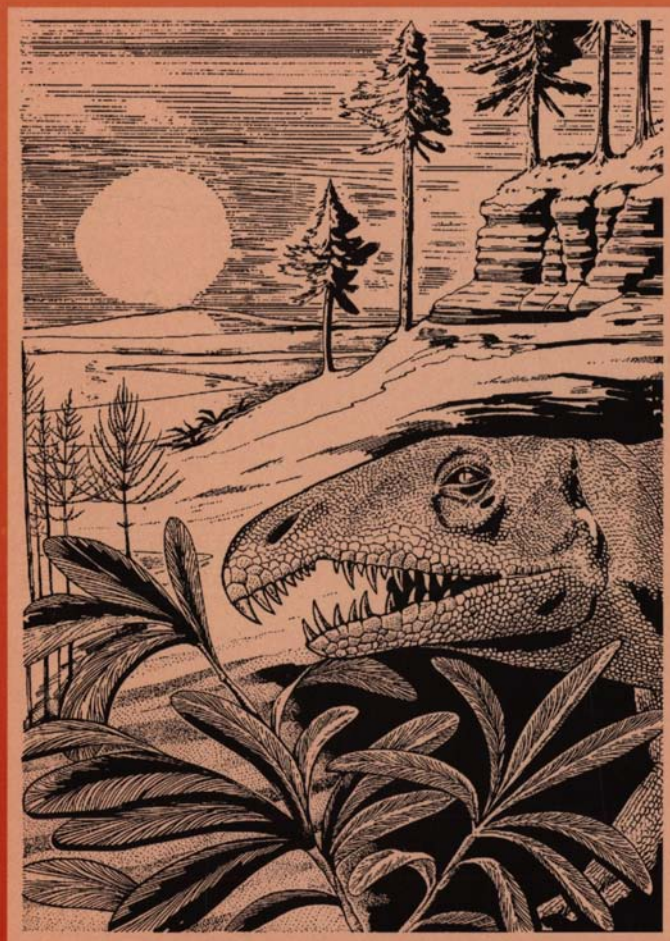


Программа № 25
фундаментальных исследований Президиума РАН
“Происхождение и эволюция биосферы”

ПРИЧИННО-СЛЕДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ И ФАКТОРЫ ГЛОБАЛЬНЫХ БИОСФЕРНЫХ ПЕРЕСТРОЕК В ФАНЕРОЗОЕ



TRANSACTIONS OF THE GEOLOGICAL INSTITUTE

Founded in 1932

Vol. 580

**CAUSAL-CONSEQUENTIAL CONNECTIONS
AND FACTORS OF THE PHANEROZOIC BIOSPHERIC
REORGANIZATION**

Programme 25

Presidium RAS Fundamental Researches Programme

“The origin and evolution of the Biosphere”

Moscow
GEOS
2006

ТРУДЫ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Основаны в 1932 году
Вып. 580

**ПРИЧИННО-СЛЕДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ
И ФАКТОРЫ ГЛОБАЛЬНЫХ БИОСФЕРНЫХ
ПЕРЕСТРОЕК В ФАНЕРОЗОЕ**

Программа № 25
фундаментальных исследований Президиума РАН
“Происхождение и эволюция биосферы”

Москва
ГЕОС
2006

УДК 26.323
УДК 551.763.3
Т 78

Ответственные редакторы:
М.А. Ахметьев, А.Б. Герман

Редакционная коллегия:
М.Г. Леонов (главный редактор), *М.А. Ахметьев*,
Ю.О. Гаврилов (заместитель главного редактора), *К.Е. Дегтярев*,
Ю.В. Карякин (ответственный секретарь), *Ю.Г. Леонов*, *М.А. Семихатов*,
С.Д. Соколов, *М.Д. Хуторской*

Рецензенты:
М.П. Долуденко, М.А. Федонкин

Труды Геологического института / Геол. ин-т. – М.: Изд-во АН СССР, 1932–1964. М.: Наука, 1964. – ISSN 0002-3272

Вып. № 580: Причинно-следственные связи и факторы глобальных биосферных перестроек в фанерозое / Отв. ред. М.А. Ахметьев и А.Б. Герман. – М.: ГЕОС, 2005. – 90 с. Ил.

ISBN 5-89118-354-8

Публикуются результаты исследований сотрудников Геологического института РАН по теме “Причинно-следственные связи и факторы глобальных биосферных перестроек в фанерозое” (Программа № 25 фундаментальных исследований Президиума РАН “Происхождение и эволюция биосферы”). В статьях рассмотрены особенности эволюции биосферы на главных рубежах ее перестроек в фанерозое (границы ордовика и силура, перми и триаса, мела и палеогена). Дан общий обзор проведенных исследований по теме.

Editorial Board:
M.G. Leonov (Editor-in-Chief), *M.A. Akhmetiev*,
Yu.O. Gavrilo (Deputy Editor-in-Chief), *K.E. Degtyarev*,
Yu.V. Karyakin (Executive Secretary), *Yu.G. Leonov*, *M.A. Semikhatov*,
S.D. Sokolov, *M.D. Khutorskoy*

Reviewers:
M.P. Doludenko, M.A. Fedonkin

Transaction of the Geological Institute / Geological Inst. – Moscow: Publishers Academy of Sciences USSR, 1932–1964. Moscow: Nauka, 1964. – / – ISSN 0002-3272

Vol. № 580: Causal-consequential Connections and Factors of the Phanerozoic biospheric Reorganization. – Moscow: GEOS, 2006. – 90 p. Il.

There were published the results of researches by Geological Institute RAS collaborators on the theme “Causal-consequential connections and factors of the Phanerozoic biospheric reorganization” (Presidium RAS Fundamental Researches Program “The origin and evolution of the Biosphere”). There were considered peculiarities of the biospheric evolution on the main Phanerozoic Reorganization boundaries (Ordovician-Silurian; Permian-Triassic; Cretaceous-Paleogene). There were published the general survey of the practicable investigations.

На 1-й стр. обложки – вязниковский семиаридный ландшафт, позднепермская эпоха. *На 4-й стр. обложки* – плевромейевая растительность. На переднем плане – лабиринтодонт *Benthosuchus*. *Рисунки С.В. Наугольных*

ВВЕДЕНИЕ

Публикуемый сборник представляет собой итог исследований 2005 года сотрудников Геологического института РАН по теме “Причинно-следственные связи и факторы глобальных биосферных перестроек” по программе № 25 фундаментальных исследований Президиума РАН “Происхождение и эволюция биосферы”. Участниками работ было продолжено изучение наиболее масштабных рубежей в эволюции биосферы фанерозоя с анализом динамики биоразнообразия основных групп фауны и флоры на этих рубежах. Кроме трех важнейших глобальных перестроек биосферы в пограничных интервалах ордовика и силура, перми и триаса, мела и палеогена, сопровождавшихся массовым вымиранием и появлением новаций высокого таксономического ранга, был исследован еще ряд рубежей в истории фанерозоя, менее масштабных по сравнению с первыми тремя: триасово-юрский, плинсбах-тоарский, сеноман-туронский, палеоцен-эоценовый и эоцен-олигоценый.

Помимо выявления причинно-следственных связей и факторов биосферных перестроек, изучалось поведение различных групп биоты при прохождении ими уровней глобальных аноксических событий, зафиксированных в Мировом океане и в эпиконтинентальных бассейнах в истории мезокайнозоя. Одновременно предпринимались попытки оценки состояния сухопутной биоты на фоне этих событий. Обращено внимание на особенности становления некоторых новых групп биоты в истории фанерозоя (высшие растения, планктонные фораминиферы, динофлагеллаты), а также на возможные причины возникновения или исчезновения таксонов разного ранга, появления “аномальных” микропланктонных комплексов. Обсуждались факты редукции в отдельных регионах в геологическом прошлом некоторых групп биоты в связи с возникновением “красных приливов”.

Кроме статей, помещенных в сборник по данной теме, еще целый ряд их был сдан в печать в отечественные и зарубежные реферируемые журналы. Некоторые статьи уже опубликованы.

Новые исследования существенно дополняют результаты, полученные в 2004 году. Они были опубликованы в статьях М.А. Ахметьева, Ю.О. Гаврилова и Е.А. Щербининой, а также Н.М. Чумакова в книге “Современные проблемы геологии”

(М.: Наука, 2004. С. 463–545). Проблемы эволюции биосферы на глобальных рубежах перестроек позднего мела также нашли отражение и в монографии А.Б. Германа “Позднемеловой климат Евразии и Аляски” (М.: Наука, 2004. 157 с.).

В 2005 г. направление исследований, связанное с анализом биосферных событий в высокоширотных регионах в условиях теплой биосферы мезозоя, получило дальнейшее развитие в работах А.Б. Германа, В.А. Захарова, М.Г. Моисеевой. В целом же комплекс исследований, проведенных в 2005 году, является логическим продолжением рассмотрения биосферных процессов и реконструкции климатов прошлого, результаты которого опубликованы в книге “Климат в эпохи крупных биосферных перестроек” (М.: Наука, 2004. 299 с.). Авторы ее отдельных глав и разделов ныне участвуют в исследованиях по программе № 25.

В круг специалистов, работавших в 2005 г. по данной теме, входили: д.г.-м.н. Н.М. Чумаков (климаты и ледниковые эпохи фанерозоя, особенности эволюции биосферы на рубеже ордовика и силура); д.г.-м.н., проф. В.А. Захаров (эволюция биосферы на критических рубежах мезозоя, палеобиогеография и малакофауна бореальных и арктических широт Северного полушария); д.г.-м.н. В.С. Вишневская (биосферные события терминального альба и пограничного интервала сеномана и турона в Бореальной и Тетической областях, радиолярии мезозоя); д.г.-м.н. С.В. Наугольных (переход от палеофита к мезофиту и природа пермо-триасовой смены флор, палеопочвы перми и триаса как индикаторы биосферных событий); к.г.-м.н. О.П. Ярошенко (эволюция биосферы в конце палеозоя и в триасе, анализ биоразнообразия палиноморф в пограничном интервале перми и триаса); н.с. Е.И. Костина (флоры пограничного интервала триаса и юры, а также ранней и средней юры в континентальных толщах Зауралья и Сибири); д.г.-м.н. А.Б. Герман, к.г.-м.н. Т.М. Кодрул и н.с. М.Г. Моисеева (палеогеография, климат и флора позднего мела и раннего палеогена, биосферные события терминального мела Бореальной и Арктической областей); д.г.-м.н. К.И. Кузнецова и к.г.-м.н. О.А. Корчагин (планктонные и бентосные фораминиферы мезозоя и события терминального сеномана в Тетической области,

фораминиферы пограничного интервала мела и палеогена в разрезе с импактитами в Тироле (Австрия)); д.г.-м.н., проф. М.А. Ахметьев (появление высших растений и особенности инициального этапа их развития в силуре и в раннем девоне в свете событий терминального ордовика; эволюция биосферы на рубеже мела и палеогена, развитие наземной флоры на главнейших рубежах биосферных перестроек кайнозоя, методическое руководство исследованиями), д.г.-м.н. Ю.О. Гаврилов (седиментационные и геохимические аспекты биосферных событий позднего мела и кайнозоя); н.с. Г.Н. Александрова, н.с. Н.И. Запорожец и к.г.-м.н. Е.А. Щербинина (анализ биоразнообразия палиноморф высших растений, органикостенного и карбонатного фитопланктона (диноцисты, акритархи, прازیнофиты, наннопланктон) на рубежах биосферных перестроек позднего мела и палеогена); В.Н. Беньямовский (анализ изменения биоразнообразия бентосных и планктонных фораминифер в пограничных интервалах мела и палеогена, палеоцена и эоцена); инженер К.А. Печникова (картографические и компьютерные работы, библиография, подготовка и графическое оформление публикуемых материалов, макетирование).

В статьях, помещенных в сборник, и в других публикациях отчасти учтены результаты полевых исследований 2005 г. Они заключались в изучении разрезов, сборе и последующей обработке органических остатков с критических биосферных уровней фанерозоя. К ним относились: пограничные слои перми и триаса на Русской плите у г. Вязники (С.В. Наугольных), серия разрезов мезозоя на Русской плите (В.А. Захаров), разрезы пограничных слоев мела и палеогена на Северной Аляске (А.Б. Герман, М.Г. Моисеева) и в Зейско-Буреинском осадочном бассейне (Т.М. Кодрул), изучение и комплексное биостратиграфическое опробование пограничных слоев мела и палеогена, палеоцена и эоцена, эоцена и олигоцена на Русской плите, Южном Урале и в Крыму (Г.Н. Александрова, В.Н. Беньямовский).

Помимо конкретных результатов в статьях, помещенных в сборник, рассмотрены некоторые методические вопросы, а также обсуждаются возмож-

ные причинно-следственные связи биосферных перестроек, анализ биоразнообразия на наиболее существенных рубежах в фанерозое. Особое внимание уделено изменениям климата и оценке его влияния на трансформацию различных групп морской и наземной биоты. Рассмотрена роль импактных событий в эволюции биосферы.

Все биосферные перестройки фанерозоя носили системный характер, с разной степенью воздействия на макросистему (Землю). Благодаря распределению действия деструктивных сил на слагающие ее системы низших порядков (литосфера, гидросфера и пр.) в фанерозое ни разу не происходило поражения макросистемы, в целом. Кризисные состояния биосферы, сопровождавшиеся ее перестройкой, имели разную продолжительность, масштабность проявлений, вызывались широким спектром причин. Они разделялись более продолжительными периодами относительной стабильности биосферы. Этим биосферные кризисы отличались от катастроф (импактных, литосферных, гидросферных, биологических и др.) – природных явлений, внезапных кратковременных, большой разрушительной силы, в экологическом плане выходящих за пределы лимитирующих факторов. Известные на сегодняшний день импактные события фанерозоя не приводили к полному уничтожению биоты, находящейся в зоне их воздействия. Нередко, напротив, они оказывали стимулирующее воздействие на ее развитие (например, обновление карбонатного планктона на рубеже мела и палеогена, после его поражения в фотическом слое Мирового океана).

Во время биосферных перестроек фанерозоя из всех факторов природной среды, в первую очередь изменялся климат, определяющий термодинамическое состояние биосферы, ход и направление ее эволюции.

Результаты исследования причинно-следственных связей и факторов биосферных перестроек могут быть использованы в прогностических целях.

Как сами исследования, так и подготовка к публикации их результатов происходили при финансовой поддержке Президиума РАН (программа № 25 фундаментальных исследований).

КРАТКИЙ ОБЗОР РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ТЕМЕ: “ПРИЧИННО-СЛЕДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ И ФАКТОРЫ ГЛОБАЛЬНЫХ БИОСФЕРНЫХ ПЕРЕСТРОЕК В ФАНЕРОЗОЕ”

**Г.Н. Александрова, М.А. Ахметьев, В.Н. Беньямовский, В.С. Вишневская,
Н.И. Запорожец, В.А. Захаров, О.А. Корчагин, К.И. Кузнецова,
Т.В. Орешкина, Е.А. Щербинина, О.П. Ярошенко**

В краткий обзор включены результаты исследований по особенностям эволюции биосферы в фанерозое, которые дополняют материалы статей, помещенные в сборнике. Кроме дополнений к статье Н.М. Чумакова по биосферным событиям позднего ордовика, где рассмотрены ранние этапы дифференциации растительного покрова (М.А. Ахметьев), обсуждаются особенности эволюции биосферы на рубежах триаса и юры (К.И. Кузнецова, О.А. Корчагин), плинсбаха и тоара (В.А. Захаров), альба и сеномана, а также сеномана и турона (В.С. Вишневская и О.А. Корчагин), мела и палеогена (О.А. Корчагин, В.Н. Беньямовский, Г.Н. Александрова), палеоцена и эоцена (М.А. Ахметьев, Г.Н. Александрова, Т.В. Орешкина), второй половины среднего эоцена (В.Н. Беньямовский) и эоцена и олигоцена (Н.И. Запорожец).

Исследование ранних этапов дифференциации наземного растительного покрова

Биосферный кризис в переходном интервале от ордовика к силуру был обстоятельно рассмотрен Н.М. Чумаковым в статье, помещенной в сборник, поэтому в данный обзор вошли только дополнения, касающиеся возможной роли этого кризиса в появлении высших растений и их ранней истории.

Известно, что позднеордовикское оледенение и последовавший за ним глобальный биосферный кризис привели к существенным переменам в органическом мире планеты. Одним из важнейших итогов этого было появление в первой половине силура высших наземных растений и возникновение связанных с ними “настоящих” почв. Это принципиально изменило направленность развития эро-

зионных процессов на суше и привело, в конечном счете, к формированию ландшафтов современного типа. По существу, именно с этого времени можно говорить о зарождении новых наземных экосистем. Анализ данных, полученных в последнее десятилетие, делает необходимым внести некоторые коррективы в представления В.Г. Чалонера и С.В. Мейена об уровнях появления в палеозое основных структур высших растений. Основными признаками, доказывающими присутствие этих растений в наземном покрове, при этом остаются: обнаружение спор с устойчивой к мацерации оболочкой и щелью разветвления, а также трахеид и кутикул с устьицами. Важными сохраняются и такие признаки, как особенности строения ветвящихся осей, увенчанных округлыми или эллиптическими спорангиями, наличие эмергенцев (выростов) на осях, снабженных (или не снабженных) проводящими пучками, появление листоподобных органов и прочее. Ранее были приведены убедительные доказательства появления в венлоке только спор с трехлучевой щелью разветвления без орнаментации, а в лудлове и пржидолии – трахеид, дихотомически ветвящихся осей с терминальными спорангиями и спор с различной орнаментацией и размерами. Сейчас можно считать твердо установленным присутствие на рубеже силура и девона кутикул с устьицами и уже не одиночных, а собраний спорангиев. Что касается появления листоподобных органов, а также более сложно построенных проводящих цилиндров осей, то они по-прежнему известны только с пражского века.

Было уточнено время фиксации в геологической летописи разных отделов высших растений. По нашему мнению, до сих пор нет бесспорных доказательств появления их в ордовике. В силуре были распространены только наиболее просто

организованные проптеридофиты, а указания на находки плауновидных в силуре Австралии являются ошибочными. Этот класс птеридофитов появился только в начале девона (не ранее пражского яруса), а первые папоротниковидные и прогимноспермовые – в начале эйфеля. В позднем девоне уже известны членистостебельные и голосеменные. В девоне происходило последовательное увеличение размеров корневой системы растений (от долей сантиметра до нескольких метров), что способствовало их укреплению в субстрате. Возникновение развитой корневой системы приводило не только к удерживанию растений в вертикальном положении, но и к снижению почвенной эрозии. Плауновидные с диаметром стволов до 1 м и более становились углеобразователями. К концу девона исчезли проптеридофиты.

Растительный покров в раннем и среднем девоне, а тем более в силуре, еще не был дифференцирован. Это было связано с особенностями климата, небольшими перепадами температур между приэкваториальными и полярными областями, отсутствием непреодолимых орографических барьеров, а, главное, с приуроченностью основной массы древних растений к зонам морских побережий, где климат всегда заметно мягче.

Завоевание суши высшими растениями привело к принципиальным изменениям глобального углеродного цикла и его совершенствованию. Это связано с тем, что в отличие от водорослей фотосинтезирующие органы высших растений расположены в трехмерном пространстве. Происходило более интенсивное образование органического вещества, а, главное, уменьшение экосистемой его потерь. Формирование все более мощной древесины снижало возможность ее быстрого разложения, несмотря на расширение спектра деструкторов. Это, в конечном счете, вызвало перестройку пищевых цепей: пастбищные цепи, когда на суше существовали только водоросли и другие низшие растения, сменились детритными [Еськов, 2000].

Особенности эволюции биосферы в переходном интервале от палеозоя к мезозою

Целый ряд общих проблем, касающихся особенностей эволюции биосферы при переходе от перми к триасу, были рассмотрены в отчете 2004 г. и итоговых публикациях. В текущем году акцент в исследованиях был сделан на анализе эволюции растений в этом интервале, морфологических преобразованиях, которые произошли в развитии тех групп растений, которым удалось пересечь границу перми и триаса, на палеопочвах и климатических условиях существования растительности.

Особое внимание уделено только что открытой вязниковской флоре Русской плиты – самой молодой из пермских. Более подробно результаты исследования этого рубежа отражены в статье С.В. Наугольных в данном сборнике, а также в статье М.А. Ахметьева [2004].

Открытие вязниковской флоры терминальной перми позволяет реконструировать состояние растительности в преддверии пермо-триасового биосферного кризиса. Ее таксономическое разнообразие ниже, чем предшествующей ей “татаринской” флоры, но значительно выше разнообразия раннетриасовой флоры этого же региона. Таким образом, можно заключить, что сокращение таксономического разнообразия в наземных системах началось значительно раньше границы перми и триаса. В вязниковской флоре присутствуют остатки членистостебельных, папоротников, птеридоспермов и хвойных, многие из которых имеют сходство с видами из верхней перми цехштейна Западной Европы. Новая флора позволяет дополнить представления о характере пермо-триасовой биосферной перестройки, которая связывает сокращение разнообразия со все большим иссушением климата. Раннетриасовые плевромейевые сообщества следует рассматривать как пионерные, отражающие первую фазу восстановления растительности после пермо-триасового кризиса.

Биосферные события на рубеже триаса и юры в свете динамики таксономического разнообразия фораминифер

К.И. Кузнецовой и О.А. Корчагиным обстоятельно рассмотрена эволюция фораминифер на рубеже триаса и юры. Этот рубеж нередко рассматривается как один из четырех “великих” биосферных кризисов в истории фанерозоя. Изменения таксономического разнообразия фораминифер анализировались для каждого из веков позднего триаса и ранней юры. Статистически учитывались таксоны, характерные для того или иного дискретного возрастного интервала (века), а также т.н. “лазарус-таксоны”, известные в более древних и молодых отложениях, но не встреченные в анализируемом пограничном интервале. После крупного биотического кризиса в конце перми, во время которого вымерло около 65% родов мелких фораминифер и исчезли все фузулиныды, восстановление разнообразия этой группы происходило медленно. Если в конце перми численность родов мелких фораминифер достигало 103, то в инде (раннем триасе) снизилось до 71, включая “лазарус-таксоны”, которые в этом веке составляли более 50%. Восстановление численности произошло только к концу анизия (в среднем триасе), спустя

13 млн лет. В карнии родовое разнообразие достигло величины, максимальной для триаса – 160 родов и после этого оно оставалось близким до конца триаса: в нории – 155, в рэте – 146. Триасовые представители группы принадлежали к 18 отрядам т.н. мелких фораминифер: 6 из них возникли, главным образом, в среднем и позднем триасе. Все вновь появившиеся отряды отличались высоким эволюционным потенциалом и существуют до настоящего времени. В позднем триасе исчезли 3 отряда. Два из них представляли древнюю раннепалеозойскую ветвь и были представлены монотипическими родами, третья, существующая с девона, характеризовалась разнообразным родовым составом и активно эволюционирующими формами.

В триасе произошло два заметных вымирания фораминифер – в карнии исчезли 29 родов (14% от общего количества), в конце рэта – 44 рода из 136 (32%). Таким образом, кризис в развитии фораминифер на рубеже триаса и юры сопровождался вымиранием двух отрядов и 44 родов, что соответствует примерно трети всего биоразнообразия этой группы морских организмов.

Вторым аспектом исследований К.И. Кузнецовой и О.А. Корчагина было изучение планктонных фораминифер, впервые появившихся в триасе в условиях теплой биосферы мезозоя. Внимание при этом акцентировалось на трех проблемах: 1) процессах их расселения с момента возникновения первых “протопланктонных” фораминифер в среднем и собственно планктонных – в позднем триасе, до момента широчайшей радиации этой группы в меловой период; 2) оценке изменения видового разнообразия планктонных фораминифер на рубеже триаса, юры и мела; 3) определении размеров ареалов, динамики биоразнообразия и их соотношения с кривой эвстатических колебаний уровня Мирового океана, с учетом изотопных данных по палеотемпературам.

Находки планктонных фораминифер в триасе позволили сместить вниз по шкале уровень их появления, по крайней мере, на 20 млн лет, соотнося его с начальной фазой биосферных событий этого рубежа. Планктонные фораминиферы были обнаружены еще в заведомо рэтских отложениях, и их появление совпадало или даже предшествовало полному исчезновению конодонтов, а также известному кризису аммонитовой, брахиоподовой и рептилиевой фауны. Таким образом, со всей определенностью можно утверждать, что возникновение (или лучше сказать – первая фиксация в геологической летописи) новой группы произошло в период, предшествующий началу более масштабных биотических перестроек на рубеже периодов. Рэтские комплексы планктонных фораминифер и

их преемники – раннеюрские комплексы пока обнаружены только в Тетисе, причем, главным образом, в Турции и Горном Крыму. За их пределами известна лишь находка одного вида планктонных фораминифер в геттанге Венгрии. Новым находкам сопутствуют богатейшие космополитные комплексы бентосных фораминифер, практически не содержащие эндемичных тетических форм. Эти комплексы распространены в пределах всего Тетиса, а бентосные сообщества Крыма имеют большое сходство на родовом и даже видовом уровнях с Северо-Сибирскими и Арктическим комплексами бентосных фораминифер.

Особенностями планктонных раннемезозойских ассоциаций являются спорадичность их встречаемости, мозаичность распространения независимо от масштабов ареалов и неравномерная плотность популяций. Даже для самых ранних планктонных фораминифер характерно большое разнообразие морфотипов, а также формы апертур и их расположения. Отсюда можно заключить, что основные типы строения раковин планктонных фораминифер и их важнейшие морфологические элементы сформировались уже на ранней стадии эволюции и далее только совершенствовались и развивались.

Плинсбах-тоарская биотическая перестройка

Плинсбах-тоарский биосферный кризис (187 млн лет назад), рассмотренный В.А. Захаровым, является третьим крупным биосферным событием мезозоя, если за точку отсчета принять пограничный интервал перми и триаса, а второй кризис соотносить с известными, но менее масштабными перестройками биоты на рубеже триаса и юры. События на рубеже плинсбаха и тоара, хотя и не могут претендовать на роль “великих”, носили тем не менее глобальный характер, проявлялись на протяжении нескольких миллионов лет. Они оставили след как в особенностях седиментации, высоких амплитудах эвстатических колебаний, палеогеографии и аномалиях геохимического фона, так и в перестройках морской и наземной биот, особенно в высоких широтах. Глобальность событий подчеркивалась однонаправленными биотическими и абиотическими процессами как в Северном (высокоширотная Азия), так и в Южном полушариях (Южная Америка). Климатический тренд с заметным потеплением в тоаре, установленном по морской биоте, подтверждается палинологическими данными (вспышка *Classopollis*) и, в меньшей степени, палеоботаническими (усиление миграции в высокие широты цикадовых, хейролепидиевых и беннеттитовых).

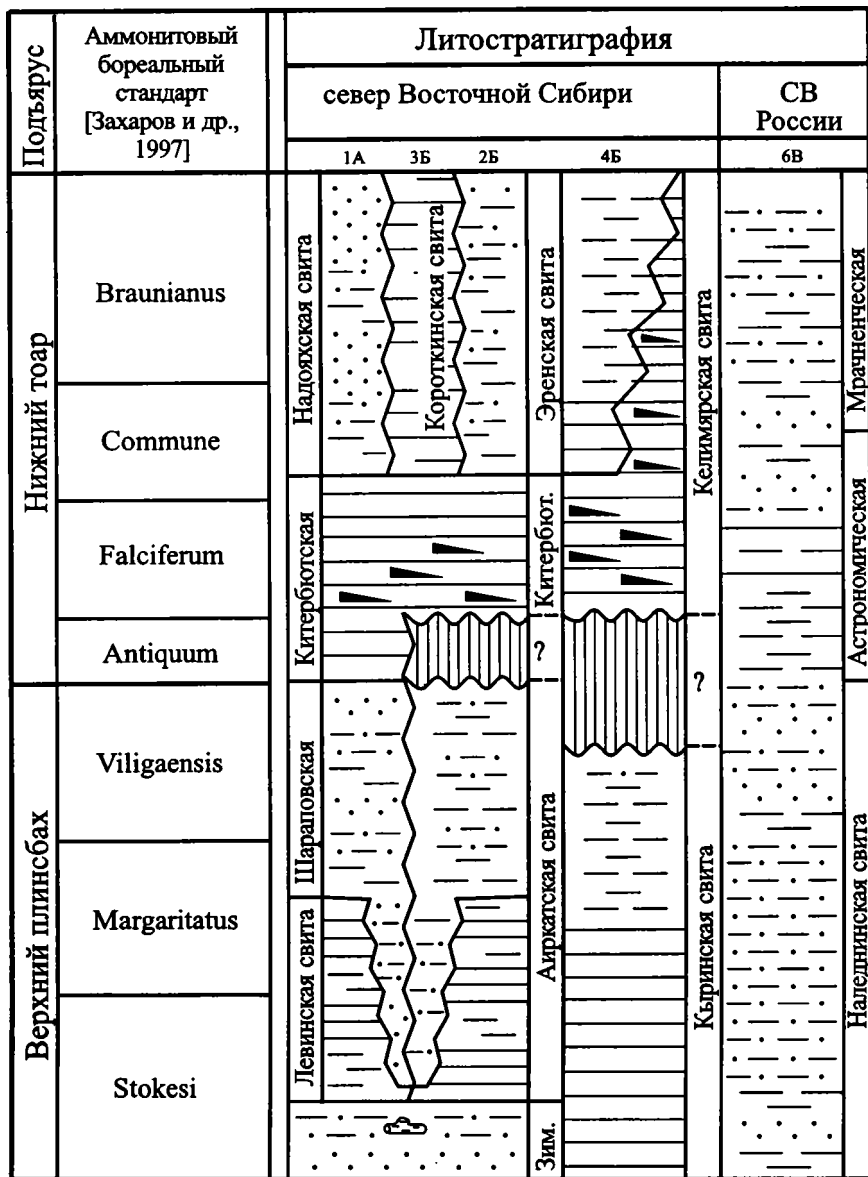


Рис. 1. Стратиграфические колонки верхнего плинсбаха и нижнего тоара на севере Азии

1 – высокоуглеродистые глины и аргиллиты; 2 – глины и аргиллиты; 3 – алевриты и алевролиты; 4 – песчаные алевриты и алевролиты; 5 – пески и песчаники. Зим. – Зимняя свита; Китербют. – Китербютская свита [Захаров и др., 2006]

Д. Рауп и Дж. Сепкоски [Raup, Sepkoski, 1982; Sepkoski, 1990] одними из первых обратившие внимание на биотические события ранней юры, полагают, что основная редукция биоты на семейственном уровне произошла на границу плинсбаха и тоара. Более поздними исследованиями зарубежных специалистов [Hallam, 1986] были внесены

полагается, что более расчлененный позднеплинсбахский рельеф окружающей суши в раннем тоаре стал сnivelированным, равнинным.

Главной операционной единицей при оценке разнообразия морской биоты был принят род с обособлением таксонов этого ранга по их биохоральной принадлежности. Из плинсбаха в тоар

уточнения в понимание специфики биотических событий этого рубежа и убедительно доказана их большая продолжительность.

Изучение нижеюрских морских отложений на севере Сибири, проведенное В.А. Захаровым (ГИН РАН) и сотрудниками Объединенного института геологии, геофизики и минералогии СО РАН Б.Н. Шурыгиным, В.И. Ильиной и Б.Л. Никитенко, позволило всесторонне осветить особенности биотической перестройки в высокоширотных регионах Северного полушария на рубеже плинсбаха и тоара и обсудить причины вымирания отдельных групп биоты (рис. 1). Итоги этих исследований обобщены в статье [Захаров и др., 2006], где освещаются результаты работ, выполненные на комплексной основе с анализом перехода через кризисный рубеж представителей различных групп биоты: двустворок, фораминифер, остракод, диноцист, высших растений (по палинологии). В статье дан развернутый сценарий биотической перестройки в плинсбах–тоарском переходном интервале и самом начале тоара, на основании изучения большого количества разрезов переходных слоев от плинсбаха к тоару. Сделано заключение, что как и во многих других регионах Северного полушария, непосредственно на границе плинсбаха и тоара (подошва зоны “Antiquum” раннего тоара аммонитового стандарта Бореальной области [Захаров и др., 1997]) песчано-алевритовая седиментация сменилась тонкообломочной, глинистой. Пред-

на севере Сибири переходят только 5 из 24 родов двустворчатых моллюсков и 2 из четырех родов остракод, причем у верхней границы зоны "Antiquum" полностью обновляется их родовой и семейственный состав. Таксономические потери на этом рубеже произошли и у фораминифер. Их разнообразие в пределах трех аммонитовых зон терминального плинсбаха и начала тоара снижается почти вдвое (с 27 до 15 родов).

С целью получения свидетельств биосферных перестроек кроме таксономического биоразнообразия была проанализирована структура сообществ бентоса по способу питания, популяционной плотности и пр. В сообществах двустворчатых моллюсков в раннем тоаре полностью исчезли детритофаги низкого уровня, поражение потерпели и сестонофаги. Восстановление сообществ, далеко не полное, произошло лишь в позднем тоаре (рис. 2). Отмечена избирательность выпадения таксонов из морских сообществ и спорово-пыльцевых комплексов. Среди двустворок меньший урон претерпели высокобореальные виды, тогда как южнобореальные и субтетические исчезли. В действительности, при похолодании произошла подвижка к югу северной границы их ареалов. Основные события как среди морской биоты, так и наземной флоры происходили в фазу "Antiquum" начала тоарского века. Возрождение сообществ началось с наиболее термофобных форм (эффект Лазарус). Восстановление биоты заняло (на примере двустворок) не менее 5–7 млн лет и закончилось лишь к концу тоара.

Сам сценарий перестройки биоты был многоэтапным. В первой половине позднего плинсбаха началось потепление, сопровождавшееся трансгрессиями и внедрением низкобореальных и перитетических таксонов беспозвоночных в Арктический бассейн. Непосредственно в пограничном интервале плинсбаха и тоара произошла регрессия с возникновением географических барьеров, изменивших направления течений в Арктике. Регрессии сопутствовало быстрое похолодание, падение разнообразия среди беспозвоночных, что отчасти явилось следствием смещения к югу северных границ их ареалов. В раннем тоаре к концу фазы "Antiquum", по мере эвстатического подъема уровня моря началось потепление. Возникновение дизоксидных обстановок сопровождалось вымиранием беспозвоночных. В фазе "Faliciferum" раннего тоара на фоне дальнейшего повышения уровня моря произошло еще большее потепление климата. На суше это сопровождалось ростом разнообразия наземных растений и увеличением роли в палинокомплексах пыльцы Classopollis. Наблюдался расцвет органикостенного фитопланктона при сохранении дизоксидных обстановок в придонных частях морских бассейнов. Процесс вымирания

беспозвоночных завершился еще в первой половине раннего тоара. В начале его второй половины уровень моря достиг максимального положения, пошли на убыль диоксидные процессы, и в теплые высокоширотные воды вновь иммигрировали тепловодные формы. Выросло разнообразие бореально-арктических таксонов беспозвоночных и органикостенного фитопланктона. За счет папоротников, саговников и термофильных хвойных более разнообразной стала наземная флора. В конце раннего тоара вновь произошло понижение уровня моря при сохранении таксономического разнообразия морских беспозвоночных, но сокращении разнообразия наземной флоры (редукция Classopollis). Потепление сменилось похолоданием.

Предполагается, что причин, способствующих биотической перестройке на рубеже плинсбаха и тоара, было несколько. К ним следует отнести палеогеографические события, причем не только в Арктическом бассейне, но и в Северной Атлантике, выразившиеся в перестройке течений и направлений миграции морской биоты. Еще одной причиной является высокоамплитудная трансгрессия, имевшая эвстатическую природу. На ранний тоар приходится самое высокое положение уровня Мирового океана в первой половине юрского периода. Развитие трансгрессии привело к формированию в придонных слоях аноксидных обстановок и накоплению черных высокоуглеродистых сланцев. Существование раннетоарского "аноксического океанического события" (ОАЕ) в середине первой половины раннего тоара подтверждено седиментологическими и геохимическими исследованиями. Основным же триггером, оказавшим влияние на динамику разнообразия, был климат. Его изменение коррелировалось с эвстатическими колебаниями. Значение влияния климата на биоту, как было уже отмечено, подчеркивается перемещением границ ареалов фауны беспозвоночных при очередных похолоданиях и потеплениях, развитием аридных условий во время тоарского климатического оптимума. Это снижало активность эрозионных процессов на суше и способствовало накоплению тонкотерригенных осадков в морских бассейнах. По оценкам западноевропейских специалистов, сдвиги в отношениях Ca/Mg, Sr/Ca и Na/Ca у белемнитов, совпадающие с отрицательным трендом 180, свидетельствует о потеплении до 6–7°C, которое произошло в интервале не более 0,6–0,7 млн лет.

Динамика биосферных перестроек на рубеже плинсбаха и тоара была различной в высоких и средних широтах. В Атлантике и в бассейнах Европы редукция морской беспозвоночной фауны происходила в несколько этапов. В Арктическом бассейне о "массовом вымирании" среди беспозво-

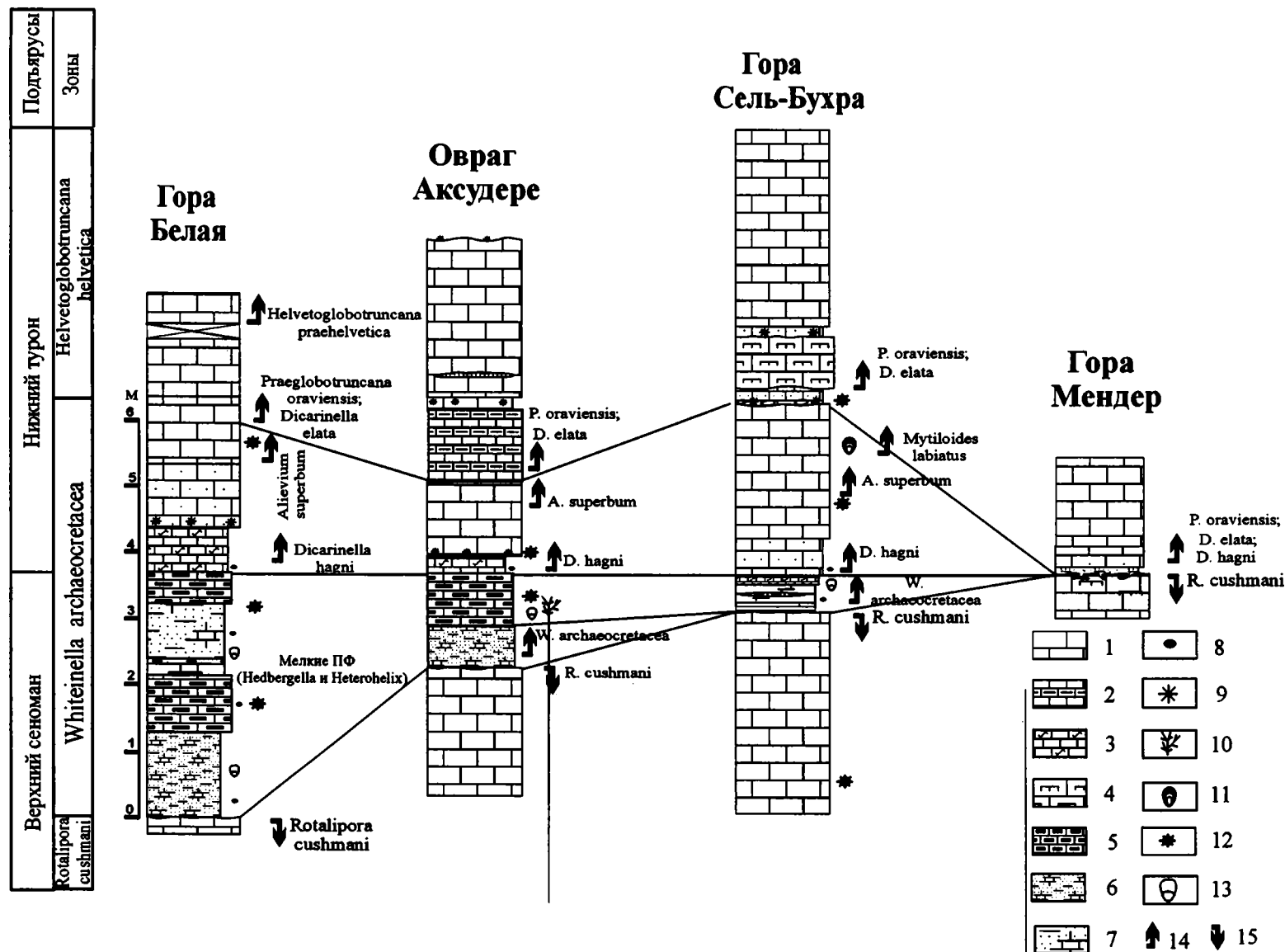


Рис. 3. Следы сеноман–туронского безкислородного события в разрезах Крыма и корреляция с другими биособытиями

1 – известняки; 2 – ритмичное переслаивание светлых и более темных известняков; 3 – биотурбированные известняки; 4 – окремненные известняки; 5 – битуминозные прослои; 6 – карбонатные глины; 7 – известняки с примесью терригенного материала; 8 – конкреции пирита; 9 – глауконит; 10 – Chondrites; 11 – иноцерамы; 12 – радиолярии; 13 – чешуя рыб; 14 – появление таксонов; 15 – исчезновение таксонов

Подъярус	Зоны по аммонитам	Зоны по глоботрунканидам	Биособытия					
			аммониты	планкт. форам.	бент. форам.	известк. нано-планктон	иноцерамы	радиолярии
Нижний турон	Mammites nodosoides	Helvetoglobotruncana helvetica	↑coloradoensis	↑hagni	↑gartneri	↑labiatus	↑superbum	cachensis
	Watinoceras coloradoense							
Верхний сеноман	Neocordioceras juddii	Whiteinella archaeocretacea	↓cushmani	archaeo-cretacea	↑reussi	↑globosa		
	Metoicoceras geslinianum							
	Calycoceras naviculare	Rotalipora cushmani						

Рис. 4. Стандартное зональное деление сеноманского и туронского ярусов

ночных на рубеже плинсбаха и тоара говорить не приходится. Наблюдалось отчетливое смещение ареалов таксонов к югу по мере похолодания с последующей реккурентией фауны к концу тоара. Несмотря на различную реакцию на тоарские события морской фауны в высоких и средних широтах Северного полушария, биотические перестройки на этом рубеже проявились в большинстве биохорий земного шара и имели глобальный характер.

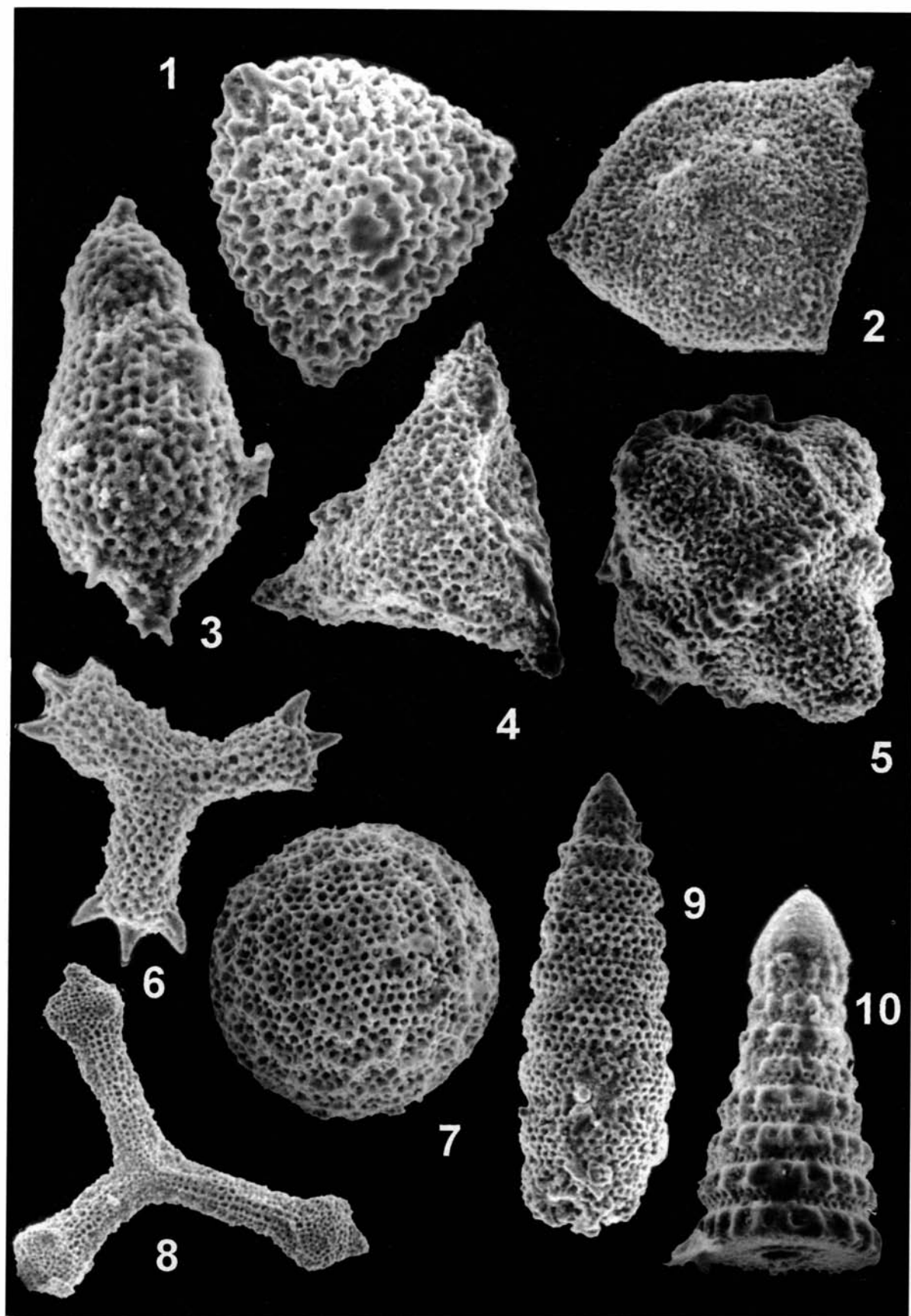
Особенности эволюции биосферы во время аноксидных событий мелового периода в океане (терминальный альб и граница сеномана и турона)

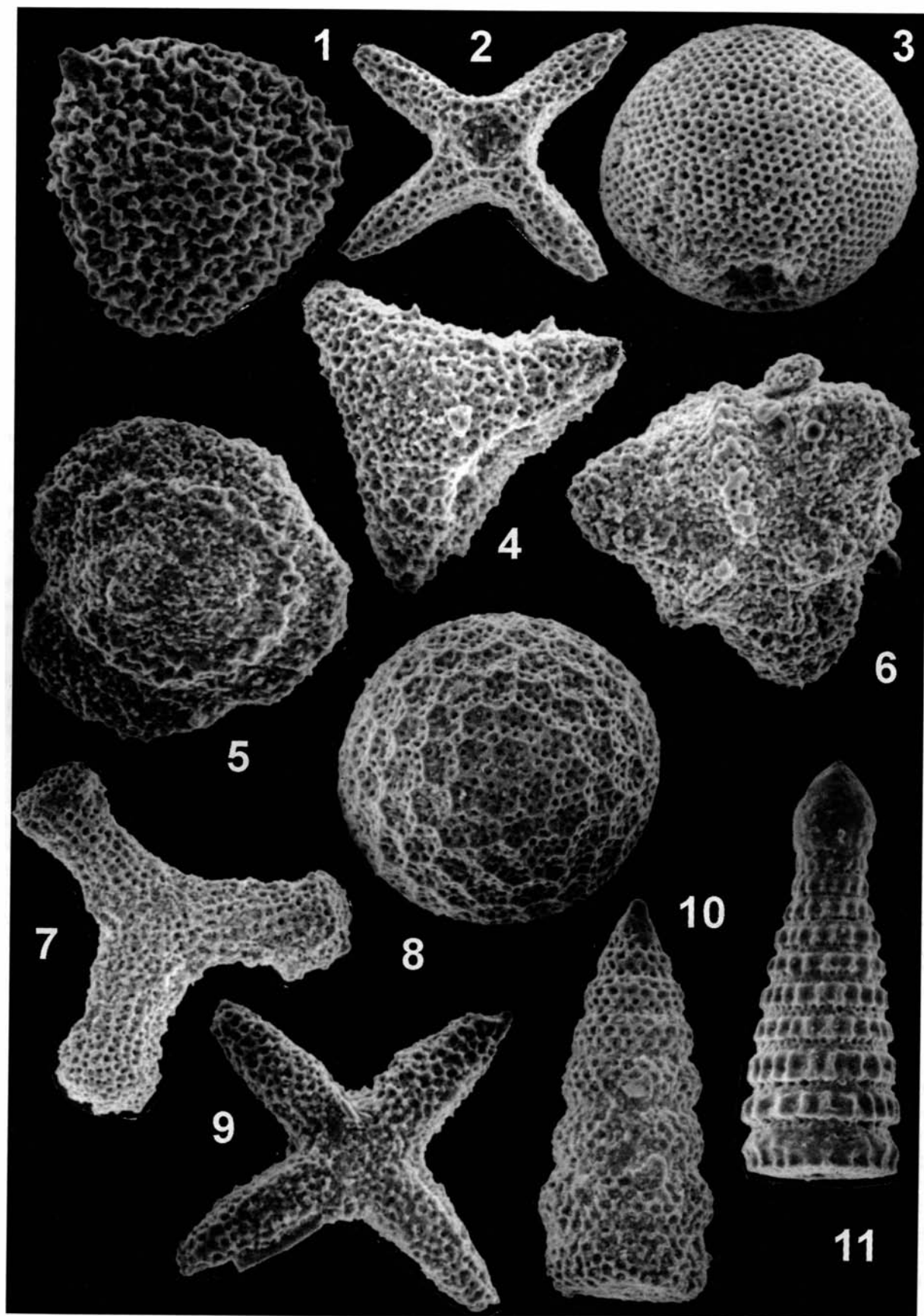
В.С. Вишневской рассмотрено влияние глобально проявляющихся аноксических обстановок на развитие карбонатной и кремневой микробиоты крымских разрезов Северного Перитетиса [Вишневская и др., 2005] (рис. 3, 4). Переходные интервалы от альба к сеноману и от сеномана к турону в Перитетической области связаны со значительными тектоническими перестройками, образованием новых систем рифтовых бассейнов, сопровождавшихся активной вулканической деятельностью, изменением направлений морских течений, аномальными гидрологическими обстановками в бассейнах седиментации с нарушениями их газового режима. Терминальный альб являлся временем последнего проявления аноксидного события ОАЕ 1, завершающим период развития весьма специфической палеогеографической и экологической обстановки. Пограничные отложения сеномана и турона часто содержат черные битуминозные слои, происхождение которых связывают с обстановками дефицита кислорода в водной толще, сохранявшимися на протяжении 0,8 млн лет

(ОАЕ 2). Все перечисленные выше абиотические события сказались на эволюционных трендах биоты, в частности радиолярий, которые в отличие от фораминифер лучше представлены в разрезах, в том числе и в интервалах бескислородных обстановок, благодаря чему могут быть использованы для расшифровки палеособытий.

