавника); движение по грунту или низко над ним (короткие, малоинтенсивные рывки в работе хвостового плавника); остановка движения (после прекращения работы хвостового плавника). Такие движения требовали лишь самого простого (крайне примитивного для позвоночных) управления со стороны мозга. Для двигательной актив-

ности гетеростракам (*Heterostraci*) было вполне достаточно контролирующих функций продолговатого мозга (*myelencephalon*), представлявшего продолжение спинного мозга (Новицкая, 2015а, б).

Относительно ромбоидальной ямки: является ли она показателем существования именно заднего мозга (*metencephalon*)? Она принадлежит и продолговатому мозгу (*myelencephalon*). Как отмечается в сводке по сравнительной анатомии нервной системы позвоночных, у млекопитающих полость спинного мозга переходит в ромбоидальную (ромбовидную) ямку продолговатого мозга, т. е. в IV мозговой желудочек (Савельев, 2001).

На морфо-эволюционном уровне бесчелюстных реализовались лишь базовые (исходные) состояния органов, в том числе мозга, и систем органов (например, нервной системы в целом), еще не выполнявших того объема функций, какой они выполняют у современных рыб.

Учитывая, по геохронологической шкале, время, на которое пришлось существование гетеростраков (*Heterostraci*): 470-410 млн. лет назад, учитывая их образ жизни (о нем достаточно ясное представление дает их внешнее строение: рис. 1) и учитывая их ограниченные возможности движения в воде (см. выше), можно сделать вполне обоснованный вывод. Гетеростракам для управления движением было достаточно функций еще очень просто устроенного продолговатого отдела мозга (*myelencephalon*), являвшегося продолжением спинного мозга, и не подразделявшегося на продолговатый и задний отделы (Novitskaya, 2015; Новицкая, 2015а). Никаких прямых или косвенных следов существования *metencephalon* у гетеростраков не обнаружено.

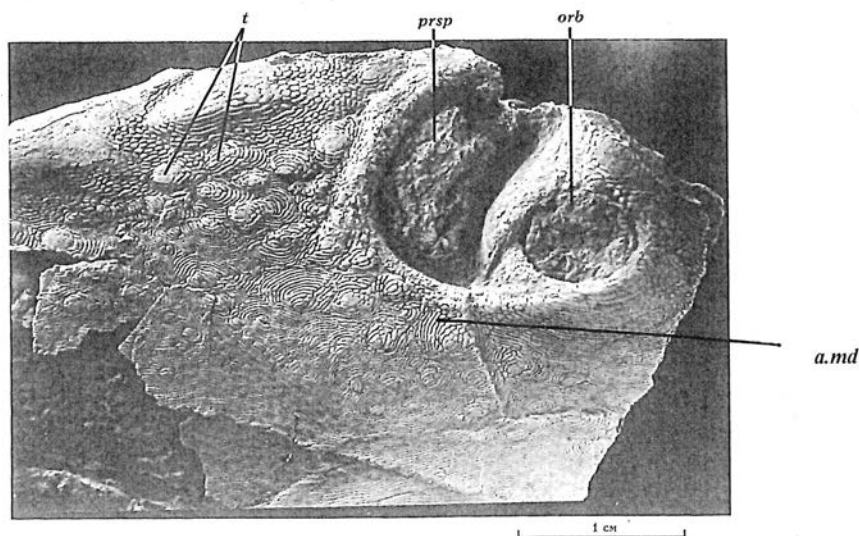
Иллюстрацией уникального морфо-функционального развития и преобразования органа на протяжении длительного геологического времени (около 500 млн. лет) может служить сопоставление мозга двуноздревых бесчелюстных (*Diplorhina*), находящихся на нижнем морфо-эволюционном уровне позвоночных, с мозгом человека, занимающего, на сегодня, высшую ступень в филогенетической ветви челюстноротых (*Gnathostomata*) (Новицкая, 2015а, б).

#### ИНФОРМАТИВНОСТЬ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ МАТЕРИАЛОВ

Специфика палеонтологического материала в его неполноте: во фрагментарности скелета и частом отсутствии следов мягких органов.

Исследования усложняются, если вымершие животные имели элементы строения неизвестные у современных позвоночных. В тех случаях, когда предложено несколько объяснений таких структур и степень доказательности этих объяснений приблизительно одинакова, то древние морфологические образования продолжают оставаться, в сущности, загадкой. Например, латеральные и медиальное поля остеостраков (*Agnatha: Osteostraci*) или дорсальные окна (*dorsal fenestra*) галеаспид (*Agnatha: Galeaspidida*). Относящиеся к ним гипотезы рассмотрены в книге о бесчелюстных (Новицкая, 2015б).

Следует отдельно отметить довольно странные ошибки, время от времени возникающие в интерпретации палеонтологического материала. Их особен-



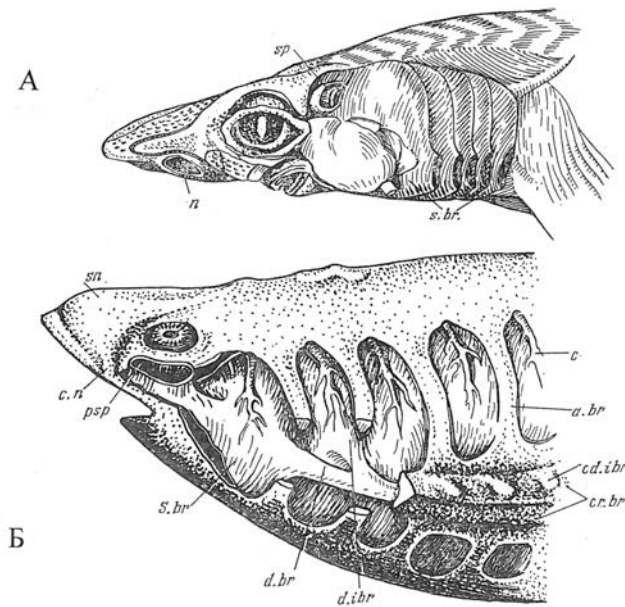
**Рис. 2.** Положение преспиракулярного жаберного отверстия на панцире гетерострака *Gabreyaspis tarda* Novitskaya. Фрагмент передне-боковой части панциря (голотип, ПИН, №1925/4). orb – орбита, a.md – место мандибулярной жаберной дуги (в эндоскелете), prsp – преспиракулярное отверстие.

ность в том, что они сохраняют длительную «живучесть», хотя их ошибочность очевидна. Достаточно известным примером распространенной ошибки такого плана является интерпретация отверстий, найденных в области орбит у некоторых гетеростраков (*Heterostraci: Amphiaspidiformes*). Отверстия обнаружены во время препарирования таймырских находок гетеростраков автором этой статьи. Прежде отверстия в этой области у гетеростраков не были известны, что служило одним из значимых аргументов в пользу присутствия у гетеростраков гипотетического преназального синуса (Stensiö, 1958, 1964, 1968).

Объяснение функционального значения отверстий около глаз, как жаберных, преспиракулярных (Novitskaya, 1975), а также анализ гипотез, трактующих отверстия в качестве особых сенсорных органов (Обручев, 1968) или в качестве остатков преназального синуса (Janvier, 1974), дан в монографии о морфологии древних бесчелюстных (Новицкая, 1983). Приведу здесь очень коротко аргументы в пользу жаберной природы отверстий.

Задний край отверстия расположен на одном уровне с задним краем орбиты (рис. 2). Напомню, что позади заднего края орбиты у гетеростраков находится мандибулярная жаберная дуга (Söve-Soderbergh, 1941; Stensiö, 1964). Таким образом, отверстия и орбиты помещались перед мандибулярной жаберной дугой (рис. 2, a.md). Занимая такое положение, отверстия спереди были ограничены премандибулярной жаберной дугой. Помещаясь между мандибулярной и премандибулярной жаберными дугами, эти отверстия гетеростраков могли представлять собой только преспиракулярные жаберные отверстия и ничто другое (Новицкая, 1983, 2015б). Преспиракулярные отверстия соеди-





**Рис. 3.** Жаберная область акулы и гетерострака. А – *Squalus acanthias* (из Marinelli, Strenger, 1959), Б – гетерострак типа *Olbiaspis coalescens* Obruchev (реконструкция Л.И. Новицкой). (Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986). a.br – жаберные дуги, с – кровеносные каналы на жаберных мешках, cd.ibr – утолщения хряща над индивидуальными выводными каналами жаберных мешков, с.п – канал, ведущий из носового мешка к ноздре, cr.br. – эндоскелетное хрящевое ребро над общим жаберным выводным каналом, d.br – общий жаберный выводной канал, d.ibr – индивидуальные выводные каналы жаберных мешков, п – ноздря, psp – преспиракулярное отверстие, s.br – жаберные мешки, sn – эндоскелетная хрящевая капсула левого носового мешка, sp – спиракулярное отверстие.

нялись с ротовой полостью: они расположены над ней, ближе к глотке. Во время дыхания вода поступала из отверстий в ротовую полость, затем в глотку и затем в систему жаберных мешков. У части гетеростраков каждый жаберный мешок открывался наружу своим отверстием, у других жаберные мешки открывались в общий выводной жаберный канал.

Казалось бы, все ясно. Все объясняется реально существующей, не гипотетической, морфологией. Но до сих пор в литературе можно прочитать и можно услышать на лекциях и даже на морфологических семинарах, что отверстия, о которых идет речь, – это спиракулярные отверстия или что назначение отверстий не ясно.

Что это не спиракулярные отверстия – очевидно: spiracula (они же «брызгальца» современных рыб) помещаются, как известно, между мандибулярной и гиоидной жаберными дугами (Шмальгаузен, 1947). У гетеростраков spiracula (если бы они существовали) должны были бы находиться не на уровне орбит, а позади орбит, как у акул, т. е. не перед мандибулярной дугой, а позади нее (рис. 3: сравните фиг. Б, psp – положение преспиракулярного отверстия у гетерострака и фиг. А, sp – положение spiraculum у акул).

Интерпретация преспиракулярных жаберных отверстий гетеростраков дана мной в этой статье, главным образом, с целью показать, что на палеонто-

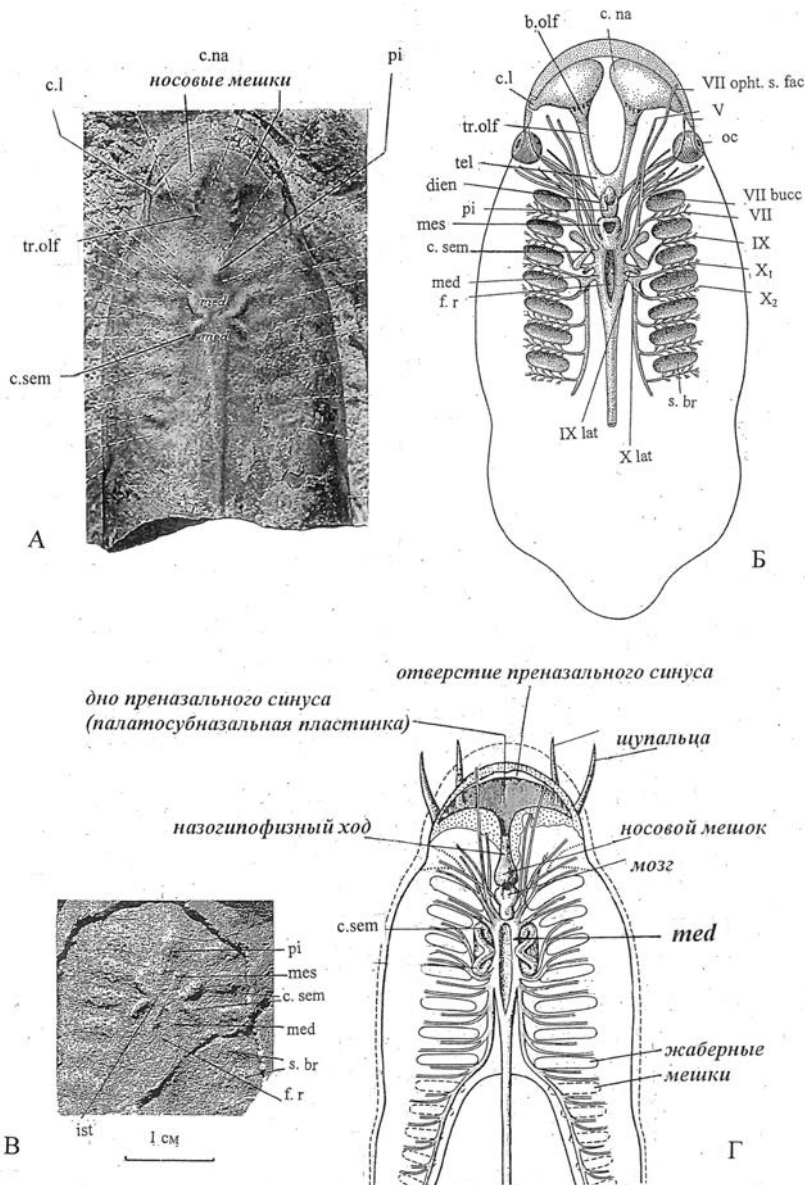
логическом материале морфологические элементы древнейших позвоночных, в данном случае бесчелюстных, на первый взгляд, допускающие различные толкования, нередко объясняются вполне однозначно.

Фрагментарность палеонтологического материала является одной из важных причин частого отсутствия в литературе реконструкций как внешнего, так и внутреннего строения вымерших животных. К хорошим тенденциям последнего времени надо отнести тот факт, что этот недостаток информации постепенно сокращается за счет увеличивающегося числа новых реконструкций.

Вместе с тем, очень опасным, в научном смысле, является сложившееся устойчивое мнение, состоящее в том, что у давно исчезнувших, например палеозойских, животных внутреннее строение не может быть достоверно реконструировано, особенно, у форм без внутренних окостенений. Обычно имеются в виду гетеростраки (Держинский, 2005). Это мнение поддерживается тем, что объяснения тех или других морфологических элементов (или схемы строения животного в целом) нередко сопровождаются появлением гипотез. Часто гипотезы их авторами практически никак не обосновываются (например, многие современные кладограммы). Но в каких-то случаях, мнения аргументируются очень тщательно, детально и с введением гипотетических морфологических элементов. Иллюстрацией последнего могут служить гипотетические реконструкции внутреннего строения гетеростраков (циатаспид и птераспид), сделанные по плану строения миксины (Stensiö, 1958).

На рис. 4 рядом с моей реконструкцией внутреннего строения гетеростраков (фиг. Б) дана фотография материала по гетеростракам (фиг. А: *Poraspis*, из Stensiö, 1964) и здесь же дана реконструкция гетерострака, сделанная Э. Стеншё по образцу миксины (фиг. Г). Сравнив реконструкции (фиг. Б, Г) с материалом (фиг. А), можно отчетливо увидеть, что на месте реконструированного Стеншё гипотетического преназального синуса (фиг. Г) находились обычные носовые мешки (ср. фиг. А и фиг. Б, с.па). Они похожи на мешки челюстноротых (акул). Из мешков к ноздрям вели короткие каналы (с.л), их прекрасно видно на материале (рис. 4, фиг. А). По Стеншё, ноздри гетеростраков, которыми открываются каналы (на фиг. А, Б: с.л), являются отверстиями для щупалец, как у миксин (рис. 4, фиг. Г). Эта гипотеза ничем не доказывается, но легко опровергается (Новицкая, 2015б). Об обонятельных трактах (рис. 4, фиг. А, Б, tr.olf) Стеншё не упоминает. Следов непарного носового мешка, показанного на его реконструкции (фиг. Г, носовой мешок) на материале нет (фиг. А). Его и не могло быть, поскольку у гетеростраков существовали парные носовые мешки, открывающиеся каждый своей ноздрей (рис. 4, фиг. А, Б: с.па). По этой причине у гетеростраков не могло быть и не было общего назогипофизного отверстия и не было связи обонятельного аппарата с гипофизом.

На реконструкции Стенше продолговатый отдел мозга продолжается далеко вперед (как у миксин), в область передних полукружных каналов (рис 4, фиг. Г, med). Соответствующие обозначения на материале сделаны Стеншё



**Рис. 4.** Реконструкции внутреннего строения гетеростраков и материал. А – естественные слепки внутренних органов на ядре панциря гетерострака (*Poraspis rompescjkii*) (из Stensiö, 1964, fig. 81A). Б – реконструкция внутреннего строения гетерострака (из Новицкая, 1983; а также 2004, 20156). В – фрагмент ядра с естественными слепками внутренних органов (*P. rompescjkii*) (Новицкая, 1983, 20156). Г – реконструкция внутреннего строения гетерострака по типу строения миксины (Stensiö, 1958). Условные обозначения: b.olf – обонятельные луковицы, c.l – канал, ведущий из носового мешка к ноздре, c.na – носовая капсула, c.sem – полукружные каналы, dien – diencephalon, f.r – ромбоидальная ямка, ist – isthmus (перешеек, фиг. В), med – myelencephalon, mes – mesencephalon, oc – глаз, tr.olf – ольфакторный тракт (на фиг. А на трактах видны следы кровеносных каналов), pi – пинеальный орган, s.br – место branхиальных мешков, tel – telencephalon (остальные обозначения: Новицкая, 1983, 2004).

(фиг. А, med). Однако между передними полукружными каналами у гетеростраков находился не продолговатый, а средний отдел мозга (mesencephalon), имевший собственный желудочек (рис. 4, ср. фиг. В и Б, mes). О том, что это был именно средний мозг, свидетельствует существование четких отдельных желудочков в mesencephalon (mes) и в myelencephalon (med, f.r) (фиг. Б и В), а также сужение (isthmus) позади mesencephalon (фиг. В, ist).

Идея о сходстве гетеростраков и миксин (круглоротых, Cyclostomatha!) оказалась глубоко ошибочной. Следы внутренних органов у гетеростраков искусственно подгоняемые в реконструкциях Стеншё под схему строения миксин, имеют другое, совершенно естественное объяснение, не нуждающееся в гипотетических построениях.

В чем же причина того, что признанный морфолог, каким был и остается Стеншё, создал реконструкции, несовместимые с фактическим материалом? Ошибка Стеншё в том, что в своих реконструкциях внутреннего строения гетеростраков (*Poraspis rompneckii* Brotzen, *Protopteraspis primaeva* (Kiaer)) он исходил не из палеонтологического материала, а из строения современных миксин. Основные черты их строения он пытался реконструировать у гетеростраков, вводя гипотетические элементы. Эта попытка входит в полнейшее противоречие с тем, что сохраняется на палеонтологическом материале.

Гипотеза Стеншё, опубликованная в широко востребованных справочниках (*Traité de Zoologie*, 1958; *Traité de Paléontologie*, 1964), имела крайне негативные последствия, т.к. она сделала возможным появление поколений палеонтологов (и не только палеонтологов), считающих, что гетеростраки (*Heterostraci*) имели важные признаки внутренней организации миксин (круглоротых). По Стеншё, миксины – прямые потомки гетеростраков, миноги – остеоостраков.

Вопреки реальному (фактическому) палеонтологическому материалу, эта мысль получила поддержку многих морфологов и филогенетиков, в том числе Э. Ярвика (*Jarvik*, 1980) в его известном труде об эволюции позвоночных. Однако среди поддержавших оказались преимущественно те, кто далек от непосредственной работы с бесчелюстными.

Приблизительно через 10 лет после опубликования гипотезы Стеншё, известной как гипотеза дифилетического происхождения циклостом, было показано, что гетеростраки – двуноздревые бесчелюстные (*Diplorhina: Heterostraci*) – фундаментально сходны с акулами (челюстноротыми) (*Novitskaya*, 1975, 1981). Позднее сходство подтвердилось новыми исследованиями гетеростраков и телодонтов (Новицкая, 1983, 2002, 2004, 2015а, б; Новицкая, Каратыте-Талимаа, 1986; *Novitskaya, Turner*, 1998; Каратыте-Талимаа, Мярсс, 2004).

Напомню основные этапы создания реконструкции на основе фактического материала. Начиная работу, исследователь находит в своих палеонтологических коллекциях экземпляры с сохранившимися следами внутренних органов. Затем фактические данные суммируются. На заключительном этапе на основе суммированных данных создается реконструкция (рис. 4, фиг. Б). Ее

детализация (например, восстановление протяженности черепно-мозговых нервов) осуществляется реперным методом. Сведения о нем и конкретные примеры его применения опубликованы (Новицкая, 2002, 2015б).

Схематическая реконструкция, показанная на рис. 4 (фиг. Б), основана на фактическом материале, без введения в нее гипотетических элементов. Реконструированы: обонятельный аппарат, мозг и черепно-мозговые нервы; показано положение полукружных каналов и жаберных мешков. Схема опубликована в 1975 г. (Novitskaya, 1975) и в более поздних работах автора (Novitskaya, 1981, Новицкая, 1983, 2004, 2015а, б). Наиболее детально она обосновывается и поясняется в монографии о морфологии бесчелюстных (Новицкая, 1983).

Здесь остановлюсь лишь на следующем. Как было отмечено, парные носовые мешки гетеростраков не соединялись с гипофизом. Это доказывается отсутствием назо-гипофизного отверстия и строением носовых мешков. Каждый носовой мешок соединялся коротким каналом с ноздрей, открывавшейся наружу. От переднего отдела мозга (*telencephalon*, *tel*) к носовым мешкам подходили обонятельные тракты (*tracti olfactorii*) (рис. 4, фиг. Б, *tr.olf*). Тракты расширялись вблизи обонятельных мешков, образуя обонятельные луковицы (*bulbi olfactorii*) (фиг. Б, *b.olf*).

Этими признаками – строением носовых мешков, присутствием обонятельных трактов и луковиц гетеростраки (*Heterostraci*) фундаментально сходны с челюстноротыми позвоночными (*Gnathostomata*), прежде всего, с акулами. Этими же признаками гетеростраки принципиально отличаются от круглоротых (*Cyclostomata*) – миног и миксин. Детальное сравнение гетеростраков с акулами и миксинами опубликовано (Novitskaya, 1981; Новицкая, 1983).

Материал по двуноздревым бесчелюстным (*Diplorhina*) с сохранившимися следами внутренних органов (обонятельного аппарата, головного мозга) известен, главным образом, по гетеростракам. Следы внутреннего строения у телодонтов (*Thelodonti* – группа двуноздревых бесчелюстных, не имевшая панциря) сохраняются крайне редко и они не так отчетливы, как у гетеростраков. Опубликованные данные о телодонтах дают представление о них, как о бесчелюстных, имевших парные отдельные носовые мешки, их передний мозг формировал обонятельные тракты (Turner, van der Bruggen, 1993; Novitskaya, Turner, 1998; Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004). Доказательным признаком присутствия у телодонтов отдельных парных носовых мешков такого типа, как у гетеростраков, служит отсутствие на хорошо сохранившихся экземплярах телодонтов следов общего назогипофизного отверстия.

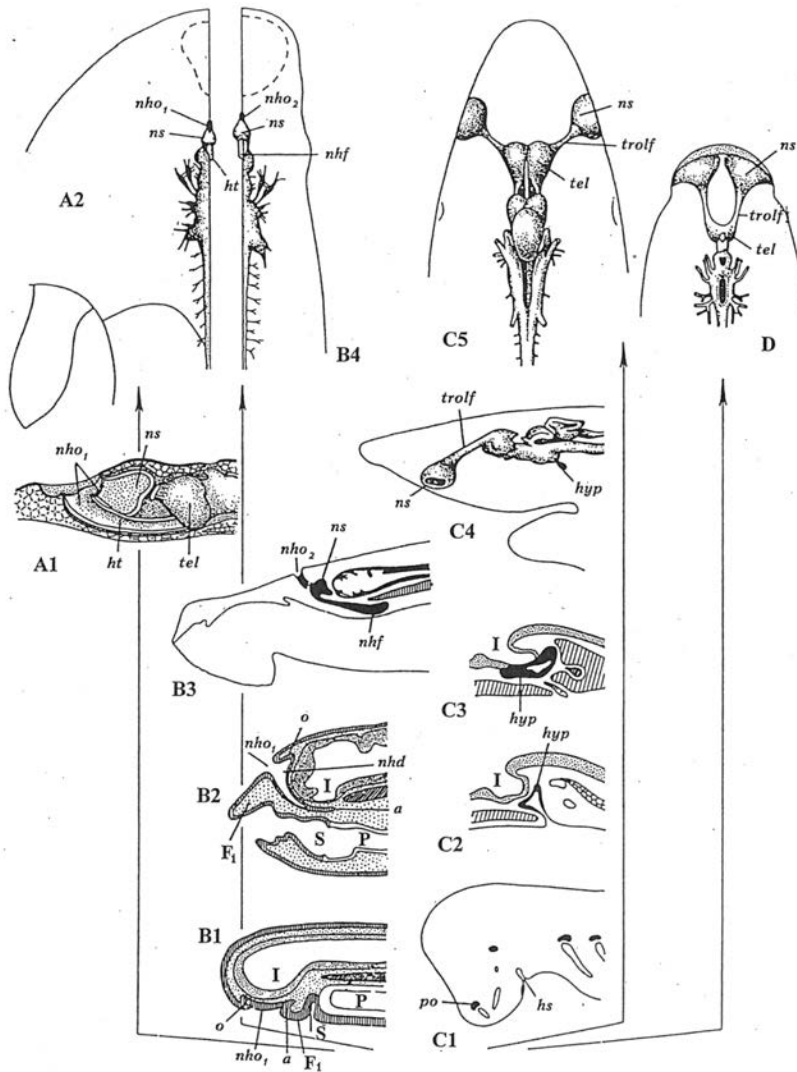
Из признаков, рассмотренных в этой статье, на материале по двуноздревым бесчелюстным (*Diplorhina*: главным образом, гетеростраки) уже достаточно очевидно их сходство с челюстноротыми позвоночными (акулами). Сходство гетеростраков с акулами в строении обонятельного аппарата и мозга (*telencephalon* образует обонятельные тракты и луковицы) выражено совершенно четко. Оно относится к фундаментальным признакам организации, отличающим двуноздре-

вых бесчелюстных (*Diplorhina*) и челюстноротых позвоночных (*Gnathostomata*) от одноноздревых (*Monorhina: Osteostraci*) и от круглоротых (миног, миксин).

Безусловные признаки близкого родства между двуноздревыми бесчелюстными и челюстноротыми позвоночными выявлены также в результате применения онтогенетического подхода. Мной сделано сравнение остеостраков (одноноздревых бесчелюстных) с современными миногами (циклостомами); и сделано сравнение гетеростраков (двуноздревых бесчелюстных) с современными акулами (гнатостомами). Бесчелюстные (остеостраки и гетеростраки) представлены только взрослыми экземплярами, миноги и акулы – несколькими эмбриональными стадиями и взрослыми экземплярами. Детальное сравнение материалов, включая особенности развития гипофиза у миног и миксин (по литературным данным: Gorbman, Tamarin, 1986) и выводы, изложены в статье (Novitskaya, 1993). Полученные результаты и сравнительная схема стадий онтогенеза названных выше групп включены в работы разных лет (Новицкая, 2002, 2004, 2015б). В настоящей статье речь идет об особенностях и возможностях палеонтологического материала. Опыт применения к нему онтогенетического подхода показывает, что материал может быть вполне информативным и в этом отношении.

Очень коротко прокомментирую сравнительную схему онтогенетических стадий, круглоротых (миног) и челюстноротых (акул), а также материалы по бесчелюстным (остеостракам, гетеростракам).

В онтогенезе современной миноги (рис. 5, линия  $B_1$ - $B_4$ ) на ранних эмбриональных стадиях образуется гипофизный мешок (мешок Ратке) и в его дорсальной стенке начинает развиваться носовой мешок (Gorbman, Tamarin, 1986) (фиг.  $B_1$ , o). Гипофизный мешок и будущий носовой мешок уже в начале эмбриогенеза связаны один с другим и открываются наружу общим непарным назогипофизным отверстием (линия  $B$ , nho). В течение онтогенеза это отверстие мигрирует к дорсальной стороне головы, что вызвано интенсивным разрастанием постгипофизной складки (=дорсальной губы, dorsal lip) (рис. 5, фиг.  $B_1$ - $B_2$ ,  $F_1$ ). У взрослых миног назогипофизный ход открывается на дорсальной стороне головы (рис. 5, фиг.  $B_4$ , nho<sub>2</sub>). По Ф.Жанвье, он открывается наружу вторичным назогипофизным отверстием, что объясняется разрастанием париетальной мускулатуры (Janvier, 1975). Присутствие назогипофизного отверстия на дорсальной стороне головы является одним из важнейших признаков в морфологии взрослой миноги (рис. 5, фиг.  $B_4$ ). Рядом со взрослой миногой (фиг.  $B_4$ ) помещено изображение взрослого остеострака (фиг.  $A_2$ ). (Фиг.  $A_2$  и  $B_4$  представляют вместе один рисунок, сделанный Ф. Жанвье; взят из Jarvik, 1980). На фиг.  $A_2$  и  $B_4$  видно полное сходство между миногой (фиг.  $B_4$ ) и остеостраком ( $A_2$ ) в присутствии и положении непарного носового мешка (ns), в положении гипофиза (под носовым мешком, ht, nhf), в присутствии непарного назогипофизного отверстия (nho). На вертикальных сечениях (фиг.  $A_1$ ,  $B_3$ ) видно также положение мозга ( $A_1$ , tel), почти вплотную подходящего к носовому мешку. Напомню, что у современных круглоротых обонятельные тракты не развиваются (Карамян, 1976).



**Рис. 5.** Сравнительная схема, иллюстрирующая стадии онтогенеза современных миног (линия В) и гнатостом (акул) (линия С). Линия А показывает дефинитивную морфологию палеозойского остеострака, линия D – дефинитивную морфологию палеозойского гетерострака. (Новицкая, 2002). Краткие пояснения схемы даны в тексте статьи, деталиные: Novitskaya, 1993; Новицкая, 2002, 2004, 20156.

То есть по рассмотренным признакам взрослые миноги и взрослые остеостраки вполне сходны. Можно сказать, совершенно сходны.

Онтогенез акулы (челюстноротые), начиная с самых ранних эмбриональных стадий, осуществляется по принципиально другой схеме (рис. 5, фиг. C<sub>1</sub>-C<sub>5</sub>). Парные носовые плакоды (po) закладываются далеко от гипофизного мешочка (hs) и не имеют с ним никакой связи (рис. 5, фиг. C<sub>1</sub>). Отсутствие связи сохраняется на протяжении всего онтогенеза. Гипофизный мешочек (hs) образуется в эпителии крыши ротовой полости (рис. 5, фиг. C<sub>1</sub>). Затем гипофиз (hyp) растет

в направлении к воронке (infundibulum, I) – выступу на вентральной стороне промежуточного мозга (diensephalon), и соединяется с воронкой (фиг. С<sub>2</sub>-С<sub>3</sub>). На фиг. С<sub>4</sub> видно расположение носовых мешков (ns) и гипофиза (hyp) у взрослой акулы: на протяжении всего онтогенеза акулы носовые мешки не связаны с гипофизом. Естественно, что общее назогипофизное отверстие не образуется.

Если сравнить взрослые стадии в онтогенезе акул и гетеростраков (фиг. С<sub>5</sub> и D), то окажется, что они вполне сходны. У тех и других носовые мешки (ns) парные, отдельные, открываются наружу каждый своей ноздрей. От мозга (telencephalon, tel) к носовым мешкам направлены обонятельные тракты (tracti olfactorii, trolf). Гипофиз не соединяется с носовыми мешками (на фиг. С<sub>5</sub> и D гипофиз не виден, т. к. он находится на нижней стороне мозга, см. фиг. С<sub>4</sub>). У акул и гетеростраков (двуноздревых бесчелюстных, Diplorhina) нет назогипофизного отверстия.

Таким образом, из сделанного сравнения следует вывод: схемы онтогенеза миног (круглоротые) и акул (челюстноротые) фундаментально различны. Совершенно очевидно и очень важно, что в результате онтогенеза такого типа, как у миног, не может сформироваться голова акул и наоборот – онтогенез акульского типа не может сформировать голову миног (см. рис. 5) (Новицкая, 2002). Это очень важно для понимания и реконструирования филогенетических связей, в данном случае – происхождения челюстноротых позвоночных.

Это означает, так же, что, используя только дефинитивную морфологию бесчелюстных, можно делать вполне определенные выводы о типе их онтогенеза. Даже некоторые отдельные признаки строения бесчелюстных позвоночных позволяют делать выводы о типе (схеме) онтогенеза. Например: отсутствие назогипофизного отверстия; присутствие отдельных ноздрей (или отдельных носовых мешков); большое расстояние между следами носовых мешков и пинеальным органом, свидетельствующее о существовании ольфакторных трактов. Поясню, что пинеальный орган указывает на положение diensephalon и примыкающего к нему спереди telencephalon (Новицкая, 1983, 2015). Таким образом, большое расстояние между мозгом и носовыми мешками показывает, что мозг (telencephalon) вытягивается к носовым мешкам обонятельными трактами.

Каждый из перечисленных признаков означает, что онтогенез палеозойских бесчелюстных, обладавших такими признаками, осуществлялся по типу, свойственному акуле, т. е. челюстноротым (Новицкая, 2015б; Новицкая, Каратайте-Талимаа, 1986).

Как можно видеть из сделанного краткого обзора, сохранность палеонтологического материала (иногда даже фрагментарного) дает большие возможности для исследования внутреннего строения палеозойских бесчелюстных и для его сравнительно-морфологического анализа.

#### ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ

Хотя о фундаментальных признаках уже опубликована достаточная информация (Новицкая, 2002, 2004, 2015а, б), для многих специалистов-морфологов, особенно для далеких от палеонтологических материалов, филогене-



тическое значение этих признаков и возможность их выделения остаются неясными. Действительно, на современном материале в общем строении животного нелегко выделить те органы, которые в филогенетическом смысле можно определить как фундаментальные. Причина в том, что неонтологи имеют дело с «сиюминутными» (одномоментными) «срезами» в эволюции таксонов. Но у палеонтолога есть возможность проследить те или другие органы (их следы, иногда вполне достаточные для представления о строении органа) на протяжении очень длительного этапа (этапов) эволюции. Как отмечалось в начале статьи, в эволюционной последовательности бесчелюстные – челюстноротые протяженность времени (470 млн. лет) охватывает интервал от низов палеозоя (кембрий? – ордовик) до современности. Палеонтологический материал показывает, что в дивергентном развитии низших позвоночных [от бесчелюстных к рыбам (акулам) и от бесчелюстных к круглоротым (миногам)] в каждой из этих двух ветвей есть свои признаки, прослеживающиеся (сохраняющие узнаваемость) от палеозоя до современности.

Этими фундаментальными признаками являются:

1) Строение обонятельного аппарата и его отношение к гипофизу.

В ветви бесчелюстные (*Diplorhina*) – челюстноротые: парные носовые мешки, открываются ноздрями раздельно (исключение – высокая специализация некоторых китов), носовые мешки не соединены с гипофизом. Назогипофизное отверстие отсутствует.

В ветви бесчелюстные (*Monorhina*) – круглоротые: носовой мешок внешне непарный, соединен с гипофизом. Есть назогипофизное отверстие (остеостраки; миноги, миксины).

2) Взаимное расположение переднего отдела мозга (telencephalon) и обонятельного аппарата.

В ветви *Diplorhina* (гетеростраки) – челюстноротые (главным образом, на примере рыб, акулы) парные носовые мешки часто удалены от telencephalon, tracti olfactorii обычно присутствуют.

В ветви *Monorhina* (остеостраки) – круглоротые (миноги, миксины) непарный носовой мешок расположен вплотную к telencephalon, tracti olfactorii отсутствуют.

Таким образом, названные признаки принципиально различны в двух главных ветвях позвоночных. Эти признаки образуют основы (фундамент) строения головы в каждой из дивергентных ветвей. Отсюда – название признаков. Указанные признаки сохраняются на протяжении всей эволюции дивергентных ветвей (палеозой – ныне).

Определение фундаментальных признаков сформулировано следующим образом:

Фундаментальные признаки – это отдельная категория морфологических признаков древней специализации, образующих основы строения таксона (группы) высокого ранга (подкласса, класса, ветви). Эти признаки остаются узнаваемыми на протяжении всей эволюционной истории таксона (Новицкая, 2015б).

Нет никакого противоречия сказанному в том, что, существуя во времени, фундаментальные признаки могут в деталях меняться в эволюции. Это естественно. Например, у палеозойских кистеперых рыб (*Crossopterygii*) вместо одной появляются две пары наружных ноздрей; в некоторых отрядах могут присутствовать внутренние носовые отверстия (хоаны), образовавшиеся, как предполагается, в результате миграции одной из пар наружных ноздрей в ротовую полость (Воробьева, 2004). Но даже в этом случае, когда морфологические изменения достаточно существенны, фундаментальные признаки обонятельного аппарата в эволюционном направлении *Diplorhina – Gnathostomata* вполне узнаваемы: носовые мешки парные, открываются отдельными ноздрями, не связаны с гипофизом, нет общего назогипофизного отверстия.

Говоря о различиях фундаментальных признаков внутри одной филогенетической ветви, можно вспомнить различия в строении обонятельного аппарата миног и миксин (*Cyclostomata*). В отличие от миног, у миксин есть длинная носовая трубка, продолжающаяся от непарного носового мешка до переднего конца головы. Трубка миксин гомологична назогипофизному ходу миног. У миксин назогипофизный ход (носовая трубка) открывается на переднем конце головы, тогда как назогипофизный ход миног открывается на дорсальной стороне головы. Между миногами и миксинами есть и другие заметные отличия. Но все они имеют значение второстепенных на фоне хорошо узнаваемых фундаментальных признаков строения, присущих и миногам и миксинам, т. е. круглоротым (см. выше; подробнее: Новицкая, 2015б).

Как можно видеть на палеонтологическом материале по галеаспидам (*Galeaspida*) в палеозое (силур, девон) появлялись вариации, отличающиеся от «стандартной» схемы строения в эволюционном направлении *Diplorhina – Gnathostomata* (Новицкая, 2002, 2015б). У галеаспид носовые мешки парные, не связаны с гипофизом – нет назогипофизного хода и отверстия (Forey, Janvier, 1993), есть обонятельные тракты (Новицкая, 2002). Подчеркну, что этими признаками галеаспиды фундаментально сходны с диплоринами (двуноздревыми бесчелюстными). Но носовые мешки галеаспид открываются не непосредственно наружу, а в особую, свойственную галеаспидам, медиодорсальную полость. Последнее можно объяснить тем, что на ранних этапах эволюции позвоночных, на морфоэволюционном уровне бесчелюстных, могли появляться вариации внутри двух основных морфологических эволюционных схем (Новицкая, 2002). Такие морфологические изменения были естественными экспериментами – адаптивными поисками, довольно разнообразными в эволюции палеозойских бесчелюстных (Новицкая, 2015б). Однако эксперименты (вариации) касались деталей строения, но не затрагивали суть фундаментальных различий между главными – гнато-стомной и циклостомной ветвями (направлениями развития) позвоночных.

Итак, изучение палеонтологических материалов по бесчелюстным в сочетании с данными по современным челюстноротым (рыбам, в основном акулам) и по круглоротым (в основном, миногам) приводит к следующему

выводу: на морфо-эволюционном уровне палеозойских бесчелюстных (ордовик – девон), уже вполне отчетливо выражены признаки их дивергентного развития в сторону челюстноротых (*Gnathostomata*) и в сторону круглоротых (*Cyclostomata* (Новицкая, 2002, 2004).

Морфология бесчелюстных (*Agnatha: Diplorhina*), обсуждающаяся в этой статье и в предыдущих публикациях (Новицкая, 1983, 2002, 2004; Новицкая, Каратайте-Талимаа, 1986; Novitskaya, 1981, 1993; Novitskaya, Turner, 1998) свидетельствует о глубокой ошибочности представлений о бесчелюстных (*Agnatha*) как о круглоротых. Приходится сожалеть о том, что неверные представления, искажающие картину эволюции позвоночных, попадают в учебники.

