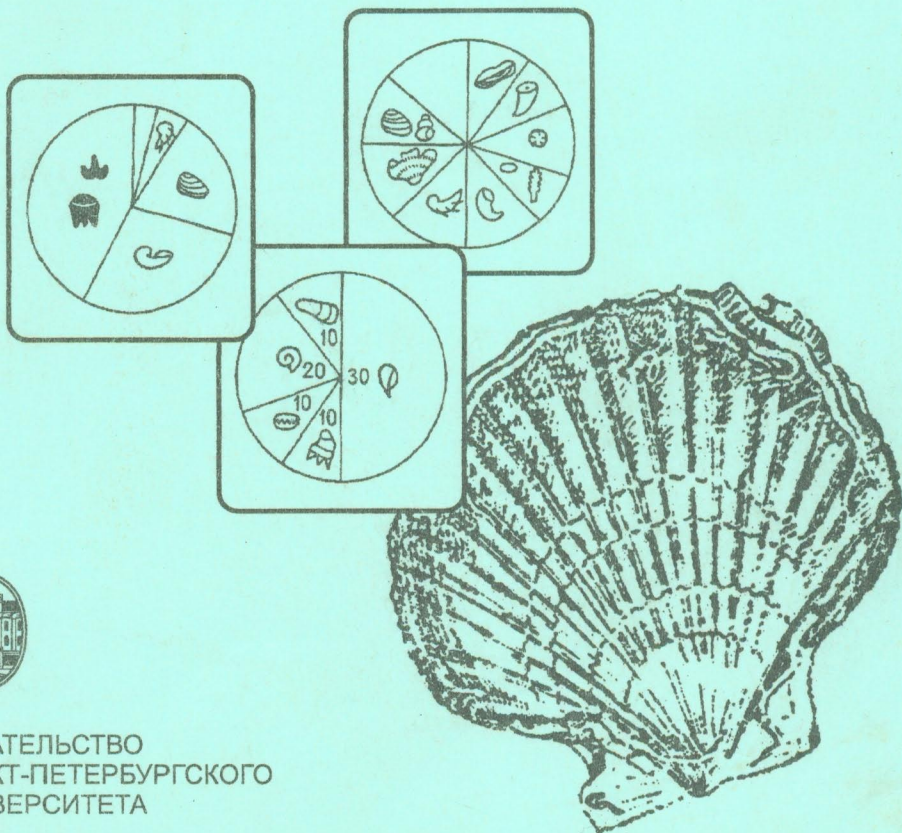


ОБЩАЯ ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО
УНИВЕРСИТЕТА

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ОБЩАЯ ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ

Учебное пособие

Под редакцией Г. Н. Киселева, А. В. Попова



ИЗДАТЕЛЬСТВО С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2000

<http://jara.ssu.ru/>

УДК 65.07
ББК 28.01
О-28

Авторы: Г. Н. Киселев, А. В. Попов, Б. Т. Янин, А. Т. Буракова, В. Б. Сапунов
Рецензент: д-р геол.-минер. наук А. Х. Кагарманов (С.-Петербургский государственный горный ин-т)

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
С.-Петербургского государственного университета*

О-28 **Общая палеоэкология: Учебное пособие / Под ред.**
Г. Н. Киселева, А. В. Попова. — СПб.: Изд-во С.-Петерб.
ун-та, 2000. 132 с.
ISBN 5-288-02175-9

В пособии даны основные общеэкологические понятия, изложены современные концепции общих вопросов палеоэкологии, конкретизированные материалами палеоэкологических исследований позвоночных, наземных и водных растений, а также морских беспозвоночных. Раскрыта методика и техника палеоэкологических исследований. В заключительной главе рассмотрены вопросы глобальной палеоэкологии и проблема вымирания больших групп древних организмов.

Учебное пособие предназначено для студентов старших курсов и магистрантов геологических и биологических специальностей.

Тем. план 1999 г., № 82

ББК 28.01

© Г. Н. Киселев,
А. В. Попов,
Б. Т. Янин и др., 2000

© Издательство
С.-Петербургского
университета, 2000

ISBN 5-288-02175-9

*Посвящается светлой памяти
доктора геолого-минералогических наук,
профессора Дмитрия Леонидовича Степанова*

ВВЕДЕНИЕ

В комплексе геологических наук одно из важнейших мест в последние годы занимает палеоэкология. Это обусловлено как общим повышением внимания к экологическим проблемам, так и необходимостью осуществления комплексного подхода к исследованию метабиосферы. Результаты палеоэкологического анализа получают все более широкое применение в теоретической и прикладной геологии, прежде всего для фациального анализа, палеогеографии и детальной стратиграфии. Изучение процессов исторического развития организмов во взаимосвязи с изменениями среды их обитания, т. е. былых биосфер, имеет большое значение для теоретической биологии и общей экологии.

Настоящее издание учебного пособия подготовлено на основе многолетнего опыта чтения спецкурсов по палеоэкологии и тафономии на кафедре палеонтологии С.-Петербургского университета и дополнено материалами кафедры палеонтологии Московского университета (Б. Т. Янин). Значительное внимание уделено вопросам общей экологии. Этот раздел подготовлен доктором биологических наук, профессором В. Б. Сапуновым. Наряду с общеэкологическими вопросами в учебном пособии рассмотрены палеоэкологические методы исследований, роль различных смежных дисциплин в изучении метабиосферы и вопросы глобальной экологии. Участие авторов в подготовке пособия отражено в перечне глав. Значительно расширена иллюстративная часть за счет включения рисунков, таблиц и схем, ранее опубликованных в методическом пособии (Д. Л. Степанов, Г. Н. Киселев, 1990). Необходимо отметить, что из учебного пособия исключена кратко изложенная глава «Палеоэкология позвоночных», автором которой был А. О. Иванов, вследствие

того, что им в соавторстве с другими исследователями позвоночных подготовлено и сдано в печать новое учебное пособие по данной тематике.