Особого рассмотрения заслуживает переходный интервал от сеномана к турону, изученный в разрезах Северного Кавказа и Крыма. В темных прослоях более светлой карбонатно-мергелистой толщи отмечается повышенное содержание C_{org} и положительный экскурс $\delta^{13}C$ (+4–5‰). В отдельных аномальных пробах значения $\delta^{13}C$ достигает +23,41‰, при содержании C_{org} – 13,83%. В подстилающих и перекрывающих светлых известняках они не превышают 2–3‰. Представляется, что подобные осадки формировались под влиянием двух основных факторов – позднемеловой трансгрессии, увеличившей площадь мелководных и эпиконтинентальных морей, сопровождавшейся увеличением продукции органического углерода, а также временным существованием глобального довольно теплого климата, при котором запасы холодной донной воды, содержащей кислород, в Мировом океане сократились.

В развитии фораминиферовых ассоциаций альба–турона выделяются несколько этапов: политаксонный (альб–сеноман) без существенных вымираний на этом уровне высоких таксонов, олиготаксонный (рубеж сеномана и турона) с развитием мелких примитивных космополитных таксонов, существовавших в аноксических обстановках и вновь политаксонный (турон–маастрихт). На первом этапе происходило интенсивное развитие сложной группы роталипорид среди планктонных фораминифер, завершившееся их вымиранием в конце сеномана.





О.А. Корчагиным, в дополнение к результатам 2004 года, исследовались события терминального сеномана на востоке Центральной Азии. В интервале аммонитовой зоны *Sciponoceras gracile* разнообразие планктонных и бентосных фораминифер достигло максимума. Изменения в составе фауны не носили катастрофического характера и не связаны с ее массовым вымиранием, а были обусловлены ее усилившейся миграцией. Вымирание роталипорид, по его мнению, было связано с восстановлением нормальных гидрологических обстановок в морских бассейнах после завершения аноксического события.

Для терминального альба, по данным В.С. Вишневской, характерно бурное видообразование радиолярий рода *Crotanium* и последняя фиксация большинства видов этого рода, включая индекс-вид *C. sunratim* (фототабл. I, II).

В сеномане наблюдается преобладание сфероидных и дискоидных групп радиолярий. Это скорее связано с батиметрией бассейна и относительным его обмелением, в то время как в туроне, после ОАЕ 2 происходит расцвет всех их морфологических групп. На границе сеномана и турона среди радиолярий вымирает семейство *Rotaformidae*, появившееся в альбе, исчезает род *Obeliscoides* из *Nassellaria* и род *Godia* из *Spumellaria*. В то же время зафиксированы многие новые виды, а на уровне высоких таксонов – только род *Afens*.

Наннопланктон и диноцисты в пограничном сеноман-туронском интервале разреза Аксудере (юго-западный Крым)

Для выявления особенностей проявления глобального события ОАЕ2 в бассейне северо-восточ-

ного Перитетиса Е.А. Щербининой и Г.Н. Александровой были изучены наннопланктон и диноцисты из пограничного сеноман-туронского интервала разреза Аксудере (юго-западный Крым). В обнажении, расположенном примерно в 10 км к юго-востоку от г. Бахчисарая, вскрываются отложения сеноман-туронской белогорской свиты. Нижняя (сеноманская) часть свиты представлена преимущественно белыми и кремовыми известняками, верхняя – светло-серыми и серыми мергелями с серией битуминозных прослоев. Опробованная часть свиты охватывает стратиграфический интервал от верхнего сеномана до середины турона. Самый нижний и наиболее мощный битуминозный горизонт, единственный выдержанный по простирацию в пределах горного Крыма (за исключением разрезов, в которых на этот интервал приходится перерыв в осадконакоплении), соответствует глобальному аноксическому событию ОАЕ2, или Бонарелли (рис. 5). Этот битуминозный пласт (БП) отличается высоким содержанием органического вещества (до 8%) и низкими концентрациями карбоната кальция [Гаврилов, Копаевич, 1996]. Органическое вещество характеризуется коллагеном II типа, что свидетельствует о его бассейновом происхождении [Баженова, Соболева, 1997]. В БП отмечается значительный положительный сдвиг в содержании изотопов углерода, достигающий максимальных значений в верхней части пласта.

На основании изучения наннопланктона показано, что граница сеномана и турона проходит несколько выше (~ 0,8 м) БП и соответствует уровню последнего присутствия *Microstaurus chiastius*. Примерно этот же уровень выделяется и по распределению диноцист: внутри БП присутствуют

ПОДПИСИ К ФОТОТАБЛИЦАМ

Все раковины радиолярий (x200) происходят из отложений верхнего сеномана-нижнего турона разреза горы Сель-Бухра. Коллекция хранится в Российском Центре микропалеонтологических справочных коллекций

Фототаблица I

1 – *Alievium sculptus* (Squinabol); 2 – *Cavaspongia euganea* Sq.; 3 – *Diacanthocapsa euganea* Sq.; 4 – *Cavaspongia antelopensis* Pessagno; 5 – *Pyramispongia glascocksensis* Pessagno; 6 – *Halesium sexangulum* Pessagno; 7 – *Archaeocenosphaera ? melifera* O'Dogherty; 8 – *Patulibrachium* sp.; 9 – *Stichomitra communis* Squinabol; 10 – *Pseudodictyomitra pseudomacrocephala* (Squinabol). Все фигуры (кроме 6) – обр. 136 (верхний сеноман), 6 – обр. 18А (турон).

Фототаблица II

1 – *Alievium sculptus* (Squinabol); 2 – *Crucella cachensis* Pessagno; 3 – *Holocryptocanium barbui* Dumitrica; 4 – *Cavaspongia antelopensis* Pessagno; 5 – *Godia* sp.; 6 – *Pyramispongia glascocksensis* Pessagno; 7 – *Patulibrachium* sp.; 8 – *Archaeocenosphaera ? melifera* O'Dogherty; 9 – *Crucella messinae* Pessagno; 10 – *Stichomitra communis* Squinabo; 11 – *Pseudodictyomitra pseudomacrocephala* (Squinabol). Фигуры 1–3, 5, 7–11 – обр. 18А (турон); 4, 6 – обр. 136 (верхний сеноман).

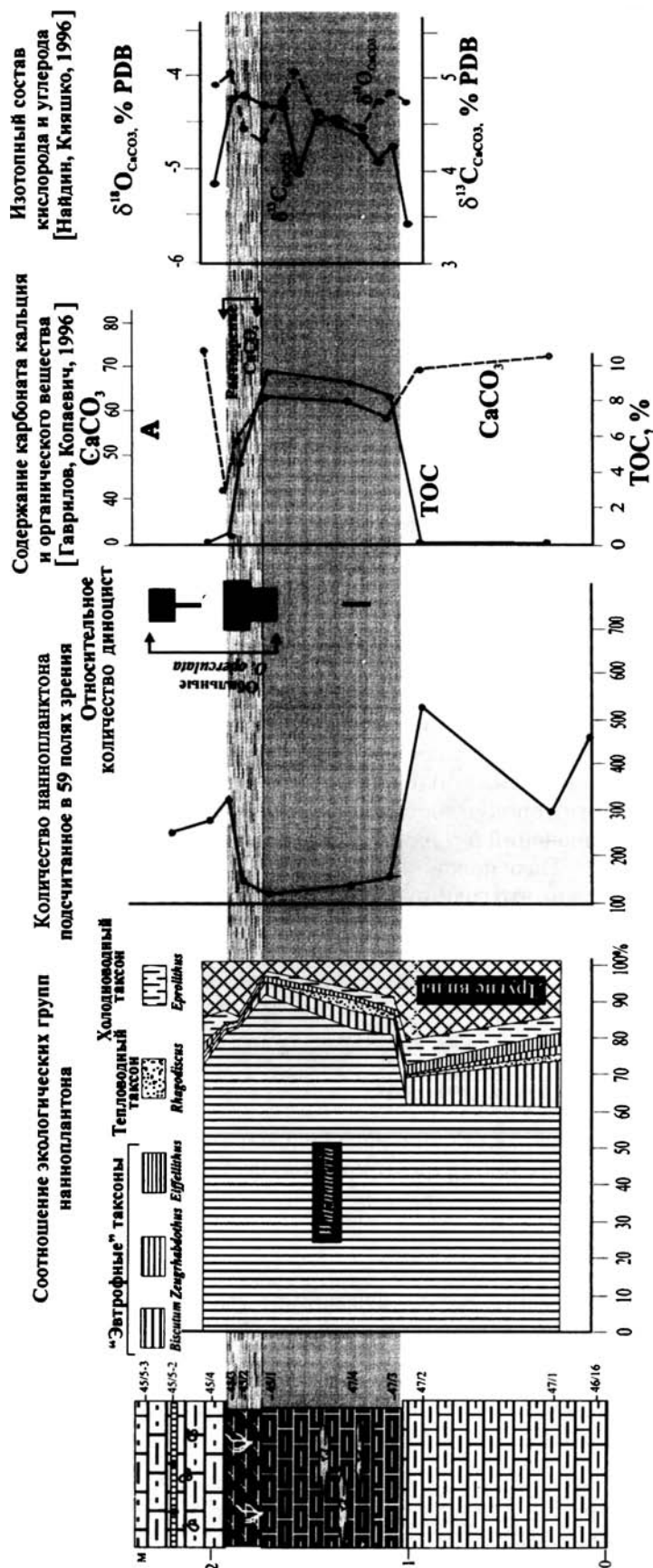


Рис. 5. Основные характеристики битуминозного пласта, соответствующего событию Бонарелли (ОАЕ2), в разрезе Аксудере (юго-западный Крым)

единичные *Lithospheridium siphoniphorum*, исчезновение которых считается последним сеноманским событием, примерно в 1 м выше БП отмечено присутствие *Cyclonephelium membranophorum*, чье появление характеризует границу сеномана и тулона.

Внутри БП отмечается резкая перестройка в составе микробиоты. Предыдущими исследованиями показано, что в основании БП происходит резкое исчезновение бентосных фораминифер, а в верхней его части исчезают также и планктонные [Кораевич, Кузмичева, 2002]. Численность наннопланктона также значительно сокращается внутри БП. Если карбонатные отложения, подстилающие БП, характеризуются довольно обильной и разнообразной наннопланктонной ассоциацией, свойственной нормально-морским мезотрофным условиям, то внутри БП количество наннопланктона снижается почти в три раза, и наименьшее его содержание отмечается в верхней части горизонта. Резко уменьшается и видовое разнообразие, причем некоторые таксоны исчезают из комплекса на весь период накопления обогащенных органическим веществом осадков, соответствующий установлению аноксических условий в придонной части бассейна. При этом значительно уменьшается количество таксонов, требующих повышенных концентраций питательных веществ (“эвтрофные” таксоны), и распространяются высокотолерантные формы рода *Watznaueria*, значительные концентрации которых указывают одновременно на неблагоприятные условия, в частности, на распреснение и сильные диагенетические изменения (растворение или перекристаллизацию). В самом деле, в верхней части пласта отмечается значительная корродированность наннофоссилий, обусловленная растворением карбоната кальция.

Распределение диноцист в изученном интервале имеет противоположную тенденцию. В карбонатных отложениях, подстилающих БП, они отсутствуют. Здесь отмечено только незначительное количество неокатаных углистых частиц наземной органики, свидетельствующее о близости береговой линии. В нижней части БП

присутствует огромное количество аморфного органического вещества, источником которого послужила, по-видимому, водорослевая масса. Диноцисты здесь крайне редки. В верхней половине БП, параллельно с исчезновением планктонных фораминифер и максимальным обеднением комплекса наннопланктона, отмечается резкая вспышка развития динофлагеллат, значительную часть которых составляют представители родов *Odonlochitina*, *Spiniferites* и *Achomosphaera*. Эти таксоны характеризуют широкий спектр мелководных обстановок и свидетельствуют о высокопитательной среде и распреснении поверхностных вод. Очевидно, трофический уровень бассейна во второй половине накопления битуминозных отложений был довольно высок, что вызвало бурный расцвет динофлагеллат, утилизовавших большую часть питательных веществ и тем самым негативно влиявших на развитие “эвтрофных” форм наннопланктона.

Таким образом, и данные по изучению разных групп микропланктона, и геохимический анализ свидетельствуют о том, что кризисные явления, происходившие в этой части северо-восточного Перитетиса в ходе глобального события ОАЕ2, по всей видимости, включали две стадии в изменении продуктивности морской микробиоты. Какими бы ни были причины, вызвавшие первичную эвтрофикацию бассейна на первой фазе развития кризиса, результатом привноса биофильных элементов явилось, видимо, бурное цветение водорослей и бактериопланктона, обусловившее поступление крупных масс органического вещества на дно бассейна и возникновение аноксических обстановок в донных водах, приведших к гибели бентосных организмов. Кроме того, утилизация питательных веществ на низших звеньях трофической цепи негативно повлияла и на планктонные микроорганизмы, снизив их продуктивность и спровоцировав увеличение численности высокотолерантных видов. На второй фазе кризиса, по-видимому, произошел привнос значительных масс пресных вод в поверхностные слои воды, вызвавший цветение диноцист и стратификацию водной толщи, что должно было усилить аноксию на дне бассейна. Этим же обстоятельством, очевидно, было обусловлено и усиление растворения карбоната кальция, отмеченное в верхней части БП, за счет выделения высоких концентраций углекислого газа. При таких условиях карбонатный микропланктон должен был испытать двоякое негативное воздействие: во-первых, из-за внедрения пресных вод и недостатка питательных веществ; во-вторых, вполне возможно, аноксия могла достигать и верхних слоев водяного столба, учитывая небольшую глубину бассейна.

Особенности эволюции биосферы, абиотические и биотические события в переходном интервале между мелом и палеогеном

В 2005 г. участниками проекта при его финансовой поддержке были продолжены стратиграфические и палеоботанические исследования переходного интервала между мелом и палеогеном в Притихоокеанском регионе России и на сопредельных территориях (Аляска, Северо-Восточный Китай). Рассмотрены проблемы влияния глобального биосферного кризиса на растительный мир планеты и изменение климата Земли. Результаты исследований рассмотрены в статьях М.А. Ахметьева и Т.М. Кодрул, а также А.Б. Германа и М.Г. Моисеевой в данном сборнике. В первой из статей подведены итоги рассмотрения биосферных событий этого рубежа.

Изучение пограничного интервала между мелом и палеогеном в других регионах Евразийского континента выполнялись О.А. Корчагиным, Г.Н. Александровой и В.Н. Беньямовским. О.А. Корчагиным рассмотрено поведение фораминифер в одном из ключевых разрезов Австрийских Альп (Гамс), где на границе мела и палеогена были зафиксированы слои с импактитами и повышенным содержанием иридия. Вымирание планктонных фораминифер не было “массовым” – два рода вымерли и три рода исчезли из разреза, иммигрировали из средних широт в низкие незадолго до начала катастрофических событий в конце мелового периода – активизации вулканизма и последующих импактных событиях. Пять родов исчезло во время эпизода вулканизма, один – во время падения астероида и три рода типично меловых фораминифер (*Globotruncana*, *Rugoglobigerina*, *Heterohelix*) вымерли спустя некоторое время (1 млн лет).

Во время, предшествовавшее отмеченным событиям, как и во время их самих, происходили следующие изменения в составе популяций планктонных и бентосных фораминифер. Усилилось *резкое доминирование* планктонных фораминифер двух видов *Heterohelicidae* – *Paleotextularia elegans* и *Racemiguembelina fructicosa*, между которыми, в свою очередь, установились резко *конкурентные отношения*.

Непосредственно до эпизода интенсификации вулканизма и накопления глин, обогащенных иридием, складывались обычные условия обитания планктонных фораминифер, занимавших поверхностные, термоклинные и глубинные слои водной толщи. Во время накопления глин, обогащенных иридием, соотношение численности обитателей термоклинных вод и поверхностных

резко отклонилось от обычных – численность термоклинных таксонов резко сократилась. Таким образом, интенсификация вулканизма и выброс иридия, в первую очередь, отразились на термоклине и его обитателях. В то же время бентосные формы и обитатели поверхностных слоев водной толщи практически не пострадали.

Еще одним полигоном, где изучались пограничные разрезы мела и палеогена, был Поволжский регион и Крым. Здесь Г.Н. Александровой и В.Н. Беньямовским исследовались изменения в составе комплексов планктонных и бентосных фораминифер, палиноморф высших растений, а также органикостенного фитопланктона. Во всех изученных разрезах был установлен перерыв в седиментации, приходящийся на конец маастрихта и ранний даний, однако в одном из разрезов был установлен комплекс диноцист терминального мела. Он содержит десятки таксонов совместно с богатым комплексом наннопланктона. Это может указывать на импульс потепления в конце маастрихта, предшествующего импактным событиям. Вновь собранный материал еще находится в стадии обработки.

Биосферный кризис на рубеже палеоцена и эоцена

Биосферный кризис на рубеже палеоцена и эоцена был уже ранее рассмотрен в статье Ю.О. Гаврилова и Е.А. Щербининой [2004], опубликованной по программе проекта. Поэтому в данный обзор вошли результаты обработки полевых материалов, собранных Г.Н. Александровой и Т.В. Орешкиной в Зауралье, Поволжье и в других регионах Восточно-Европейской платформы и ее обрамлениям, исследована реакция различных биотических групп – обитателей морских бассейнов на глобальный термический максимум палеоцена–эоцена (Paleocene-Eocene Thermal maximum = PETM).

Динамика диатомовых ассоциаций прослежена при изучении ключевых разрезов переходных слоев палеоцена и эоцена в Поволжье (разрезы Сенгилей. Балашейка, Кузькино, скв. 50 и 38) для интервала зон *Trinacria ventriculosa* и *Hemiaulus proteus* зональной диатомовой шкалы палеогена внетропической области [Орешкина, Александрова, в печати]. Здесь в переходном интервале между зонами наблюдается значительная перестройка таксономического состава и экологической структуры диатомовых комплексов. Изменения проявляются в снижении таксономического разнообразия родов *Trinacria*, *Medlinia* и *Puxidicula* и, напротив, в увеличении видового разнообразия рода *Hemiaulus* в основном за счет тетических океанических элементов, эволюции сем. *Aulacodiscaceae*

(вспышка видового разнообразия *Aulacodiscus* появление рода *Moiseviella*), радиации рода *Anaulus*. Установлено появление новых родов *Craspedodiscus*, *Fenestrella*, *Gyrocyllindrus*, со значительными морфологическими новациями и узкими стратиграфическими интервалами распространения. Исчезает ряд меловых видов.

Экологическая структура комплексов отражает условия прибрежных высокопродуктивных вод с интенсивным апвеллингом. В разрезе Сенгилей виден отчетливый тренд в смене доминантов – меропланктонные *Puxidicula* и *Trochosira* замещаются группой тихопелагических видов *Paralia/Anuloplicata*. Наряду с появлением пресноводных *Alaucoseira* spp. и *Navicula* spp. это свидетельствует об усилении континентального сноса в условиях начавшейся трансгрессии. Одновременно наблюдается инвазия океанических тетических видов, известных из южной части Индийского океана, и эндемиков эпиконтинентальных бассейнов, что свидетельствует об усилении межбассейновых связей.

В результате детальной корреляции диатомовых зон разреза Сенгилей с диатомовыми комплексами из формации Fug (Дания) и полосатой свиты Соколовского карьера (Северный Казахстан) установлено, что зона *Hemiaulus proteus* соответствует комплексу из средней части разреза *Stolle Klint/Knuden* и зоне *Coscinodiscus uralensis*, установленной в средней части полосатой свиты Соколовского карьера. Эти интервалы в обоих разрезах соответствуют зоне *Apertodinium augustum* по диноцистам, которая, в свою очередь, сопоставляется с зоной NP9 по наннопланктону. Близкая последовательность диатомовых биоэвентов наблюдается и в скв. 752 ODP в восточной части Индийского океана [Fourtanier, 1991], где зоны по диатомеям и наннопланктону напрямую скоррелированы с глобальными событиями – вымиранием бентоса (benthic extinction event = СЕЕ), которые здесь совпадают с границами между подзонами В и С зоны *Hemiaulus incurvus*. Перестройка диатомовых комплексов, особенно четко выраженная в разрезе Сенгилей, совпадает с этими глобальными событиями, которые в настоящее время предлагается принять в качестве границы палеоцена и эоцена. Косвенным подтверждением проявления глобальных событий на границе палеоцена и эоцена в эпиконтинентальном бассейне Северного Перитетиса являются данные по разрезам Австрии и Дании, где уровень СЕЕ установлен в верхней части диноцистовой зоны *Apertodinium augustum*.

Изучение диноцист в тех же разрезах Среднего Поволжья, что и диатомовых, показывает, что зона *Trinacria ventriculosa* соответствует верхней части зоны *Alisocysta margarita* и зоне

Apertodinium hyperacanthum (интервал верхней части NP8 – зоне NP9 по наннопланктону).

Возвращаясь к экологической структуре комплексов планктонных водорослей и ее динамике, можно заключить, что осадконакопление происходило в заливе высокопродуктивного эпиконтинентального бассейна, который сохранял связь с Тетисом и сопредельными бассейнами Северной Европы, особенно во время максимума трансгрессии, совпадающего с событиями глобального термического максимума. Кроме изменения соотношения доминирующих групп диатомей на это также указывает прогрессивное увеличение количества пыльцы *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*, растительного детрита, а также празиофитов в разрезах скважин 38 и 50 на западе Ульяновской области. Все это свидетельствует о постепенном наступлении морского бассейна на сушу, подъеме уровня грунтовых вод и как следствие – заболачивании территории. Это находит отражение и в составе комплексов растительных мегафоссилий, входящих в состав прибрежных ассоциаций на рубеже палеоцена и эоцена.

Глобальные события рубежа палеоцена и эоцена отразились и на других группах биоты. В.Н. Беньямовским они зафиксированы при изучении сапропелитовых слоев Северного Кавказа и Туранской плиты, отвечающего интервалу резкого повышения в морских осадках C_{org} и отрицательного изотопного углеродного экскурса. Этот уровень совпадает с началом массового вымирания бентосных фораминифер палеоцена, зафиксированного в исследованных разрезах (Хеу, Баксан, Кубань и др.). Исчезают не только катениальные группировки шельфовых экозон *Anomalinoidea danicus*–*Reusella paleocenica*, *Ammonoscalaria friabilis*–*Cyclammina coksuorovae* но и батиналь-абиссальных экозон *Nuttallides treumpei* и *Rzehakia epigone*, а также экозоны *Angulogavelinella anvimelichi*–*Stensioeina beccariiiformis* в области перехода от шельфа к континентальному склону. В какой-то степени это массовое вымирание связано со значительным повышением температур глобального оптимума на рубеже палеоцена и эоцена, а также резким повышением содержания углерода в водной оболочке Земли.

Параллельно с фораминиферами из тех же разрезов изучались диноцисты (аномальный по составу комплекс с *Apertodinium augustum* и другими весьма специфическими толстостенными морфотипами рода *Apertodinium*, свойственным только сапропелитам).

М.А. Ахметьевым изучены некоторые флоры Западной Евразии, получившие распространение на рубеже палеоцена и эоцена. Они завершают

развитие т.н. паратропических флор гелинденского типа и ранее датировались как позднепанетские (флоры Сезанна, Романколя). Сейчас они рассматриваются как непосредственно пограничные, отвечающие уровню глобального потепления, что подтверждается и особенностями состава этих флор. Они отличаются крупнолистностью, разнообразием лавровых, что подчеркивает их термофильную природу и высокую гумидность климата во время их существования. Хотя флоры Сезанна и Романколя имеют целый ряд общих таксонов с камышинской и гелинденской, в том числе и представители рода *Ushia* в качестве доминирующих видов, эти флоры, особенно романкольская, содержат еще больше таксонов тропического ствола. Во флоре Романколя, кроме лавровых, известны представители и других, преимущественно тропических родов и семейств, принадлежащих протейным, аралиевым, симповым, сапотовым, магнолиевым и др. (данные Т.Н. Байковской, Н.М. Макулбекова, М.А. Ахметьева). Возраст флор корректируется палеонтологическими и физическими методами, в частности, по заключению палеомалакологов ПИН РАН (О.В. Амитров, И.А. Гончарова) моллюски, собранные Г.Н. Александровой и В.Н. Беньямовским из карбонатных песчаников, непосредственно перекрывающих флороносную пачку Романколя, содержат как палеоценовые, так и раннеэоценовые таксоны и скорее всего существовали на рубеже между эпохами. Флороносные слои Энтрима (Северная Великобритания) заключены между лавовыми потоками с абсолютным возрастом 58–56 млн лет.

Интегрируя все известные данные по флорам пограничных слоев палеоцена и эоцена, изученным в разных регионах земного шара, можно заключить, что глобальный климат на континентах на рубеже эоцена и олигоцена был на 5–7°C выше современного. Это находит подтверждение и в оценке температур поверхностных вод Арктического бассейна (+20°C) (данные, полученные при изучении американскими и немецкими специалистами изотопного состава раковин раннеэоценовых фораминифер из керна скважины, пробуренной на хр. Ломоносова близ Северного полюса, материалы Интернета).

Региональный биосферный кризис второй половины среднего эоцена

В данный обзор включены результаты изучения В.Н. Беньямовским регионального биотического события, проявившегося в Крымско-Кавказской области и примыкающих к ней районах окраин Русской и Туранской плит в среднем эоцене.

В лютете (подзона *Hantkenina australis*) в глубоководных бассейнах Крымско-Кавказской области возникла анаэробная (“кумская”) обстановка. Она сопровождалась формированием коричневатых мергелей кумской свиты. В более северных разрезах Скифской плиты в это время продолжали формироваться белые мелоподобные мергели керестинской свиты, накапливающиеся в аэробной обстановке шельфового бассейна. На следующей стадии формирования бассейна, которая приходится на рубеж лютета и бартон, произошло окончательное формирование анаэробного глубоководного бассейна типа современного Черного моря, но гораздо обширного по площади (от Северного Причерноморья до Западной Туркмении). Характерной особенностью кумских отложений является повышенное содержание органического углерода (от 2 до 15%) и наличие прослоев бентонитовых глин.

Возникновению глубоководного аноксического бассейна способствовал ряд абиотических событий не только регионального, но и глобального масштабов. На рубеже лютета и бартон произошло окончательное отделение Арктического бассейна от Перитетиса с одновременным началом редукции широтного морского рукава. В итоге произошла полная перестройка системы течений и биотических связей. С палеогеографическими перестройками кумского времени связан глубокий кризис фораминифер. Он выразился в исчезновении в кумских отложениях порядка 40 родов нескольких отрядов секретионных и агглютинированных бентосных фораминифер, известных из керестинского аэробного бассейна. Кумский комплекс бентосных фораминифер представлен обедненной ассоциацией с доминированием тонкостенных булиминид, выдерживающих неблагоприятную анаэробную обстановку. Доля их участия в формировании комплексов превышала 50%, а нередко достигала 75% и более.

Весьма контрастные изменения произошли и среди планктонных фораминифер. Тепловодные, глобигеринотеки, акаринины и ханткенины сменились космополитными псевдохастегеринами, субботинами и холодноводными тиюнетеллами и катапсидраксами.

Исследование палинокомплексов кумских отложений указывает на явные признаки стратификации морских вод даже в пределах фотического слоя и на большой вынос в морской бассейн растительного “мусора”, фиксирующегося в осадках в виде массы обрывков фитолейм высших растений, фрагментов древесины растительной ткани разного размера, большого количества палиноморф на условную единицу объема породы.

Особенности биосферного кризиса на рубеже эоцена и олигоцена ранее были уже рассмотрены в статье М.А. Ахметьева [2004], подготовленной по программе проекта.

Предметом дополнительных исследований биосферных событий на этом рубеже послужил разрез Кызыл-Джар в Альминской впадине в Крыму у с. Почтовое. Этот разрез еще в 1965 г. был принят палеогеновой комиссией МСК в качестве опорного для нижнего олигоцена юга бывшего СССР и неоднократно исследовался. К моменту изучения этого разреза участниками проекта существовало две точки зрения на взаимоотношение эоценовых и олигоценовых отложений. В соответствии с первой из них предполагался постепенный переход от эоцена к олигоцену со сменой карбонатных осадков бескарбонатными глинистыми. Согласно другой точке зрения предполагался скрытый перерыв на этом рубеже с выпадением из разреза интервала, отвечающего терминальной части эоцена и началу олигоцена. Моллюски и бентосные фораминиферы, изучавшиеся ранее из переходных слоев, не давали однозначного решения, так как в слоях небольшого по мощности интервала на границе двух различных по составу толщ они не были встречены. Появляясь в нескольких метрах выше и ниже границы, моллюски и бентосные фораминиферы свидетельствовали лишь о принадлежности вмещающих слоев к верхнему эоцену или нижнему олигоцену.

Кызылджарский разрез, нижний пятиметровой интервал которого принадлежит еще верхнему эоцену, а верхний 15-метровый – к олигоцену, был детально палинологически опробован Г.Н. Александровой и В.Н. Беньямовским, причем одна из проб была отобрана непосредственно на контакте двух пограничных пачек: нижней, представленной мергелями глинистыми слоистыми светло-серыми биотурбированными, и верхней, образованной желтыми алевритистыми глинами, слабокарбонатными ожеженными. По данным Н.И. Запорожец, изучившей палиноморфы высших растений и органикостенный фитопланктон, все пробы переходных слоев содержат богатый комплекс диноцист, насчитывающий до 40–50 видов. В спорово-пыльцевых спектрах доминирует пыльца сосны (до 80% и более), но непосредственно на контакте двух пачек заметно возрастает содержание спор схийеиных и полиподиевых папоротников. Сравнение состава комплексов диноцист этих двух пачек свидетельствует, что в олигоцен не переходит до 20% таксонов верхнеэоценового комплекса, включая индексирующий вид верхнеэоценовой

диноцистовой зоны *Charlesdowniea clathrata angulosa*. В нижней пачке олигоцена при сохранении общей численности видов на уровне 40–50 появляется также не менее 20% новых видов. Таксоны, доминирующие в верхнем эоцене, либо отсутствуют в олигоцене (*Areosphaeridium dyktyoplokum*, *Enneadocysta arcuata*, *Ch. clathrata angulosa*), либо встречаются в единичных экземплярах в основании базальной пачки и затем исчезают (*Deflandrea heteroplycta*, *Rottnestia borussica*, *Hemiplacophora* sp, *Membranosphaera* sp.). Напротив, виды, которые становятся доминирующими в олигоцене (*Pentadinium laticinctum*, *Homotryblum floripes*), в единичных экземплярах появляются еще в верхних слоях эоценового разреза. В кровле пачки биотурбированных мергелей встречено несколько экземпляров *Phthanoperidinium amoenum* – вида, индексирующего самую нижнюю зону олигоцена (D13) (его находки известны в северокавказских разрезах и в Западной Европе, но он впервые встречен в Крыму и не был известен из разрезов олигоцена платформенной Украины). Только в верхней из пачек появляются индекс-виды зон олигоцена D14a и D14b – *Wetzeliiella symmetrica* и *Wetzeliiella gochtii*. Первый из таксонов встречен совместно с *P. amoenum* в пробе, взятой на контакте двух пачек, а *Wetzeliiella gochtii* в полуметре выше подошвы верхней пачки совместно с *Wetzeliiella symmetrica*. Заметим, что в разрезах платформенной Украины олигоцен начинается зоной, индексируемой этим видом (*Wetzeliiella symmetrica*). Особенности кызылджарского разреза, несомненно, связанными с биосферными событиями рубежа эоцена и олигоцена, являются следующие.

1. Несмотря на широкий таксономический спектр диноцист по обе стороны границы эоцена и олигоцена, что свидетельствует об открытом характере морского бассейна и его нормальной солености, для комплексов диноцист эоцена и олигоцена характерно резкое доминирование в их составе 2–3 таксонов (для эоцена – *Deflandrea*, *Hemiplacophora* и *Rottnestia*, для олигоцена – *Homotryblum*, *Achomosphaera*, *Hystriochokolpoma*). Это является признаком аномальных гидрологических обстановок в бассейне седиментации, скорее геохимической природы, или снижением температуры морских вод, но не связанной с понижением их солености.

2. Появление в массе “угнетенных” ветцелиелл в пробах терминального эоцена, указывающее на опреснение бассейна. Это подтверждается также заметным сокращением таксономического разнообразия органического фитопланктона, а также присутствием динофлагеллат, предпочитающих эстуарные местообитания.

К биотическим событиям на рубеже эоцена и олигоцена в Западной Пацифике

В процессе изучения эоценовых и олигоценовых комплексов диноцист Камчатки Н.И. Запорожец было обращено внимание на заметную таксономическую редукцию органикостенного фитопланктона, особенно в переходном интервале от эоцена к олигоцену. Во всех случаях доминирующим таксоном становился *Trinovantedinium boreale* Bujak et Mats. Это отмечалось и в разрезах других регионов, примыкающих к окраинным морям Северо-Западной Пацифики (Северная Япония, Сахалин). На уровнях массового проявления этого вида разнообразие диноцист в спектрах сокращалось до 6–8 видов, вместо обычных 50 и более для пограничного интервала эоцена и олигоцена средних широт земного шара. Однако оно быстро восстанавливалось за пределами ареала этого таксона.

Эвригалинный вид *Trinovantedinium boreale* встречается как совместно с *Paralecaniella identata* и *Micrhystridium* в интервалах разрезов, отвечающих условиям пониженной солености, так и со *Spiniferites*, *Impagidinium*, *Cordosphaeridium*, обитавших в открытых морских бассейнах нормальной солености. Доминирование *Trinovantedinium boreale* на фоне заметного сокращения видового разнообразия диноцист в Северо-Западной Пацифике (интервал с “restricted flora” [Kurita, Matsuo, 1995]) вызывает много вопросов. С его обилием связано снижение корреляционного потенциала группы в средних широтах Северной Пацифики, принимая во внимание, что ее видовое разнообразие в палеогене, особенно в его второй половине, в других регионах было наибольшим. В морских бассейнах средних широт Западной Евразии в том же временном интервале оно было на порядок выше. Японские специалисты склонны объяснять это стратификацией морских вод, их низкой температурой, а также высокой продуктивностью фитопланктона с доминированием перидиноидных форм. *Trinovantedinium boreale* в конце среднего эоцена сменил *Bellatudinium hokkaidoanum*, ранее доминировавший среди органикостенного фитопланктона. Уже в начале позднего эоцена участие первого в комплексах становится господствующим, нигде не падая ниже 50%, а иногда достигая 90–95% от общего состава.

Наше объяснение этого феномена базируется на актуалистической модели современного распределения и поведения органикостенного фитопланктона в средних и высоких широтах Бореальной области. Если оно в дальнейшем подтвердится, его следует учитывать при интерпретации ано-

мальных по составу фитопланктонных спектров, полученных из осадков различного возраста. По мнению Н.И. Запорожец, причиной столь резкой диспропорции представительности этого таксона в открытых морских водах могла быть или его токсичность, или массовое развитие, переводящее этот вид в разряд экологически “вредных”, вызывающих “красные приливы”. Известно, что за последние 20–25 лет в Северном полушарии, по мере потепления, распространение токсичных видов динофлагеллат значительно продвинулось из умеренных широт в высокие и пересекло Полярный круг как в Норвежском секторе Атлантики, так и в Тихом океане. В Беринговом море количество “вредных” и токсичных видов динофлагеллат к 90-м годам прошлого столетия стало массовым, и “красные приливы” стали устойчивыми [Околовцов, 2000]. Вдоль восточного побережья Корякии они достигли Анадырского залива, а на Восточной Камчатке известны достоверные случаи смерти людей, употреблявших в пищу рыбу и моллюсков, отравленных токсичным перидиноидным фитопланктоном. К разряду современных возбудителей “красных приливов”, наряду с токсичными, относятся и “вредные” таксоны. Последние создают даже в прибрежных зонах бескислородные условия, приводя к гибели рыб, беспозвоночных и водной растительности на мелководьях. К нетоксичным динофлагеллатам, вызывающим “красные приливы” в современных высоких широтах, относятся виды *Ceratium*, *Prorocentrum*, *Lingulodinium* (этот род отмечен и в палеогене Камчатки) и др. Анализ географического распространения современных динофлагеллат свидетельствует, что более половины видов, вызывающих “красные приливы”, принадлежит к тропическо-бореальным, сосредоточенным в Тихом океане у “линии Ортмана” и севернее ее (30–35° с.ш.). Таксономическое разнообразие диноцист в период “красных приливов” обычно невелико.

Принимая во внимание, что ареал *Trinovantedinium boreale* занимал пространство от Южной Японии до Берингии, то есть являлся типичным тропическо-бореальным, он вполне мог быть токсичным или “вредным”. В позднеэоценовых-раннеолигоценовых толщах Японии известны глинистые пачки, формировавшиеся в условиях кисло-

родного недонасыщения [Kurita, Matsuoka, 1995]. Таксономическое разнообразие органикостенного фитопланктона в таких пачках крайне невелико. Заметим также, что в амининской свите Камчатки рыбные остатки встречаются в массовом количестве как раз в тех интервалах разрезов, где *T. boreale* был единственным доминирующим компонентом среди диноцист, а общее таксономическое разнообразие их падало до 6–7 видов [Запорожец и др., в печати].

Заключение

В данном обзоре и в других публикациях в той или иной степени затронуты важнейшие биотические события фанерозоя и их роль в эволюции биосферы практически на всех основных рубежах ее перестроек. В меньшей степени (кроме климата) было уделено внимание абиотическим событиям на этих же рубежах и прежде всего вулканизму. Его роль в эволюции биосферы предполагается рассмотреть в итоговых материалах проекта в 2006 г. Однако уже сейчас, еще до полного завершения исследований, можно прийти к единственному заключению. Важнейшим фактором эволюции биосферы в фанерозое был климат. Он в значительной степени выступал и как регулятор масштабов вымираний и появлений новаций в органическом мире. Что касается непосредственных причин изменений климата, то они могут быть различными, начиная от внеземных (планетарных) и “тепловой машины” планеты и кончая палеоокеанографическими и палеогеографическими условиями, регулирующими тепло- и влагоперенос в пределах биосферной оболочки Земли. Импактные события фанерозоя, на что уже было обращено внимание, играли также существенную, но не решающую роль в эволюции биосферы. Эти события воздействуют на биоту Земли весьма избирательно и не носят глобального характера. В океанах они могут оказывать катастрофическое воздействие на биоту фотического слоя, особенно карбонатную. Это явление может быть с успехом использовано (и используется) при установлении границ между подразделениями региональных и общей стратиграфических шкалы и их латеральном прослеживании.

РАННЕПАЛЕОЗОЙСКИЙ ЛЕДНИКОВЫЙ ПЕРИОД И БИОСФЕРНЫЕ СОБЫТИЯ ПОЗДНЕГО ОРДОВИКА

Н.М. Чумаков

Введение

Позднеордовикский биотический кризис был вторым в фанерозое по своим масштабам после пермо-триасового. Большинство исследователей рассматривало и продолжает считать этот кризис целиком, как результат великого хирнантского оледенения. Это объясняется тем, что палеонтологи основное внимание обращали на динамику изменений разнообразия морских организмов в момент кризиса и после него, а также на сопровождавшие его биосферные события. Внимание же палеоклиматологов и геологов было направлено на поиск причин оледенения. Поскольку в ордовике предполагается очень высокое содержание CO_2 в атмосфере, оледенение нельзя традиционно объяснить снижением парникового эффекта. В настоящее время накопились новые палеонтологические, геологические и геохимические данные, которые детализируют историю оледенений, динамику стабильных изотопов и изменения разнообразия биоты. Их обзор показывает, что хирнантское оледенение было наиболее значительным, но не единственным событием в течение раннепалеозойского ледникового периода, и это позволяет несколько иначе взглянуть на динамику климатических и биотических событий и их природу.

Геологический фон раннепалеозойских биотических событий

Палеогеография. В позднем ордовике, судя по многочисленным палеогеографическим реконструкциям, которые подтверждены палеомагнитными, тектоническими и палеоклиматическими данными, на Земле существовали четыре континента: Лаврентия (Северная Америка), Восточная Европа (Балтия), Сибирь и огромная Гондвана, включавшая все остальные древние континенты [Golonka et al., 1994; Dalziel, 1997; Smith, Pickering, 2003; Scotese, 2000; Kheraskova et al., 2003] и др. В деталях перечисленные реконструкции отлича-

ются друг от друга, но в основном они довольно близки между собой. Согласно этим реконструкциям, западная часть Гондваны, включавшая Африку и Южную Америку ("Западная Гондвана"), находилась в высоких и средних широтах Южного полушария, а современная северная Африка – в районе Южного полюса. Восточная Гондвана (Индия, Антарктида, Австралия, микроконтиненты современной восточной и южной Азии) располагалась в низких широтах по обе стороны от экватора (рис. 1). Океаны Япетус и Палеоазиатский (Палеотетис) отделяли Гондвану от Лаврентии, Балтии и Сибири. Три последних континента образовывали сравнительно тесно расположенную группу, частично обрамленную зонами субдукции и вулканическими дугами. Зоны субдукции, вулканические дуги и ряд микроконтинентов, включая кандомские, казахские, монгольские и китайские, окаймляли северо-западный край Гондваны, а также располагались в пределах Палеоазиатского океана [Kheraskova et al., 2003]. Огромный океан Панталас, представлявший океаническое полушарие Земли, омывал перечисленные континенты, составлявшие континентальное полушарие. Последнее было, по-видимому, окаймлено зонами субдукции, которые отделяли его от Панталасса.

Поздний ордовик характеризовался в целом достаточно высоким уровнем моря [Кунин, 1983; Сеславинский, 1995; Walliser, 1995] и др. Временное его снижение происходило лишь во время оледенений. В доледниковый и межледниковые интервалы в пределах платформ существовали обширные шельфовые и внутренние эпиконтинентальные моря и проливы, покрывавшие в карадокке до 30–40% площади континентов. Это соответствует приблизительно стоянию уровня моря на 150–200 м выше современного.

Тектонические события и магматизм. В течение ордовика Япетус постепенно сужался, а в середине и конце ордовика произошла раннекаледонская таконская коллизия Лаврентии с вулканической дугой, которая располагалась к юго-востоку от нее в пределах Япетуса. Раннекаледонская фаза складчатости

проявилась также на северной (ныне юго-западной) активной окраине Сибири и на ряде микроконтинентов будущего Казахстана. Окончательное замыкание европейской ветви Япетуса произошло существенно позднее, в середине и конце силура, в результате главной позднекаледонской арденской коллизии Лаврентии и Балтии. Коллизия сопровождалась весьма интенсивной складчатостью и горообразованием. Достаточно ярко арденская фаза тектогенеза проявилась, кроме того, на микроконтинентах Казахстана и Монголии, на севере и юго-востоке будущего Китая, на востоке Австралии.

Каледонский тектогенез сопровождался очень интенсивным известково-щелочным вулканизмом островных дуг и краевых вулканических поясов, максимум которого приходился на карадокский и ашгиллский века [Хаин, Сеславинский, 1994]. Следы этих эксплозивных извержений являются многочисленные прослои пеплов в карадокских и ашгиллских отложениях Лаврентии, Балтии, Китая и Аргентины [Huff et al., 1992, 1996; Su, 2004; Barnes, 2004]. Каледонский тектогенез сопровождался также усилением процессов метаморфизма и гранитообразования, а мантийный вулканизм, судя по сокращению количества позднеордовикских-раннесилурийских офиолитов, несколько ослабел [Хаин, Сеславинский, 1994].

Раннепалеозойский ледниковый период

Великое оледенение в конце ашгилла (хирнантии) было максимальным, но не единственным оледенением в раннем палеозое. Очевидно, оледенение началось в среднем карадоке, а достоверно установлены следы оледенений в позднем лландовери и раннем венлоке. Таким образом, ледниковые события повторялись в течение 18 или даже 25 млн лет. Поэтому этот интервал с полным основанием можно именовать раннепалеозойским ледниковым периодом. В отличие от других фанерозойских и многих протерозойских оледенений ордовикские и силурийские оледенения были достоверно установлены и изучены сравнительно недавно, три–четыре десятилетия назад. Хотя указания на раннепалеозойские ледниковые отложения неоднократно появлялись в печати в XIX в. и первой половине XX в., позже все они не подтвердились, за исключением тиллитов Пакхуис свиты Столовой горы, которые условно были отнесены первоначально к силуру и рассматривались как локальные образования [Дю Тойт, 1957]. Первое краткое сообщение о широком распространении силурийских ледниковых отложениях в северной Аргентине и Боливии появилось в середине XX в. и прошло практически незамеченным.

В начале 60-х годов на основании биогеографического изучения фауны ордовика было намечено вероятное местонахождение полярной области и шапок в западной Африке [Spjeldnaes, 1961]. Предсказание это вскоре было подтверждено геологическими съемками и многочисленными описаниями позднеордовикских ледниковых отложений французскими геологами в Сахаре. Результаты этих исследований были суммированы в сводных работах [Beuf et al., 1971; Deynoux, Trompette, 1981]. Палеомагнитные данные подтвердили высокоширотное расположение ледников [Runcorn, 1959; Morel, Irving, 1978] и др. В настоящее время следы позднеордовикских оледенений обнаружены и изучены во многих регионах мира. Этим оледенениям и связанным с ними событиям посвящено множество публикаций. В меньшей степени изучены силурийские оледенения. В данной работе основное внимание уделено хирнантскому оледенению, поскольку именно к нему приурочен главный биотический кризис раннего палеозоя.

Распространение ледниковых отложений. Наиболее широкое развитие верхнеордовикские ледниковые отложения имеют в Северной Африке (см. рис. 1), где они прослежены на огромной территории от Марокко на севере до Нигерии на юге [Konate et al., 2003] и от Мавритании на западе [Deynoux, Trompette, 1981] до Ливии на востоке [Moreau et al., 2004]. В пределах этого огромного региона (3000х5500 км) ледниковые отложения выполняют синеклизу Таудени, обрамляют склоны поднятий Ахагар, Аир, Тибести и частично распространяются в Ливийские впадины [Biju-Duval et al., 1981; Hambrey, Harland, 1981; Moreau et al., 2004], Чад и северо-восточный Судан [Semtner, Klitzsch, 1994]. Восточнее верхнеордовикские ледниковые отложения обнаружены в Египте, изучены на западе Аравии [Vaslet, 1990] и в Турции [Monod et al., 2003]. Отмечены они также в Иордании и на Синае [Armstrong et al., 2003], и, по-видимому, присутствуют в Эфиопии [Saxena, Assefa, 1983]. В 70–80-ые годы XX в. было установлено, что на юге Африки ледниковые отложения серии Столовой горы, известные с начала века, тоже имеют позднеордовикский возраст [Sohnge, 1984].

Целый ряд местонахождений ледниковых отложений был установлен в пределах кадомских (вендско-раннекембрийских) массивов (микроконтинентов) Южной и Центральной Европы [Linnemann et al., 2004] – Иберия (Испания, Португалия), Арморика (Нормандия), Саксо-Тюрингия (Германия), Тепла-Баррандия (Чехия), Сардиния [Ghienne et al., 2000]. Предполагается, что в ордовике все эти микроконтиненты располагались на перигондванском шельфе Северной Африки. Раннепалеозойские ледниковые отложения отме-

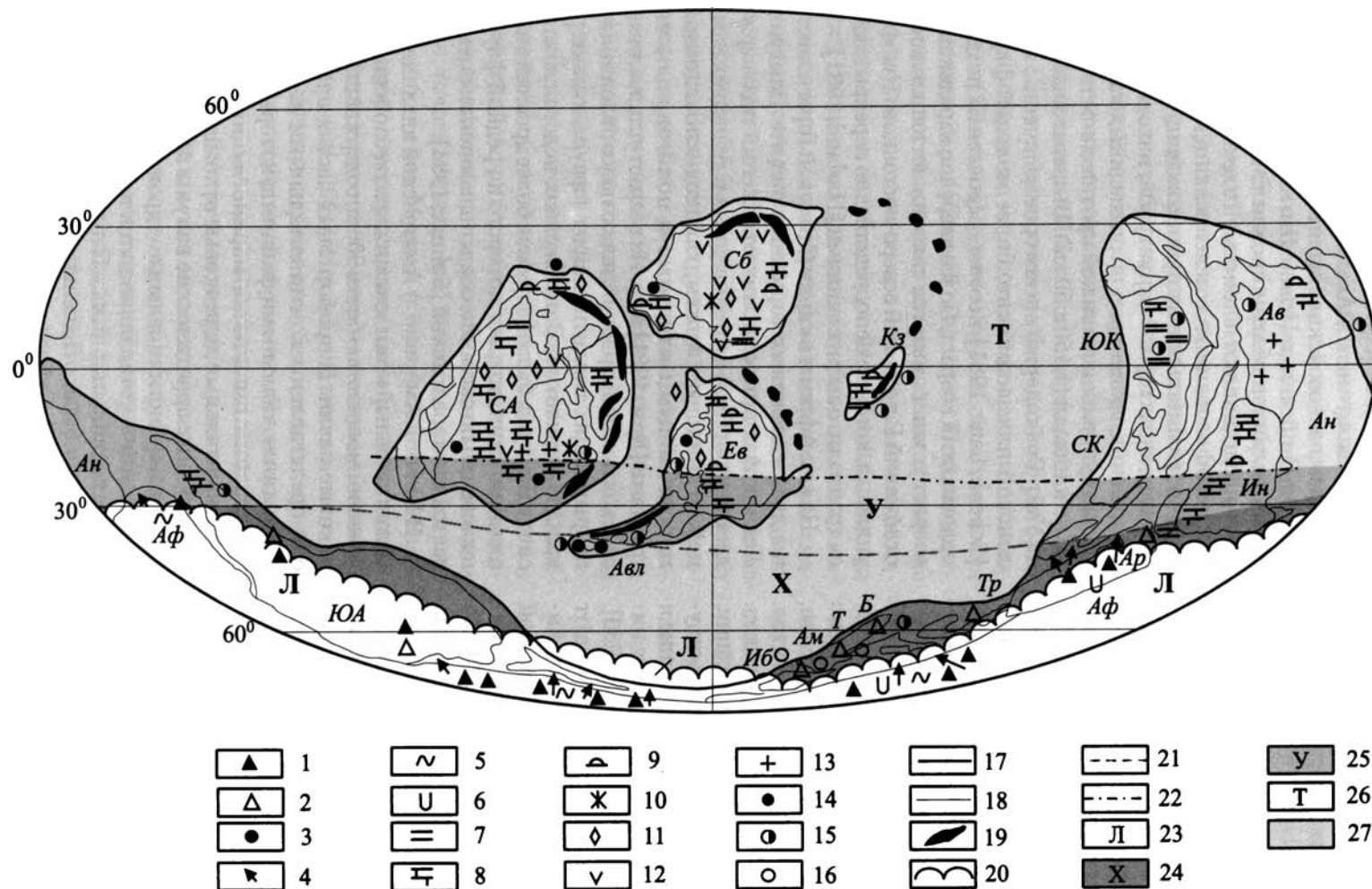


Рис. 1. Расположение континентов и климатическая зональность в позднем ордовике [Атлас..., 1968; Корень, Попов, 1996; Кузнецов, 2000; Региональная..., 1960; Ронов и др., 1984; Douglas, 1972; Hambrey et al, 1981; Scotese, 2000; Zhang et al., 2000] и др.