Заканчивая, подчеркну еще раз: бесчелюстные – это морфо-эволюционный уровень древнейших первичноводных позвоночных животных. Часть бесчелюстных – двуноздревые (*Diplorhina*) *уже обладали признаками фундаментального сходства с Gnathostomata* (в строении обонятельного аппарата, в отсутствии его связи с гипофизом, в строении мозга). Через сотни миллионов лет ветвь челюстноротых позвоночных сформировала человека. В строении мозга человека есть элементы строения (обонятельные тракты), сходные с имеющимися у двуноздревых бесчелюстных (гетеростраков) (Novitskaya, 2015) и свойственные в эволюции позвоночных только направлению двуноздревые бесчелюстные – челюстноротые.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьева Э.И. Подкласс *Crossopterygii*. Кистеперые рыбы // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Т. Бесчелюстные и древние рыбы / Ред. Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева. М.: ГЕОС. 2004. С. 272–372.
- Держжинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. Серия: Классический университетский учебник. М.: Аспект Пресс. 2005. 303 с.
- Держжинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Малахов В.В. Зоология позвоночных. Высшее профессиональное образование. Бакалавриат. Учебник. Москва: Издательский центр «Академия». 2013. 463 с.
- Карамян А.И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л.: Наука. 1976. 256 с.
- Каратайте-Талимаа В.Н., Мярсс Т. Подкласс *Thelodonti*. Телодонты // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Т. Бесчелюстные и древние рыбы / Ред. Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева. М.: ГЕОС. 2004. С. 12–68.
- Михайлова Н.А., Бондаренко О.Б. Палеонтология. Ч. 1. Учебник. М.: изд-во МГУ. 1997. 448 с.
- Новицкая Л.И. Морфология древних бесчелюстных // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 196. М.: Наука. 1983. 183 с.
- Новицкая Л.И. Висцеральная система палеозойских бесчелюстных (*Heterostraci, Thelodonti*) и возможные пути перехода к жаберному аппарату челюстноротых позвоночных // Палеонтол. журн. 1998. № 3. С. 54–63.
- Новицкая Л.И. Адаптации к плаванию во внешней морфологии и скелете древнейших позвоночных (*Agnatha, Heterostraci*) // Палеонтол. журн. 2000. № 6. С. 3–13.
- Новицкая Л.И. Об особенностях современных филогенетических исследований (на примере проблемы происхождения челюстноротых позвоночных) // Палеонтол. журн. 2002. № 6. С. 3–14.
- Новицкая Л.И. Подкласс *Heterostraci*. Гетеростраки // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Т. Бесчелюстные и древние рыбы / Ред. Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева. М.: ГЕОС. 2004. С. 69–207.
- Новицкая Л.И. Мозг древнейших позвоночных – бесчелюстных (*Agnatha: Heterostraci*) и человека: сопоставление, выводы // Палеонтол. журн. 2015а. № 1.
- Новицкая Л.И. Предшественники рыб, бесчелюстные – начало пути к человеку. М.: ГЕОС. 2015б. 335 с.
- Новицкая Л.И., Каратайте-Талимаа В.Н. Замечания о кладистическом анализе в связи с гипотезой миоптеригий и проблемой происхождения гнатостом. Морфология и эволюция животных. М.: Наука. 1986. С. 102–125.

- Обручев Д.В. Об эволюции Heterostaci / Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. М.: Наука. С. 21–28.
- Савельев С.В. Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных животных. Учебник для вузов. М.: ГЭОТАР-МЕД. 2001. 271 с.
- Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М.: Советская наука. 1947. 540 с.
- Forey P.L., Janvier P. Agnathans and the origin of jawed vertebrates // *Nature*. 1993. V. 361. P. 129–134.
- Gagnier P.-Y. The oldest vertebrate: a 470-million-year-old jawless fish, *Sacabambapis janvieri*, from the Ordovician of Bolivia // *Nat. geogr. res.* 1989. V. 5. P. 250–253.
- Gorbman A., Tamarin A. Pituitary development in cyclostomes compared to higher vertebrates // *Pars distalis of the pituitary gland-structure, function and regulation* / Eds F. Joshimara, A. Gorbman. Amsterdam: Elsevier sci. Publ. B.V. (Biomedical division). 1986. P. 3–14.
- Janvier P. The structure of the nasohypophysial complex and the mouth in fossil and extant cyclostomes, with remarks on Amphiaspidiformes // *Zool. scripta*. 1974. V. 3. № 3. P. 193–200.
- Janvier P. Remarques sur l'orifice naso-hypophysaire des céphalaspidoformes // *Ann. paléontol.* 1975. V. 61. P. 3–16.
- Janvier P. The phylogeny of Craniata, with particular reference to the significance of fossil “agnathans” // *J. vertebr. paleontol.* 1981. V. 1. № 2. P. 121–159.
- Jarvik E. Basic structure and evolution of vertebrates. L.: Academ. press. 1980. V. 1. 575 p.
- Mallatt J. Ventilation and the origin of jawed vertebrates: a new mouth // *Zool. j. Linnean soc., London*. 1996. V. 117. P. 329–404.
- Marinelli W., Strenger A. *Squalus acanthias* (L.). Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. Wien. 1959. P. 173–308.
- Novitskaya L.I. Sur la structure interne et les liens phylogénétiques des Hétérostraci // *Problèmes actuels paléontol. (Évolution des Vertébrés)*. Éd. C.N.R.S. 1975. № 218. Paris. P. 31–40.
- Novitskaya L.I. The problem of the relationship between agnathan and gnathostome vertebrates // *Acta palaeontol. polonica*. 1981. V. 26. No 1. P. 9–18.
- Novitskaya L.I. Definitive morphology of Palaeozoic agnathans (Heterostraci, Osteostraci) as information on their ontogenetic type and phylogenetic relationships // *Modern geol.* 1993. V. 18. P. 115–124.
- Novitskaya L.I. Brain of the Most Ancient Vertebrates (Agnatha: Heterostraci) and Man: Comparison and Inferences // *Paleontol. j.* 2015. V. 49. № 1. P. 79–88.
- Novitskaya L.I., Turner S. *Turinia pagei* (Powrie): a new reconstruction of the soft organs of the cephalothorax // *Mem. Queensland mus.* 1998. V. 42. No 2. P. 533–544.
- Repetski J.E. A fish from the Upper Cambrian of North America // *Science*. 1978. V. 200. № 4341. P. 529–531.
- Säve-Söderbergh G. Notes on the dermal bones of the head in *Osteolepis macrolepidotus* Ag. and the interpretation of the lateral line system in certain primitive vertebrates // *Zool. Bidrag*. 1941. V. 20. P. 523–541.
- Stensiö E. Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. In Grassé P.P. (éd.). *Traité de Zoologie*. T. 13 (Masson et Cie: Paris). 1958. P. 173–425.
- Stensiö E. The brain and the cranial nerves in fossil lower craniate vertebrates. *Skrifter utgitt Norske Videnskaps-Akademi*. Oslo. 1963. P. 1–120.
- Stensiö E. Les Cyclostomes fossils ou ostracodermes // *Traité de paléontol.* / Ed. J. Piveteau. Paris: Masson. 1964. T. 4. V. 1. P. 96–385.
- Stensiö E. The Cyclostomes with special reference to the diphyletic origin of the Petromyzontida and Myxinoidea // *Curr. probl. lower vertebr. phylogeny. Nobel symp.* 1968. No 4. P. 13–71.
- Turner S., van der Bruggen W. The *Thelodonti*, an important but enigmatic group of Palaeozoic fishes // *Modern geol.* 1993. V. 18. P. 125–140.

**On peculiarities of paleontological materials:  
the researches of morphology and basal divergence vertebrates.  
Hypotheses and Errors**

**L.I. Novitskaya**

The following features of the paleontological material are considered: 1. Their pairing with a factor of geological time. 2. Morphological descriptiveness. 3. Their importance as the necessary data for sound isolation of the fundamental structures – the decisive criteria in the convergence of phylogenetic taxa of the highest rank.

УДК 56:57:551.7331(579.26)

## **РОЛЬ МИКРОБИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ФОРМИРОВАНИИ ХАРДГРАУНДОВ ВОЛХОВСКОГО РЕГИОНАЛЬНОГО ЯРУСА (СРЕДНИЙ ОРДОВИК, ДАПИНСКИЙ ЯРУС) ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ**

**С.В. Рожнов**

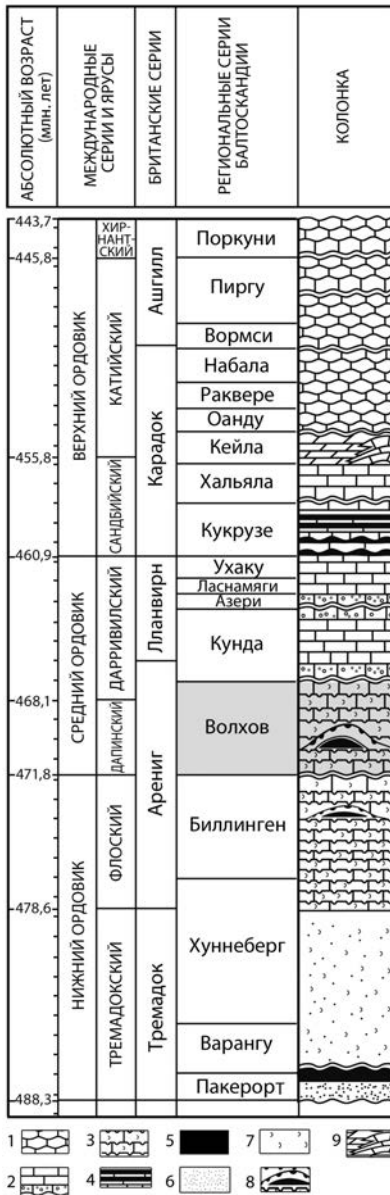
*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
rozhnov@paleo.ru*

Выявлена важная роль цианобактериальных сообществ в формировании хардграундов волховского регионального яруса (средний ордовик, дапинский ярус), образовывавшихся непосредственно на поверхности морского дна и на биогермах одновременно с осадконакоплением. Цианобактериальные сообщества образовывали тонкие цианобактериальные маты, в которых отсутствовала вертикальная зональность и микро-слоистость. Поэтому они названы зачаточными, или незрелыми микробактериальными матами, характерными для холодноводного балтийского палеобассейна с карбонатным осадконакоплением. Присутствие цианобактериальных матов доказывается наличием в изученных хардграундах «окон» с приподнятыми краями, образовавшихся, видимо, благодаря газовым пузырям, и обнаруженными с помощью СЭМ минерализованных филаментов и экстраполимерного матрикса, окутывающего кальцитовые зерна.

*Ключевые слова:* ордовик, Балтика, волховский региональный ярус, хардграунд, микробактериальные пленки, цианобактериальные маты, биогермы

### **ВВЕДЕНИЕ**

В последние десятилетия многие биосферные процессы, в частности, седиментологические, связывают с жизнедеятельностью бактерий. Большую роль в изучении ископаемых бактерий и связанных с ними геобиологических процессов сыграл академик Алексей Юрьевич Розанов. Он вместе с академиком Г.А. Заварзиным обосновал новое направление в палеонтологии, которое назвал бактериальной палеонтологией (Розанов, 2002). Активные дискуссии, конференции и школы по бактериальной палеонтологии, в течение многих лет проводившиеся Розановым, прежде всего,



в рамках программы Президиума РАН под общим названием «Эволюция биосферы», привлекли внимание к бактериальным процессам многих исследователей, в том числе и мое. После одной из бесед на эту тему с Алексеем Юрьевичем я заинтересовался происхождением хардграундов в отложениях среднего ордовика Ленинградской области, в которых они широко представлены. На этих хардграундах сохранились следы поселений многочисленных животных, среди мной изучались многочисленные прикрепительные образования стебельчатых иглокожих. Хардграунды определяют как грунты, отвердевающие одновременно с осадконакоплением и обнажающиеся на поверхности морского дна (Wilson, Palmer, 1992). Полагают, что в ордовике, как и в другие периоды так называемых кальцитовых морей, они формировались благодаря быстрому неорганическому осаждению кальцевого цемента в мелководных карбонатных отложениях из поровых растворов, которые насыщались карбонатом кальция благодаря растворению арагонитовых раковин и других скелетных остатков (Wilson, Palmer, 1992; Palmer, Wilson, 2004; Vinn, Wilson, Toom, 2015).

Однако в результате изучения хардграундов волховского регионального яруса среднего ордовика Ленинградской области (рис. 1) оказалось, что ведущую роль в формировании многих хардграундов играли микробиальные пленки (Rozhnov, 2016). Доказательству этого посвящена данная статья.

**Рис. 1.** Схема местонахождений изученных хардграундов и стратиграфическая колонка ордовикских отложений Балтики. Условные обозначения: 1 – тропические карбонаты, 2 – тепловодные карбонаты с железистыми оолитами, 3 – холодноводные карбонаты с глауконитом, 4 – кукурситовые сланцы, 5 – черные сланцы, 6 – кварцевые пески и песчаники, 7 – глауконит, 8 – холодноводные мадмаунды, 9 – тропические мадмаунды (по: Dronov, Rozhnov, 2007, с изменениями).

РОЛЬ МИКРОБИАЛЬНЫХ МАТОВ И ПЛЕНОК  
В ФОРМИРОВАНИИ РАЗЛИЧНЫХ СЕДИМЕНТОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР  
В МОРСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ

На дне шельфа современных морей в фотической зоне и в приливно-отливной зоне широко развиты микробные пленки и маты. Микробные маты представляют собой толстую, до нескольких сантиметров, органическую субстанцию, нередко сплошным ковром покрывающую большие пространства шельфа и приливно-отливную зону морей. Микробный мат сложен переплетенными нитями трихомных организмов, погруженных в слизь, со слоями минералов. Микробные маты являются сложной экосистемой, компоненты которой функционально очень точно подогнаны друг к другу. В них доминируют цианобактерии, занимающие самый верхний слой мата, толщиной 1–2 мм, в котором происходит почти полное поглощение света. Цианобактерии этого слоя отвечают за структуру мата и являются основными продуцентами органического вещества. Ниже располагаются другие фототрофные бактерии, под которыми располагается анаэробная зона развития сульфидогенов. Слоистая структура мата с чередованием определенных групп микроорганизмов связана с возникновением геохимических барьеров и образованием минералов. С развитием бактериальных матов было связано формирование строматолитов, особенно многочисленных в докембрийской истории Земли. Для строматолитов характерна слоистость в виде попарного чередования темных и светлых слоев, которые трактуются как последовательная смена органогенного и минерального слоев.

К микробным матам близки биопленки, тонким слоем развивающиеся на поверхности осадка и обволакивающие отдельные частицы внутри осадка. Микробные пленки сложены в основном цианобактериями. Они отличаются от матов значительно меньшей толщиной и отсутствием вертикальной структурированности толщи пленки. Тонкие микробные пленки обволакивают отдельные зерна осадка и выделяют внеклеточное полимерное органическое вещество, экстраполимерную субстанцию (ЭПС), которая соединяет, склеивает осадок и пленку в единое целое. В результате осадок стабилизируется, благодаря чему, например, рябь на песке сохраняется в течение долгого времени после окончания волнения воды. В дальнейшем благодаря этой субстанции следы былой морской ряби могут сохраняться в ископаемом состоянии.

Экстраполимерная субстанция (ЭПС) образует вокруг микробных клеток матрикс, интегрирующий бактериальный мат в единое целое. В русской литературе эту слизистую субстанцию иногда называют гликокаликс (Герасименко, Ушатинская, 2002). Экстраполимерная субстанция, гликокаликс, представляет собой кислый высокомолекулярный полисахаридный матрикс, который может включать в себя белки и пептиды, другие органические соединения, а также неорганические соединения, такие как сульфаты и фосфаты. Гликокаликс является матрицей для карбонатной нуклеации и ключевым компонентом, наряду с механизмом повышения кислотности, для органомине-

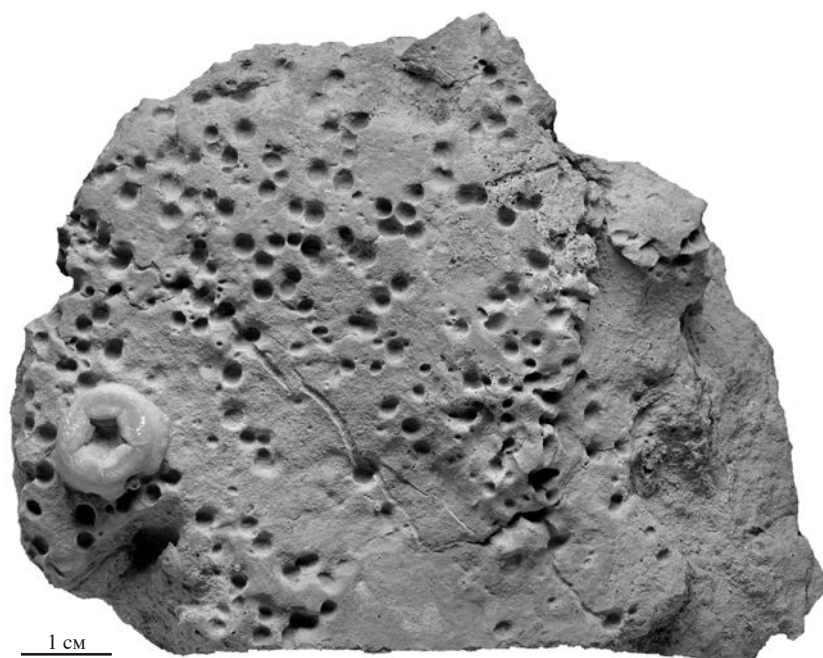
рализации (обзор в: Dupraz et al., 2008). Из-за этой своей особенности экстраполимерная субстанция может быстро минерализоваться благодаря осаждению карбонатов. Этот процесс может проходить двумя путями – активным (биологически индуцированным) и пассивным (испытывающим биологическое влияние). При активном осаждении карбоната происходит деградация лабильной фракции матрикса и освобождение кальция от связей с полимерами. При этом может увеличиваться кислотность. Одновременное увеличение концентрации кальция и кислотности приводит к биологически индуцируемой минерализации. Этот процесс важен для образования морских строматолитов. Пассивное осаждение связано с биологическим влиянием и возникает, когда все функциональные группы полимеров заняты связями катионов и комбинация кислотных условий со свободными ионами  $\text{Ca}^{+2}$  ведет к нуклеации карбоната кальция на матриксе экстраполимерной субстанции. Этот процесс может быть важен при образовании минералов на основе уже неживого органического субстрата, когда исчезает подавление осаждения карбоната бывшей живой экстраполимерной субстанцией. Эти процессы могут происходить очень быстро, благодаря чему под электронным микроскопом мы можем нередко наблюдать хорошо сохранившиеся минерализованные чехлы филаментов и структуру экстраполимерного матрикса с порами и каналами.

Строматолиты, как производные микробиальных матов, развиваются в тепловодных бассейнах с хорошо развитым карбонатным осаждением и осадконакоплением. Микробиальные пленки и индуцируемые ими седиментологические структуры характерны для холодноводных морей с преимущественно терригенным осадконакоплением. Балтийский бассейн в среднем ордовике был холодноводным, но с карбонатным осадконакоплением. Это придавало микробиально индуцируемым седиментологическим структурам своеобразие, выраженное, прежде всего, в своеобразии хардграундов.

#### ХАРДГРАУНДЫ В СРЕДНЕМ ОРДОВИКЕ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ И ИХ ОСОБЕННОСТИ

Хадграунды волховского регионального яруса на востоке Ленинградской области привлекают внимание своей высокой степенью заселенности прикрепленными и сверлящими организмами. Это, прежде всего, сверления *Turanites*, прикрепленные мшанки *Dianulites* и разнообразные холдфасты криноидей и других стебельчатых иглокожих (рис. 2). Они широко распространены в разрезе волховского регионального яруса Ленинградской области и Северной Эстонии и представлены двумя типами. Хардграунды первого типа не совсем точно подходят под его определение, так как они образовались в толще осадка не одновременно с осадконакоплением, а немного позже. Собственно хардграундом они становились после размыва покрывающего мягкого грунта и выхода на поверхность морского дна твердого грунта, затвердевшего в глубине осадка, видимо, в результате осаждения кальцита из поровых растворов. Для этих хардграундов характерен кальцитовый детрит разнообразного раз-



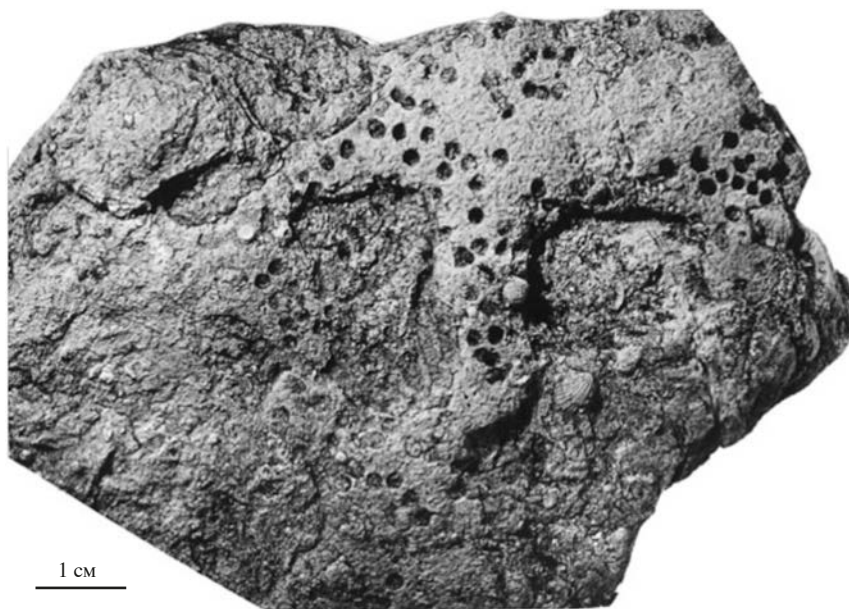


**Рис. 2.** Хардграунд из биогерма близ с. Симонково на правом берегу р. Волхов с поселениями мшанок прикрепительным образованием криноидеи и сверлениями.

мера и происхождения (рис. 3). Этот тип хардграундов здесь специально не рассматривается, так как его образование непосредственно не было связано с существованием поверхностных цианобактериальных пленок и матов.

Второй тип не связан с размывом и образовался непосредственно на поверхности грунта синхронно с осадконакоплением. Его можно разделить на два подтипа. Первый подтип маркирует перерыв в осадконакоплении и прослеживается на площади в сотни километров. Ярким примером может служить поверхность хардграунда, называемое рабочими карьеров «стекло» (рис. 4). По этой поверхности проводится граница между биллингенским и волховским региональным ярусами. Второй подтип располагается на биогермах неясного происхождения и вокруг них. Эти биогермы обнажены в карьерах и обрывах вдоль ладожского глинта. Они представляют собой невысокие округлые по площади горбы, в центре которых располагаются глины, прикрытые сверху микритовыми известняками с поверхностями хардграундов, на которых расположены многочисленные сверления *Tгуranites*, прикрепительные образования мшанок и иглокожих (рис. 2). Примером может служить хардграунд биогерма близ дер. Симонково на правом берегу р. Волхов (рис. 5).

Эти биогермные горбы были впервые изучены и описаны Р.Ф. Геккером и С.Г. Вишняковым (1937), авпоследние десятилетия изучались А.Ю. Иванцовым, А.В. Дроновым и, особенно детально, П.В. Федоровым (Дронов, Иванцов, 1994; Дронов, Федоров, 1994; Федоров, 1996, 2000, 2002; Федоров, Дронов,

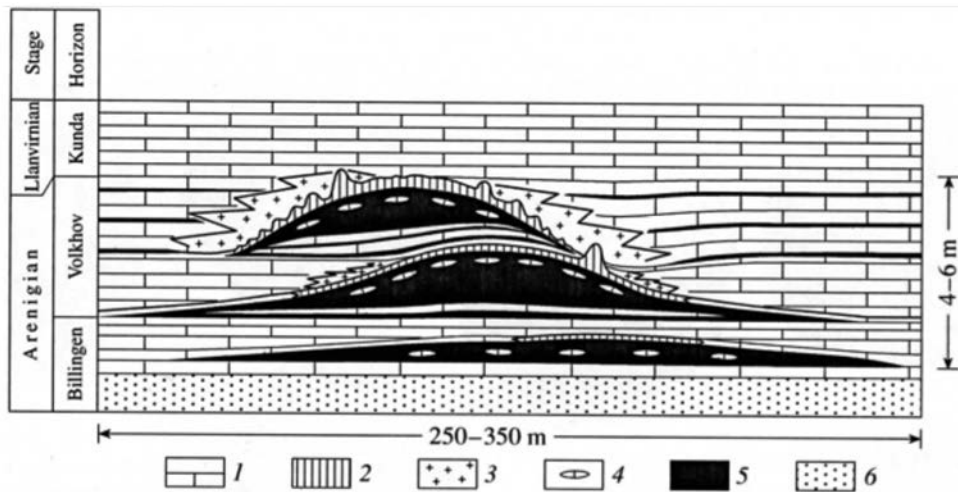


**Рис. 3.** Хардграунд, затвердевший в глубине осадка и образовавшийся после размыва мягкого осадка над ним; волховский горизонт, восток Ленинградской области (по: Rozhnov, 2002).

1998а, б, в; Федоров, Дронов, Заварзин, 1998). Эти авторы предполагали, что эти биогермы образовались в результате поселений придонных фильтраторов, например, брахиопод (Дронов, Иванцов, 1994) или губок (Федоров, 2002). Наиболее подробно разобрал почти все возможные предположения о природе



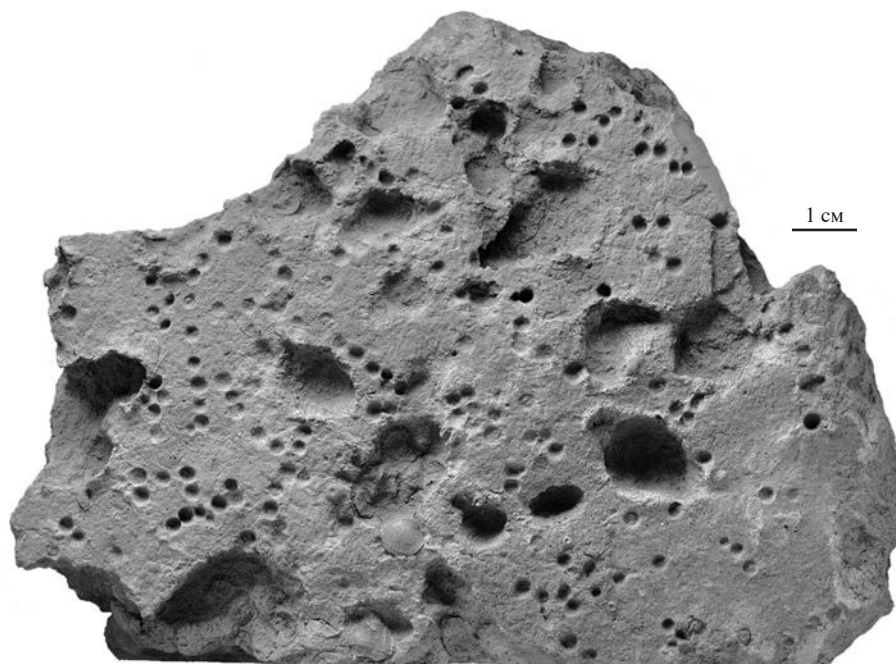
**Рис. 4.** Поверхность хардграунда «стекло» с «окнами» разрушенной поверхности бактериального мата; Путиловский карьер, граница между биллингенским и волховским региональными ярусами.



**Рис. 5.** Схема строения биогерма (по: Рожнов, Федоров, 2001). Условные обозначения: 1 – известняки, 2 – известняки со структурой мадстоуна (микриты, 3 – спаритизированные известняки флангов: грейстоуны – рудстоуны со спаритовым цементом, 4 – линзы и линзовидные прослои органогенных известняков в глинах, 5 – глины, 6 – кварц-глауконитовые песчаники.

этих биогермов Федоров (2002). Он считал их результатом жизнедеятельности губок, от которых в глинах иногда сохраняются спикулы. При этом он отрицал возможность образования их в результате жизнедеятельности бактериальных матов из-за отсутствия в них тонкой слоистости, характерной для строматолитов – продуктов их жизнедеятельности.

Происхождение хардграундов второго типа предполагалось в результате медленного карбонатного осадконакопления при одновременном осаждении кальцитового цемента из поровых вод, материал для которого брался из растворявшегося арагонита раковин моллюсков (Wilson, Palmer, 1992; Palmer, Wilson, 2004). Следы такого растворения действительно можно наблюдать на раковинах головоногих моллюсков, которые были, вероятно, арагонитовыми. Но чисто хомогенное осаждение кальцита из поровых вод, а тем более из морских вод на границе между осадком и водой вызывает сомнение. Во-первых, слой твердого грунта обычно тонкий: его толщина во многих случаях не превышала один сантиметр, а часто была меньше. Под ним находился слой мягкого неконсолидированного или слегка уплотненного грунта. На грунтах первого типа это доказывается изменением зернистости материала и следами биотурбации в подстилающем слое, а в биогермах трещинами сползания тонкого слоя хардграунда. Во-вторых, на хардграундах обычно нет следов размыва или они незначительны. Их поверхности и сам слой хардграунда маркируют скорее следы перерыва в осадконакоплении, связанного с накоплением очень мелкозернистого карбонатного материала. О микробальной природе хардграундов второго типа свидетельствуют небольшие, часто неправильной

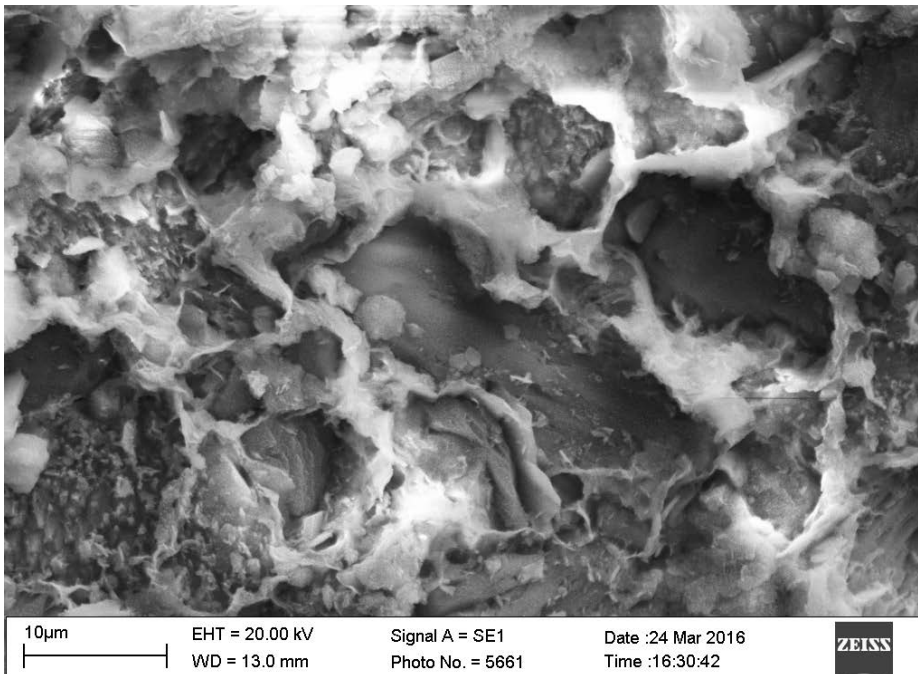


**Рис. 6.** Поверхность хардграунда слоя «бордюр» с окнами разорванного пузырями газа цианобактериального мата, видны приподнятые края окон; карьер близ с. Бабино.

формы окна в хардграунде первого типа, например, на «стекле» и хардграунде слоя, называемого рабочими карьера «бордюр». Если края окон в хардграунде «стекло» были сглажены небольшим размывом, то на хардграунде «бордюра» их края были задраны вверх (рис. 6). Поэтому можно предположить, что причиной возникновения этих окон был выход пузырей газа, метана из нижележащих слоев или кислорода, образовавшегося в тонкой пленке формирующегося хардграунда. Формирование таких хардграундов и образование характерных для них «окон», как мне кажется, могло происходить в результате закрытия дна бактериальными пленками или бактериальными матами. Проверить это предположение можно поиском следов жизнедеятельности бактерий под сканирующим электронным микроскопом.

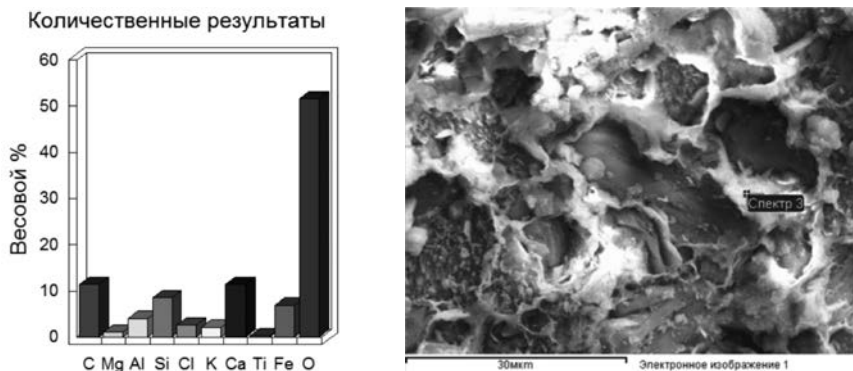
#### РОЛЬ ВОДОРОСЛЕВО-БАКТЕРИАЛЬНЫХ ПЛЕНОК В ФОРМИРОВАНИИ ВОЛХОВСКИХ ХАРДГРАУНДОВ

В исследованных хардграундах под сканирующим электронным микроскопом обнаружены многочисленные минерализованные образования, связанные своим происхождением с жизнедеятельностью микробов. Прежде всего, это многочисленные зерна кальцита, размером обычно 5–15 микрон, окутанные минерализованной экстраполимерной субстанцией (гликокаликсом) (рис. 7). Состав зерен кальцита без существенных примесей дополнительных элементов. В минерализованном гликокаликсе состав значительно более сложный



**Рис. 7.** Зерна кальцита, окутанные минерализованной экстраполимерной субстанцией (гликокаликсом); СЭМ; хардграунд.

(рис. 8). Помимо кальция, углерода и кислорода, здесь имеются существенные примеси кремния, алюминия, железа, магния, калия и титана. Эти данные свидетельствуют о том, что зерна кальцита, попадавшие на дно, сразу же обрастали цианобактериальными пленками, выделявшими гликокаликс, который склеивал их в единую субстанцию. Гликокаликс адсорбировал многие элементы из окружающей среды, прежде всего кальций, магний, железо, кремний, которые при деградации органического вещества образовывали сначала сложные органо-минеральные соединения, а затем полностью минерализовались,



**Рис. 8.** Элементный состав минерализованной экстраполимерной субстанции (гликокаликса).

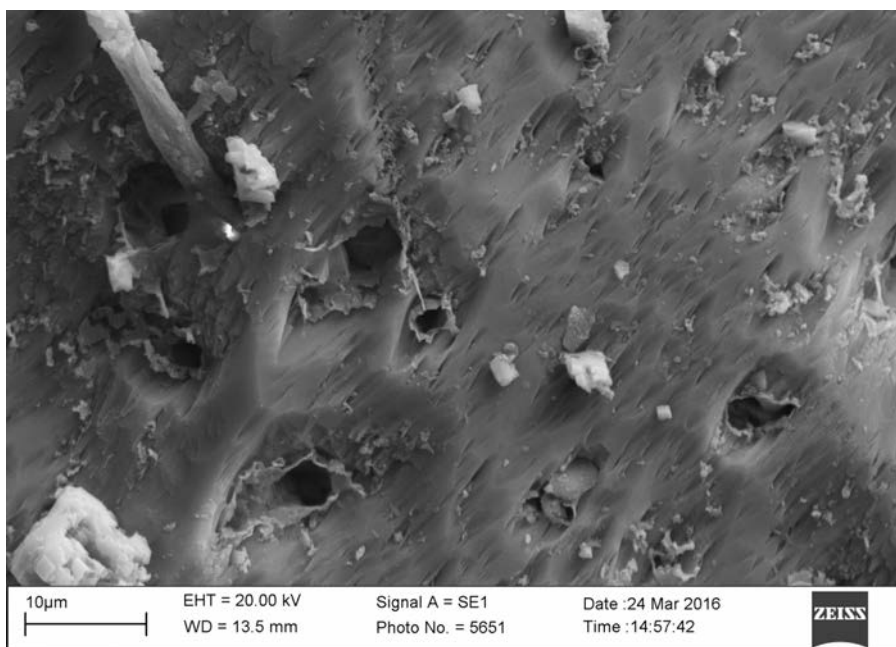


Рис. 9. Минерализованные чехлы филаментов в гликокаликсе.

цементируя зерна кальцита в хардграунд. Преимущественно цианобактериальный состав микробного сообщества показывает присутствие характерных чехлов нитей, окруженных гликокаликсом (рис. 9) или образующие переплетающуюся сеть филаменты (рис. 10). Кроме чехлов, нитей и гликокаликса местами встречаются минерализованные остатки других бактерий – колонии коккоидных форм (рис. 11) и оболочки вытянутых форм (рис. 12).

Отсутствие микрослоистости и вертикальной биогеохимической зональности указывает на существование на донном грунте при осадконакоплении тонкой, толщиной не более первых миллиметров, поверхностной бактериальной пленки, построенной разнообразным сообществом фотосинтезирующих бакте-

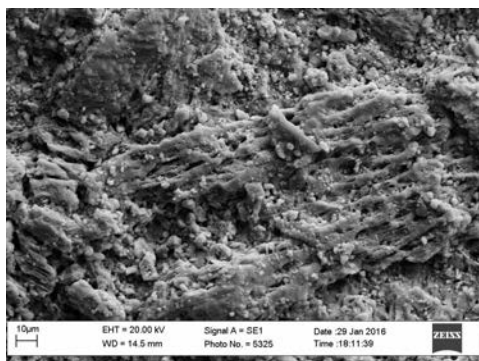


Рис. 10. Переплетающиеся филаменты.

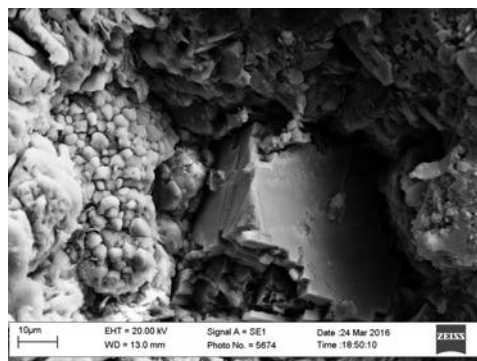
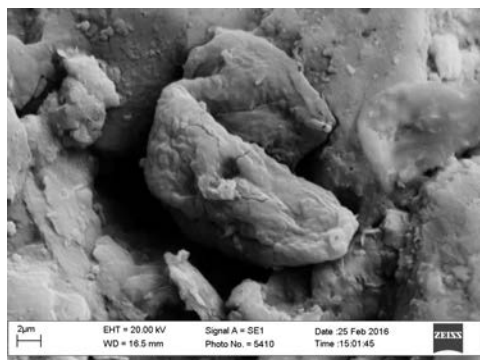
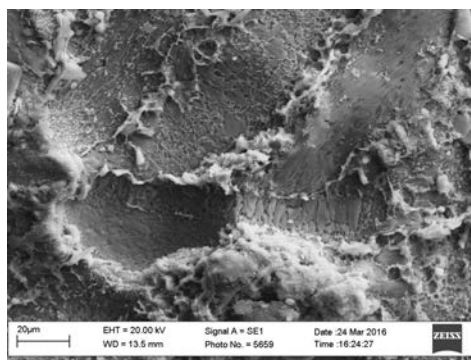


Рис. 11. Колонии коккоидных бактерий.



**Рис. 12.** Оболочки вытянутых бактерий.



**Рис. 13.** Хемогенный (?) карбонат в виде мелких кристаллов, заполнивших пустоту в минерализованном цианобактериальном мате.

рий. Видимо, это были промежуточные стадии между бактериальными пленками и матами, с толщиной, достаточной для того, чтобы называть их матами, но без необходимой для этого вертикальной структурированности. Можно назвать их незрелыми, или зачаточными, матами. Бактерии выделяли экстрацеллюлярную субстанцию, в которой застревали осаждавшиеся мелкие кальцитовые зерна и редкие более крупные биокласты. Местами, в пустотах бывшего цианобактериального мата, наблюдается осаждение хемогенного (?) карбоната в виде мелких кристаллов, но их роль в формировании хардграунда незначительна (рис. 13). Небольшое количество хемогенных карбонатов в цементе хардграунда могло быть связано с холодноводностью бассейна в волховское время (Dronov, Rozhnov, 2007), не позволявшей осаждаться хемогенному карбонату из морской воды в большом количестве. Мелкие кальцитовые зерна представляли собой, видимо, мельчайшие биокласты, находившиеся во взвешенном состоянии в воде и способные переноситься на большие расстояния перед их осаждением.

Для появления больших площадей морского грунта, покрытого такими зачаточными матами, необходимы, по крайней мере, три условия: достаточное количество света, длительная спокойная обстановка и отсутствие существенной биотурбации. Поэтому можно предположить, что заселения обширных поселений морского дна происходило при повышении уровня моря, в результате которого волнения штормов не достигали дна, но глубина не была препятствием для достаточного количества солнечного света. Такая обстановка могла быть на глубине 30–40 м. Возможно, в периоды широкого развития микробных матов в бассейне наблюдались длительные застойные явления, обусловленные низкой степенью перемешивания воды. Появление таких зачаточных матов мешало поселению личинок в этих местах и обусловило отсутствие там многих бентосных животных. Эти периоды были, видимо, очень короткими, в несколько лет, за которые могли сформироваться на обширных площадях тонкие прослойки грунта с высоким содержанием экстрацеллюлярной субстанции, которая быстро минерализовалась, образуя твердый грунт.

Гибель сообщества могла наступать при понижении уровня моря после значительного усиления в придонном слое гидродинамической активности. На сформировавшемся таким образом хардграунде поселялись сверлильщики *Tyranites*, мшанки и стебельчатые иглокожие.

На биогермах формирование бактериальных матов проходило сходным образом. Можно согласиться с Федоровым (1996, 2000, 2002), что глинистое ядро формировалось осаждением тонкой фракции вокруг поселений губок. Уже на склонах этого глинистого ядра вокруг поселений губок возникали, видимо, микробиальные маты, улавливавшие и консолидировавшие мелкие кальцитовые частицы и местами значительное количество пеллитовых частиц. При усилении скорости осадконакопления в отдельных местах происходила гибель микробиального сообщества, что создавало мозаичность в распределении хардграундов вокруг биогермов и их переслаивание с мягкими грунтами.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микритовый состав возникавших в тонком поверхностном слое хардграундов и наличие большого количества минерализованных остатков бактерий и следов их жизнедеятельности показывают большую роль микробиальных пленок и матов в формировании и консолидации хардграундов.