1–3 – отложения: 1 – ледниковые, 2 – ледниковые и мариногляциальные, 3 – морские, мариногляциальные и ледовые; 4 – направления движения ледников; 5 – гляциодислокации; 6 – ископаемые трог; 7 – черные сланцы; 8 – карбонатные платформы; 9 – рифы; 10 – красноцветы; 11 – доломитовые пачки; 12 – гипсы и ангидриты; 13 – соли; 14 – тепловодная брахиоподовая фауна; 15 – хирнантиевая фауна; 16 – обедненная хирнантиевая фауна; 17 – контуры континентов: СА – Лаврентия (Северная Америка), СБ – Сибирь, ЕВ – Восточная Европа (Балтия), КЗ – Казахстан, АВЛ – Авалония, Гондвана (АН – Антарктида, АФ – Африка, ЮА – Южная Америка, ИБ – Иберия, АМ – Армория, Т – Тюрингия; Б – Богемия, ТР – Турция, АР – Аравия, СК – Северный Китай, ЮК – Южный Китай, ИН – Индия, АВ – Австралия); 18 – современные контуры континентов и микроконтинентов; 19 – молодые горные сооружения; 20–22 – границы климатических поясов: 20 – ледникового и холодного, 21 – холодного и умеренного, 22 – умеренного и теплого; 23–26 – климатические пояса: 23 – ледниковый (Л), 24 – холодный (Х), 25 – умеренный (У), 26 – теплый (Т); 27 – Мировой океан

чены также на востоке Северной Америки [Hambrey et al., 1981], на Ньюфаундленде и в Новой Шотландии, то есть в пределах предполагаемого ордовикского микроконтинента Авалония.

Широким распространением ледниковые отложения конца ордовика и нижнего силура пользуются в Южной Америке [Hambrey et al., 1981; Crowell, 1999 и др.]. Они широко развиты во впадинах Амазонской, Паранаиба и Парана, в восточной краевой зоне и предгорьях Анд [Crowell, 1999, Diaz-Martinez et al., 2003] и др.

Свидетельства, возраст и палеогеография оледенений. В пределах Западной и Северной Африки, на Аравийском полуострове преобладал комплекс континентальных ледниковых отложений, в котором наряду с набором типичных тиллитов широко развиты флювиогляциальные, озерно-ледниковые, перигляциальные и эоловые отложения. Их ледниковый генезис надежно устанавливается по обильным следам ледниковой абразии (полированное, штрихованное и изборозженное ложе, “бараньи лбы”, гляциодислокации, ископаемые трог, граненые и штрихованные камни), по наличию эратических обломков, дропстоунов, озоз, ископаемых котлов, полигональных грунтов, клиньев, пинго и других текстурных признаков. Характерны также ассоциирующиеся с ними фации. О покровном характере оледенений свидетельствует их широкое территориальное распространение и приуроченность к одному стратиграфическому интервалу [Deynoux, Trompette, 1981; Deynoux, 1985]. Фациальные и текстурные признаки указывают на веерообразное, центробежное движение ледников из внутренних районов Западной и Северной Африки, а также Аравии к окраинам Западной Гондваны [Deynoux, Ghienne, 2004; Vaslet, 1990]. По периферии ледниковой области – в Марокко, на севере Алжира, в Ливии, Турции и на востоке Аравии – континентальные ледниковые отложения переслаиваются с мариногляциальными [Monod et al., 2003; Moreau et al., 2004] и постепенно почти целиком замещаются ими (см. рис. 1). На европейских кондомских микроконтинентах, примыкавших к Северной Африке, преобладают мариногляциальные отложения [Hamoumi et al., 1981; Dore, 1981; Robardet, 1981; Fortuin, 1984; Brenchley et al., 1991; Linnemann et al., 2004]. Для них характерны типичные диамиктовые структуры и текстуры, рассеянные эратические и штрихованные камни в тонкослоистых фациях – дропстоуны (следы айсбергового разноса), переслаивание с морскими отложениями, содержащими фаунистические остатки. Характерна выдержанность стратиграфического положения этих отложений на большой территории. По минералогическим и геохимическим признакам, U/Pb возрасту обломочных цир-

конов для некоторых из этих отложений устанавливаются североафриканские источники сноса [Linnemann et al., 2004].

На востоке Северной Америки в пределах части микроконтинента Авалония тоже преобладают нижнепалеозойские мариногляциальные отложения. В пределах Новой Шотландии известна пачка тиллитов вблизи кровли свиты Галифакс. Они представляют слоистые галечные сланцы, метаморфизованные в зеленосланцевой фации. Мариногляциальное их происхождение подтверждается характерной структурой, находками эратических, граненых и штрихованных камней и дропстоунов, значительной протяженностью пачки по площади (>150 x 50 км). Вышележащая свита Уайт-Рок содержит некоторое количество карадокской или, возможно, более молодой фауны [Schenk, Lane, 1981], поэтому вероятен их позднеордовикский возраст. Более уверенно карадокский возраст устанавливается для мариногляциальных отложений Гандер-Бей северо-восточного Ньюфаундленда, которые непосредственно перекрываются граптолитовыми сланцами [Harland, 1981].

На юге Африки в серии Столовой Горы известны два ледниковых горизонта в свите Пакхуис. Ледниковая природа этих отложений подтверждается наличием штрихованных и граненых камней, ледниковым ложем, гляциодислокациями, морозобойными клиньями и полигональными грунтами [Rust, 1981] и др. Их возраст устанавливается как поздний ордовик, поскольку в отложениях покрывающих тиллиты, найдена фауна, характерная для хирнантия. В отложениях подстилающих свиту Пакхуис, был обнаружен более древний тиллит Хангклин, возраст которого по редкой фауне и косвенно по скорости осадконакопления оценивается как карадокский [Sohnge, 1984].

В Южной Америке, в Амазонской впадине известен сложный комплекс нижнепалеозойских отложений мощностью более 900 м, содержащий ледниковые пачки. В прибортовых частях впадины они представлены континентальными ледниковыми и аллювиальными фациями, которые в центре впадины сменяются мариногляциальными. Континентальные ледниковые отложения содержат крупные эратические валуны пород фундамента, а мариногляциальные – дропстоуны. В разрезе впадины устанавливаются по меньшей мере четыре ледниковых цикла. Первоначально все эти отложения были отнесены к лландовери [Grahп, Caputo, 1992]. Сейчас, когда фауна раннего лландовери, в том числе граптолиты, обнаружены в середине этого разреза, стало ясно, что большая нижняя часть отложений относится к ордовику, скорее всего к верхнему [Rocha-Campos, 1981]. Вышележащие части разреза, тоже содержащие пачки тил-

литов, естественно принадлежат нижнему силуру. Сходная картина наблюдается в предгорьях Анд, где нижнепалеозойские ледниковые отложения протягиваются почти непрерывным поясом от Эквадора до Аргентины. Долгое время они относились к нижнему силуру, но сейчас, непосредственно над тиллитами формации Дон Браулио в Аргентине, были обнаружены брахиоподы *Hirnantia sagittifera* и дальманеллиды, а немного выше – граптолиты верхней зоны хирнантия *Normalograptus persculptus* [Marshall et al., 1997]. Это указывает на ашгильский возраст оледенения. Тиллиты, вскрытые бурением в бассейне Парана, видимо, тоже принадлежат верхнему ордовика.

В юго-западной Боливии и прилегающих районах Перу и Аргентины на большой территории распространена мариногляциальная свита Канканири (Cancaniri), ранее известная как свита или тиллиты Запла [Crowell et al., 1981]. Она несогласно налегает на ордовикские отложения, на юге – на тремадокские, а на севере – на карадокские. Мощность свиты колеблется от 21 до 1400 м. Иногда она целиком, иногда частично сложена массивными, слоистыми или градиационнослоистыми тиллитами, содержащими эрратические и штрихованные камни до 150 см в поперечнике. Многие из этих валунов были принесены с юга, востока или запада. В свите обнаружены средне- и поздне-лландоверийские, а также ранневенлокские хитинозоа и акритархи. Покрывают свиту Канканири фаунистически охарактеризованные отложения лудловского возраста.

Динамика позднеордовикских оледенений. В классической области своего развития, в Северной и Западной Африке, нижнепалеозойские ледниковые отложения датируются поздним ашгиллом или, точнее, хирнантием. В наиболее полных разрезах бассейна Мурзак (Ливия), которые характеризуют северную проксимальную область оледенения, выделяются пять ледниковых событий [Moreau et al., 2004]. Находки хитинозоа позволяют датировать первые два сближенных ледниковых события началом хирнантия. Затем фиксируется значительный межледниковый эпизод, сменяющийся третьим умеренным наступлением ледников. За ним последовала четвертая главная ледниковая фаза, отложения которой распространены, по-видимому, по всей северной Гондване. Отступление ледников этой фазы неоднократно прерывалось осцилляциями. Последнее, пятое наступление ледников было наименьшим и ограничивалось современной параллелью 25°. В пределах бассейна Мурзак оледенение закончилось незадолго до конца хирнантия, постледниковые отложения которого были перекрыты черными граптолитовыми сланцами раннего лландовери.

Таким образом, в Северной Африке оледенение состояло как минимум из пяти ледниковых циклов и продолжалось почти весь хирнантский век, длительность которого приблизительно оценивается сейчас в 2 млн лет [Gradstein et al., 2004]. В ледниковых разрезах хирнантия в юго-восточной Турции устанавливаются четыре ледниковых цикла [Monod et al., 2003], а в Аравии – три [Vaslet, 1990]. Неодинаковое число ледниковых циклов в разных частях одного региона явно связано с различной полнотой разрезов, поэтому логично считать, что в Северной Африке и в примыкавших к ней районах их было не менее пяти. Если предположить, что ледниковые циклы хирнантия, установленные в Африке, соответствуют главным циклам Миланковича в 100 тысяч лет, существование которых в позднеордовикское-раннесилурийское время подтверждается изучением ритмичной слоистости в солях Западной Австралии [Williams, 1991], то суммарная длительность оледенения составляла никак не менее 0,5 млн лет. В публикациях приводились сходные оценки от 0,5 до 1 млн лет [Brenchley et al., 1994]. Наименьшая оценка длительности оледенения – 0,2 млн лет основана, по-видимому, на неполных разрезах, в которых фиксируются лишь два ледниковых цикла [Sutcliffe et al., 2000].

В тех случаях, когда имеются достаточные фаунистические данные, хирнантский возраст устанавливается и для мариногляциальных отложений европейских микроконтинентов – Центральная Португалия [Brenchley et al., 1991]; Тюрингия [Linnemann et al., 2004]; северо-западная Испания [Robardet, 1981]. В других случаях, когда фаунистических данных недостаточно, они не противоречат хирнантскому возрасту оледенения.

Широко распространены представления о двух ледниковых циклах в хирнантии. Они базируются на том, что в разрезах позднего ордовика наиболее ярко выражены две регрессии и два изотопных максимума $\delta^{13}\text{C}$. Эти события трактуются как гляциоэвстатическое и геохимическое отражение двух оледенений [Brenchley et al., 1994; Marshall et al., 1997; Wang et al., 1997; Harris et al., 2004] и др. Однако в результате новых более детальных исследований установлены четыре изотопных экскурса $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в Балтийском регионе, которые трактуются как отражение четырех ледниковых событий [Kaljo et al., 2003]. Эти представления лучше согласуются с кривыми колебания уровня моря на востоке Канады (о-в Антикости). При изучении разрезов ашгиллских мелководных рифовых комплексов этого региона устанавливаются три регрессии, прерывавшие их рост [Corrigan, 2001]. С первой, непосредственно предшествующей хирнантию (приблизительно конец зоны *pacificus*), связано вымирание рифов ричмондского типа. Вторая регрессия

и вымирание рифов относятся к концу граптолитовой подзоны *Normalograptus extraordinarius*. Третья регрессия, сопровождавшаяся наиболее сильным вымиранием рифов, приурочена к концу граптолитовой зоны *Normalograptus persculptus*. Другие исследования показали, что в позднем ашгилле здесь произошло пять [Long, 1993] или даже более регрессий, которые могут быть связаны с отдельными эпизодами оледенений [Zhang, Barnes, 2002]. В последней из упомянутых работ, основанной на детальном изучении конодонтовых биофаций, устанавливаются две крупные хирнантские регрессии с амплитудами около 30 м, которые прерывались несколькими трансгрессиями с меньшими амплитудами (от 10 до 20 м). Можно предполагать, что меньшие из колебаний уровня моря соответствуют ледниковым событиям небольшого масштаба, например, расширениям или сокращениям ледниковых покровов, хотя нельзя исключить, конечно, что они связаны с тектоническими колебаниями в соседней зоне активной каледонской складчатости.

По характеру фациальных изменений на карбонатных платформах района Осло гляциостатическое снижение уровня моря в хирнантии оценивается значительно большими цифрами – 50–100 м [Brenchley, Newall, 1980]. Еще большей цифрой – 240 м определяется величина гляциостатической регрессии хирнантия по глубине вреза ледниковых долин в Анти-Атласе [Villas et al., 2004]. Приведенная цифра согласуется с оценкой объема льда в ашгильских ледниках, сделанной теми же авторами. Следует, впрочем, отметить, что в этих подсчетах не учитывалась возможность существенного переуглубления выводными ледниками трогов в пределах шельфов. Определение же объемов льда производится лишь очень приблизительно.

Во внеледниковых областях хирнантское оледенение проявилось в обмелении шельфов и прерывах в осадконакоплении [Brenchley, Newall, 1980; Dahlqvist, Calner, 2004] и др., а на берегах, сложенных карбонатами, сопровождалось иногда их закарстованием [Bergu, 2003]. Одновременно с ледниковым максимумом произошло охлаждение вод океана и экспансия умеренно холоднолюбивой хирнантской фауны в низкие широты [Brenchley et al., 1995]. Это подтверждается значениями $\delta^{18}\text{O}$ в карбонатах и палеоокеаническими моделями. С определенными допущениями эти авторы оценивают снижение температуры для тропических палеоширот Балтийского района на 10°C , то есть до $12\text{--}16^\circ\text{C}$ [Tobin, Bergstrom, 1997, 2002]. До начала оледенений, в раннем и среднем карадоке, возможные пределы температуры тропических вод оцениваются в $22\text{--}33^\circ\text{C}$, а наиболее вероятной считается температура около $26\text{--}27^\circ\text{C}$. Даже если эти

цифры преувеличены, их динамика, по-видимому, верно отражает общую тенденцию температурных изменений.

Для понимания сложной динамики климатических изменений во время оледенений важно учесть, что в среднем ашгилле оледенению предшествовало существенное потепление. В это время в высоких южных широтах на севере Африки и на микроконтинентах южной и центральной Европы, то есть на территории будущего оледенения, накапливались органогенные известняки и обитала теплолюбивая фауна [Boucot et al., 2003], распространившаяся сюда из тропической Лаврентии, Южного Китая и Дальнего Востока [Fortey, Cocks, 2004]. Теплолюбивая фауна (коралловые и строматопоровые рифы) была характерна для Лаврентии и Балтии и в раннем ашгилле, но в высоких южных широтах климат в это время был умеренно холодным, на что указывает состав мшанковых биогерм [Cherns et al., 2004].

Хирнантский возраст оледенения особенно хорошо устанавливается для Северной Африки. В центрах же оледенения, например, во внутренних районах Африки и на некоторых других участках огромной области, охваченной оледенением, их длительность могла, по-видимому, быть и больше. К сходным выводам склоняется ряд исследователей. В частности, основываясь на интерпретации глубоководных фаций стратотипического разреза ашгиллия, некоторые предполагают, что оледенение началось несколько раньше хирнантия, в конце разетия [Armstrong, Coe, 1997]. Не исключено, что и на Аравийском полуострове оледенение закончилось несколько позже, в начале лландовери [Vaslet, 1990]. На то, что оледенение местами закончилось в это время, возможно, указывают находки рассеянных камней в гемипелагических отложениях рудания юго-восточной Англии [Zalasiewicz, Taylor, 2001], которая в раннем силуре входила в группу авалонских микроконтинентов.

Предположения о том, что раннепалеозойский ледниковый период начался в Северной Африке в карадоке, появлялись неоднократно [Deуноих, Trompette, 1981, Crowell, 1999; Ghienne, 2003] и др. Высказывалось, в частности, мнение, что в Анти-Атласе, на юго-западе Марокко, оледенение началось в раннем или среднем карадоке [Destombes et al., 1985; Hamoumi, 1999] и др. В последние годы предположения о среднекарадоком оледенении получили существенное подкрепление изотопными данными и палеоокеанологическими построениями. В среднем карадоке на разных континентах (формации Chatfieldian-Turinian на западе США, Keilian в Прибалтике) была выявлена заметная (около $2\text{--}3^\circ/\text{‰}$) положительная аномалия $\delta^{13}\text{C}_{\text{крб}}$, иногда сопровождавшаяся аналогичной

аномалией $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$, понижением уровня моря и фаунистическим кризисом [Nielsen, 2003; Ainsaar et al., 2004; Ludvigson et al., 2004; Saltzman, Young, 2005]. Поэтому, по аналогии с ледниковыми, эвстатическими и изотопными событиями в хирнантии, делается предположение о возможности оледенений в середине карадока. Это предположение хорошо согласуется с появлением в середине карадока на юге Канады, в тропическом поясе, умеренно-тепловодных известняков [Tobin, Walker, 1997], а вдоль западного и юго-восточного побережья Лаврентии – апвеллингов, связанных с усилением термогалинной циркуляции [Pope, Steffen, 2003]. Таким образом, накопилось достаточно фактов, свидетельствующих о том, что раннепалеозойский ледниковый период начался со среднего карадока.

Климат, предшествовавший среднекарадокскому оледенению, был весьма теплым, если судить по характеру и разнообразию фауны, а также высоким палеотемпературам морских вод в низких широтах в среднем карадоке – между 23 и 33° С [Yarr, 1998; Tobin, Bergstrom, 2002].

Климатическая зональность в позднем ордовике. Признаки широтной биотической дифференциации, которая указывает на существование климатической зональности, отмечаются уже с начала ордовика [Розман, 1977]. С раннего аренига и до раннего карадока низкие палеошироты характеризовались повышенным, по сравнению с высокими широтами, разнообразием граптолитов, присутствием кораллов и цефалопод [Hertmann et al., 2004]. Снижение разнообразия граптолитов и трилобитов в раннем карадоке началось в высоких палеоширотах раньше, чем в низких [Achab et al., 2004], что явно указывает на климатическую природу биотических изменений. Уже в раннем ашгиле намечается отчетливая приуроченность ассоциаций тепловодных брахиопод и кораллов к низким палеоширотам, а холодноводных брахиопод к высоким южным. В хирнантии область развития тепловодных ассоциаций брахиопод существенно сократилась, и очень широкое развитие в средних и низких палеоширотах получила хирнантиевая ассоциация. В обобщенном виде она распространялась до южных высоких палеоширот [Корень, Попов, 1996]. Очень отчетливое широтное распространение имели в позднем ордовике кораллы [Лелешус, 1997]. Наиболее богатый кораллами пояс располагался в северных низких палеоширотах. Он протягивался от северной части Северной Америки, через Сибирь до Казахстана и Китая. В низких южных палеоширотах кораллы были многочисленны, но не столь разнообразны, в средних южных палеоширотах они были редки и однообразны, а в высоких – отсутствовали. Распространение конулярий в позднем ордовике тоже обнаружива-

ет широтную и климатическую зависимость. У высокоширотных окраин Гондваны, от Армории до Турции, была распространена холодноводная их ассоциация, а в Балтийском регионе, в средних и низких широтах – тепловодная [Vihlasova, 2004].

Еще более определенно климатические пояса в позднем ордовике устанавливаются по литологическим индикаторам климата. Несомненно, что в результате чередования оледенений и межледниковий конфигурация климатических поясов на Земле в течение раннепалеозойского ледникового периода существенно и неоднократно изменялась. Однако по причине недостаточного стратиграфического расчленения и слабой фацальной изученности ледниковых разрезов история климатических поясов сейчас не может быть восстановлена последовательно и в деталях для каждого ледникового и межледникового эпизода. Климатическую зональность можно реконструировать только для позднеордовикской эпохи в целом, то есть приблизительно, в осредненном виде. Поэтому на рис. 1 одновременно суммируется ситуация и оледенений, и межледниковий. В высоких широтах схема, в первую очередь, отражает хирнантский ледниковый максимум и максимальное распространение ледниковых отложений, а в низких широтах – связанное с межледниковыми эпизодами максимальное распространение климатических индикаторов теплого аридного климата. Поэтому, в результате осреднения на схеме сужен умеренный пояс, не имеющий ярких литологических показателей. Тем не менее, на схеме палеоклиматической реконструкции для позднеордовикской эпохи можно различить четыре климатические зоны.

В высоких южных и части средних широт располагался ледниковый пояс (см. рис. 1, Л). Ледниками была покрыта почти вся Африка, юго-западная часть Малой Азии, западная часть современной Аравии, северо-восточная Бразилия, запад Боливии и прилежащие районы Перу и Аргентины в Южной Америке. Во внутренних континентальных районах Гондваны во время хирнантского максимума ледники простирались до 40° ю.пш. (Аравия), а местами до 30° ю.пш. (современная Южная Африка). В более высокие широты отступал край ледникового пояса в Западной Африке (75–85° ю.пш.), вблизи которой южный берег океана Япетус глубоко вдавался в Гондвану. Вдоль этого берега, по-видимому, получили широкое развитие лежащие на дне и плавающие шельфовые ледники. Эти и другие ледники по выводным долинам двигались на север и, образуя фиорды, разгружались в моря, формируя зону проксимальных и айсберговых (дистальных) мариногляциальных отложений. Последняя охватывала современный запад Южной Америки, европейские кандомские

микроконтиненты, Турцию и, частично, Аравию. Между ледниковыми покровами и областью мариногляциальных отложений существовала широкая переходная зона, обусловленная осцилляциями края ледников и шельфовых ледников. Разрезы этой зоны характеризуются переслаиванием пачек ледниковых, мариногляциальных и морских отложений. Более расплывчатым был переход от мариногляциальных к чисто морским отложениям. Он определялся ареалом разноса обломочного материала айсбергами и морскими льдами, как многолетними, так и сезонными. Северную границу этого ареала обозначают, по-видимому, мариногляциальные или ледовоморские тиллоиды Новой Шотландии и северного Ньюфаундленда. Как уже отмечалось, предполагают, что эти террейны входили в состав микроконтинента Авалония. Зоны мариногляциальных, айсберговых и ледовоморских отложений составляли холодный климатический пояс (см. рис. 1, X) Северная его граница располагалась приблизительно между 30 и 40° ю.пш.

К северу от холодного пояса в юго-восточной части Лаврентии и на юго-западе Европейской платформы намечается зона развития “прохладных известняков” (cool limestones), для которых были характерны мшанковые и пелециподовые биогермы и биостромы. В ее пределах нет ясных признаков ни холодного, ни теплого климата. Условно эта зона, располагавшаяся приблизительно между 30–40° и 20–25° ю.пш., выделяется нами в качестве пояса умеренного климата (см. рис. 1, У)

В низких широтах обоих полушарий, приблизительно от 20° ю.пш. до 30° с.пш., располагался пояс теплого климата (см. рис. 1, Т), в котором формировались известняковые, и, частично, доломитовые карбонатные платформы и коралловые рифы. Среди них местами накапливались соли (юг Северной Америки, запад Австралии), а в ряде районов встречаются гипсы и ангидриты (Сибирь, Канадский Архипелаг, юг Северной Америки). Это указывает на то, что климат теплого пояса в позднем ордовике частично был аридным. Во время максимума оледенений средняя температура в теплом поясе, как уже упоминалось, по-видимому, снижалась на 10°C [Brenchley et al. 1994] и это похолодание сопровождалось экспансией хирнантской фауны к экватору [Tobin, Walker, 1997, Brenchley et al. 1995]. Для эпиконтинентальных морей этого пояса были характерны аноксические условия и в них накапливались черные сланцы (Ю. Китай, Казахстан, Таймыр, северо-запад Лаврентии). Особенно широкое развитие черные граптолитовые сланцы получили во время послеледниковой трансгрессии, в конце хирнантия и начале лландовери, когда они очень быстро распростра-

нились почти на всю Западную Гондвану, от Южной Америки до Аравии.

О климатических условиях, существовавших в позднем ордовике в средних и высоких северных широтах, судить трудно, поскольку там, согласно существующим палеогеографическим реконструкциям, континентов не было и располагался Панталласс.

Судя по ограниченному распространению ледниковых отложений, оледенение в карадокский век имело значительно меньшие масштабы по сравнению с хирнантским оледенением. Следы карадокских оледенений предполагаются, главным образом, в Западной Африке, а также на Ньюфаундленде. В первом случае оледенение было приурочено к высоким палеоширотам и, по-видимому, представляло сравнительно небольшие полярные шапки. Дистальные карадокские ледниковые отложения Ньюфаундленда тоже могли отлагаться в высоких или средних палеоширотах.

Возраст и динамика силурийских оледенений. Перейдем к климатическим изменениям, которые произошли после великого хирнантского оледенения. Не исключено, что оледенения, достигшие максимума в хирнантии, местами могли завершиться в самом начале лландовери. Имеются, например, указания на присутствие в Северной Африке следов более поздних силурийских ледниковых отложений – среднего-позднего лландовери [Anonym, 1964]; раннего силура [Semtner, Klitzsch, 1994]. Хотя детальных описаний этих отложений опубликовано не было, и эти указания в литературе, как правило, игнорируются, необходимо о них упомянуть, так как подтверждены и широко известны следы значительных силурийских оледенений в Южной Америке, а за её пределами имеются некоторые косвенные данные о них.

В западной части Южной Америки развита уже упоминавшаяся мощная ледниковая свита Канканири (до 1440 м), которая состоит из глубоководных дистальных турбидитов и черных сланцев, содержащих пачки массивных тиллитов и градационных, переотложенных обломочными потоками тиллитов. В свите обнаружены хитинозои, которые позволяют отнести вмещающие отложения к средней и верхней части лландовери – аэронии и теличию [Diaz-Martinez, Grahn, 2004]. Ранее в нижней части свиты отмечались находки ордовикской фауны, и свиту частично относили к ордовику. Сейчас установлено, что ордовикская фауна является переотложенной. Важно отметить, что в низких палеоширотах с ледниковыми эпизодами в раннем и позднем аэронии совпадают положительные аномалии $\delta^{13}\text{C}_{\text{крб}}$ и $\delta^{18}\text{O}$, а также эвстатические понижения уровня моря [Azmy et al., 1998].

Имеются также указания на находки комплекса акритарх, указывающего на венлокский возраст части свиты Канканири [Crowell et al., 1981]. Данные о существовании венлокского оледенения хорошо согласуются с седиментационными и биотическими событиями, а также с изотопными максимумами $\delta^{13}\text{C}_{\text{крб}}$ и $\delta^{18}\text{O}$ и эвстатическими понижениями уровня моря, которые установлены в начале венлока в разрезах многих низкоширотных областей Земли [Wenzel, Joachimski, 1996; Kaljo et al., 1997; Azmy et al., 1998] и которые были названы событием Иревикен ("Ireviken") [Munnecke et al., 2003; Calner et al., 2004]). Признаки этого события, как и упоминавшихся лlandoверийских, фиксируются в Канаде, Англии, Скандинавии, Прибалтике и Подолии. В низкоширотных поясах событие Иревикен сопровождается обеднением фаунистического комплекса, особенно конодонтов, граптолитов, трилобитов, которое квалифицируется некоторыми исследователями как их массовое вымирание [Munnecke et al., 2003]. Одновременно наблюдается расширение карбонатных платформ и рост рифов. На основании упомянутых изотопных данных были произведены приблизительные оценки температуры тропических вод во время оледенений и безледниковых интервалов [Azmy et al., 1998]. Они соответственно составляли 14–23°С и 20–30°С.

Хирнантские, два лlandoверийских и ранневенлокское оледенения сопровождались изотопными, эвстатическими, седиментационными и биотическими явлениями. Считая такой комплекс событий и признаками оледенений, и причинами вымираний фауны, некоторые исследователи предсказывают, что с изотопным событием Мулде (Mulde), приуроченным к позднему венлоку (Homerian), тоже должно быть связано оледенение [Jeppsson, Calner, 2003]. Они даже предложили для него название: "оледенение Ганнарве" (Gannarve).

Возможные причины раннепалеозойских оледенений. Как уже отмечалось, причины позднеордовикского оледенения вызывают большой интерес и интенсивно обсуждаются в литературе. Это объясняется тем, что согласно наиболее детально разработанной балансовой кривой содержания CO_2 в атмосфере "GEOCARB III" [Berner, Kothavala, 2001] и вытекающей из нее кривой изменения температуры на Земле [Crowley, Berner, 2001], в ордовике и силуре была высокая концентрация CO_2 (минимально в семь, скорее в шестнадцать раз более высокая, чем в плейстоцене), а глобальная температура была почти такая же высокая, как в среднем мелу. Предположение, что ордовикское оледенение было связано с кратковременными снижениями концентрации CO_2 , которые не были отражены на кривой "GEOCARB III", составленной с временным шагом 10 млн лет

[Royer et al., 2004], не согласуется с тем, что оледенения в ордовике и силуре повторялись на протяжении 20–25 млн лет.

Математическое моделирование, в котором учитывались глобальное расположение континентальных масс, пониженная солнечная инсоляция в нижнем палеозое и минимумы циклов Миланковича, показало принципиальную возможность возникновения оледенения в ордовике [Crowley, Baum, 1995]. Остается непонятным, почему при меньшей светимости Солнца и сходной палеогеографической ситуации в кембрии и далее в ордовике и силуре оледенения были приурочены лишь к ограниченному интервалу этого огромного отрезка времени. Было высказано предположение в связи с этим, что оледенение в позднем ордовике возникло в результате воздействия двух факторов: высокоширотного положения Западной Гондваны и кратковременного закрытия пролива между Северной и Южной Америкой [Smith, Pickering, 2003]. Закрытие этого пролива привело к подавлению низкоширотной циркумэкваториальной океанической циркуляции, которая, по представлениям этих авторов, обуславливает на Земле безледниковый климат. Эти объяснения тоже не кажутся убедительными. Сравнительный анализ климатической роли высокоширотного положения континентов на протяжении фанерозоя показал, что оно не было решающим ни при возникновении, ни при завершении оледенений [Чумаков, 2004]. В то же время, судя по большинству палеомагнитных и палеоклиматических реконструкций, Северная и Южная Америка не сближались в ордовике до такой степени, чтобы закрыть западную часть океана Япетус [Scotese, 2000] и др. В любом случае, значительно более высокие общие содержания CO_2 в атмосфере и температуры, реконструируемые для раннего палеозоя, требуют объяснения. Нам представляется, что расхождения между реконструкциями содержания CO_2 в атмосфере и геологическими фактами могут быть объяснены наложением на парниковый эффект других независимых факторов, в первую очередь, "вулканических зим".

Импульсом для начала раннепалеозойского ледникового периода могли стать "вулканические зимы", вызванные очень интенсивным эксплозивным известково-щелочным вулканизмом в пределах островных дуг и краевых вулканических поясов, максимум которого пришелся на конец среднего и поздний ордовик [Хаин, Сеславинский, 1994]. Следы этих извержений являются уже упоминавшиеся многочисленные прослои пеплов в карадокских и ашгиллских отложениях Лаврентии, Балтии, Китая, Аргентине [Huff et al., 1992, 1996; Su, 2004; Barnes, 2004]. Некоторые мощные

пепловые прослои (ныне К-бентониты) идентифицированы стратиграфическими, петрографическими и геохимическими методами по обе стороны палеоокеана Япетус и прослежены от долины Миссисипи до Эстонии. Они возникли в результате мощнейших эксплозивных извержений, которые произошли в краевой зоне Япетуса и были крупнейшими, если не самыми крупными, эксплозивными извержениями, зафиксированными в фанерозойской истории Земли [Huff et al., 1992; Barnes, 2004]. Серия “вулканических зим” могла последовательно снизить солнечную инсоляцию и среднюю температуру Земли, в результате чего на планете зародились ледниковые покровы, которые включили положительные обратные связи в биосфере [Чумаков, 2005]. Последние сначала привели к стабилизации, а затем к разрастанию ледниковых покровов.

Биосферные события позднего ордовика

Экологические последствия оледенений. Оледенения неизбежно вызывают очень существенные изменения во всех подсистемах биосферы¹. Происходит понижение температуры тропосферы, гидросферы и верхней части литосферы. В Мировом океане начинает резко доминировать психросфера – толща холодных вод, выполняющая все впадины от главного термоклина до дна, что приводит к расслоению водных масс, усилению циркуляции и вентиляции глубинных вод. Все это существенно изменяет их температуру, плотность, насыщенность кислородом и углекислотой, а также условия обитания nekтона и планктона. Возникают благоприятные условия для образования крупных залежей газогидратов. Частые и значительные по амплитудам гляциоэвстатические колебания уровня моря создают неустойчивые обстановки на шельфах и в эпиконтинентальных морях, важнейших биотопах бентосных организмов, которые составляли главную часть раннепалеозойской биоты. Гляциоэвстатические понижения уровня моря, наряду с очень быстрым выносом ледниковых осадков, активизируют лавинную седиментацию в глобальном, субглобальном и региональных масштабах. Эти быстрые и периодически повторяющиеся процессы создавали стрессовые обстановки для организмов на внешних шельфах,

¹ Вслед за В.И. Вернадским под биосферой понимается область активной жизни на Земле, которая представляет единую открытую систему, состоящую из нескольких термодинамически тесно связанных между собой подсистем: тропосферы, гидросферы, верхней части литосферы и биоты. В биосфере следует выделять еще одну факультативную подсистему – многолетнюю гляциосферу, то есть ледниковые покровы, подземное оледенение, многолетние льды и снега равнин и морей.

континентальных склонах и у их подножий. Таким образом, весьма существенно изменяется вся экологическая обстановка в морской среде.

Еще большие экологические перестройки связаны с оледенениями на суше. Здесь резко меняется характер и тип климатической зональности. Химическое выветривание, в значительной степени подавляется, а механическое – резко усиливается. Последнему, помимо субглобальной и региональной деятельности ледников, способствует глобальное понижение базиса эрозии. Важной для биоты особенностью всех ледниковых процессов является их большая скорость, которая на два-три порядка превышает скорость большинства остальных геологических и экологических процессов.

В разрезах позднего ордовика и раннего силура фиксируются частично уже отмеченные выше следы большинства перечисленных ледниковых процессов и событий. Более подробное их рассмотрение заслуживает специальных геологических, литологических и геохимических исследований. В настоящей работе мы сосредоточимся главным образом на биотических событиях.

Биотические события. Позднеордовикское массовое вымирание не было внезапным и кратковременным событием, как оно обычно представляется. Его подготовил ряд предшествующих абиотических и биотических событий. Детальный анализ данных по динамике родового разнообразия показывает, что после великой среднеордовикской диверсификации морской биоты, вместе с первыми признаками карадокского оледенения, началось быстрое снижение её родового разнообразия. Оно отчетливо проявилось и на суммарных кривых разнообразия [Sepkoski, 1995], и в снижении разнообразия многих групп фауны [Paris, Webby, 2004], в том числе и на региональном уровне. Например, в Северной Америке, в пределах теплового пояса, численность родов трилобитов в первой половине карадока сократилась более чем на 34%, а к концу этого века – почти на 40% (рис. 2). В Великобритании количество видов акритарх в карадоке уменьшилось по сравнению с лланвирном почти вдвое [Servais et al., 2004].

Главный хирнантский кризис произошел после сильного скачкообразного снижения скорости появления новых и вымирания старых родов в карадоке, то есть на фоне процесса, который следует определить как *биотическую стагнацию*². Скорости и возникновения, и вымирания родов морских беспозвоночных одновременно снизились в это

² На примере фораминифер сходные события в инде и аалене К.И. Кузнецова и О.А. Корчагин [2002] называли *эволюционной паузой*. Нам представляется, что термин *биотическая стагнация* более точно определяют суть подобных событий.

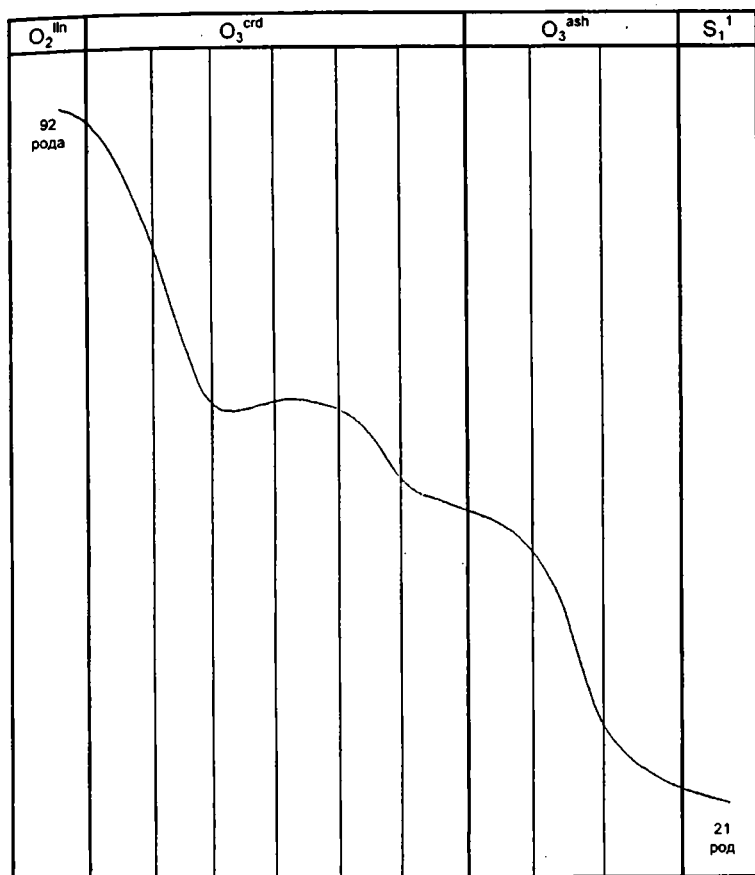


Рис. 2. Изменение родового разнообразия трилобитов в позднем ордовике Северной Америки (составлено по данным [Sloan, 1991])

время до 12–15% [Bambach et al., 2004]. Эти величины вдвое меньше средних скоростей этих процессов в раннем палеозое. Таким образом, перед массовым вымиранием эволюционные процессы на родовом уровне сильно замедлились, и биота в это время обновлялась в незначительной степени. Совпадение стагнации с карадокским оледенением наводит на мысль, что помимо возможных биотических причин ей существенно способствовало само оледенение и его последствия. Основными факторами при этом были быстрое похолодание на суше и в океане, формирование психросферы и температурное расслоение водных масс океана, а также регрессии, вызвавшие осушение шельфов и многочисленных эпиконтинентальных морей, оставшихся со среднего ордовика. Эти стремительные процессы создали совершенно новые и к тому же неблагоприятные обстановки как для планктонных, так и бентосных морских организмов. Кроме того, в результате похолодания снизились темпы химического выветривания на суше и сток биогенных элементов в моря. Все это, наряду с глубокой стагнацией, явно ослабило адаптивную способ-

ность биоты и подвело ее к массовому вымиранию. Непосредственным толчком к нему послужило великое хирнантское оледенение. Таким образом, можно полагать, что позднеордовикский кризис был и *подготовлен*, и *спровоцирован* климатическими событиями, а именно серией оледенений разного масштаба.

Массовое хирнантское вымирание, наряду с терминальными пермским и меловым, являлось одним из тех трех биотических событий фанерозоя, когда происходило исчезновение родов и видов организмов, а не комбинация пониженной скорости их появления и несколько повышенной скорости вымирания, в отличие от остальных биотических кризисов [Stanley, Powell, 2003; Bambach et al., 2004]. Хирнантское вымирание охватило почти все изученные группы ископаемых. Оно привело к исчезновению около 86% видов и 61% родов морских бентосных и планктонных организмов [Brenchley et al., 2001]. Исключение составляла только глубоководная ихнофауна, влияние кризиса на которую заметно не сказалось [Uchman, 2004]. Это было очевидно связано с наличием психросферы, с хорошей вентиляцией и насыщенностью кислородом глубинных вод.

Хирнантское вымирание состояло из двух эпизодов: первое – в начале (зона *Normalograptus extraordinarius*), а второе – во второй половине хирнантия (зона *Normalograptus persculptus*). В сумме, в течение этих двух эпизодов вымерло 28% семейств морских животных [Sepkoski, 1995]. При этом некоторые группы, например, большинство граптолитов, вымерло, главным образом, в начале хирнантия. Отчасти они были замещены новыми их группами, которые частично тоже вымерли во второй половине хирнантия [Kogen, 1991]. Особенно сильно уменьшилось разнообразие тепловодных и мелководных шельфовых сообществ, что было связано как с общим похолоданием, так и с осушением шельфов и эпиконтинентальных морей. В результате обоих эпизодов вымирания очень сильно сократилось, в частности, разнообразие трилобитов. Суммарно это было наибольшее вымирание данной группы за всю ее историю. В течение второго эпизода кризиса на 75–80 % вымерли конодонты [Barnes et al., 1995] и большинство рифообразующих организмов. В частности, к концу хирнантия исчезло около 70% ашгиллских кораллов [Лелешус, 1997].

Сильное вымирание претерпели также пелагические группы фауны, например, граптолиты и трилобиты с пелагическими личинками. Почти в три раза сократилось видовое разнообразие акритарх на Британских островах [Serveis et al., 2004].

Уже отмечалось, что с кризисом было связано появление и экспансия холоднолюбивой фауны, характеризовавшейся специфическими брахиоподами и трилобитами. Эта фауна получила название хирнантиевой по наиболее типичному для неё роду брахиопод. В Южном Китае, находившемся в низкоширотном тепловодном поясе, первое появление некоторых характерных видов хирнантиевой фауны отмечается в конце биозоны *Praeortograptus pacificus* [Rong et al., 2002], что указывает на проникновение холодных вод в эти широты еще до начала хирнантия. Максимальное разнообразие и распространение эта фауна получает здесь в конце биозоны *Normalograptus extraordinarius*, то есть в середине хирнантия. Этот факт, очевидно, указывает на глобальное распространение психросферы вплоть до низких широт. Последующее сокращение представителей хирнантиевой фауны в начале биозоны *Normalograptus persculptus*, скорее всего, объясняется межледниковым эпизодом, поскольку они присутствуют во второй половине этой зоны и даже в низах вышележащей лlandoверийской зоны *Parakidograptus acuminatus*, что свидетельствует о повторном похолодании [Rong et al., 2002]. Некоторые формы трилобитов, входившие в хирнантиевую фауну (род *Micronaspis*, например), имели предшественников в высоких широтах и сумели пережить хирнантское вымирание.

После массового вымирания биота вновь некоторое время находилась в состоянии стагнации. Новый рост разнообразия начался не сразу, а три-пять миллионов лет спустя [Brenchley et al., 2001; Copper, 2001] в раннем лlandoвери [Bambach et al., 2004]. Оледенения лlandoвери и венлока вследствие ограниченных масштабов не могли, очевидно, вызвать новое значительное вымирание, однако они явно замедлили процесс восстановления ее разнообразия. Среди иглокожих, брахиопод и трилобитов многие таксоны, исчезнувшие перед или одновременно с появлением первых следов оледенения, появились вновь с позднего лlandoвери или даже венлока [Barnes et al., 1995]. Это запоздалое появление чувствительных к похолоданию “лазарусовых” таксонов объясняется, по-видимому, ледниковыми эпизодами, имевшими место в лlandoвери и в венлоке. В целом же раннесилурийская биота, обновившаяся после ашгильского кризиса, стала, по-видимому, более пластичной и устойчивой.

Существенно, что, несмотря на массовый характер вымираний и масштабный экологический кри-

зис, произошедший в позднем ордовике, восстановившаяся после этих драматических событий раннесилурийская биота имела структуру, в целом близкую к докризисной. В ней не появилось сколько-нибудь значительных биотических или адаптивных новаций, и не были потеряны ключевые таксоны или эволюционные линии [Brenchley et al., 2001; McGhee et al., 2004]. Это определенно указывает на то, что биотические причины не были в кризисе ведущими, и что вывод о климатических причинах этого кризиса справедлив.

Интересно отметить, что биотические стагнации морской биоты, аналогичные той, которая предшествовала хирнантскому массовому вымиранию, но более длительные, предшествовали также двум другим крупнейшим массовым вымираниям фанерозоя: в конце перми и в конце мела [Stanley, Powell, 2003; Bambach et al., 2004]. Есть, однако, основания полагать, что в этих двух случаях стагнацию обусловили, а массовое вымирание спровоцировали несколько иные процессы. Пермско-карбоновая стагнация почти полностью совпадала с двумя климатическими процессами: длительным и сложным по своей истории позднепалеозойским ледниковым периодом (рис. 3) и с медленной, но все время прогрессирующей аридизацией Пангеи. Толчком для массового вымирания ослабленной пермской биоты было очень сильное – “аппокалиптическое” [Retallack, 1999] потепление³, которое, наряду с формированием герцинских краевых горных хребтов, затруднивших перенос океанической влаги в глубь континентов, усугубило аридизацию Пангеи и предельно сократило континентальный сток питательных веществ в океан [Чумаков, 2004]. Воздействие этого потепления усиливалось еще и тем, что ему в конце перми непосредственно предшествовало похолодание. Это не только увеличило амплитуду потепления, но придало ему большую скорость. Что касается длительной биотической стагнации (около 8 млн лет), предшествующей массовому вымиранию в конце мелового периода, то, помимо нескольких эпизодов постепенно усиливающихся похолоданий в позднем мелу, она могла, возможно, порождаться биотическими причинами. Триггером массового вымирания на границе мела и палеогена было, по-видимому, совмещение позднемелового мантийного плюма и ряда сближенных во времени крупных импактных событий [Grachev et al., 2005].

Как уже отмечалось, позднеордовикское оледенение оказало существенное влияние на ландшафты и экосистемы суши. Теплый и в значительной

³ Главной причиной потепления был, очевидно, грандиозный Сибирский мантийный плюм, который повысил содержание CO₂ в атмосфере Земли и мог, кроме того, частично отравить её.

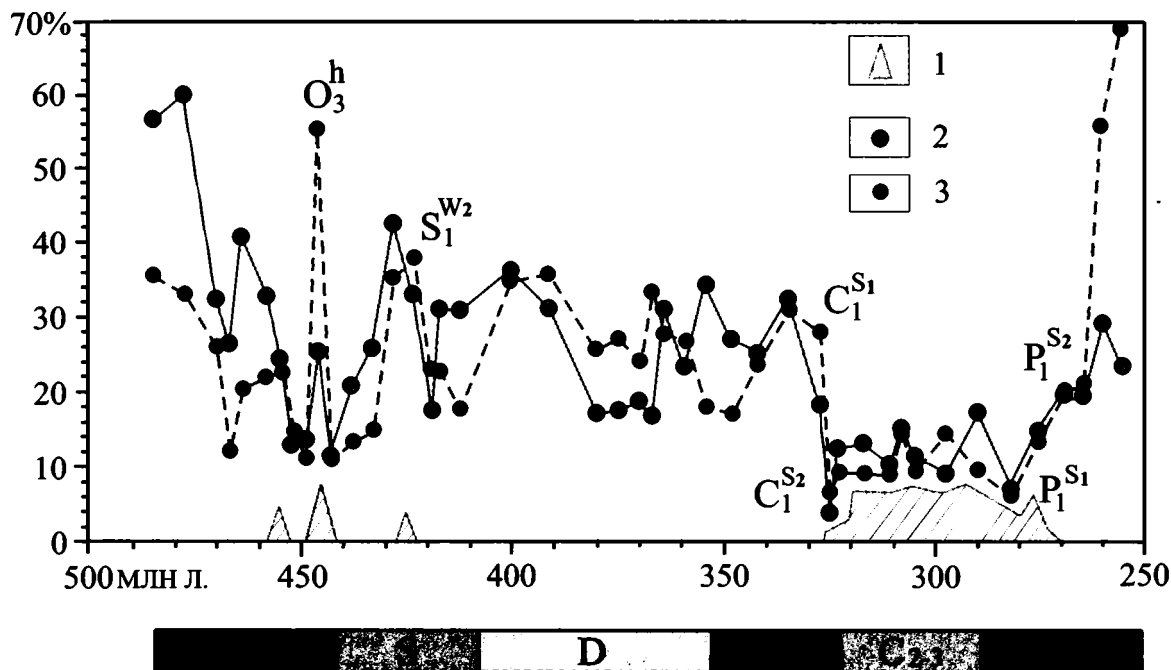


Рис. 3. Оледенения и скорость появления и вымирания родов морских беспозвоночных в раннем и позднем палеозое, в % для соответствующих стратиграфических интервалов, по [Stanley, Powell, 2003], с дополнениями.

1 – оледенения, 2 – появление родов, 3 – их вымирание. O_3^h – хирнантий; S_1^{w2} – поздний венлок; C_1^{s1} – ранний серпуховской век; C_1^{s2} – поздний серпуховской век; P_1^{s1} – ранний сакмарский век; P_1^{s2} – поздний сакмарский век

степени гумидный климат среднего ордовика способствовал химическому выветриванию и образованию почвенного покрова на суше, о чем свидетельствует широкое распространение каолинов и бокситов не только в низких, но даже и в высоких южных палеоширотах Западной Гондваны (Ю. Америка, С. и Центральная Африка) [Scotese, 2000]. В это время и позднее, в ашгилле, формировались также и другие почвы, иногда со следами биотурбаций, образованных беспозвоночными животными [Retallack et al., 2003]. С лланвирна появляются микроспоры, распространение, морфология и ультраструктуры которых указывают на их принадлежность к наземным растениям, по-видимому, родственным мхам. В ордовикских отложениях Омана недавно был обнаружен содержащий споры фрагмент наземного растения, похожего на печеночника [Wellman et al., 2003]. Таким образом, можно полагать, что к началу позднепалеозойского ледникового периода на суше существовала примитивная биота, распространявшаяся от низких до высоких широт. Коренная перестройка экосистем суши, связанная с оледенениями в высоких широтах, а также с осушением шельфов и аридизацией низкоширотной суши в низких широтах, несомненно, привела к глубокому кризису этой наземной биоты. В то же время, процесс ее посткризисного возрождения мог, по-видимому, стимулировать появление на суше более устойчи-

вых сосудистых наземных растений. Их формирование происходило, очевидно, в три этапа [Ахметьев, 2004]. Если в ордовике известны споры только низших, бессосудистых растений, то в лландовери появились споры с оболочкой и трехлучевой щелью разверзания, а затем – морфологически разнообразные трилетные споры высших растений. С венлока уже известны несомненные макроостатки высших растений.

Выводы

1. Поздний ордовик ознаменовался двумя крупными биосферными событиями: раннепалеозойским ледниковым периодом и хирнантским массовым вымиранием биоты.

2. Раннепалеозойский ледниковый период начался в карадоке, закончился в начале венлока и длился не менее 20–25 млн лет. Он состоял из нескольких ледниковых эпох, самой значительной из которых было великое хирнантское оледенение. Во время этого оледенения континентальные и шельфовые ледники покрывали значительную часть Западной Гондваны, располагавшейся в высоких южных широтах, и часть прилежащих к ней морей. Оледенение по праву может быть квалифицировано как великое, так как в северном направлении ледники распространялись до критических широт (30–40° ю.ш.). Ледниковая зона обрамлялась поясом

мариногляциальных, айсберговых и ледовых отложений. Оледенение отличалось высокой динамичностью. Хирнантская ледниковая эпоха состояла из двух ледниковых веков и нескольких (не менее, пяти) подчиненных ледниковых и межледниковых эпизодов (ледниковый и межледниковый). Оледенения сопровождалось общим похолоданием, формированием психросферы и другими, собственными оледенениям, экологическими перестройками. Климатическим импульсом для начала оледенений, очевидно, были “вулканические зимы”, связанные с многочисленными эксплозивными извержениями.

3. Биотические события позднего ордовика начались в караоке со снижения вдвое темпов появления и вымирания родовых таксонов (биотическая стагнация). Затем, в хирнантии, приблизительно одновременно с двумя пиками оледенений, последовательно произошло два массовых вымирания бентосной и планктонной фауны на видовом и родовом уровне. После довольно продолжительной (3–5 млн лет) стагнации и восстановления родового разнообразия (в том числе, “лазурусных” таксонов) в нижнем силуре биота приобрела докризисную структуру.

4. Параллелизм или одновременность ледниковых эпизодов и главных биотических событий (стагнации и вымирания) позволяют сделать вывод о том, что кризисы морской биоты подготавливались и вызывались оледенениями. Отсутствие существенных биологических новаций в этой восстановленной биоте после кризиса подкрепляет этот вывод.

5. Новые, хотя еще не вполне достаточные данные, позволяют предположить, что существенная послекризисная новация, а именно появление сосудистых растений, произошла в наземной раннесилурийской биоте.

6. В целом великий позднеордовикский биотический кризис был не похож на другие великие кризисы фанерозоя. Он был подготовлен оледенениями, и оледенение явилось его непосредственной причиной (триггером).

Автор очень благодарен С.В. Дубининой, которая любезно ознакомилась с рукописью статьи и внесла в нее исправления. Исследования выполнены при финансовой поддержке Президиума РАН (программа № 25) и РФФИ (проект № 05–05–64949).

Литература

Атлас литолого-палеогеографических карт СССР. Под ред. Виноградова А.П. Т. I. М.: ВАГТ, 1968.

Ахметьев М.А. Причинно-следственные связи и факторы глобальных биосферных перестроек в фанерозое. В кн.: Современные проблемы геологии. Под ред. Гаври-

лова Ю.О. и Хуторского М.Д. Труды ГИН. 2004. Вып. 565. С. 463–492.

Дю-Тойт А. Геология Южной Африки. М.: Изд-во иностранной лит-ры, 1957. 488 с.

Корень Т.Н., Попов Л.Е. Терминальное ордовикское событие и палеозоогеография бентосной и планктонной фаун (брахиоподы и граптолиты) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 3. С. 100–104.

Кузнецов В.Г. Палеозойское рифообразование на территории России и смежных стран. М.: ГЕОС, 2000. 227 с.

Кузнецова К.И., Корчагин О.А. Переломные рубежи и кризисы в развитии фораминифер в мезозое. В кн.: Геология, геохимия и геофизика на рубеже XX и XXI веков. Т.1. М.: Наука, 2002. С. 157–158.

Кунин Н.Я. Сейсмостратиграфический метод и его применение при изучении нефтегазоносных бассейнов СССР // Советская геология. 1983. № 1. С. 92–104.

Лелешус В.Л. Оледенение Гондваны и распространение кораллов в ордовике // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 5. С. 98–104.

Региональная стратиграфия Китая. М.: Изд-во иностранной лит-ры. Выпуск I (1960, с. 659) и II (1963, с. 274)

Розман Х.С. Биогеография ордовика и силура. Стратиграфия и палеонтология. М.: ВИНТИ, 1977. С. 25–52.

Ронов А.Б., Хаин В.Е., Сеславинский К.Б. Атлас литолого-палеогеографических карт мира. Поздний докембрий и палеозой континентов. Л.: ВСЕГЕИ, 1984. 70 с.

Сеславинский К.Б. Глобальные трансгрессии в фанерозое // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3. № 3. С. 138–141.

Хаин В.Е., Сеславинский К.Б. Глобальные ритмы в фанерозойской эндогенной активности Земли // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т. 2. № 6. С. 40–63.

Чумаков Н.М. Закономерности глобальных климатических изменений по геологическим данным // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2004. Т. 12. № 2. С. 7–32.

Чумаков Н.М. Причины глобальных климатических изменений по геологическим данным // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 3. С. 3–25.

Achab A., Paris E., Nolvak J., Asselin E. Patterns and driving factors of the chitinozoan diversification during the Ordovician // Erlanger geologische Abhandlungen. 2004. Sonderband 5. Early Palaeozoic Palaeo-geography and Palaeoclimate. P. 17.

Ainsaar L., Meidla T., Martma T. The middle Caradoc facies and faunal turnover in the Late Ordovician Baltoscandian palaeobasin // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2004. V. 210. № 2–4. P. 119–133.

Anonym. Essai de nomenclature lithostratigraphique d Cambro-Ordovician saharien // Soc. geol. France Memor. Hors-serie. 1964. Part 2. 55 p.

Armstrong H.A., Coe A.L. Deep-sea sediments record the geophysics of the Late Ordovician glaciation // J. Geol. Soc. London. 1997. V. 154. P. 929–934.

Armstrong H.A., Turner B.R., Makhlof I.M. Hirnantian glaciation: a high latitude perspective from Paleo-Tethys // Geophysical Research. Abstracts. 2003. V. 5. P. 1131.

Azmy K., Veizer J., Bassett M.G., Copper P. Oxygen and carbon isotopic composition of brachiopods6 implication for coeval seawater and glaciations // Geol. Soc. Amer. Bull. 1998. V. 110. № 11. P. 1499–1512.

Bambach R.K., Knoll A.H., Wang S.C. Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity // Paleobiology. 2004. V. 30. № 4. P. 522–542.

- Barnes Ch.* Ordovician Paleocyanography // 32nd Intern. Geol. Congr. 2004. Abstracts. Part 2. P. 987.
- Barnes Ch.R., Fortey R.A., Williams S.H.* The pattern of global bio-events during the Ordovician period. In: Global events and event stratigraphy in Phanerozoic. Ed. Walliser O.H. Berlin: Springer, 1995. P. 139–172.
- Berner R.A., Kothavala Z.* GEOCARB III: a revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic time // *Amer. J. Sci.* 2001. V. 301. P. 182–204.
- Berry W.B.N.*, Late Ordovician environmental changes in Carnic Alps and Central Nevada: a comparative study // *Bull. Soc. Geol. France*. 2003. V. 174. № 3. P. 211–216.
- Beuf S., Biju-Duval B., Charpal O. et al.* Les Gres du Paleozoique Inferieur au Sahara // *Publ. Inst. Francais Petr., Collection Soc. Tech. Pet.* 1971. № 18. P. 464.
- Biju-Duval B., Deynoux M., Rognon P.* Late Ordovician tillites of the Central Sahara. In: Earth's pre-Pleistocene glacial record. Eds. Hambrey M.J., Harland W.B., Chumakov N.M. et al. Cambridge: Cambr. Univ. Press., 1981. P. 99–107.
- Boucot A.J., Jia-Yu R., Xu C., Scotese C.R.* Pre-Hirnantian Ashgill climatically warm event in the Mediterranean region // *Lethaia*. 2003. V. 36. № 2. P. 119–131.
- Brenchley P.J., Carden G.A., Marshall J.D.* Environmental changes associated with the "first strike" of the late Ordovician mass extinction // *Marine Geol.* 1995. V. 20. P. 69–82.
- Brenchley P.J., Marshall J.D., Carden G.A. et al.* Bathymetric and isotopic evidence for a short-lived Late Ordovician glaciation in a greenhouse period // *Geology*. 1994. V. 22. № 4. P. 295–298.
- Brenchley P.J., Marshall J.D., Underwood C.J.* Do all mass extinctions represent an ecological crisis? Evidence from the Late Ordovician // *Geol. Journ.* 2001. V. 36. № 3–4. P. 329–340.
- Brenchley P.J., Newall G.* A facies analysis of Upper Ordovician regressive sequences in the Oslo region. Norway: a record of glacio-eustatic changes // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1980. V. 31. № 1. P. 1–38.
- Brenchley P.J., Romano M., Young T.P., Storch P.* Hirnantian glaciomarine diamictites – evidence for the spread of glaciation and its effect on Upper Ordovician faunas // *Geol. Surv. Canada Paper*. 1991. № 90–9. P. 325–336.
- Calner M., Jeppsson L., Munneke A.* The Silurian of Gotland – Part I: Review of the stratigraphic framework, events stratigraphy, and stable carbon and oxygen isotope development // *Erlanger geologische Abhandlungen*. 2004. Sonderband 5. Early Palaeozoic Palaeogeography and Palaeoclimate. P. 113–131.
- Cherns L., Buttler C., Massa D.* Late Ordovician cool water bryozoan mud mounds from Libya // *Erlanger geologische Abhandlungen*. 2004. Sonderband 5. Early Palaeozoic Palaeogeography and Palaeoclimate. P. 27.
- Copper P.* Reefs during the multiple crises towards the Ordovician-Silurian boundary: Anticosti Islands, eastern Canada, and worldwide // *Canadian J. Earth Sci.* 2001. V. 38. № 2. P. 153–171.
- Crowell J.C.* Pre-Mesozoic ice ages: their bearing on understanding the climate system // *Geol. Surv. Amer. Mem.* 192. 1999. P. 106.
- Crowell J.C., Suarez-Soruco R., Rocha-Campos A.C.* The Silurian Cancaniri (Zapla) Formation of Bolivia, Argentina and Peru. In: Earth's pre-Pleistocene glacial record. Eds. Hambrey M.J., Harland W.B., Chumakov N.M. et al. Cambridge: Cambr. Univ. Press., 1981. P. 902–907.
- Crowley T.J., Baum S.K.* Reconciling Late Ordovician (440 Ma) glaciation with very high (14x) CO₂ levels // *J. Geophysical Research*. 1995. V. 100. P. 1093–1101.
- Crowley T.J., Berner R.A.* CO₂ and climate change // *Science*. 2001. V. 292. P. 870–272.
- Dahlqvist P., Calner M.* Late Ordovician palaeocyanographic changes as reflected in the Hirnantian-early Llandovery succession of Jamtland, Sweden // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2004. V. 210. № 2–4. P. 149–164.
- Dalziel, I. W. D.* Neoproterozoic–Paleozoic geography and tectonics: Review, hypothesis, environmental speculation // *Geological Society of America Bulletin*. 1997. V. 109. № 1. P. 16–42.
- Destombes J., Hollard A., Willefert S.* Lower Palaeozoic rocks of Morocco. In: Lower Palaeozoic rocks of the world. Ed. Holland C.H. N.Y.: John Wiley and Sons Ltd., 1985. P. 93–336.
- Deynoux M.* Terrestrial or waterlain glacial diamictites? Three case studies from the late Precambrian and Late Ordovician glacial drift in West Africa // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1985. V. 51. P. 97–141.
- Deynoux M., Ghienne J.F.* Late Ordovician glacial pavements revisited: a reappraisal of the origin of striated surfaces // *Terra Nova*. 2004. V. 16. P. 95–101.
- Deynoux M., Trompette R.* Late Ordovician tillites of the Taoudeni Basin, West Africa. In: Earth's pre-Pleistocene glacial record. Eds. Hambrey M.J., Harland W.B., Chumakov N.M. et al. Cambridge: Cambr. Univ. Press., 1981. P. 89–96.
- Diaz-Martinez E., Acosta H., Cardenas J. et al.* Paleozoic diamictites in the Peruvian Altiplano: evidence and tectonic implications // *J. South American Earth Sciences*. 2003. V. 14. № 6. P. 587–592.
- Diaz-Martinez E., Grahn Y.* Ordovician-Silurian boundary near La Paz (Bolivia): stratigraphy, sedimentology, chitinozoan biostratigraphy and regional palaeogeographic implications // *Erlanger geologische Abhandlungen*. 2004. Sonderband 5. Early Palaeozoic Palaeogeography and Palaeoclimate. P. 31.
- Dore F.* The Late Ordovician tillite in Normandy (Armorican Massif). In: Earth's pre-Pleistocene glacial record. Eds. Hambrey M.J., Harland W.B., Chumakov N.M. et al. Cambridge: Cambr. Univ. Press., 1981. P. 582–584.
- Douglas R.J.W.* Geology and economic minerals of Canada. Ottawa: Depart. Energy, mines and resources of Canada, 1972. 838 p.
- Fortey R., Coock R.* A late Ordovician global warming event? // *Erlanger geologische Abhandlungen*. 2004. Sonderband 5. Early Palaeozoic Palaeogeography and Palaeoclimate. P. 37.
- Fortuin A.R.* Late Ordovician glaciomarine deposits (Orea shale) in the Sierra de Albarracin, Spain // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1984. V. 48. P. 245–261.
- Ghienne J.F.* Late Ordovician sedimentary environments, glacial cycles, and post-glacial transgression in the Taoudeni basin, West Africa // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2003. V. 189. P. 117–145.
- Ghienne J.F., Bartier D., Leone F., Loi A.* Characterization of Upper Ordovician Mn-layers on Sardinia: relationships with Late Ordovician glaciation // *Comp. Rendus Acad. Sci. France. Ser. II Fascicule A – Sci. Terre and Planetes*. 2000. V. 331. № 4. P. 257–264.
- Golonka J., Ross M.J., Scotese C.R.* Phanerozoic paleogeographic and paleoclimatic modeling maps // *Canad. Soc. Petrol. Geol. Memoir*. V. 17. 1994. P. 1–47.

- Grachev A.F., Korchagin O.A., Kollmann H.A. et al. A new look at the nature of the transition layer at K/T boundary near Gams, Eastern Alps, Austria, and the problem of the mass extinction of the biota // *Russian Journal Earth Sciences*. 2005. V. 7. P. 1–45.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G. et al. A new Geologic time scale with special reference to Precambrian and Neogene // *Episodes*. 2004. V. 27. № 2. P. 83–100.
- Grahn Y., Caputo M.V. Early Silurian glaciations in Brazil // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1992. V. 99. № 2–4. P. 9–15.
- Hambrey M.J., Harland W.B., Chumakov N.M. et al. Earth's pre-Pleistocene glacial record. Cambridge: Cambr. Univ. Press., 1981. 1004 p.
- Hamoumi N., Le Ribault L., Pelhate A. Les Schistes du Cosquer (Ordovicien superieur, Massif armoricain occidental): une formation glacio-marine a la peripherie d'un inland-sis ordovicien // *Bull. Soc. Geol. France*. 1981. № 3. P. 279–286.
- Hamoumi N. Climatic control of fjord sedimentation during Upper Ordovician in Tachila, Western Anti-Atlas, Morocco // *Acta Universitatis Carolinae. Geologica*. 1999. V. 43. № 1–2. P. 107–110.
- Harland W.B. Gander Bay tillites of the Davivsville Group (Ordovician), northeastern Newfoundland. In: *Earth's pre-Pleistocene glacial record*. Eds. Hambrey M.J., Harland W.B., Chumakov N.M. et al. Cambridge: Cambr. Univ. Press., 1981. P. 711–712.
- Harris M.T., Sheehan P.M., Ainsaar L. et al. Upper Ordovician sequences of Western Estonia // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2004. V. 210. № 2–4. P. 135–148.
- Herrmann A., Haupt B.J., Patzkowsky M.E. et al. Response of Late Ordovician paleoceanography to changes in sea level, continental drift, and atmospheric CO₂: potential causes for long-term cooling and glaciation // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2004. V. 210. № 2–4. P. 385–401.
- Huff W.D., Bergstrom S.M., Kolata D.R. Gigantic volcanic ash fall in North-America and Europe – biological, tectonomagmatic, and event-stratigraphic significance // *Geology*. 1992. V. 20. № 10. P. 875–878.
- Huff W.D., Kolata D.R., Bergstrom S.M., Zhang Y.S. Large-magnitude Middle Ordovician volcanic ash fall in North-America and Europe: dimensions, emplacement and post-emplacement characteristics // *J. Volcanol. and Geothermal Res.* 1996. V. 73. № 3–4. P. 285–301.
- Jeppsson L., Calner M. The Silurian Mulde event and secundo-secundo events // *Transactions Royal Soc. Edinburgh-Earth Sci.* 2003. V. 93. Part 2. P. 135–154.
- Kaljo D., Kiipli T., Martma T. Carbon isotope event markers through the Wenlock-Pridoli sequence at Ohesaare (Estonia) and Priekule (Latvia) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1997. V. 132. № 1–4. P. 211–223.
- Kaljo D., Martma T., Mannik P., Viira V. Implications of Gondwana glaciations in the Baltic late Ordovician and Silurian and a carbon isotopic test of environmental cyclicity // *Bull. Soc. Geol. France*. 2003. V. 174. № 1. P. 59–66.
- Kheraskova, T. N., Didenko, A.N., Bush, V.A., Volozh, Yu. A. The Vendian-Early Paleozoic history of continental margin of Eastern Paleogondwana, Paleoasian Ocean, and Central Asian Foldbelt // *Russian Journal of Earth Sciences*. 2003. V. 5. № 3. C. 165–184.
- Konate M., Guiraud M., Lang J., Yahaya M. Sedimentation in the extensional basin (Benin and Niger): fluvial and marine deposits related to the Late Ordovician deglaciation in West Africa // *J. African Earth Sciences*. 2003. V. 36. № 3. P. 185–206.
- Koren T.N. Evolutionary crisis of the Ashgill graptolites. In: *Advances in Ordovician geology*. Geological Survey of Canada. 1991. Paper 90–9. C. 157–164.
- Linnemann U., Elicki O., Gaitzsch B. Die Stratigraphie des Saxothuringikums. In: *Das Saxothuringikum*. Ed. Linnemann U. Dresden: Museum fur Mineralogie und Geologie, 2004. P. 71–110.
- Long D.G.F. Limits on late Ordovician eustatic sea-level change from carbonate shelf sequences; an example from Anticosti Island, Quebec // *Spec. Publ. Int. Assoc. Sediment.* 1993. V. 18. P. 487–499.
- Ludvigson G.A., Witzke B.J., Gonzalez L.A. et al. Late Ordovician (Turinian-Chatfieldian) carbon isotope excursion and their stratigraphic and paleogeographic significance // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2004. V. 210. № 2–4. P. 187–214.
- Marshall J.D., Brenchley P.J., Mason P. et al. Global carbon isotopic events associated with mass extinction and glaciation in the late Ordovician // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1997. V. 132. P. 195–210.
- McGhee G.R., Sheehan P.M., Bottjer D.J., Droser M.L. Ecological ranking of Phanerozoic biodiversity crises: ecological and taxonomic severities are decoupled // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2004. V. 211. № 3–4. P. 289–297.
- Monod O., Kozlu H., Ghienne J.F. et al. Late Ordovician glaciation in southern Turkey // *Terra Nova*. 2003. V. 15. № 3. P. 249–257.
- Moreau J., Ghienne L.F., Deynoux M., Rubino J.L. Ice-proximal sedimentary records of the Late Ordovician glacial cycles // *Erlanger geologische Abhandlungen*. 2004. Sonderband 5. Early Palaeozoic Palaeogeography and Palaeoclimate. P. 55.
- Morel P., Irving E. Tentative paleocontinental maps for the Early Phanerozoic and Proterozoic // *J. Geology*. 1978. V. 86. P. 535–561.
- Munnecke A., Samtleben C., Bickert T. The Ireviken event in the lower Silurian of Gotland, Sweden – relation to similar Palaeozoic and Proterozoic events // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2003. V. 195. № 1–2. P. 99–124.
- Nielsen A.T. Late Ordovician sea level changes: evidence of caradoc glaciations // *Geophysical Res. Abstracts*. 2003. V. 5. P. 11119.
- Paris F., Webby B.D. Aims, achievements and lessons learned from six years of IGCP project № 410 // *Erlanger geologische Abhandlungen*. 2004. Sonderband 5. Early Palaeozoic Palaeogeography and Palaeoclimate. P. 59.
- Pope M.C., Steffen J.B. Widespread, prolonged late Middle to Late Ordovician upwelling in North America: a proxy record of glaciation? // *Geology*. 2003. V. 31. № 1. P. 63–66.
- Retallack G.J. Postapocalyptic greenhouse paleoclimate revealed by earliest Triassic paleosols in the Sydney Basin, Australia // *Geol. Soc. of Amer. Bull.* 1999. V. 111. № 1. P. 52–70.
- Retallack G.J., Sheldon N.D., Cogoini M., Elmore R.D. Magnetic susceptibility of early Paleozoic and Precambrian paleosols // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2003. V. 198. P. 373–380.
- Robardet M. Late Ordovician tillites in the Iberian Peninsula. In: *Earth's pre-Pleistocene glacial record*. Eds. Hambrey M.J., Harland W.B., Chumakov N.M. et al. Cambridge: Cambr. Univ. Press., 1981. P. 585–589.
- Rocha-Campos A.C. Late Ordovician-early Silurian Trombetas Formation, Amazon Basin, Brazil. In: *Earth's pre-Pleis-*

tocene glacial record. Eds. Hambrey M.J., Harland W.B., Chumakov N.M. et al. Cambridge: Cambr. Univ. Press., 1981. P. 896–898.

Rong J.Y., Xu C., Harper D. The latest Ordovician Hirnantia fauna (Brachiopoda) in time and space // *Lethaia*. 2002. V. 35. № 3. P. 231–249.

Royer D.L., Berner R.A., Montanez I.P. et al. CO₂ as a primary driver of Phanerozoic climate // *GSA Today*. 2004. V. 14. № 3. P. 4–10.

Runcorn S.K. Rock magnetism // *Science*. 1959. V. 129. P. 1002–1005.

Rust I.C. Early Palaeozoic Pakhuis tillite, South Africa. In: *Earth's pre-Pleistocene glacial record*. Eds. Hambrey M.J., Harland W.B., Chumakov N.M. et al. Cambridge: Cambr. Univ. Press., 1981. P. 585–589.

Saltzman M.A., Young S.A. Long-lived glaciation in the Late Ordovician? Isotopic and sequence-stratigraphic evidence from western Laurentia // *Geology*. 2005. V. 33. № 3. P. 109–112.

Saxena G.N., Assefa G. New evidence on the age of the glacial rocks of Northern Ethiopia // *Geol. Mag.* 1983. V. 120. № 6. P. 549–554.

Scotese, C. R., Paleomap project 2000. <http://www.scotese.com/>

Schenk P.E., Lane T.E. Early Paleozoic tillite of Nova Scotia, Canada. In: *Earth's pre-Pleistocene glacial record*. Eds. Hambrey M.J., Harland W.B., Chumakov N.M. et al. Cambridge: Cambr. Univ. Press., 1981. P. 707–710.

Semtner A.K., Klitzsch E. Early Paleozoic paleogeography of Northern Gondwana margin – new evidence for Ordovician-Silurian glaciation // *Geol. Rundschau*. 1994. Bd. 83. № 4. P. 743–751.

Sepkoski J.J. Patterns of Phanerozoic extinction: a perspective from global date bases. In: *Global events and event stratigraphy in Phanerozoic*. Ed. Walliser O.H. Berlin: Springer, 1995. P. 35–52.

Serveis T., Li J., Stricanne L., Vecoli M., Wicander R. Acritharchs. In: *The Great Ordovician Biodiversification Event*. Eds. Webby B.D., Paris F., Droser M.L. N.Y.: Columbia University Press, 2004. P. 348–360.

Sloan R.E. A chronology of North American Ordovician trilobite genera // *Advances in Ordovician geology*. *Geol. Surv. Canada Paper* 90–9. 1991. P. 165–177.

Sohnge A.P.G. Glacial diamictite in the Peninsula Formation near Cape Hangklip // *Transection. Geol. Soc. South Africa*. 1984. V. 87. P. 199–210.

Smith, A. G., Pickering, K. T. Oceanic gateways as a critical factor to initiate icehouse Earth // *Jour. of Geol. Soc.* 2003. V. 160. Pt. 3. P. 337–340.

Spjeldnaes N. Ordovician climatic zones // *Norsk. Geol. Tidsskr.* 1961. V. 41. № 1. P. 45–77.

Stanley S.M., Powell M.G. Depressed rates of origination and extinction during the late Paleozoic ice age: a new state for the global marine ecosystem // *Geology*. 2003. V. 31. № 10. P. 877–880.

Su W.B. K-bentonites near the Ordovician-Silurian boundary in south China: contributing factor to the terminal Ordovician multiple-sphere crises? // *32nd Intern. Geol. Congress*. 2004. Abstracts. V. 2. P. 989.

Sutcliffe O.E., Doweswell J.A., Whittington R.J. et al. Calibrating the Late Ordovician glaciation and mass extinction

by the eccentricity cycles of Earth's orbit // *Geology*. 2000. V. 28. № 11. P. 967–970.

Tobin K.J., Bergstrom S.M. Ordovician oxygen isotopes and paleotemperatures // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1997. V. 129. № 3–4. P. 269–290.

Tobin K.J., Bergstrom S.M. Implication of Ordovician (approximate to 460 Myr) marine cement for constraining seawater temperature and atmospheric pCO₂ // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2002. V. 181. № 4. P. 399–417.

Tobin K.J., Wolker K.P. Ordovician oxygen isotopes and paleotemperatures // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1997. V. 129. № 3–4. P. 269–290.

Uchman A. Phanerozoic history of deep-sea trace fossils. In: *The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis*. *Geol. Soc. Spec. Public.* 2004. Issue 228. P. 125–139.

Vaslet D. Upper Ordovician glacial deposits in Saudi Arabia // *Episodes*. 1990. V. 13. P. 147–161.

Villas E., Comez J., Alvaro J.J. Modelling the Hirnantian eustatic fall and its related Gondwanan ice-sheet growth time // *Erlanger geologische Abhandlungen*. 2004. Sonderband 5. Early Palaeozoic Palaeogeography and Palaeoclimate. P. 74.

Vihlasova Z. Ordovician conulariid diversity in the Peri-Gondwana and Baltica regions – a summary with a special view to the Ordovician of Barrandian // *Erlanger geologische Abhandlungen*. 2004. Sonderband 5. Early Palaeozoic Palaeogeography and Palaeoclimate. P. 75.

Walliser O.H. Global events and event stratigraphy. Berlin: Springer Verlag, 1995. 335 p.

Wang K., Chatterton B.D.E., Wang Y. An organic carbon isotope record of Late Ordovician to Early Silurian marine sedimentary rocks, Yangtze Sea, South China: implication for CO₂ changes during the Hirnantian glaciation // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1997. V. 132. P. 147–158.

Wellman C.H., Osterloff P.L., Mohiuddin U. Fragments of the earliest land plants // *Nature*. 2003. V. 425. P. 282–285.

Wenzel B., Joacimski M. M. Carbon and oxygen isotopic composition of Silurian brachiopods (Gotland/Sweden): palaeoceanographic implications // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1996. V. 122. № 2–4. P. 143–166.

Williams G.E. Milankovitch-band cyclicity in bedded halite deposits contemporaneous with Late Ordovician-Early Silurian glaciation, Canning basin, Western Australia // *Earth and Planetary Sci. Letters*. 1991. V. 103. P. 143–155.

Yapp C.J. Palaeoenvironmental interpretations of oxygen isotope ratios in oolitic ironstones // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 1998. V. 62. № 14. P. 2409–2420.

Zalasiewicz J., Taylor L. Deep-basin dropstones in the early Silurian of Wales; a clue to penecontemporaneous, near-shore algal forests // *Proceedings of the Geol. Association*. 2001. V. 112. P. 63–66.

Zhang S., Barnes R. Late Ordovician-Early Silurian (Ashgillian-Llandovery) sea level curve derived from conodont community analysis, Anticosti Island, Quebec // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2002. V. 180. № 1–3. P. 5–32.

Zhang T., Kershaw S., Wan Y., Lan G. Geochemical and facies evidence for palaeoenvironmental change during the Late Ordovician Hirnantian glaciation in South Sichuan Province, China // *Global and Planetary Change*. 2000. V. 24. № 2. P. 133–152.

ВЯЗНИКОВСКАЯ ФЛОРА И ПРИРОДА ПЕРМО-ТРИАСОВОГО ВЫМИРАНИЯ

С.В. Наугольных

Вымирание как морских, так и наземных организмов на рубеже палеозойской и мезозойской эр, выразившееся в исчезновении около 90% видов в море [Raup, 1979] и не менее 80% видов на суше и сопровождавшееся серьезными и глубокими изменениями в структуре экосистем, в последние годы привлекло к себе внимание многих исследовательских групп [Call et al., 1998; Erwin, 1995; 1996a, b; Maxwell, 1992; Poort et al., 1997; Retallack, 1995; Schubert, Bottjer, 1995; Stanley, Yang, 1994; Teichert, 1990; Visscher et al., 1996; Wang, 1993; 1996b; Wignall, 1996; Wignall, Hallam, 1992; Wignall, Twitchett, 1997; Сенников, 2004] и др. К сожалению, в мире не так много регионов, где есть непрерывные разрезы континентальных отложений верхней перми и нижнего триаса. Учитывая характер седиментации в континентальных условиях, возможность присутствия скрытых перерывов в имеющихся разрезах, а также фациальную неоднородность последних, изучение характера изменения наземной биоты в пермо-триасовом интервале сопровождается особенно большими трудностями. Из сравнительно полных континентальных стратиграфических последовательностей пермо-триасовых отложений, относительно хорошо охарактеризованных органическими остатками, следует назвать формацию Карру в южной Африке, ряд разрезов, располагающихся в Австралии [Retallack, 1980] и Антарктиде [Retallack, Krull, 1999], северной части Китая; наиболее представительный разрез переходных пермо-триасовых отложений в этом регионе – Даланкоу [Yang et al., 1986].

Последовательность пермо-триасовых отложений Русской платформы считалась неполной, поскольку предполагалось, что самые молодые пермские отложения, соответствующие части лопинского отдела современной международной стратиграфической шкалы пермской системы, в этом регионе отсутствуют [Граница..., 1998]. Однако благодаря исследованиям последних лет выяснилось, что лопинский интервал представлен на Русской платформе отложениями, охарактеризованными многими важными для стратиграфии континентальных отложений группами флоры и

фауны. Ранее эти отложения относились либо к татарскому ярусу (его самому верхнему горизонту – вязниковскому [Шишкин, 1990], разрезы Вязники и Гороховец), либо к нижнему триасу – разрез Недуброво [Krassilov et al., 1999; Losovsky et al., 2001].

В соответствии с современными представлениями, отложения, вскрытые в разрезах Вязники, Гороховец, Недуброво, а также в разрезе Пурлы (верхнее течение р. Пижмы, бассейн р. Вятки) [Граница..., 1998], залегают над вятским горизонтом татарского яруса и перекрываются отложениями нижнего триаса с остатками лабиринтодонт *Tupilakosaurus*. Присутствие в ряде местонахождений разреза Вязники прекрасно сохранившихся растительных остатков позволяет дополнить имеющуюся эволюционную последовательность пермо-триасовых флор этого региона [Meуen, 1982; Есаулова, 1998] очень важным звеном. Вязниковская флора Русской платформы – последняя пермская флора, существовавшая на этой территории и отражающая характер экосистем, находившихся в преддверии пермо-триасового кризиса.

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам Палеонтологического института РАН В.В. Буланову, В.К. Голубеву, Ю.М. Губину и А.Г. Сенникову за предоставленные для изучения материалы, В.Р. Лозовскому за обсуждение полученных результатов, Н.В. Горьковой (Геологический институт РАН) за техническую помощь в изучении кутикул и спор под электронным сканирующим микроскопом CamScan, а также А.А. Окуневу (Геологический институт РАН) за фотографирование некоторых образцов.

Материал и методика

Растительные остатки, послужившие материалом для настоящего исследования, были собраны автором летом 2004 г. во время совместных полевых исследований с сотрудниками Палеонтологического института РАН В.В. Булановым, В.К. Голубевым и Ю.М. Губиным. Отдельные образцы из тех же местонахождений были переданы автору В.К. Голубевым и А.Г. Сенниковым. Общее коли-

чество имеющихся остатков ископаемых растений вязниковской флоры составляет не менее 100 экземпляров; точный учет материала невозможен, поскольку в некоторых случаях порода просто переполнена дисперсными кутикулами и другими растительными остатками (табл. I, 8). Растительные остатки представлены фитолеймами и отпечатками. Иногда встречаются слабо ожелезненные фрагменты побегов и древесины. Фитолеймы мацерировались в концентрированной азотной кислоте без добавления бертолетовой соли, поскольку растительные остатки в значительной мере испытали естественную мацерацию во влажных, слабо литифицированных аргиллитах. После обработки в растворе аммиака и промывки в дистиллированной воде полученные кутикулы монтировались в постоянные препараты с глицерин-желатиновой средой для изучения в оптическом микроскопе, а также на предметные столики для изучения в сканирующем электронном микроскопе. Для этого предметный столик покрывался тонким слоем акрилового клея. После слабого подсыхания клея к поверхности столика прижимались фрагменты кутикулы, которые затем выравнивались с помощью препаровальной иглы под биноклем. Особое внимание уделялось тому, чтобы была экспонирована и внутренняя, и внешняя поверхность кутикулы, принадлежавшей одному виду растения.

Стратиграфический очерк

Изученные местонахождения приурочены к средней (сероцветной) пачке Вязниковского разреза, представленного несколькими обособленными обнажениями, получившими свои собственные названия: Быковский Овраг, Быковка, Соковка, Вязники-1, Вязники-2, Балымотиха (рис. 1, 2). Во многих из указанных обнажений были найдены дисперсные кутикулы, принадлежавшие высшим растениям, однако растительные остатки, хорошо сохранившиеся на макроморфологическом уровне, были найдены в двух обнажениях - Соковка и Балымотиха.

Общая последовательность верхнепермских отложений Вязниковского разреза представляется автору следующим образом. Нижняя пачка, сложенная желтыми или охристо-красноватыми песками с редкими плотными песчаниковыми стяжениями, имеет видимую мощность около 6 м. Наиболее хорошо эта пачка наблюдается в обнажениях Вязники-2 (северо-восточная окраина г. Вязники, у смотровой площадки), а также Вязники-1 (в промоине напротив старого раскопа Б.П. Вьюшкова). Вторая (средняя) пачка сложена линзовидными телами сероцветных глин и слабо ли-

тифицированных аргиллитов с растительными остатками. В сероцветные линзы врезаны песчаные линзы с прослоями гравелитов в основании. В этих линзах встречаются остатки тетрапод вязниковского комплекса *Dvinosaurus egregius* Shishkin, *Elginia* sp., *Bystrowiana permira* Vjushkov, *Uralerpeton tverdochlebovae* Golubev, *Archosaurus rossicus* Tatarinov, *Moschowia* Tatarinov, *Whatsiidae* idet., *Dicynodontidae* gen. idet. [Ивахненко и др., 1997; Голубев и др., 2005]. Мощность пачки сероцветных глин меняется от 0 до 2,5 м (в обнажении Балымотиха). Наиболее крупная костеносная линза расположена в обнажении Соковка. Максимальная мощность песков линзы составляет 2,5 м. Выше располагается третья (верхняя) пачка Вязниковского разреза, сложенная красными и оранжево-красными песками и алевропелитами, иногда характерного кирпичного оттенка. Мощность этой пачки составляет не менее 20 м.

Тафономические особенности изученных местонахождений

Все изученные растительные остатки приурочены к сероцветным линзам, сложенным глинистыми отложениями. В местонахождении Соковка вмещающие глины тонкозернистые, тонкослоистые, в выветрелом состоянии легко разбиваются на плитки. На глубине 1–2 метра от поверхности обнажения они становятся пластичными, влажными, с трудом раскалываются по плоскостям наложения. Растительные остатки в местонахождении Соковка представлены относительно крупными фрагментами побегов, листьями (представительными фрагментами или даже практически целыми листьями), репродуктивными органами (встречаются как отдельные органы – стробилы, семенные диски, – так и их собрания, например, кистевидные и головчатые собрания семенных дисков), отдельными семенами. Размер остатков может составлять 8–10 см по максимальному измерению. Растительные остатки встречаются относительно редко, изредка вместе с ними присутствуют остатки насекомых. В среднем, один крупный растительный фрагмент попадает на 1 м² вскрытой поверхности напластования. В местонахождении Балымотиха ситуация прямо противоположная: растительные остатки представлены, как правило, мелкими фрагментами, максимальный размер которых редко превышает 1 см, но при этом они часто образуют массовые скопления растительного детрита (табл. I, 8). При этом отчетливо видно, что растительные фрагменты ориентированы своими длинными осями в одном направлении.

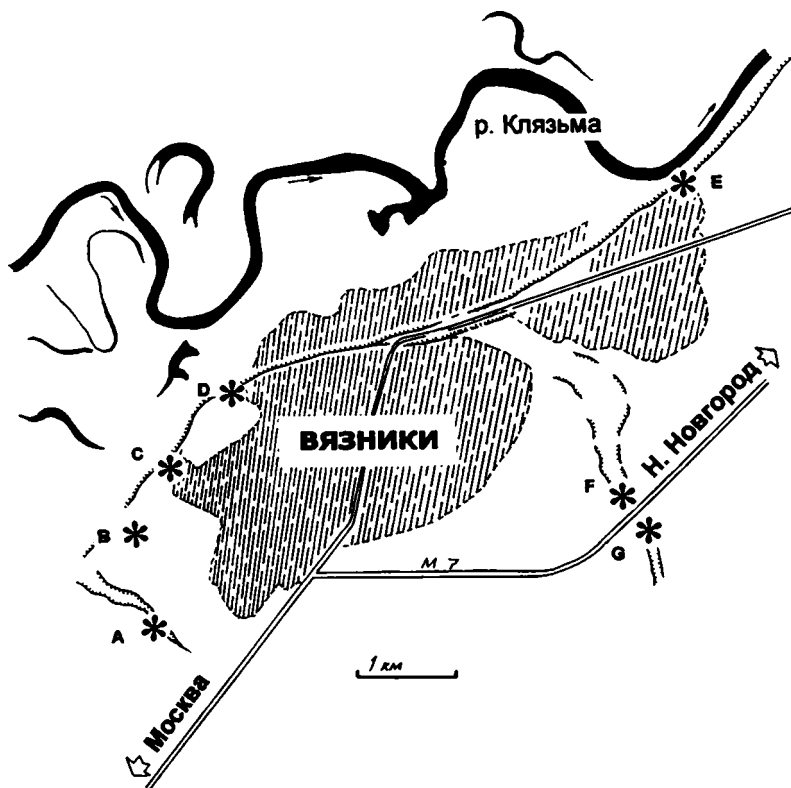


Рис. 1. Расположение основных обнажений Вязниковского разреза (отмечены астерисками). А – Быковский овраг; В – Быковка; С – Соковка; D – Вязники-1 (напротив раскопа Вьюшкова); Е – Вязники-2 (смотровая площадка); F – Бальмотиха (северное обнажение); G – Бальмотиха (южное обнажение). Длина масштабной линейки – 1 км.

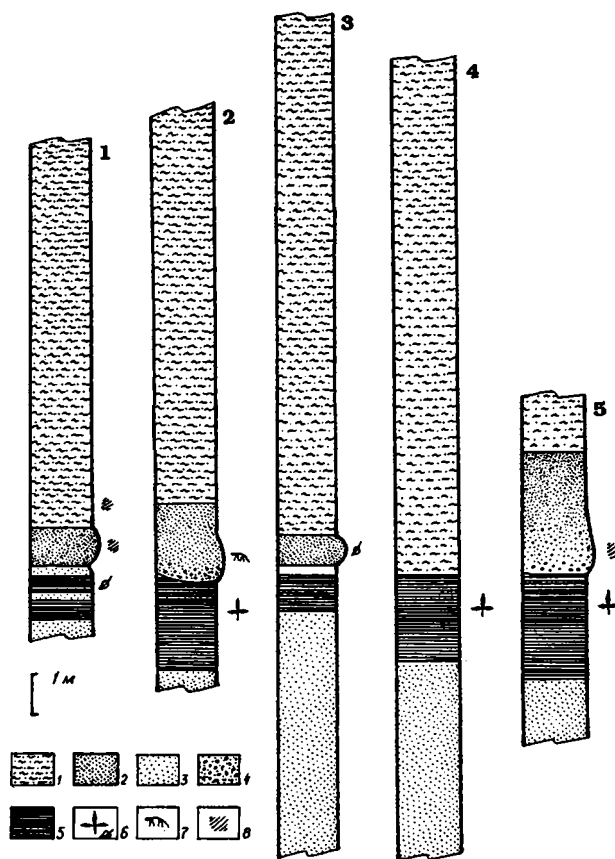


Рис. 2. Стратиграфические колонки основных обнажений Вязниковского разреза. 1 – Быковский овраг, 2 – Соковка, 3 – Вязники-2 (смотровая площадка), 4 – Вязники-1 (промоина напротив раскопа Вьюшкова), 5 – Бальмотиха. Длина масштабной линейки – 1 м.

Условные обозначения: 1 – рыхлые алевропелиты; 2, 3 – пески и песчаники, плотные (2) и рыхлые (3); 4 – гравелиты и конгломераты; 5 – глины и аргиллиты; 6 – местонахождения растительных остатков, трилистник – макромерные растительные остатки, простой лист, повернутый верхушкой вниз – дисперсные кутикулы; 7 – остатки тетрапод; 8 – косая слоистость.

Сделанные наблюдения позволяют предположить, что отложения местонахождения Соковка формировались в относительно спокойных условиях, на некотором удалении от береговой линии, предположительно, в условиях эвтрофного озера или старицы. На эвтрофность указывает серый цвет породы, обогащенной органическим углеродом. Отложения местонахождения Бальмотиха образовались в условиях с более высокой гидродинамикой, поскольку растительные остатки претерпели значительный перенос, были отсортированы и ориентированы потоком в одном направлении. Присутствие двух разных типов ориктоценозов приблизительно на одном стратиграфическом уровне (см. рис. 2) при незначитель-

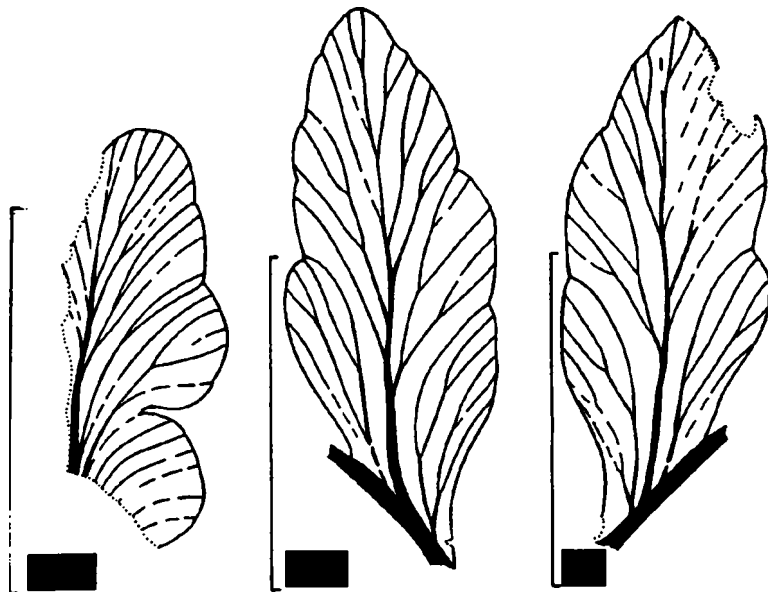


Рис. 3. Папоротники Вязниковской флоры. А–С – *Prynadaeopteris* (?) sp., А – терминальная часть пера последнего порядка; В, С – отдельное перышко (сегмент последнего порядка) с лопастным краем. Местонахождение Балымотиха. Длина масштабной линейки – 1 см.

ном удалении друг от друга (около 5,5 км) указывает на высокую пестроту, мозаичность ландшафтных условий, существовавших в этом районе в конце позднепермской эпохи.

Таксономический состав флоры

В вязниковском флористическом комплексе присутствуют членистостебельные, папоротники, птеридоспермы, предполагаемые гинкговые и хвойные. Доминируют остатки пельтаспермовых птеридоспермов, составляющие около 50% (местонахождение Соковка) или даже до 80% (местонахождение Балымотиха).

Членистостебельные

Членистостебельные представлены остатками осевых побегов (как правило, небольшими фрагментами с одним-двумя сохранившимися узлами), а также частями побегов последнего порядка с сохранившимися листовыми мутовками [Naugolnykh, 2005, figs. 18.2, 18.3]. Вязниковские членистостебельные или, по меньшей мере, их значительная часть, обнаруживают сходство с членистостебельными из медистых сланцев (купфершифер) Западно-Европейского цехштейна, обычно определяемыми как *Neocalamites mansfeldicus* (Weigelt) Weigelt. Сходные побеги членистостебельных были описаны как *Koretrophyllites chantaica* Mogut. [Моручева, 1973, табл. I, 6-8] и *Annularia epeclissensis* Mogut. [Моручева, 1973, табл. II, 7-13].

Папоротники

Остатки папоротников были обнаружены только в местонахождении Балымотиха. Они представлены изолированными перышками (сегментами последнего порядка), а также фрагментами перь-

ев последнего порядка (рис. 3; табл. I, 1, 3-5). Большая их часть может быть предварительно определена как *Sphenopteris* sp. или *Ovopteris* sp., однако по характеру жилкования, а также по некоторым другим морфологическим особенностям (тип расчленения листовой пластинки, строение рахиса) эти остатки могут быть сопоставлены с типично ангарским родом *Prynadaeopteris* Radcz., характерным для верхней части нижней перми и всей средней и верхней перми Печорского угольного бассейна, Приуралья и Сибири. Присутствие этого же рода папоротников отмечалось для нижнего триаса Сибири. Помимо папоротников, морфологически близких *Prynadaeopteris*, в коллекции есть остатки с уникальными перышками и хорошо развитыми гидатодами (табл. I, 1), сходные с некоторыми папоротниками из верхней перми и нижнего триаса Катазии.

Птеридоспермы

Пельтаспермовые птеридоспермы вязниковской флоры представлены остатками листьев, а также семеносными дисками (пельтоидами), образующими компактные кистевидные собрания, и изолированными семенами. Своеобразие вязниковских пельтаспермовых довольно высоко. Часть из них отнесена к новым видам в составе семейства *Peltaspermeae*.

***Pursongia meyenii* Naugolnykh, sp. nov.**

Рис. 4, 10, С; табл. I, 6, 7; II, III.

Этимология. Вид назван в честь Сергея Викторовича Мейена, выдающегося российского палеоботаника.

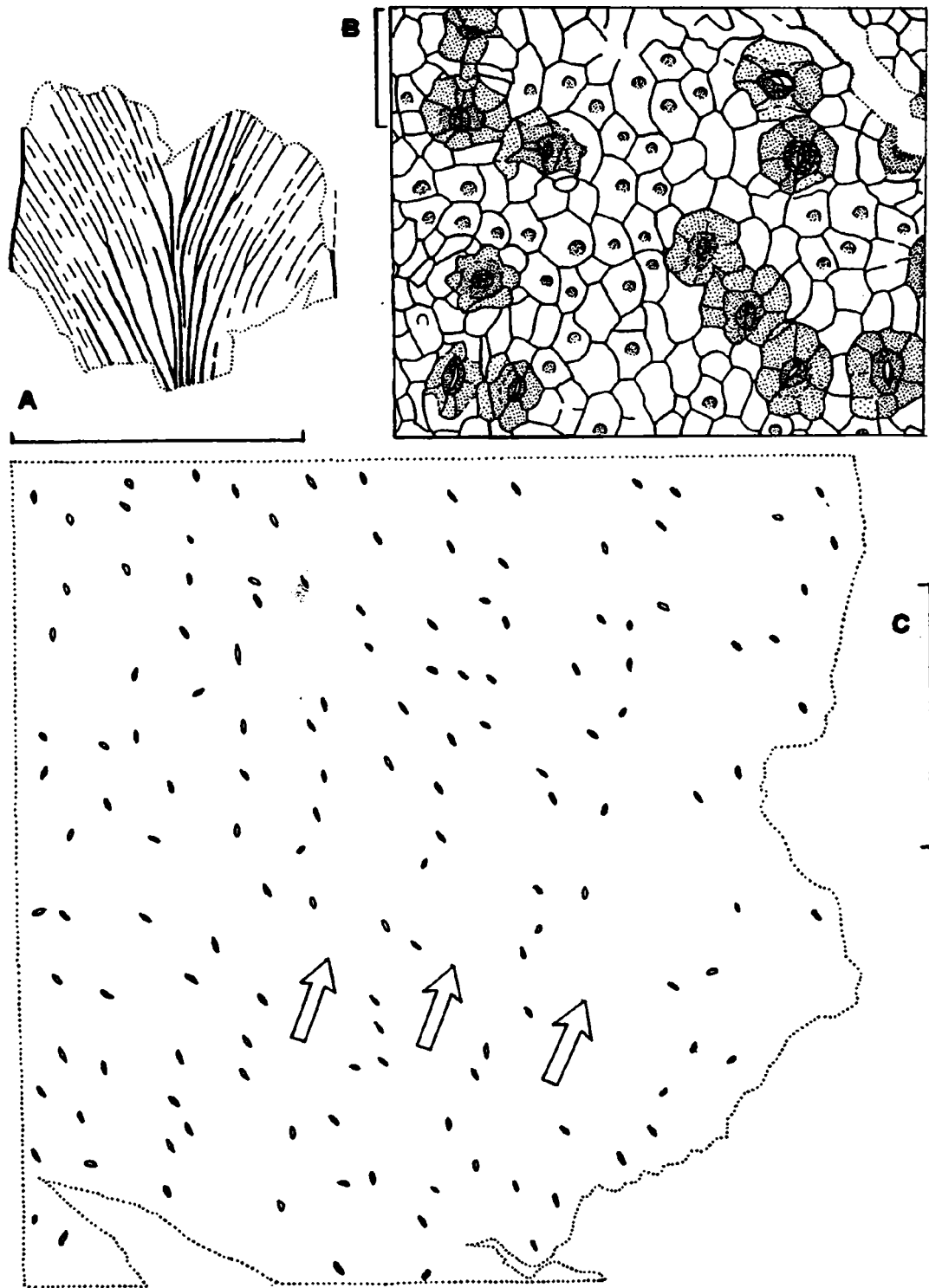


Рис. 4. *Pursongia meyenii* Naugolnykh, sp. nov. Строение голотипа. А – макроморфология; В – прорисовка эпидермально-кутикулярного строения верхней стороны листа; С – распределение устьиц по верхней стороне листа (стрелками отмечены намечающиеся костальные поля, лишенные устьиц. Местонахождение Балымотиха. Длина масштабной линейки – А – 1 см, В – 100 мкм, С – 500 мкм.