Развитие микробиальных сообществ в холодноводных условиях при карбонатном осадконакоплении приводило, видимо, к особому типу развития маломощных матов без существенной вертикальной зональности и связанному с этим отсутствием микрослоистости в сформированных ими отложениях.

Развитие микробиальных матов и образование связанных с ними поверхностных хардграундов могло происходить глубине на 30–40 м при повышении уровня моря очень быстро, буквально в течение нескольких лет, при низкой придонной гидродинамической активности.

Работа выполнена в рамках программы президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов».

Автор глубоко благодарен Л.В. Зайцевой за неоценимую помощь в просмотре образцов СЭМ и С.В. Багирову в фотографировании объектов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бактериальная палеонтология. Отв. Ред. А.Ю. Розанов. М.: ПИН РАН. 2002. 188 с.
- Вишняков С.Г., Геккер Р.Ф.* Следы размыва и внутрипластовые нарушения в глауконитовых известняках нижнего силура Ленинградской области / Сб. к 45-летию научной деятельности члена ЦНИГРИ доктора геологических наук Н.Ф. Погребова. Л.-М.: ОНТИ-НКТП, 1937. С. 30–35.
- Герасименко Л.М., Ушатинская Г.Т.* Цианобактерии, цианобактериальные сообщества, маты, биопленки / Бактериальная палеонтология. Отв. Ред. А.Ю. Розанов. М.: ПИН РАН. 2002. С. 36–46.
- Дронов А.В., Иванцов А.Ю.* Органогенные постройки в нижнеордовикских карбонатных отложениях окрестностей Санкт-Петербурга // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. Геол., географ. 1994. Вып. 1 (№ 7). С. 23–30.
- Дронов А.В., Федоров П.В.* Новые данные о строении и распространении геккеревых горбов в нижнеордовикских карбонатных отложениях окрестностей Санкт-Петербурга // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. Геол., географ. 1994. Вып. 2 (№ 14). С. 89–93.



- Рожнов С.В., Федоров П.В.* Новый род криптокринитид (Eocrinoidea, Echinodermata) из прибиогермных отложений волховского яруса (верхний аренинг, ордовик) Ленинградской области // Палеонтол. журн. 2001. № 6. С. 42–49.
- Федоров П.В.* Значения процесса осаждения терригенной взвеси бентосными биофильтраторами для образования раннеордовикских органогенных построек северо-запада Русской платформы // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. Геол., географ. 1996. Вып. 2 (№ 14). С. 143–151.
- Федоров П.В.* Раннеордовикские органогенные постройки северо-запада России. 2. Геккерovy горы долины р. Тосна // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. Геол., географ. 2000. Вып. 2 (№ 15). С. 84–91.
- Федоров П.В.* Карбонатно-глиняные иловые холмы нижнего-среднего ордовика Балтоскандии. Дис. на соиск. уч. степ. канд. геол.-мин. наук. 2002. 229 с.
- Федоров П.В., Дронов А.В.* Нижнеордовикские органогенные постройки северо-запада Русской платформы / Палеогеография венда – раннего палеозоя Северной Евразии. Ред. В.А. Коротеев и др. Екатеринбург: УрОРАН. 1998а. С. 184–191.
- Федоров П.В., Дронов А.В.* Нижнеордовикские органогенные постройки северо-запада Русской платформы // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. Геол., географ. 1998б. Вып. 1 (№ 7). С. 23–30.
- Федоров П.В., Дронов А.В.* Раннеордовикские органогенные постройки северо-запада России. 1. Геккерovy горы в «дикарях» плитного карьера Бабино // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. Геол., географ. 1998в. Вып. 2 (№ 14). С. 81–87.
- Федоров П.В., Дронов А.В., Заварзин И.В.* Раннеордовикские органогенные постройки северо-запада России. 2. Геккерovy горы Путиловского карьера // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. Геол., географ. 1998. Вып. 2 (№ 14). С. 27–36.
- Dronov A.V., Rozhnov S.V.* Climatic changes in the Baltoscandian basin during the Ordovician: sedimentological and palaeontological aspects // Acta Palaeontol. Sin. 2007. V. 46. Suppl. P. 108–113.
- Dupraz C. et al.* 2008. Precesses of carbonate precipitation in modern microbial mats // Earth-sci. rev. 22 p. DOI:10.1016/j.earscirev.2008.10.005
- Palmer T.J., Wilson M.A.* «Calcite precipitation and dissolution of biogenic aragonite in shallow Ordovician calcite seas». *Lethaia*. 2004. V. 37 (4). P. 417–427.
- Rozhnov S.V.* Cyanobacterial origin and morphology of the Volchov hardgrounds (Dapingian, Middle Ordovician) of the St-Petersburg area (Russia) / Eds A. Baucon, C. Neto de Carvalho, J. Rodrigues. 2016. *Ichnia* 2916: abstr. book. UNESCO Geopark Naturtejo/Intern. Ichnol. ass., Castelo Branco. P. 182–183.
- Rozhnov S.V.* Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // *Paleontol. j.* V. 36, suppl. 6. 2002. P. S525–S674.
- Vinn O., Wilson M.A., Toom U.* Bioerosion of Inorganic Hard Substrates in the Ordovician of Estonia (Baltica). *Plos one*. 2015. V. 10(7): e0134279. doi:10.1371/journal.pone.0134279
- Wilson M.A., Palmer T.J.* Hardgrounds and hardground faunas // Univ. of Wales, Aberystwyth, Institute of Earth studies publ. 1992. V. 9. P. 1–131.

## **The role of microbial communities in the formation of hardgrounds of Volkhov Regional Stage (Middle Ordovician, Dapingian Stage) of Leningrad Region**

**S.V. Rozhnov**

The study revealed a key role of cyanobacterial communities in the development of hardgrounds of the Volkhov Regional Stage (Middle Ordovician, Dapingian Stage) which were formed simultaneously with the sedimentation directly on the seabed surface and on the bioherms. Cyanobacterial communities formed thin bacterial mats in which no evidence of vertical zonation and microlamination occurred. Therefore, they are called embryonic or immature microbial mats characteristic of the cold Baltic paleobasin. The presence of “windows” with raised edges in the studied hardgrounds which could be formed during gas escape shows evidence of cyanobacterial mats. These structures were detected using SEM analysis of mineralized filaments and extracellular polymeric substances surrounding calcite grains.

**Keywords:** Ordovician, Baltica, Volkhov Regional Stage hardgrounds, microbial films, microbial mat, bioherms.

УДК 551.73

**ИНФРАЗОНАЛЬНЫЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ – НЕОБХОДИМЫЙ  
ИНСТРУМЕНТ ДЛЯ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ ЗОНАЛЬНЫХ  
ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ  
(на примере палеозойских граптолитовых шкал)**

**Н.В. Сенников<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>*Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. ак. А.А. Трофимука СО РАН*

<sup>2</sup>*Новосибирский госуниверситет  
sennikovnv@ipgg.sbras.ru*

Дан общий анализ использования палеозойских зональных последовательностей по ортостратиграфическим группам фауны в практике региональных биостратиграфических исследований, в событийной стратиграфии и в работах по совершенствованию структуры Международной стратиграфической шкалы. Кратко изложены понятие, сущность и назначение зональных последовательностей. Обсуждены вопросы необходимости совершенствования зональных палеонтологических палеозойских шкал и намечены направления проведения такой работы.

*Ключевые слова:* зональные последовательности, граптолиты, ордовик, силур.

**ВВЕДЕНИЕ**

Вопросы биостратиграфии и, особенно, зональной стратиграфии, постоянно, на протяжении многих лет находятся в сфере внимания многочисленных специалистов по осадочным образованиям (Shindewolf, 1970; Соколов, 1971, 2004; Шиндевольф, 1975; Жамойда, 1988, 2011; Корень, 1991, 1996; Черных, 1995; Сенников, 1996; Симаков, 1996; Корень и др., 2006а, 2006б и др.). Создание нового поколения региональных стратиграфических схем по отдельным системам палеозоя России и новая номенклатура ярусных подразделений в Международной стратиграфической шкале вновь подняли уровень научного интереса к теоретическим вопросам биостратиграфии (Черных, 2002, 2013, 2015; Сенников и др., 2011; Алексеев, 2013; Сенников, Толмачева, 2013;

Сенников и др., 2013а, 2013б, 2014а, 2014б, 2015; Тесаков, 2015). Актуальность поднятой тематики в настоящее время продиктована необходимостью скорейшего решения ряда дискуссионных вопросов, постоянно возникающих при использовании методов зональной стратиграфии в подготовке проектов новых палеозойских стратиграфических схем. Предлагаемая к рассмотрению статья посвящена одной из остро обсуждаемых и актуальных задач биостратиграфии – сущности зон, их иерархии и возможностям использования для различных практических задач осадочной геологии.

Базовыми данными для настоящей статьи послужили авторские материалы по палеозою Алтае-Саянской складчатой области, Сибирской платформы и Узбекистану, в том числе, в первую очередь, по граптолитовым шкалам ордовика, силура и нижнего девона (Сенников, 1976; 1990, 1996; Сенников, Русских, 1982; Петрунина и др., 1984; Голиков, Сенников, 2007а, 2007б; Sennikov et al., 2008 и др.), а также для независимого внутреннего контроля материалы по конодонтовым, хитинозойным и вертебратовым зональным последовательностям Сибири (Сенников, Обут, 2002; Сенников и др., 2014а, 2014б, 2015; Sennikov et al., 2015 и др.).

Целью настоящей статьи, кроме оценки возможности совершенствования методов зональной стратиграфии, можно считать «призыв» к конструктивной дискуссии для взаимного обогащения знаниями и приемами специалистов по ортостратиграфическим пелагическим группам фауны, занимающихся вопросами зональной стратиграфии палеозоя.

#### ПОНЯТИЕ, СУЩНОСТЬ И НАЗНАЧЕНИЕ ЗОНАЛЬНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ

Граптолитовая зона – биостратиграфическое подразделение: а) являющееся составной, неотъемлемой частью в непрерывной последовательности таких подразделений; б) обладающее «уникальностью» видового таксономического состава комплекса с выверенной пространственной стабильностью этого состава по сериям разрезов; в) характеризующее «неповторимостью» в разрезе, г) имеющее «смыкаемость» границ с ниже- и вышележащими зонами – «смыкаемость» с биостратиграфическими подразделениями, охарактеризованными ассоциациями таксонов в подстилающих и перекрывающих слоях; д) отражающее в своих видовых комплексах синхронные, однозначно понимаемые, морфологические изменения в независимых, широко признаваемых филолиниях различных родов; е) имеющее строго фиксированное стратиграфическое положение своей нижней границы, маркированное первым появлением (FAD) [First Appearance Data – стратиграфический уровень первого появления] вида-индекса (или видов-индексов) на выбранном в разрезе уровне, по возможности совпадаемым (или близким) с уровнем высоких (нередко, максимальных) значений индексов обновления видового состава комплексов; именуемое по виду-индексу (или видам-индексам). Первый член последовательности зон и последний член этой последовательности, не имеющие нижней (для первого) и верхней (для последнего) установленных границ, не следует именовать зона-

ми, так как у них отсутствует «смыкаемость» – такие стратоны следует именовать слоями с граптолитами. Минимально в последовательности может быть выделено три комплекса и только средний из них может именоваться зоной.

Зона, как часть зональной последовательности, должна являться, по сравнению с другими стратиграфическими подразделениями, более совершенным инструментом, обладающим функциями: а) наиболее дробного расчленения разрезов и местных стратонов; б) максимально точной корреляции различных категорий стратонов и их конкретных разрезов; в) прецизионного датирования региональных и местных стратонов в рамках ярусных и подъярусных подразделений Международной (Общей) стратиграфической шкалы; г) обладать свойствами эталонирования стратиграфического положения зональных последовательностей по другим (при рассмотрении здесь граптолитов) ортостратиграфическим группам, например, по хитинозоям (Сенников, Обут, 2002) или конодонтам (Сенников и др., 2013а). Этот набор уникальных, крайне востребованных, потенциальных «способностей» зоны является следствием ее специфических характеристик, заложенных в регламенте её выделения.

Крайне желательно, чтобы внутри зоны присутствовало, как в конкретном разрезе, так и в сериях разрезов, где устанавливается такая граптолитовая зона, минимум три стратиграфических уровня, охарактеризованных ассоциациями диагностируемых и характерных для этой зоны таксонов. Это необходимо для экспертной оценки внутреннего строения зоны – зарождения, максимального развития и угасания сообщества таксонов рассматриваемой зоны, обособленного от комплексов других зон более масштабными перестройками таксономического состава палеосообществ граптолитов.

Зона должна (вновь устанавливаемые зоны в обязательном порядке) иметь стратотип, в реальном разрезе которого она должна подстилаться более древней зоной и перекрываться более молодой зоной. Таким образом, минимально в разрезе-кандидате эталонной последовательности должно быть пять различных комплексов (минимум с тремя стратиграфическими уровнями в каждом), три средние из которых будут зонами, а средняя из последних представлять из себя собственно стратотип зоны.

Верхние границы зон не определяются, а «принимаются» как нижние границы вышележащих подразделений. Уровни появления видов-индексов и диагностических таксонов для каждой из зон должны быть «заверены» и «обобщены» по материалам многочисленных разрезов.

Виды-индексы соседствующих в стратиграфической последовательности зон и слоев в зональных граптолитовых шкалах в большинстве случаев находятся в близкородственных филогенетических связях в составе одного рода. В других случаях, с соседствующими видами-индексами из близкородственных родов инициальный вид дочернего рода, как правило, связан трендом в развитии с материнским видом, отклоняющимся по каким-либо параметрам от других видов рода-прародителя.

Согласно Стратиграфическому кодексу России (2006, ст. VI.12), «Название биостратиграфической зоны образуется от названия одного или двух-трех ви-

дов индексов...». В конкретных разрезах нижнюю границу зоны можно определять по FAD любого из этих таксонов, когда они встречаются по одному в разрезе. Следует пояснить – выбор более чем одного вида-индекса для наименования зоны определяется тем, что в опорных разрезах эти таксоны появляются одновременно на одном стратиграфическом уровне. В случае их разновременного появления в других разрезах за нижнюю границу такой зоны следует принимать FAD первого из появившихся таксонов.

Ст. VII.4 Стратиграфического кодекса России (2006) определяет типы биостратиграфических зон следующими формулировками – «Интервал-зона – слои, заключенные между первым появлением какого-либо характерного таксона (обычно вида-индекса) и первым появлением характерного таксона (обычно вида-индекса) вышележащей зоны». Из подтекста такой формулировки следует, что в составе таксонов могут быть и какие-то другие, в том числе проходящие виды. «Комплексная зона – совокупность слоев, охарактеризованных комплексом древних организмов из двух или трех таксонов, отличным от комплексов подстилающих и перекрывающих слоев» (Стратиграфический..., 2006). Именно такое положение трех и более таксонов граптолитов в каких-то слоях и пачках сибирских ордовикских и силурийских разрезов принимается автором настоящей статьи за граптолитовые комплексные зоны. Как определять границы комплексных зон, в Стратиграфическом кодексе России (2006) специально не оговаривается – цитата: «установленные биостратиграфическим методом». На практике выделение комплексных зон по граптолитам проходит при одновременном определении нижних их границ по первому появлению вида-индекса или видов-индексов. Конечно, по видам-индексам можно выделять и интервал-зоны.

Следует осознавать, что в зависимости от планируемых целей дальнейшего применения зональные подразделения могут быть как укрупнены (до группировок зон или надзон?), так и детализированы, т. е. подразделены на части (подзоны). Первая процедура во многом определяется «договорным» регламентом и субъективным решением специалиста. Подразделение на части (подзоны) может быть проведено только строго регламентированным путем при высокой степени изученности и наличии представительного материала.

#### ЗОНЫ В ПРОЦЕДУРЕ ВЫБОРА ЛИМИТОТИПОВ НИЖНИХ ЯРУСНЫХ ГРАНИЦ В МЕЖДУНАРОДНОЙ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЙ ШКАЛЕ

В последние годы любые (локальные, региональные, провинциальные и глобальные) построения с использованием региональных и местных стратонов так или иначе соотносятся с Международной стратиграфической шкалой и с новым принципом ее совершенствования и конструирования. «Принцип стратотипа стратона», существовавший ранее, изменен на «Принцип GSSP (ГСРТ) нижней границы стратона на зональном уровне» (Global Stratotype Section and Point – Глобальный Стратотипический Разрез и Точка). В ордовикской и силурийской системах Международной стратиграфической шкалы большинство GSSP установлено по граптолитам, точнее по FAD вида-индекса

какой-либо граптолитовой или (в ордовике) конодонтовой зоны (Gradstein et al., 2012). Кроме того, в ордовике для всех ярусных подразделений предложены неформальные подъярусы, нижние границы которых маркированы FAD видов-индексов граптолитовых и конодонтовых зон (Bergström et al., 2009).

Академик Б.С. Соколов акцентировал внимание на важнейшей роли таких стратотипов в глобальной геохронологии: «...«золотой гвоздь» границы не абсолютен, но он определяет основание типового стратона, как реперный уровень отдаленной стратиграфической корреляции с максимально допустимым приближением к относительной точности. Критерием этой точности является биозона, содержащая таксон-индекс и сопутствующие ему ассоциации других палеонтологических остатков, принимающая на себя коррелятивную биостратиграфическую функцию» (Соколов, 2011).

Рассмотрим несколько примеров. В стратотипическом разрезе Хуанхуачан (Huanghuachang) в Китае, в GSSP дапинского яруса маркировано FAD вида-индекса конодонтовой зоны *Baltoniodus triangularis*. По граптолитам в этом эталонном разрезе выделено две зоны *Didymograptellus bifidus* и *Azigograptus suecicus*, Последняя граптолитовая зона делится в разрезе Хуанхуачан на две подзоны – нижнюю и верхнюю, граница между которыми располагается в 0.1–0.2 м ниже подошвы конодонтовой зоны *Baltoniodus triangularis* (Wang et al., 2005). Проведенное китайскими специалистами деление граптолитовой зоны на две подзоны, с соответствующим делением комплекса таксонов позволило достаточно четко привязывать GSSP дапинского яруса к граптолитовой последовательности. Последнее позволяет использовать граптолитовые региональные шкалы, в которых присутствует зона *Azigograptus suecicus*, для точной датировки региональных и местных стратонов, только в том случае, если эта зона подразделена на подзоны.

В последнее время выяснилось, что ранее принимаемая и утвержденная граница основания шейнвудского яруса в Международной стратиграфической шкале, не отвечает основанию выбранной граптолитовой зоны *Cyrtograptus centrifugus*. Эта граница, закрепленная GSSP в Англии (Martinson et al., 1981; Holland, 1982, 1985), по современным представлениям располагается выше основания граптолитовой зоны *Cyrtograptus centrifugus* и сопоставляется со серединой верхней подзоны хитинозойной зоны *Margachitina margaritana* (Gradstein et al., 2012).

Приведенные лишь два примера использования граптолитовых зон для маркирования стратиграфического положения ярусов Международной шкалы в стратотипах их нижних границ (GSSP) показывают – **необходимо деление зон на части (подзоны)**.

#### ЗОНАЛЬНЫЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ КАК ИНСТРУМЕНТ ДАТИРОВАНИЯ ГРАНИЦ ГОРИЗОНТОВ

Горизонты в ордовике и силуре Алтае-Сянской складчатой области и Сибирской платформы выделялись по комплексам наиболее широко встречающихся в разрезах двух групп фауны – трилобитов и брахиопод, с учетом

материалов по другим бентосным группам – остракодам, табулятам, ругозам и другим (Решения..., 1983; Фанерозой..., 1984). Пелагические сообщества (граптолиты, конодонты, хитинозои, радиолярии), вследствие неравномерной (как по площади, так и в стратиграфическом разрезе) и немногочисленной их встречаемости в регионе, не включались в ранг основных параметров при выделении горизонтов и рассматривались как вспомогательные для межрегиональных корреляций и палеогеографических построений. В конце прошлого века произошла коренная смена парадигмы в вопросе совершенствования структуры МСШ. Стал использоваться «Принцип GSSP нижней границы стратона на зональном уровне». Горизонты в региональных палеозойских схемах регионов России как выделялись, так и продолжают выделяются по бентосным сообществам, а ярусы МСШ, точнее, их нижние границы, маркируются по пелагическим группам. Две «временные» шкалы – глобальная (МСШ) и региональная, стали использовать принципиально различные исходные данные. Темпы эволюции пелагических групп выше, чем темпы эволюции бентосных групп и, ранее завуалированное недостаточной изученностью и вследствие этого игнорируемое несовпадение границ горизонтов с «бентосной основой» и границ зон в пелагических последовательностях в одном и том же регионе, стало проявляться наиболее ярко (Сенников и др., 2011).

В соответствие с «Принципом GSSP» для всех нижних границ новых ярусов ордовика и силура было точно определено и официально принято их стратиграфическое положение, маркированное нижней границей какой-либо зоны – граптолитовой или конодонтовой – точнее, по FAD вида-индекса такой зоны. Определение стратиграфического положения границ горизонтов с «бентосной основой» для датирования региональных стратонов стало возможно исключительно при непосредственном использовании региональных пелагических зональных шкал – граптолитовых и конодонтовых. Такая задача с единственным путем своего решения сформировалась вследствие того, что при смене ранее употреблявшихся ордовикских и силурийских ярусов британского стандарта новые ярусные подразделения МСШ – фло, дапин, дарривил, сандбий, катий, хирнант в ордовике и раддан, аэрон, телич, шейнвуд, гомер, горсти, лудфорд, пржидол в силуре, не были «задуманы» и задокументированы как «эталонный» биостратиграфический объект со специфическими, «уникальными» палеонтологическими параметрами. Ряд из таких новых ярусных подразделений вообще не только не обладает какой-либо бентосной «трилобито-брахиоподовой» характеристикой, но и вообще не имеет стратотипа и является преднамеренно выбранным нейтральным (не имеющим какой-либо смысловой литологической и палеонтологической «нагрузки») наименованием стратиграфического интервала в МСШ, начинающегося от FAD вида-индекса одной пелагической зоны и продолжающегося до начала другого стратиграфического интервала с FAD вида-индекса другой более молодой пелагической зоны.

Проведенная попытка точного датирования горизонтов с «бентосной основой» по региональным пелагическим зональным шкалам выявила следующее – их границы в конкретных эталонных разрезах не совпадают. На протяжении

последней четверти прошлого века сложилась практика, при которой аксиоматически считалось, что разница между стратиграфическим положением границ горизонтов по бентосным группам и границ по зональным подразделениям по пелагическим группам фауны составляет столь малую часть зоны, что этим можно пренебречь. Границы горизонтов с «бентосной основой» и зон в стратиграфических схемах обычно отображались на одном стратиграфическом уровне. Проведенный анализ показал, что пренебрегаемая ранее разница в положении границ горизонтов с «бентосной основой» и границ зон по ортостратиграфическим группам фауны (условно ранее совмещаемое «усредненное» положение) достаточна большая. Истинное взаимоотношение таких границ составляет от половины зоны до двух-третьих зоны, то есть одна или две подзоны в составе такой зоны. Приведем примеры такого документально зафиксированного несовпадения положения границ горизонтов и границ граптолитовых зон, в том числе тех, которые выделяются в опорных и стратотипических разрезах горизонтов. Так, в западной части Алтае-Саянской складчатой области: а) граница между бугрышихинским и ханхаринским горизонтами ордовика проходит внутри граптолитовой подзоны *Climacograptus wilsoni*, являющейся верхней подзоной зоны *Diplograptus foliaceus*; б) граница между сыроватинским и полатинским горизонтами силура располагается внутри граптолитовой зоны *Monoclimacis griestonensis*; в) граница между полатинским и чесноковским горизонтами силура фиксируется в средней части граптолитовой зоны *Oktavites spiralis* (Sennikov et al., 2008; Сенников и др., 2013а, 2014б, 2015).

Аналогичными примерами из других геологических регионов России являются: а) граница волховского и кундского горизонтов ордовика Восточно-Европейской платформы проводится внутри граптолитовой зоны *Undulograptus austrodentatus*; б) граница между лолашорским и филиппьевским горизонтами силура северо-востока Восточно-Европейской платформы и западного склона Урала проходит внутри граптолитовой зоны *Spirograptus turriculatus*; в) граница между персейским и кленовским горизонтами силура Новой Земли находится на уровне средней части граптолитовой зоны *Spirograptus turriculatus*; г) граница между мойероканским и хаастырским горизонтами силура Сибирской платформы располагается в средней части граптолитовой зоны *Coronograptus gregarious* – *Demirastrites triangulatus* (Корень и др., 2006а, б).

Здесь уместно привести цитату «Зональные шкалы по различным группам фауны...» существуют «... в качестве биостратиграфических стандартов, подразделения которых не соподчинены с какими-либо другими стратиграфическими единицами» (Корень, 1996). И это дополнительное объяснение неизбежной реальности несовпадения границ горизонтов, выделенных по бентосной фауне и границ биостратиграфических зон по пелагическим ортостратиграфическим группам, на котором акцентировал внимание О.Х. Шиндевольф (Shindewolf, 1970; Шиндевольф, 1975).

Приведенные примеры показывают **настоятельную необходимость деления зональных граптолитовых подразделений на какие-то инфразональные части – подзоны, для максимально точного определения и однозначного по-**



*нимания стратиграфического положения границ горизонтов с «бентосной основой».* Более информативного и точного способа оценки стратиграфического положения границ горизонтов с «бентосной основой» пока не разработано. Единственным дополнительным методом является независимая проверка с использованием зональной последовательности (если таковая имеется в дополнение к граптолитовой шкале) по другой ортостратиграфической группе – то есть для материалов по ордовику и силуру дополнительный контроль («заверка») по конодонтовой шкале или по хитинозойной и вертебральной шкалам.

#### ЗОНАЛЬНЫЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ КАК ИНСТРУМЕНТ РАСЧЛЕНЕНИЯ, СОПОСТАВЛЕНИЯ И ДАТИРОВАНИЯ ГРАНИЦ МЕСТНЫХ СТРАТОНОВ

**Расчленение** конкретных разрезов свит, в том числе внутри однородных литологических пачек и слоев, осуществляемое большинством биостратиграфов, использующих данные по зональным последовательностям, позволяет добиваться высокого уровня разделения (биостратиграфического!) монотонных разрезов. Особенно это относится к черно- и темноцветным тонкотерригенным относительно глубоководным образованиям, в которых часто встречаются только граптолиты (Сенников, Русских, 1982; Петрунина и др., 1984; Sennikov et al., 2008; Буколова, 2011). Это, и только это, позволяет решать задачу выявления сложных пликативных тектонических структур и установления наличия дизъюнктивных дислокаций, сдваивающих разрез или приводящих к выпадению каких-либо его частей.

**Корреляция** местных стратиграфического подразделения с использованием данных по зональным последовательностям решает несколько задач: а) по выделенным граптолитовым зонам можно проводить по пачкам и послойные (как правило, какой-то определенный метр пачки, к которому «привязана» нижняя граница выделенной зоны) сопоставления разрезов одного и того же местного стратона – «внутрисвитная» корреляция; б) по зонам можно осуществлять внутрибассейновые сопоставления (обычно по пачкам и слоям) фациально различных свит – внутрирегиональная «межсвитная» корреляция; в) используя зональные последовательности можно проводить по отдельным частям свит и подсвит (нередко с точностью до пачек) межрегиональные корреляции с расчлененными на зоны местными стратонами других близких и удаленных регионов.

**Датирование** местных подразделений, в первую очередь их стратотипов, должно, согласно процедурам, рекомендуемым Стратиграфическим кодексом России (2006), проводиться посредством оценки положения рассматриваемой свиты относительно шкалы горизонтов, сопоставляемых с подразделениями Международной (и Общей) стратиграфической шкалы. На практике достаточно часто по зональным последовательностям ортостратиграфических групп проводят «прямые» оценки точного возраста свит. В первую очередь это относится к таким случаям, когда такая «прямая» оценка проводится по зонам с определенными видами-индексами в стандартных зональных шкалах Международной стратиграфической шкалы, в сравнении со встреченными в свитах зональными последовательностями с одноименными (по видам-индексам) зонами.

Практика региональных стратиграфических работ по ордовику и силуру Алтае-Саянской складчатой области показывает, что границы свит нередко не совпадают с границами граптолитовых зон, в том числе с теми, которые выделены в их разрезах. Приведем примеры: а) в ордовике Салаира граница между изыракской и зайчихинской свитами, а также граница между иловатской и карастунской свитами проходит в середине граптолитовой зоны *Expansograptus balhaschensis* – *Expansograptus kirgisicus*; б) в ордовике Горного Алтая граница между воскресенской и бугрышихинской свитами располагается на том же стратиграфическом уровне в середине граптолитовой зоны *Ex. Balhaschensis* – *Ex. kirgisicus* (Sennikov et al., 2008; Сенников и др., 2014б, 2015).

Приведенные примеры подчеркивают **необходимость деления зональных граптолитовых подразделений на части – подзоны, для максимально точного определения и однозначности понимания стратиграфического положения границ свит.**

#### ЗОНАЛЬНЫЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ КАК ИНСТРУМЕНТ ДАТИРОВАНИЯ ГЛОБАЛЬНЫХ СЕДИМЕНТАЦИОННЫХ И БИОТИЧЕСКИХ СОБЫТИЙ

На позднекембрийском, ордовикском и силурийском стратиграфических интервалах в мировой практике по материалам различных геологических регионов выделяется последовательный ряд кратковременных абиотических и биотических событий глобального масштаба, последствия которых фиксируются в литологической летописи в достаточно узком стратиграфическом интервале. Глобальное событие – это абиотический (=седиментологический) или биотический эпизод, проявляющийся синхронно на разных палеоконтинентах в сравнимых фациальных обстановках и сходных палеогеографических условиях и прослеживаемый в пределах зональных и инфразональных подразделений. Биотическое событие – внезапные или катастрофические события, затрагивающие всю биоту, или значительную ее часть. Седиментологическое событие – «внезапные» изменения вещественного состава, структуры, текстуры, химических, физических и других седиментационных характеристик, включая колебания солёности, по содержанию изотопов кислорода, углерода, серы, по проявлению продуктов вулканической деятельности. Возможными причинами таких абиотических (= седиментологических) и биотических событий «выступает» весь «набор» процессов, протекающих в геосфере и биосфере (эвстатика, климат, нарушения океанической циркуляции и т. д.). Нередко биотические события перестроек структур и состава палеобиот часто совмещаются с седиментационными событиями (Walliser, 1986). Безусловно, что для большинства биотических событий абиотические служат триггерами. Установление («идентификация») ранее выделенных и «признанных» мировой научной общественностью глобальными событий в новом исследуемом регионе возможно только при наличии соответствующей точной датировки местных разрезов методами зональной стратиграфии, так как «глобальность» таких событий определяется их обязательной синхронностью, проявляющейся на разных континентах. А эта прецизионная синхронность доказывается именно методами зональной стратиграфии, с привлечением сведений с точностью до инфразональных подразделений.

В.В. Черных отмечал (2013): «Хронологическое («событийное») время не может подразделяться бесконечно, и зона принимается в качестве своеобразного «кванта» хронологического времени». Из такого «событийного» подхода к определению хронологического времени вытекает два вывода: 1) хронологическое время нельзя подразделять более дробно, чем существующие геологические события и, соответственно, 2) геологическое событие имеет (может иметь или должно иметь?) какой-то эквивалент продолжительности своего проявления, например, в виде биостратиграфической зоны.

Проанализируем примеры из зональной стратиграфии раннего палеозоя, где в верхах кембрия – низах ордовика зафиксирован ряд глобальных седиментационных событий. Первое – глобальное регрессивное событие Lange Ranch (LREE), установленное по материалам из Северной Америки и Китая (Miller, 1984), в современном понимании сопоставляется с основанием конодонтовой зоны *Cordylodus proavus*. Второе глобальное регрессивное событие Aserocare (ARE) (Erdtmann, Miller, 1981; Erdtmann, 1984, 1986), основанное на материалах по карбонатным шельфам Северно-Американской, Сибирской и Китайской платформ, коррелируется с основанием конодонтовой зоны *Iapetognathus fluctivagus* и основанием граптолитовой зоны *Rhabdinopora flabelliformis rogabola*. Ранее предполагалось соответствие события ARE эвстатическому событию LREE (Erdtmann, Miller, 1981) и только зональная стратиграфия позволила их разделить на два самостоятельных глобальных события. Третье глобальное трансгрессивное событие Black Mountain (BME), выделенное по материалам Австралии, приурочено к подошве конодонтовой зоны *Cordylodus angulatus* (Miller, 1984; Толмачева, 2000). Четвертое глобальное регрессивное событие Peltocare (PRE) (Erdtmann, 1986), предложенное на материалах Балтийского палеобассейна, сопоставляется с нижней границей граптолитовой зоны *Adelograptus tenellus*. Пятое глобальное регрессивное событие Kelly Creek (KCE) (Nicoll et al., 1992), выделенное на материалах Австралии, располагается ниже подошвы конодонтовой зоны *Paroistodus proteus*. Шестое глобальное регрессивное событие Ceratopyge (CRE) (Erdtmann, 1986), основанное на североамериканских материалах, соотносится с верхней частью тремадока, со серединой граптолитовой зоны *Araneograptus murrayi* и серединой конодонтовой зоны *Paroistodus proteus*.

На границе тремадока и флоиана (аренига в старой номенклатуре) дополнительно к шести отмеченным выше седиментационным событиям выделяется седьмое глобальное биотическое событие Basal Arenig Bio-Event (BAgB) (Walliser, 1986), вызванное масштабной глобальной трансгрессией. Оно коррелируется с основанием граптолитовой зоны *Tetragraptus approximatus*.

Все эти семь перечисленных выше глобальных геологических событий сконцентрированы в стратиграфическом интервале, где выделяются только пять конодонтовых и параллельно шесть граптолитовых зон. Перечисленные примеры показывают, что необходимо для выявления и определения достоверности проявления какого-либо глобального события в исследуемом регионе иметь не только зональную шкалу по ортостратиграфической группе, но и

использовать более дробные чем зональные подразделения – инфразональные (части зон или подзоны).

Другие примеры – в силуре событие биотического кризиса *convolutus* начинается в верхней трети граптолитовой зоны *Demirastrites convolutus*, а заканчивается в середине вышележащей граптолитовой зоны *Stimulograptus sedgwicki*; начало биотического события *Cyrtograptus lundgreni* приурочено к верхней трети граптолитовой зоны *Cyrt. lundgreni* (Storch, 1995).

Аналогичная ситуация с последовательным рядом седиментационных событий фиксируется и для девона. Например, в середине эмского века внутри конодонтовой зоны *Polygnathus inversus* фиксируется два глобальных события Верхнезливиховское и Далеюское, а внутри зоны *Polygnathus varcus* живетского века – три других глобальных события – Пумилио-1, Пумилио-2 и Таганик (Gradstein et al., 2012).

Использование более дробных зональных подразделений, в ранге их частей (или подзон), возможно, позволит выделить ранее неизвестные и разделить события, ранее считавшиеся одним событием на какие-то новые глобальные седиментационные или биотические события.

Полностью соглашаясь с неоднократно высказываемым в публикациях требованием целесообразности дробления стратиграфических подразделений до каких-то разумных пределов, когда они по своей сути должны отвечать хотя бы каким-то кратковременным геологическим событиям, надо подчеркнуть, что приведенные примеры ярко показывают, что в *настоящее время пока не достигнут тот самый критический рубеж детализации граптолитовых и конодонтовых зон ордовика и силура.*

#### ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ГРАПТОЛИТОВЫХ ЗОН ОРДОВИКА И СИЛУРА

В практике граптолитовой зональной стратиграфии ордовика и силура уже давно (более 100 лет) в рисунках зональных шкал отображались маленькие и крупные (по части зональной линейки) зоны. Можно лишь предположить, что их «размер» каким-то образом соотносился с «размером» (объемом) ярусного подразделения, в котором (и для расчленения которого) они выделялись. Таким способом биостратиграфы интуитивно (экспертно) предполагали различную продолжительность зон в их единой шкале. Как оказалось, это реальность. Проведенные исследования в монотонных фациально однородных разрезах, в том числе с датировками абсолютного возраста показывают, что часть граптолитовых зон имеет продолжительность более 3–5 млн. лет, а другая часть менее 1 млн. лет (в среднем 1–2 млн. лет) (Churkin et al., 1977). Принимая к сведению значительную условность абсолютных датировок и несостоятельность попыток создания идеальной хронометрической шкалы, следует полностью согласиться с мнениями корифеев стратиграфии: «Под хронологией везде понимают не исчисление времени годами и столетиями, а расчленение, вытекающее из самого содержания исторического процесса» (Shindewolf, 1970; Шиндевольф, 1975), «Надежда, что идеальной может стать метрическая шкала, по меньшей мере, наивна» (Соколов, 1971, 2004); «Биохронологическая шкала

должна отражать внутреннюю динамику развития органического мира...» и «Концептуальное палеобиологическое время относительно, поскольку био-хронологическая шкала не дает возможности оценивать свойства и отношения геологических феноменов с количественной точки зрения» (Симаков, 1996).

В то же время нельзя полностью игнорировать постепенно накапливающуюся хронометрическую информацию, обобщаемую в трудах Международной стратиграфической комиссии (Gradstein et al., 2012). Так, показано, что продолжительность отдельных граптолитовых зон, вычисленная с применением комплекса различных методов (Churkin et al., 1977; Sadler, Cooper, 2004; Sadler et al., 2009), достаточно сильно различается. Например, силурийские граптолитовые зоны *Cyrtograptus insectus*, *Cyrtograptus centrifugus*, *Monograptus griestonensis*, *Neocolonograptus parultimus* – *Neocolonograptus ultimus* имеют продолжительность от 0.1 до 0.17 млн. лет. Разделить такие непродолжительные граптолитовые зоны на какие-либо части, даже формальные (нижняя, средняя и верхняя), вряд ли удастся и, вероятно, неразумно.

Для других силурийских граптолитовых зон, в частности, для *Demirastritus pectinatus* – *Demirastritus triangulatus*, для *Cyrtograptus lapworthi*, для *Lobograptus scanicus*, для *Monograptus perneri* – *Monograptus transgrediens* их продолжительность определяется от 1.3 до 2.06 млн. лет (Gradstein et al., 2012), то есть на порядок больше, чем у непродолжительных граптолитовых зон. Такие примеры можно привести и для ордовикских граптолитовых зон. Безусловно, протяженные по хронометрическому объему граптолитовые зоны не только обладают высоким потенциалом для деления на какие-либо подзоны (с допустимым в дальнейшем «переходом» таких подзон в ранг зон), но и нуждаются в скорейшем начале процедуры такого деления.

Следует отметить, что аналогичен порядок различий у непродолжительных и больших по стратиграфическому объему девонских конодонтовых зон – от 0.16 до 0.38 млн. лет у первых и от 2.38 до 2.77 млн. лет у второй группы зон (Gradstein et al., 2012).

Отмеченные выше обстоятельства резко различной продолжительности граптолитовых зон являются предпосылкой для специального рассмотрения с целью дальнейшего подразделения больших (по продолжительности) зон на более мелкие подзоны, которые затем могут перейти в ранг зон. ***Предел необходимой и потенциально возможной дробности граптолитовых зон в их непрерывной последовательности еще не достигнут.***

#### ИНФРАЗОНАЛЬНЫЕ ГРАПТОЛИТОВЫЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ И ИХ ФУНКЦИИ

Для обозначения деления на части в русскоязычной геологической терминологии использует термин ***под***разделение целого на отдельные его составляющие, оставляя предлог ***под*** и соединяя его с основным словом, например, система – подсистема, ярус – подъярус, свита – подсвита, горизонт – подгоризонт и т. д. Из этого следует, что отдельные составляющие зоны – части зоны, по каким бы критериям и признакам их ни выделяли, могут и должны именоваться подзонами.

В качестве эпиграфа к данной главе можно процитировать Т.Н. Корень: «Зональные рубежи даже в таких наиболее полных и хорошо изученных последовательностях, как аммонитовая или граптолитовая, могут и должны постоянно уточняться в соответствии с появлением новых эволюционных и биостратиграфических данных. Диагноз и номенклатура этих подразделений также нестабильны в связи с субъективными таксономическими оценками ископаемых организмов» (Корень, 1991). Расшифровывая понятие «нестабильной номенклатуры», вероятно, следует понимать принципиальное допущение возможности перевода зон в ранг надзон или в ранг подзон, а подзон в ранг зон.

Необходимость постоянной трансформации зональных граптолитовых последовательностей продиктована рядом объективных причин: а) далеко не все зоны по этой ортостратиграфической пелагической группе не только не прослеживаются глобально, как это декларируется, а известны в ограниченном числе регионов; б) некоторые давно известные и широко используемые граптолитовые зоны были выделены без должного учета всех критериев для выделения зон, подробно рассмотренных в начале настоящей статьи; в) сменой видов-маркеров нижних границ ярусов в Международной стратиграфической шкале (GSSP); г) таксономическими нововведениями, в том числе синонимизацией и др. В то же время приходится «мириться» с продолжающейся практикой применения отдельных граптолитовых зон (в том числе их видов-индексов), даже в случае накопления материалов для расчленения такой зоны на последовательность из нескольких зон, если такой вид-индекс как «устоявшееся» наименование зоны широко вошел в практику биостратиграфических работ и крайне необходим в дальнейшем для сохранения преемственности стратиграфических построений.

Согласно Стратиграфическому кодексу России (2006, ст. VII.2), «Основной единицей биостратиграфических подразделений является биостратиграфическая зона, которая может подразделяться на подзоны, составляющие в сумме полный стратиграфический объем зоны». Каких-либо рекомендаций и регламентов для выделения подзон в Кодексе не предусмотрено.

**О формальном делении зоны на подзоны** и насколько оно формально, а не является отражением реальной этапности и стадийности развития палеосообществ морских организмов. В последние годы перестал обсуждаться вопрос о переходных слоях – частях разрезов, где таксоны древнего комплекса еще существуют, но появились и новые таксоны следующего зонального комплекса. По определению только нижней границы (по FAD – по впервые появившимся таксонам) такие «переходные» слои по регламенту относятся к вышележащей зоне. А это и есть нижняя часть (формальная нижняя подзона) любой комплексной зоны. Средняя часть (формальная средняя подзона) комплексной зоны характеризуется расцветом всего комплекса характерных для этой зоны таксонов (максимум таксонов), часто встречающихся в виде доминантов (над проходящими таксонами) и эпиболей. Верхняя часть (формальная верхняя подзона) комплексной зоны характеризуется пониженным таксономическим разнообразием и снижением плотности сообщества. Безусловно, три перечисленные части зоны, так называемые формальные подзоны, могут по-разному проявляться

в разрезах, иметь в фациально монотонных разрезах различные, по сравнению друг с другом, мощности. Нижняя (реже верхняя) из подзон в конкретных разрезах может иметь столь незначительную мощность (и быть представлена только одним или двумя стратиграфическими уровнями), что можно будет выделить только две, а не три подзоны. Но свойственные всем биологическим видам (и сообществам организмов) стадии зарождения (становления), расцвета и угасания могут (и должны) прослеживаться для комплекса таксонов внутри зон. Сделав соответствующую поправку на возможные последствия фациальных изменений пород, содержащих граптолиты, хотя в большинстве разрезов интервалы зон сложены в разрезах, как правило, монотонными породами, следует задать вопрос: если эти трансформации биотических параметров не этапность, с проявлением морфогенетической инноваций, а случайность, то почему они не повторяются в хаотическом сочетании в других более высоких частях стратиграфического разреза? Кроме того, многочисленными публикациями (Корень, 1991, 1996; Сенников, 1996; Goldman, 2003 и др.) обосновано, что ассоциации таксонов граптолитов в соседствующих в последовательностях зонах часто связаны попарно эволюционными отношениями – материнские и дочерние виды (или подвиды) и что можно выделять определенные тренды в последовательностях из более чем трех представителей одной филогенетической ветви, прослеживаемых на протяжении не двух, а нескольких зон.

Здесь следует сделать необходимое разъяснение о возможностях и ограничениях предполагаемого деления зон на формальные подзоны, базирующихся на количестве и качестве исходных палеонтолого-стратиграфических материалов. Необходимо иметь в распоряжении минимум три стратиграфических уровня, охарактеризованных ассоциациями таксонов в каждой из трех выделяемых подзон (нижней, средней и верхней) – итого девять уровней, вот та высокая степени изученности и представительности материала, о которых упоминалось выше. И такие разрезы реально существуют, например, на Горном Алтае: а) в нижне-среднеордовикском разрезе «Лебедь» во флоско-дапинском интервале (Петрунина и др., 1984) в пяти граптолитовых зонах их ассоциации найдены и рассмотрены на более чем 30 стратиграфических уровнях; б) в среднеордовикском разрезе «Тулой» (Sennikov et al., 2008) во флоско-дапинском интервале в трех граптолитовых зонах их комплексы были описаны на 17 стратиграфических уровнях; в) в среднеордовикском разрезе «Придорожный» в дапинском интервале (Буколова, 2011) в трех граптолитовых подзонах их комплексы были зафиксированы и проанализированы на 14 стратиграфических уровнях; г) в нижнесилурийском разрезе Воскресенка-4 (Сенников, Русских, 1982; Sennikov et al., 2008) в рудданском и аэронском интервалах в шести граптолитовых зонах их комплексы собраны и задокументированы на более чем 65 стратиграфических уровнях. В Узбекистане в нижнедевонском разрезе «Зинзильбан» (Сенников, 1990; Kim et al., 2008) в пражском интервале в двух граптолитовых зонах их комплексы изучены на 19 стратиграфических уровнях.

Индексы-обновления на границе нижней и средней формальных подзон и на границе средней и верхней формальных подзон должны быть выше, чем в дру-

гих местах подзон (внутри подзон) и быть сравнимы с индексами-обновления на границах зоны. Если они превышают по своим значениям индексы-обновления на границах зон, то это серьезный повод для пересмотра и коренной трансформации всей зональной последовательности этого стратиграфического интервала.

В случае с филозонами, отвечающими стратиграфическому интервалу от первого появления материнского таксона на нижней границе такой зоны до первого появления следующего дочернего вида-маркера вышележащей филозоны (по сути, интервал-зоны в терминах Стратиграфического кодекса России, 2006), представляется, что также можно в реальном разрезе установить (выделить) формальные части (подзоны). Нижняя часть (формальная нижняя подзона) с продолжением существования материнского таксона (с достаточно высокой плотностью палеопопуляции) совместно с уже появившимся дочерним видом-индексом зоны (не исключено, с не высокой плотностью палеопопуляции), средняя часть (формальная средняя подзона) – эпиболь вида-индекса, при малой плотности палеопопуляции материнского таксона (вида-индекса предыдущей зоны), и верхняя часть (формальная верхняя подзона) – характеризуется снижением плотности палеопопуляции дочернего таксона (вида-индекса рассматриваемой зоны) и отсутствием материнского таксона (вида-индекса предыдущей зоны). Параллельно с этим, такие же характеристики нередко могут наблюдаться и у других пар видов, связанных родственными отношениями, из соседствующих в разрезе зональных комплексов.

Рассмотрим практику применения терминов зона и подзона в зональных шкалах (последовательностях) палеозоя Международной стратиграфической шкалы. Официально принимается *под*разделение трилобитовых зон на подзоны в пятом ярусе (третий отдел) кембрийской системы в Международной стратиграфической шкале. Имеется *под*разделение граптолитовых и конодонтовых зон на подзоны в ордовикской системе в той же шкале (Gradstein et al., 2012). При этом, кратковременные по продолжительности зоны могут суммарно и не составлять всего объема продолжительных зон. Стоит обратить внимание, что по рисовке таких шкал это можно интерпретировать как последовательный ряд более кратковременных зон приблизительно равных по суммарному объему какой-то одной зоне. Тогда возникает вопрос – а не назвать ли продолжительной стратон «*над*зоной», чтобы не использовать термин подзоны для кратковременных стратон, именуя их самостоятельными зонами. Возможно, именно на такие прецеденты обращено внимание в Международном стратиграфическом справочнике (2002, глава 7, раздел С, параграф 6), где разрешается пользоваться термином «надзона». Но в том же Международном справочнике (2002, глава 7, раздел С, параграф 5) разрешается пользоваться и термином «подзона» (подбиозона, как подразделение биозоны).

Согласно Стратиграфическому кодексу России (2006), ст. VII.2 – «Основной единицей биостратиграфических подразделений является биостратиграфическая зона, которая может подразделяться на подзоны, составляющие в сумме полный стратиграфический объем зоны». Термин «надзона» в Стратиграфическом кодексе России (2006) не рассматривается.



**О неформальном делении зоны на подзоны.** Под неформальным делением комплексной зоны на подзоны следует понимать многоэтапный процесс. Первый предварительный этап – выделение формальных трех частей зоны, именуемых подзонами – нижней, средней и верхней. Критерии такого выделения описаны выше. На следующем этапе должны устанавливаться инфразональные подразделения на основе тех же критериев, что и комплексные зоны. Только в этом случае подзону, с самостоятельным видом-индексом и характерным для нее диагностическим комплексом, можно считать первоначальной стадией для обоснования новой комплексной зоны. Третий этап – период тестирования, в течение которого необходима относительно продолжительная (от нескольких лет до десятка лет) практика детальной корреляции практически всех известных в регионе разрезов, содержащих комплекс граптолитов выделенной подзоны для определения корреляционных возможностей нижних границ такой подзоны и для нивелирования риска потенциальных ошибок в установлении FAD и LAD вида-индекса (или видов-индексов) подзоны [LAD – Last Appearance Data – стратиграфический уровень последнего появления]. Для идеальной проверки необходимости выделения новой граптолитовой комплексной зоны через процедуру выделения новых подзон, в составе уже известной комплексной граптолитовой зоны, рекомендуется сверить диапазоны стратиграфического распространения ассоциации таксонов такой подзоны (в первую очередь вида-индекса и диагностических таксонов) в исследуемом регионе, где она предлагается, и во всех других регионах мира. Для того чтобы выделить новую граптолитовую комплексную зону через процедуру новых подзон со специфическим диагностическим собранием таксонов и видом-индексом, необходимо, чтобы такое инфразональное подразделение выделялось (или хотя бы экспертным путем была обоснована возможность его выделения) не только в исследуемом регионе, но и в других соседних и удаленных геологических регионах. По правилам профессиональной этики следует обсудить это со специалистами, выделившими в таких удаленных регионах иной набор зональных подразделений.

Возникает парадокс в виде «процедурно замкнутого круга» – проводя длительную, кропотливую, трудоемкую процедуру выделения столь необходимых для различных целей биостратиграфии (см. выше) инфразональных подразделений с использованием строгих критериев выделения зон, мы создаем надежные предпосылки и благоприятные обстоятельства для того, чтобы такие подзоны на законных основаниях перевести в обозримом будущем в ранг зон. И, таким образом, «теряем» («упражняем») эти инфразональные подразделения – фактически «отказываемся» от них.

Аналогичные парадоксы стратиграфии рассмотрены в недавно опубликованной статье В.В. Черных (Черных, 2015), который и ранее критически анализировал самые различные дискуссионные вопросы зональной стратиграфии (Черных, 1995, 2002, 2005, 2013). В.В. Черных (2015) отмечает «Зональное подразделение – это наименьшее из возможных подразделений хронологической шкалы» и «...зона на шкале (модельное представление времени) указывает

ся как линейная метка (риска)...». Автор настоящей статьи не может согласиться с тем, что зона есть собственно «безразмерная» метка геологического времени. При таком подходе биостратиграфическая зона имеет в своей основе тот же самый базисный подход, что и принцип стандартизации границ с помощью GSSP (ГСРТ) в Международной стратиграфической шкале, который, достаточно часто и в какой-то мере справедливо, критикуют многие исследователи (Жамойда, 2011; Каныгин, 2011; Краснов, 2013; Черных, 2013, 2015; Тесаков, 2015 и др.). Согласно одному из тезисов такого принципа определяется и маркируется только нижняя граница подразделения, а верхняя его граница автоматически принимается в месте положения нижней границы следующего стратона. Если зоны не имеют продолжительности, являясь лишь метками, то сами зоны «лишаются» своей индивидуальности и внутренней структуры с делением на формальные части (подзоны) – нижнюю, среднюю, верхнюю. Таким образом, любая информация о самой зоне становится излишней – нужна только одна метка, то есть нижняя ее граница. В опровержение этого академик Б.С. Соколов отмечал «Биостратиграфическая зона – это не только биохронологический уровень, а весь объем соответствующей части стратона, заключающий палеонтологическую информацию, физически – это литологическая последовательность, секвенция того или иного порядка» (Соколов, 2011). Из приведенного контекста следует, что Соколов понимал биостратиграфическую зону как интервал физического пространства в разрезе, и как, соответственно, промежуток времени. А если зона есть интервал, то деление ее на части – законная (обоснованная регламентом выше) процедура по совершенствованию зональных последовательностей. ***Нет предела совершенству, в том числе и дробности биостратиграфических подразделений.***

В заключение следует отметить еще одну причину необходимости создания нового поколения более детальных граптолитовых шкал, в том числе с инфразональными подразделениями. Многие исследователи призывают к номенклатурной «стабильности» зональных последовательностей, вошедших в геологическую практику и традиционно используемых в различных регионах. Однако этому надо следовать до разумных пределов. Уже отмечавшийся выше процесс кардинального трансформирования ярусных подразделений ордовика и силура с выбором GSSP (ГСРТ) нижних ярусных границ по FAD видов-индексов зон маркеров границы привел к появлению в терминологии биостратиграфических построений таксонов, ранее не использовавшихся в качестве зональных индексов. Это требует от специалистов по зональной стратиграфии скорректировать направления своих исследований на выявление среди таксономического разнообразия таксонов новых возможных комбинаций комплексов в регионе и выделение новых зон в уже известных последовательностях, с максимально возможным использованием тех таксонов, которые являются такими маркерами ярусных и подъярусных границ новых ярусных стандартов ордовика и силура Международной стратиграфической шкалы. Процесс замены и дополнений видов-индексов региональных зональных шкалах на первоначальной ступени следует осуществлять через

процедуру выделения подзон. Это позволит на ближайший срок сохранить преэминентность зональных последовательностей и «стабильность» био-стратиграфической основы, а с другой стороны, будет тем требуемым этапом «внутренней проверки» региональной валидности, интеграции всех сведений по стратиграфическому распространению видового комплекса такой подзоны в регионе и оценки ее внутрирегионального и межрегионального корреляционного потенциала. В случаях, если используемые виды-индексы и сопутствующие им комплексы видов в зональных последовательностях для какого-либо региона имеют ограниченный межрегиональный потенциал и не соответствуют современным требованиям, то следует вновь приступить к пересмотру их комплексов с выделением из общих ассоциаций видов в разрезах региона других обособляющихся группировок таксонов граптолитов («новые» комплексные зоны или слои с фауной) с иными видами-индексами. Среди последних предпочтение следует отдавать видам-индексам границ ярусов и неформальных подъярусов Международной стратиграфической шкалы, а также видам-индексам зон в лимитотипах (GSSP-ГСРТ) тех зон, которые подстилают маркируемую границу и тех, которые расположены стратиграфически выше такой границы.

В качестве примеров можно привести следующие. В последние годы на Горном Алтае и Салаире именно на основе таких критериев были выделены новые граптолитовые зоны и подзоны – подзона *Didymograptus protobifidus*, подзона *Climacograptus bicornis*, подзона *Diplocanthograptus caudatus*, подзона *Paraorthograptus pacificus*, зона *Undulograptus austrodentatus*, зона *Undulograptus dentatus* (Сенников, 2013; Сенников и др., 2013а; 2014б, 2015).

Такой путь необходимой, современной ревизии и реконструкции зональных последовательностей, посредством выделения новых подзон (и зон), представляется наиболее продуктивным.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современные региональные палеозойские зональные последовательности по граптолитам могут и должны совершенствоваться. Необходимость трансформации зональных шкал продиктована нарастающей потребностью использования оперативного инструмента детального био-стратиграфического сопровождения различных видов геологических работ. Усовершенствование зональных шкал может идти по разным направлениям: а) анализ таксономического состава комплексов, выделение новых филолиний и трендов в эволюционных изменениях филогенетических цепочек подвидов, видов и родов, с последующей корректировкой стратиграфического положения границ филозон, интервал-зон и комплексных зон; б) пересмотр фаунистических комплексов с выделением из общих ассоциаций видов в разрезах региона иных (по сравнению с уже использовавшимися) обособляющихся группировок таксонов – выделение «новых» комплексных зон или слоев с фауной, с иными видами-индексами; в) выделение формальных или неформальных подзон внутри уже используемых и широко применяемых зон.

Современные реалии требуют совершенствования не только относительно недавно выделенных региональных последовательностей граптолитовых зон. В таких новациях нуждается и так называемая «классическая» устоявшаяся британская шкала, в которой подзоны (с самостоятельными видами-индексами) в составе зон выделялись уже более века (Elles, Wood, 1901–1918). И этот процесс продолжается. В недавно опубликованной работе (Zalasiewicz et al., 2009) британские исследователи предложили кардинально новое деление двух давно известных силурийских граптолитовых зон – *Spirograptus guerichi* и *Spirograptus turgiculatus*, на семь (!) подзон (с независимыми видами-индексами в составе других родов). Именно с помощью неформальных граптолитовых подзон (с автономными видами-индексами) британские специалисты увязывают ордовикские осадочные последовательности Англии, Уэльса и Шотландии с границами новых ярусов Международной стратиграфической шкалы.

Работа выполнена в рамках Интеграционной программы РАН «Эволюция биосферы», успешно и продуктивно возглавляемой академиком А.Ю. Розановым.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.С.* Современное состояние Международной стратиграфической шкалы: положительные и отрицательные последствия для Общей стратиграфической шкалы России. Общая стратиграфическая шкала России: состояние и перспективы обустройства. М.: Изд-во Лема. 2013. С. 9–13.
- Буколова Е.В.* Лито- и биостратиграфия среднего ордовика северо-восточной части Горного Алтая // Геология и геофизика, 2011. Т. 52. № 9. С. 1242–1255.
- Голиков А.Н., Сенников Н.В.* Граптолиты. Ордовикская система. Атлас ископаемой фауны и флору фанерозоя Узбекистана. Т. I. Палеозой (кембрий, ордовик, силур, девон, карбон, пермь). Ташкент. 2007а. С. 65–70, табл. 110–111.
- Голиков А.Н., Сенников Н.В.* Граптолиты. Силурийская система. Атлас ископаемой фауны и флору фанерозоя Узбекистана. Т. I. Палеозой (кембрий, ордовик, силур, девон, карбон, пермь). Ташкент. 2007б. С. 142–157, табл. 112–116.
- Жамойда А.И.* К характеристике зональных биостратиграфических подразделений // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1988. № 11. С. 27–33.
- Жамойда А.И.* Эскиз структуры и содержания теоретической стратиграфии. С.-Петербург. Изд-во ВСЕГЕИ. 2011. 194 с.
- Каныгин А.В.* Проблемы реформирования Международной стратиграфической шкалы с позиции эволюции экосистем (на примере нижнего палеозоя) // Геология и геофизика. 2011. Т. 52. № 10. С. 1349–1366.
- Корень Т.Н.* Биозональные стандарты: принципы построения, детальность и пространственное применение (граптолиты, силур) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 6. С. 14–19.
- Корень Т.Н.* (ред.). Зональная стратиграфия фанерозоя СССР (справочное пособие). М.: Недра. 1991. 160 с.
- Корень Т.Н., Толмачева Т.Ю., Соболевская Р.Ф.* и др. Ордовикская система. Зональная стратиграфия фанерозоя России. С.-Петербург. Изд-во ВСЕГЕИ. 2006а. С. 31–47.
- Корень Т.Н., Модзалевская Т.Л., Абушик А.Ф.* и др. Силурийская система. Зональная стратиграфия фанерозоя России. С.-Петербург. Изд-во ВСЕГЕИ. 2006б. С. 47–64.
- Краснов В.И.* Общая и Международная (планетарная) стратиграфическая шкала и геологическая практика. Общая стратиграфическая шкала России: состояние и перспективы обустройства. Москва. Изд-во Лема. 2013. С. 29–34.
- Международный стратиграфический справочник. Сокращенная версия. М.: ГЕОС. 2002. 37 с.
- Петрунина З.Е., Сенников Н.В., Ермиков В.Д.* и др. Стратиграфия и фауна нижнего ордовика Горного Алтая. М.: Наука. 1984. 124 с.
- Решения Всесоюзного стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и четвертичной системе Средней Сибири, Новосибирск, 1979. Ч. I. Верхний протерозой и нижний палеозой. Новосибирск. 1983. 215 с.

- Сенников Н.В. Граптолиты и стратиграфия нижнего силура Горного Алтая. М.: Наука. 1976. 270 с.
- Сенников Н.В. Новый взгляд на систематику раннедевонских монографитид / Новое в палеонтологии и биостратиграфии палеозоя Азиатской части СССР. Новосибирск. М.: Наука. 1990. С. 58–71.
- Сенников Н.В. Граптолиты палеозоя Средней Сибири (систематика, филогения, биохронология, биологическая природа, палеозоогеография). Новосибирск. Изд-во СО РАН, НИЦ ОИГМ. 1996. 225 с.
- Сенников Н.В. Зональные граптолитовые подразделения в ордовике России. Региональная стратиграфия позднего докембрия и палеозоя Сибири. Новосибирск. Изд-во СНИИГГиМС. 2013. С. 45–58.
- Сенников Н.В., Обут О.Т. Тестирование зональной последовательности по хитинозоям на базе граптолитовых зон (ордовик, Горный Алтай и Московская синеклиза) // Новости палеонтологии и стратиграфии. Вып. 5. Прил. к журн. «Геология и геофизика». Т. 43. 2002. С. 51–63.
- Сенников Н.В., Обут О.Т., Буколова Е.В., Толмачева Т.Ю. Проблема сопоставления границ региональных стратонтов с границами зон по пелагических группам фауны. Темпы эволюции органического мира и биостратиграфия. Мат-лы 57 сес. Палеонтол. общества. С.-Петербург. 2011. С. 109–111.
- Сенников Н.В., Русских В.Г. Эталон лландоверийских граптолитовых зон на Горном Алтае // Геол. и геофизика. 1982. № 2. С. 28–35.
- Сенников Н.В., Толмачева Т.Ю. Хроностратиграфическое положение границ нового Международного ярусного стандарта ордовика // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 2013. Т. 88, вып. 1. С. 27–40.
- Сенников Н.В., Толмачева Т.Ю., Изох Н.Г., Обут О.Т. О положении границы кембрия и ордовика на Горном Алтае // ДАН. 2014а. Т. 457. № 2. С. 203–206.
- Сенников Н.В., Толмачева Т.Ю., Обут О.Т. Новый ярусный стандарт ордовикской системы в МСШ и проблемы его использования на территории России. Общая стратиграфическая шкала России: состояние и перспективы обустройства. М.: Изд-во Лема. 2013а. С. 101–112.
- Сенников Н.В., Толмачева Т.Ю., Обут О.Т. Силурийская система в МСШ – современное состояние и проблемы корреляции в пределах России. Общая стратиграфическая шкала России: состояние и перспективы обустройства. М.: Изд-во Лема. 2013б. С. 113–124.
- Сенников Н.В., Лыкова Е.В., Обут О.Т. и др. Новый ярусный стандарт ордовика и его применение к стратонам западной части Алтае-Саянской складчатой области // Геол. и геофизика. 2014б. Т. 55. № 8. С. 1226–1246.
- Сенников Н.В., Толмачева Т.Ю., Обут О.Т. и др. Зональное расчленение ордовикских отложений Сибири по пелагическим группам фауны // Геол. и геофизика. 2015. Т. 56. № 4. С. 761–781.
- Симаков К.В. Очерк истории развития концепции реального геологического времени. Магадан. Изд-во СВНИЦ ДВО РАН. 1996. 317 с.
- Соколов Б.С. Биохронология и стратиграфические границы. Проблемы общей и региональной геологии. Новосибирск: Наука. 1971. С. 155–179.
- Соколов Б.С. Среди наук о Земле и жизни. Новосибирск. Изд-во СО РАН. ГЕО. 2004. 449 с.
- Соколов Б.С. Палеонтология докембрия и акрохроны биосферной эволюции (к теории расширяющейся биосферы). Темпы эволюции органического мира и биостратиграфия. Мат-лы 57 сес. Палеонтол. общ-ва. С.-Петербург. 2011. С. 3–10.
- Стратиграфический кодекс России. С.-Петербург. Изд-во ВСЕГЕИ. Тр. МСК. 2006. 95 с.
- Тесаков Ю.И. О соотношении хроно- и биостратиграфических подразделений (на примере силура) // Геол. и геофизика. 2015. Т. 56. № 4. С. 805–829.
- Толмачева Т.Ю. События позднего кембрия-раннего ордовика. Использование событийно-стратиграфических уровней для межрегиональной корреляции фанерозоя России. С.-Петербург. Изд-во ВСЕГЕИ. 2000. С. 27–35.
- Фанерозой Сибири. Т. 1. Венд, палеозой. Новосибирск: Наука. 1984. 190 с.
- Черных В.В. Биохронологические шкалы и зональная стратиграфия // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3. № 3. С. 100–110.
- Черных В.В. Совершенствование зональных стратиграфических шкал // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2002. Т. 10. № 2. С. 15–26.
- Черных В.В. Зональный метод в биостратиграфии. Зональная шкала нижней перми по конодонтам. Екатеринбург. Изд-во Ин-та геол. и геохимии. 2005. 217 с.
- Черных В.В. Лимитотипы нижних границ ярусов (назначения, требования, перемещения). Общая стратиграфическая шкала России: состояние и перспективы обустройства. М.: Изд-во Лема. 2013. С. 35–37.
- Черных В.В. Парадоксы стратиграфии // Геол. и геофизика. 2015. Т. 56. № 4. С. 682–693.

- Шиндевольф О.Х.* Стратиграфия и стратотип. М.: Мир. 1975. 136 с.
- Bergström S.M., Chen X., Gutiérrez-Marco J.C., Dronov A.* The new chronostratigraphic classification of the Ordovician System and its relations to major regional series and stages and to  $\delta^{13}\text{C}$  chemostratigraphy // *Lethaia*. 2009. V. 42. P. 97–107.
- Churkin M., Carter Cl., Johnson B.R.* Subdivision of Ordovician and Silurian time scale using accumulation rates of graptolitic shale // *Geology*. 1977. V. 5. N 8. P. 452–456.
- Elles G.L., Wood E.M.R.* Monograph of British graptolites // *Palaeontol. soc. London*. 1901–1918. 539 p.
- Erdtmann B.-D.* Outline ecostratigraphic analysis of the Ordovician graptolite zones in Scandinavia in relation to the palaeogeographic disposition of the Japetus // *Geol. palaeontol.* 1984. V. 18. P. 9–15.
- Erdtmann B.-D.* Early Ordovician eustatic cycles and their bearing on punctuations in early nematophorid (planktic) graptolite evolution // *Lect. notes earth sci.* 1986. V. 8. P. 139–152.
- Erdtmann B.-D., Miller J.F.* Eustatic control of lithofacies and biofacies changes near the base of the Tremadocian // 2 inter. symp. Cambrian Syst. 1981. P. 78–81.
- Goldman D.* The *Diplocanthograptus caudatus* Zone: a proposal for a new, globally recognizable, Upper Ordovician graptolite zone / Eds G.I. Albanesi, M.S. Beresi, S.H. Peralta. INSUGEO, Ser. correlacion geol., 17. Ordovician from the Andes. 2003. P. 65–70.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G., Ogg G.M.* The Geologic Time Scale 2012. V. 1. Elsevier. 2012. 1144 p.
- Holland C.H.* The State of Silurian stratigraphy // *Episodes*. 1982. V. 5. № 3. P. 21–23.
- Holland C.H.* Series and stages of the Silurian system // *Episodes*. 1985. V. 8. № 2. P. 101–103.
- Kim A.I., Yolkin E.A., Erina M.V.* et al. Devonian sequences of the Kitab Reserve area. Field excursion guidebook. Intern. conf. “Global Alignments of Lower Devonian Carbonate and Clastic Sequences” / Eds E.A. Yolkin, A.I. Kim, J.A. Talent. Novosibirsk: Publ. house of SB RAS. 2008. 90 p.
- Martinsson A., Basset M.G., Holland C.H.* Ratification of standard chronostratigraphical divisions and stratotypes for the Silurian System // *Episodes*. 1981. V. 4. N. 2. P. 36.
- Miller J.F.* Cambrian and earliest Ordovician conodonts evolution, biofacies, and provincialisms // Conodont biofacies and provincialisms. Spec. pap. geol. soc. America. 1984. V. 196. P. 43–68.
- Nicoll R.S., Laurie J.R., Shergold J.H., Nielsen A.T.* Preliminary correlation of Latest Cambrian to Early Ordovician sea level events in Australia and Scandinavia. Global Perspectives on Ordovician geology. Netherlands. Balkema / Rotterdam / Brookfield. 1992. P. 381–394.
- Sadler P.M., Cooper R.C.* Calibration of the Ordovician Timescale. The Great Ordovician biodiversification event / Eds B. Webby, F. Paris, M.L. Droser, I.G. Percival. Columbia univ. press. N.-Y. 2004. P. 48–51.
- Sadler P.M., Cooper R.C., Melchin M.* High-resolution, early Paleozoic (Ordovician-Silurian) time scales // *Bull. GSA*. 2009. V. 121. N 5/6. P. 887–906.
- Sennikov N.V., Yolkin E.A., Petrunina Z.E.* et al. Ordovician-Silurian biostratigraphy and paleogeography of the Gorny Altai. Novosibirsk: Publ. house of SB RAS. 2008. 154 p.
- Sennikov N.V., Rodina O.A., Izokh N.G., Obut O.T.* New data on Silurian vertebrates of southern Siberia // *Palaeoworld*. 2015. V. 24. N 1–2. P. 231–242.
- Shindewolf O.H.* Stratigraphie und Stratotypus // *Verl. akad. wiss. lit. Mainz*. 1970. 236 p.
- Storch P.* Biotic crises and post-crisis recoveries recorded by Silurian planktonic graptolite faunas of the Barrandian area (Czech Republic) // *Geolines*. 1995. N 3. P. 59–70.
- Walliser O.H.* (ed.). Global Bio-Events. Lecture Notes in Earth Sciences. V. 8. Springer-Verlag. 1986. 442 p.
- Wang Xiaofeng, Stouge S., Erdtmann B.-D.* et al. A proposed GSSP for the base of the Middle Ordovician Series: the Huanghuachang section, Yichang, China // *Episodes*. 2005. V. 28. N 2. P. 105–117.
- Zalasiewicz J.A., Taylor L., Rushton A.W.A.* et al. Graptolites in British Stratigraphy // *Geol. mag.* 2009. V. 146 (06). P. 785–850.

## **Infrazonal units – an essential tool for improving the zonal sequences (exemplified by the Paleozoic graptolite scales)**

**N.V. Sennikov**

The overall analysis of the usage of zones based on orthostratigraphic groups of fauna of Paleozoic sequences in the practice of regional biostratigraphic researches in sequence stratigraphy and in the works on improvement of the structure of the International Stratigraphic Scale is given. The concept, nature and purpose of the zonal sequences are briefly described. The need to improve the pelagic zonation of Paleozoic scales is emphasized.

*Keywords:* zonal sequence, graptolites, Ordovician, Silurian.

УДК 56 (113.5) (47)

## **БИОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАННЕПЕРМСКОГО ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОГО БАССЕЙНА**

**Б.И. Чувашов**

*Институт геологии и геохимии УрО РАН  
chuvashov@igg.uran.ru*

Кратко рассмотрена история развития Раннепермского седиментационного бассейна от зарождения до закрытия. Впервые обоснована палеогеографическая система морей в его границах. Предложена фациальная дифференциация Приуральского моря с выделением серии субмеридиональных фациально-биономических зон с характеристикой их биот на примере фораминифер, кораллов, брахиопод, головоногих моллюсков, криноидей, конодонтфорид и др. Намечены биогеографические связи Приуральского моря с морями области Тетис, Арктики и Северной Америки.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Восточно-Европейский раннепермский седиментационный бассейн занимал обширную территорию Русской платформы, примыкающего к ней с востока Предуральского краевого прогиба, переходящего далее на восток в Западноуральскую складчатую зону. Наибольшая ширина водного пространства ВЕБ, фиксируемого на начало ассельского века составила почти 1500 км. На южном фланге ВЕБ граничил с морями севера области Тетис, захватывая северную часть Каспия и Туранской плиты.

На севере продолжение этой акватории распространялось на территорию западной части Северного ледовитого океана. Здесь, отложения нижней перми обнажены на островах Новоземельского архипелага, Шпицбергена, в северной части Гренландии, в Канадском Арктическом архипелаге, на Аляске, а также, в более южных частях Северной Америки.

В последние 25 лет наблюдается значительный прогресс в совершенствовании нижнепермской биостратиграфической шкалы, за счет детализации стратиграфии, вовлечения в сферу биостратиграфических построений радио-

лярий, рыб и конодонтов, вследствие уточнения таксономии и биостратиграфии традиционных групп организмов (фузулинид, брахиопод, мшанок, аммоноидей), а также, благодаря изотопным исследованиям, унификации методов и результатов стратиграфических исследований, что обеспечило уверенное сопоставление стратиграфических подразделений, как в пределах отдельных седиментационных бассейнов ранней перми, так и в глобальном масштабе.

Наиболее заметный прогресс в познании пермской системы произошел в результате коллективных исследований большой группы специалистов-пермофилов по программе GSSP – обоснованию ярусных стратотипов в точке (едином разрезе). Успехи биостратиграфии позволили более обоснованно выделять и сравнивать ископаемые биоценозы, определять границы биотопов, проводить биогеографические построения, следовательно, перейти на более высокий уровень обобщения – создание биономической картины раннепермского бассейна для отдельных его частей по временным срезам, а также восстановить биогеографические связи и эволюцию раннепермской биоты в целом, определить ее место в планетарной картине раннепермского органического мира.

Автор статьи приступил к изучению пермских отложений западного склона Урала и Приуралья в 1964 г. За длительный период исследований детально описаны и изучены с подробными сборами органических остатков и с палеоэкологическими наблюдениями многие разрезы от широты р. Кожим на севере до г. Актюбинск на юге. Некоторые исследования по палеонтологии и стратиграфии пермской системы были проведены по материалам других специалистов. В.И. Устрицкий предоставил интересный скважинный материал по строению карбонатных толщ о-ва Колгуев. В.П. Матвеев передал мне небольшую коллекцию карбонатов из западной части Северного острова Новой Земли.

Мной был также изучен шлифовый материал А.В. Ярошенко (Москва, Университет им. Губкина) из нижнепермских карбонатных толщ Северного Прикаспия. Восточная часть Прикаспия знакома мне по ряду скважин, пробуренных там французской нефтяной компанией Эльф-Акитен во время совместных работ по программе «Палеозойские карбонаты Урала» в 1992–1995 гг.

Сформулировать важнейшие выводы по некоторым группам организмов мне помогли дискуссии и советы ряда коллег. Особенности палеоэкологии и биогеографии радиолярий в значительной мере сформулированы по результатам совместного изучения этой группы с Х. Коцуром (Венгрия) и Э.О. Амоном. Проблемы существования и захоронения аммоноидей неоднократно обсуждались с М.Ф. Богословской (ПИН РАН, Москва), которая определяла наши сборы этих организмов в течение всего «пермского» периода работы уральского коллектива и продолжает консультировать нас в настоящее время. Обширные коллекции кораллов (ругоз и табулят) определялись ныне покойным Д.Д. Дегтяревым, доцентом Свердловского Горного института.

Основные черты палеоэкологии брахиопод я пытался восстановить на базе многолетних определений наших коллекций, выполненных ныне покойными проф. Д.Л. Степановым (ВНИГРИ) и кандидатом наук М.В. Куликовым (ВСЕГЕИ). Задуманные совместные публикации по этой группе организмов



остались невыполненными и приведенные сведения – только часть возможных обобщений.

Закономерности распространения конодонтофорид в нижнепермских отложениях Урала и Приуралья удалось наметить в результате совместных исследований с В.В. Черныхом. Всем названным лицам я приношу глубокую благодарность за участие в решении сложных, интересных проблем восстановления условий жизни пермских организмов.

### ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Начало изучения нижнепермских отложений следует датировать 1841 г., т. е. временем международной экспедиции Р. Мурчисона в Европейскую Россию и на Урал. Несколько позднее началось планомерное картирование территории и активное изучение мощных толщ «артинских песчаников», которые составляют важную, широко развитую фацию нижней перми на Урале и в Приуралье. Исследованиями А.П. Карпинского (1874 и др.), П.И. Кротова (1885) и А.А. Штукенберга (1890) и др. были заложены основы стратиграфии нижней перми, «артинского яруса» или пермокарбона. А.А. Краснопольский (1889) был первым геологом России, кто распространил название пермской системы на карбонатный и терригенный «верхний карбон».

Долгое время разновозрастные «артинским песчаникам» карбонатные образования западного борта Предуралья Краевого прогиба и окраины Русской платформы относились к верхнему карбону. Их соответствие «артинским песчаникам» было доказано по литологическим признакам замещения С.С. Осиповым (1933), по фузулинидам в бассейне р. Юрюзань – Д.М. Раузер-Черноусовой (1940 и др.), а на Южном Урале по аммоноидеям – В.Е. Руженцевым. Этими исследованиями было завершено создание почти полного фациального ряда от грубообломочных пород на востоке до рифовых и зарифовых фациальных зон. В последующие годы для каждой фациальной зоны были созданы детальные, увязанные между собой биостратиграфические шкалы (Унифицированные и корреляционные..., 1980, 1993).

Современная ярусная шкала нижнего отдела пермской системы создана усилиями Руженцева, Богословской (аммоноидеи), Раузер-Черноусовой (фузулиниды). Основы радиоляриевой шкалы разработаны Б.Б. Назаровым с участием Х. Коцура, в настоящее время над внедрением ее в практику и совершенствованием работает Амон. Конодонты нижней перми Урала и Приуралья начинали изучать, с использованием и наших сборов, Е.В. Мовшович и Х. Кокур, с 1982 г. к этим исследованиям приступил В.В. Черных, который и разработал современную конодонтовую шкалу нижней перми Западного Урала и Приуралья (Черных, 2005, 2006).

Внедрению этой шкалы в региональную, а затем и в Международную стратиграфические шкалы нижнего отдела пермской системы облегчалось ранее созданными зональными шкалами по фузулинидам и аммоноидеям, а также наличием серии детально изученных разнофациальных разрезов. Обширная коллекция растворенных пород из всего набора фаций для поисков конодон-

тов позволила сформулировать основные выводы о связи конодонтофорид с определенными фациальными зонами, выявить их зависимость от температурных режимов и солености бассейна. Краткие выводы о фациальной приуроченности конодонтофорид в Приуральском море были опубликованы ранее (Chuvashov, Chernykh, 1995).

В серии небольших статей Н.Н. Яковлева, написанных в сороковые–пятидесятые годы прошлого века, и объединенных затем в один сборник (Яковлев, 1952, 1964), анализированы особенности морфологии четырехлучевых кораллов, брахиопод и морских лилий, обитавших на саргинских рифах вблизи г. Красноуфимска.

В работе А.И. Осиповой и С.В. Максимовой (1950) подробно описаны палеобиоценозы в раннепермском флишоидном бассейне р. Юрюзань, а также разновозрастные сообщества организмов на окраине карбонатной платформы. Работы были выполнены на хорошей стратиграфической основе с профессиональными, согласованными выводами литолога и палеонтолога. Полученные при этих исследованиях результаты не потеряли своего значения до настоящего времени.

В обширной статье В.Б. Тризна (1950) приведены итоги длительного изучения мшанок из нижнепермских отложений Уфимского плато, в которой довольно полно описана литология рифовых и слоистых карбонатных толщ с подробной характеристикой их биоценозов с особым вниманием к мшанкам.

Специальная глава, посвященная экологии головоногих моллюсков, суммировала представления замечательного специалиста по аммоноидеям Руженцева (1956). Выводы этой работы дают серьезные основания для интерпретации не только палеобиоценозов, но и условий седиментогенеза того времени. Анализ рифогенных и смежных фаций нижней перми с элементами палеоэкологии был выполнен Раузер-Черноусовой (1949) для района Ишимбаевской группы нефтяных месторождений. При этом был использован kern обширного фонда поисковых и разведочных скважин. Значительно позднее интересная работа подобного плана была выполнена И.К. Королук (1985) на примере рифового массива Шах-Тау из группы Стерлитамакских гор – одиночек или шиханов. Эта книга осталась хорошим геологическим памятником быстро исчезающему рифовому массиву, химически чистый известняк которого используется Содовым комбинатом г. Стерлитамак. Некоторые закономерности распространения важнейших групп организмов по фациям и в пространстве были освещены в серии наших публикаций (Чувашов, Дюпина, 1973; Чувашов, 1975, 1986).

Здесь названы работы, касающиеся закономерностей распространения отдельных групп организмов по фациям, в пределах одной фациальной зоны, что является «азбукой» для перехода на другой уровень и масштаб обобщения – анализу бассейновых биот и сравнению их между собой, вслед за таким обобщением может последовать глобальный анализ всего органического мира планеты для определенного интервала времени.

Некоторые шаги в этом направлении также сделаны и в этом плане. Учитывая направленность нашей статьи, следует вспомнить исследования Степанова (1956) по сравнению брахиопод Казахстана и более северных райо-

нов Урала, А.Д. Микулухо-Маклая (1963) по сравнительному анализу тетических и смежных с ними на севере пермских биот.

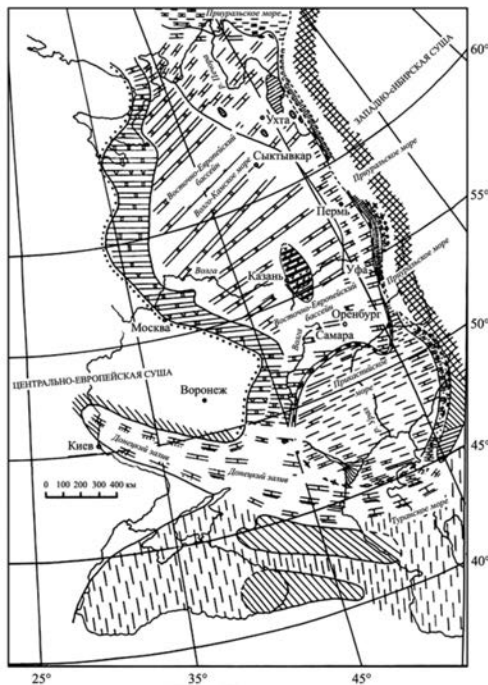
Как видно из приведенного обзора, специальных исследований по палеоэкологии раннепермского моря Приуралья немного, но за границами обзора остался целый ряд стратиграфических работ, где можно найти интересные и важные выводы, касающиеся связи организмов с определенными фациями, условиям захоронения, составу биоценозов и т. д. Среди таких работ следует назвать монографии В.Д. Наливкина (1949, 1950), Г.И. Теодоровича (1949), И.В. Хворовой (1961). Не представляется возможным в рамках статьи упомянуть все публикации, содержащие материалы, представляющие интерес для палеоэкологических выводов.