Голотип. ГИН 4851/85. Изображен на рис. 4, А – макроморфология, рис. 4, В, С – эпидермально-кутикулярное строение; табл. I, 6 – макроморфология, табл. I, 7; табл. II, III – эпидермально-кутикулярное строение; происходит из местонахождения Балымотиха.

Diagnosis. Lanceolate or strip-like leaves with rounded apices and narrow wedge-like bases. Venation is fan-shaped. Veins in the medial part of the leaf form a false midvein (a bunch of 4–5 closely disposed veins). Lateral veins are simple or rarely dichotomizing up to two times. Leaves amphistomatic. On the lower leaf side cuticle the stomata are more numerous. Common epidermal cells are polygonal, usually tetragonal or pentagonal. Sometimes the cells form rows located along the lateral veins. Common epidermal cells are relatively isometrical, rarely slightly prolonged; the average size 30x40 µm. Many common epidermal cells bear well-developed and distinct papillae. Cellular walls thick, straight or slightly curved or undulated. Stomata disposed in irregular lines or randomly, in some places they form feebly shaped strips. Distance between stomata inside one strip is 50 up to 90 µm. Occasionally they occur paired; stomata with joint subsidiary cells could be observed. Stomatal apertures are obliquely oriented towards the barely outlined stomatiferous rows and strips. Subsidiary cells of stomata are specialized, strongly cutinized, often bearing proximal papillae or proximal ring-like thickening. Stoma size (together with subsidiary cells) on average is 55x60 µm. The length of the aperture is 20 µm.

Описание. В коллекции имеется около двадцати фрагментов ланцетовидных или лентовидных листьев с закругленными верхушками и слабо оттянутыми основаниями. Ширина листьев в среднем равна 1 см; полная длина листьев остается неизвестной вследствие отсутствия в коллекции полных листьев этого вида. Судя по имеющимся фрагментам, она не должна была превышать 5 см. Жилкование веерообразное. Жилки в средней части листа могут формировать пучок (ложную среднюю жилку). Латеральные жилки преимущественно простые или изредка дихотомирующие до двух раз.

У голотипа (см. рис. 4, А; табл. I, 6) было изучено эпидермально-кутикулярное строение (рис. 4, В, С; табл. I, 7, II, III). Были получены кутикулы обеих сторон листа, имеющие в целом близкое строение. Листья амфистоматные. На предполагаемой нижней стороне листа устьица более многочисленные. Покровные клетки эпидермы располагаются беспорядочно относительно друг друга; реже образуют неотчетливые ряды, ориентированные вдоль жилок (рис. 4, С; табл. III, 5). Покровные клетки эпидермы полигональные, обычно че-

тырех- или пятиугольные (табл. II, 5). Клетки относительно изометричные, реже – удлинённые; в среднем имеют размер 30x40 мкм. Многие покровные клетки несут хорошо развитые, отчетливые папиллы. Клеточные стенки относительно толстые, прямые или слабоизогнутые.

Устьица располагаются неотчетливыми рядами или беспорядочно, реже образуют слабо выраженные полосы (рис. 4, С; табл. III, 5). Расстояние между устьицами одной полосы колеблется от 50 до 90 мкм; изредка встречаются попарно сближенные устьица с общими побочными клетками. Устьица моноциклические или неполно дициклические, их апертуры ориентированы косо к намечающимся устьичным рядам и полосам. Побочные клетки устьиц специализированные. Одно устьице в среднем имеет 5–6 побочных клеток. Побочные клетки могут нести проксимальные папиллы (табл. I, 7; II, 6; III, 1, 2, 4) или проксимальное кольцевидное утолщение (табл. III, 3), причем оба типа побочных клеток устьиц встречаются в пределах одного листа. Размер устьичного аппарата вместе с побочными клетками в среднем составляет 55x60 мкм. Длина апертуры – 20 мкм.

Сравнение. Новый вид *Pursongia meyenii* отличается от других близких видов рода *Pursongia* Zalesky (*P. amalitzkii* Zal., *P. belousovae* (Radcz.) Gom. et S. Meyen, *P. asiatica* Zal.) своими очень мелкими размерами (длина листьев *P. meyenii* не превышала 5 см, в то время как у других перечисленных видов в среднем равнялась 10–15 см, но могла превышать и 20 см (*P. amalitzkii*), а также существенно более широко расставленными жилками в их медиальном пучке. От вида *P. benshae* (при первоописании этого вида было использовано неправильное написание видового эпитета: *benshii*) Savitzkaja et Iskandar. отличается значительно более широким медиальным пучком. У вида *P. benshae* он очень узкий и формирует ложную среднюю жилку [Савицкая, Искандарходжаев, 1984].

Замечания. Род *Pursongia* был установлен М.Д. Залесским для ланцетовидных листьев с перистым жилкованием на материале из верхнепермских отложений Татарстана [Zalesky, 1929; 1933], северных районов европейской России (Архангельская и Вологодская области) [Zalesky, 1937] и Южного Приуралья (бассейн реки Сакмары) [Zalesky, 1937]. Листья *Pursongia*, описанные Залесским из этих местонахождений, были отнесены к двум синонимичным видам: *P. amalitzkii* Zal. и *P. angustifolia* Zal., обладавшим единым планом строения и характерным для близких по возрасту отложений татарского яруса. Несмотря на то, что в протологе род *Pursongia* был охарактеризован только макроморфологическими признаками, судя по сохранности некоторых из типовых образцов

Залесского, хранящихся в Палеонтологическом институте РАН, а также образцов из местонахождения Завражье (Архангельская обл., р. Малая Северная Двина) [Naugolnykh, 2001], микроструктурные признаки этих листьев также могут быть изучены, что подтверждено мнением и других исследователей пермских растений этого региона. Так, например, С.В. Мейен пишет: "... В коллекции автора есть несколько сот экземпляров *Pursongia*, значительная часть которых с хорошими фитолеймами, в том числе прозрачными" [Мейен, 1969, с. 94].

С.В. Мейеном [1969] был описан род *Tatarina* S. Meyen по образцам из отложений татарского яруса, обнажающихся в бассейне реки Ветлуги (Кировская обл.). В диагнозе рода *Tatarina*, помимо макроморфологической характеристики, идентичной диагностике рода *Pursongia*, Мейен приводит и описание эпидермально-кутикулярных признаков рода *Tatarina*.

Мне представляется не вполне оправданным вводить новое родовое название для каждой новой формы сохранности или при получении исследователем материала лучшей сохранности, чем типовой. В случае с типовым видом рода *Pursongia* – *P. amalitzkii* и видами рода *Tatarina* можно с уверенностью говорить о том, что они принадлежали растениям, относящимся к одному естественному ботаническому роду, исходя как из особенностей макроморфологического строения, так и характера географического и стратиграфического распространения. Именно поэтому описываемые в настоящей работе листья *Pursongia meyenii*, охарактеризованные как макроморфологическими, так и эпидермально-кутикулярными признаками, отнесены не к роду *Tatarina* (по мнению автора, младшему синониму рода *Pursongia*), а к роду *Pursongia*.

Материал. Двадцать фрагментарных листьев.

Местонахождение. Балымотиха.

Vjaznikopteris Naugolnykh, gen. nov.

Этимология: от г. Вязники (Владимирская обл.)

Типовой вид. *Vjaznikopteris rigida* Naugolnykh, sp. nov.

Diagnosis. Как у типового вида (Same as for the type species).

Сравнение. Новый род обладает общим сходством с родами, установленными на перистых листьях, принадлежавших представителям пельтаспермовых птеридоспермов: *Compsopteris* Zalesky, *Glenopteris* Sellards, *Protoblechnum* Lesq., *Supaia* White, *Comia* Zalesky. Распределение макроморфологических признаков между этими родами, сведенных в единую таблицу, приведено автором ранее [Наугольных, 1999]. От всех этих родов новый

род *Vjaznikopteris* отличается существенно меньшими размерами вайи и присутствием специализированных базальных сегментов в основании вайи.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Верхняя пермь Русской платформы и, предположительно, Приуралья.

***Vjaznikopteris rigida* Naugolnykh, sp. nov.**

Рис. 5, А–D; 6, А–D, G; 7; табл. IV, 1–3, 6; V, VI, VII

Этимология. *rigidus* (лат.) – жесткий (указание на плотную консистенцию листьев птеридоспермов этого вида)

Голотип. ГИН 4851/65. Изображен на рис. 6, В; табл. IV, 2; происходит из местонахождения Соковка.

Diagnosis. Leaves monopinnate or compound (adult fronds only). The apical portion of the frond bears two opposite pinnules, forming the apex overtopping. Apical pinnules are prolonged and lanceolate. The pinnules disposed in middle and basal portions of the frond are shorter. Length of the pinnules gradually increases in direction of the frond apex. Apical pinnules as well as pinnules of the middle portion of the frond have rounded tops. Basal pinnules have subtriangular outlines with acute tops, curved in the direction of the frond basis. Sometimes pinnules of similar shape could be observed in apical portions of the frond. Venation pinnate to fan-shaped. Veins of catadromous part of the pinnule come from the pinna rachis. Epidermal-cuticular structure of both leaf sides is similar. Leaves amphistomatic. Common epidermal cells are irregularly disposed. The epidermal cells are polygonal, usually hexagonal isometric; on average size is 25x35 µm. Sometimes epidermal cells bear papillae. Cellular walls are thick, straight. Stomata are located random to each other. Distance between neighboring stomata is on average 90–100 µm. Sometimes groups of two-four closely disposed stomata are observed. Such stomata may have joint subsidiary cells. Stomata monocyclic or incompletely dicyclic. Subsidiary cells are specialized. One stoma has 5 or 6 (less often) subsidiary cells. Subsidiary cells could bear proximal papillae. The size of the stoma together with subsidiary cells is approximately 70x75 µm. Much smaller undeveloped stomata could be observed, though rather rarely. Length of the aperture averages 10 µm.

Описание. В коллекции имеются фрагментарные и почти целые листья. Фрагменты представлены как отдельными перышками (сегментами последнего порядка), так и приверхушечными и базальными частями перистых листьев.

Судя по наиболее представительным экземплярам (рис. 6, В; табл. IV, 2), листья имели простоперистое строение, но у развитых листьев появились дополнительные порядки сегментации,

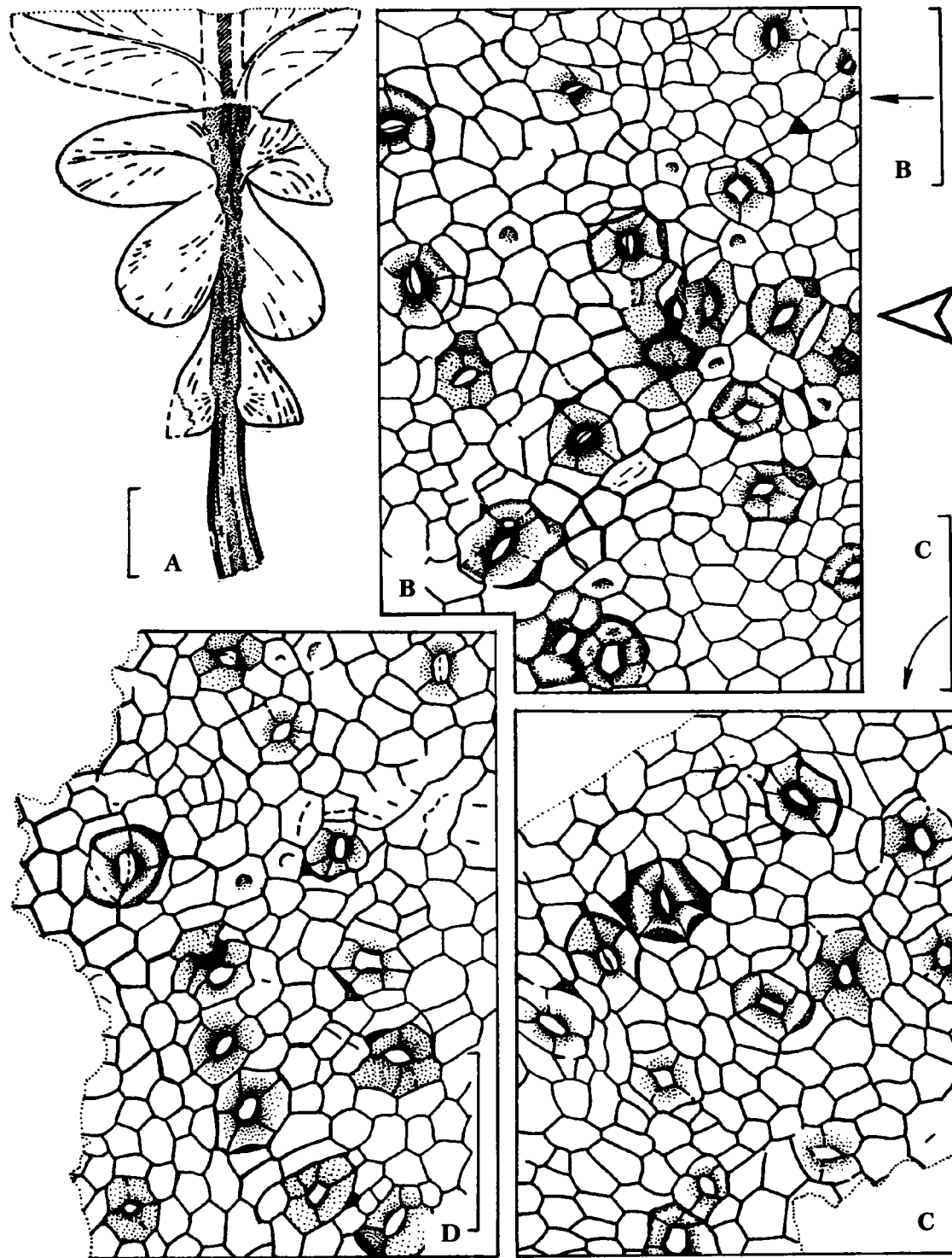


Рис. 5. *Vjaznikopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov. А – базальная часть вайи с сохранившимся черешком и базальными сегментами субтреугольной формы (с этого экземпляра были получены препараты кутикулы, изображенные на Рис. 5, В–D и таблицах V, 2–6; VI, VII). В, D – эпидермально-кутикулярное строение верхней стороны листа; на В большой стрелкой справа отмечено место с ненормальным заложением устьичных аппаратов. Местонахождение Соковка. Длина масштабной линейки – А – 1 см, В–D – 100 мкм.

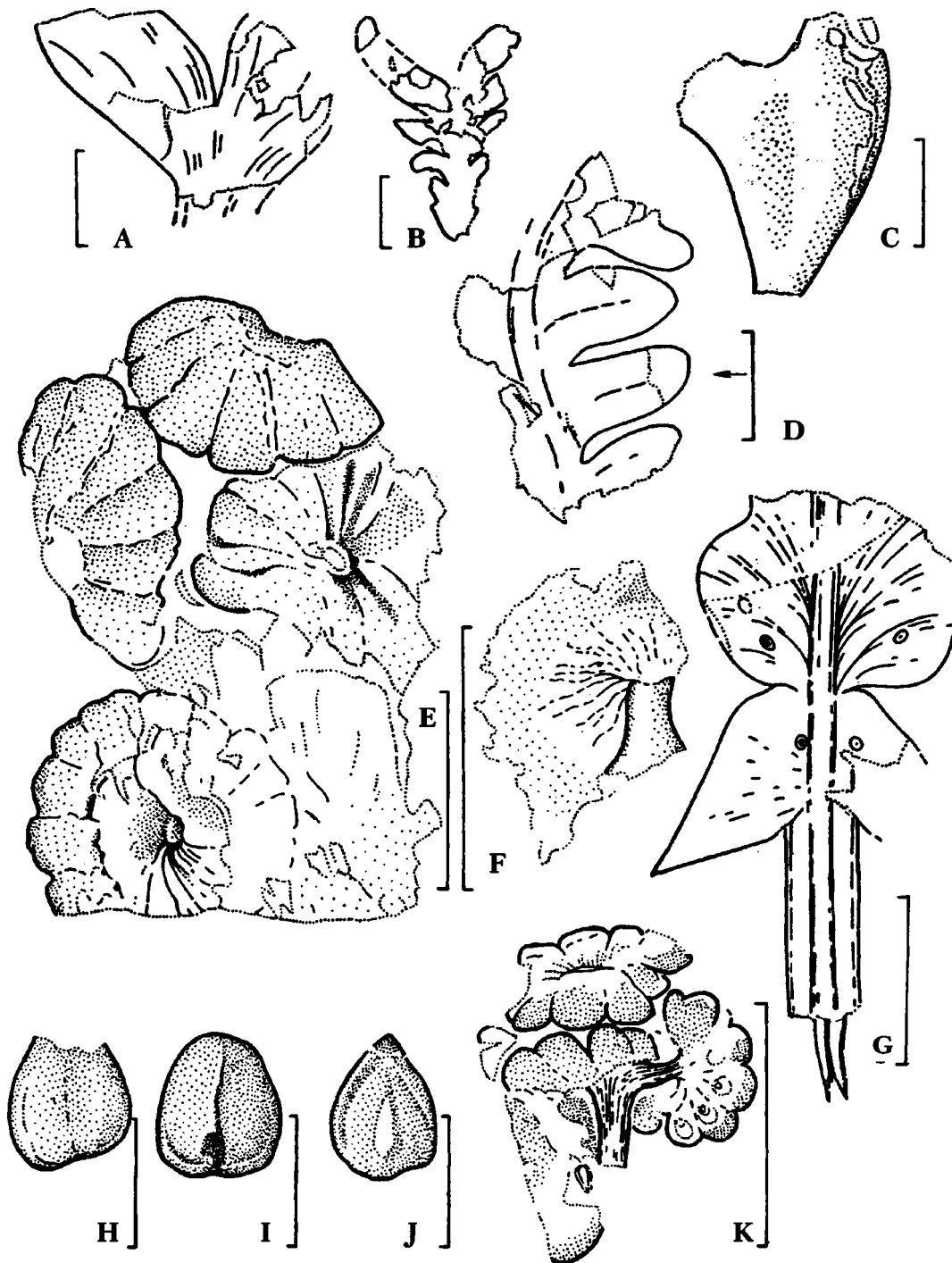


Рис. 6. Птеридоспермы Вязниковской флоры.

A-D, G - пельтаспермовый птеридосперм *Vjaznikopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov.: A - апикальная часть вайи с парноперистой верхушкой, напоминающей верхушку простоперистых листьев рода *Compsopteris* Zalessky; B - голотип; почти целая простоперистая слабообразованная вайя с ланцетовидными перышками в приверхушечной части и укороченными перышками в базальной части; C - перышко с двулопастной верхушкой; D - средняя часть простоперистого листа; G - базальная часть вайи с субтреугольными сегментами; на перышках видны округлые рубцы, связанные с грибковой инфекцией.

E, F, K - семенные диски *Peltaspermum capitatum* Naugolnykh, sp. nov. (E, F, K) и семена, возможно, принадлежавшие тому же растению (H-J). E - кистевидное собрание семенных дисков; F - отдельный семенной диск с разрушенным краем щитка; K - голотип; головчатое собрание семенных дисков; H-J - изолированные семена, возможно, принадлежавшие пельтаспермовому птеридосперму.

Местонахождение Соковка. Длина масштабной линейки - 1 см.

связанные с появлением лопасти перышек, впоследствии преобразующейся в сегменты последнего порядка. Верхушка листа несла супротивно расположенные парные перышки (рис. 6, А; табл. IV, 1), образующие перевернутое вращение. Перышки приверхушечной части вайи были более удлиненными; перышки, располагавшиеся в средней части вайи были короче (рис. 6, D; табл. IV, 3). Длина перышек постепенно увеличивается в направлении верхушки вайи (рис. 6, В; табл. IV, 2; V, 1). Верхушки перышек апикальной и средней части вайи закругленные. Базальные перышки вайи имели субтреугольные очертания с приостренными верхушками, оттянутыми в направлении основания вайи (рис. 5, А; 6, G; табл. IV, 6; V, 1). Длина вайи в среднем составляла от 5 до 10 см при ширине 3–6 см, размеры геронтических листьев могли быть крупнее. Жилкование от перистого до веерообразного; жилки в катадромной части перышек отходят от рахиса пера.

С одного из образцов выборки (рис. 5, А; табл. V, 1) были получены препараты кутикулы (рис. 5, В–D, 7; табл. V, 2–6; VI, 1–4; VII, 1–4). Получены кутикулы обеих сторон листа. Строение обеих сторон листа сходно. Листья амфистоматные. Покровные клетки эпидермы расположены беспорядочно относительно друг друга (рис. 5, В–D, 7, В; табл. V, 2–6; VII, 4). Покровные клетки эпидермы полигональные, обычно шестиугольные. Клетки изометрические; в среднем имеют размер 25х35 мкм. Иногда покровные клетки несут папиллы. Клеточные стенки толстые, прямые.

Устьица расположены беспорядочно относительно друг друга (рис. 5, В–D, 7, В; табл. VII, 3, 4). Расстояние между соседними устьицами равняется 90–100 мкм; иногда встречаются попарно сближенные устьица или группы из трех-четырех устьиц. Имеются также соприкасающиеся устьица с общими побочными клетками. Устьица моноциклические или, реже, неполно дициклические. Побочные клетки устьиц специализированные. Одно устьице в среднем имеет 5, реже 6 побочных клеток. Побочные клетки иногда несут проксимальные папиллы. Размер устьичного аппарата вместе с побочными клетками в среднем составляет 70х75 мкм. Иногда встречаются более мелкие недоразвитые устьица. Длина апертуры в среднем составляет 10 мкм.

Замечания. В эпидермально-кутикулярном строении листьев, описанных выше, очень много общего со строением кутикулы экземпляров *Lepidopteris martinsii* из верхнепермских отложений (цехштейна) Западной и Центральной Европы [Stoneley, 1958, Pl. 37, fig. 2; Schweitzer, 1960, Abb. 4, Taf. 3, 1; Poort, Kerp, 1990, Pl. III, IV] и Северного Китая [Wang, 1985, Pl. II, 4–6; Wang, Wang, 1986, X, 2–7], однако макроморфологическое строение

листьев из Вязников не позволяет отнести их к этому виду.

Довольно своеобразной чертой строения перистых листьев *Vjaznikopteris rigida* является наличие в их основании треугольных сегментов, верхушки которых направлены вниз, к основанию рахиса вайи.

Сходные базальные сегменты известны у некоторых других пермских представителей птеридоспермов s.l., например, у видов рода *Comia* Zalesky (*C. enisejevensis* Schwedov f. *petschorensis* Tschalyshev из казанского яруса Печорского бассейна: [Фефилова, 1973, табл. XL, 3]; *C. norilskensis* Rasskasova f. *grandifolia* Fefilova из казанского и татарского ярусов Печорского бассейна: [Фефилова, 1973, табл. XLII, 3, 4]). Очень близкие по морфологии субтреугольные или ромбические базальные сегменты известны у псигофиллоидов, например, *Psygmophyllum* (vel *Iniopteris*) *sibiricum* (Zal.) Burago: [Залесский, 1918, pl. XLII, 1; Нейбург, 1948, табл. XXIX, 1; Burago, 1982, рис. 1, а].

У молодых слабо развитых листьев каллиптерид (*Callipteris conferta* (Sternberg) Brongniart и близких видов), у которых еще не успела развиться сложноперистая конструкция вайи, а сам лист имеет простоперистое строение с уникогерентным строением перьев последнего порядка, базальные перья могут быть существенно отогнуты вниз, к основанию вайи [Barthel, 1983, Abb. 79]; этот же экземпляр изображен в работе: [Kerp, 1988, Pl. XVI, 4]). Иногда такие же загнутые книзу базальные перья встречаются и у хорошо развитых листьев *C. conferta* [Barthel, 1983, Abb. 70; Barthel, Haubold, 1980].

Один из наиболее морфологически близких видов для *Vjaznikopteris rigida* – вид *Lepidopteris* (al. *Callipteris*) *martinsii* (Germar) Townrow из отложений цехштейна Западной Европы. Этот вид обладает рядом промежуточных признаков, позволяющих рассматривать его в качестве связующего звена между пермскими каллиптеридами и триасовыми представителями родов *Lepidopteris* Schimper и *Scytophyllum* Bornemann. У молодых слабо развитых листьев *L. martinsii* иногда присутствуют субтреугольные базальные сегменты, направленные верхушками к основанию вайи [Poort, Kerp, 1990, Pl. I, 1]. Степень рассеченности листа этого вида на сегменты, а также порядок перистости, как и у многих других представителей птеридоспермов, зависел от степени развитости листа.

Много общего наблюдается в строении листьев *Vjaznikopteris rigida* и некоторых триасовых птеридоспермов.

Сходный план строения вайи известен у *Dicroidium* Gothan. Особенно велико сходство в строении *Vjaznikopteris rigida* с видами *D. crassinervis*,

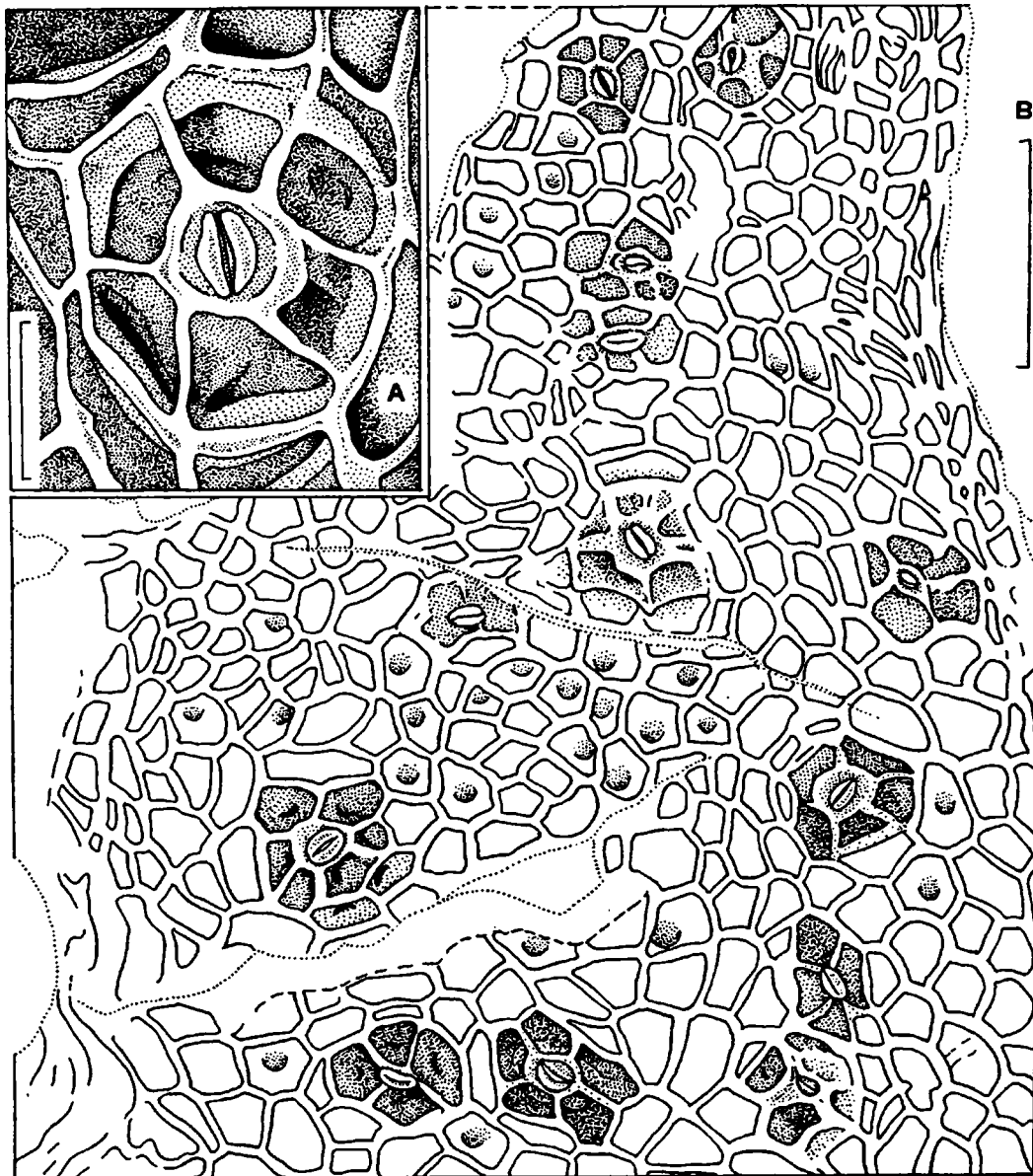


Рис. 7. Пельтаспермовый птеридосперм *Vjaznikopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov.: эпидермально-кутикулярное строение верхней стороны листа, показанного на рис. 5, А и фототаблице V, 1. А – строение устьица, вид с внутренней стороны; В – общая топография кутикулы. Местонахождение Соковка. Длина масштабной линейки – А – 20 мкм, В – 100 мкм.

D. odontopteroides (Morris) Gothan, т.е. теми видами, для которых характерен один порядок рассеяния листовой пластинки [Anderson, Anderson, 1989]. Большое сходство наблюдается между вязниковским птеридоспермом и видом *D. nondichotoma* Anderson et Anderson с простоперистым строением листа и округлыми или субтреугольными перышками. Однако для *D. nondichotoma* характерны мелкоизвилистые клеточные стенки, в то время как клеточные стенки птеридосперма из Соковки всегда прямые или очень слабо изогнутые (рис. 8, В; табл. VI, VII). Верхушки ба-

зальных перышек *D. nondichotoma* иногда могут быть слабо оттянуты вниз [Anderson, Anderson, 1989, Pl. 7, 1].

У представителей рода *Lepidopteris* известны базальные сегменты, как правило, с уникогерентным жилкованием, направленные верхушками к основанию вайи (например, вайи вида *L. brownii*: [Anderson, Anderson, 1985, 1989, p. 89, generic panorama, 5, p. 94, fig. 2]; этот же рисунок воспроизведен в работе [Blanc-Louvel, Marguerier, 1987, Pl. VII, 1]). Аналогичные базальные сегменты известны у птеридосперма, первоначально описанного как *Aipteris pamirica* Sixtel

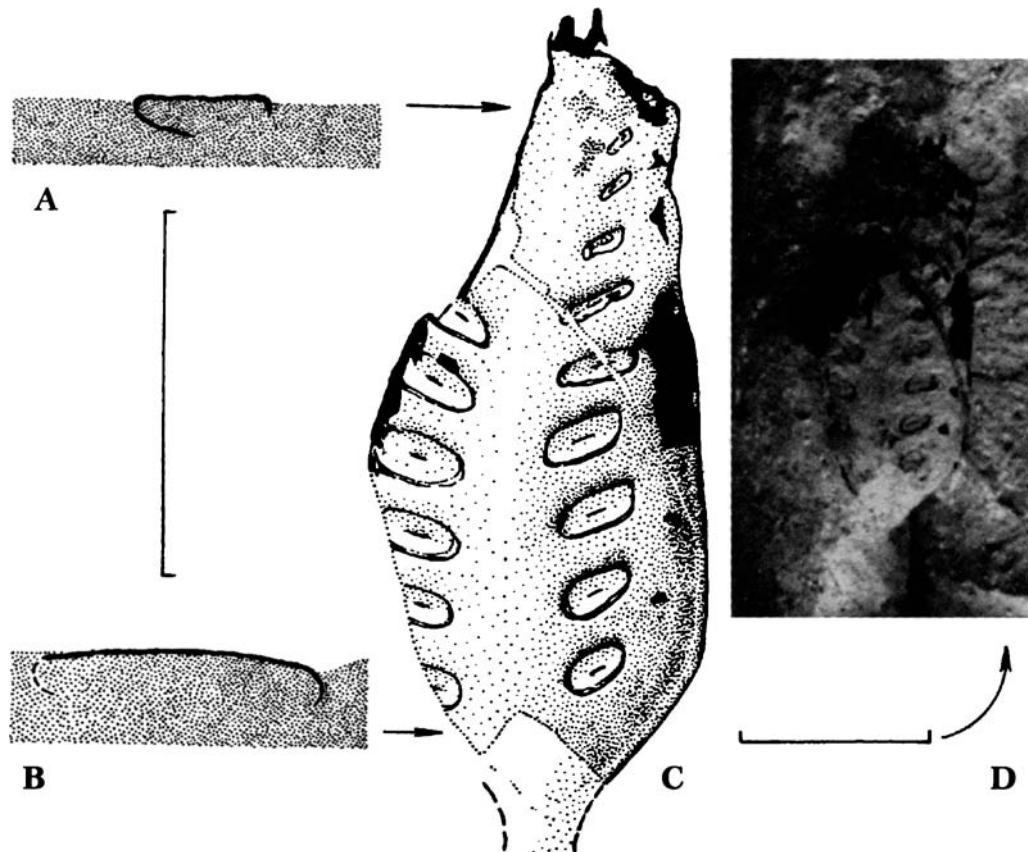


Рис. 8. *Stiphorus ovatum* Naugolnykh, sp. nov. Строение голотипа. А – характер погружения края апикальной части репродуктивного органа в породу; В – характер погружения края базальной части репродуктивного органа в породу; С, D – строение семенной пластинки. Местонахождение Соковка. Длина масштабной линейки – 1 см.

[Сикстель, 1960, рис. 12] из триасовых отложений Памира. Отмечалась близость этого вида представителям рода *Scytophyllum* [Добрускина, 1969].

В работе Х.-И. Швайцера и М. Кирхнера описана и изображена практически целая вайя *Scytophyllum persicum* (Schenk) Kilpper [Schweitzer, Kirchner, 1998, Abb. 3; Taf. 2, Fig. 1] с сохранившейся базальной частью, в основании которой видны небольшие перышки – “зачаточные” перья (в данном случае сегменты последнего порядка), отходящие от рахиса вайи под прямым углом или слабо отогнутые книзу, в то время как сегменты последнего порядка, расположенные в средней и верхней частях вайи, наклонены в направлении верхушки вайи под углом около 40°.

В монографии В.Д. Принады изображен фрагмент сложноперистого листа [Принада, 1970, рис. 18] под названием *Neuropteridium tunguskanum* Ргупада, происходящий из нижнетриасовых отложений корвунчанской серии Тунгусского бассейна. На рахисе этого листа справа внизу располагается интеркалирующий сегмент (перышко) субтреугольных очертаний с направленной вниз

верхушкой. Общие очертания этого перышка очень близки форме базальных сегментов пельтаспермного птеридосперма из Соковки.

Сходные субтреугольные сегменты, направленные верхушками к основанию листа, наблюдаются у некоторых современных цветковых растений, обладающих перисто-рассеченной листовой пластинкой (например, *Taraxacum officinale*, *Mycelis muralis*).

Совместно с листьями *Vjaznikopteris rigida* в местонахождении Соковка автором были обнаружены отдельные семенные диски и их собрания, предварительно определенные как *Peltaspermum* sp. nov. [Naugolnykh, 2005]. Ниже эти семенные диски описаны в качестве нового вида.

Материал. Десять листьев, включая один почти полный, избранный голотипом.

Местонахождение. Соковка.

***Peltaspermum capitatum* Naugolnykh, sp. nov.**

Рис. 6, Е, F, K; табл. IV, 4, 5; VIII, 1–6; IX, 1–6

Этимология: *capitatus* (лат.) – головчатый (по головчатой форме собраний пельтатных дисков).

Голотип. ГИН 4851/46. Изображен на рис. 6, К; табл. IV, 4; происходит из местонахождения Соковка.

Diagnosis. Female reproductive organs consist of ovuliferous discs combined into head-like or racemous aggregations. Disc margin lobed. Each disc bears 14–18 seeds. Seed scars round, disposed on the lower (adaxial) surface of the ovuliferous disc.

Описание. Диски в среднем имеют диаметр 7–10 мм. Внешняя поверхность дисков разделена пологими ребрами и складками на радиальные сектора в количестве 14–18. Один из дисков (рис. 9, А; табл. V, 5) был подвергнут мацерации. Полученные кутикулы (табл. VIII, IX) обладают сходством в строении с кутикулами листьев *Vjaznikopteris rigida*, что может указывать на принадлежность листьев и семенных дисков одному материнскому растению.

Сравнение. Из наиболее близких по морфологии верхнепермских семенных органов, описанных в составе синонимичных родов *Peltaspermum* Harris и *Peltaspermopsis* Gom., следует назвать виды *Peltaspermum martinsii* (Germar) Poort et Kerp, *Peltaspermum buevichiae* Gom. et S.Meyen и *Peltaspermopsis polyspermis* Naug. От *Peltaspermum martinsii* и *P. buevichiae* новый вид отличается значительно большим количеством лопастей и соответствующих им радиальных секторов. Очевидно, количество продуцируемых семян у *Peltaspermum capitatum* также было значительно большим. От вида *Peltaspermopsis polyspermis* новый вид, напротив, отличается меньшим количеством семян и существенно большими размерами семенных дисков. Сравнительные характеристики других видов *Peltaspermum* и *Peltaspermopsis* обобщены автором ранее [Наугольных, 2002].

Материал. Два собрания семенных дисков (одно из них избрано голотипом) и три изолированных семенных диска.

Местонахождение. Соковка.

Гинкгофиты

В качестве предполагаемых остатков гинкговых следует назвать фрагменты побегов с листьями *Sphenobaiera* (sp. nov.; описание готовится к публикации), находящимися в естественном прикреплении [Naugolnykh, 2005, Fig. 15, 8]. Такого же типа листья найдены в том же местонахождении в изолированном виде [Naugolnykh, 2005, Fig. 15, 10]. Листья вязниковских *Sphenobaiera* узкие, с отчетливым рассечением на две лопасти, оттянутым основанием, что отличает их от многих других представителей этого рода. Помимо листьев *Sphenobaiera*, в Вязниковской флоре изредка встречаются и другие листья “гинкговой” морфологии. Так в местонахождении Быковка был найден фрагментарно

сохранившийся лист с лопастным краем, предварительно определенный как *Ginkgoites* (?) sp. (табл. I, 2).

Stiphorus ovatum Naugolnykh, sp. nov.

Рис. 8, А–D

Этимология: *ovatum* (лат.) – яйцевидный.

Голотип. ГИН 4851/61. Изображен на рис. 8, А–D; происходит из местонахождения Соковка.

Diagnosis. Foliar planate seed-bearing organs of ovoid shape bear ovate seed scars disposed on the lower side of the seed-bearing organ. Seed scars with the small and short linear scarlet of conducting bundle disposed at the seed scar middle part. Seed scars form two lines disposed along seed-bearing organ axis. Each line bears at least nine seed scars. Apex of the seed-bearing organ narrower than the seed-bearing organ base.

Описание. В коллекции имеется единственный остаток семенного органа, отнесенного к данному виду. Он представляет собой отпечаток уплощенной фоллиарной семенной пластинки с частично сохранившейся фитолеммой и со слегка подогнутыми и погруженными в породу краями (рис. 8, А, В). Длина остатка составляет 20 мм, ширина – 8 мм. Общая форма семенного органа яйцевидная (апикальная часть более узкая, чем базальная). Вдоль осевой части семенной пластинки располагаются отчетливые семенные рубцы с хорошо заметным коротким линейным рубчиком выхода проводящего пучка, находящимся в середине каждого семенного рубца. Семенные рубцы удлинненно-овальной формы, ориентированы длинной осью перпендикулярно главной (продольной) оси семенной пластинки. На левой (по положению на рис. 8) стороне семенного органа наблюдаются шесть семенных рубцов, из которых за счет частичного разрушения края пластинки полностью сохранился только один. На правой стороне семенного органа видны девять семенных рубцов, сохранившихся практически полностью. Размеры семенных рубцов постепенно уменьшаются в предполагаемом апикальном направлении (к верхушке семенной пластинки). Наиболее крупные семенные рубцы имеют длину 1,5 мм при ширине 0,8 мм, самые маленькие – длину 0,8 мм при ширине 0,3 мм.

Сравнение. От близких видов *Stiphorus biseriatus* S.Meyen (рис. 9, I) и *S. crassus* (Mogut.) S.Meyen новый вид отличается яйцевидной формой семенной пластинки и существенным изменением размера семенных рубцов в пределах одного репродуктивного органа. Размер семян, продуцировавшихся репродуктивными органами *Stiphorus ovatum*, также, скорее всего, сильно варьировал.

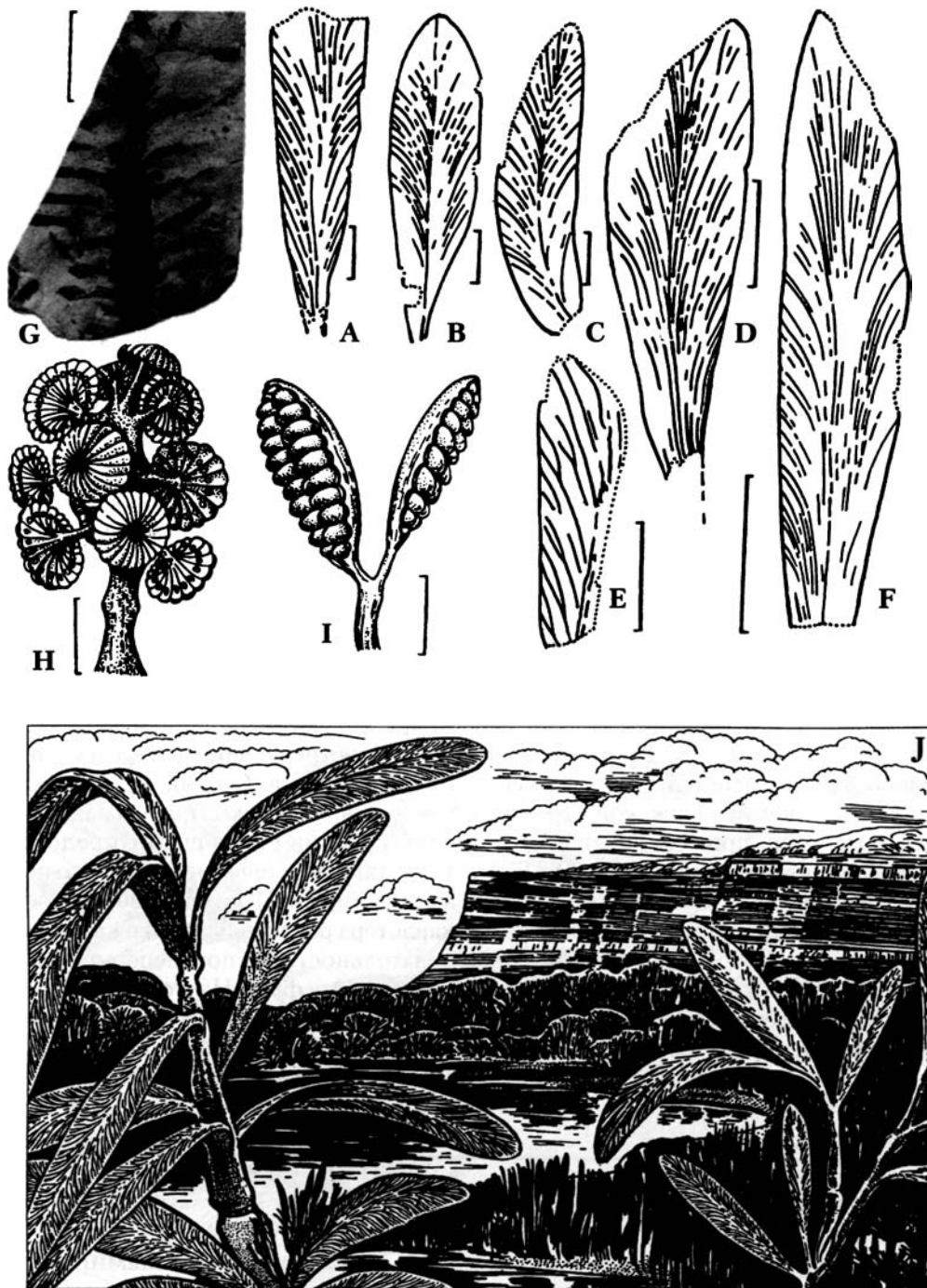


Рис. 9. Флорогенетические предшественники вязниковских голосеменных. А–D – *Pursongia* spp., E – *Rossovites* cf. *petschorensis* Zal.; F – *Zamiopteris* sp. (А–F – верхняя пермь Печорского угольного бассейна); G – вегетативный побег вольщиевого хвойного, условно определенный как *Geinitzia* sp. [Арефьев, Наугольных, 1998], местонахождение Мутовино, р. Сухона, Вологодская обл.; H – *Peltaspermopsis polysperma* Naug., реконструкция кистевидного собрания семенных дисков, по образцам из местонахождения Завражье (р. Малая Северная Двина), Архангельская обл. [Naugolnykh, 2001]; I – генерализованная реконструкция фолиарного семенного органа *Stiphorus biseriatus* S.Meyen [Meyen, 1982], с изм.; J – ландшафт татарского века, Русская платформа; на переднем плане вегетативные побеги *Pursongia amalitzkii* Zal., показаны пережимы побегов, отражающие сезонные перерывы роста. (А–Е – рисунки по фотографиям, опубликованным в [Пухонто, Фефилова, 1983]. Длина масштабной линейки – 1 см.

Замечания. Остатки фолларного семеносного органа *Stiphorus ovatum* были обнаружены в местонахождении Соковка совместно с билобатными листьями *Sphenobaiera* (по всей видимости, их следует отнести к новому виду этого рода). Этот вид, так же как и другие представители рода *Stiphorus* S. Meyen, обладает очень существенным сходством с родом *Hamshawvia* Anderson et Anderson. Уплощенные листовидные семенные пластинки *Hamshawvia longipedunculata* Anderson et Anderson, располагающиеся попарно на длинных черешках, были обнаружены в среднетриасовых отложениях Южной Африки (формация Молтено) в прикреплении к укороченным побегам вместе с листьями *Sphenobaiera* [Anderson, Anderson, 2003]. Этот факт косвенно подтверждает возможную принадлежность вязниковских листьев *Sphenobaiera* и семенных органов *Stiphorus ovatum* одному материнскому растению.

Материал. Голотип.

Местонахождение. Соковка.

Хвойные

Хвойные вязниковской флоры представлены побегами с листьями, сохранившимися в прикреплении [Naugolnykh, 2005, Fig. 18, 1]. Кроме этого, в коллекции имеется единственный, но практически полностью сохранившийся мужской стробил кониферофита, возможно, принадлежавший тем же материнским растениям [Naugolnykh, 2005, Fig. 15, 7; Fig. 18, 9]. Наиболее сходные хвойные известны из европейского цехштейна – *Ullmannia frumentaria* (Schlotheim) Goepfert; см., например, [Stoneley, 1958] и др. Редкость хвойных и фрагментарность их остатков косвенным образом указывают на то, что эти растения произрастали на некотором удалении от формировавшихся танатоценозов, скорее всего, на более возвышенных участках речной долины (рис. 10).

Значение вязниковской флоры для палеоэкологических, палеоклиматических и палеофитогеографических реконструкций

Тафономические особенности местонахождений Вязниковской флоры, а также исключительно хорошая сохранность кутикул ее растений, позволяют использовать полученные данные для общих построений, связанных с реконструкцией палеоэкологических и палеоклиматических условий, существовавших на Русской платформе в позднепермскую эпоху. Судя по приуроченности растительных остатков к линзам сероцветных отложений, образовавшихся в эвтрофных пре-

сноводных водоемах с относительно спокойным (местонахождение Соковка) или более активным (местонахождение Балымотиха) гидродинамическим режимом, большая часть растений вязниковской флоры, включая как споровые (членистостебельные, папоротники), так и голосеменные (птеридоспермы), произрастала вблизи водоемов. По всей видимости, эти растения образовывали околородное сообщество и служили, таким образом, нижним звеном катены. Верхнее катениальное звено могло быть сформировано хвойными, остатки которых изредка встречаются в местонахождении Соковка.

Значительная толщина кутикул обеих сторон листа вязниковских пельтаспермовых птеридоспермов, а также мощная кутинизация устьичных аппаратов и сильная папиллозность эпидермы некоторых из этих растений (например, *Pursongia meyenii*), свидетельствуют о том, что палеоклиматические условия времени существования Вязниковской флоры должны были соответствовать семиаридному климату с редкими сезонными увлажнениями. Этот вывод хорошо согласуется с красноцветностью терригенных толщ, залегающих ниже и выше сероцветной пачки с растительными остатками в Вязниковском разрезе, а также изредка встречающимися в этих отложениях кристаллами гипса. Общий мезо-ксерофильный характер Вязниковской флоры находится в соответствии с существующими представлениями о нарастающей в течение пермского периода аридизации климата [Климат..., 2004] и реконструкции характера растительности и катениальных последовательностей в позднепермскую эпоху в этом регионе [Арефьев, Наугольных, 1998].

Наличие в составе Вязниковской флоры растений, близких типичным представителям флоры цехштейна (*Neocalamites mansfeldicus*, *Lepidopteris martinsii*, *Ullmannia frumentaria*), позволяет отнести эту флору к Евразийской аридной провинции [Wang, 1985; 1996a].

Вязниковская флора и природа пермотриасового вымирания. Комплексный, экосистемный характер перестройки наземной биоты на рубеже перми и триаса

Вязниковская флора, занимающая пограничное положение в эволюционном ряду от пермских к триасовым флорам данного региона, позволяет дополнить представления о характере пермотриасовой биосферной перестройки.