Я вполне сознаю, что представленный исторический материал не полон, но полагаю, что главные вехи познания пермских отложений в этом направлении в нем отражены. Подробнее с геологической основой экологических выводов можно ознакомиться по серии работ автора и его коллег, среди которых, в первую очередь, можно рекомендовать следующие: Б.И. Чувашов и др. (1990), а также В.И. Chuvashov (1983, 1993, 1995), В.И. Chuvashov, S. Crasquine-Soleau (2000). Замечательным руководством методических принципов палеоэкологического анализа является работа Р.Ф. Геккера (1957). Хорошим дополнением к ней в части тафономии и новейшей экологической терминологии является работа В.А. Захарова (1984).

#### ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ПАЛЕОТЕКТОНИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОГО СЕДИМЕНТАЦИОННОГО БАСЕЙНА

Восточно-Европейский седиментационный бассейн в ранней перми занимал обширную территорию современной Европейской части России (рис. 1). Северная часть ВЕБ находилась на территории Баренцова моря. На южном фланге, на Кавказе, ВЕБ граничил с морями северной части области Тетис, захватывал северную часть Каспийского моря и Туранской плиты. Территория ВЕБ подразделяется (Chuvashov, Crasquine-Soleau, 2000) на ряд морей и заливов, отличающихся типом осадков, составом биоты. В ряде случаев подчиненные ВЕБ моря разделялись также отчетливыми геоморфологическими барьерами.

Восточная часть ВЕБ (рис. 1, 2) представляла собой узкий и протяженный наиболее глубоководный пролив – море, заполняющее глубоководный желоб Предуральского краевого прогиба. Эта часть ВЕБ обособлена как Приуральское море (ПМ). Восточная граница ПМ определяется горным кряжем Палеоурала, а западная обозначена поясом рифовых построек. Осадочные толщи ПМ образуют серию генетически связанных фациальных зон, каждая из которых начинается на востоке грубо обломочными мелководными образованиями, с участием карбонатных пород. Эта зона переходит в тонкий песчаниковый флиш, сменяющийся наиболее глубоководными кремнисто-глинисто-мергельными отложениями осевой части прогиба. Западный борт прогиба характеризуется постепенным увеличением роли карбонатов, присутствием карбонатных брекчий. Эти отложения сменяются грандиозным поясом развития органогенных



**Рис. 1.** Палеогеографическая схема Восточно-Европейского бассейна и его морей в ассельский век. Условные обозначения см. на рис. 2 (Chuvashov, Crasquin-Soleau, 2000).

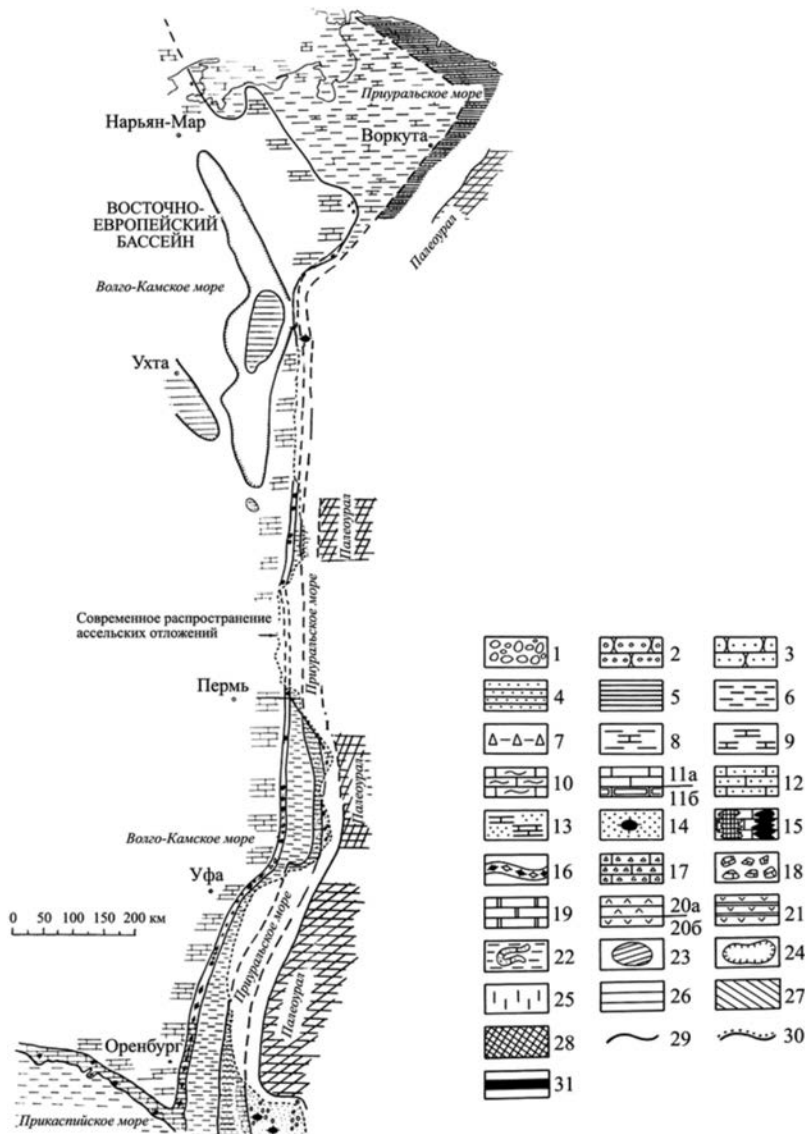
узких фациальных зон, которые являются одновременно биономическими зонами (ФБЗ). (Чувашов, 1979; Чувашов и др., 1990; Chuvashov, 1995). Ниже дается их краткая характеристика с востока на запад (рис. 1, 2, 3).

1. Прибрежная зона морского мелководья и приостровных карбонатных микроплатформ сложена наиболее грубообломочными разностями пород: здесь широко развиты конгломераты, гравелиты, песчаники. В меньшей степени присутствуют аргиллиты и известняки. Карбонаты представлены слоистыми, главным образом детритовыми разностями, а также биогермными постройками разного типа, образованными: палеоаплизинами, водорослями (филлоидные водоросли, тубифитесы), мшанково-брахиоподово-водорослевым сообществом, строматолитами. Осадконакопление в этой зоне было крайне неустойчивым, часто происходило осушение, размыв и оползание части отложений с образованием глыбовых брекчий, обломочный материал которых в значительной мере представлен карбонатами, в том числе и биогермными. Песчаные мелководные отмели были заселены фораминиферами, одиночными и колониальными кораллами, брахиоподами, мшанками, водорослями. В отдельных тиховодных заливах, обычно с илистым дном, обитали радиолярии, аммоноидей и наутилиды, конодонтофориды, рыбы.

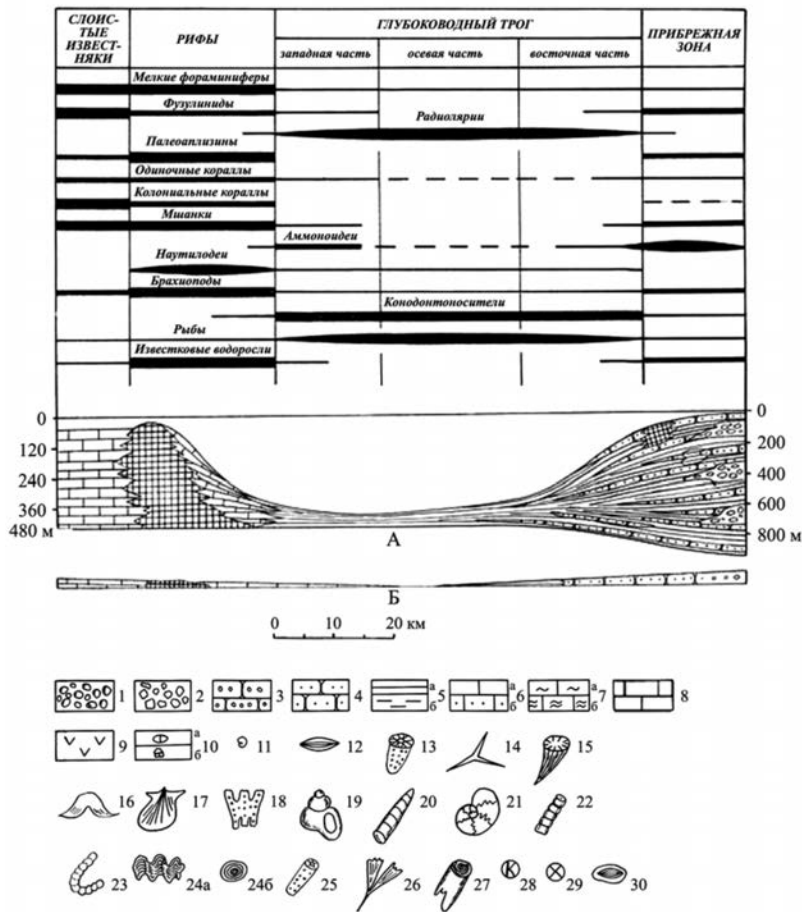
построек, который и фиксирует западную границу ПМ.

Большая часть востока Русской платформы была занята мелководным Волжско-Камским морем (ВКМ), соленость которого прогрессивно увеличивалась с ассельского века до кунгура, а в терминальный век раннепермской эпохи ВКМ превратилось в огромное море – лагуну, не имеющую аналогов в современной географии планеты, осадки которого были представлены преимущественно эвапоритами. На юго-западе ВЕК обособляется обширный Донецкий залив, соединяющийся на востоке с глубоководным Прикаспийским морем (ПКМ), в которое открывается на юге Приуральское море, заполняющее Предуральский прогиб.

Наиболее сложной геоморфологией дна отличалось Приуральское море, в границах которого с востока на запад намечается ряд субмеридионально вытянутых, сравнительно



**Рис. 2.** Палеогеографическая схема Приуральского моря в ассельский век. Условные обозначения на рис. 2 относятся к рис. 1 и 2: 1 – валунно-галечные и глибовые конгломераты; 2 – гравелиты; 3 – песчаники; 4 – флишоидные серии; 5 – аргиллиты; 6 – алевролиты; 7 – олистостромовые образования; 8 – известняки и аргиллиты; 9 – известняки ( на палеогеографических картах); 10 – мергели и глинистые известняки; 11 – слоистые детритовые известняки (а) и микриты (б); 12 – песчанистые известняки; 13 – песчаники с прослоями известняков; 14 – органогенные постройки среди терригенных осадков; 15 – рифы среди карбонатных пород (слева); рифы среди терригенных пород; 16 – черным показаны реальные постройки, светлым – предполагаемые; 17 – мелкообломочные карбонатные брекчии; 18 – глибовые карбонатные брекчии; 19 – доломиты; 20а – ангидриты; 20б – гипсы; 21 – чередование слоев гипсов и глинистых пород; 22 – мелкомасштабные оползневые структуры; 23 – островная суша; 24 – карьеры; 25 – предполагаемые обширные поля морских отложений; 26 – низкая суша; 27 – суша среднегорная – до 1.5 км; 28 – суша высокогорная – до 5 км; 29 – границы фациальных зон; 30 – нестабильные, блуждающие границы фациальных зон; 31 – кремнистые осадки.



**Рис. 3.** Широтный профиль через фациальные зоны ассельского яруса Приуральского моря. А – профиль построен с искажением мощностей. Б – профиль без искажения. Толщина и выдержанность линий распространения организмов отражают частоту встречаемости. Условные обозначения к колонкам и профилям: 1 – конгломераты; 2 – брекчии; 3 – гравелиты; 4 – песчаники; 5а – аргиллиты; 5б – алевролиты; 6а – известняки слоистые; 6б – известняки песчаные; 7а – глинистые известняки; 7б – мергели; 8 – органогенные постройки; 9 – эвапориты – гипсы и ангидриты; 10 – конкреции а – карбонатные; б – кремневые. Организмы: 11 – мелкие фораминиферы; 12 – фузулиниды; 13 – известковые губки; 14 – спикулы кремневых губок; 15 – одиночные ругозы; 16 – брахиоподы; 17 – пеллециподы; 18 – мшанки; 19 – гастроподы; 20 – прямые наутилоидеи; 21 – аммоноидеи; 22 – обломки скелета криноидей; 23 – черви; 24а – строматолиты; 24б – онколиты; 25 – известковые водоросли; 27 – обломки стволов наземной растительности; 28, 29 – конкреции; 30 – переотложенные фузулиниды.

2. Следующая к западу ФБЗ (рис. 3) представлена отложениями песчаниково-го флиша, с чередованием песчаниковых и аргиллитовых слоев, с участием разных по происхождению известняков, алевролитов, пепловых туфов (Чувашов, 2003), кремней. Здесь различаются два сообщества организмов, одно из которых приурочено к песчаниковым и детритовым карбонатным слоям и состоит из фораминифер (главным образом, фузулинид), детрита раковин брахиопод, колоний кораллов и мшанок, криноидей, водорослей. Это аллохтонное сообщество пред-

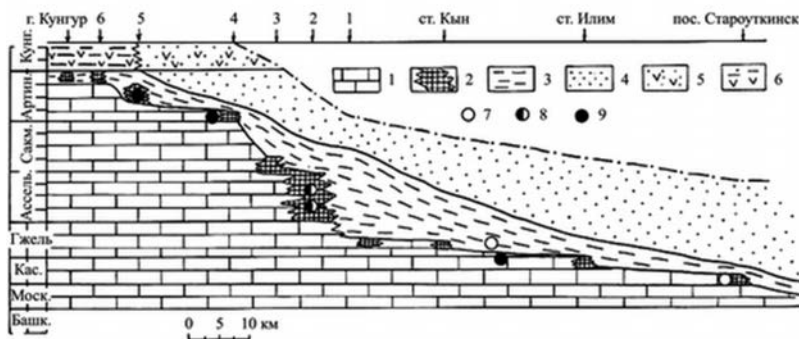
ставляет собой смещенные турбидными потоками слабо консолидированные осадки песчаных и карбонатных отмелей мелководной зоны. Прослой глинистых пород, мергелей, пепловых туфов содержат совершенно иной состав планктонных и нектонных организмов (радиолярии, аммоноидеи, конодонтофориды, рыбы), а также другой по составу комплекс бентосных организмов, который составляют: мелкие фораминиферы, губки (обычно кремневые, реже известковые) одиночные ругозы, тонкостворчатые (в том числе и беззамковые) брахиоподы, двустворки, редкие трилобиты, остракоды, черви-илоеды, конодонтофориды.

3. Осадки следующей к западу депрессионной ФБЗ (рис. 3, 4) отличаются минимальными мощностями, в состав которых входят преобладающие мергели и аргиллиты с участием слоев и пачек кремней. Доломиты и известняки, образовавшиеся в этой зоне, а также относительно редкие прослой карбонатных турбидитов и аллохтонные глыбы известняков с мелководным сообществом организмов дополняют разрез. Автохтонное сообщество этой ФБЗ повторяет таковое глинистых и мергелей зоны песчаникового флиша, с той принципиальной разницей, что этот биоценоз является основным для маломощных депрессионных образований.

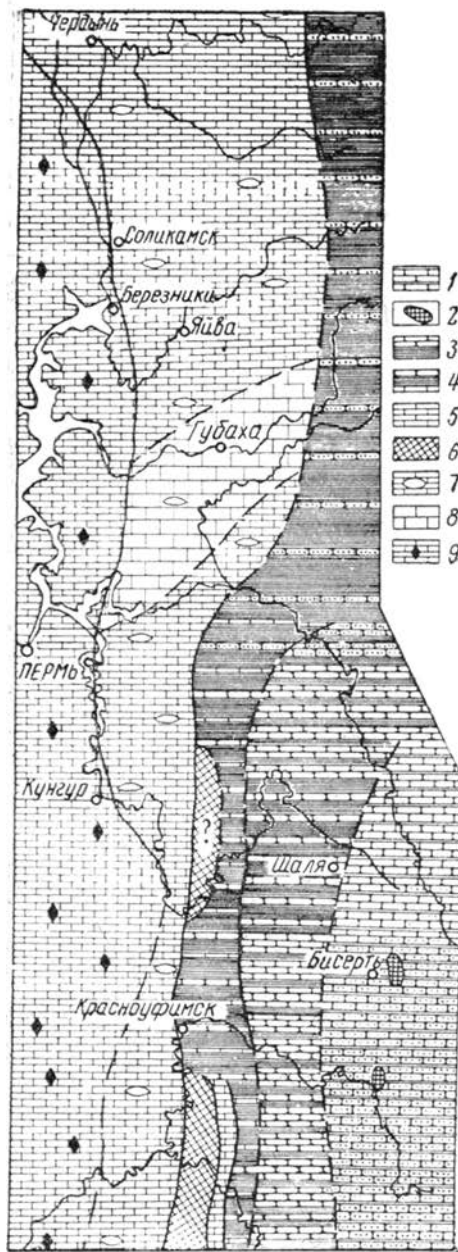
4. В западном направлении депрессионные отложения переходят в полосу развития органогенных построек (ОП), которая может быть подразделена на три генетически связанные подзоны. В некоторых случаях на границе 3 и 4 ФБЗ выделяется шлейф предрифовых обломочных образований, представленный скоплением глыб и мелких обломков рифовых известняков. Здесь широко развиты карбонатные турбидиты, нередкими являются и олистостромы.

4.1. Ранняя стадия рифообразования (средний – поздний карбон) характеризуется развитием дискретных построек – водорослевых, палеоаплизинных, брахиоподово-мшанково-тубифитесовых биогермов и биостромов.

4.2. Ассельско-раннеартинский этап развития ОП – главная стадия рифообразования. Органогенные постройки этого возраста образуют про-



**Рис. 4.** Распределение органогенных построек и вмещающих отложений в каменноугольно-раннепермское время, что отражает смещение оси Предуральского прогиба. Условные обозначения: 1 – карбонатная платформа; 2 – органогенные постройки; 3 – глинисто-мергельные с участием кремней породы предфлишевой формации; 4 – песчано-глинистые отложения с участием эвапоритов; 5–6 – глинистые отложения с эвапоритами; 7 – газопроявления; 8 – нефтегазопроявления; 9 – нефтепроявления. Профиль составлен по материалам Сылвинской впадины Предуральского прогиба.



**Рис. 5.** Положение «эндотировой линии» для сакмарского века Среднего Предуралья (Чувашов, Дюпина, 1973). Условные обозначения: 1 – глинисто-песчаниковые флишоидные умеренно мелководные отложения; 2 – биогенные тела, приуроченные к флишоидным осадкам; 3 – чередующиеся пакеты глинистых и песчаниковых пород; 4 – существенно глинистые и мергельные отложения с редкими прослоями песчаников; 5 – слоистые зарифовые карбонаты; 6 – участки развития рифовых построек; 7 – площади распространения высших фузулинид; 8 – площади массивнослоистых карбонатов с участием палеоаплизинозовых биостромов и коралловых банок; 9 – площади абсолютного преобладания «псевдоэндотир». Поля распространения этих фораминифер распространяются до западной границы бассейна.

тяженные линейные системы. Породообразующими организмами являются известковые губки, палеоаплизины, мшанки, брахиоподы, водоросли (группа родов филлоидных водорослей, тубифитесы), значительный объем в рифовых массивах принадлежит детритовым (фораминиферово-криноидно-мшанковым) биокластическим грейнстоунам и рудстоунам.

4.3. Позднеартинские и кунгурские ОП представлены дискретными телами. В саргинское время артинского века, в саранинское и филипповское время кунгурского века формировались брахиоподово-мшанково-тубифитесовые ОП, в филипповское время появились также ОП, образованные раковинными червями, строматолитами и красными водорослями. В иренских и соликамских отложениях кунгурского яруса известны только строматолитовые ОП. Более подробная характеристика раннепермских органогенных построек приведена в статье Чувашова (2011).

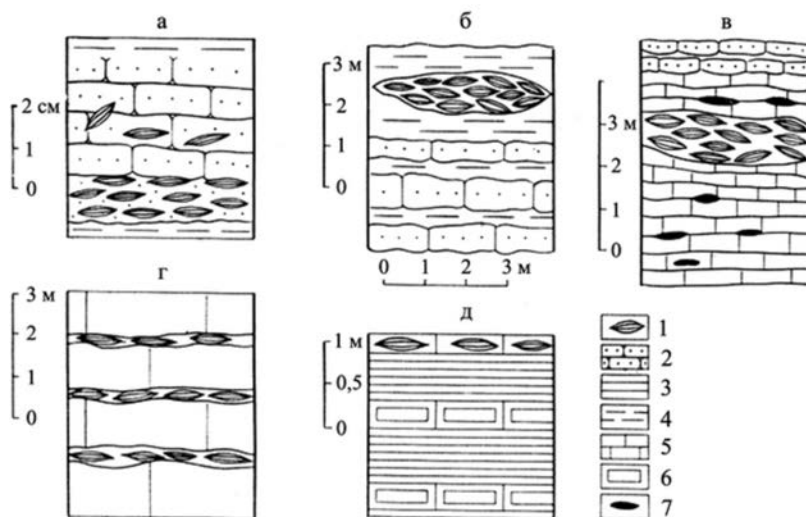
#### ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП РАННЕПЕРМСКОЙ БИОТЫ

**Фораминиферы.** Фораминиферы, включая фузулинид, были широко распространены практически во всех фациальных зонах Приуралья моря (рис. 3, 5, 6), что мы и покажем при последовательном рассмотрении биоты в соответствии с намеченными фациальными зонами.

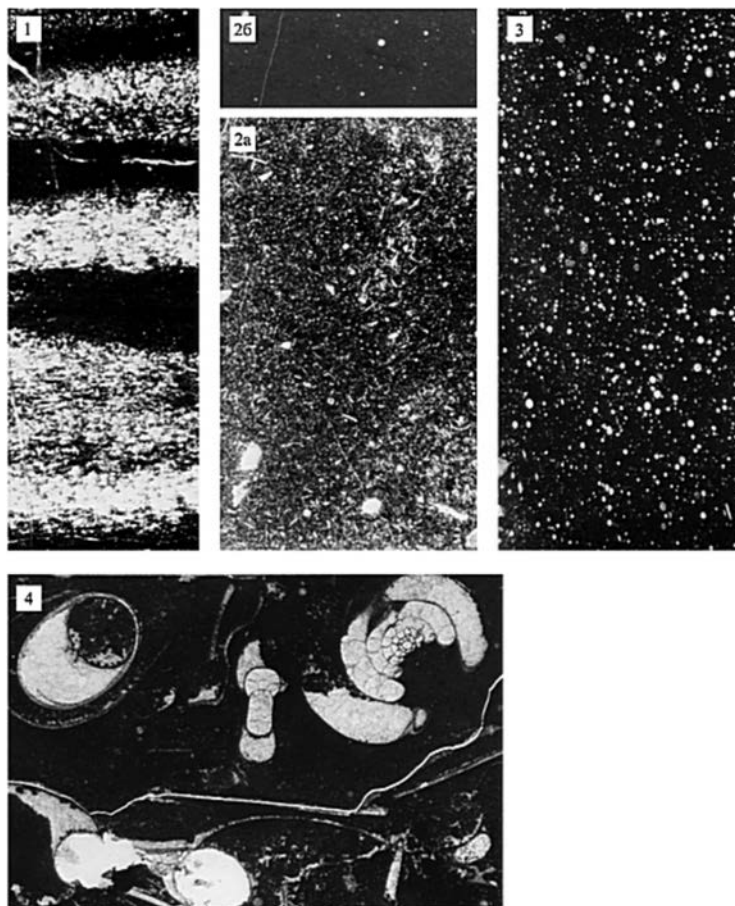


Восточная ФБЗ, в которой преобладают грубообломочные отложения, содержит частые слои терригенных пород с фузулинидами. Эти организмы обычно встречаются в грубозернистых песчаниках или гравелитах, в градационных слоях песчаников фузулиниды обычно приурочены к основанию слоя, к наиболее грубозернистой его части. Довольно обычными для этой фациальной зоны являются биогермные известняки, редко встречающиеся в первичном залегании, а более часто в виде блоков в глинистых породах и конгломератах, в том числе и оползневых. В качестве породообразователей здесь выступают (рис. 3, 5, 6) мелкие прикрепленные фораминиферы, брахиоподы и мшанки, палеоаплизины, тубифитесы, редко раковинные черви.

В этой зоне имеются также крупные (до десятков и даже сотен метров в длину) плоские отторженцы слоистых известняков – *олистоплаки*. Наличие примеси песка, а также мелкой гальки внутри известняков показывает, что их образование происходило именно среди грубообломочных осадков. Очень часто в олистоплаках обособляются четкие слои, обогащенные фузулинидами. Другая форма местонахождений фузулинид – скопления раковин этих организмов в виде гнезд, линз, или включения рассеянных раковин в массивных биогенных породах. В этой зоне встречаются также настоящие фузулинидовые песчаники и гравелиты, значительную часть которых (до 20–30%)



**Рис. 6.** Распространение фузулинид в разрезах разных фациальных зон: а – скопление раковин фузулинид в подошве песчаного слоя с градационной слоистостью – р. Уфа ассельский ярус; б – линза фузулинидового известняка среди терригенных артинских отложений р. Ай; в – линза фузулинидового известняка среди тонкослоистых тонкозернистых окремненных известняков артинского яруса. Известняки образуют пачку среди мощной толщи чередующихся песчаников и аргиллитов; г – скопления раковин фузулинид в перерывах карбонатного осадкообразования среди нижнеартинских отложений р. Кизел. д – единичные прослои детритовых известняков с фузулинидами среди мощной толщи верхнеассельских микритов. Условные обозначения: 1 – фузулиниды; 2 – песчаники; 3 – аргиллиты; 4 – алевролиты; 5 – известняки; 6 – афанитовые известняки (микриты); 7 – кремневые конкреции (по: Чувашов, 1975).



**Рис. 7.** Некоторые литологические типы пород и сопутствующие органические остатки в конденсированных ассельских отложениях р. Усолка в районе пос. Курорт. В верхнем ряду слева направо: 1 – черный известковистый аргиллит с тонкими прослоями кремневых спонголитов; 2а – глинистый известняк с массовыми спикулами губок и редкими радиоляриями; 2б – глинистый известняк с редкими радиоляриями 3 – радиолярит, раковины радиолярий обычно замещены кальцитом, 4 – скопление аммоноидей в темно-сером мергеле. Увеличение всех фотографий 10–12.

составляют раковины этих организмов. Концентрации раковин такого рода, по всей вероятности, обязаны сильным волнениям, на что указывает включение крупных фрагментов аргиллитов, известняков, наличие окатанной гальки разного размера.

В западном направлении грубообломочные отложения замещаются флишoidalными образованиями – равномерно чередующимися песчаниками и аргиллитами, более редкими членами этой последовательности являются пелитоморфные известняки, которые с равной вероятностью можно рассматривать как дистальные члены турбидного потока, состоящего преимущественно из карбонатных фрагментов и раковинного детрита, с одной стороны, а с другой – продукт осаждения взвешенной карбонатной мути. Среди



**Рис. 7а.** Скопление чешуек рыб на поверхности мергельного слоя. Длина образца 8 см. Нижняя часть ассельского яруса в разрезе «Усолка».

тонкого (3–15 см толщиной) чередования названных пород встречаются более мощные (до 50–70 см) слои с четко выраженной градиционным строением с концентрацией наиболее крупнозернистых фракций в основании слоя. В наиболее типичном виде такой слой в нижних 5–15 см состоит из фрагментов породы, раковин организмов и их обломков. По гранулометрическому составу это может быть мелкообломочная брекчия с размером фрагментов от долей сантиметра до 10 см, а также сравнительно хорошо окатанные обломки мелкогалечной или гравийной размерности. Эта часть разреза наиболее богата органическими остатками. Часто здесь присутствуют многочисленные фузулиниды, обломки колоний ругоз, раковин брахиопод, мшанок, криноидей. Из водорослей наиболее обычны тубифитесы, более редки фрагменты таллитов дазикладовых и сифоновых зеленых водорослей, реже встречаются слоевища красных водорослей. Вверх по разрезу без четких слоевых разделов происходит постепенное уменьшение гранулометрического состава, вплоть до микролита, параллельно чему уменьшаются и размеры сопутствующих раковинных организмов. В верхней части таких слоев, представленных мергелем или микролитом, фузулиниды отсутствуют или представлены только обломками раковин, соразмерными с гранулометрией вмещающей части слоя. Наиболее обычны здесь «мелкие фораминиферы».

В центральной части ПП (рис. 3, 4, 7) отложения ассельского, сакмарского и артинского яруса слагаются существенно глинистыми и глинисто-кремнистыми осадками пониженной мощности, которые содержат только раковины фораминифер», которые в 5–10 раз меньше тех же видов в карбонатных мелководных породах. Мелкорослость раковин фораминифер отмечена и в прослоях пепловых туфов.

Слои с фузулинидами обычно имеют толщину до 20–50 см. Таких слоев здесь немного в начальной стадии формирования наиболее глубоководной части ПП, и они чередуются с прослоями детритового известняка (грейнстоуна) и микрита. Число их возрастает по мере обмеления бассейна (в верхней части ассельского яруса и в тастубском горизонте сакмарского яруса). Наиболее типичным разрезом этого типа можно считать ассельскую и сакмарскую (тастубскую) части разреза «Красноусольский» (Чувашов и др., 1983, 1990).

В случае приближения районов седиментации к области питания возрастает частота появления в разрезе градационных слоев с фузулинидами. В названном разрезе это произошло в конце шиханского времени ассельского века и в тастубское время сакмарского века, когда турбидные потоки, обогащенные фузулинидами в основании градационных слоев (толщиной до 15–30 см) повторялись десятки раз, в то время как в раннеассельской части фузулинид в тонкодетритовых известняках не было вообще, а в позднеассельской части разреза зафиксированы только два таких потока.

Отдельные разрезы этой фациальной зоны полностью лишены фузулинид, вследствие отсутствия турбидных потоков с органическими остатками или их выклинивания прежде достижения наиболее глубоководных частей ПП. Взаимное соседство этой и предыдущей фациальных зон может быть как в широтном так и в меридиональном направлении, что можно продемонстрировать сравнением двух одновозрастных частей разрезов «Сирять» и «Бала-Тау» на р. Белая (Чувашов и др. 1990). Ассельская часть, первого из названных разрезов, полностью лишена турбидитов, в то время, как в разрезе «Бала-Тау» этот интервал сложен многочисленными прослоями карбонатных турбидитов и значительными по мощности пачками микритов. Можно с уверенностью говорить, в данном случае, о *канализированном* сбросе мелководного материала в более глубоководную часть бассейна.

В западной части рассматриваемой зоны наблюдается противоположный по направлению (западный) поток обломочного, существенно карбонатного, материала из предрифовой зоны. В этих разрезах встречаются на разных стратиграфических уровнях продукты восточного и западного сноса.

Грандиозный рифовый пояс ранней перми имеет неодинаковое строение в разных его частях. Как правило, более молодые рифовые постройки смещены, относительно предшествующих, в западном направлении (рис. 4), что отражает скорость смещения, в том же направлении оси Предуральяского прогиба. Изменяются и мощности биогенных построек в разных частях этой структуры. Тем не менее, удастся уловить некоторые общие закономерности распространения фузулинид в процессе формирования рифовых тел. Основная масса построек создана взаимодействием трех групп организмов – известковых губок, мшанок, брахиопод и проблематичных по происхождению образований, условно сближаемых с водорослями – тубифитесов, строматолитов. В разных частях рифовых построек можно наблюдать абсолютное преобладание тех или иных организмов, также сочетание названных групп при разном вкладе карбонатной массы в тело рифа. Аномальным случаем можно считать мелкие

(первые десятки см. толщиной) нечетко ограниченные в пространстве биогермы, сложенные раковинами прикрепленных фораминифер. Подобные образования были установлены нами в прибрежных органогенных постройках.

Общая картина распространения «мелких фораминифер» в теле рифовых массивов до сих пор в деталях не установлена. Более определенные сведения имеются относительно фузулинид (Раузер-Черноусова, 1975). Как правило, эти организмы отсутствуют или очень редки в собственно биогермных частях массива, т. е. сложенных брахиоподами, мшанками, тубифитесами. Однако, в каждом рифовом теле имеются участки детритового материала, представленного фрагментами мшанок, криноидей, брахиопод, слоевищами водорослей и др. Эти участки и являлись местами обитания (?) и захоронения фузулинид. Если рифовый массив не содержит детритового материала, что наблюдалось на некоторых позднеартинских постройках, то и поиски фузулинид в таких местах безрезультатны.

Особое место в составе биотопов занимают слоистые детритовые известняки, замещающие биогенное тело при быстром погружении массива. Эти осадки формировались за счет разрушения массовых поселений криноидей, мшанок, брахиопод. Отсутствие высших фораминифер именно в этой фации, наиболее благоприятной для существования фузулинид в наборе рифовых фаций, можно объяснить только глубинами, превышающими оптимальные значения для существования этих организмов. Рифовая зона является западной границей распространения конодонтофорид, за которой эти организмы были чрезвычайно редки.

Широкая (от западного края ПП до Волги) область развития слоистых известняков, начинающаяся к западу за рифовыми постройками, характеризуется обилием слоев с фузулинидами. Строение этих тел бывает различным (рис. 5, 6). В одних случаях раковины фузулинид редко распространены по всему слою, в других частях разреза фузулиниды образуют гнездообразные скопления, что может свидетельствовать о сгуженности их под воздействием волн или временных течений. Нередко встречаются слои с градационным распределением раковин, при котором большинство их приурочено к основанию слоев, что отражает не турбидитовую природу таких слоев, а ослабевание сортирующего действия течения к концу формирования слоя. Главное отличие аналогичных образований от смежной рифовой зоны – выдержанность слоев в пространстве, что свидетельствует об однообразии глубин и обстановок.

В зарифовой зоне имеются также участки разреза с аномальной литологией и составом организмов. Описание таких тел было дано ранее (Чувашов, Дюпина, 1973). Здесь приведена максимально краткая их характеристика. Ассельские и тастубские (нижнесакмарские) отложения, которые представлены обычно светло-серыми и серыми детритовыми мшанково-криноидно-водорослевыми известняками, содержат слои и пачки слоев (до 7 м толщиной), сложенные темно-серыми и черными битуминозными известняками, очень сходными по литологии с доманиковыми образованиями верхнего девона Русской платформы. Их отличие от вмещающих пород, образований явно мелководных, заключается в характере биоценоза, в составе которого много-

численны кремневые губки, здесь редки и невелики по размерам (до 30 см в поперечнике) колонии кораллов, но более многочисленны одиночные ругозы, брахиоподы в прижизненном положении. Эта фацция и сопутствующий биоценоз приурочены к небольшим по амплитуде, но обширным (десятки и сотни метров) понижениям в рельефе дна.

В пределах этой ФБЗ находится очень важная экологическая граница, названная мной «эндотировой линией» (Чувашов, Дюпина, 1973), которая разделяет восточное поле распространения высших фузулинид от западного поля, где абсолютное значение имеют примитивные фузулиниды – псевдоэндотирисы или параштафеллы (рис. 5). Я объяснил палеогеографический смысл этой линии, как смену вод с нормальной соленостью на востоке, водами с несколько повышенной соленостью, а может быть, и температурой, в западном обширном поле. Географические изменения в положении этой линии во времени хорошо согласуются с этим предположением.

Ассоциации фузулинид отдельных возрастных интервалов не остаются однообразными на всем протяжении Приуральского моря. В направлении с юга на север уменьшается частота (таблица 1) встречаемости фузулинид, а также их видовое разнообразие, что особенно четко прослеживается при сопоставлении разрезов восточной мелководной зоны развития грубообломочных отложений. В сериях последовательностей песчаникового флиша ассельского яруса в разрезах Казахстана (Айдаралаш), Оренбургского Приуралья (Никольский) и Южной Башкирии, насчитываются десятки слоев градационных песчаников и известняков с фузулинидами.

Число их заметно уменьшается к северу. В бассейне р. Вишера, на западном склоне Северного Урала только единицы песчаниковых слоев флишевых серий содержат фузулиниды, а в правобережных притоках р. Печора ассельско-сакмарские флишоидные образования лишены фузулинид. В артинских отложениях р. Щугор при изучении большой серии выходов были встречены только два прослоя с редкими раковинами фузулинид (Чувашов и др., 1991, 1999).

Видовая дифференциация фузулинидовых комплексов в зависимости от географической широты прослеживается для конца позднего карбона, довольно отчетлива в ассельский век и продолжает нарастать в первой половине сакмарского века. В таблице 1 показано распространение нескольких наиболее характерных видов и родов с юга на север вдоль Приуральского моря, из которого следует, что обитатели южных территорий постепенно выходят из состава биоценоза. Причем если для ассельского века эта закономерность прослеживается более всего на количественном уровне, то для сакмарского века происходит замещение южных форм северными представителями, вплоть до полного изменения сообщества, параллельно происходит обеднение таксономического состава. Этот процесс сопровождается резким увеличением количества внутривидовых вариаций, что хорошо показано Л.П. Гроздиловой (Гроздилова, Лебедева, 1961) на примере фузулинид видов *Globifusulina uralica* и *Pseudofusulina tchernyschewi*. Для северных территорий Приуралья и Тимана характерно также появление большой группы тритицитов.

Таблица 1

ТАБЛИЦА. Географическое распространение важнейших видов и родов фузулиид по широтам Приуральского бассейна (южная граница бассейна расположена на 45 с.ш.)

PARAFUSULINA TCHUSOVENSIS PARAFUSULINA SOLIDISSIMA	60°	
		PARAFUSULINA LUTUGINI PSEUDOFUSULINA JURESANENSIS PSEUDOFUSULINA URALENSIS
		65°
		PSEUDOFUSULINA CONCAVUTAS PSEUDOFUSULINA VISSARIONOVAE
		65°
PSEUDOFUSULINA PEDISSEQUA	59°	
		PSEUDOFUSULINA URDALENSIS P. CALLOSA частота встречаемости уменьшается к северу
		65° единичные
PSEUDOFUSULINA CONFUSA	55°	
группа PSEUDOFUSULINA VERNEUILI	58° 20'	PSEUDOFUSULINA TSCHERNYSCHEWI PSEUDOFUSULINA URALICA
		60°
PARASCHWAGERINA частые	55°	обычные
		80° редкие
SPHAEROSCHWAGERINA SPHAERICA и родственные формы		
PSEUDOFUSULINA SULCATA P. BASCHKIRICA P. RAUSERAE P. DECURTA	60°	GLOBIFUSULINA SPHAERICA GL. FIRMA
PSEUDOSCHWAGERINA		
RUGOSOFUSULINA		
GLOBIFUSULINA NUX GLOBIFUSULINA CAUDATA		
DUTKEVICHITES	55°	
LIKHAREVITES	55°	
DUTKEWICHIA	55°	
SPHAEROSCHWAGERINA FUSIFORMIS - SPHAEROSCHWAGERINA VULGARIS		
OCCIDENTOSCHWAGERINA	60° 30'	
ULTRADAXINA BOSBYTAUENSIS		IKELLA ROBUSTA
	51° 30'	

Долгое время считалось, что граница ассельского и сакмарского веков четко обозначается исчезновением сферосвагерин, и все находки этих фораминифер на более высоких уровнях объяснялись переотложением. Для терригенных отложений такое объяснение принималось с доверием. В середине 60 гг. прошлого века нами были встречены прослой известняков с

частыми сферошвагеринами в карбонатных породах тастубского горизонта на р. Косье, позднее М.В. Коновалова (1991) обнаружила сферошвагерин в карбонатном разрезе Южно-Шапкинской разведочной площади Печорского бассейна. Мною (Чувашов и др., 1991) сферошвагеринны были найдены в низах сакмарского яруса разреза «Усолка», швагеринноидные формы обнаружены в верхнеартинских известняках Уфимского плато (Чувашов и др., 1990). Приведенные данные позволили по-иному рассматривать присутствие сферошвагерин в тастубских отложениях в стратотипе сакмарского яруса на р. Сакмара и в парастратотипе этого яруса, в разрезе «Усолка».

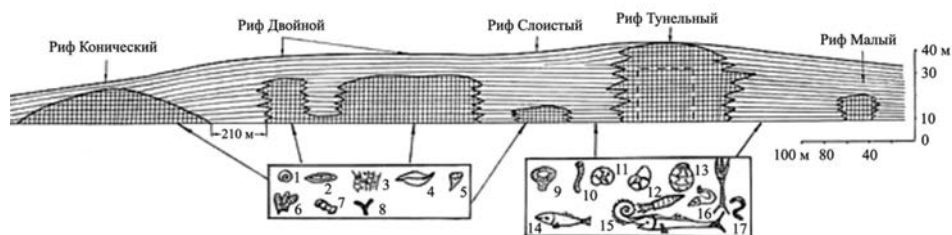
Разнообразная группа простейших с условным названием «мелкие фораминиферы» распространена во всех ФБЗ. Картина их распространения чрезвычайно пестрая, и ее невозможно в полной мере представить в статье. Я остановлюсь на экстремальных для фораминифер обстановках обитания. Ранее (Чувашов, Дюпина, 1983) мы отметили случаи нахождения «микрофораминифер» в соликамских опресненных мергельно-глинистых отложениях. Подобные по размерам фораминиферы были встречены также при изучении прослоев пепловых туфов в ассельских и сакмарских отложениях, что можно связать с резким кратковременным изменением температурных и других показателей среды обитания в период пеплопада.

**Радиолярии** распространены во всех фациальных зонах Приуральского раннепермского моря (ПМ). Площадное распространение этих организмов в границах ПМ было рассмотрено ранее (Amon et al., 1990; Чувашов и др. 1999), здесь мы остановимся только на основных выводах. В противовес широко распространенным представлениям о палеозойских радиоляриях, как о планктонных обитателях пелагиали, в Приуральском море эти организмы заселяли все фациальные зоны.

В восточных фациальных зонах грубого и тонкого флиша радиолярии являлись, по всей вероятности, постоянными обитателями, но сохранялись они только в прослоях или пачках мергелей и известковистых аргиллитов, заключенных среди грубозернистых песчаников, конгломератов и аргиллитов. По нашим представлениям раковинки радиолярий постоянно оседали на морском дне, но сохранялись только в наиболее тиховодных участках, осадки которых были представлены глинистым или карбонатным илом. Поскольку в полосе грубого флиша такие осадки распространены дискретно, то и в разрезах мы видим только отдельные пласты в разной степени насыщенные раковинками этих организмов. В принципе, вполне можно согласиться с выводом Руженцева (1956), что радиолярии были обитателями тиховодных бухт и заливов раннепермского моря, подобно тому, как эти организмы обитают в современных фьордах Норвегии в обстановках прибрежных опресненных вод.

В полосе развития тонкого флиша частота присутствия раковин радиолярий возрастает, поскольку в разрезе чаще содержатся маломощные (до 15–20 см) прослои мергелей и микритов, которые иногда переполнены раковинами радиолярий. Надо сказать, что в этих двух фациальных зонах раковины лучевиков часто замещены кальцитом, что препятствует их извлечению из





**Рис. 8.** Группа выведенных на поверхность рифов нижней перми в долине р. Белая у г. Стерлитамак. Цифры возле обозначенных темными пятнами рифов показывают отметки их вершин над уровнем моря.

породы и обстоятельному изучению таксономического состава. Тем не менее, исследования Назарова (1988) показали, что среди флишоидных толщ Южного Урала радиолярии являются обычными организмами и приобретают значительный биостратиграфический вес.

В центральной части Приуральского моря, в поле развития маломощных глинисто-кремнисто-карбонатных отложений радиолярии наиболее полно представлены в прослоях тонкозернистых и пелитоморфных известняков, мергелей и известковистых аргиллитов. Наиболее показательны в этом смысле сравнительно полно изученные разрезы «Усолка», «Сим», «Сирять» (Чувашов и др., 1990), в каждом из которых скопления этих организмов отмечены на многих уровнях (рис. 7). Фациальными обстановками относительно глубоководного бассейна, с глубинами в ассельский век, достигающими почти 1 км и постепенно убывающими к концу артинского века, характеризуется южное окончание Приуральского моря, преобразующееся в обширное Прикаспийское море, где конденсированные осадки развиты на обширнейших площадях (рис. 1), а радиолярии являются постоянными членами биоценоза, как и частыми обитателями фации флишоидных осадков Восточного Прикаспия (рис. 8).

В рифовых массивах радиолярии обычно отсутствуют, но в некоторых сопутствующих фациальных зонах были довольно обычными представителями биоценозов. Заслуживают особого внимания два местонахождения этих организмов. В рифовом массиве Карачаганак (Прикаспий) скопления радиолярий отмечены в осадках лагуны внутри кольцевой атолоподобной рифовой постройки (Афанасьева, 1987). Другой интересный случай – наличие прослоев микрита с радиоляриями выше рифогенной толщи массива Юрак-Тау, в его стерлитамакской части (Чувашов и др., 1996). В конце роста этого массива его поверхность несколько раз погружалась ниже уровня воздействия регулярных волн, и биогенные и детритовые отложения сменялись на короткое время карбонатными илами с радиоляриями. Толщина таких прослоев, а скорее всего линз, образовавшихся в западинах неровного рельефа, не превышает 15 см. Радиолярии немедленно появлялись в отложениях, перекрывающих рифовые массивы, как только они погружались ниже уровня воздействия регулярных



**Рис. 9.** Фото полированной поверхности рифового известняка массива Тра-Тау. Средняя часть ассельского яруса. Условные обозначения: Sp – известковые губки, Br – мшанки, H – сохранившиеся седиментационные пустоты, Ink – инкрустационные корки.

волн, и биогенные осадки замещались известковыми илами с прослоями тонкодетритовых глинисто-карбонатных илов.

В северном направлении частота встречаемости радиолярий во всех фациальных зонах быстро уменьшается. В большинстве случаев граница распространения этих организмов проходит по северному краю Симской мульды (55° с. ш.). Только для кунгурского века имеется исключение – для этого времени наиболее северная точка с радиоляриями находится в 10 км к северу от г. Красноуфимск (56°40' с. ш.). Объяснение причин этого явления (Чувашов и



**Рис. 10.** Колонии известковых губок из межрифовых отложений дивьинской свиты. Минимальный размер их в приведенной выборке – 3 см. Некоторые колонии в обнажениях достигают в поперечнике 20 см.

др., 1999) наличием температурного порога с понижением температуры воды кажется достаточно логичным. Пространство ПМ между широтами гг. Уфа и Красноуфимск является местом, где происходит смена таксономического состава в ряде групп организмов по той же причине.

**Известковые губки** являются относительно редкими членами биоценозов. Можно отметить несколько случаев, когда эти организмы приобретали важное породообразующее значение. В первом случае крупные колонии известковых губок были встречены в рифовом массиве Тра-Тау (рис. 9, 10) в ассельских отложениях. Они были обнаружены при распиловке больших блоков рифовых известняков, по полученным плитам затем производились подсчеты породообразующего значения разных организмов. На рис. 9 показана поверхность плитки с несколькими крупными колониями губок. По всей вероятности, эти организмы распространены в рифовых известняках гораздо шире, но не распознаются без соответствующей обработки поверхностей обнаженных пород.

Другой пример, относится к межрифовым фациям саргинских рифов, где колонии известковых губок разного размера – от 2–3 до 20 см в диаметре являются массовыми организмами в аргиллитах и мергелях, замещающих рифы (рис. 10, 10а). Таксономический состав этих организмов не изучен. В этом биотопе губки составляли вместе с кораллами-ругозами характерные луга с высокой плотностью поселений.

**Кремневые губки**, а точнее их спиккулы, являются распространенными организмами и встречаются в шлифах тонкодетритовых известняков (микритов и вакстоунов) повсеместно в относительно глубоководных и, может быть точнее, тиховодных карбонатных отложениях (рис. 7). Особенно характерной губковой фацией является довольно мощная (до 140 м) камайская свита кремнистых известняков – западный фациальный аналог дивьинской свиты, где спиккулы гу-

бок являются породообразующим элементом. Редко в этих обстановках встречаются остатки губковых тел, сохранившиеся от распада. Обычная ассоциация сопутствующих организмов представлена мелкими фораминиферами, брахиоподами, мшанками, криноидеями. В нижнепермских отложениях кремневые губки в виде массового скопления изолированных спикул, встречаются в осадках полуизолированных тиховодных мелководных участках морского бассейна. Эти примеры показывают, что использование губок в качестве индикаторов океанических глубин вряд ли имеет под собой какую-либо основу.

**Кораллы-ругозы** являются постоянными членами биотических сообществ изученных фациальных зон. Ругозы разделяются на две большие морфологические, экологически различные группы – **одинокых и колониальных кораллов**. Одиночные ругозы существовали в течение всей раннепермской эпохи и присутствовали во всех фациальных зонах Приуральского моря, но только в немногих случаях представлены многочисленными особями. Эти организмы обнаруживают большую морфологическую изменчивость в зависимости от условий обитания. Наиболее четко прослеживается связь морфологии кораллитов с характером грунта и скоростью накопления осадка, что было отмечено нами ранее (Чувашов, Дюпина, 1973).

Кораллы, приуроченные к песчаным и гравийным грунтам, обычно имеют низкую коническую форму, быстро расширяющуюся к апикальной части кораллита. Именно такую форму имеют многочисленные одиночные ругозы, обитавшие в артинский век на алевритовых и песчаных грунтах в бассейне р. Сылва, где выявлен такой состав коралловой биоты: *Lopholasma ilitchensis* Soshk., *Plerophyllum artiensis* Soshk., *P. exseptatum* Soshk., *P. ornatum* Soshk., *Bradiphyllum* sp., *Tachylasma rhizoides* Soshk., *T. irregulare* Soshk., *T. cylindroconica* Soshk., *T. breve* Soshk., *T. lophophylloide* Soshk., *T. latum* Soshk., *Cyathocarinia multituberculata* Soshk., *Amplexocarinia irregulare* Soshk., *A. irginae* Soshk., *A. aff. heimo* Heritsch, *Lytvolasma asymetricum* Soshk., *Amplexus* sp.

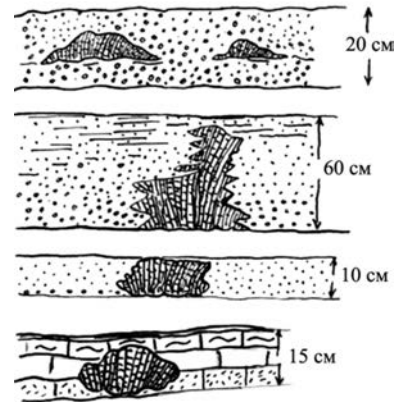
Обитатели рыхлого илистого субстрата с высокой скоростью накопления осадка имеют высокую субцилиндрическую форму с частыми пережимами. Лучше всего этот тип кораллов представлен в межрифовых осадках дивьинской свиты саргинского горизонта артинского яруса в губково-коралловых поселениях. В этой фациальной зоне (рис. 10) определены: *Plerophyllum tenuiseptatum* Soshk., *P. cf. exseptatum* Soshk., *Tachylasma* sp., *Cyathocarinia multituberculata* Soshk., *Amplexocarinia* sp.

Колониальные ругозы имеют более ограниченное временное распространение и делятся на две морфологические группы – ветвистые с четко обособленными стенками кораллитов и астреевидные, стенки которых у соседних кораллитов срастаются. Время появления первых из них – вторая половина ассельского века, астреевидных – позднеастубское время сакмарского века. Колониальные кораллы выходят из состава раннепермской биоты Приуральского моря к началу иргинского времени.

В распространении колониальных ругоз в пространстве также наблюдаются некоторые особенности. Эти организмы часто встречаются по всей ФБЗ



**Рис. 11а.** Нижнеартинские отложения – аргиллиты и алевролиты с прослоями песчаника и известняка (светлые прослои). В прослоях известняка и песчаника есть относительно мелкие колонии кораллов (см. рис. 11б). Дорожная выемка на шоссе Михайловский завод – Арти на бровке левого берега р. Уфа после моста.



**Рис. 11б.** Зарисовки колоний кораллов в прижизненном положении. Выходы пород в борту выемки на трассе Михайловск – Арти.

грубообломочных осадков, будучи представленными как фрагментами колоний так и цельными колониями, но редко встречаются в положении роста. Коралловые луга, образованные этими организмами наблюдались только на двух участках. Позднетастубские заросли колониальных кораллов имеются в небольших обнажениях по правому берегу пруда выше пос. Бисерть. В песчаных слоях толщиной до 30 см здесь наблюдаются овальные колонии диаметром до 20 см и высотой в 10–15 см, у некоторых из них отчетливо наблюдается эпитека. Здесь определены: *Tschussovskenia capitosa* Dobr., *Cystophora monoseptata* Dobr., *C. biseptata* Dobr., *Protolonsdaleiastrea* cf. *gorskyi* Dobr., *Lonsdaleiastrea longiseptata* Dobr., *L. gerthi* Dobr., *L. cf. complexa* Dobr.

Второе местонахождение колониальных ругоз наблюдается в дорожных выемках и обнажениях на дороге «г. Михайловский – пос. Арти» за мостом через р. Уфа и по ее левому берегу между мостом и утесом «Камень Масленик» (рис. 11а, б). В этих обнажениях выступают флишоидные песчано-глинистые отложения с пачками конгломератов нижней части артинского яруса и стерлитамакского горизонта сакмарского яруса. В нижнеартинских отложениях, где чередуются песчаники и аргиллиты, имеются горизонты коралловых лугов – глинистых и песчаных известняков и известковистых песчаников, в которых на расстояниях до 0.5 м в положении роста, изредка лежащие на боку или опрокинутые, находятся грибовидные колонии кораллов. Таксономический состав кораллов здесь близок местонахождению на р. Бисерть: *Cystophora biseptata* Dobr., *C. longiseptata* Dobr., *C. monoseptata* Dobr., *C. cf. pennata* Dobr. Вмещающие их слои обладают всеми признаками флиша, т. е. каждый слой рассматривается как одноактный продукт турбидного потока (Мизенс, 1997). Положение колоний кораллов в границах слоя, без сомнения, показывает (рис. 11б), что накопление осадка происходило одновременно с ростом корал-

лов и не может быть мгновенным процессом единого турбидного потока. Эти случаи не единичны и заслуживают внимания, так как это касается принципиального вопроса условий седиментогенеза флишеидных толщ в данном случае и не только в рассматриваемом бассейне.

Колониальные кораллы отсутствуют в полосе накопления тонкого флиша, в депрессионной зоне накопления глинисто-кремнистых осадков, в переходных отложениях к рифам и, как это ни странно – в рифовых известняках. В литературе по палеозойским органогенным постройкам широко бытует термин «**коралловые рифы**», заимствованный из описаний современных рифов. В позднепалеозойских органогенных постройках, как и в раннепермских биогенных телах, колониальные кораллы встречаются исключительно редко и не имеют пороодообразующего значения, но являются обязательными членами биоценоза зарифовых фаций, а также очень широко распространены в ассельско-сакмарских отложениях Волго-Камского моря. На рис. 12 показана часть тастубского – стерлитамакского разреза зарифовых фаций на р. Косьва возле устья р. Мальцевка. В этих отложениях размеры колоний достигают 3 м в поперечнике при высоте почти до одного метра (рис. 12, 13). Нередко на поверхности кораллов нарастают корочки табулят – сирингопор. Вмещающими породами являются биокластические (мшанково-криноидные или криноидно-мшанковые с примесью раковинного детрита и водорослей) грейнстоуны и рудстоуны. Все это свидетельствует о крайней мелководности бассейна при постоянном воздействии регулярных волн. При этом многие колонии кораллов, в том числе и наиболее крупные из них могут быть опрокинуты вверх эпитекой, что с первого взгляда трудно объяснимо, учитывая размеры колоний и относительно мелкообломочный, песчаный по размерности грунт.

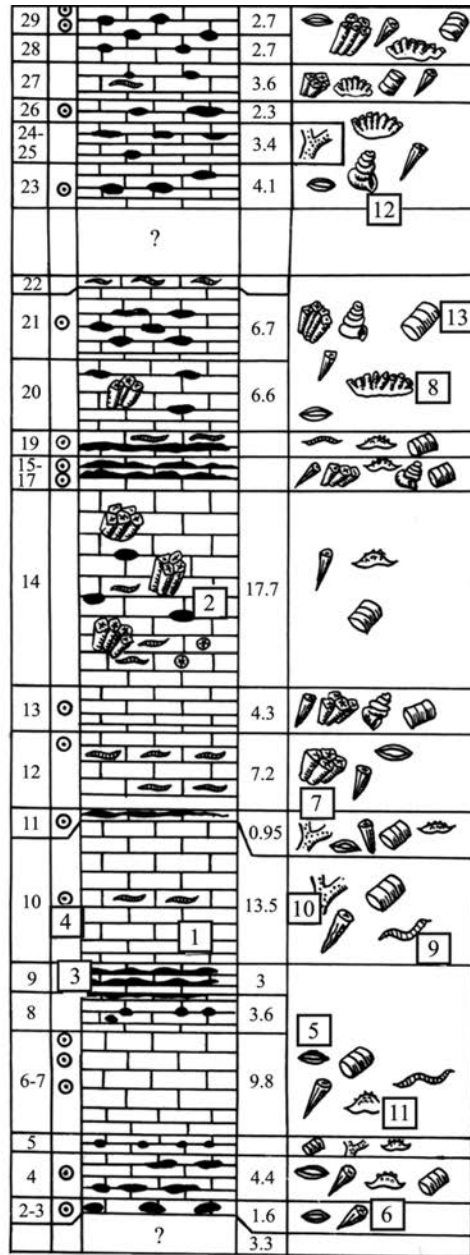
В данном случае надо иметь ввиду два обстоятельства. Прежде всего, при жизни коралловая колония весила значительно меньше, поскольку мягкое тело заполняющее прижизненное пространство было значительно легче кальцита, заполнившего пустоты погибших кораллов. Второе объяснение – колонии кораллов переворачивались под влиянием относительно редких штормовых волн, воздействие которых на окружающий карбонатный песок или гравий затем нивелировалось обычными волнами.

В этой ФБЗ имеется еще одна разновидность биоценоза, состоящего почти из тех же членов, но живущих в несколько других обстановках. Среди серых и светло-серых известняков, составляющих основной фон последовательности пород, имеются линзы темно-серых битуминозных с массовыми желваками кремней, тонкослоистых известняков, напоминающих доманикиты. Биоценоз этих осадков: мелкие фораминиферы, фузулиниды, раковины которых часто окремнены, кремневые губки, судя по обилию их спикул и редких фрагментов сохранившихся колоний. Ругозы представлены двумя группами – одиночными и колониальными формами. Колониальные ругозы здесь имеют сравнительно мелкие размеры – от немногих см до 25 см в диаметре, при высоте до 10–12 см. Многие колонии в разной степени подверглись окремнению. Многочисленны здесь и мшанки, причем в большинстве случаев колонии

мшанок имеют крупные размеры – до 5–6 см, в то время как в детритовых известняках мшанковые колонии обычно раздроблены до размеров доминирующего детрита. Массовые фрагменты криноидей (стеблей) здесь также имеют большие размеры до 10 см длиной при диаметре 1–2 см. Литологические особенности осадков, как и характер захоронения организмов, свидетельствуют о тиховодных обстановках, застойном режиме с недостатком кислорода, и глубинах ниже действия регулярных волн, т. е. более 20–25 м.

И наконец, еще об одной закономерности в развитии колониальных кораллов в течение времени их существования в раннепермском Приуральском море. Позднеассельские кораллы имеют небольшие размеры – 20–30 см в поперечнике, редко больше – до 40–50 см. Среди тастубских нередко встречаются гиганты до 1–3.5 м в поперечнике и почти до 1 м высотой. Размер колоний уменьшается до 20–30 см в стерлитамакское время сакмарского века, а в начале бурцевского времени артинского века колонии кораллов имеют низкую дисковидную форму при размерах в поперечнике до 20 см и высотой не более 5 см.

Колониальные кораллы имели в ассельское – раннеартинское время



**Рис. 12.** Фрагмент колонки пограничных тастубско-стерлитамакских известняков и их биоценозы. Левый берег р. Косьва против устья р. Мальцевка. Слева от колонки – номера слоев, справа – толщины в метрах. Цифрами обозначены особенности литологии и организмы: 1 – толстослоистые известняки; 2 – желваки кремня; 3 – линзы и прослой кремня; 4 – места отбора образцов; 5 – фузулиниды; 6 – одиночные ругозы; 7 – колониальные ругозы; 8 – табуляты; 9 – палеоаплизини; 10 – мшанки; 11 – брахиоподы; 12 – гастроподы; 13 – обломки стеблей криноидей (Чувашов, Дюпина, 1973).



**Рис. 13.** Крупный фрагмент колониального коралла. Правый берег р. Косьва ниже устья р. Мальцевка. Тастубский горизонт сакмарского яруса. Длина молотка 40 см.

два разновеликих ареала распространения, восточный из которых приурочен к полосе грубообломочных флишоидных образований, которая сохранилась на ограниченных участках бывшего распространения. Второй, огромный по площади ареал начинается на западе за рифовым поясом на границе Предуральяского прогиба и продолжается до Волги. На севере западный ареал прослеживается в Баренцевом море (о. Колгуев, Шпицберген), на некоторых островах Канадского Арктического архипелага, на Аляске, и далее на юг до Калифорнии вдоль Тихоокеанского побережья США (Steavens, 1967; Чувашов, 1977).

Заслуживает упоминания еще одна морфологическая группа ругоз – представителей рода *Cladochonus*, имеющего мелкие по размерам кораллиты (диаметр не более 1 см при высоте до 5 см). Морфологической особенностью этих кораллов является редуцированность септ. Эти кораллы приурочены к заключительным стадиям развития карбонатной платформы и отложениям предфлишевой формации. Кладохонусы долгое время считались индикаторами артинского возраста, но в последующем выявилась их приуроченность к глинистым и мергельным фациям. Установленный к настоящему времени стратиграфический диапазон распространения кладохонусов – верхний карбон – артинский ярус перми.

**Табуляты** довольно широко представлены в составе раннепермской биоты, хотя и не отличаются большим таксономическим разнообразием. Эти организмы не образуют обособленных поселений и обычно встречаются в сообществе с колониальными ругозами. Наиболее часто среди них присутствуют представители родов *Syringopora*, *Multitechopora*, связанные с мелководными фациями. Относительно редкие колонии сириногопор существовали в полосе



развития грубообломочных фаций первой ФБЗ, где представлены грибовидными колониями, достигающими в поперечнике до 15–20 см, с высотой до 10–15 см. Изредка встречаются колонии на начальной стадии развития, состоящие всего из нескольких трубочек. Все относительно глубоководные фации лишены сиригопор. В рифовых фациях сиригопоры очень редки. Основным полем их развития надо считать зарифовые фации слоистых карбонатов, где они встречаются почти столь же часто, как и колониальные кораллы. Нередко эти табуляты нарастают на более крупные колонии ругоз.

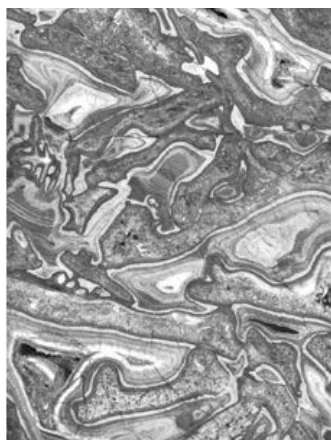
Сиригопоры были наиболее многочисленны на последних стадиях развития колониальных кораллов, в бурцевское время. В этих отложениях сиригопоры копируют по форме уплощенные колонии ругоз. Из других табулят интересно отметить единичные находки представителей рода *Neofavosites*, которые были найдены в ассельских мергелях на р. Чусовая, против устья р. Койва.

**Палеоаплизинны** являются загадочной по происхождению группой организмов. История их изучения была изложена ранее (Чувашов, 1973). Долгое время они встречались только в карбонатах российской нижней перми, но, позднее были обнаружены на островах Баренцева моря, в Канаде и США (до широты Калифорнии) (Чувашов, 1977). Несмотря на проблематичное происхождение и сложности установления таксономического положения, эти организмы представляют интерес как активные порообразователи и неперенные участники создания рифовых массивов, биогермов и биостромов на обширной территории северной гемисферы планеты. Их ареал распространения является важным показателем биогеографических связей седиментационных бассейнов, поскольку морфологические особенности палеоаплизин позволяют производить легкую и безошибочную идентификацию даже в полевых условиях. Анализ их находок устанавливает свободные пути миграции организмов между Европой и Северной Америкой через Баренцево море и Атлантику.

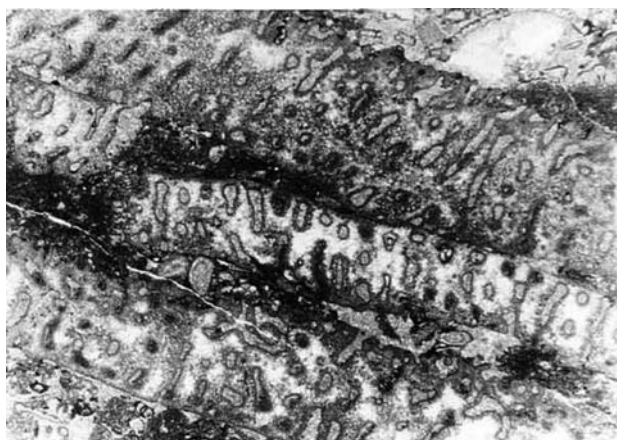
На Урале и в Предуралье, подобно колониальным кораллам, намечаются два разобщенных ареала распространения палеоаплизин (рис. 3). Один из них связан с прибрежными фациями Приуральского моря, где палеоаплизинны активно участвовали в создании прибрежных органогенных построек в ассельский и сакмарский века.

Другой более обширный западный ареал начинается с рифового пояса (рис. 2, 8, 14–16). Палеоаплизинны – многочисленные представители биоты в зарифовой зоне (рис. 17), где они создавали органогенные постройки типа биостромов мощностью до первых десятков метров, начиная с позднего карбона. Пик развития палеоаплизин приходится на сакмарский век, в раннеартинское время это уже редкие обитатели Приуральского моря. В верхнеартинских отложениях Урала, Приуралья и Тимана эти организмы не известны. Распространение палеоаплизин в границах ВЕБ фактически дублирует ареал распространения колониальных кораллов (Чувашов, 1973, 1977).

На севере Урала (р. Кожим) первые палеоаплизинны найдены в нижней части верхнего карбона, на Среднем Урале эти организмы становятся обычными в гжельском ярусе позднего карбона. На западном склоне Южного Урала

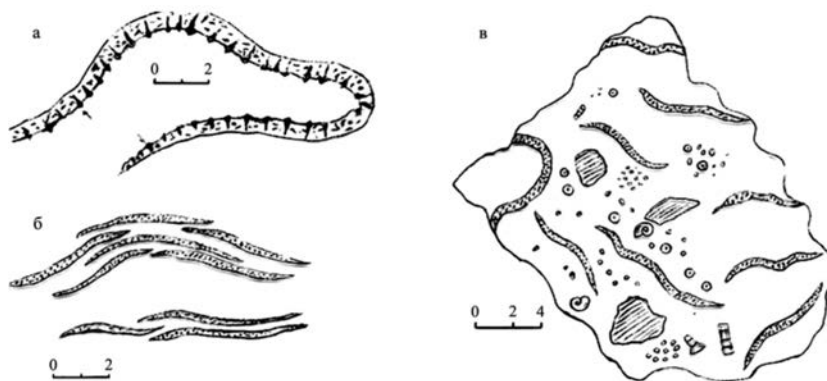


**Рис. 14.** Полированная поверхность палеоаплизинового известняка. Ширина пластины 7.5 см. Карьер массива Шах-Тау. Тастубский горизонт сакмарского яруса.

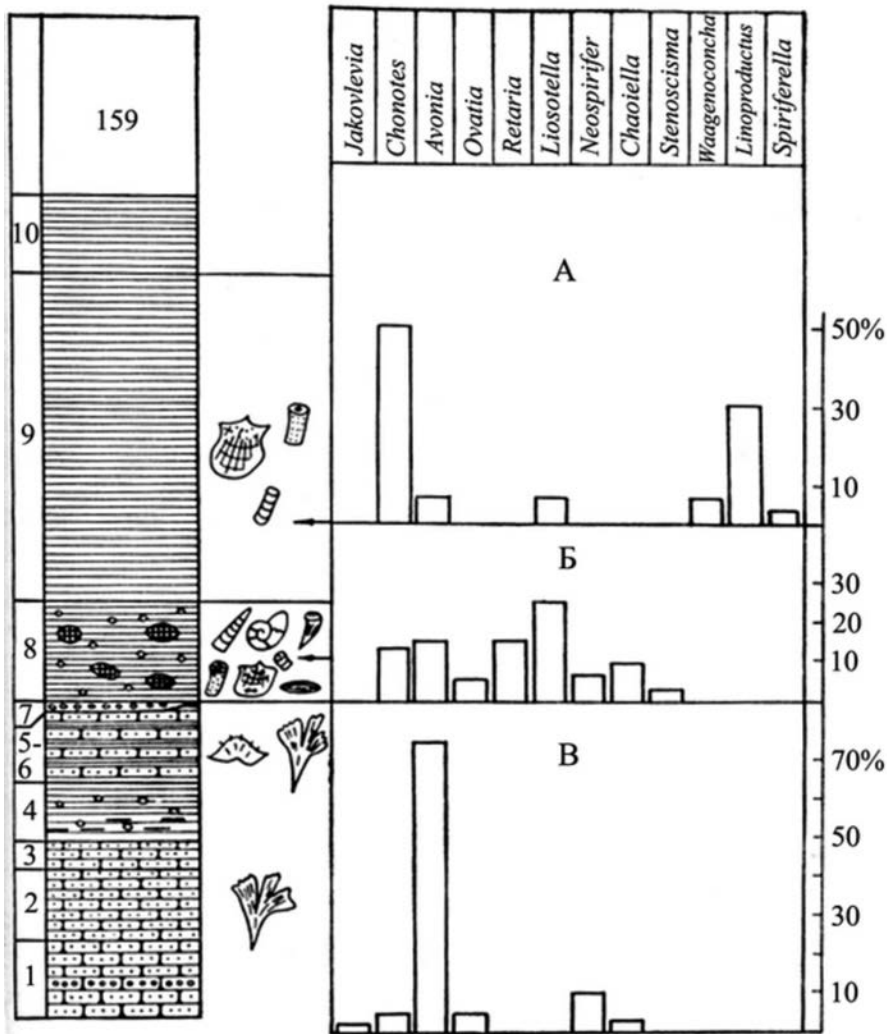


**Рис. 15.** Шлиф из глыбы палеоаплизинового известняка полимиктовой брекчии у с. Киргишаны (в 100 км западнее г. Екатеринбург). Фотография шлифа, увеличение 8.

первые палеоаплизинины встречаются в средней части ассельского яруса. Из этого обзора получается стройная миграционная картина распространения рода от более древних ареалов обитания вплоть до Прикаспия. На территории Волго-Камского моря палеоаплизинины известны в верхнекаменноугольных известняках Донбасса (Vachard, Maslo, 1995), в карбонатах московского яруса Московской синеклизы (Vachard, Kabanov, 2006). Устные сведения американ-



**Рис. 16.** Зарисовки полированных поверхностей палеоаплизиновых известняков: а – изогнутая крупная пластина палеоаплизинины, что свидетельствует о гибкости скелета в прижизненном состоянии; ассельский рифовый массив на р. Чусовая – «Камень Плакун»; б – участок позднекаменноугольного биострома с тонкими пластинами палеоаплизин; р. Чусовая против массива «Плакун», гжельский ярус. Сравнение двух форм показывает тенденцию в морфологии скелета; в – расположение пластин палеоаплизин на полированной поверхности образца рифа «Плакун». Пространство между пластинами заполняет детритовый известняк с гастроподами и члениками криноидей. Крупные параллельно штрихованные включения – обломки зеленоватого мергеля.



**Рис. 17.** Распространение брахиопод и сопутствующих организмов в циклотемах артинского яруса на р. Сылта. Циклотема отражает переход от песчаниковой отмели (слои 1–3) к промежуточному глинисто-песчаниковому мелководью (слои 4–7). Глинистая мелководная фацис с конкрециями и включениями галек, примыкающая к песчаному мелководью (слой 8) – наиболее благоприятная стадия для развития разнообразной биоты. С дальнейшим углублением ассоциация организмов сменяется (слои 9–10) (Чувашов, Дюпина, 1973). А, Б, В – танатоценозы и сообщества брахиопод в разных фациальных обстановках. Условные обозначения см. рис. 3.

ских коллег о наличии палеоаплизин в пенсильванских отложениях штата Невада свидетельствуют о геологической одновременности появления предков (?) этих организмов в Европе и Северной Америке.

**Брахиоподы** были многочисленными и разнообразными представителями раннепермской биоты. Они распространены во всех ФБЗ рассматриваемого бассейна. К сожалению, эта группа организмов на Урале изучена очень

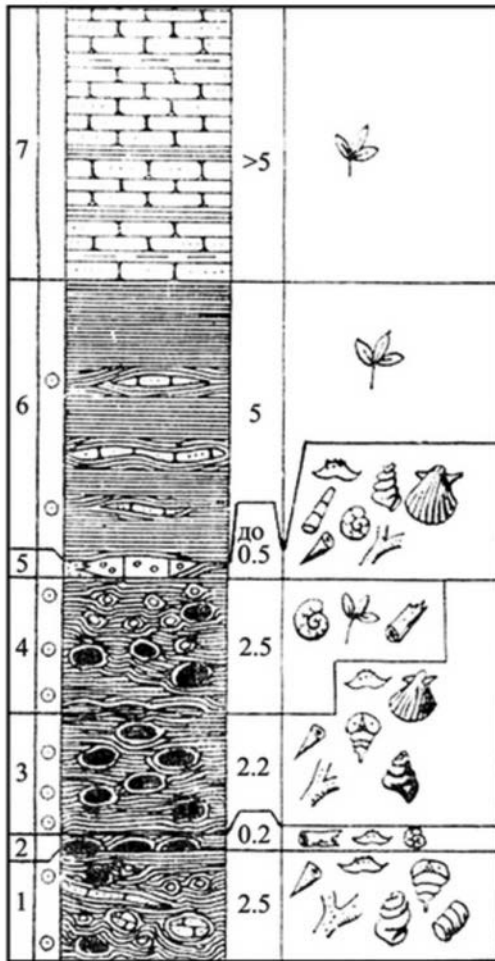
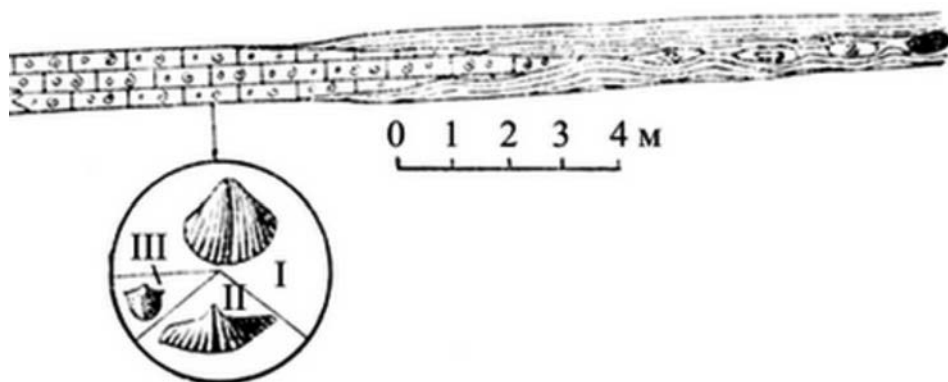


Рис. 18. Благоприятные обстановки существования разнообразной биоты (слои 1–5) и резкое обеднение по причине нарастающего опреснения выше по разрезу. Артинский ярус р. Сылва, выше с. Шамары (Чувашов, Дюпина, 1973). Условные обозначения см. рис. 3.

и карбонатно-глинистых осадках. Раковины брахиопод (рис. 18, 19) являются редкостью в нижней части разреза, но постепенно их находки учащаются, а вблизи переходной карбонатно-глинистой толщи имеются и банковые поселения брахиопод. Отметим, кстати, что именно здесь наблюдаются частые, иногда грандиозные по размерам конседиментационные оползни – олистостромы. Состав оползших пород показывает, что мы имеем дело с пограничной частью морского дна – бурной, опресненной (пески, галечники) и тиховодной – карбонатно-глинистой и глинистой. Брахиоподы предпочитали последний субстрат и часто их поселения захватывались оползнями. Видимо, эти обстановки были

слабо и неравномерно, несмотря на массовость их в большинстве ФБЗ, за исключением глубоководной зоны. С изучения брахиопод и начиналась биостратиграфия нижней перми, но постепенно фузулиниды, а затем аммоноидеи и конодонты вытеснили брахиопод из практики биостратиграфии. При изучении большой серии разнофациальных разрезов нашей группой производились регулярные сборы раковин, которые изучались Степановым и Куликовым. Обобщение этого материала позволило нам прийти (Чувашов, Дюпина, 1973) к выводам, которые с дополнениями мы приведем ниже.

Аномально богаты брахиоподами артинские терригенные отложения р. Сылва. На протяжении многих десятков километров береговых обнажений на этой реке от пос. Сылва на востоке до с. Посад – Кишерт в отложениях артинского и кунгурского ярусов встречаются раковины этих организмов. В терригенных породах артинского яруса наблюдается ритмичность осадконакопления. Ритм начинают конгломератовые или гравийно-песчаниковые пачки, которые залегают с размывом на относительно глубоководных глинистых



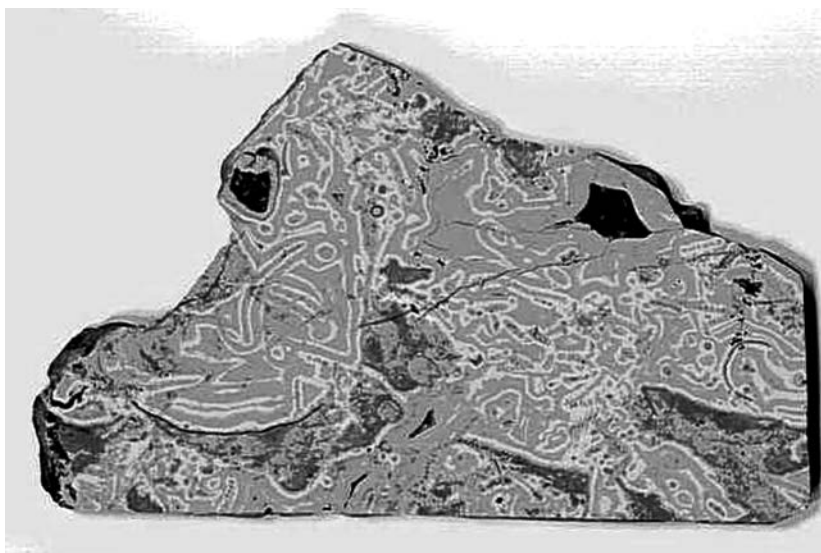
**Рис. 19.** Родовой состав и процентное содержание сообщества брахиопод в линзе детритового известняка на фоне глинистого дна (слой 5, рис. 18): *Avonia* – 3.6%; *Linoproductus* – 27%; *Ovatia* – 0.9%; *Cancrinella* – 0.9%; *Chaoiella* – 0.9%; *Liosotella* – 0.95%; *Neospirifer* – 29.4%; *Spiriferella* – 60.7% (по: Чувашов, Дюпина, 1973).

благоприятной питательной средой для большой группы организмов. Серия колонок (рис. 18, 19), где показана взаимная связь литологии и биоценозов, не противоречит сделанному выводу.

Можно наметить три экологических сообщества брахиопод: 1) наиболее редкое составляют массовые раковины хонетид, которые приурочены к поверхностям наложения тонкозернистых песчаников и алевролитов; второе сообщество составляют раковины продуктид, которые располагаются на поверхностях наложения песчаников, образующих «раковинную мостовую». Некоторые раковины находятся в положении роста. Этот тип захоронения наиболее распространен. Третий тип поселений связан с глинистыми породами – аргиллитами, мергелями, глинистыми известняками. Основной фон здесь составляют спирифереллы, пунктоспириферы, неоспириферы.

Почти постоянными спутниками брахиоподовых биоценозов являются гастроподы – носители плоскозавитых и спиральнозавитых раковин. Часто среди брахиопод наблюдаются двустворки, одиночные ругозы, фузулиниды, криноидеи, мшанки. Приведем несколько конкретных примеров.

На рис. 19 показано положение в разрезе и ассоциация брахиопод в ракушечниковой линзе. Родовой состав их следующий: *Avonia* (3.6%), *Linoproductus* (27%), *Ovatia* (0.9%), *Cancrinella* (0.9%), *Cancrinella* (0.9%), *Neospirifer* (29.4%), *Spiriferella* (60.7%). Подсчеты проводились по выборке из 112 экземпляров. Это сообщество брахиопод, обитателей плотного алевролито-глинистого субстрата, было названо (Чувашов, Дюпина, 1973) спириферовым. На подобном же грунте обнаружено следующее по составу поселение плеченогих: *Costeferina uralica* (14 экз.), *Horridonia timanica* (14 экз.), *Stenosisma mutabilis* (1 экз.), *Neospirifer poststriatus neocameratus* (1 экз.), *Spiriferella saranae* (1 экз.), *Punctospirifer ornatus* (1 экз.). В глубоководных депрессионных отложениях брахиоподы очень мелкие и представлены 1–2 родами, среди них встречаются



**Рис. 20.** Мшанковый известняк ассельского яруса в рифовом массиве «Камень Плакун». Левый берег р. Чусовая. Фото полированной пластины; длина основания пластины – 16 см. Угловатые черные пятна – конседиментационные пустоты, иногда заполненные черным затвердевшим битумом.

и беззамковые формы, отсутствующие в других ФБЗ. Замковые брахиоподы представлены родами *Liosotella*, *Avonia*, *Retaria*.

Очень разнообразны брахиоподы рифовых построек ассельского яруса. Здесь насчитывается более 30 родов с 70–80 видами. Из них не менее 50% относится к продуктидам. Раковины брахиопод рода *Neochoristites* достигают размера почти 20 см в среднеассельских карбонатах рифа Тра-Тау (рис. 20), в тех же фациях и того же возрасте на рифе «Плакун» (р. Чусовая) их размер уменьшается до 12 см. Еще более мелкие раковины вида известны из слоистых известняков Жигулей на р. Волга. Большое значение, как рифообразователи, имеют брахиоподы в саргинских рифах.