По существующим представлениям, наиболее важное значение для кризисных событий в эволюции как наземных, так и морских организмов на

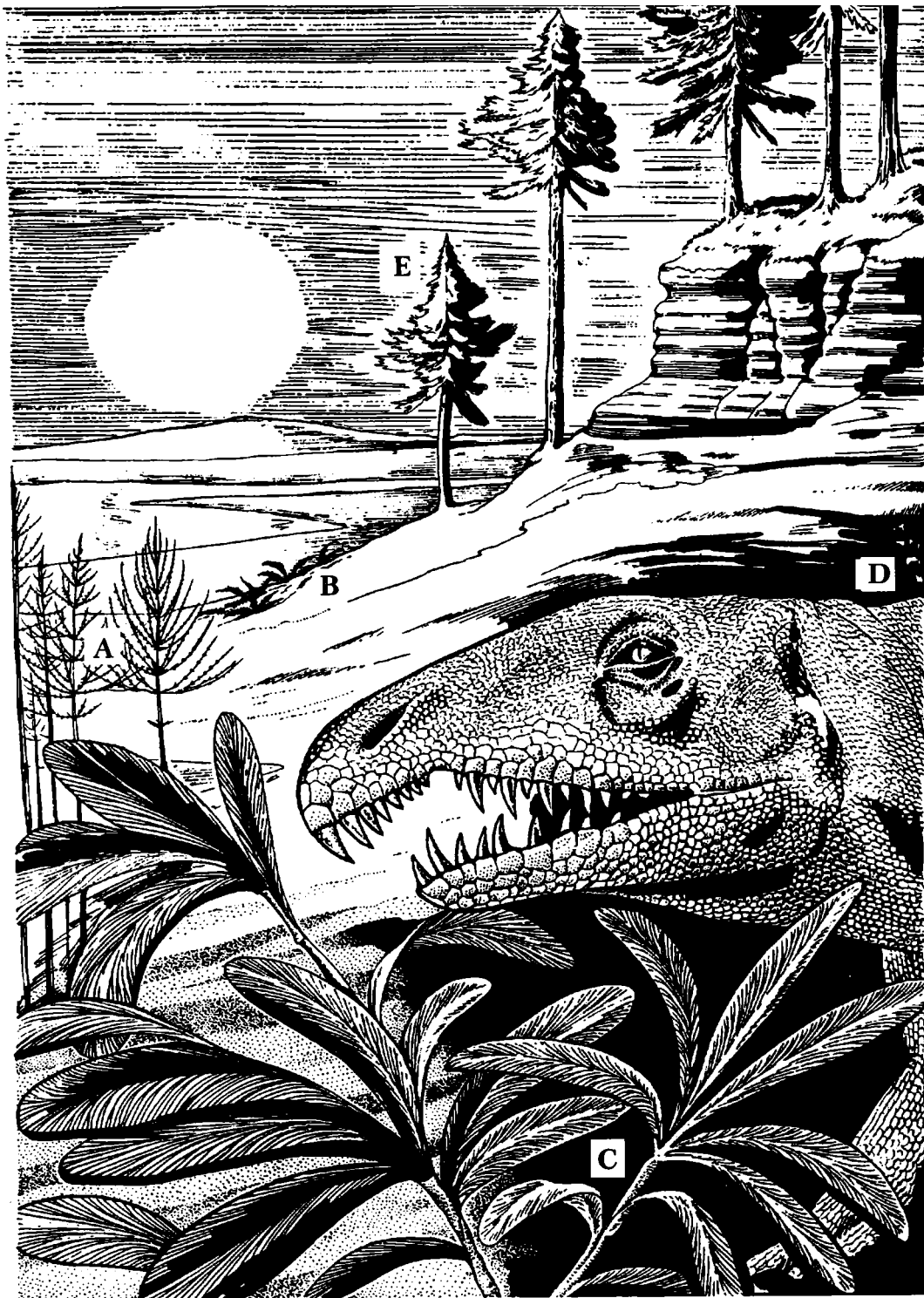


Рис. 10. Вязниковский семиаридный ландшафт, позднепермская эпоха. Растения гигрофильной (гигро-мезофильной ?) растительной ассоциации: А – членистостебельные *Neocalamites cf. mansfeldicus*; В – папоротники и пельтаспермовые птеридоспермы *Vjaznikopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov.; С – *Pursongia meyenii* Naugolnykh, sp. nov.; растения ксерофильной ассоциации: Е – хвойные *Ullmannia* (?) sp.; D – наиболее древний из известных к настоящему времени архозавров (*Archosaurus rossicus* Tatarinov).



Рис. 11. Плевромейевая растительность. На переднем плане – лабиринтодонт *Benthosuchus*.

рубеже палеозойской и мезозойской эр, имели аноксические явления в океане [Wignall, Hallam, 1992; Isozaki, 1994; Kajiwara et al., 1994], вызвавшие выделение большого количества углекислого газа в атмосферу и обусловившие парниковый эффект, проявившийся на границе перми и триаса, а также одновременная с парниковым эффектом активизация Сибирского траппового вулканизма [Campbell et al., 1992; Call et al., 1998]. Однако не

меньшее значение для уменьшения продуктивности и общей редукции наземных экосистем было иссушение климата, спровоцированное появлением обширных опустыненных внутриконтинентальных пространств после образования пермской Пангеи. Таксономическое разнообразие Вязниковской флоры значительно ниже, чем разнообразие более древнего “татаринского” комплекса [Гоманков, Мейен, 1986; см. здесь рис. 9], но, в то же время,

Появление обширных опустыненных внутриконтинентальных пространств, удаленных от побережья

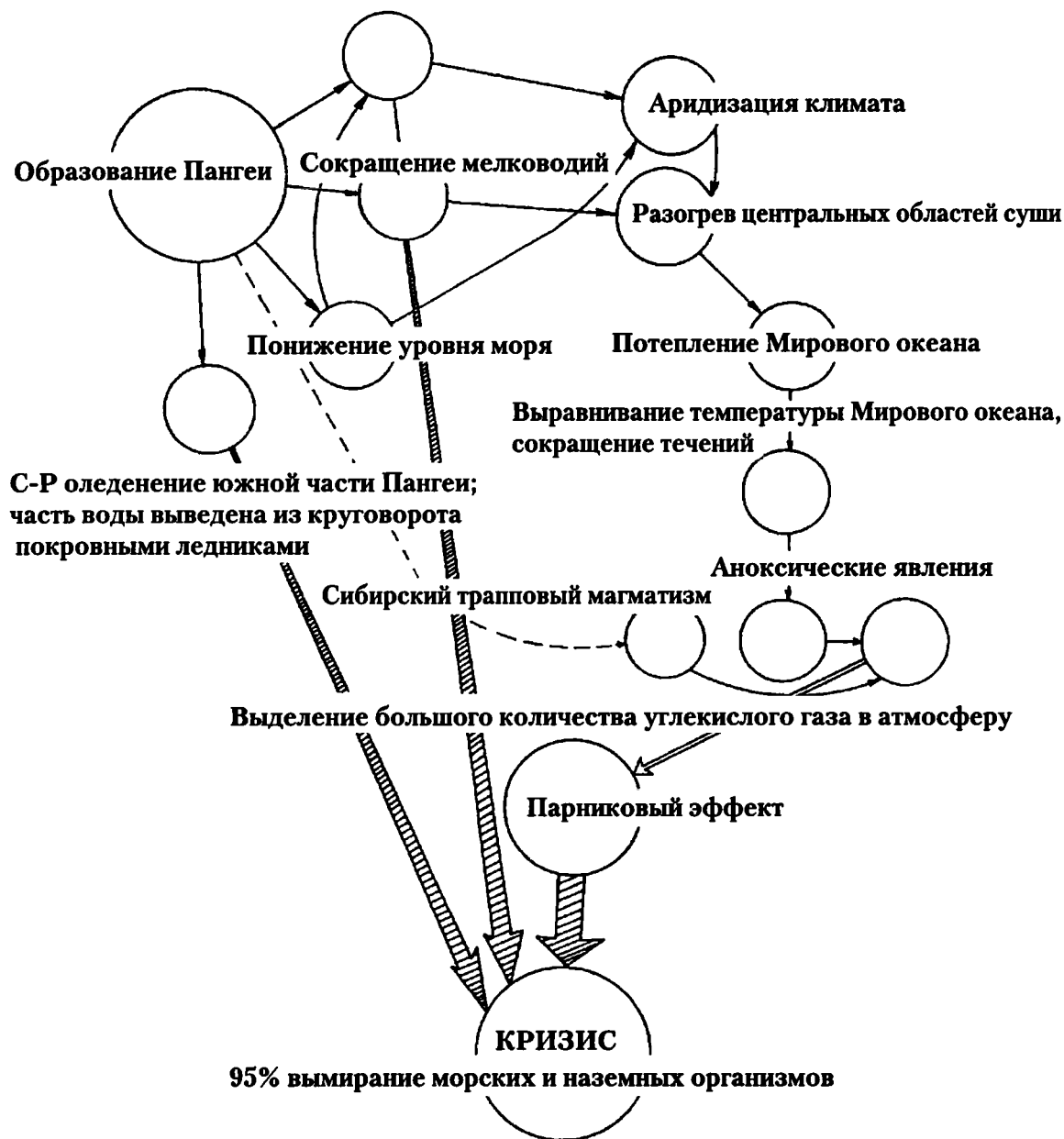


Рис. 12. Общий сценарий развития пермо-триасового биосферного кризиса.

вязниковская флора значительно более разнообразна, чем сменившая ее плевромейевая флора (рис. 11). Раннетриасовые растительные сообщества с доминирующими плевромейевыми, широко представленные в начале мезозоя во многих регионах земного шара, однозначно интерпретируются как пионерные [Wang, 1993; Grauvogel-Stamm, 1999], представляющие собой первую фазу восстановления растительности после пермо-триасового кризиса. Сложность, комплексность процессов в преобразовании биоты на пермо-триасовом рубеже, связанные с (1) образованием Пангеи, (2)

сокращением площади мелководных эпиконтинентальных морских бассейнов и уменьшении протяженности береговой линии, (3) аридизацией климата и образованием больших опустыненных пространств во внутренних регионах Пангеи, (4) формированием гиперсолённых лагун и эвапоритовых бассейнов, (5) Сибирским трапповым магматизмом и (6) аноксическими явлениями в Мировом океане, указывает на многоступенчатый, поэтапный характер пермо-триасового кризиса и на его экосистемный характер (рис. 12).

Промежуточное положение вязниковской флоры между типичными пермскими и триасовыми флорами, а также наличие в ее составе элементов, позволяющих на их основе проводить межрегиональные корреляции, придает вязниковскому флористическому комплексу исключительное, можно сказать, ключевое значение для реконструкции условий перехода от палеофита к мезофиту на Русской платформе.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Гранта Президента Российской Федерации МД-1703.2005.5 "Изучение эволюции наземной растительности на рубеже палеозоя и мезозоя", Государственной программы научных школ Российской Федерации (грант НШ-372.2006.5), РФФИ (гранты № 06-04-48762а, 06-04-63135к), а также научной программы 25 ОНЗ "Эволюция биосферы".

Литература

Арефьев М.П., Наугольных С.В. Изолированные корни из татарского яруса бассейна рек Сухоны и Малой Северной Двины // Палеонтол. журн. 1998. № 1. С. 86–99.

Бураго В.И. К морфологии листа рода *Psugmophyllum* // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 128–136.

Голубев В.К., Сенников А.Г., Наугольных С.В. Новые данные по стратиграфии и палеонтологии верхнепермских отложений окрестностей г. Вязники (Владимирская область) // Палеострат-2005. Годичное собрание Секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества. Тезисы докладов. М.: Отдел оперативной печати Геологического факультета МГУ, 2005. С. 14–15.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). Труды Геологического ин-та РАН. Вып. 401. М. Наука, 1986. 174 с.

Граница перми и триаса в континентальных сериях Восточной Европы. Материалы к Международному Симпозиуму "Верхнепермские стратотипы Поволжья". Под ред. В.Р. Лозовского, Н.К. Есауловой. М.: ГЕОС, 1998. 246 с.

Добрускина И.А. Род *Scutophyllum* (морфология, эпидермальное строение и систематическое положение) // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М.: Наука. 1969. С. 35–58 (Труды Геологического института АН СССР. Вып. 190).

Есаулова Н.К. Флора и фитоценозальная шкала верхней перми Волго-Уральской стратотипической области. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора геолого-минералогических наук. Казань: Экоцентр. 1998. 65 с.

Залесский М.Д. Палеозойская флора Ангарской серии. Атлас // Труды Геолкома. 1918. Нов. Сер. Вып. 174. 76 с.

Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. Труды Палеонтологического ин-та РАН. Том 268. М.: ГЕОС, 1997. 216 с.

Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Труды Геологического института РАН, вып. 550. Под ред. М.А. Семихатова, Н.М. Чумакова. М.: Наука, 2004. 299 с.

Мейен С.В. О роде *Zamiopteris Schmalhauseni* и его соотношении с некоторыми смежными родами // Птеридоспермы позднего палеозоя и мезозоя. Тр. Геологического ин-та АН СССР. Вып. 190. 1969. С. 85–104.

Могучева Н.К. Раннетриасовая флора Тунгусского бассейна. М.: Недра, 1973. 160 с.

Наугольных С.В. Новый вид рода *Compsopteris* Zalesky из верхней перми Пермского Прикамья // Палеонтол. журн. 1999. № 6. С. 80–91.

Наугольных С.В. Ископаемая флора медистых песчаников (верхняя пермь Приуралья) // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2002. № 8. 48 с.

Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 342 с. (Палеонтология СССР. Том XII. Часть 3. Вып. 2).

Пригада В.Д. Ископаемая флора Корвунчанской свиты. М.: Наука, 1970. 78 с.

Пухонто С.К., Фефилова Л.А. Макрофлора // Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна. Л.: Наука, 1982. С. 28–92.

Савицкая Л.И., Исхандарходжаев Т.А. Описание растений и некоторые материалы к истории развития растительности в позднем палеозое Средней Азии // Стратиграфия каменноугольных и пермских континентальных отложений восточного Узбекистана и прилегающих территорий. Под ред. В.А. Арапова. Ташкент: Фан, 1984. С. 68–80.

Сенников А.Г. Глобальный биотический кризис на границе перми и триаса: его характер и последствия // Доклады всероссийского совещания "Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы". Казань: Изд-во Казанского ун-та, 2004. С. 60–63.

Сикстель Т.А. Стратиграфия континентальных отложений верхней перми и триаса Средней Азии. Труды Ташкентского Гос. ун-та. Нов. сер. Вып. 176. Ташкент: Изд-во СамГУ, 1960. 147 с.

Фефилова Л.А. Папоротниковидные перми севера Предуралья. Л.: Наука, 1973. 192 с.

Шишкин М.А. О трехчленном подразделении верхнетатарского подъяруса верхней перми по фауне позвоночных // Бюллетень МОИП. Отд. геология. 1990. Том 65. Вып. 2. С. 117.

Anderson J.M., Anderson H.M. Palaeoflora of Southern Africa: Prodrum of South African megaflores, Devonian to Lower Cretaceous. Rotterdam: Balkema, 1985. 423 p.

Anderson J.M., Anderson H. Paleoflora of Southern Africa, Molteno formation (Triassic). V. 2. Gymnosperms (excluding Dicrodium). Rotterdam: A.A. Balkema, 1989. 567 p.

Anderson J.M., Anderson H.M. Heyday of the gymnosperms: systematics and biodiversity of the Late Triassic Molteno fructifications. Strelitzia. V. 15. Pretoria: National Botanical Institute. 2003. 390 p.

Barthel M. Die Pflanzenwelt // Die Lebewelt des Rotliegenden. Ed. H. Haubold. Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen Verlag, 1983. S. 63–131.

Barthel M., Haubold H. Zur Gattung *Callipteris* Brgt. T. I. Die Ausbildung von *C. conferta* im mitteleuropäischen Rotliegenden // Schriftenr. Geol. Viss. 1980. Bd. 16. S. 49–105.

Blanc-Louvel C., Marguerier J. Aperçu panoramique de la paleoflore gondwanienne // Groupe français d'étude du Gondwana. 1987. № 10. P. 41–70.

Call J.-C., Grauvogel-Stamm L., Nel A., Papier F. La crise biologique du Permien et la renaissance triassique // C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la terre et des planetes / Earth and Planetary Sciences. 1998. V. 326. P. 1–12.

Campbell I.H., Czmanske G.K., Fedorenko V.A. et al. Synchroism of the Siberian traps and the Permian-Triassic boundary // Science. 1992. V. 258. P. 1760–1763.

Erwin D.H. The End-Permian Mass Extinction // The Permian of Northern Pangea. V. 1: Paleogeography, Paleocli-

mates, Stratigraphy. Eds.: P.A.Scholle, T.M.Peryt, D.S.Ulmer-Scholle. Berlin: Springer-Verlag, 1995. P. 20–34.

Erwin D.H. Permian global bio-events // Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic. Ed.: Walliser O.H. Berlin: Springer Verlag, 1996a. P. 351–264.

Erwin D.H. Understanding biotic recoveries: extinction, survival, and preservation during the end-Permian mass extinction // Evolutionary Paleobiology. Eds.: D. Jablonski, D.H. Erwin, J.H. Lipps. Chicago: University of Chicago Press. 1996b. P. 398–418.

Grauvogel-Stamm L. *Pleuromeia sternbergii* (Munster) Corda, eine charakteristische Pflanze des deutschen Buntsandsteins // Trias. Eine ganz andere Welt. Munchen: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1999. S. 271–282.

Isozaki Y. Superanoxia across the Permo-Triassic boundary: record in accreted deep-sea pelagic chart in Japan // Canadian Soc. Petrol. Geol. Mem. 1994. V. 17. P. 805–812.

Kajiwara Y., Yamakita S., Ishida H., Imai A. Development of a largely anoxic stratified ocean and its temporary massive mixing at the Permian/Triassic boundary supported by the sulfur isotopic record // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1994. V. 111. P. 367–379.

Kerp H. Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. X. The West- and Central European species of the genus *Autunia* Krasser emend. Kerp (*Peltaspermeaceae*) and form-genus *Rhachiphyllum* Kerp (*callipterid* foliage) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1988. V. 54. P. 249–360.

Krassilov V.A., Afonin S.A., Lozovsky V.R. Floristic evidence of transitional Permian-Triassic deposits of the Volga-Dvina region // Permophiles. 1999. № 34. P. 12–14.

Lozovsky V.R., Krassilov V.A., Afonin S.A., et al. Transitional Permian-Triassic deposits in European Russia, and non-marine correlations // Natura bresciana. Ann. Mus. Civ. Sc. Nat., Brescia. Monographia № 25. 2001. P. 301–310.

Maxwell W.D. Permian and Early Triassic extinction of non-marine tetrapods // Palaeontology. 1992. V. 35. № 3. P. 571–583.

Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaland: a synthesis // Biological Memoirs. 1982. V. 7. P. 1–109.

Naugolnykh S.V. A new peltaspermeaceous pteridosperm from the Upper Permian of the Russian Platform // Palaeobotanist. 2001. V. 50. P. 189–205.

Naugolnykh S.V. Upper Permian flora of Vjazniki (European part of Russia), its Zechstein appearance, and the nature of the Permian/Triassic extinction // Eds. S.G. Lucas, K.E. Ziegler. The Nonmarine Permian. New Mexico Museum of Natural History and Science. Bulletin 30. 2005. P. 226–242.

Poort R.J., Clement-Westerhof J.A., Looy C.V., Visscher H. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XVII. Conifer extinction in Europe at the Permian-Triassic junction: morphology, ultrastructure and geographic/stratigraphic distribution of *Nuskoisporites dulhuntyi* (prepollen of *Ortiseia*, *Walchiaceae*) // Review of Palaeobotany and Palynology. 1997. V. 97. P. 9–39.

Poort R.J., Kerp J.H.F. Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. XI: On the recognition of true peltasperms in the Upper Permian of Western and Central Europe and a reclassification of species formerly included in *Peltaspermum* Harris // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. V. 63. P. 197–225.

Raup D.M. Size of the Permo-Triassic bottleneck and its evolutionary implications // Science. 1979. V. 206. P. 217–218.

Retallack G. Late Carboniferous to Middle Triassic megafossil floras from the Sydney basin // A guide to the Sydney Basin. Bull. Geol. Surv. NSW. 1980. V. 26. P. 385–430.

Retallack G.J. Permian-Triassic life crisis on land // Science. 1995. V. 267. P. 77–80.

Retallack G.J., Krull E.S. Landscape ecological shift at the Permian-Triassic boundary in Antarctica // Australian Journal of Earth Sciences. 1999. V. 46. 785–812.

Schubert J.K., Bottjer D.J. Aftermath of the Permian-Triassic mass extinction event: palaeoecology of Lower Triassic carbonates in the western USA // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1995. V. 116. P. 1–39.

Schweitzer H.-J. Die Makroflora des niederrheinischen Zechsteins // Fortschr. Geol. Rheinld. U. Westf. 1960. Bd. 6. 46 S.

Schweitzer H.-J., Kirchner M. Die rhaeto-jurassischen Floren des Iran und Afghanistans. 11. Pteridospermophyta und Cycadophyta. I. Cycadales // Palaeontographica. Abt. B. Bd. 248. Lief. 1-3. S. 1–85.

Stanley S.M., Yang X. A double mass extinction at the end of the Paleozoic era // Nature. 1994. V. 266. P. 1340–1344.

Stoneley H. The Upper Permian flora of England // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Geol.). 1958. V. 3. P. 293–337.

Teichert C. The Permian-Triassic boundary revisited // Extinction Events in Earth History. Eds. E.G. Kauffman, O.H. Walliser. Berlin: Springer Verlag, 1990. P. 199–238.

Visscher H., Brinkhuis H., Dilcher D.L., et al. The terminal Paleozoic fungal event: evidence of terrestrial ecosystem destabilization and collapse // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. V. 93. P. 2155–2158.

Wang Z.-Q. Palaeovegetation and plate tectonics: palaeophytogeography of North China during Permian and Triassic times // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1985. V. 49. P. 25–45.

Wang Z.-Q. Evolutionary ecosystem of Permian-Triassic redbeds in North China: a historical record of global desertification // The Nonmarine Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bull. 1993. № 3. P. 471–476.

Wang Z.-Q. Past global floristic changes: the Permian great Eurasian floral interchange // Palaeontology. 1996a. V. 39. Part 1. P. 189–217.

Wang Z.-Q. Recovery of vegetation from the terminal Permian mass extinction in North China // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996b. V. 91. P. 121–142.

Wang Zi-Qiang, Wang Lixin. Late Permian fossil plants from the lower part of the Shiqianfeng (Shihchienfeng) Group in North China // Bulletin Tianjin Institute Geol. Min. Res. 1986. № 15. P. 1–120.

Wignall P.B. The end-Palaeozoic double whammy // Palaeont. Newsletter. 1996. V. 32. P. 30.

Wignall P.B., Hallam A. Anoxia as a cause of the Permian/Triassic mass extinction: facies evidence from northern Italy and the western United States // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1992. V. 93. P. 21–46.

Wignall P., Twitchett R. The Permo-Triassic mass extinction in East Greenland // Palaeont. Newsletter. 1997. V. 36. P. 33.

Yang J., Qu L., Zhou H., et al. Permian and Triassic strata and fossil assemblages in the Dalongkou area of Jimsar, Xinjiang. 1986. 238 p.

Zalessky M.D. Sur des debris de nouvelles plantes permiennes // Bull. de l'Acad. des Sciences de l'URSS. Classe des sciences Phys.-Math. Ser. 7. 1929. V. 6. P. 677–689.

Zalessky M.D. New fossil plants of Anthracolite System of Kuznetsk basin. 1. // Reports of Academic Science. Mat. Natur. Sci. 1933. V. 8. P. 1213–1258.

Zalessky M.D. Flores permiennes du la plaine Russe, de l'Oural et du bassin de Kousnetsk et les correlations des depots qui les contiennent // Problems of Paleontology. 1937. V. 2–3. P. 9–35.

Таблица I. Папоротники (1, 3–5), птеридосперм (6, 7), гинкгофит (2) и общий характер ориктоценоза (8) Вязниковской флоры.

1 – терминальный фрагмент пера папоротника с уникогерентным жилкованием и гидатодами, располагающимися на концах жилок; 2 – *Ginkgoites* (?) sp., часть двуллопастного листа с разрушенным основанием; 3–5 – *Prynadaeopteris* (?) sp., отдельное перышко (сегмент последнего порядка) с лопастным краем (1, 2); терминальная часть пера последнего порядка (3); 6, 7 – *Pursongia meyenii* Naugolnykh sp. nov., строение голотипа; 6 – средняя часть листа с веерообразным жилкованием; 7 – устьице с проксимальными папиллами на побочных клетках; 8 – характер фитоориктоценоза в местонахождении Балымотиха; хорошо заметна ориентировка растительных остатков в одном направлении, отражающем направление движения потока. Местонахождение: 1, 3–8 – Балымотиха; 2 – Соковка (ранее цитировалось как Быковка). Увеличение: x2 (2, 8); x4,5 (1, 4–6); x5,5 (3), x800 (7).

Таблица II. *Pursongia meyenii* Naugolnykh, sp. nov., 1–7 – эпидермально-кутикулярное строение голотипа; кутикула, принадлежавшая верхней стороне листа. Местонахождение Балымотиха. Увеличение: x170 (3); x350 (5); x1200 (1–4, 6, 7).

Таблица III. *Pursongia meyenii* Naugolnykh, sp. nov., 1–6 – эпидермально-кутикулярное строение голотипа; кутикула, принадлежавшая верхней стороне листа. Местонахождение Балымотиха. Увеличение: x800 (1–4); x100 (5); x200 (6).

Таблица IV. Растения Вязниковской флоры: 1–3, 6 – листья *Vjaznicopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov. и семена (1–3), возможно, принадлежавшие тому же растению; 4, 5 – семенные диски *Peltaspermum capitatum* Naugolnykh, sp. nov.; 4 – головчатое собрание семенных дисков; 5 – отдельный семенной диск с разрушенным краем щитка; Местонахождение Соковка. Увеличение: x1,25 (2); x2 (1, 4); x2,25 (6); x2,5 (3, 5); x3,5 (7, 8).

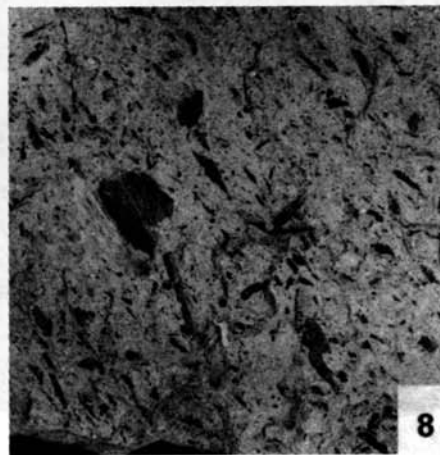
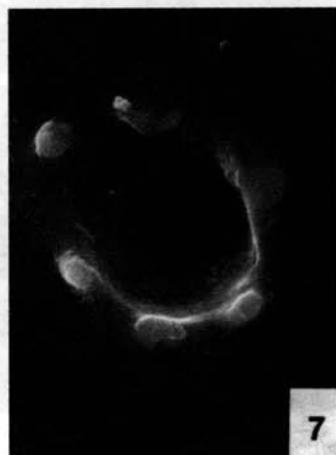
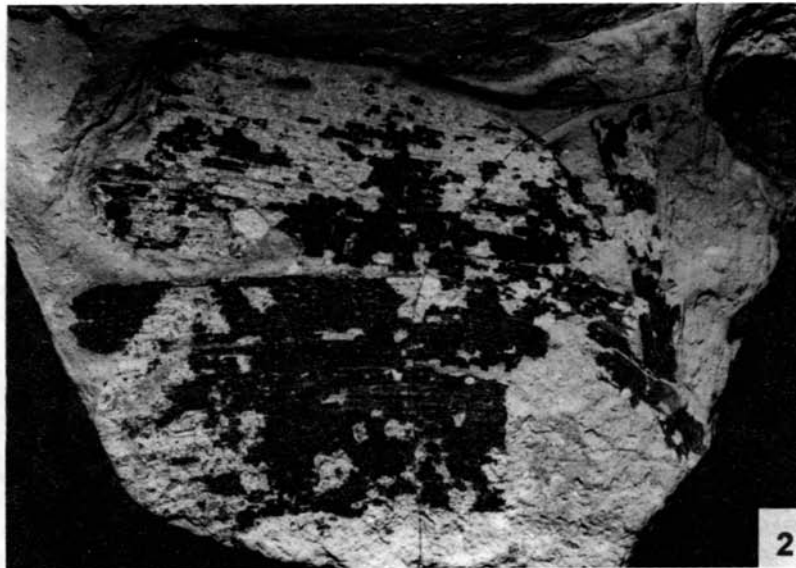
Таблица V. *Vjaznicopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov.: 1 – макроморфология; 2–6 – эпидермально-кутикулярное строение верхней стороны листа. Местонахождение Соковка. Увеличение: x1,4 (1); x420 (2–6).

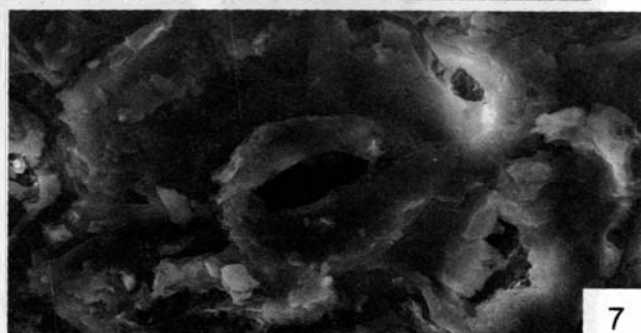
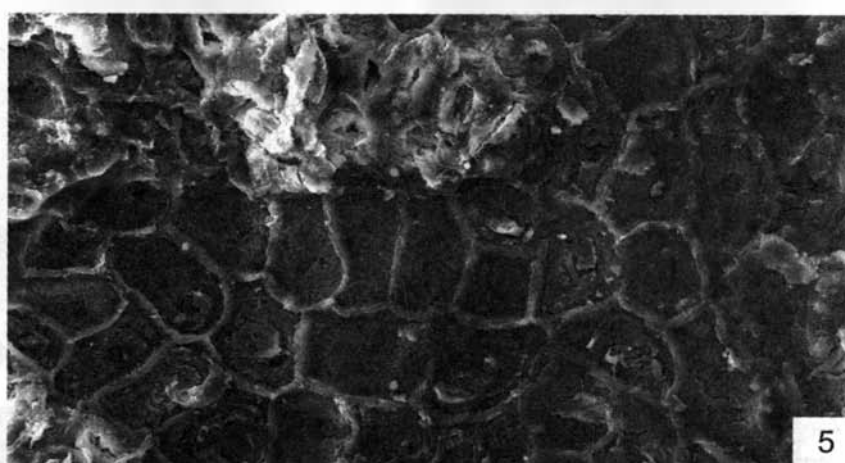
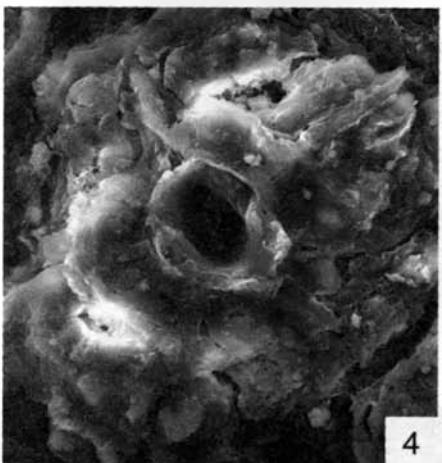
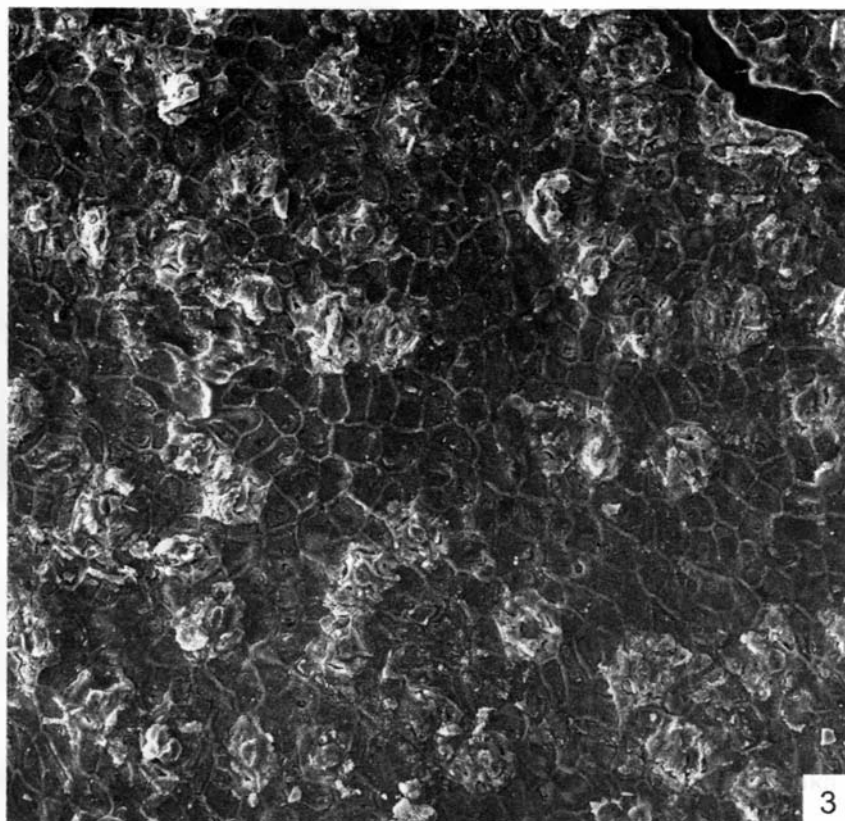
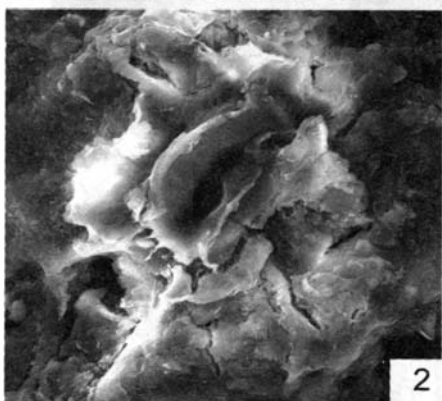
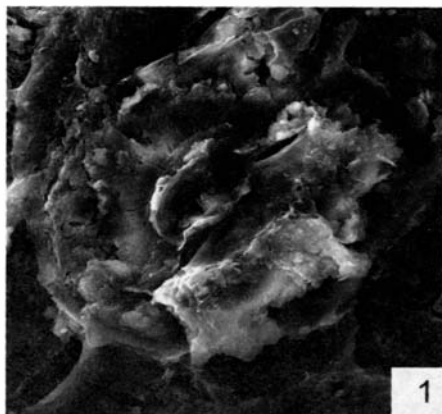
Таблица VI. *Vjaznicopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov.; 1–4 – строение устьиц. Местонахождение Соковка. Увеличение: x1000.

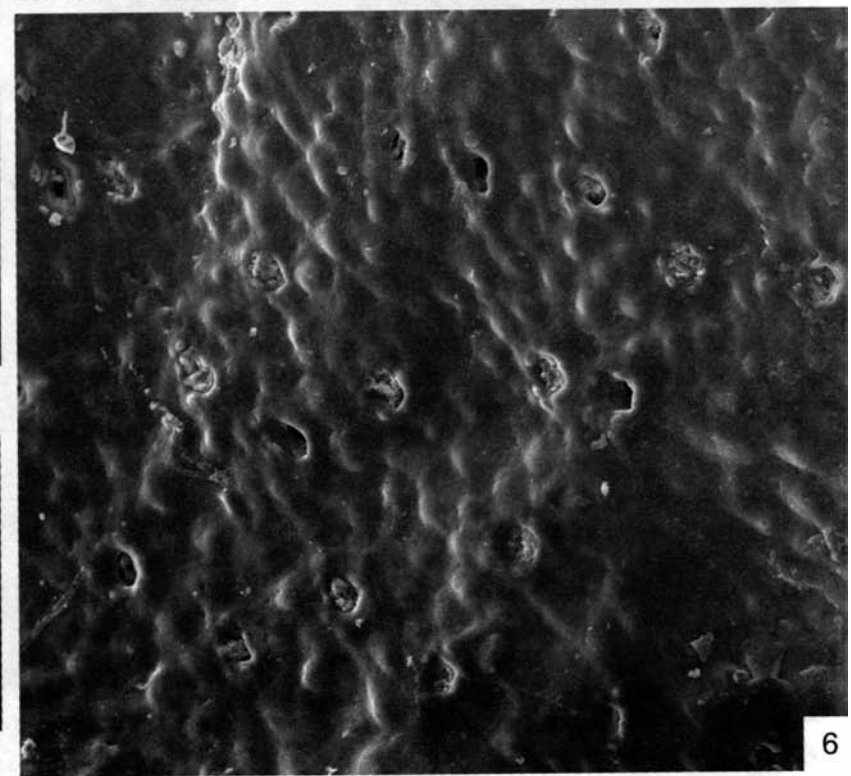
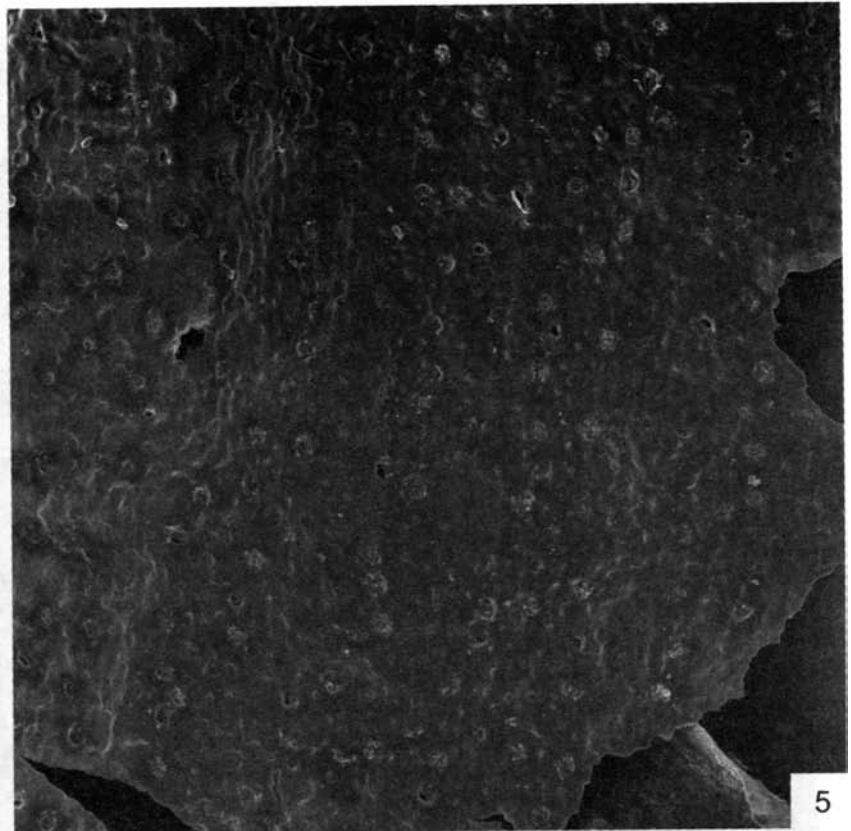
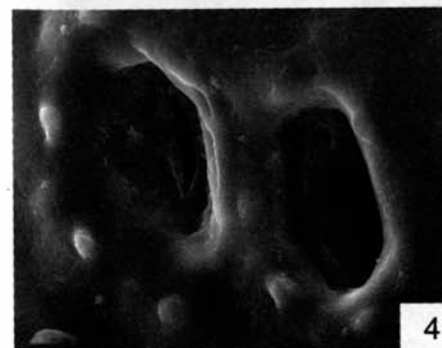
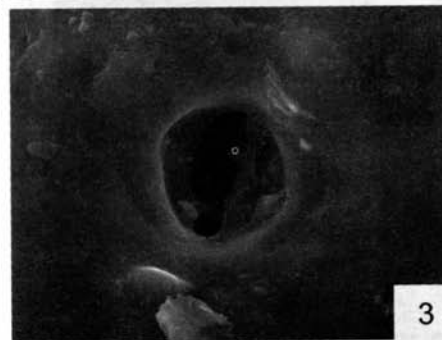
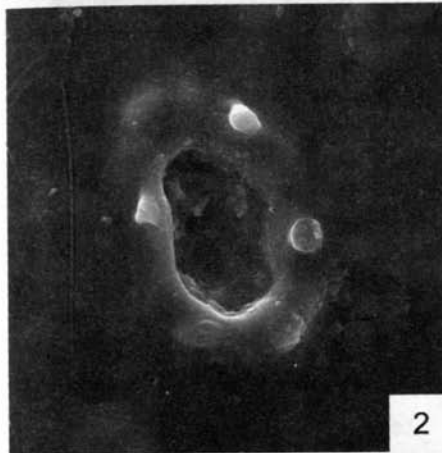
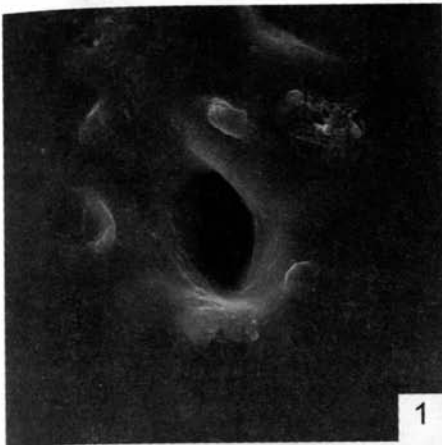
Таблица VII. *Vjaznicopteris rigida* Naugolnykh, gen. et sp. nov.; 1–4 – эпидермально-кутикулярное строение верхней стороны листа. Местонахождение Соковка. Увеличение: x200 (4); x250 (3); x1000 (1, 2).

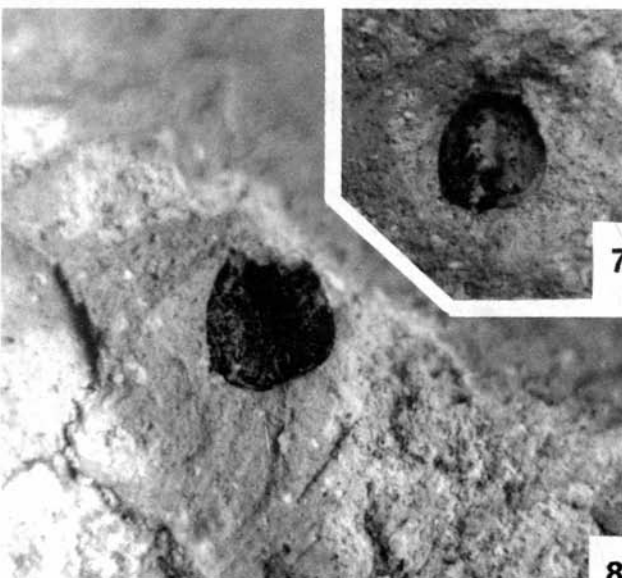
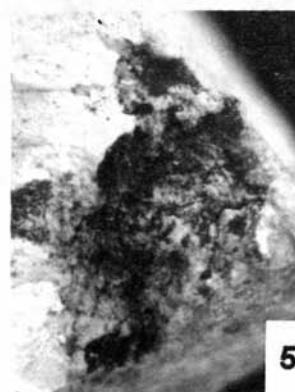
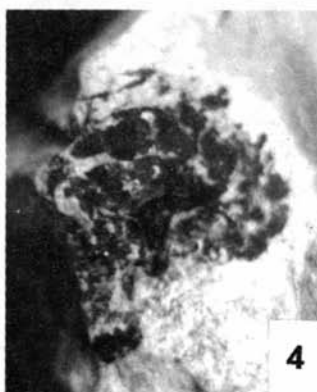
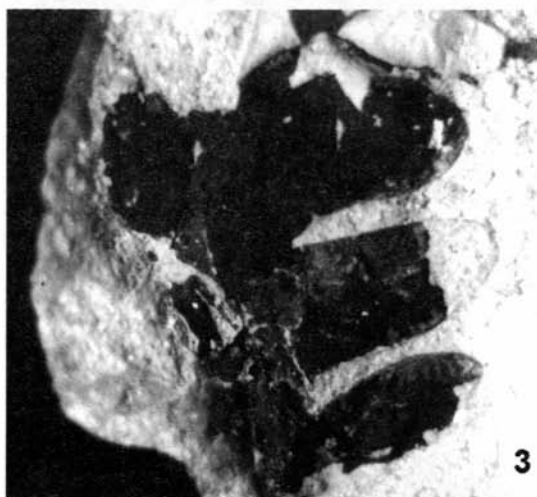
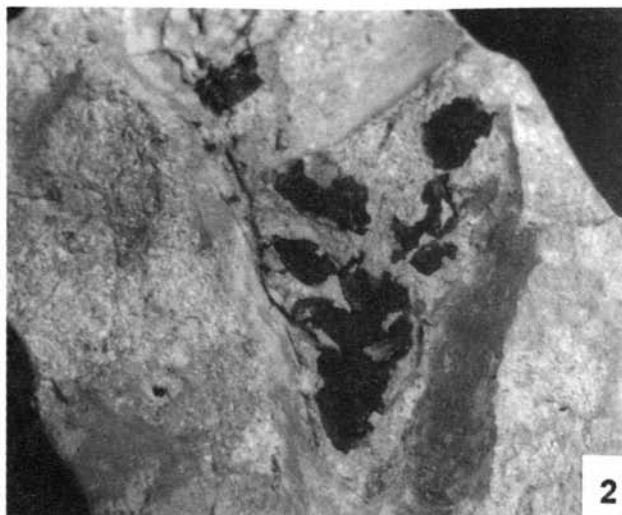
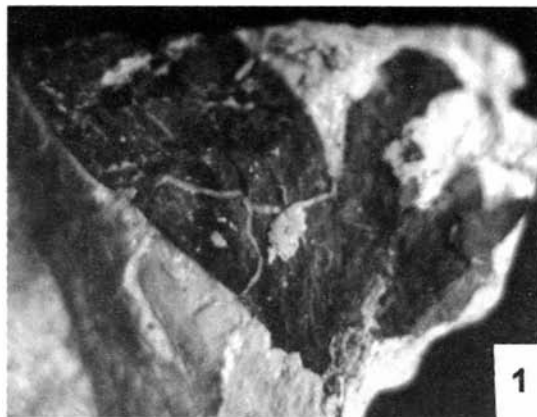
Таблица VIII. *Peltaspermum capitatum* Naugolnykh, sp. nov., эпидермально-кутикулярное строение внешней (верхней; абаксиальной) поверхности семенного диска. 1 – частично сохранившийся семенной рубец; 2 – семенной рубец (слева внизу) на адаксиальной поверхности радиального сектора семенного диска; 3 – лишенная кутикулы поверхность семенного рубца; видна паренхиматозная ткань мезофилла; 4 – несколько мелких устьичных апертур; 5 – кутикула абаксиальной поверхности семенного диска (видны очертания вытянутых покровных клеток, располагавшихся вдоль радиальных секторов диска); 6 – поверхность костального поля адаксиальной стороны семенного диска. Местонахождение Соковка. Увеличение: x200 (1, 6); x500 (2); x1000 (4); x1700 (3, 5).