Довольно подробная информация о брахиоподах зарифовых фаций на рр. Косьва, Яйва, Язьва, Вишера приводится в работе В.В. Девингталь и Л.Н. Шнее (1974). Ассельский комплекс этих организмов состоит из 102 видов, из которых 25 являются верхнекаменноугольно-ассельскими, 52 – ассельско-сакмарскими, а остальные относятся к категории «проходящих видов».

Сакмарский комплекс составляют 70 видов, большинство из которых ассельско-сакмарские или сакмарско-артинские. От смежных подразделений брахиоподы сакмарского яруса отличаются многочисленностью видов именно в сакмарском интервале. Артинский комплекс содержит 110 видов, большинство из которых являются проходящими или сакмарско-артинскими. 25 видов установлены в артинско-кунгурских отложениях. Отмечено, что наиболее значительные изменения видового состава брахиопод происходили в начале ассельского века, в начале шиханского времени и в середине сакмарского века.

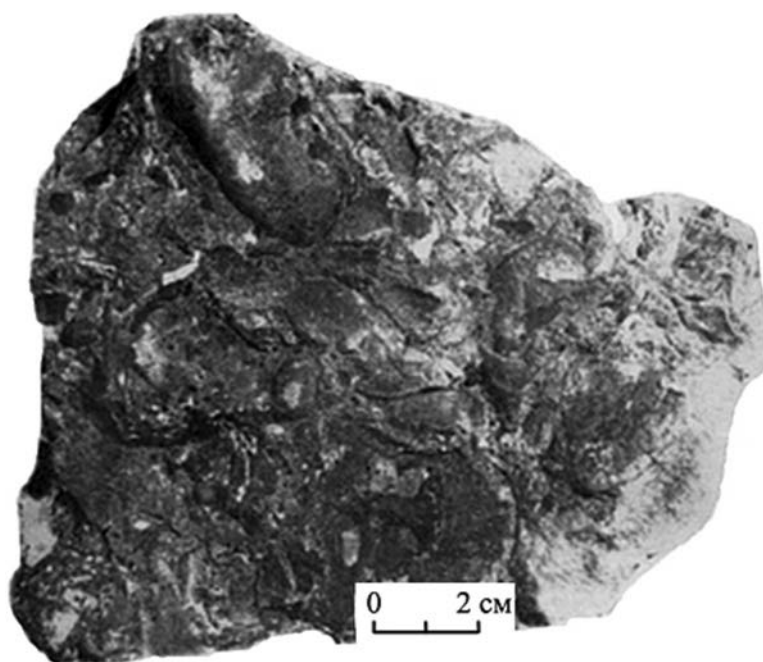
Всю территорию ПМ в кунгурский век можно разделить на две неравные части, большая из которых южная охватывает Южный, Средний и часть северного Урала. Здесь существовал комплекс брахиопод, унаследованный от артинского века. Он начинает меняться на широте р. Шугор, а окончательная замена южно-среднеуральского сообщества на арктический тип происходит на р. Кожим (Куликов, 1973, 1974). Это событие, указывающее на смену климатических условий, подчеркивается и литологическим составом осадков: на широте устья р. Вуктыл, правого притока р. Печора, фиксируются последние эвапориты, и далее к северу весь кунгурский ярус слагается терригенной толщей с редкими прослоями известняков (микритов и грейнстоунов).

**Мшанки** являлись обитателями всех ФБЗ с подразделением на два типа поселений: первый тип приурочен к слоистым известнякам и рифовым постройкам. Здесь существуют обширные поселения мшанок с сетчатым пластинчатыми или кубковидными телами (рис. 17). Мшанки с субцилиндрическим строением явно тяготеют к песчано-глинистым и глинистым отложениям. Наиболее полные сведения о мшанках ОП приведены в статье Тризна (1950) на примере одного из рифов Дуванской группы. В депрессионных отложениях осевой части Приуральского моря мшанки отсутствуют.

**Головоногие** моллюски являются характерными представителями раннепермской биоты Приуральского моря и распространены вдоль всей его акватории от Прикаспия до Новоземельских островов. Сведения по палеоэкологии этих организмов имеются в целой серии публикаций, из которых следует упомянуть работы Руженцева (1956), Максимовой, Осиповой (1950), Богословской (1961), а также наши публикации – Чувашов, Дюпина (1973), Чувашов, Богословская (1962), Чувашов (1975).

Е.В. Воинова и др. (1933) считали, что аммоноидеи были обитателями бурных, опресненных вод, в зоне развития подвижных грубых осадков, при постоянной смене глубин. Не исключалось, что они могли существовать даже в дельтах. Руженцев (1956) в специальной главе этой монографии остановился на проблемах палеоэкологии и биогеографии аммоноидей на примере многочисленных и очень богатых по таксономическому разнообразию местонахождений Казахстана. Был отмечен факт убывания разнообразия и числа местонахождений аммоноидей с юга на север. Объяснение этому явлению автор видел в широком распространении на юге мелководных прибрежных отложений и большой их редкостью на севере.

Руженцев отметил также, что наиболее часто раковины аммоноидей встречаются в песчаниках линзовидными скоплениями, где совместно находятся цельные и раздробленные раковины. Такие скопления цефалопод образовались в прибрежных водах в результате сильных движений воды, вымывавших и концентрирующих прежде раздельно захороненные раковины. В прибрежных заливах и бухтах с глинистыми (аргиллиты, мергели) и карбонатными (известняках и доломитах) осадками раковины головоногих (аммоноидей, прямых и свернутых наутилоидей) встречаются в виде линз, длиной до 20 м при мощности в 1–5 м. Аммоноидеи, раковины которых представлены всеми возрастными стадиями, здесь явно доминируют в численном отношении



**Рис. 21.** Скопление обломков раковин амmonoидей в песчаниках. Р. Усьва, «Камень Нависший», верхнеартинский подъярус. Обычная форма захоронения разбитых раковин амmonoидей в грубозернистых песчаниках и гравелитах прибойной зоны.

над наутилоидеями. Такие бухты рассматривались Руженцевым как основные станции обитания головоногих моллюсков.

Богословская (1962) выделила на западном склоне Среднего Урала три типа местонахождений амmonoидей. К первому типу она отнесла линзовидную форму скоплений раковин этих организмов в разных по гранулометрии породах от аргиллитов до песчаников и гравелитов. Было справедливо отмечено, что наиболее богатыми, по численности и таксономическому составу захороненных амmonoидей местонахождениями, являются ракушняковые линзы в грубообломочных породах – песчаниках и гравелитах. Максимальные размеры таких линз, указанные Богословской для Среднего и Северного Урала: длина 1.5–2 м при толщине 0.3–0.5 м, являются значительно большими на Южном Урале, особенно на территории Казахстана. Линзовидные скопления в мергелях и аргиллитах, как правило, известковистых, обычно значительно меньше по числу раковин и таксономическому разнообразию.

Богословская отметила также для среднеуральских местонахождений, что раньше было сделано Руженцевым (1956) для Северного Казахстана, наличие в линзах с амmonoидеями в песчаниках и гравелитах многочисленных обломков стволов деревьев, нередко обугленных, семян растений, листьев, а также разнообразных организмов: фораминифер, в том числе фузулинид, брахиопод, мшанок, криноидей (рис. 21). Довольно обычными в таких ориктоценозах являются свернутые наутилоидеи.



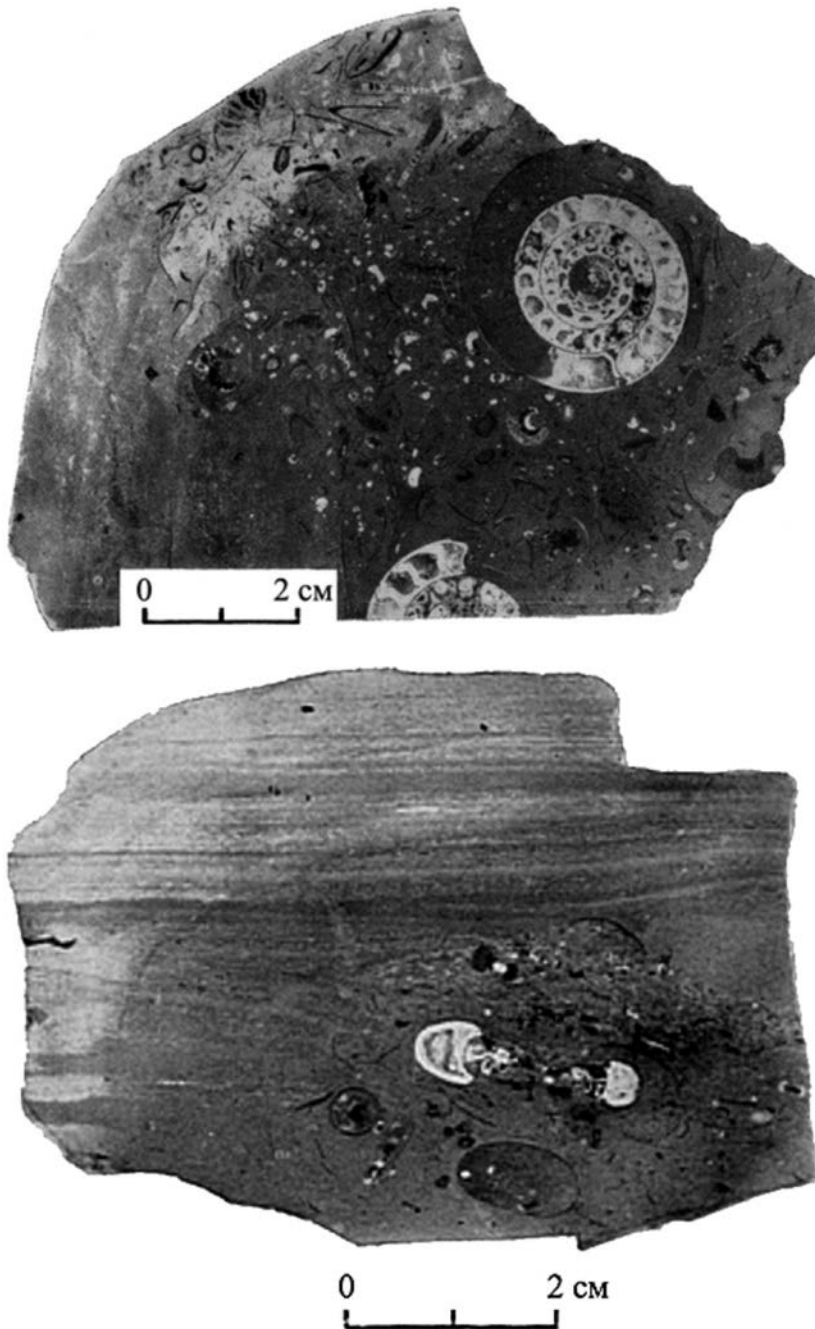
Второй тип местонахождений – скопления или редкие раковины аммоноидей в конкрециях (рис. 22а, б), которые приурочены к слоям аргиллитов и алевролитистых аргиллитов. Этот тип местонахождений наиболее хорошо представлен в артинских отложениях р. Сылва, в Среднем Предуралье. Размер конкреций очень различен от немногих сантиметров до 1 м при толщине до 0.5 м. Сохранность раковин аммоноидей и сопутствующих, обычно более редких, прямых и свернутых наутилоидей различна от идеальной, с сохранением даже первичной розоватой окраски, до сплошного крупного раковинного детрита аммоноидей, из которого с трудом удастся извлечь несколько экземпляров, пригодных для таксономического определения.

Примечательно, что в этих двух типах местонахождений встречаются раковины аммоноидей на разных возрастных стадиях от эмбриональных до взрослых, в конкрециях часто находятся цельные экземпляры с сохранившимися в полном объеме жилыми камерами, что необычно для захоронений в грубообломочных осадках. К третьему типу отнесены одиночные раковины, захороненные в самых разнообразных породах – от аргиллитов до конгломератов. Эти, по своей сути, совершенно правильные тафономические наблюдения, я прокомментирую ниже, с акцентом на условиях накопления осадков, содержащих раковины цефалопод. Далее рассматривается распространение по фациям трех групп головоногих моллюсков: аммоноидей, свернутых наутилоидей и прямых наутилоидей.

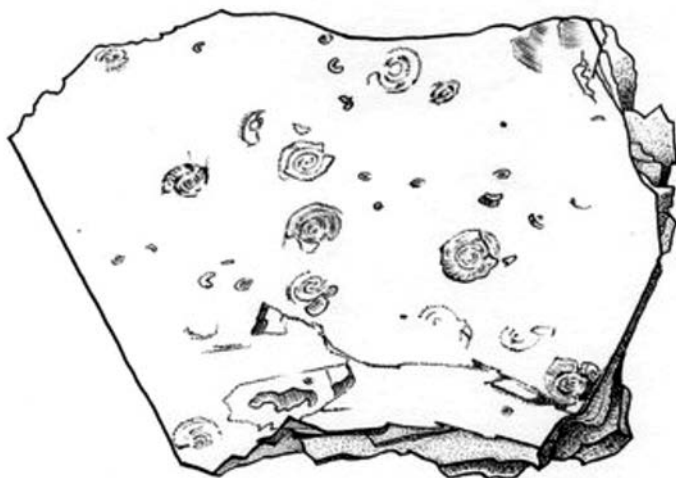
Прежде всего остановимся на общих закономерностях распространения этих организмов по ФБЗ (рис. 3). Основные местонахождения цефалопод расположены в поясе развития грубообломочных осадков, внутри этого пояса чаще всего цефалоподы образуют скопления в слоях песчаников, реже гравелитистых песчаников и гравелитов. Наиболее обычны их скопления в базальной части песчаниковых слоев с градационной слоистостью. Степень концентрации раковин может быть различной – от ракушняков до единичных экземпляров. Размер раковин также различен: от взрослых особей (до 10–12 см в диаметре) до эмбрионов в несколько миллиметров с едва намечающимся первым оборотом. Постоянными спутниками аммоноидей в таких скоплениях являются фузулиниды, кораллы, мшанки, брахиоподы, криноидеи, а также остатки наземных растений – стволы (до 10 см в диаметре) деревьев, обугленные куски древесины, листья и семена. Все отмеченные признаки тафоценоза позволяют считать, что мы имеем дело с переотложенными, но в пределах биотопа, раковинами и остатками организмов. Совместно с аммоноидеями здесь встречаются свернутые и мелкие прямые наутилоидеи.

При переходе в зону тонкого флиша ситуация меняется: раковины аммоноидей становятся чрезвычайно редкими и приурочены обычно к основаниям слоев песчаника с градационной слоистостью. Обычны единичные раковины, разобщенные многими метрами разреза без таковых. Прямые наутилоидеи здесь встречаются чаще, чем аммоноидеи.

В депрессионной зоне маломощных осадков аммоноидеи распространены очень неравномерно в слоях известковистого аргиллита, мергеля, пелито-



**Рис. 22.** *а* – захоронение раковин аммоноидей в конкрециях на илистом дне; полированный вертикальный срез конкреции из артинского яруса (р. Барда приток р. Сытва); в породе сохраняются сопутствующие организмы: одиночные ругозы, криноидеи, эмбриональные раковины аммоноидей; *б* – горизонтальный срез той же конкреции видны идеально сохранившиеся раковины аммоноидей с жилыми камерами и с массовой россыпью члеников криноидей; за пределами конкреций раковины сплюснуты «в листок».



**Рис. 23.** Скопление эмбриональных раковин аммоноидей на поверхности тонкослоистого глинистого известняка ассельского возраста. Р. Усолка в районе курорта «Красноусольский». Зарисовка с образца Н.П. Решетковой. Максимальная длина пластины 9 см.

морфного, редко детритового известняка. Здесь довольно часто встречаются скопления молодежи аммоноидей на разных стадиях их развития – от начальных, в которых едва намечается переход от начальной камеры к последующим (рис. 23), до раковин с двумя-тремя начальными оборотами. Такие скопления – результат массовой гибели аммонитов вследствие быстрой смены условий, вероятнее всего, наступления аноксии.

Это предположение подкрепляется литологией вмещающих осадков – темными и черными глинистыми породами с массой пиритизированного растительного детрита и многочисленными кристалликами этого минерала. Нередко раковины аммоноидей частично или полностью замещены пиритом. На всю мало-мощную, но длительную по времени формирования пачку пород предфлишевой формации встречаются один-два слоя с частыми раковинами аммоноидей, еще на одном-двух уровнях имеются находки единичных раковин взрослых особей. Чаще образования этой толщи полностью лишены аммоноидей.

Породы предрифовой фации – обычно доломиты, карбонатные брекчии и пелитоморфные известняки с прослоями мергелей и известковистых аргиллитов – изучены плохо и сведения относительно распространения здесь аммоноидей слишком фрагментарны.

В рифовых известняках аммоноидеи встречаются очень редко, и они явно являются случайными членами ориктоценоза в слоях детритовых известняков разной размерности (пакстоун – рудстоун). Более уверенно можно говорить о существовании и захоронении аммонитов на редких участках временного накопления глинистых и мергелистых осадков, которые формировались в виде линз на склонах рифа. Здесь можно найти как одиночные раковины, так и скопления аммоноидей разного возраста (размера). Сказанное касается линейных построек



**Рис. 24.** Раковины наутилид в ассельских отложениях рифового массива Тра-Тау. Масштаб – половина пишущей ручки – 6 см (в левой части рисунка).

ассельско-сакмарского возраста. Межрифовые мергели и аргиллиты артинского возраста содержат довольно многочисленные раковины аммонитов на разных стадиях возрастного развития. Наличие массовых эмбрионов аммоноидей (рис. 23) на всем стратиграфическом интервале нижней перми свидетельствует о частых проявлениях аноксии в центральной части Предуральяского прогиба.

О соотношении аммоноидей и наутилоидей в акватории ПМ можно сделать следующие выводы. Наутилоидеи были также довольно широко распространены в этой части ВЕБ. Прямые и свернутые аммоноидеи в восточной ФБМ встречаются значительно реже аммоноидей. В глубоководной части ПМ наиболее частыми являются мелкие прямые наутилиды. В рифовых фациях свернутые наутилиды местами очень многочисленны, что установлено нами на ассельском рифе Тра-Тау (рис. 24) и, особенно, сакмарском – Юрак-Тау (рис. 25). На первом из них, кроме того, обнаружены обломки прямых наутилид длиной до 25 см при диаметре до 5 см. В околорифовой фации иргинского биогерма на р. Сылва («Камень Лобач») найдены многочисленные наутилоидеи (10 экз. на площади слоя в четверть квадратного метра). Многочисленны наутилоидеи в кроющих рифы темно-серых и черных аргиллитах и мергелях (рис. 26) массива Шах-Тау и темно-цветные пострифовые карбонаты Тастубского рифа Дуванской группы.

Наши наблюдения позволяют сделать следующие выводы.

Аммоноидеи были распространены во всех фациальных типах разрезов от грубообломочных восточных фаций до рифовой зоны включительно. При



**Рис. 25.** Скопление отпечатков и раковин наутилид в тастубском рифовом известняке массива Юрак-Тау (см. рис. 9). Длина молотка 35 см.

этом только две фациальные зоны на поперечном профиле выделяются относительно обилием раковин цефалопод: восточная зона развития грубообломочных фаций и западная зона рифовых и предрифовых отложений. В восточной ФБЗ преобладают аммоноидеи, а в западной – наутилоидеи.

Ранее (Чувашов, 1992) мы уже отметили еще одну общую закономерность в распространении цефалопод: закономерное убывание таксономического разнообразия, частоты местонахождений и обилия раковин в местах находок с юга на север. Наиболее богатые ассоциации аммонитов известны в Северо-Западном Казахстане и примыкающих районах Оренбургской области и Башкирии. Руженцев (1956) объяснял это явление отсутствием на севере прибрежных грубообломочных отложений, но это объяснение не подтвердилось. Такие развиты повсеместно, но частота встречаемости и разнообразие аммоноидей закономерно уменьшаются к северу. Основная причина такого расположения, на наш взгляд – понижение температуры морской воды и питательного материала.

Наличие скоплений молодежи и эмбрионов среди относительно глубоководных глинистых осадков, при общей редкости здесь взрослых особей, можно объяснить тем обстоятельством, что яйца аммоноидей прикреплялись к водорослям, которые в довольно больших количествах встречаются в этой фациальной зоне. Высота водорослевых зарослей достигает 20–30 см при ширине ветвей до 1 см. Такие участки морского дна, редко посещаемые хищниками, были своего рода «родильными домами» цефалопод. При наступлении кисло-



**Рис. 26.** Раковины наutilus в черном битуминозном верхнеартинском мергеле карьера Шах-Гау (рис. 9). Мергель с прослоями радиоляритов заполняет неровности сакмарско-нижнеартинского рифового массива. Зарисовка с образца Н.П. Решетковой.

родного голодания происходила массовая гибель молодежи (рис. 23). На территориях Западной Арктики наиболее полно изучены аммоноидеи Канадского Арктического архипелага (Nassichuk, Davies, 1977 и др.) из артинской части разреза. Большинство из них представлены «русскими родами и видами», что дополняет ранее изложенную картину связей Восточной Европы и Америки.

**Насекомые.** В нижнепермских отложениях известно одно, уникальное по количеству и разнообразию таксонов местонахождение, на р. Сылве, в устье р. Чекарда. Стратиграфия вмещающих отложений, относящихся к кошелевской свите верхнего кунгура, описана ранее (Чувашов, 1979; Чувашов и др., 1999). Среди песчано-глинистых пород названной свиты выделяется пачка тонкослоистых мергелей и пелитоморфных известняков с прослоями песчаников, которая была названа чекардинской пачкой, в которой присутствуют многочисленные прекрасно сохранившиеся растения и чрезвычайно обильные насекомые (Пономарева, Новокшенов, Наугольных, 1998).

По сведениям В.Г. Новокшонова, из этого местонахождения к настоящему времени описаны представители 24 отрядов, 65 семейств, 120 родов, 163 видов насекомых. С.В. Наугольных отметил, что среди чекардинской флоры несколько более половины встреченных там родов являются эндемиками, около четверти принадлежит космополитным родам и по 12–15% составляют комплексы родов Еврамерийской провинции и Ангариды. По его представлениям, тафоценоз растений Чекарды представлен несколькими ассоциациями, характеризующими биоценозы разных по высоте и удаленности от берега бассейна биотопов. При наших исследованиях среди миоспор чекардинской пачки встречены характерные микрофораминиферы, по своим размерам в 10 и более раз меньше фораминифер того же таксона, обитавших в нормально-морских обстановках (Чувашов, Дюпина, 1992).

Все приведенные данные, как и литология пород чекардинской пачки, дают основание для следующих реконструкций. Рассматриваемые отложения накапливались в обстановках обширного мелководного, опресненного водоема, глубина которого временами превышала 25 м, т. е. осадки образовались глубже зоны проникновения регулярных волн. Только в таких условиях могли сохраниться многочисленные насекомые и растения. При этом скорость накопления осадка была достаточно высокой, чтобы быстро покрыть опустившиеся на дно тела насекомых и остатки растений. Пресноводная лагуна была слабо заселена рыбами и другими хищниками, не отмечена там и деятельность червей-илоедов. На наш взгляд, опреснение хорошо объясняет все особенности тафоценоза, как и мелкие размеры фораминифер. Надо также иметь в виду, что идеальные условия для сохранения органических остатков существовали только кратковременные моменты, большая часть Чекардинской пачки (Чувашов и др. 1990) не сохранила столь уникальной биоты.

**Криноидеи** в виде фрагментов представлены фактически во всех ФБЗ Приуральского моря, но фашии осевой части ПП содержат эти организмы, даже в виде разрозненных члеников, чрезвычайно редко. Следовательно, глубоководные осадки Приуральского моря были практически лишены криноидей. Мы остановимся здесь только на характеристике некоторых уникальных местонахождений. К их числу надо отнести дивьинскую свиту артинского яруса, обнаженную в серии карьеров и железнодорожных выемок в районе г. Красноуфимска (рис. 10). Здесь в межрифовых отложениях, представленных зеленовато-серыми мергелями и аргиллитами, давно известны находки безруких морских лилий (Яковлев, 1964). Позднее (Чувашов, Дюпина, 1973) нам удалось обнаружить безрукие морские лилии в разрезе предфлишевой формации ассельского яруса в приустьевой части р. Койва (западный склон Среднего Урала). Вмещающими породами, в том и другом случае, являлись аргиллиты и мергели с глубинами накопления осадков в десятки или первые сотни метров. Позднее местонахождение на р. Койва посетил Ю.А. Арендт (ПИН РАН) и описал отсюда новые таксоны этих криноидей.

Другое местонахождение также находится на западном склоне, на Приполярном Урале, на р. Щугор (правый приток р. Печора) у острова Кырта-

Ди, где криноидеи обнаружены на нескольких уровнях. В нижней части кыр-тадинской свиты, подробное описание которой дано ранее (Чувашов и др., 1999), выступает вертикально стоящий слой песчаника с хорошо обнаженной поверхностью около 100 кв. м, на которой имеется до двух десятков конических “кучек” из члеников и полуразрушенных чашечек криноидей, которые распались на месте их жизни при гибели организма, а также цельные чашечки криноидей *Tundrocrinus polaris* Yakovlev (определение В.С. Милициной) (рис. 26). В средней части кунгурской толщи был найден выщелоченный образец полной чашечки криноидеи того же вида, с хорошо сохранившимся в отпечатке строением. Это наиболее южные находки представителей этого вида и рода. Местонахождения этих криноидей известны далее к северу вплоть до побережья Северного Ледовитого океана (Яковлев, Иванов, 1956).

**Остатки рыб** встречаются сравнительно редко и большей частью в виде разрозненных чешуек, реже косточек. Такого типа остатки в виде редких находок встречены во всех фациальных зонах раннепермских отложений. Чаще фрагменты рыб наблюдаются в наиболее глубоководных отложениях Предуральяского прогиба (рис. 7а), а также в межрифовых глинисто-мергельных осадках дивьинской свиты артинского яруса.

Крупные фрагменты и цельные скелеты встречены в двух фациальных зонах. В одной из скважин, вскрывающей чадскую свиту доманикоподобных зарифовых отложений иргинского горизонта артинского яруса был обнаружен крупный (более 12 см диаметра керна) фрагмент отпечатка рыбы, таксономическое положение которого не установлено.

В основании кунгурской мысовской свиты на р. Усьве у пос. Мыс, представленной чередованием аргиллитов, известняков и песчаников, в одной из карбонатных конкреций в аргиллитовом слое был найден целый скелет рыбы, определенный М.Г. Минихом как *Platysomus sofronitzky* Minikh (nomen nudum). Отложения мысовской свиты накапливались в мелководных прибрежно-морских обстановках с несколько пониженной соленостью.

Более обоснованными можно считать выводы относительно условий обитания и захоронения представителей семейства *Heliocoprionidae* (Чувашов, 2001). Зубные спирали этих селахиевых рыб обнаружены преимущественно в межрифых и зарифовых фациях в районе г. Красноуфимска. Здесь, опираясь на первичные сведения А.П. Карпинского (1899) о находках в этом районе 25 зубных спиралей и последующих данных о числе их хранящихся в разных музеях страны, можно считать, что общее число зубных аппаратов этого местонахождения близко или несколько превосходит 50. Второе место по численности находок этих организмов занимает роудский (среднепермский) бассейн Фосфория на севере США, где найдено 27 спиралей (Bendix-Almgreen, 1966).

Возвращаясь к приуральским местонахождениям можно сделать вывод, что эти нектонные организмы населяли всю акваторию Приуральяского моря с численным преобладанием в районах прибрежного мелководья у восточного побережья моря и рифовых холмов близ границы с Волго-Камским морем. Эта особенность распространения геликоприонов дает основание для пред-



положения, что зубной аппарат этих акул был столь странным образом преобразован вследствие их перехода на питание организмами, зарывающимися в ил. Здесь прослеживается некоторая параллель с модификацией и назначением клыков моржей, которые используют их для выкапывания из мягкого грунта моллюсков. В нашем случае можно предположить, что геликоприоны выкапывали, главным образом, червей, обилие которых бросается в глаза при изучении артинских глинистых пород во всех фациальных зонах, а особенно в породах дивьянской свиты.

**Конодонтофориды.** Экология проблематичных нектонных организмов – носителей конодонтов может быть восстановлена только косвенным путем по принципу анализа отложений «есть – нет» остатки этих организмов в границах той или иной ФБЗ с учетом частоты их встречаемости в разных типах осадков и некоторых морфологических особенностей конодонтов. Анализ распространения конодонтов в пермских морских отложениях земного шара показывает, что занятые конодонтофоридами территории осадочных бассейнов прошлого уступают по площади фузулинидам и аммоноидеям, а тем более мшанкам и брахиоподам. Эта общая закономерность выдерживается и в Приуральском море и может быть дополнена некоторыми сведениями.

Представленные выводы базируются на результатах анализа многочисленных проб, отобранных в течение почти тридцати лет из всех фациальных зон нижней перми от Прикаспия до Приполярного Урала, а также учтены итоги поисков конодонтов нашими коллегами в других пермских осадочных бассейнах.

Родовое разнообразие конодонтов Приуральского моря невелико: в позднем карбона преобладали представители родов *Idiognathodus*, *Streptognathodus*, *Adethognathus*, *Hindeodus*, *Gondolella*. В ассельский век исчезли идиогнатиды, гондолеллы, появляются *Mesogondolella*, переживают краткий расцвет стрептогнатиды. В сакмарском веке возникают новые группы конодонтов – *Sweetognathus*, в артинский век к ним добавились *Neosterptognathodus*, которые вместе с мезогондолеллами составляют главенствующее ядро артинских конодонтов.

До недавнего времени считалось, что в кунгурских отложениях конодонты чрезвычайно редки. Однако, в последние пять лет эти представления были пересмотрены и в настоящее время эти организмы могут считаться обычными членами всей раннепермской биоты Приуральского моря (Чувашов, Черных, 2002; Черных, 2003). Пока не найдены эти организмы в соликамской свите, венчающей по нашим представлениям кунгурский ярус.

Обратимся к анализу распространения конодонтов по разным фациальным зонам. Результаты наших обобщений целесообразно проводить по ярусам с некоторым отступлением от точных ярусных границ. Особенности распространения осадков разных фаций позволяют сделать заключение о близости фациальных границ ассельского и тастубского времени сакмарского ярусов, что позволяет объединить эти интервалы, как единый этаж, в наших рассуждениях. Стерлитамакский фациальный план в значительной степени сохраняется в артинский век, что также допускает объединение этих двух интервалов.



**Рис. 27.** Чашечка морской лилии из нижней части кунгурского яруса. Правый берег р. Щугор у острова Кырта-Ди, кыртадинская свита (Чувашов и др., 1999). Зарисовка с образца Н.П. Решетковой.

сом мелководных организмов: фузулинид, кораллов (обычно фрагменты), мшанок, брахиопод, водорослей), также наличием более древних представителей этой группы.

Причем, как отмечено выше, далеко не все градационные слои следует рассматривать как турбидиты. В первой фациальной зоне наиболее часто градационная слоистость объясняется изменением активности водной среды и, следовательно, ритмичным изменением крупности зерна. Слои мергелей и известковистых аргиллитов, также как и конкреции в них можно рассматривать в этом плане как первичные захоронения, что подтверждает сопровождающий их тафоценоз организмов (рис. 27), состоящий из радиолярий, кремневых губок, мелких фораминифер, рыб, аммоноидей. Обычно редкие здесь раковины взрослых особей головоногих часто встречаются совместно с массовыми раковинами аммонитовой молодежи (рис. 22).

В соседней, к западу широкой зоне маломощных существенно глинистых и кремнистых осадков конодонты концентрируются в мергелях и редких слоях карбонатных турбидитов, где конодонты сопровождаются цельными раковинами фузулинид и детритом мшанок, криноидей, слоевищ водорослей. Здесь концентрация конодонтов происходит в результате сбора материала с большой площади. Повышенные содержания конодонтов в мергельных слоях определя-

В двух восточных ФБЗ – грубого и тонкого флиша ассельского и раннесакмарского времени конодонты довольно многочисленны и присутствуют в детритовых или тонкозернистых известняках, в некоторых случаях очень продуктивны для поисков конодонтов известняковые и мергельные конкреции. Все местонахождения конодонтов можно разделить на две группы: первичные и переотложенные. К первому типу относятся такие захоронения, в которых конодонтофориды при гибели попадали на дно и захоронялись на месте, без признаков переноса и сгуживания. При втором типе происходили в разной степени эти процессы. Все местонахождения конодонтов в слоях песчаников и известняков с градационной слоистостью относятся к типу переотложенных захоронений, что подтверждается

сопутствующим богатым комплек-

ются замедленной скоростью осадконакопления, в результате чего резко увеличивается содержание остатков конодонтофорид на определенный объем осадка. В предрифовых фациях конодонты местами также обильны и здесь основной тип осадков – детритовые известняки, которые могут быть и турбидитами.

Распределение конодонтов в рифовых массивах пока определены только в общих чертах. Наиболее обычны остатки конодонтофорид в детритовых известняках, а также в неправильных по форме карманах и линзах мергелей и глинистых известняков, которые наиболее часто встречаются на восточной фланге органогенных построек, т. е. на стороне, обращенной в сторону Предуральяского прогиба.

В зарифовых фациях – слоистых детритовых известняках совместно с мелкими фораминиферами, фузулинидами, кораллами, брахиоподами и мшанками конодонты обычно отсутствуют. Граница здесь определяется, как нам представляется, повышенными, по сравнению с зоной прогиба, температурами воды.

Здесь изложена общая картина распределения конодонтов и, вероятно, конодонтофорид по широтному профилю ПМ для интервала времени от ассельского века до начала артинского века, до бурцевского времени включительно, когда на западной границе ПМ были распространены линейные рифовые системы. Для иргинского и саргинского времени артинского века и для кунгурского века картина несколько усложняется, поскольку тогда формировались дискретные органогенные постройки, разделенные межрифовыми фациями глинистых известняков или мергелей и аргиллитов. Валидные пробы конодонтов обычно получают из краевых частей рифовых массивов и межрифовых слоистых карбонатов.

Палеонтологи давно пытались разделить конодонтофорид на две группы: 1) обитателей мелководья и 2) значительных глубин, хотя конодонтофориды, как нектонные организмы могли свободно перемещаться в пределах всей акватории, но такая дифференциация вполне может определяться специализацией питания. Имеются факты и противоречащие четкому разделению конодонтофорид по глубинам обитания.

Есть один рубеж в развитии конодонтофорид, который определяется глобальными внешними событиями. Имеется ввиду замещение во времени платформенных конодонтов стержневыми. Первые представители стержневых конодонтов рода *Stepanovites* найдены в верхнекунгурских отложениях р. Ай, у с. Алегазово (Мовшович и др., 1979). Позднее, в 80–90 гг. прошлого века, при составлении разрезов кунгурского яруса, были опробованы на конодонты саранинская, неволинская и елkinsкая пачки этого яруса. В первой из них были обнаружены многочисленные платформенные конодонты, в неволинской и елkinsкой пачках, залегающих среди эвапоритов, найдены только стержневые конодонты. Из этого небольшого материала можно сделать вывод, что «носители» стержневых конодонтов обитали при повышенной солености.

**Водоросли.** Среди этих организмов наиболее чувствительными индикаторами мелководья, нормальной солености и теплых вод являются зеленые водоросли (Чувашов, 1974; Chuvashov, Riding, 1983; Chuvashov et al., 1993). Эти водоросли приурочены, в основном, к двум БФЗ – прибрежных островов и

рифовых построек западного борта Предуральского прогиба. Наибольшее разнообразие водорослей – индикаторов установлено на рифовых массивах Стерлитамакской группы (Чувашов, 1974). К северу таксономическое разнообразие водорослей постепенно уменьшается. Аналогичный уральскому комплекс водорослей установлен в раннепермских отложениях Канадского арктического архипелага (Mamet et al., 1987; Chuvashov, 2001).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Представленная биономическая характеристика касается уникальной в истории Земли палеогеографической и палеотектонической ситуации. Раннепермский бассейн существовал во время Варисийской фазы орогенеза и роста горной системы Палеоурала. Предуральский прогиб является структурой, соединивший на долгое время –28 млн. лет – тепловодную зону Тетис с умеренными областями Западной Арктики.

2. Соседство растущего горного сооружения Палеоурала и жесткого блока восточной окраины Русской плиты определило возникновение серии фациально-биономических зон от прибрежного мелководья на востоке, до грандиозного рифового пояса, протяженностью более 1000 км, на западном борту Предуральского прогиба.

3. Меридиональное расположение Приуральского моря позволяет наметить общую картину изменения состава и разнообразия биоты в границах Приуральского моря, начиная от границы с бассейнами области Тетис, на юге, до Западной Арктики.

4. Установлена связь биоты ВЕБ и Приуральского моря с территорией современного Баренцева моря, севера Гренландии, Канадского Арктического архипелага и Северной Америки, до широты Калифорнии. Такая ситуация распространения ряда представителей раннепермской биоты фиксируется по многим группам: фораминиферам (Чувашов, 1977), кораллам (Stevens, 1967; Fedorowski, 1967), палеоаплизинам (Чувашов, 1977), аммоноидеям (Nassichuk, Davies, 1980), известковым водорослям (Mamet et al., 1987; Chuvashov, 2001), селахиевым рыбам (Nassichuk, Spinosa, 1970; Чувашов, 2001).

Статья является частью материалов, полученных при выполнении международных программ «Обоснование ярусных стратотипов нижнего отдела пермской системы» и «Перитетис», а также проекта Президиума РАН № 12 – П-5-1029 «Состав, особенности формирования и эволюция раннепермской биоты земного шара. Ее отражение в климатических условиях того времени».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева М.С.* Позднепалеозойские радиолярии месторождения Карачаганак и их фациальная приуроченность // Стратиграфия и палеонтология палеозоя Прикаспийской впадины. М.: ВНИГНИ, 1987. С. 26–46.
- Богословская М.Ф.* Артинские аммоноидеи Среднего Урала. М., Изд-во АН СССР, 1962. 150 с.
- Воинова Е.В., Разумовская Е.Э., Разумовский Н.К., Хабаков А.В.* Стратиграфия артинских отложений Оренбургской степи // Зап. Всеросс. минерал. об-ва. 1933. Ч. 12, вып. 2. С. 112–138.
- Геккер Р.Ф.* Введение в палеоэкологию. М.: Госгеолтехиздат, 1957.

- Гусев А.К., Богатырев В.В., Игонин В.М., Солодухо М.Г. Стратиграфия верхнепалеозойских отложений Актюбинского Приуралья. Казань: Казанский университет, 1968. 140 с.
- Захаров В.А. Тафономия и палеоэкология морских беспозвоночных: Новосибирск, Новосибирский университет. 1984. 79 с.
- Коновалова М.В. Стратиграфия и фузулиниды верхнего карбона и нижней перми Тимано-Печорской нефтегазоносной области. М.: Недра, 1991. 203 с.
- Куликов М.В. Брахиоподы кунгурского яруса Урала // Водоросли, брахиоподы и миоспоры из пермских отложений Западного Урала. Свердловск: Институт геологии и геохимии УНЦ АН СССР, 1974. С. 77–123.
- Куликов М.В. О брахиоподах кунгурского яруса Среднего Урала // Нижнепермские отложения Пермского Предуралья. Пермь: Камский филиал ВНИГНИ, 1978. С. 144–150.
- Максимова С.В., Осипова А.И. Опыт палеоэкологического исследования верхнепалеозойских терригенных толщ Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 127 с.
- Мизенс Г.А. Верхнепалеозойский флиш Западного Урала. Екатеринбург: Институт геологии и геохимии УрО РАН, 1997. 230 с.
- Миклухо-Маклай А.Д. Верхний палеозой Средней Азии. Л., Изд-во Ленинградского университета. 1963. 330 с.
- Назаров Б.Б. Радиоларии палеозоя // Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 2, Л.: Недра, 1988. 232 с.
- Наливкин В.Д. Стратиграфия и тектоника Уфимского плато и Юрюзано-Сылвинской депрессии. Л.: Гостоптехиздат, 1949. 206 с.
- Наливкин В.Д. Фации и геологическая история Уфимского плато и Юрюзано-Сылвинской депрессии. Л.: Гостоптехиздат, 1950. 127 с.
- Осипов С.С. К стратиграфии верхнекаменноугольных отложений Уфимского плато // Проблемы Сов. геологии, № 4, 1933. С. 10–46.
- Пономарева Г.Ю., Новокионов В.Г., Наугольных С.В. Чекарда – местонахождение пермских ископаемых растений и насекомых. Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1998. 49 с.
- Преображенская Э.Н., Устрицкий В.И., Чувашов Б.И. Нижнепермские рифы на о. Колгуев (по результатам глубокого бурения). Доклады РАН. 1993. Т. 329, № 1. С. 71–74.
- Раузер-Черноусова Д.М. Фации верхнекаменноугольных и артинских отложений Стерли-тамакско-Ишимбаевского Приуралья // М.: Изд-во АН СССР, (тр. ГИН, вып.119), 1950. С. 3–109.
- Раузер-Черноусова Д.М. Палеоэкология ассельских и сакмарских фузулинид из биогермного массива Шах-Тау (Башкирия) // Вопр. микропалеонтологии, № 18. М.: Наука. 1975. С. 96–121.
- Руженцев В.Е. Нижнепермские аммониты Урала. II. Аммониты артинского яруса. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 275 с.
- Степанов Д.Л. Верхний палеозой западного склона Урала (Опыт биостратиграфического анализа). Л.: ВНИГРИ, Гостоптехиздат. 1951. 224 с.
- Теодорович Г.И. Карбонатные фации нижней перми – верхнего карбона Урало-Волжской области. М.: Изд-во МОИП, 1949. 304 с.
- Тризна В.Б. К характеристике рифовых и слоистых фаций центральной части Уфимского плато // Микрофауна СССР. Сборник III. Л.-М. 1950. С.47 – 144.
- Устрицкий В.И. О биполярности фаун позднего палеозоя // Палеонтол. журн., № 2, 1974. С. 33–37.
- Хворова И.В. Флишевая и нижнемолассовая формации Южного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 352 с.
- Черных В.В. Зональный метод в биостратиграфии. Зональная шкала нижней перми Урала по конодонтам. Екатеринбург: Ин-т геологии и геохимии УрО РАН, 2005. 218 с.
- Чувашов Б.И. Морфология, экология и систематическое положение рода *Palaeoaplysina* // Палеонтол. журн., № 4, 1973. С. 3–8.
- Чувашов Б.И. Пермские известковые водоросли Урала // Водоросли, брахиоподы и миоспоры из пермских отложений Урала. Свердловск: Институт геологии и геохимии УНЦ АН СССР, 1974. С. 1–76.
- Чувашов Б.И. К палеоэкологии позднекаменноугольных и раннепермских фузулинид (на примере Западного Урала) // Вопр. микропалеонтологии, вып. 18, 1975. С. 139–146.
- Чувашов Б.И. О биогеографических связях раннепермского бассейна Урала и Приуралья // Палеобиогеографическое районирование и биостратиграфия. Новосибирск, Наука, 1977. С. 116–131.

- Чувашов Б.И.* Влияние палеогеографических и биогеографических факторов на точность биостратиграфических построений (на примере верхнего карбона и нижней перми Урала). Изв. АН СССР, сер. геол. 1991, № 7. С. 47–59.
- Чувашов Б.И.* Пермские акулы семейства *Heliocoprionidae* – стратиграфическое и географическое распространение, экология, новый представитель // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Вып. 6. Екатеринбург: Институт геологии и геохимии УрО РАН, 2001. С. 13–27.
- Чувашов Б.И.* Таксономия, биостратиграфия и биогеография пермских мицциеподобных водорослей // Палеонтол. журн., 2001. № 1. С. 99–106.
- Чувашов Б.И.* Рифовые системы Уральского подвижного пояса и эволюция рифообразующих биот // Рифогенные формации и рифы в эволюции биосферы. М.: Палеонтол. ин-т РАН. 2011. С. 71–115.
- Чувашов Б.И., Амон Э.О., М. Каридруа, Ж.-Н. Пруст.* Радиолярии в полифациальных образованиях Предуральского краевого прогиба // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 7, № 1, 1999. С. 41–55.
- Чувашов Б.И., Богословская М.Ф.* Комплексы аммоноидей в нижней перми Среднего Урала // Бюлл. МОИП, отд. геол. Т. 56. Вып. 2. 1981. С. 89–101.
- Чувашов Б.И., Дюпина Г.В.* Позднепалеозойские терригенные отложения западного склона Среднего Урала // М.: Наука, 1973. 208 с.
- Чувашов Б.И., Дюпина Г.В.* «Микрофораминиферы» из верхнепалеозойских отложений Западного Урала // Палеонтол. журн., № 1, 1992. С. 14–18.
- Чувашов Б.И., Мизенс Г.А., Черных В.В.* Верхний палеозой бассейна р. Щугор (правобережье Средней Печоры, западный склон Приполярного Урала) // Мат-лы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Вып. 2. Екатеринбург: Институт геологии и геохимии УрО РАН, 1991. С. 38–80.
- Чувашов Б.И., Черных В.В., Мизенс Г.А., Богословская М.Ф.* Биостратиграфия пограничных артинско-кунгурских отложений Западного Урала и Предуралья // Докл. междунар. симп. «Верхнепермские стратотипы Поволжья». М.: ГЕОС, 1999. С. 336–369.
- Яковлев Н.Н.* Организм и среда. М.-Л., Наука, 1964. 146 с.
- Яковлев Н.Н., Иванов А.П.* Морские лилии и бластоидеи каменноугольных и пермских отложений СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1956. 142 с.
- Amon E.O., Braun A., Chuvashov B.I.* Lower Permian (Artinskian) Radiolaria from the Sim type section, Southern Urals // *Geologica et Paleontologica*, Marburg: V. 24, 1990. S. 115–137.
- Bendix-Almgreen S.E.* New investigation on HELICOPRION from the Phosphoria Formation of South-East Idaho, U.S.A. Copenhagen: Museum et de Geologie de L' University de Copenhagen Communication Paleontologiques. No 156. 54 s., XV plates.
- Chuvashov B.I.* Sedimentation and biological communities of the Kungurian basin of the Ural, similarity to and the difference from Zechstein basin of Central Europe // Proc. intern. symp. Central European Permian. Warsaw. 1981. P. 324–340.
- Chuvashov B.I.* Permian reefs of the Urals // *Facies*, V. 8, 1983. P. 191–212.
- Chuvashov B.I.* General characteristic of the Permian deposits of the Urals and Povolzhye: Lower Permian // Permian System: Guides to geological excursion of the Uralian type localities. Earth sci. res. inst. Univ. South Caroline. Occasional publications ESRI, Columbia, New Series. No 10, 1993. P. 3–23
- Chuvashov B.I.* Paleocological communities of Early Permian: Fore - Urals Basin. intern. symp. "Evolution of Permian marine biota". М.: Paleontol. inst. of RAS. 1995. P. 51–52.
- Chuvashov B.I.* Permian deposits of the Urals and Preduralye // *The Permian of Northern Pangea. 2 – Sedimentary Basins and Economic Resources.* Springer – Verlag. 1995. P. 158–183.
- Chuvashov B.I., Crasquin-Soleau S.* Paleogeography and paleotectonic of the jointing area between the Eastern European Basin and the Tethys Basin during Late Carboniferous (Moscovian) and Early Permian (Asselian and Artinskian) // *Peri-Tethys Memoir 5, new data on Pery-Tethyan sedimentary basins.* Paris. Mem. nath. hist. nat. V. 182. 2000. P. 203–238.
- Chuvashov B.I., Chernykh V.V.* Some regularities in distribution of conodonts within polyfacial Lower Permian deposits of the Urals and Preuralye. International Symposium "Evolution of Permian marine biota." М.: Paleontological Institute of RAS. 1995. P. 52–53.
- Chuvashov B.I., Riding R.* Principal florae of Paleozoic marine calcareous algae // *Paleontology*, 27, 1984. P. 487–500.

- Chuvashov B.I., Shuysky V.P., Ivanova R.M.* Stratigraphical and facies complexes of the Paleozoic calcareous algae of the Urals // Studies of Fossil Benthic Algae. Boll. soc. paleont. ital. Spec. V. 1. Mucchi, Modena, 1993. P. 93–119.
- Mamet B.I., Roux A., Nassichuk W.* Algues Carboniferous et Perminnes De'LRctique Canadien. Geol. Surv. Canada bull., 1987. V. 342. P. 1–141.
- Nassichuk W.W., Davies G.R.* Stratigraphy and sedimentation of the Otto Fiord Formation // Geol. surv. Can. 1977. Bull. 286. 87 p.
- Nassichuk W., Spinosa C.* Permian Elasmobranch from Ellesmere Island, Canadian Arctic // J. paleontol. 1970. V. 44. N 6. P. 1130–1132.
- Fedorowski I.* Lower Permian Tetracoralla and Tabulata from Treskeloden, Vestspitsbergen // Oslo: Norsk Polarinstitut. 1967. No 142. 44 p.
- Siedlecki S.A.* Helicoprion from the Permian Spitsbergen // Norsk Polarinstitut – Arbok. 1968. 1970. P. 36–54.
- Stevens H.C.* Leonardian (Permian) compound corals of Nevada // J. paleontol. 1967. V. 14. P. 423–431.

## **The bionomic characteristics of the Eastern-European basin in Early Permian**

**B.I. Chuvashov**

The history of development of the Eastern-European basin in Early Permian described. For the first time the system proved paleogeographic seas within its boundaries. A facies differentiation Priuralsky sea with the release of a series of facial-submeridional bionomic zones with the characteristics of biota on the example of foraminifera, corals, brachiopods, cephalopods, crinoids, conodontophorids and others. Outlined biogeographical connection Priuralsky Sea Sea region Tethys, the Arctic and North America.

## ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ МНОГОСТАДИЙНОГО ОСАДОЧНОГО ПРОЦЕССА И ЕГО ФАКТОРОВ

**О.В. Япаскерт**

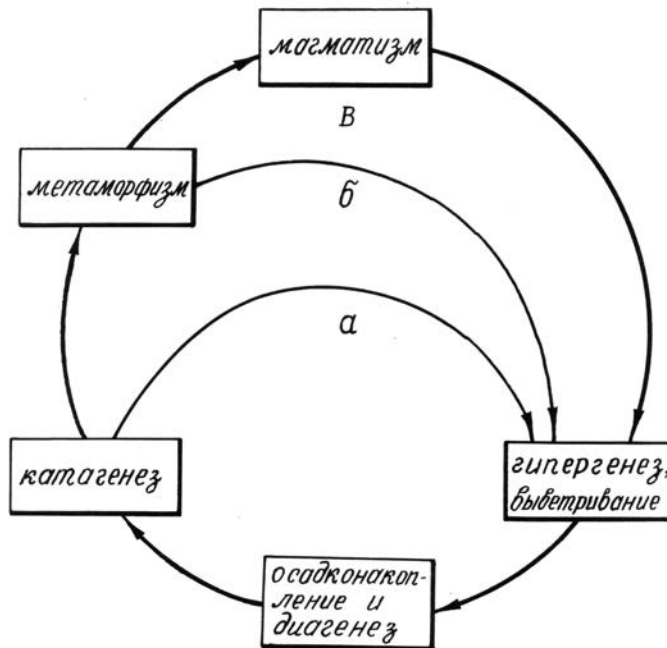
*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова  
ypaskurt@geol.msu.ru*

Фундаментальные проблемы историко-геологической эволюции условий, причин и результатов осадочного породообразования и эволюции биосферы объединяет общность методологии исследования природных объектов: генетичность, историзм и системность. Корни проблем исходят из этапа младенчества науки о Земле; а существенная активизация в их познании относится к недавнему периоду, начиная от середины прошлого века до теперешнего времени, на протяжении которого геологами была получена обильная информация относительно закономерностей формирования осадочной земной оболочки (стратисферы) и необратимости породивших ее процессов – см. в работах (Гаррлес, Маккензи, 1974; Крашенинников, 1982; Ронов, 1983, 1993; Страхов, 1963; Тимофеев, 2006; Фролов, 1995; Холодов, 2006; Эволюция..., 1983, 1984; Яншин и др., 1983; Ярошевский, 1983 и др.). Причинные взаимосвязи между вещественными составами осадков геологического прошлого и эволюцией животного и растительного мира наиболее подробно и обстоятельно анализировались Н.М. Страховым, П.П. Тимофеевым, В.Т. Фроловым, а в относительно недавнем времени – В.Г. Кузнецовым (2006). К этой информации принципиально новые сведения добавил юбиляр, развивающий научное направление – бактериальную палеонтологию (Розанов, 2002; 2004).

Не углубляясь в обзор результатов прежних исследований, заметим, что ими были охвачены аспекты осадочного процесса с очень неодинаковой полнотой. Поясним это ниже, напомнив о сущности осадочного процесса.

Осадочный процесс в его широком понимании (*sensu lato*) объединяет множество процессов *sensu stricto* пяти главных стадий породообразования: 1 – мобилизация вещества процессами выветривания, биогенными и вулканогенными; 2 – транспортировка этого вещества в твердой и жидкой фазах;



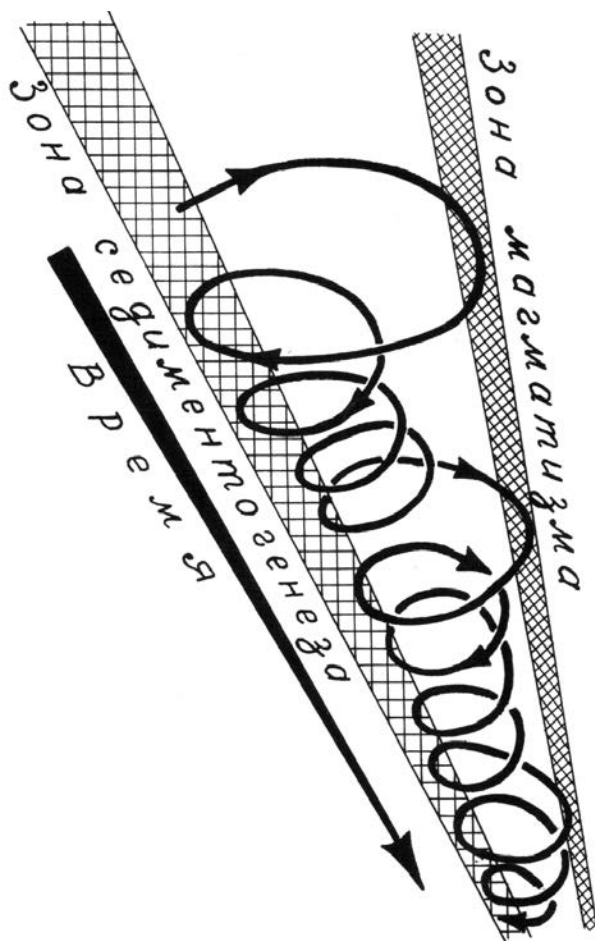


**Рис. 1.** Циклы осадочного и послеосадочных процессов: а – укороченный; б – полный, в – полнейший.

3 – осадконакопление, или седиментация (эту и предшествующую стадии объединят общее понятие «седиментогенез»); 4 – диагенез, или превращение осадка в осадочную горную породу; 5 – катагенез, или вторичные изменения вещественного состава и, отчасти, структуры этой породы (данная стадия совместно с диагенезом объединялись Тимофеевым в понятие «литогенез», что принято не всеми литологами: Страхов относил к литогенезу стадии от второй по четвертую включительно, а Н.Б. Вассоевич и Г.Ф. Крашенинников именовали литогенезом все пять вышеперечисленных стадий; автор придерживается в данном случае концепции Тимофеева).

Вышеописанные стадии, сменяя друг друга последовательно, образуют осадочный цикл в случае, если в период катагенеза тектонические движения выводят породу в зону гипергенеза. Там начинается новый цикл очередной мобилизацией вещества. Причем циклы бывают разной полноты: укороченный (седиментогенез–литогенез–гипергенез), полный, завершаемый метаморфизмом, и полнейший – включая метаморфизм (рис. 1).

В геологической истории формирования стратисферы (от катархея до квартера включительно) многократный рециклинг вещества осуществлялся спиралеобразно (рис. 2). При этом процесс осадочного пороодообразования имел необратимый характер (не отраженный в вышеприведенной схеме рис. 2) благодаря, во-первых, периодическими «инъекциями» эндогенных веществ при вспышках вулканизма и, во-вторых, в результате необратимой эволюции



**Рис. 2.** Эволюция цикличности осадочных процессов в геологическом времени.

биосферы и присущих ей порообразующих животных, растительных и бактериальных сообществ.

Если мы теперь обратимся к работам об эволюции осадочного породообразования в истории нашей планеты, то нетрудно будет заметить, что во всех этих публикациях эволюция осадочного процесса оценивается не в полном объеме этого понятия. В большинстве этих работ содержатся сведения о своеобразии и периодических изменениях условий и процессов мобилизации веществ и седиментогенеза. Отчасти затрагивается диагенетическая стадия (в основном, её ранние подстадии), но «за скобками» остаются процессы позднего диагенеза и катагенеза.

Вполне понятна причина вышесказанного: в отличие от современных ландшафтно-климатических обстановок седиментогенеза, процессы постседиментационного минералообразования и структурно-текстурных изменений сформировавшейся горной породы нигде не доступны непосредствен-

ному наблюдению вследствие их глубинности и длительности, многократно превышающей срок человеческой жизни. Эти процессы таковы: коррозия некоторых седиментогенных минеральных компонентов породы и регенерация иных компонентов; кристаллизация во внутривидовой водной среде новых аутигенных минералов (или аутигенез); метасоматические замещения минералов иными минералами; трансформации (т. е. обмен катионами с водной средой без изменения кристаллической структуры) глинистых слоистых силикатов; углефикация и др. изменения молекулярной структуры органических веществ (ОВ) и проч. Все эти процессы диагностируются только по оставленным ими структурно-вещественным следам посредством методических приемов оптического и электронно-микроскопического стадийного анализа литогенеза, подробно описанного в работах (Япаскерт, 1995, 2013).

Вышеназванные процессы, за исключением тех, что присущи подстадии начального диагенеза осадка, реализуются вне биосферы – под ней. Литологи, изучающие закономерности породообразования и вторичных породных изменений внутри стратисферы (в промежутке между завершением диагенеза и началом метаморфизма), исследовали причинную зависимость этих процессов от факторов изменения палеотемпературы ( $\Delta T$ ), различных видов давления на породу – литостатического ( $P_s$ ), флюидного ( $P_f$ ) либо стрессового ( $P_{st}$ ) и от воздействия на породу пропитавшей ее водно-флюидной фазы (частично унаследованной от воды седиментационного бассейна, частично рожденной за счет высвобождения кристаллизационной и конституционной  $H_2O$  из трансформируемых силикатов, частично привнесенной из соседних слоёв, формаций или эндосфер). В конечном итоге было выявлено множество вариантов породной измененности в различных структурно-тектонических сегментах стратисферы. Стало очевидным прямое и косвенное влияние на термобарические и глубинно-флюидные параметры постседиментационного породообразования особенностей геодинамического режима формирования и историко-геологической эволюции конкретного осадочно-породного бассейна. Проблеме типизации литогенеза на геотектонической основе посвящались работы автора (Япаскерт, 1991, 2013, 2014).

Отдавая должное глубинным факторам влияния на процессы литификации осадков и на вторичные изменения осадочных пород, мы подчеркивали преобладание катагенетических новообразований от исходного седиментонтофона осадочной формации, то есть, их зависимость от фациальных условий накопления осадков (Япаскерт, 1992). Иногда такая преобладанность очевидна, но чаще она бывает в разной мере камуфлирована наложенными гидрогенными процессами. Поясним это ниже.

Дело в том, что источники вещества для аутигенеза имеют двойственную природу, как и флюидная среда, без участия которой аутигенез не реализуется. Первый источник – это седиментонтофон самой формации. Внутривидовые флюиды здесь играют роль растворителя и среды для диффузионных и др. миграционных дифференциаций собственных минеральных веществ (назовем это аутигенезом категории  $A_1$ ). Например, кварцевые терригенные ком-

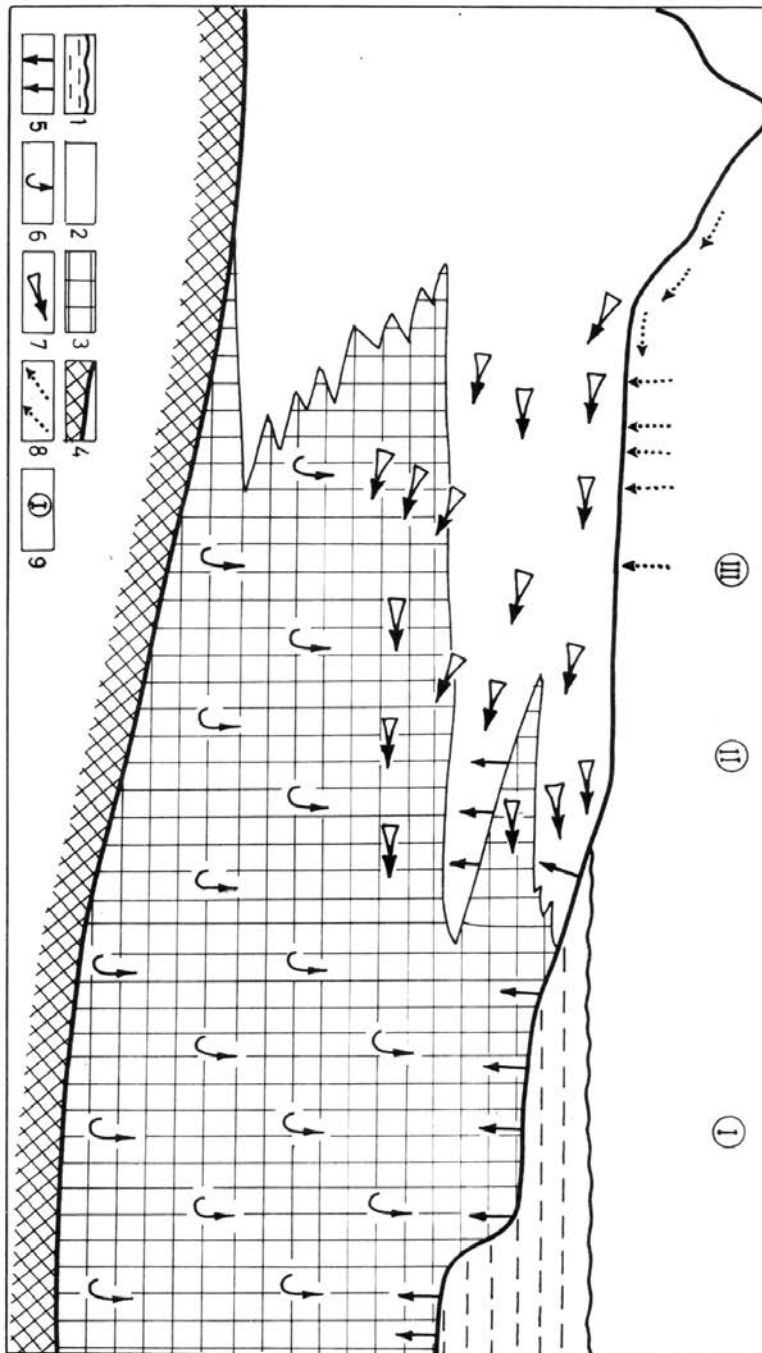
поненты служат источником для аутигенных опала, халцедона и кварца; полевошпатовые – для глинистого вещества, некоторых цеолитов, карбонатов; амфиболы и пироксены – для железистых хлоритов, эпидотов и проч. Второй источник – чужеродное вещество, которое привнесено флюидом, проникшим в породу из иной среды. Это, например, базальные и пойкилитовые кристаллически-зернистые кальциты в цементе кварцевых или олигомиктовых песчаников, сульфидные руды металлов внутри песчаных и карбонатных пластов и проч. Во всех таких случаях обильное присутствие (либо малочисленность) ОВ и его качественный состав в исходном осадке существенно влияют на характер аутигенного минералогенеза и на его интенсивность, влияя на рН среды, чем обуславливается подвижность одних и инертность иных металлов в водной среде. Кроме того, трансформации молекулярной структуры ОВ обеспечивают их дегазацию – высвобождения масс углеродного газа, метана, аммиака и проч. Эти флюиды, в особенности углекислота, будучи растворенными в подземных водах и мигрируя с ними внутри стратисферы, оказывают особо активное влияние на минералогенез. Известно сбалансированное соотношение:  $\uparrow\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{CaCO}_3 \leftrightarrow \text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ . Любое нарушение этого баланса провоцирует либо корродирование седиментогенных карбонатов осадка, либо – кристаллизацию постседиментационных кальцитов, доломитов и сидеритов. Исходное же количество углекислоты напрямую зависит от массы захороненных компонентов ОВ, то есть, в конечном счете зависит от биосферных процессов стадии мобилизации и накопления осадочных веществ.

В некоторых случаях, когда тектонические дислокации стимулируют уход из системы  $\text{CO}_2$  и кристаллизацию карбонатов, мы наблюдаем нарушение прямых зависимостей аутигенеза от минерального состава седиментофона. Межпластовая миграция флюидов обеспечивает другую категорию аутигенеза, условно обозначенную как  $A_2$ .

Роль водных флюидов при катагенезе, как упоминалось выше, двояка: это растворители некоторых аллотигенных минералов и среда кристаллизации минералов аутигенных –  $A_1$  (процессы фонового литогенеза), а также вероятные переносчики растворенных веществ из иных свит и формаций для местного аутигенеза  $A_2$  (наложенные или вторичные изменения пород) – см. в (Япаскурт, 2014).

Сочетания новообразований категории  $A_1$  и  $A_2$  проявлены по-разному в осадочно-породных бассейнах, формировавшихся в различных ландшафтно-климатических и тектонических условиях. Анализируя множество фактических данных, приходим к выводу о том, что на внутриконтинентальных и окраинных (пограничных с океаническими) бассейнах способы постседиментационного литогенеза в своих главных чертах описываются нижеследующими моделями (рис. 3).

Модель I – литогенез катааквагенный терригенных аллювиально-дельтовых и морских формаций в тектонически подвижных областях. Примеры: верхоянский комплекс в доскладчатые эпохи его формирования ( $C_1 - J_2$ ) на континентальной окраине пассивного типа и нижнемеловая угленосно-терригенная



**Рис. 3.** Схематические модели факторов влияния на процессы катагенеза осадочных формаций: 1 – акватория, 2 – преимущественно континентальные отложения, 3 – морские отложения, 4 – фундамент бассейна породобразования, 5 – движение иловых вод, 6 – выжимание элизонных вод; 7 – подземные воды (фреатические), 8 – атмосферные осадки, 9 – номера модельных объектов (см. пояснения в тексте).

формация северной ветви Приверхоянского передового прогиба (Япаскурт, 1992). Каждый из этих объектов исследования развивался под длительно существовавшим единым аллювиально-дельтово-морским седиментационным бассейном (СБ) (порядка 180 млн. лет – верхоянский комплекс и около 45 млн. лет – приверхоянский угленосный комплекс). Преобладали тектонические режимы стремительных погружений дна бассейнов стока в СБ и, как следствие – режимы интенсивных погружений в недра песчаных, алевролитовых, глинистых пород и углей. На стадиях диагенеза и катагенеза главная водная фаза в таких условиях – погребенные иловые растворы. К ним, на уровне палеоглубин с  $T=100^{\circ}\pm 20^{\circ}\text{C}$ , добавлялись элизонные флюиды, образованные путем выделения конституционной воды из кристаллических решеток смектитов и др. глинистых минералов (Холодов, 2006). Газовые флюиды –  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NH}_4$  и др. поставляли трансформации органических веществ (ОВ) и процессы гидролиза рассеянных в породах включений карбонатов.

В данной модели господствуют процессы фонового типа  $A_1$ . Их результат – формирование в геологическом разрезе мощных терригенных комплексов отчетливо выраженной зональности аутигенного минералогенеза, которая отразила менявшиеся уровни глубинности пребывания осадочных пород в геологическом прошлом. Наглядный пример – постседиментационные преобразования верхоянского комплекса терригенных пород, в котором А.Г. Коссовская (1962) выявила четыре зоны последовательного усиления постседиментационных преобразований, а автор детализировал эти данные (Япаскурт, 1992), описав до пяти зон катагенеза и ещё до четырех зон наложенного на катагенез метагенеза и раннего метаморфизма (зеленосланцевой и эпидот-амфиболитовой фаций).

Модель II – литогенез катааквагенного комплекса различных по составу формаций (терригенных, карбонатных, эвапоритовых и др.). Условия СБ сходны с предыдущей моделью только длительным временем пребывания морской акватории на исследуемом участке земной поверхности. Но палеоландшафтные и климатические условия седиментогенеза, а также глубинность акватории многократно менялись. Этим обусловлено чередование разнообразных по составу комплексов пород: существенно песчаных, глинистых, карбонатных, кремнистых, иногда вперемежку с эвапоритовыми образованиями. Примеры – отложения палеозоя Днепровско-Донецкой впадины и Белорусской антеклизы Восточно-Европейской платформы (ВЕП).

Здесь также в спектре постседиментационных породных изменений проявился катагенез категории  $A_1$ , но вместе с тем большую роль играли процессы категории  $A_2$  – продукты межпородного и даже межформационного перераспределения газоводных флюидов. В частности, там, где находились эвапоритовые формации, осуществлялся гравитационно-рассольный катагенез подстилающих пород, на которые воздействовали просочившиеся вниз тяжелые рассолы – см. в описаниях В.Н. Холодова, который ввел в обиход использованный выше термин. А на глубинах ниже 1.5–2 км флюиды из глинистых толщ мигрировали в пористые песчаные либо карбонатные пласты, согласно модели

эллизионного катагенеза (Холодов, 2006). Вышеупомянутые процессы затушевывали минеральную зональность, формируемую под влиянием глубинных T и P<sub>s</sub>: минеральный продукт аутигенеза в геологическом разрезе и на площади распространения осадочных формаций приобретает мозаичный характер.

Модель III – литогенез катасубэаральный (или катагипергенный) в ОБ, где большие мощности имели субэаральные отложения, преобразуемые гипергенными процессами, залегающие над морскими либо часто многократно перемежающиеся с ними, со следами длительных пауз седиментации (см. рис. 3). Пример – кайнозойско-мезозойские отложения Московской синеклизы, Белорусской и Воронежской антеклиз и др. структур в чехле ВЕП. В них большое влияние на аутигенный минералогенез катагенетической стадии оказали подземные воды от субэаральных водосборов. Проникая в пласты морских отложений (литифицированных до этого под влиянием собственных иловых вод), они существенно меняют геохимию среды. Это господство инфильтрационного типа катагенеза (Холодов, 1982), то есть господство аутигенеза категории A<sub>2</sub>. Последний имеет следующие признаки. В песчаниках аллотигенные компоненты не обнаруживают никакого родства по вещественному составу с минералами аутигенного цемента (например, мономинеральный кварцевый песчаник с крупнокристаллическим базальным или пойкилитовым цементом кальцитового состава). В известняках фиксируются либо интенсивное окремнение, либо явно вторичные доломитизация и сульфатизация. Кремнистые породы (диатомиты и радиоляриты) подвержены метасоматической карбонатизации. На геохимических барьерах в определенных случаях формируются ураново-ванадиевые роллы (Холодов, 2006), а также медные руды (Габлина, 1983), свинцово-цинковые и др. металлические полезные ископаемые. Здесь имело место царство аутигенеза категории A<sub>2</sub>, что дало основание некоторым геохимикам считать главным фактором катагенеза именно гидрогеологические режимы, вплоть до того, чтобы только к ним сводить понятие о катагенезе: «Изменение горных пород под влиянием подземных вод именуется к а т а г е н е з о м» (Перельман, 1968, с. 129). Но это только частный вариант, не отражающий все многообразие факторов и процессов данной стадии.

Интересно заметить, что особенности аутигенеза в данной модели явно предопределяются биосферными процессами. Так, например, меденосность красноцветных формаций обеспечивается, помимо повышенных концентраций Cu в породах питающей провинции осадочного бассейна, аридностью климата (миграция соединений меди обеспечивается окислительной средой) и отсутствием либо малочисленностью очагов растительности, которые создают локальные восстановительные геохимические барьеры, поглощающие часть металла на путях его переноса и разубоживающие конечное рудное тело. Последнее возникает только на крупном геохимическом барьере. Таковой, по данным И.Ф. Габлиной (1983), был контакт верхнепалеозойской красноцветной аллювиально-дельтовой формации с битуминозными известняками и мергелями, где смешивались подземные «меденосные» воды с эллизионными флюидами, насыщенными метаном и аммиаком из соседних лагунно-морских формаций.

Систематизация рассмотренных данных: все разнообразие механизмов реализации постседиментационных процессов диагенеза, катагенеза и метагенеза можно сгруппировать в две категории: 1 – семейство бассейнового литогенеза (описание трех его разновидностей см. выше) и 2 – семейство постбассейнового литогенеза в орогенах, т. е. в складчато-надвиговых системах (СНС), где литогенетические процессы продолжают свою работу, местами прерываемую эндогенными факторами метаморфизма или эндогенными факторами гипергенеза. Литогенез орогенного типа описан в подробностях автором (Япаскерт, 1992) и В.Т. Лукьяновой (1992), но к рассматриваемой проблеме он имеет косвенное отношение, как увидим ниже.

Если теперь вернуться к семейству бассейнового литогенеза, то мы увидим, что преэссенциальность катагенетических новообразований от седиментогенеза и диагенеза свойственна всем его модельным вариантам, но в каждом она выражена неодинаково и своеобразно. В наибольшей мере она свойственна динамичной тектонической обстановке стремительных погружений осадочных пород. В таких случаях стадия диагенеза оказывается кратковременной, и компонентный состав осадка не успевает достигнуть состояния, близкого к физико-химической равновесности системы. Попадая вскоре в сферы повышенных  $T$  и  $P$ , седиментофонд породы проявляет себя как донор аутигенного минералогенеза (вариант  $A_1$ , см. выше). В случае полимиктовости седиментофонда мы наблюдаем в таких породах изобилие разнообразных и многоэтапных аутигенных минералов, как, например, в верхнеюрско-нижнемеловой терригенно-угленосной формации Приверхоянского прогиба и в формациях верхоянского терригенного комплекса (Коссовская, 1962; Япаскерт, 1992). Но это не затмевает вещественных и структурно-текстурных признаков фациальных условий седиментации. В этих случаях влияние исходных продуктов биоса на литогенез проявлено очевиднее всего, потому что кратковременность диагенетической стадии не позволяла седиментогенному ОВ претерпеть окисление. Тут в местах благоприятного (сапропелевого) состава ОВ и определенных его концентраций в осадке на стадии среднего катагенеза генерируется нефть.

В иных случаях – при вялом тектоническом погружении дна СБ, диагенетические процессы «упрощают» состав седиментофонда, как бы стремятся снять его полимиктовость за счет корроодирования цепочечных, каркасных силикатов и карбонатов. Такая порода на стадии катагенеза рождает однообразный комплекс аутигенных компонентов, генерируемых при активном участии инфильтрационных гидрогеологических процессов (вариант  $A_2$ ).

Третий вариант – камуфлирование седиментогенных компонентов вплоть до полного изменения вещественного состава и структуры исходного осадка под влиянием интенсивного аутигенеза наложенного типа. Примеры: полная доломитизация известняков, кальцитизация олигомиктовых песчаников и некоторых кремнистых пород (например, в сланцах доманиковой формации), превращение известняков в сидеритовые пласты вследствие метасоматоза (доказано Л.В. Анфимовым в 1982 г. применительно к рудоносным комплексам рифея Башкирского антиклинория Южного Урала) и многие др. варианты



полной замены компонентов седиментогенеза чуждыми им (по химизму) новообразованиями. Такие явления чаще всего наблюдаются там, где динамика постседиментационных процессов близка к вышеописанной третьей модели III (см. рис. 3). Кроме того, процессы полного изменения состава осадка свойственны гравитационно-рассольному катагенезу, т.е. при некоторых вариантах второй модели II (см. там же).

Сильное камуфлирование признаков седиментогенеза присуще также толщам пород континентальных орогенов, где процессы стадий метагенеза-раннего метаморфизма искажают структурно-текстурные признаки осадка (микроструктуры рекристаллизационно-грануляционного бластеза, текстуры кливажа и развивающейся по кливажу сланцеватости пород, будинирование отдельных пластов и др.). Компоненты ОВ здесь графитизированы. Причины всего этого очевидны: в орогенных системах большое влияние на литогенетические процессы оказывают эндогенные флюидно-термальные факторы. Несмотря на это, как было показано в работах отечественных исследователей геологии докембрия школы академика А.В. Сидоренко (Розен и др., 2006) и автором (Япаскерт, 1976, 1977), в отдельных литотипах признаки седиментогенных структур сохраняются вплоть до амфиболитовой фации включительно.

Подводя итог всему вышесказанному, можно убедиться в том, что существующие ныне концепции о историко-геологической эволюции осадочного процесса базируются в основном на обильной информации относительно эволюции экзогенных факторов влияния на седиментогенез, включая новейшие данные о эволюции биосферы. Однако постседиментационная составляющая осадочного процесса, подверженная влияниям глубинных флюидных и термобарических (P-T) режимов, пока еще представляет «чистую страницу» в научных исследованиях. Заполняя ее, придется обращаться к данным о эволюции тектоносферы от катархея до наших дней, так как тектонические режимы интегрируют и глубинные P-T параметры влияния на литификацию осадков, и множество иных, не всегда очевидных факторов диагенеза и катагенеза. В таком аспекте назревает актуальное научное направление, сущность которого можно было бы назвать динамической литологией (Япаскерт, 2015).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Габлина И.Ф.* Условия меденакопления в красноцветных континентальных формациях. М.: Наука. 1983. 112 с.
- Гаррелс Р., Маккензи Р.* Эволюция осадочных пород. М.: Мир. 1974. 150 с.
- Коссовская А.Г.* Минералогия терригенного мезозойского комплекса Вилуйской впадины и Западного Верхоянья. М.: Изд-во АН СССР. 1962. 204 с.
- Крашенинников Г.Ф.* Проблемы эволюции осадочного породообразования // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геология. М.: 1982. № 3. С. 3–11.
- Кузнецов В.Г.* Эволюция карбонатакопления в истории Земли. М.: ГЕОС. 2003. 260 с.
- Перельман А.И.* Геохимия эпигенетических процессов (зона гипергенеза). Изд. 3-е. М.: Недра. 1968. 331 с.
- Розанов А.Ю.* Ископаемые бактерии, осадки и рудогенез // Бактериальная палеонтология / Ред. А.Ю. Розанов. М.: ГИН РАН. 2002. С. 107–113.

- Розанов А.Ю.* Бактериальная палеонтология, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // *Современные проблемы геологии* / Ред. Ю.О. Гаврилов, М.Д. Хуторской. М.: Наука. 2004. С. 448–459.
- Розен О.М., Аббясов А.А., Аксаметова Н.Г.* и др. Седиментация в раннем докембрии: типы осадков, метаморфические осадочные бассейны, эволюция терригенных отложений. М.: Научный мир. 2006. 400 с.
- Ронов А.Б.* Стратисфера, или осадочная оболочка Земли (количественное исследование). М.: Наука. 1993. 142 с.
- Ронов А.Б.* Химический состав осадочных пород важнейших структурных зон континентов и пути его эволюции // *Геохимия платформенных и геосинклинальных пород и руд*. М.: Наука. 1983. С. 7–18.
- Страхов Н.М.* Типы литогенеза и их эволюция в истории Земли. М.: Гостехиздат. 1963. 535 с.
- Тимофеев П.П.* Эволюция угленосных формаций в истории Земли. М.: Наука. 2006. 204 с.
- Фролов В.Т.* Литология. Т. 3. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1995. 352 с.
- Холодов В.Н.* Геохимия осадочного процесса. М.: Наука. 2006. 608 с.
- Эволюция осадочного процесса в океанах и на континентах / Ред. П.П. Тимофеев. М.: Наука. 1983. 246 с.
- Эволюция осадочного рудообразования в истории Земли / Ред. В.Н. Холодов. М.: Наука. 1984. 232 с.
- Янин А.Л., Казанский Ю.П., Николаева И.В.* Проблема эволюции осадочного процесса // *Эволюция осадочного процесса в океанах и на континентах*. М.: Наука. 1938. С. 5–16.
- Япаскурт О.В.* О реставрации литологических особенностей зеленосланцевых толщ применительно к изучению их стратиграфии и условий формирования // *Бюлл. МОИП. Отд. геол.* Т. 52 (1). Вып. 1977. С. 134–145.
- Япаскурт О.В.* Преобразования песчаников протерозоя Южного Улутау при переходе от эпигенетической к метаморфической стадии // *Литол. и полезн. ископаемые*. 1976. № 5. С. 118–125.
- Япаскурт О.В.* Вопросы типизации постдиагенетического литогенеза (в складчатых системах) // *Изв. вузов. Геология и разведка*. 1991. № 10. С. 40–55.
- Япаскурт О.В.* Литогенез и полезные ископаемые миогеосинклиналей. М.: Недра. 1992. 224 с.
- Япаскурт О.В.* Литология. Разделы теории. В двух частях (учеб. пособие). МАКС Пресс. 2013. Ч. I. 216 с., Ч. II. 188 с.
- Япаскурт О.В.* Новое о типизации постседиментационных преобразований терригенных отложений континентов и их окраин с учетом влияния геодинамических факторов на литогенез // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол.* 2014. № 4. С. 42–49.
- Япаскурт О.В.* Динамическая литология: прежние корни и новые ростки фундаментального научного направления // *Эволюция осадочных процессов в истории Земли: мат-лы 8 Всерос. литол. совещ.* М.: РГУ нефти и газа им. И.М. Губкина. 2015. Т. I. С. 14–21.
- Ярошевский А.А.* Динамика геохимического цикла и проблема эволюции осадочной оболочки // *Геохимия платформенных и геосинклинальных пород и руд*. М.: Наука. 1983. С. 158–168.

*Научное издание*

Палеонтология  
Стратиграфия  
Астробиология

К 80-летию академика А.Ю. Розанова

Ответственный редактор С.В. Рожнов

Верстка: М.К. Емельянова

Формат 70x100x16. Объем 27 п.л. Бумага офсетная.  
Подписано в печать 23.05.2016

Москва, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН)  
ул. Профсоюзная, 123

Отпечатано в типографии  
ООО "Типография Офсетной Печати"  
ул. Речников, д. 21

Заказ № 345

ISBN 978-5-903825-38-7