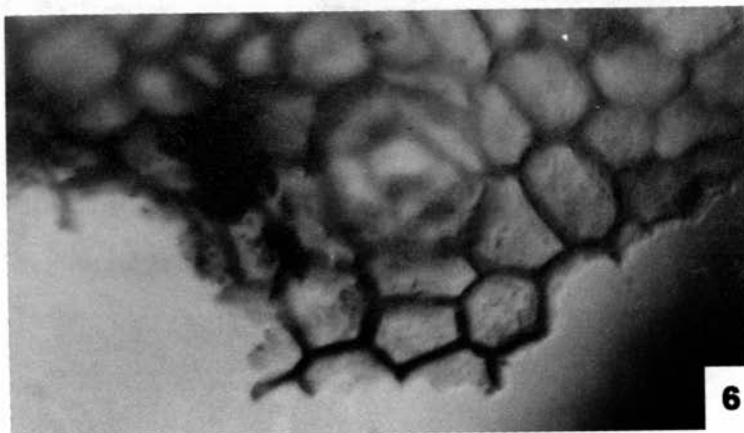
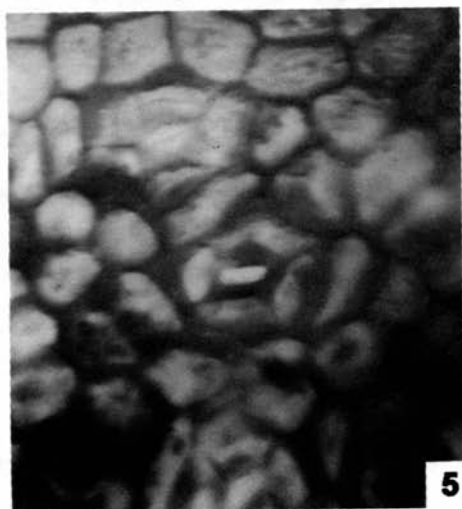
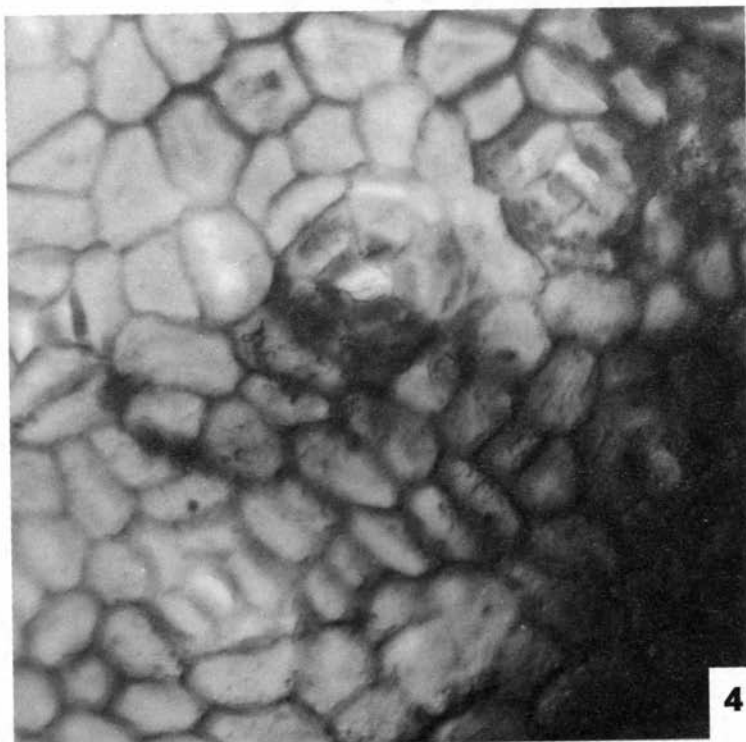
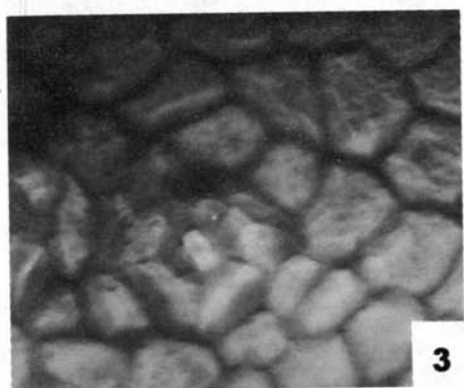
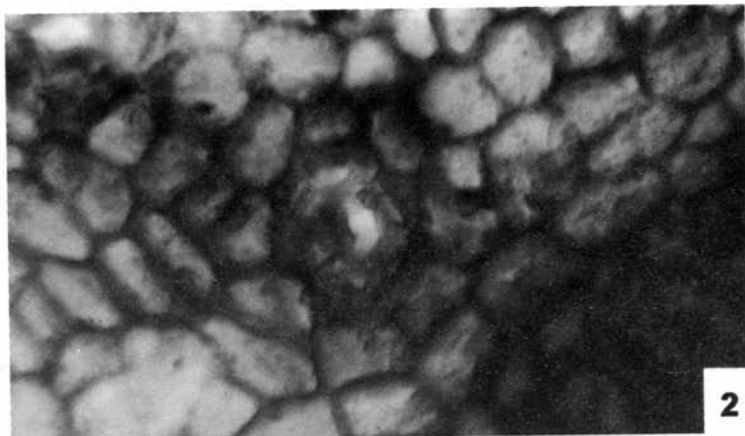
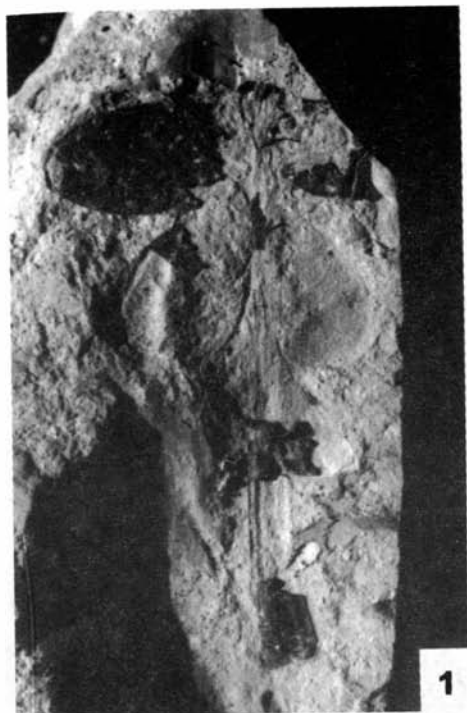
Таблица IX. *Peltaspermum capitatum* Naugolnykh, sp. nov., 1–6 – эпидермально-кутикулярное строение: устьичные апертуры на сильно корродированной внешней поверхности семенного диска. Местонахождение Соковка. Увеличение: x1500 (3); x2000 (6); x2250 (2, 4); x3000 (1, 5).

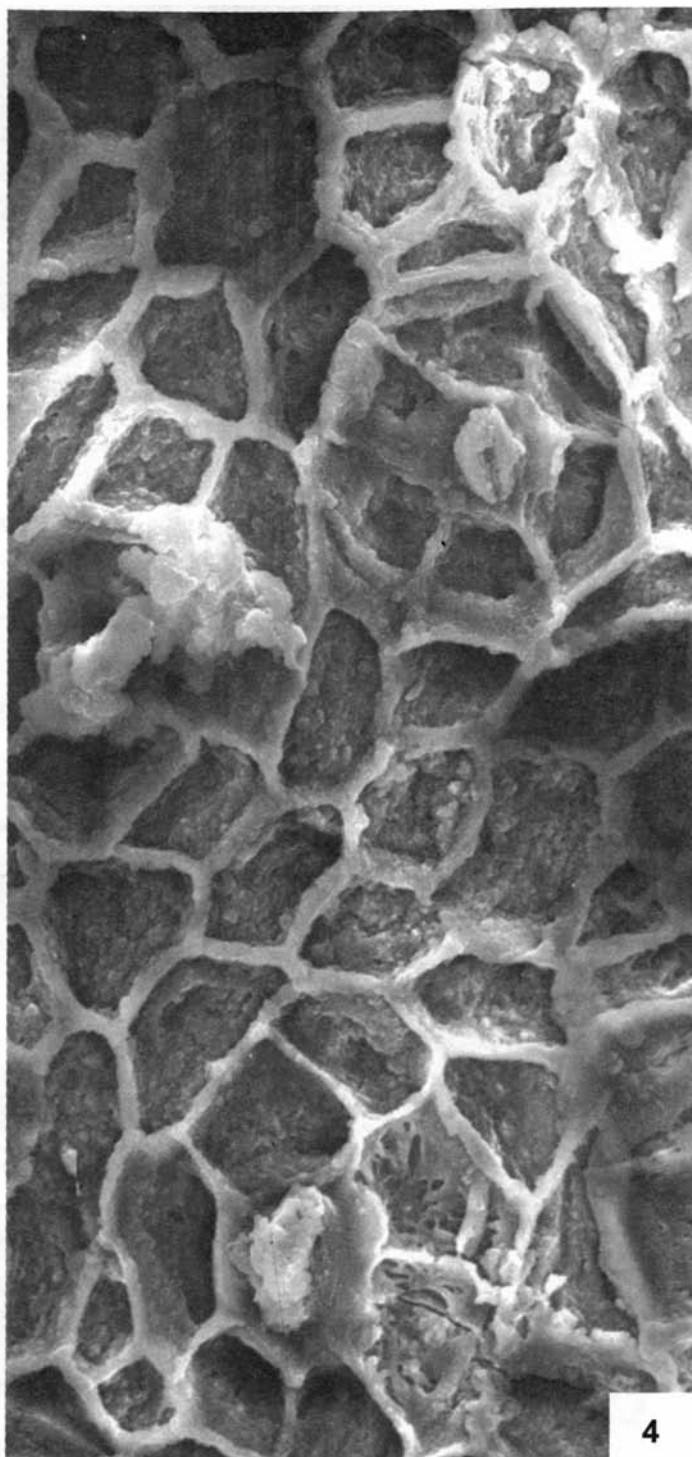
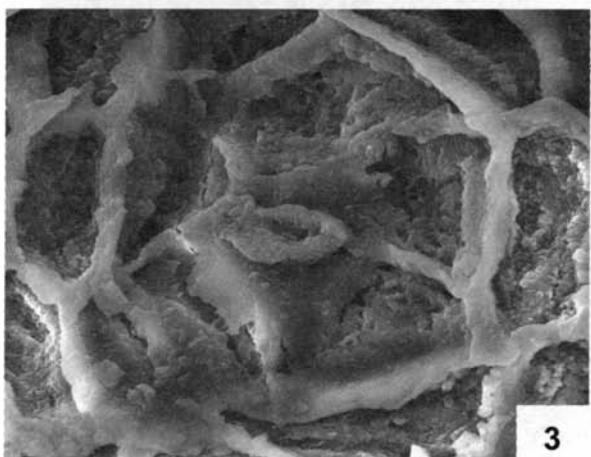
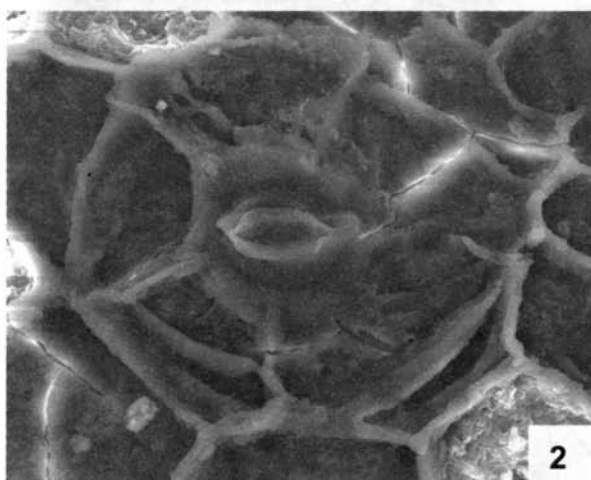
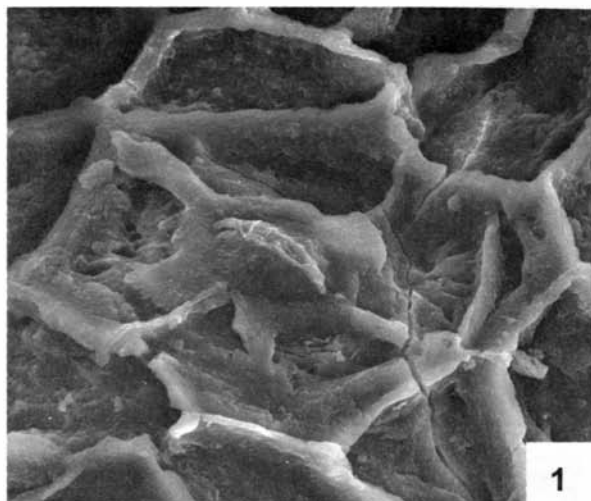


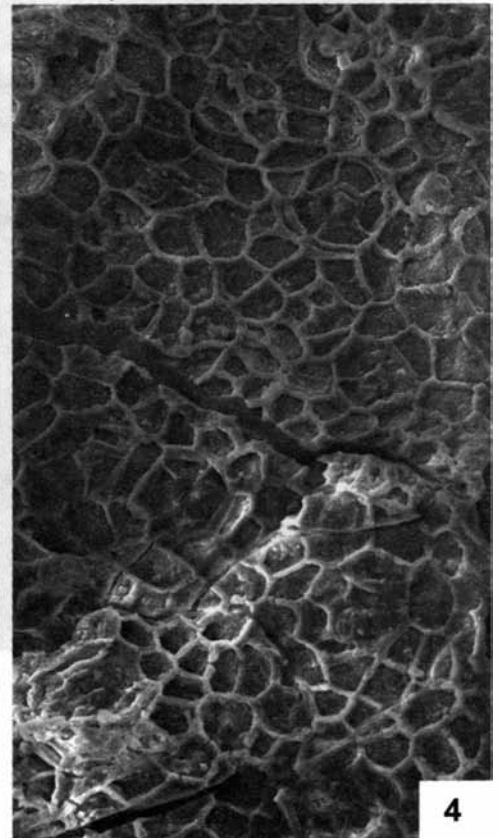
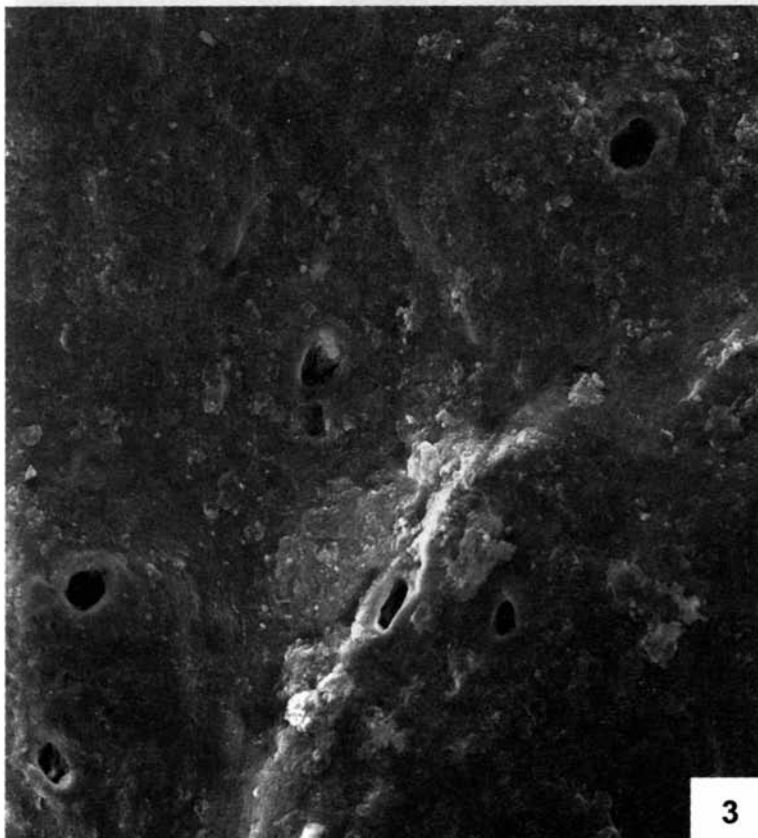
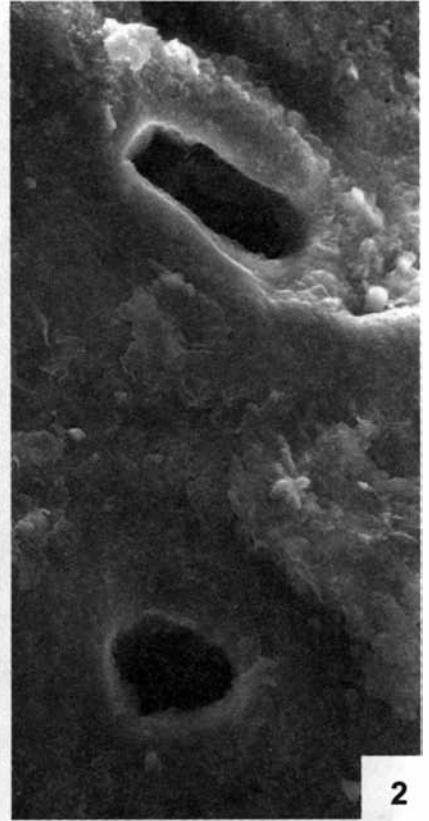
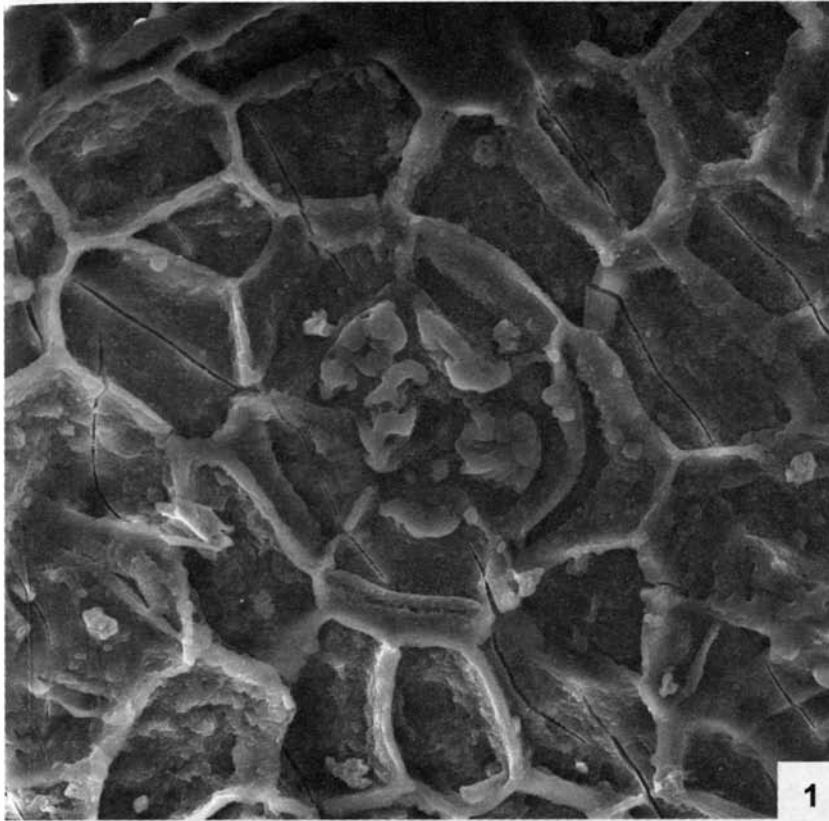


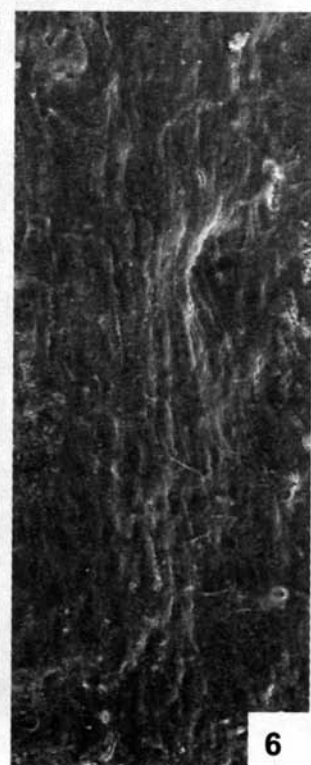
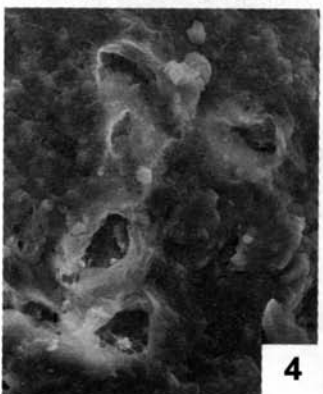
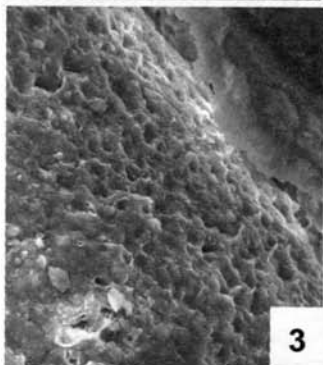
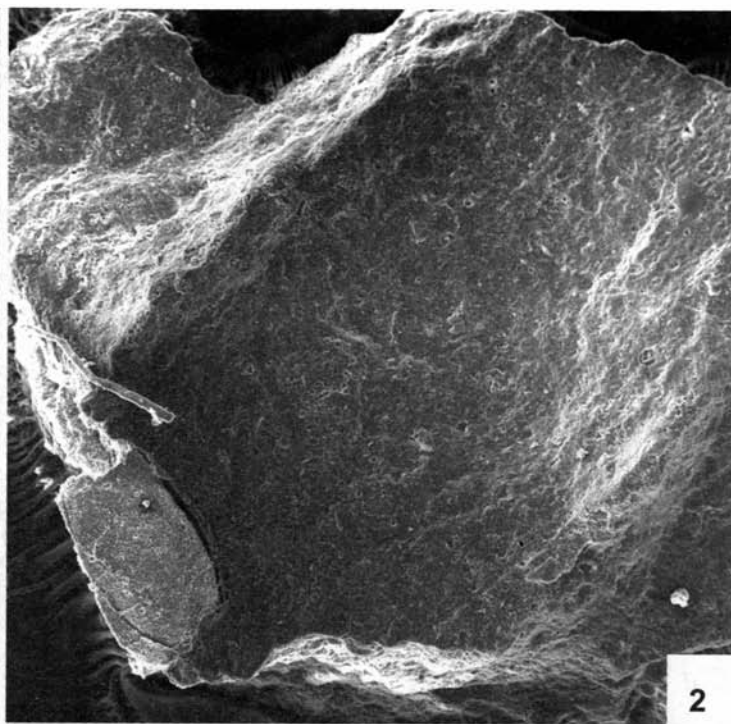
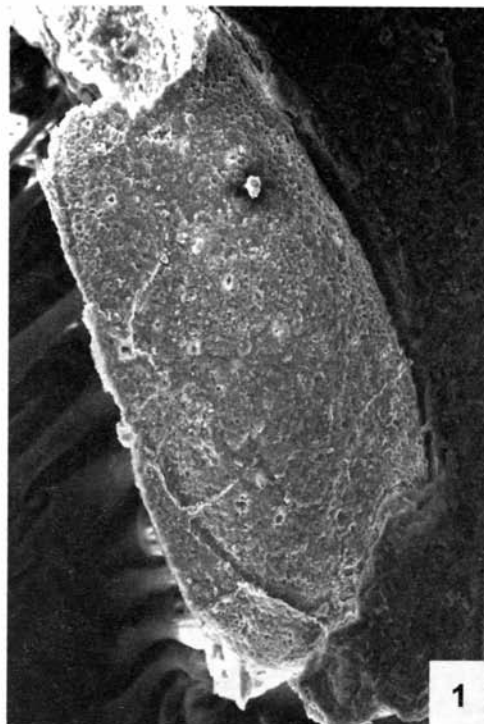


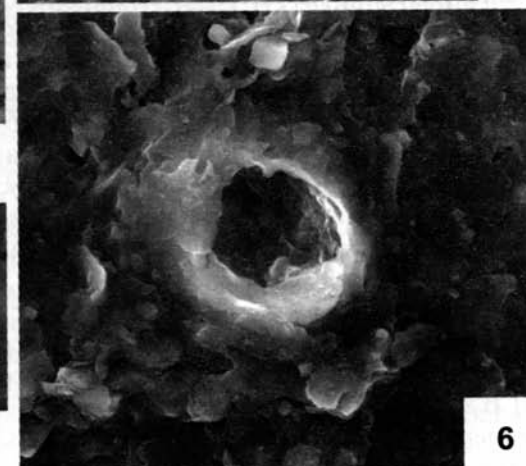
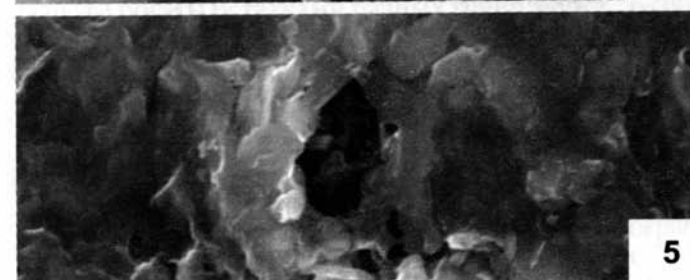
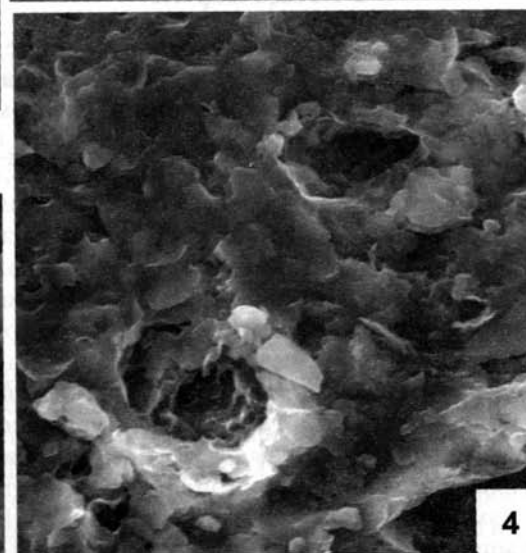
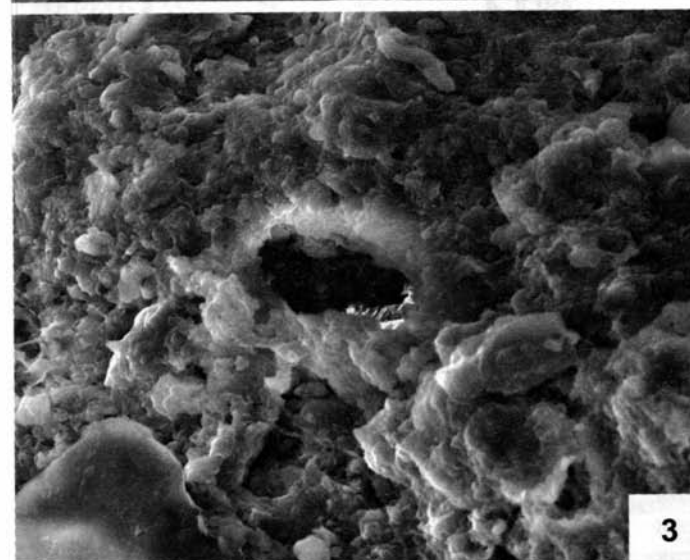
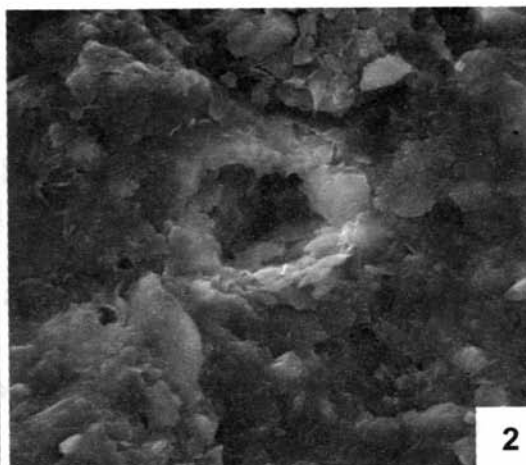
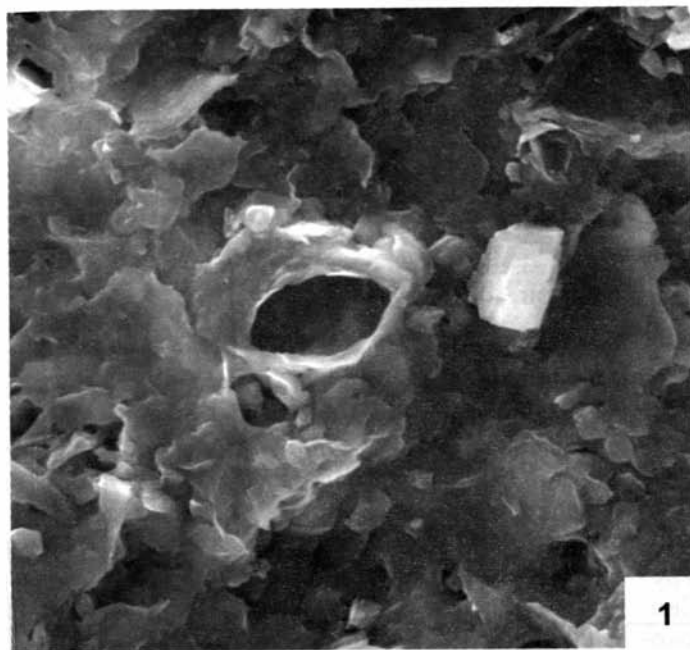












ПОГРАНИЧНЫЙ ПЕРМО-ТРИАСОВЫЙ БИОТИЧЕСКИЙ КРИЗИС В БОРЕАЛЬНОЙ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

В.А. Захаров

Масштаб глобального биотического кризиса: массовое вымирание в конце перми

Вымирание среди морской биоты в конце перми (с пиком в джувльфинском веке) было наиболее ярким в фанерозойской истории. На этом рубеже, по данным Д. Раупа [Raup, 1979] и Дж. Сепкоски [Sepkoski, 1986], вымерло до 96% видов, около 70% родов и 55% семейств. Коренные изменения произошли в составе морских и наземных беспозвоночных. Прежде всего, стоит напомнить о практически полном вымирании в конце перми знаменитого палеозойского класса трилобитов. Довольно неожиданно исчезли из донных сообществ некогда доминировавшие еще в поздней перми отряды в типе брахиопод, такие как продуктиды, строфомениды, ортиды, и резко сократилась численность спириферид. Существенные изменения претерпел таксономический состав мшанок: на протяжении поздней перми полностью вымерли классы фенестеллид, крипстостомид, рабдомезид и резко сократилось число цистопорид и трепостомид. Среди кораллов на границе перми и триаса практически исчезли табуляты и ругозы. Некогда пороодообразующие фузулиниды (фораминиферы) вблизи границы эратем также сошли на нет. Тип иглокожих потерял в поздней перми класс бластоидей и значительно изменился состав морских ежей [Невесская, 1994].

Двустворчатые моллюски по сравнению с другими группами претерпели на пермо-триасовой границе несущественную перестройку [Невесская, 1994]. В этом классе беспозвоночных в поздней перми вымерло всего 2 отряда, 8 надсемейств и 33 семейства. Однако в пределах отдельных стволов двустворок вымирание не было ни равномерным, ни одинаково значимым. Например, в отряде *Pectinoida* число родов сократилось почти в 5 раз – с 23 в перми до 5 в раннем триасе [Newell, Boyd, 1995]. Пермо-триасовый рубеж знаменателен зарождением и в меньшей мере вымиранием ряда крупных таксонов среди головоногих моллюсков –

аммоноидей. В поздней перми прекратило существование три надсемейства, а в раннем триасе появилось семь надсемейств. Из гониатитов, резко доминировавших в палеозойских акваториях, лишь один род пережил эту границу [Шевырев, 1973].

В начале триаса произошла резкая перестройка у позвоночных: вымерли зверообразные рептилии и существенно развились архозавры. Среди ихтиофауны появилось много новых родов. На этом рубеже качественно изменился состав двоякодышащих рыб [Очев, Миних, 1973].

В эволюции наземной флоры не установлено глобальных рубежей перестроек. Известно, что смена палеофита на мезофит происходила не одновременно в гондванской, вестфальской и ангарской флорах [Добрускина, 1976]. В бореальной области (Ангарида) некоторые птеридоспермные, беннетитовые, палеофитные папоротники и членистостебельные сфенофиллы – типично позднепалеозойские группы – переходят границу перми и триаса.

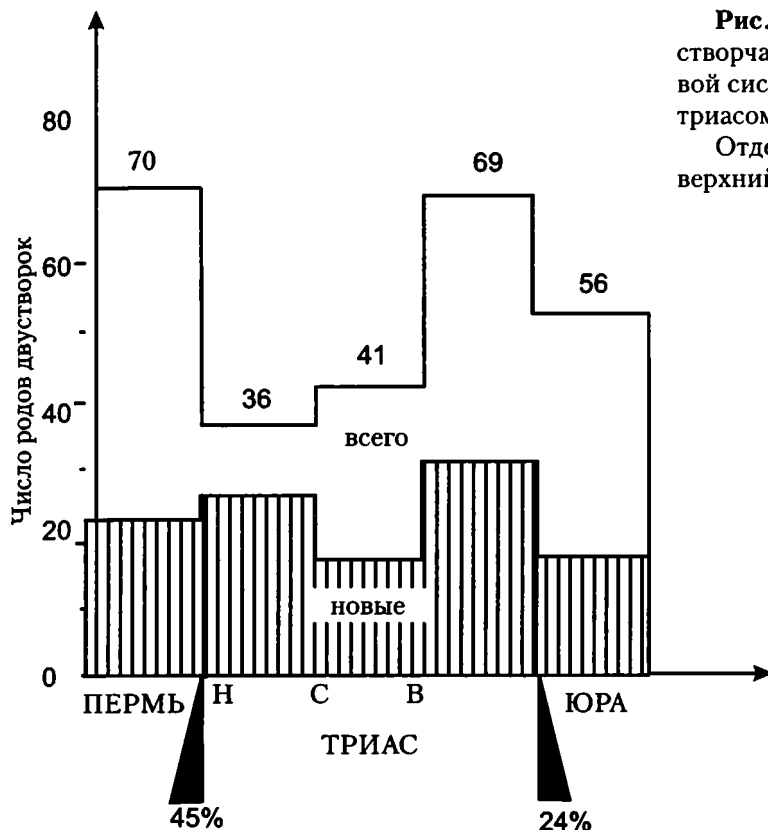
Кризис в Бореальной палеобиогеографической области

Глобальное вымирание коснулось, главным образом, теплолюбивых групп – рифолюбов палеобиогеографической надобласти Тетис-Панталасса. Бореальные группы пострадали не столь сильно. Возможно, это объясняется тем, что таксономическое разнообразие морских беспозвоночных в бореальных морях было несравненно ниже, чем в палео-Тетисе. Тем не менее, морские сообщества бореальных морей также претерпели существенную перестройку. Предпринятое нами исследование динамики вымирания беспозвоночных в позднепермских морях на северо-востоке Азии представляет несомненный интерес для оценки “глобальности” пермо-триасового события.

На обширной территории Восточной Сибири лишь на Омонском массиве и в Восточном Верхоянье известны почти непрерывные и довольно полные разрезы пограничных между пермью и

Рис. 1. Динамика родового разнообразия двустворчатых моллюсков на границах отделов триасовой системы и рубежах между пермью и триасом и триасом и юрой на Северо-Востоке России

Отделы триаса: Н – нижний, С – средний, В – верхний [Zakharov, 1994] с дополнениями



триасом морских отложений. В районе Восточного Верхоянья (бассейны рек Томпо и Восточной Хандыги), несмотря на относительно глубоководный генезис осадков (нижняя сублитораль), породы богаты фоссилиями, главным образом, двустворчатыми моллюсками и аммоноидеями. В отличие от миогеосинклинальных, разрезы на Сибирской платформе и прилегающих к ней прогибах, к сожалению, менее полны. Хиатус на границе перми и триаса достигает здесь яруса, что не позволяет проследить непрерывную во времени естественную динамику сообществ. Вместе с тем, эти разрезы богаты остатками разных групп морских беспозвоночных: двустворок головоногих, брахиопод, гастропод и фораминифер. Изучение их таксономического состава и разнообразия по обе стороны границы позволяет судить о динамике вымирания и возрождения беспозвоночных на рубеже палеозойской и мезозойской эратем.

Каждая из пяти основных групп беспозвоночных (двустворчатые моллюски, фораминиферы, брахиоподы, аммоноидеи, наутилоидеи), населявших моря на северо-востоке Азии, испытала в переходное между пермью и триасом время существенное сокращение таксонов высокого (надвидового) ранга. Наиболее резкое сокращение числа родов (в 5 раз) наблюдается у брахиопод: с 10-ти в татарском веке до 2-х в индском [Абрамов,

Григорьева, 1988]. Рубеж между пермью и триасом перешел лишь род *Lingula*. Почти столь же значительные потери понесли известковые фораминиферы. Число родов среди мшанок сократилось с семи в начале поздней перми, до четырех – в татарском веке, и одного рода *Batostomella* в индском веке раннего триаса. На границе перми и триаса практически не претерпели изменений наутилиды, из-за их, в целом, низкого разнообразия в бореальных морях, но аммоноидеи существенно изменились качественно.

Картина динамики таксономического разнообразия среди двустворок не слишком контрастна. Наблюдается ступенчатое сокращение числа родов при приближении к пермо-триасовой границе. Так, из 42 родов уфимского века, в казанско-татарское время перешли лишь 32 рода, из которых в начале триаса известны менее 20-ти. Из 22 надсемейств поздней перми бореальной биогеографической области только 3 – *Archanodontacea*, *Copocardiacea* и *Modiomorphacea* – достоверно не найдены в бореальном триасе. 6 надсемейств впервые появились в триасе. Всего в бореальных морях поздней перми на северо-востоке Азии обитало 70 родов из 31 семейства, а в раннетриасовых – лишь 36 родов из 19 семейств (рис. 1). На границе перми и триаса в составе многих надсемейств резко сократилось количество родов. Наиболее ощу-

Поздняя пермь			Ранний триас		Геологический возраст	
Uf	Kz	T	-	O		
					<i>Maychella</i> <i>Maychellina</i> <i>Spinofenestella</i> <i>Permofenestella</i> <i>Wiatkella</i> <i>Rectifenestella</i> <i>Polypora</i> <i>Strelhascopora</i> <i>Batostomella</i>	Мшанки
					<i>Cigarella</i> <i>Aphanaia</i> <i>Maltaia</i> <i>Mytilidesmatella</i> <i>Kolymia</i> <i>Atomodesma</i> <i>Intomodesma</i> <i>Trabeculatia</i>	
					<i>Sverdrupites</i> <i>Popanoceras</i> <i>Spirolegoceras</i> <i>Paramexioceras</i> <i>Otoceras</i> <i>Tompophiceras</i> <i>Glyptophiceras</i> <i>Metophiceras</i> <i>Hedenstroemia</i> <i>Kelteroceras</i> <i>Anakashmirites</i> <i>Bajarunia</i> <i>Boreoceras</i> <i>Nordophiceras</i> <i>Sibirites</i> <i>Olenekoceras</i> <i>Pseudosvalbardic.</i> <i>Timoceras</i>	

Рис. 2. Распространение родов мшанок, иноцерамовидных двустворок и аммоноидей в бореальной поздней перми и раннем триасе на северо-востоке Азии (составили Н.И. Курушин, В.А. Захаров, 1997 г.)

Ярусы: Uf – уфимский, Kz – казанский, T – татарский, I – индский, O – оленекский

раз из колымиид пересек границу Перми и триаса. Правда, из восьми родов, известных из уфимского века, 5 исчезли на границе с казанским веком. Примерно в такой же пропорции на этой границе упало родовое разнообразие среди мшанок еще более значительно среди аммоноидей (рис. 2). Таким образом, родовое разнообразие двустворок, как и некоторых других групп морских беспозвоночных, в триасе по сравнению с пермью резко сократилось. Из 23-х родов фораминифер только 8 пересекли границу между уфимским и казанским ярусами, а из них лишь два перешли в индский ярус нижнего триаса (рис. 3). Возрождение биоты начинается с инда, но бурный рост разнообразия наблюдается только в оленеке.

Причины перестроек бореальной биоты

В качестве причин (триггеров) массового глобального вымирания в конце перми предложен ряд гипотез [Невесская, 1994]. Исследователи ссылаются на предшествовавшие в карбоне и ранней перми оледенения, активизацию в конце перми – начале триаса эффузивной деятельности (траппы), регрессию моря (эвстатическое падение уровня Мирового океана), сопровождавшуюся сокращением площади шельфа – места обитания большинства морских организмов – установлены путем изучения стабильных изотопов пониже-

ние солености вод [Захаров и др., 1975]. В пограничных слоях между пермью и триасом на севере провинции Сычуань (Китай) обнаружена иридиевая аномалия и повышенные содержания других сидерофильных элементов, а также изменения изотопного состава углерода и кислорода [Li Zishun et al., 1986]. Установленные здесь следы массового вымирания морских беспозвоночных: фораминифер, радиолярий, гониатитов и некоторых цератитов авторы объясняют катастрофи-

тимые потери понесли Pteriacea (исчезло 7 родов из 8), Carditacea (7 из 8), Trigonicea (3 из 4), Pholadomyacea (4 из 5), а также Crassatellacea (3 из 5) и Pectinacea (9 из 19). Очень характерные для перми иноцерамовидные двустворки сем. Kolymiidae практически вымерли в конце перми. Например, на северо-востоке Азии из наиболее характерных пермских родов двустворок только один циркумтихоокеанский род *Atomodesma* как

Поздняя пермь		Ранний триас		Геологический возраст	
Ж	К + Т	—	О		
				<i>Cornuspira</i>	Род
				<i>Pseudonodosaria</i>	
				<i>Fronicularia</i>	
				<i>Falsopalmula</i>	
				<i>Tristix</i>	
				<i>Earlandia</i>	
				<i>Cornuspira</i>	
				<i>Lingulinella</i>	
				<i>Marginulina?</i>	
				<i>Rectoglandulina</i>	
				<i>Eoguttulina</i>	
				<i>Lenticulina</i>	
		...		<i>Saccamina</i>	
		...		<i>Hyperamminoides</i>	
	...	...		<i>Orthovertella</i>	
		...		<i>Nodosaria</i>	
		...		<i>Dentalina</i>	
	...	...		<i>Lagena</i>	
	...	...		<i>Psammosphaera</i>	
				<i>Hyperammina</i>	
				<i>Ammodiscus</i>	
		...		<i>Glomospira</i>	
		...		<i>Lingulina</i>	
				<i>Glomospirella</i>	
				<i>Haplophragmoides</i>	
				<i>Trochammina</i>	
				<i>Reophax</i>	
				<i>Gaudryina</i>	
				<i>Ammobaculites</i>	
				<i>Ammoscalaria</i>	
				<i>Verneuillinoidea</i>	
				<i>Hormosina</i>	
				<i>Miliammina</i>	
				<i>Ammomarginulina</i>	

Рис. 3. Распространение родов фораминифер в бореальной поздней перми и раннем триасе на севере Средней Сибири (составили Н.И. Курушин, В.А. Захаров, 1997 г.), поздняя пермь [Герке, 1961], ранний триас (по данным З.И. Булатовой, из [Дагис, Казаков, 1984])

Условные обозначения: см. рис. 2.

крашением областей седиментации, в результате чего сформировался вулканический ландшафт, который господствовал в раннем триасе. В конце поздней перми морские бассейны Сибири испытали обмеление и произошла резкая смена режима осадконакопления – от морского на прибрежно-морской, лагунный и континентальный. Но какие бы глобальные события ни происходили на Земле, все они отражались на климате, который в конечном счете и оказывал определяющее влияние на биоту. Это соображение подкрепляется уже приведенным выше фактом избирательного вымирания наиболее тепловодных тропических форм среди рифолюбов. В бореальных морях первыми из состава донных сообществ исчезли также тепловоднолюбивые, например, среди кораллов – род *Cladochonus* и резко сократилось родовое разнообразие рифолюбивых мшанок и фораминифер.

Работа начата совместно с Н.И. Курушиным и завершена при финансовой поддержке Президиума РАН (программа № 25, контракт 241).

Литература

Абрамов Б.С., Григорьева А.Д. Биостратиграфия и брахиоподы перми Верхоянья. М.: Наука, 1988. 204 с.

Герке А.А. Фораминиферы пермских, триасовых и лейасовых отложений нефтеносных районов севера Центральной Сибири. Л.: Гостехиздат, 1961. 268 с.

Дагис А.С., Казаков А.М. Стратиграфия, литология и цикличность триасовых отложений севера Средней Сибири, Новосибирск: Наука, 1984. 177 с.

Добрускина И.А. Граница перми и триаса. В кн.: Границы геологических систем. М.: Наука, 1976. С. 145–166.

Захаров Ю.Д., Найдин Д.П., Тейс В.В. Изотопный состав кислорода раковин раннетриасовых головоногих Арктической Сибири и соленость бореальных бассейнов

ким событием – столкновением Земли с крупным космическим телом (кометой или малой планетой).

Изменения в составе и структуре сообществ организмов в сибирских морях были вызваны резкой сменой абиотических условий. Конец пермского периода характеризовался усилением дифференцированности тектонических движений, сопровождаемых интенсивным вулканизмом и со-

в начале мезозоя // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1975. № 4. С. 101–113.

Невесская Л.А. Изменение систематического и экологического состава донных шельфовых сообществ на границе перми и триаса // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 2. № 1. С. 74–80.

Очев В.Г., Миних М.Г. Позвоночные. В кн.: Стратиграфия СССР. Триасовая система. М.: Недра, 1973. С. 450–462.

Шевырев А.А. Головоногие моллюски (аммоноидеи). В кн.: Стратиграфия СССР. Триасовая система. М.: Недра, 1973. С. 426–434.

Li Zishun, Zhan Lipei, Zhu Xiufang et al. Массовое вымирание и геологические события между палеозойской

и мезозойской эрами // Дичжи сюэбао, Acta geol. Sinica. 1986. V. 60. № 1. P. 1–17.

Newell N.D., Boyd D.W. Pectinoid Bivalves of the Permian-Triassic crisis // Bull. Amer. Mus. Nat. His. № 227. N.Y. 1995. 95 p.

Raup D.M. Size of the Permo-Triassic bottleneck and its evolutionary implications // Science. 1979. V. 206. № 4415. P. 217–218.

Sepkoski J.J. Global bioevents and the question of periodicity // Lect. Notes Earth Sci. 1986. V. 8. P. 47–61.

Zakharov V.A. Climatic fluctuations and other events in the Mesozoic of the Siberian Arctic // Proc. Inter. Conf. on Arctic Margins. 1992. Eds. D.K. Thurston, K. Fujita. Anchorage. Alaska. 1994. P. 23–28.

ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ В ПЕРЕХОДНОМ ИНТЕРВАЛЕ ОТ МЕЛА К ПАЛЕОГЕНУ

М.А. Ахметьев, Т.М. Кодрул

Введение

В соответствии с программой Президиума РАН № 25 продолжались исследования флороносных отложений пограничного интервала мела и палеогена Северной Пацифики. Одним из регионов, где в континентальных фациях изучались разрезы кампана, маастрихта и дания, был Зейско-Буреинский осадочный бассейн. На территории Амурской области выходы меловых толщ обследовались в дорожных откосах и выемках федеральной автодороги на участке между долинами рек Хинган и Мутная, близ пос. Кундур. Палеоценовые отложения изучались в пределах Архара-Богучанского и Райчихинского бурогольных месторождений, включая участки “Прогресс” и “Пионер”, в разрезе “Архаринская сопка” близ ст. Архара, а также на склонах г. Белой в низовьях р. Бурей (стратотип цагайской серии).

Одновременно завершалась обработка коллекций остатков растений, ранее собранных из разрезов на правобережье р. Амур юго-восточнее и западнее г. Цзянь, а также на Уюньском бурогольном месторождении. Все эти участки на территории Китая приурочены к юго-восточной окраине Зейско-Буреинского осадочного бассейна. Важным реперным уровнем, уточняющим возраст флороносных слоев, является маастрихтская аллювиально-пролювиальная толща, содержащая скелетные остатки динозавров, возможно, наиболее молодых по возрасту в Восточной Азии (местонахождения Кундур, Лонгушань, Улага и др.). Анализ последовательных комплексов органических остатков из разновозрастных толщ переходного интервала позволяет с большей детальностью восстановить особенности развития биосферного кризиса на рубеже мела и палеогена, подчеркнув наиболее важные биотические и абиотические события. Схема корреляции верхнемеловых и палеоценовых отложений в бассейне р. Амур, а также положение маастрихт-датской границы приведены в таблице.

Стратиграфия верхнемеловых-палеоценовых осадочных толщ

Континентальные угленосные толщи переходного интервала образуют два седиментационных мегацикла: нижний – сантон-кампанский (возможно, включает и начало маастрихта) и верхний – маастрихт-палеоценовый. Верхний мегацикл, в объеме цагайской серии, в свою очередь, состоит из двух циклов: ниже-среднецагайского (маастрихт-даний) и верхнецагайского (s.l.) (даний-зеландий). Верхний цикл представлен двумя полуциклами: верхнецагайским (s.str.) (даний) и кивдинским (даний-зеландий), редуцированным. Формированием кивдинских угленосных слоев завершилось палеоценовое осадконакопление в Зейско-Буреинском осадочном бассейне.

1. Сантон-(?) нижнемаастрихтский мегацикл (кундурская свита Амурской области и формации Юнаньцунь и Тайпинлиньчан Китая) образован ритмично построенной слоистой толщей озерного и озерно-аллювиального генезиса. Она представлена песчаниками, алевролитами, аргиллитами, реже – бурыми углями. Общая мощность толщи достигает первых сотен метров в краевых частях Зейско-Буреинского осадочного бассейна и превышает 500 м в осевых частях локальных прогибов в пределах его остальной части. Активные проявления вулканизма отмечались только на поднятиях к востоку от области седиментации. Верхние пачки кундурской свиты относятся к одному из обратных эпизодов (C33г–C31г) верхнемеловой магнитостратиграфической шкалы [Sun Ge et al., 2004]. Эту же стратиграфическую позицию занимают флороносные пачки формации Тайпинлиньчан. Они имеют позднекампанский, или, возможно, уже раннемаастрихтский возраст. Кундурско-тайпинлиньчанская флора насчитывает более 30 таксонов (определения Л.Б. Головневой, Е.В. Бугдаевой и авторов) и включает папоротники (“Asplenium”, *Coniopteris*, *Cladophlehis*, *Salvinia*), гинкговые;

Корреляция верхнемеловых и палеоценовых отложений в бассейне р. Амур
и положение маастрихт-датской границы

Отдел	Ярус	Зейско-Буреинский осадочный бассейн Россия	Разрез района Уюнь-Цзянь Китай
Палеоцен	Даний	Кивдинские угленосные слои (кивдинская флора)	Формация Уюнь (s. str.) (угленосная) (кивдинская флора)
		Верхнецагаянская свита (s.str.): песчано-конгломератовая толща с флорой дания (цагаянской) (по А.Н. Криштофовичу)	Формация Байшантоу с флорой дания (цагаянская)
		Перерыв	Перерыв
		Среднецагаянская свита: конгломерато-песчано- глинистая (угленосная) с флорой цагаянского типа с элементами меловой, палинокомплекс переходного типа с маастрихтскими и датскими элементами	Формация Фурао: конгломерато-песчано- глинистая (угленосная) с флорой цагаянского типа
Верхний мел	Маастрихт	Перерыв	Перерыв
		Нижнецагаянская свита: песчано-конгломератовая с пачкой пролювия в кровле (главный “динозавровый горизонт”)	Формация Юлианцзы: песчано-конгломератовая, с 2-мя или 3-мя пачками пролювия с остатками динозавров
		Перерыв	Перерыв
	Кампан Сантон	Кундурская свита: песчано-глинистая с флорой (озерно-аллювиальная)	Формация Тайпинлиньчан: песчано-глинистая с флорой (озерно-аллювиальная)

хвойные представлены сосновыми (*Larix*, *Pityophyllum*, *Pityostrobus*, *Pityolepis*), таксодиевыми (*Sequoia*, *Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Taxodium*) и кипарисовыми (*Cupressinocladus* spp.). Встречаются *Elatocladus* sp. – хвойные неопределенного систематического положения. Спектр покрытосеменных состоит из представителей родов *Trochodendroides* (в том числе *T. arctica*), *Arthollia*, *Platanophyllum*, *Celastrinites*, *Quereuxia*, “*Pistia*”, *Porosia* и др. Из представите-

лей сопутствующей биоты были найдены моллюски, остракоды, филлоподы, рыбы, пресноводные и солоноватоводные диноцисты. Преобладающими таксонами в пойменно-старичных фациях были хвоши, некоторые папоротники, кипарисовые и таксодиевые, из покрытосеменных – “*Pistia*”, *Quereuxia*. Последняя нередко образовывала монодоминантные захоронения. В аллювиальных фациях чаще встречаются остатки покрытосеменных (*Trochodendroides* spp., *Celastrinites*), иногда

таксодиевые. В тафоценозах пойменно-старичных и озерных фаций верхнезавитинской подсвиты – возрастного и фациального аналога кундурской свиты, развитой в локальных прогибах центральной и западной частей Зейско-Буреинского осадочного бассейна, доминировали папоротник “*Asplenium*”, *Taxodiaceae* и *Quequeuxia*. Верхнезавитинская подсвита повсеместно в прогибах перекрывается с размывом конгломератами нижецагаянской свиты. В датскую цагаянскую флору переходят не менее 50 % родов кундурской флоры и значительная часть видов. Из таксонов, не встречающихся в палеогене, один из доминантов притихоокеанских кампан-маастрихтских флор – “*Asplenium*” *dicksonianum*, а также *Kundurella amurensis* Golovn., *Elatocladus* spp., *Trochodendroides lanceolata* Golovn., *Arthollia orientalis* (Zhang.) Golovn. comb. nov., *Celastrinites* sp., “*Pistia*” *corrugata* Lesq. Обычными компонентами типовой датской цагаянской флоры являются переходящие из кампана *Equisetum*, *Ginkgo*, *Pinaceae*, виды сем. *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*, *Trochodendroides arctica*, *Quequeuxia angulata* (редко), *Porosia verrucosa*. Кампанская флора существовала в условиях сезонного умеренно-теплого климата, близкого субтропическому.

2. Маастрихт-палеоценовый мегацикл. Цагаянская серия. От подстилающих отложений она отделена перерывом и стратиграфическим несогласием с признаками размыва подстилающих отложений.

А. Нижний седиментационный цикл объединяет нижецагаянскую, преимущественно грубообломочную и среднецагаянскую (более тонкообломочную, угленосную) свиты суммарной мощностью до 100–120 м по периферии Зейско-Буреинского бассейна и до 300–350 м в осевых частях внутренних прогибов. В правобережье р. Амур им соответствуют формации Юлианцзы и Фурао. Формирование стратонев нижнего цикла происходило с началом активных поднятий территории, вызванных падением уровня Мирового океана на фоне активизации вулканизма по периферии осадочного бассейна.

В основании нижнего полуцикла – нижецагаянской свиты и формации Юлианцзы залегают базальные конгломераты и пачки гравийно-галечных пород. Выше по разрезу грубообломочный аллювий расслаивается пакетами сероцветных “микститов” – глинистых пород с включением обломочного материала разной размерности, представляющих собой продукт катастрофических селевых потоков. Из микститов происходят практически все сборы скелетных остатков гадрозавров, ламбеозавров, анкилозавров, тиранозавров и др. Шрамы на костях свидетельствуют о том, что попавшие в селевые потоки крупные тела погибших

животных перемещались на значительные расстояния. В окрестностях Кундура был извлечен почти полный скелет *Olorotitan archarensis* Godefroit, Bolotsky, Alifanov [2003] – представителя ламбеозавров, доминирующих в этом местонахождении. Предполагается, что он близок *Corytosaurus* и *Hyracrosaurus* из позднего кампана запада Северной Америки. Отсюда же указываются фрагменты зубов мультитуберкулят, сближаемых с североамериканскими видами, известными непосредственно из пограничных слоев мела и палеогена, а также распространенными в палеоцене. В то же время необходимо отметить, что характерные для терминального маастрихта Северной Америки цератопсы и эдмонтозавры в бассейне Амура не были встречены. Из формации Юлианцзы П. Гodefруа совместно с китайскими палеонтологами описал еще один вид ламбеозавров – *Charonosaurus jiaiyinensis* [Godefroit et al., 2000]. Сейчас на территории Амурской области и соседней китайской провинции Хейлунцзян известны уже девять местонахождений динозавров. Все они сосредоточены в периферических частях Зейско-Буреинского осадочного бассейна или на поднятиях, разделяющих его внутренние прогибы. К осевым частям последних микститы замещаются зелеными глинами, образующими два выдержанных по простиранию маркирующих горизонта в верхней части нижецагаянской свиты. Они были вскрыты и прослежены при проведении нефтепоисковых работ еще в 50–60-е годы прошлого столетия.

Отложения верхнего седиментационного полуцикла – среднецагаянская свита охарактеризована в верхней угленосной части комплексом растительных мегафоссилий, близких по составу типовому датскому цагаянскому комплексу, впервые выделенному А.Н. Криштофовичем. Он изучал его с 1914 года, однако результаты были полностью опубликованы уже после его смерти [Криштофович, Байковская, 1966]. В кровле среднецагаянской свиты, как правило, имеются следы размыва.

Флора верхних частей разреза среднецагаянской свиты изучалась на Архара-Богучанском месторождении и в разрезе “Архаринская сопка” у ст. Архара. В каждом из местонахождений ископаемых растений выделено несколько горизонтов с фитофоссилиями. Количество таксонов из разреза “Архаринская сопка” – 21, в среднецагаянской свите Архара-Богучанского месторождения – 34. Возраст флоры – датский (раннедатский?), на что указывают определения абсолютного возраста туфов методом треков в кровле среднецагаянской свиты в разрезе г. Плоской (Буреинское Белогорье). Этот вывод подтверждается также результатами палинологических исследований и данными магнитостратиграфии – принадлежностью нижней час-

ти Архара-Богучанского разреза положительному эпизоду (предположительно C29n) шкалы палеогена (Дж. Хиккс, устное сообщение 2004 г.).

Из 38 таксонов среднецагаянской свиты около 70% видов и 25–30% родов впервые появляется на этом уровне: *Onoclea hesperia* R.W. Brown, *Dyrana flexuosa* (Newb.) Golovn., *Arkharanthus krassilovii* N. Maslova et Kodrul, *Celtis aspera* (Newb.) Manchester, Akhmetiev et Kodrul, *Nyssa bureica* Krassil., *Beringiaphyllum cupanoides* (Newb.) Manchester, Crane et Golovn., *Amersinia obtrullata* Manchester, Crane et Golovn., *Averrhoites affinis* (Newb.) Hickey, "*Platanus*" *raynoldsii* Newb., *Archeampelos* (Newb.) McIver et Basinger etc. Однако многие из таксонов, в том числе и доминирующих в этой флоре, переходят из кампана: *Ginkgo*, *Metasequoia occidentalis*, *Sequoia affinis*, *Taxodium olrikii* (Heer) R.W. Brown, *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Porosia verrucosa* (Lesq.) Hickey, *Quereuxia angulata* (Newb.) Krysht. etc.

Б. Верхнецагаянский седиментационный цикл объединяет одноименную грубообломочную подсвиту (верхнецагаянскую (s.str.) флювиального происхождения, формировавшуюся в период активизации эрозионной деятельности на суше в период глобальной датской регрессии. Накопившаяся толща мощностью до 100 м образует нижний полуцикл и представлена грубообломочными породами – валунно-галечными конгломератами, галечниками, гравийниками, разнозернистыми песчаниками, реже линзами и невыдержанными по простиранию пойменными глинами, сменяющимися угленосными осадками. Верхний редуцированный полуцикл представлен кивдинскими буроугольными слоями. Они образовались в период начавшейся эрозионной стагнации, связанной с трансгрессией. Это завершилось прекращением осадконакопления на всей территории Зейско-Буреинского осадочного бассейна на рубеже дания и зеландия. Формирование аллювиальной толщи происходило на фоне активизации вулканизма на поднятиях, обрамлявших Зейско-Буреинский осадочный бассейн. Продукты кислого вулканизма получили распространение в базальных слоях верхнецагаянской свиты, но еще в большей степени в ее верхней части. Граница между маастрихтом и данием условно проводится в верхней части среднецагаянской подсвиты. Абсолютный возраст туфов, залегающих вблизи кровли среднецагаянской свиты в стратотипическом разрезе Буреинского Белогорья в устье ручья Дармакан $61,7 \pm 2,1$ млн лет [Sun Ge, Akhmetiev et al., 2004] и 68 ± 4 млн лет (определения А.В. Соловьева, ГИН РАН), а возраст туфов из терминальной части формации Фурао на правом берегу р. Амур – 66 ± 1 млн лет [Sun Ge, Akhmetiev et al., 2004].

Датская флора верхнего цагаяна насчитывает десятки видов. Она формировалась в условиях умеренно-теплого влажного климата с равномерным выпадением осадков в течение года (в отличие от сезонного климата кампана). Эта флора представлена 41 таксоном. Наиболее представительные сборы, включающие 37 из них, происходят из стратотипического разреза цагаяна Буреинского Белогорья. В составе верхнецагаянского комплекса существенно возрастает роль хвойных. Свыше 70% видов переходят в верхнецагаянскую свиту из среднецагаянской. Впервые появляются *Podocarpus tsagajanicus* Krassil., *Fokieniopsis cateulata* (Bell) McIver et Basinger, *Nelumbo amurense* Krysht., *Nuphar burejense* Krassil., *Oreocarpa bureica* N. Maslova et Krassil., *Tiliaephyllum tsagajanicum* (Krysht. et Baik.) Krassil., *Dipteronia* sp., *Acer* sp. Два последних таксона доминируют в верхней половине цагаянской свиты s. str. Из растений среднецагаянского комплекса в верхнецагаянский не переходят лишь несколько видов (*Dyrana flexuosa*, *Zingiberopsis magnifolia*, *Carpolithus arkharensis*). Доминирующая группа таксонов сохраняется (*Taxodiaceae*, *Trochodendroides*, *Platanaceae*). Их дополняет вновь появившийся *Tiliaephyllum*. Эти же таксоны преобладают и в ориктоценозе пачки Байшантоу, перекрывающей в правобережье р. Амур формацию Фурао и являющейся возрастным и фаціальным аналогом верхнецагаянской свиты.

Флора кивдинских угленосных слоев происходит из межпластовых глин и глинистой пачки, перекрывающей основной продуктивный пласт на Райчихинском буроугольном месторождении и участках "Прогресс" и "Пионер" на его юго-восточном фланге. Таксономический состав флоры несколько дополнен сборами из буроугольного месторождения Уюнь в Китае. Изменения в составе флоры по сравнению с предыдущим комплексом заключается в большем участии хвойных, особенно сосновых и появлении сережкоцветных. В видовом отношении флора менее разнообразна (около 30 таксонов), что, вероятно, связано с продолжавшимся в кивдинское время похолоданием. К характерным кивдинским таксонам относятся: *Ulmus furcinervis* (Bors.) Ablaev, *Alnus* sp., *Betula sachalinensis* Heer, *Myrica burejensis* Kamaeva, *Koelreuteria* sp., что составляет 15% от общего количества таксонов в кивдинских слоях.

Заключение

Сравнение кампанской и датской флор Приамурья свидетельствует, что их смена была постепенной и не носила катастрофического характера. Большинство позднемиоценовых таксонов высокого ранга и ряд видов продолжали развитие в палео-

гене, включая многие доминирующие таксоны (*Ginkgo*, *Metasequoia occidentalis*, *Trochodendroides arctica*, *Queereuxia angulata* и др.). В маастрихте элиминировало не более 15–20% родов и до 60% видов. Это не может рассматриваться как результат массового вымирания на рубеже мела и палеогена в связи с импактными событиями. О маастрихтской флоре этого региона имеется палинологическая информация, также свидетельствующая о постепенной смене таксономического состава палиноморф при переходе от маастрихта к данию. Динозавры прекратили существование предположительно в середине маастрихта [Флора..., 2001]. Причины их исчезновения в бассейне р. Амур связаны с возросшей эрозионной активностью, уничтожившей основные кормовые угодья в окраинных частях Зейско-Буреинского осадочного бассейна. Существенную роль сыграло начавшееся в конце маастрихта похолодание, сопровождавшееся изменениями характера растительности. Смена саванноидных редколесий с покрытием из папоротников, гнетовых и цикадофитов хвойно-широколиственными листопадными лесами, с ограниченными пищевыми ресурсами для динозавров, не способствовала их развитию [Флора..., 2001]. Массовая гибель этих животных в катастрофических селевых потоках в раннецагайское (среднемаастрихтское?) время привела к сокращению, а, возможно, и полному исчезновению их популяций. О масштабах катастроф можно судить по мощности слоев зеленых глин (до 15–20 м), накапливающихся в осевых частях прогибов, занятых озерными бассейнами и дельтовыми фациями. Селевые потоки, с заключенными в них животными и массой обломков, “разгружались” в периферических частях впадин, а центральных частей прогибов Зейско-Буреинского осадочного бассейна достигала лишь водная масса, с заключенной в ней тонким илистым материалом. Расшифровка тафономических особенностей захоронений динозавров привела за последние годы к открытию новых местонахождений этих крупных позвоночных.

Проведенные полевые исследования, с обработкой разнообразного палеонтологического материала, не позволяют говорить о каком-либо влиянии на состав биоты в Приамурье импактных событий, которые произошли на рубеже мела и палеогена.

* * *

Рассмотренные выше результаты исследований 2005 г. (в совокупности с проведенными ранее) позволяют дать оценку биосферным событиям на рубеже мела и палеогена с позиций палеоботаники. Подходя к оценке этого рубежа с более общих

позиций, необходимо принять во внимание целый ряд других факторов, противоречащих импактной парадигме. Прежде всего, пограничный интервал характеризовался не внезапным, а постепенным похолоданием, которое продолжалось несколько миллионов лет. Тем не менее в геологическом летоисчислении это был кратковременный эпизод существования криогенной биосферы в недрах “парниковой”, и пик похолодания занимал по времени лишь часть периода биосферных перестроек во второй половине позднего мела, продолжавшихся не менее 10–15 млн лет (возможно, с момента окончания длительного безинверсионного палеомагнитного суперхрона мелового периода). События импактной природы, по нашему мнению, хорошо маркируют границу мела и палеогена, что же касается биоты, то ее поражение на этом рубеже было избирательным и коснулось, в первую очередь, карбонатного микропланктона фотического слоя Мирового океана. Импактное событие лишь наложило на продолжительный “ступенчатый” процесс вымирания морской биоты, усилив его. Это привело к окончательному исчезновению организмов, лучше адаптированных к теплой биосфере и не выдержавших быстрого изменения природной обстановки из-за начавшегося похолодания.

Утверждение о вымирании многих групп биоты, непосредственно на границе мела и палеогена, часто носит декларативный характер. Это обусловлено желанием подчеркнуть особую роль этого рубежа в биотических перестройках. В действительности, элиминация большинства групп организмов не синхронна. Рудисты, иноцерамы, беннеттитовые вымирают еще в маастрихте. Напротив, некоторые аммоноидеи, цикадовые (*Nilssonina*), а также, по-видимому, цератопсы переходят в даний.

Импактной парадигме вымирания противоречит не только “ступенчатый” характер элиминации многих биотических групп при подходе к этому рубежу. С ее позиций нельзя объяснить избирательность поражения одних групп при прохождении этого рубежа и отсутствие существенных потерь в других группах, а также “дрейф” вымирания одних и тех же групп во времени, начинающийся с высоких широт и заканчивающийся в более низких. Последнее, может быть, связано только с влиянием климата на биотические события, с неравномерным ростом температурного градиента в системе “полюс–экватор” в разных широтах. Отмеченные некоторыми специалистами несколько аномалий, зафиксированных в переходных слоях мела и палеогена, также противоречат импактной парадигме, если ее только не рассматривать как мультиимпактную.

Суммируя же причины особенностей биосферной перестройки в поздне меловую эпоху и на рубеже мела и палеогена, которые отражены в многочисленных публикациях палеонтологов и биостратиграфов, отметим следующие:

– Регрессия уровня моря с амплитудой до 100–130 м [Haq et al., 1987], которая сопровождалась похолоданием. По палеоботаническим данным авторов проекта, падение среднегодовых температур в начале дания было не ниже 5–7°C в высоких широтах и не менее 4°C – в средних. Эффект похолодания усиливался осушением средне- и высокоширотных меридиональных проливов в Азии и Северной Америке: Западно-Уральского, Тургайско-Западно-Сибирского, Орского, а также пролива, соединявшего Арктический океан с Мексиканским заливом к востоку от Скалистых гор, что привело к кардинальному нарушению баланса всех видов тепло- и влагопереноса из низких в высокие широты.

– Постепенное сокращение биоразнообразия затронуло в разной степени практически всю биоту. Процесс вымирания и появления новых таксонов было неадекватным в низких и средних широтах, протекая разновременно. Он начался с сокращения ареалов в бореальном поясе с последующим их уходом за его пределы. Так же происходила элиминация и в растительном мире, начавшись с приполярных широт. Что касается динозавров, особенно травоядных, то в маастрихте, по мере развития регрессии, усиления эрозивной активности на континентах и похолодания, были уничтожены все основные зоны их обитания с кормовыми ресурсами “прибрежные пастбища”. Из-за похолодания состав растительных сообществ, к которым они были адаптированы, позже уже никогда не возобновлялся. На Дальнем Востоке России и в Северо-Восточном Китае в гибели динозавров были “повинны” и мощные сели, которые периодически возникали в условиях сезонного климата.

– Роль “тепловой машины” Земли в эволюции биосферы на рубеже мезозоя и кайнозоя, ее влия-

ние на биотические события, вероятно, также была значительной и связана с мощным эксплозивным вулканизмом на этом этапе практически в пределах всего тихоокеанского кольца.

– Нельзя исключать влияние на эволюцию биосферы на рубеже мезозоя и кайнозоя и приливных сил в системе “Земля–Луна–Солнце”, разрабатываемой Ю.Н. Авсюком [1996]. Одной из возможных причин начавшегося похолодания явилось сокращение к концу мелового периода расстояния между Землей и Луной с редукцией скорости вращения первой. Это сопровождалось уменьшением угла наклона экватора вращения Земли к эклиптике, что вызвало похолодание, особенно сильно проявившееся в высоких широтах.

Литература

Авсюк Ю.Н. Приливные силы и природные процессы. М.: ОИФЗ РАН, 1996. 188 с.

Криштофович А.Н., Байковская Т.Н. Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области. В кн.: А.Н. Криштофович. Избранные труды. Т. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1966. С. 184–320.

Флора и динозавры на границе мела и палеогена Зейско-Буреинского бассейна. Владивосток: Дальнаука, 2001. 162 с.

Godefroit P., Bolotsky Y.L., Alifanov V.R. A remarkable hollow-crested hadrosaurs from Russia: an Asian origin for lambeosaurines // *Comptes Rendus Palevol*. 2003. № 2. P. 143–151.

Godefroit P., Zan S., Jin L. *Charonosaurus jiaiyinensis* n. g., n. sp. a lambeosaurinae dinosaur from the Late Maastrichtian of northeastern China // *Comptes Rendus del Academie des sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planetes*. 2000. V. 330. P. 875–882.

Haq B.U., Hardenbol J., Vail P.R. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic // *Science*. 1987. V. 235. P. 1156–1167.

Sun Ge, Akhmetiev M.A., Ashraf A.R. et al. Recent advance on the research of Cretaceous-Tertiary boundary in Jiajin of Heilongjiang, China // *Proceedings of the 3rd Symposium on Cretaceous Biota and K/T Boundary in Heilongjiang River Area*. Aug. 31–Sept. 9, 2004, Changchun, China. P. 1–6.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВБЛИЗИ МЕЛ-ПАЛЕОГЕНОВОЙ ГРАНИЦЫ В СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКЕ (НА ПРИМЕРЕ ПАЛЕОЦЕНОВОЙ ФЛОРЫ СЕВЕРНОЙ АЛЯСКИ)

А.Б. Герман, М.Г. Моисеева

Введение

Граница между мелом и палеогеном является одним из наиболее ярких рубежей в истории Земли. Для выяснения характера событий, происшедших в это время в континентальных условиях, большое значение имеет изучение растительных сообществ конца мела и начала палеогена, которое могло бы существенно дополнить существующие представления о роли в этих событиях палеоклиматических и палеогеографических факторов. В последние годы были получены важные данные, свидетельствующие против гипотезы катастрофических изменений биоты на этой границе и подтверждающие значительную роль миграционных процессов в ходе ее модернизации. В рамках этой проблемы нами рассматриваются флористические изменения в конце мела—начале палеогена в Арктике на примере ископаемых флор, произраставших по разные стороны этого рубежа: позднемаастрихтской корякской флоры (Северо-Восток России) и раннепалеоценовой флоры Сагвон (Северная Аляска).

Палеоценовые флоры Северной Аляски

В районе Сагаванирктон (рис. 1) широко распространены меловые и палеогеновые отложения, относящиеся к свитам Фортресс Маунтин и Торок, сериям Нанушук и Колвилл и свите Сагаванирктон [Molenaar et al., 1984; Mull et al., 2003]. Первая, несколько сотен метров мощностью, представлена турбидитовыми сланцами и перекрывающимися их конгломератами, обнажающимися на юге района в предгорьях хребта Брукс [Mull, 1989; Mull, Harris, 1989].

Свита Торок, серия Нанушук и более молодые верхнемеловые отложения, относящиеся к свитам Принс Крик, Шрадер Блафф и Сиби серии Колвилл, развиты севернее горы Слуп Маунтин, где

они слагают пологие синклинали и антиклинали. Эти отложения, однако, плохо обнажены и известны по немногочисленным выходам по берегам рек и ручьев и в придорожных выемках вдоль шоссе Дальтон [Molenaar et al., 1984; Mull, 1989]. Литологически и палеонтологически они изучены слабо. Песчаники и алевролиты серии Нанушук, отнесенные ранее к не выделяющейся ныне свите Игнук, известны в районе рек Сагаванирктон и Ивишак [Huffman, 1989]. Верхнемеловые—нижнепалеоценовые отложения свиты Принс Крик или палеогеновые — свиты Сагаванирктон, представленные плотными грубозернистыми песчаниками и конгломератами, слагают вершины холмов на протяжении от мили 352 до мили 354 вдоль шоссе Дальтон. Лучше всего эти отложения обнажены в береговом обрыве реки Сагаванирктон возле урочища Сагвон (рис. 1) и ниже по течению реки на протяжении 8–10 км [Mull et al., 2003]. Более молодые верхнепалеоценовые—эоценовые континентальные отложения свиты Сагаванирктон также хорошо обнажены в районе Франклин Блафф на восточном берегу р. Сагаванирктон от мили 381 до мили 395 вдоль шоссе Дальтон [Mull, Harris, 1989; Mull et al., 2003].

Многочисленные ископаемые растения из отложений верхней части свиты Принс Крик на левом берегу р. Сагаванирктон возле урочища Сагвон (см. рис. 1) были собраны Дж. Вулфом в 1951 г. (коллекция USGS (без номера) хранится в Смитсоновском институте, Вашингтон, США), Р.Э. Спайсером в 1987 г. [Spicer, Parrish, 1990], Р.Э. Спайсером, А. Альбергом и А.Б. Германом в 2001 г. (коллекции USGS 11481, 87RAS и 01RAS хранятся в Открытом университете, Милтон Кинес, Великобритания) и А. Альбергом, А.Б. Германом, Д. Джолли, М.Г. Моисеевой и Р.Э. Спайсером в 2005 г. В этом районе, в прирусловых обрывах, приуроченных к оси и северному и южному крыльям антиклинали Ивишак, выходят терригенные и угленосные

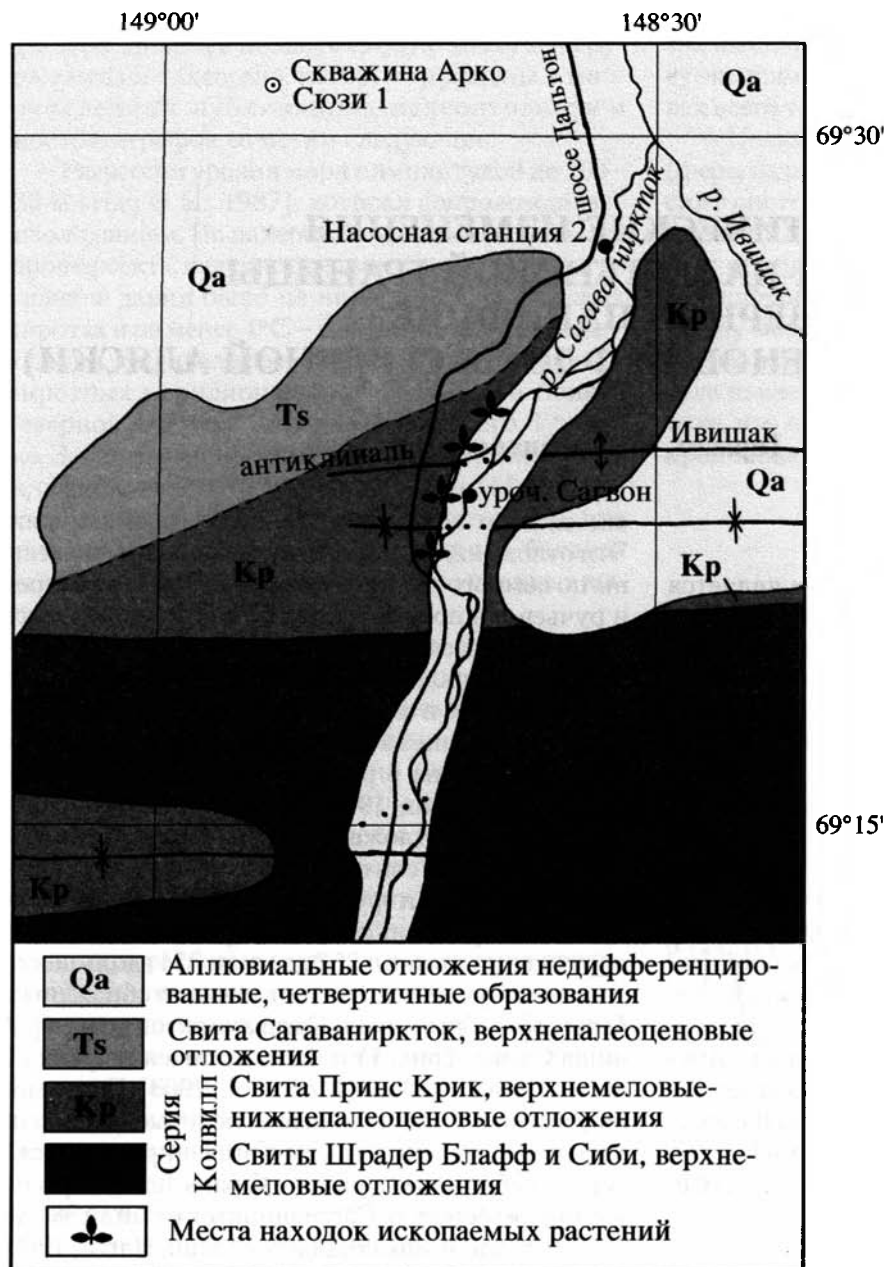


Рис. 1. Схематическая геологическая карта реки Сагаванирктон в районе урочища Сагвон по [Mull, Harris, 1989], с изменениями

выходят в северной части обрывов. Находки ископаемых растений приурочены главным образом к алевролитам, углистым и глинистым сланцам и сидеритовым конкрециям, причем в последних сохранность растений наилучшая. Общая мощность флороносной пачки в урочище Сагвон достигает 100–115 м.

Основание свиты Сагаванирктон представлено светлыми, белыми на выветрелых поверхностях слабо сцементированными песчаниками, песками, конгломератами и гравелитами, обнажающимися в береговых обрывах ниже по течению урочища Сагвон. Хотя их контакт с подстилающими отложениями нигде не обнажен, предполагается, что он резкий и с некоторым стратиграфическим несогласием. Общая мощность пачки Сагвон свиты Сагаванирктон достигает 900 м.

Во время полевых работ на Северной Аляске в июле 2005 г. авторами были собраны дополнительные коллекционные материалы по более древней флоре Сагвон-1, известной по предыдущим сборам из райо-

породы, относимые к верхней части свиты Принс Крик позднемелового-раннепалеоценового возраста и песчаники и конгломераты базальной пачки Сагвон свиты Сагаванирктон позднепалеоцен-миоценового возраста [Mull, Harris, 1989; Mull et al., 2003].

Верхи свиты Принс Крик в рассматриваемом районе сложены переслаиванием конгломератов, слабо сцементированных песчаников, алевролитов, углистых сланцев и углей. Три пласта угля хорошо прослеживаются на всем протяжении обнажения и могут служить в качестве маркирующих горизонтов, причем мощность их достигает 7 м (третий пласт). Верхи разреза флороносной пачки с угольными пластами 4–6 обнажены хуже и

на Сагвон на р. Сагаванирктон, а также обнаружена и собрана новая, ранее не известная более молодая флора Сагвон-2 из того же района. Флора Сагвон-1 приурочена к нижней части разреза (ниже третьего угольного пласта), флора Сагвон-2 – из средней его части между угольными пластами 3 и 4. Первоначально считалось, что угленосные отложения в урочище Сагвон, содержащие остатки ископаемой флоры, принадлежат свите Сагаванирктон (ее нижней части – пачке Сагвон), и на них приходится граница меловой и палеогеновой систем [Spicer et al., 1994]. Позже было предложено проводить границу между свитами Принс Крик и Сагаванирктон выше угленосной пачки,

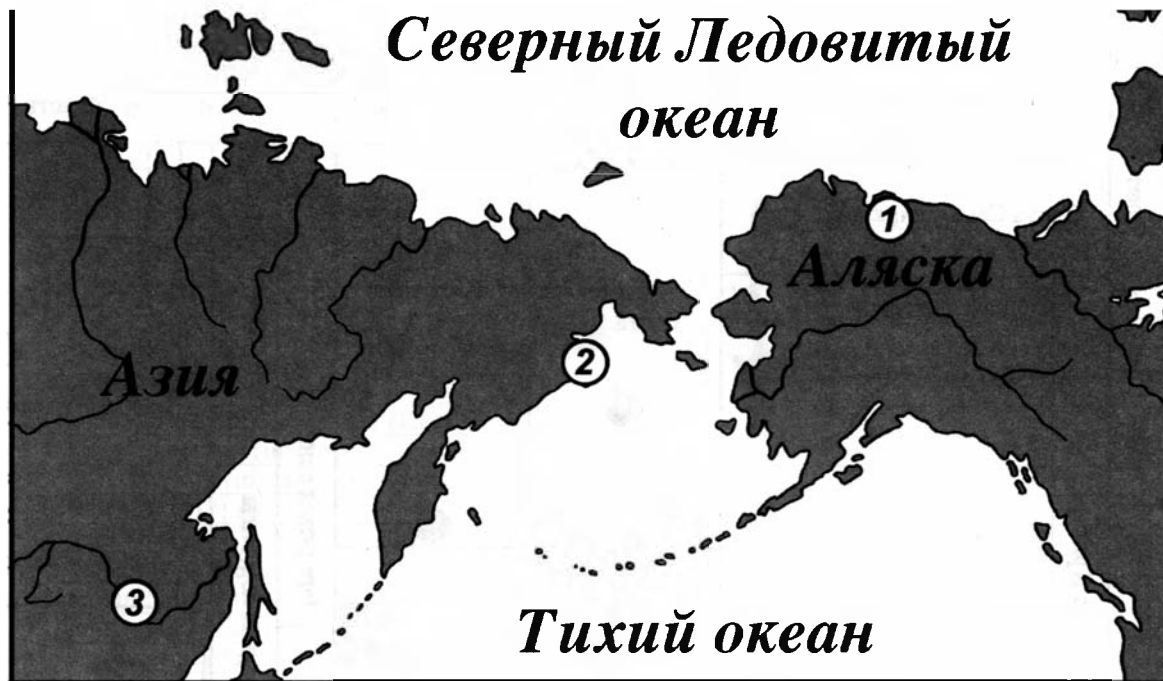


Рис. 2. Местоположение ископаемых флор.
1 – Сагвон; 2 – корякская; 3 – верхнецагайская

в основании хорошо картируемых белесых песчаников, конгломератов и гравелитов, поскольку литологически угленосные отложения гораздо более тесно связаны с подстилающими породами, чем с перекрывающими [Mull et al., 2003]. Палинологические данные Д. Джолли (устное сообщение, 2005 г.) позволяют датировать весь изученный флороносный разрез зеландием; мы, однако, не исключаем более широкий возрастной диапазон этих отложений и условно датируем флору Сагвон-1 данием-зеландием, а Сагвон-2 – зеландием.

Флора Сагвон-1 включает около 30 видов растений. Среди них доминируют двудольные покрытосеменные и хвойные, хвощевые и папоротники редки, гинкговые отсутствуют, однодольные немногочисленны. Среди растений флоры Сагвон-1 преобладают полиморфные и достигающие больших размеров листья *Corylites beringianus*, побеги *Metasequoia occidentalis* и в некоторых захоронениях листочки, сложные листья и листовые розетки *Quereuxia angulata*. Последняя, вместе с однодольными *Haemanthophyllum* и *Phragmites*, по-видимому, составляла “водное сообщество”. Другими характерными растениями этой флоры являются *Equisetum arcticum*, *Onoclea hesperia*, *Mesocyparis*, *Fokieniopsis* aff. *catenulata*, *Haemanthophyllum*, *Sparganiophyllum*, *Phragmites*, *Trochodendroides*, *Cissites* (?), *Nyssidium*, “*Cocculus*”, *Rarytkinia*, *Ettingshausenia*, *Celastrinites*, *Castaliites*, *Liriophyllum* cf. *aeternum*, лист, сходный с листья-

ми розоцветных (cf. *Rubus*), несколько фруктификаций и др.

Флора Сагвон-2 была впервые открыта авторами летом 2005 г. Остатки растений отобраны из плохо обнаженных песчаников между угольными слоями 3 и 4 в северной части обнажения Сагвон. Эта флора менее разнообразна, чем предыдущая, и заметно от нее отличается по систематическому составу и основным доминантам. В числе последних преобладает *Tiliaephyllum tsagajanicum*, встречаются многочисленные побеги *Metasequoia occidentalis*, а также мужские шишки *Metasequoia*, побеги *Taxodium* (?) sp., *Mesocyparis* (?) sp., *Trochodendroides* ex gr. *arctica*, “*Acer*” *arcticum*, *Viburniphyllum* sp., фруктификации и чешуи неясного происхождения.

Позднемаастрихтская флора Северо-Востока России

Для обсуждения флористических изменений в Северной Пацифике на мел-палеогеновой границе, на которую приходится один из крупнейших в истории планеты экологических кризисов, связываемый с импактным событием в конце мелового периода, важен факт значительного сходства датско-зеландской флоры Сагвон-1 с позднемаастрихтской корякской флорой.

Корякская флора района лагуны Амаам (Северо-Восток России) происходит из верхней подсви-

Система, отдел, ярус			Северная Аляска		Восточная и северо-восточная Азия												
			Река Сагаванирктток, урочище Сагвон		Лагуна Амаам и бухта Угольная				Амурская область								
Палеогеновый		Тетей	Свита Сагаванирктток 		Амаамская свита 		Чукотская свита 										
			Датий	Зеландий					Цагайская свита								Верхняя подсвита
Свита Приис Крик		Флора Сагвон 2   Флора Сагвон 1  			Корякская свита		Верхняя подсвита										Корякская флора 
Меловая				Верхний					Маастрихт		Флора Верхняя Когосакрак						

Рис. 3. Флористические изменения в Восточной и Северо-Восточной Азии и на Северной Аляске вблизи мел-палеогеновой границы

1 – флоры верхнецагайского типа; 2 – флоры коряцкого типа; 3 – палинофлоры, определяющие возраст стратона; 4 – остатки морских моллюсков, определяющих возраст стратона

ты корякской свиты, и ее возраст устанавливается по соотношению флороносных пород с морскими как поздний маастрихт [Головнева, Герман, 1992; Герман, 1993; 1999; Моисеева, 2005а,б]. Доминируют в корякской флоре *Metasequoia occidentalis*, *Corylites beringianus*, *Trochodendroides* (5 видов), а в отдельных местонахождениях – *Glyptostrobus nordenskioldii*, *Mesocyparis beringiana*, *Ettingshausenia raynoldsii*. Не столь многочисленны, но, тем не менее, характерны для корякской флоры *Equisetum arcticum*, *Onoclea hesperia*, *Elatocladus talensis*, *Haemanthophyllum cordatum*, *Celastrinites septentrionalis*, *Cissites pekulneensis*, *C. hermanni*, *Rarytkinia amaamensis*, *Nyssidium arcticum*, “*Nyssa*” *tshucotica*, *Platimelis platanoides*. Хвойные, представленные в основном кайнозойскими родами, часто бывают содоминантами покрытосеменных. Хвощовые и папоротники немногочисленны, остатки *Ginkgo* очень редки, цикадофиты отсутствуют. Корякская флора по систематическому составу близка не поздне меловым, а датско-палеоценовым флорам северо-восточной Азии и Северной Америки.

Флористические изменения в Северной Пацифике вблизи мел-палеогеновой границы

Флора Сагвон-1 наиболее близка к позднемаастрихтской корякской флоре лагуны Амаам (рис. 2; таблица) [Герман и др., 2004]. Доминантами обеих флор являются *Corylites beringianus*, *Trochodendroides* и *Metasequoia occidentalis*. Другое сходство заключается в наличии общих видов *Equisetum arcticum*, *Onoclea hesperia*, *Nyssidium arcticum*, *Liriophyllum* cf. *aeternum* и родов *Mesocyparis*, *Metasequoia* (шишки), *Haemanthophyllum*, *Sparganiophyllum*, *Rarytkinia*, *Ettingshausenia*, *Celastrinites* и *Cissites*. В корякской флоре, в отличие от флоры Сагвон-1, встречаются немногочисленные реликтовые поздне меловые растения *Pityophyllum* ex gr. *nordenskioldii* и представители родов *Elatocladus*, *Menispermities* и *Cissites*.

Сходство позднемаастрихтской корякской флоры и датской флоры Сагвон-1 (рис. 3), существовавших по разные стороны данной границы,

Таблица. Таксономический состав коряжской тафофлоры (Северо-Восток России) и тафофлоры Сагвон 1 (Северная Аляска)

Виды ископаемых растений	Коряжская тафофлора	Тафофлора Сагвон 1
<i>Equisetum arcticum</i> Heer	+	+
<i>Onoclea hesperia</i> R.W. Brown	+	+
<i>Coniopteris tschuktschorum</i> (Krysht.) Samylina	+	
<i>Ginkgo ex gr. adiantoides</i> (Ung.) Heer	+	
<i>Pseudolarix arctica</i> Krysht.	+	
<i>Pityophyllum ex gr. nordenskioldii</i> (Heer) Nathorst	+	
<i>Metasequoia occidentalis</i> (Newb.) Chaney	+	+
<i>Metasequoia</i> sp. (шишки)	+	+
<i>Glyptostrobus nordenskioldii</i> (Heer) R.W. Brown	+	
<i>Glyptostrobus</i> sp. (шишки)	+	
<i>Mesocyparis beringiana</i> (Golovn.) McIver et Aulenback	+	
<i>Mesocyparis</i> (?) sp.		+
<i>Fokieniopsis aff. catenulata</i> (Bell) McIver et Basinger		+
<i>Elatocladus talensis</i> Golovn.	+	
<i>Haemanthophyllum cordatum</i> Golovn.	+	
<i>Haemanthophyllum</i> sp.		+
<i>Phragmites alaskana</i> Heer		+
<i>Phragmites</i> sp.		+
<i>Sparganiophyllum</i> sp.	+	+
<i>Monocotylophyllum</i> sp.		+
<i>Trochodendroides ex gr. arctica</i> (Heer) Berry		+
<i>Trochodendroides bidentata</i> Vassilevsk. et Golovn.	+	
<i>Trochodendroides emimensis</i> Golovn.	+	
<i>Trochodendroides lamutensis</i> Golovn.	+	+
<i>Trochodendroides cf. lamutensis</i> Golovn.	+	
<i>Trochodendroides</i> sp.	+	
<i>Nyssidium arcticum</i> (Heer) Iljinskaja	+	+
" <i>Nyssa</i> " <i>tshucotica</i> Golovn.	+	
" <i>Cocculus</i> " sp.		+
<i>Platimelis platanoides</i> Golovn.	+	
<i>Rarytkinia amaamensis</i> Moiseeva	+	
<i>Rarytkinia</i> sp.		+
<i>Ettingshausenia raynoldsii</i> Moiseeva	+	
<i>Ettingshausenia</i> sp.		+
<i>Menispermities</i> (?) sp.		+
<i>Corylites beringianus</i> (Krysht.) Herman	+	+
" <i>Rubus</i> " sp.		+
<i>Celastrinites septentrionalis</i> (Krysht.) Golovn.	+	
<i>Celastrinites</i> sp.		+
<i>Castaliites inordinatus</i> Hollick		+
<i>Quereuxia angulata</i> (Newberry) Kryshtofovich		+
<i>Pistia</i> (?) sp.		+
<i>Viburnum rarytkense</i> Budantsev		+
<i>Cissites pekulneensis</i> (Philipp.) Moiseeva	+	
<i>Cissites hermanii</i> Moiseeva	+	
<i>Cissites</i> sp.		+
<i>Liriophyllum cf. aeternum</i> Golovn.	+	+
<i>Carpolithes biloculatus</i> Golovn.	+	
<i>Carpolithes bulbosus</i> Golovn.	+	
Фруктификация 1		+
Фруктификация 2		+
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 1	+	
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 2		+

свидетельствует против гипотезы о глобальном экологическом кризисе на этом рубеже, во всяком случае, заметного вымирания растений и эволюционно значимых последствий для флор Северной Пацифики этот кризис не вызвал. Вероятно, позднемаастрихтская корякская флора была источником многих таксонов флоры Сагвон-1, мигрировавших на север Аляски во время палеоценового потепления. По данным Л.Б. Головневой [1994], на территории Корякского нагорья смена флоры маастрихтского типа на флору датского типа произошла примерно на границе среднего и позднего маастрихта, и в дальнейшем, из-за прогрессирующего похолодания в конце маастрихтского века эта флора постепенно распространялась на юг. Следовательно, в Северной Пацифике наиболее существенная (но не катастрофическая) модернизация флоры произошла в маастрихте, а не на границе мела и палеогена, где наблюдаются менее значимые изменения, не превышающие таковых, происходивших в течение "бескризисного" позднего мела. Флора Северной Пацифики не дает никаких свидетельств катастрофического события на границе мела и палеогена; напротив, наблюдающееся вблизи нее развитие флор, по-видимому, контролировалось долговременными климатическими изменениями, эволюцией и миграцией растений. Сказанное свидетельствует о том, что прямое влияние импактного события (массовая гибель растений в результате похолодания и резкого снижения фотосинтеза из-за уменьшения прозрачности атмосферы) было ограничено средними широтами Северной Америки и отнюдь не было глобальным.

Флора Сагвон-2, несмотря на сравнительно бедный таксономический состав, наибольшее сходство имеет с флорой из верхней подсвиты цагайской свиты Амурской области (рис. 2, 3) [Криштофович, Байковская, 1966; Красилов, 1976]. Ископаемая флора в этом районе известна из средней и верхней подсвит цагайской свиты и по последним данным представлена четырьмя комплексами [Ахметьев и др., 2002]. Третий снизу комплекс, наиболее сходный с флорой Сагвон 2, происходит из верхов верхнецагайской подсвиты (ниже кивдинских слоев). Этот флористический уровень датируется по палинологическим данным данием [Флора..., 2001] или данием-зеландием [Кезина, 2005]. Для этого комплекса характерно доминирование крупнолистных *Trochodendroides*, *Zizyphoides*, *Tiliaephyllum tsagajanicum*, "*Acer*" *arcticum*, часто встречаются *Nyssidium*, *Nordenskioldia*, представители сем. *Platanaceae*. Среди хвойных обычно преобладают *Metasequoia occidentalis*, *Taxodium olrikii* и *Mesocyparis rosanovii*. Флора Сагвон 2 близка к описанному цагайскому комплексу по основным доминантам и характерным

видам, прежде всего, *Tiliaephyllum tsagajanicum*, "*Acer*" *arcticum*. Это сходство позволяет предположить, что в ходе прогрессирующего потепления климата, начавшегося в конце маастрихта и достигшего максимума, по-видимому, в раннем эоцене, температуры на Северной Аляске в зеландии достигли значений, позволивших флоре верхнецагайского типа мигрировать из южных палеоширот Дальнего Востока в высокие широты тихоокеанского сектора Арктики. Таким образом, во флорогенетическом отношении датско-зеландская флора Северной Аляски сформировалась главным образом за счет миграций растений из прилегающих районов Восточной и Северо-Восточной Азии, которые контролировались климатическими изменениями.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Президиума РАН (программа № 25) и РФФИ проекты № 04-05-64424 и № 06-05-64618.

Литература

Ахметьев М.А., Кезина Т.В., Кодрул Т.М., Манчестер С. Стратиграфия и флора пограничных слоев мела и палеогена юго-восточной части Зейско-Буреинского осадочного бассейна. В сб. памяти члена-корреспондента АН СССР, проф. В.А. Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 275–315.

Герман А.Б. Позднемаастрихтская флора междуречья Эмима-Ильнайваам (Северо-Восток Корякского нагорья) и её стратиграфическое значение // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 4. С. 64–72.

Герман А.Б. Меловая флора Анадырско-Корякского субрегиона (Северо-Восток России): систематический состав, возраст, стратиграфическое и флорогенетическое значение. Тр. ГИН РАН. Вып. 529. М.: ГЕОС, 1999. 122 с.

Герман А.Б., Моисеева М.Г., Снайсер Р.Э., Альберг А. Маастрихт-палеоценовые флоры Северо-Востока России и Северной Аляски и флористические изменения на границе мела и палеогена // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2004. Т. 12. № 5. С. 55–64.

Головнева Л.Б. Маастрихт-датские флоры Корякского нагорья. СПб.: Изд-во Ботан. ин-та РАН, 1994. 148 с.

Головнева Л.Б., Герман А.Б. Новые данные о составе и возрасте флоры корякской свиты (Корякское нагорье) // Ботан. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 60–71.

Кезина Т.В. Палиностратиграфия угленосных отложений позднего мела и кайнозоя верхнего Приамурья. Владивосток: Дальнаука, 2005. 206 с.

Красилов В.А. Цагайская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с.

Криштофович А.Н., Байковская Т.Н. Верхнемеловая флора Цагайя в Амурской области // Избранные труды. Т. 3. М.-Л.: Наука, 1966. С. 184–321.

Моисеева М.Г. Представители рода *Cissites* (покрытосеменные) из маастрихтской корякской флоры Северо-Востока России // Палеонтол. журн. 2005а. № 5. С. 85–92.

Моисеева М.Г. Корякский флористический комплекс Северо-Востока России: систематический состав, экологические, тафономические и палеоклиматические особенности. В кн.: Современные проблемы палеофлористики,

палеофитогеографии и флостратиграфии. Тр. Международной палеоботанической конференции. Москва 17–18 мая 2005 г. Выпуск 1. М.: ГЕОС, 20056. С. 212–223.

Флора и динозавры на границе мела и палеогена Зейско-Бурейского бассейна. Под ред. Е.В. Бугдаевой. Владивосток: Дальнаука, 2001. 162 с.

Huffman A.C., The Nanushuk Group. In: Dalton Highway, Yukon River to Prudhoe Bay, Alaska: Bedrock geology of the eastern Koyukuk basin, central Brooks Range, and eastcentral Arctic Slope. Eds. C.G. Mull, K.E. Adams. Division of Geol. and Geophysical Surv., Dept. of Nat. Resources, State of Alaska. Guidebook 7. 1989. V. 2. P. 302–309.

Molenaar C.M., Kirk A.R., Magoon L.B., Huffman A.C. Twenty-two Measured Sections of Cretaceous-Lower Tertiary Rocks, Eastern North Slope, Alaska // US Dept. of Interior, Geol. Survey, Open-file Report. 1984. V. 84–695. 19 p.

Mull C.G. Generalized stratigraphy and structure of the Brooks Range and Arctic Slope. In: Dalton Highway, Yukon River to Prudhoe Bay, Alaska: Bedrock geology of the eastern Koyukuk basin, central Brooks Range, and eastcentral Arctic Slope. Eds. C.G. Mull, K.E. Adams. Division of Geol.

and Geophysical Surv., Dept. of Natural Resources, State of Alaska, Guidebook 7. 1989. V. 1. P. 31–46.

Mull C.G., Harris E.E. Road log from Chandalar Shelf (mile 237.1) to Prudhoe Bay (mile 414). In: Dalton Highway, Yukon River to Prudhoe Bay, Alaska: Bedrock geology of the eastern Koyukuk basin, central Brooks Range, and eastcentral Arctic Slope. Eds. C.G. Mull, K.E. Adams. Division of Geol. and Geophysical Surv., Dept. of Natural Resources, State of Alaska, Guidebook 7. 1989. V. 1. P. 101–131.

Mull C.G., Houseknecht D.W., Bird K.J. Revised Cretaceous and Tertiary stratigraphic nomenclature in the Colville Basin, Northern Alaska // USGS Professional Paper. 2003. V. 1673.

Spicer R.A., Davies K.S., Herman A.B. Circum-Arctic plant fossils and the Cretaceous-Tertiary transition. In: Cenozoic plants and climates of the Arctic. Eds. M.C. Boulter, H.C. Fisher. NATO ASI Series. Ser. I. V. 27. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1994. P. 161–174.

Spicer R.A., Parrish J.T. Late Cretaceous-early Tertiary palaeoclimates of northern high latitudes: a quantitative view // J. Geol. Soc. L. 1990. V. 147. № 2. P. 329–341.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
АЛЕКСАНДРОВА Г.Н. , АХМЕТЬЕВ М.А., БЕНЬЯМОВСКИЙ В.Н., ВИШНЕВСКАЯ В.С., ЗАПОРОЖЕЦ Н.И., ЗАХАРОВ В.А., КОРЧАГИН О.А., КУЗНЕЦОВА К.И., ОРЕШКИНА Т.В., ЩЕРБИНИНА Е.А., ЯРОШЕНКО О.П. Краткий обзор результатов исследований по теме: “Причинно-следственные связи и факторы глобальных биосферных перестроек в фанерозое”	7
ЧУМАКОВ Н.М. Раннепалеозойский ледниковый период и биосферные события позднего ордовика	25
НАУГОЛЬНЫХ С.В. Вязниковская флора и природа пермо-триасового вымирания	42
ЗАХАРОВ В.А. Пограничный пермо-триасовый биотический кризис в Бореальной биогеографической области	72
АХМЕТЬЕВ М.А., КОДРУЛ Т.М. Особенности эволюции биосферы в переходном интервале от мела к палеогену	77
ГЕРМАН А.Б., МОИСЕЕВА М.Г. Флористические изменения вблизи мел-палеогеновой границы в Северной Пацифике (на примере палеоценовой флоры Северной Аляски)	83

Научное издание

ПРИЧИННО-СЛЕДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ И ФАКТОРЫ ГЛОБАЛЬНЫХ БИОСФЕРНЫХ ПЕРЕСТРОЕК В ФАНЕРОЗОЕ

Утверждено к печати Редколлегией Геологического института РАН

Редактор *Г.Ю. Бутузова*

Подписано к печати 24.06.2006
Формат 60х90 1/8. Бумага офсет № 1, 80 г/м
Гарнитура Petersburg. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 12,0
Тираж 200 экз. Тип. ВТИИ. Москва. Зак. № 1531.

Издательство ПК ГЕОС
125315, Москва, 1-й Амбулаторный пр., 7/3-114.
Тел./факс: (095) 152-19-14, тел. 230-80-92. E-mail: geos@ginras.ru

Programme 25
Presidium RAS Fundamental Researches Programme
“The origin and evolution of the Biosphere”

CAUSAL-CONSEQUENTIAL CONNECTIONS AND FACTORS OF THE PHANEROZOIC BIOSPHERIC REORGANIZATION