В предлагаемом учебном пособии использованы материалы из учебного пособия В. А. Захарова «Палеоэкология и тафономия морских беспозвоночных» (1984), работ Б. Т. Янина «Основы тафономии» (1983), В. Г. Очева, Б. Т. Янина, И. С. Барскова, а также данные из справочного пособия «Современная палеонтология» (1988) и, из ставшей раритетом, работы Р. Ф. Геккера «Введение в палеоэкологию» (1957). Незначительный тираж большинства приведенных выше изданий создает серьезные препятствия для использования их в учебном процессе. Настоящее пособие призвано восполнить этот пробел.

Авторы надеются, что публикуемое издание учебного пособия будет интересно коллегам из других университетов, их замечания и советы помогут в будущем создать более полный и современный учебник.

1.1. Введение в экологию

Что такое экология?

Прежде чем обращаться к палеоэкологии как области научного знания, поговорим о том, что же такое экология вообще?

Слово «экология» происходит от греческих корней. «Ойкос» значит дом, «логос» — наука. Все вместе — наука о доме. Более строго экологию можно определить как область знаний, изучающую взаимоотношения организмов с окружающей средой. При этом в понятие «окружающая среда» входят элементы неживой, живой и искусственной, созданной человеческим трудом природы. Еще одно определение экологии — наука о биологических системах надвидового уровня. Традиционно экология рассматривалась как часть биологии. Однако в последние годы экология настолько обогатилась методами других наук — физики, химии, математики, экономики, что ее уже нельзя рассматривать только как часть биологии. Одна из функций экологии в современном познании состоит в том, что она выполняет роль связующего звена между естественными и общественными науками.

Иногда в средствах массовой информации и в популярной литературе экология отождествляется с охраной природы. Это не совсем верно. Экология теоретическая — основа охраны природы и рационального природопользования.

Экология включает много областей знаний, существующих как самостоятельные науки. Назовем важнейшие из них. Общая экология изучает наиболее фундаментальные закономерности взаимоотношений организмов со средой. Глобальная экология изучает органический мир в целом. Аутэкология изучает экологию отдельных особей и видов. Факториальная экология изучает факторы внешней среды. Синэкология — экология биологических сообществ. Био-

геоценология — экология крупных экологических систем. Историческая экология изучает развитие экологических систем в большие промежутки времени. К ней примыкает палеоэкология, объединяющая методы палеонтологии и общей экологии. Но о ней разговор будет вестись в следующих главах. Существуют специальные разделы экологии, изучающие взаимоотношения с окружающей средой конкретных групп живых организмов. Это — экология растений, животных. Возможна и более дробная классификация экологических наук по классам животных и растений (экология насекомых и т. д.), по отдельным родам и видам (экология полевки, слона, бегемота и т. д.). Наконец, взаимоотношения человека с окружающей средой изучает экология человека.

Единство биосферы

Центральным понятием экологии является биосфера. Владимир Иванович Вернадский, один из основателей современной экологии, определял ее как «среду нашей жизни, ту природу, которая нас окружает». Впервые понятие «биосфера» ввел в 1875 г. австрийский геолог Э. Зюсс «как особую оболочку Земли, образованную живыми организмами». Идею биосферы он сформулировал, опираясь на идеи эволюционного развития мира на планете, разработанную французским ученым Ж. Ламарком и английским ученым Ч. Дарвиным. Именно им принадлежит идея единства всего органического мира.

В 20-х гг. нашего столетия Вернадский расширил это понятие, обогатил его новым содержанием. Биосфера по Вернадскому, это область распространения жизни, включающая как организмы, так и среду их обитания. Современное понимание биосферы базируется как на трактовке Зюсса, так и Вернадского.

Верхняя граница биосферы проходит на высоте около 20 км. Нижняя ограничена глубиной океана, который населен жизнью во всем своем объеме, т. е. до глубины 11 м. На несколько километров жизнь так же может углубляться в земную кору.

Таким образом, биосфера — это область существования живых организмов, охватывающая нижнюю часть атмосферы, всю гидросферу, почти всю поверхность суши и верхние слои литосферы.

Численность биологических видов, входящих в состав биосферы, точно не определена. Разные ученые приводят цифры видового

разнообразия от 8 млн до миллиарда. В любом случае, оно очень велико. Все организмы связаны друг с другом несметным множеством материальных, энергетических и информационных связей.

На сегодняшний день описано от 2 до 4 млн видов. Число видов сухопутных животных составляет 93%. Водных — только 7%. Условия жизни на суше дают более богатые условия, содействующие видообразованию.

Соотношение масс между разными систематическими и экологическими группами организмов отличается от соотношения видового разнообразия. 99,2% биомассы суши приходится на растительность. На долю животных лишь 0,8%. Общая масса живого вещества по приблизительным оценкам составляет 2 400 млрд т.

Основа существования биосферы — круговорот органического вещества или биотический круговорот. Он осуществляется при участии всех без исключения населяющих ее организмов. С помощью биотического круговорота решена проблема длительного существования исторического развития жизни. На планете с большими, но все же ограниченными ресурсами, каковой является Земля, запасы доступных минеральных элементов, необходимых для осуществления жизненных функций не бесконечны. Если бы они только потреблялись, жизнь рано или поздно прекратила бы свое существование. Поэтому живая материя пошла по пути циклической переработки минеральных веществ. Основу всей биомассы создают из неорганических веществ растения. Это происходит в результате фотосинтеза. Каждый вид организмов представляет собой звено в биотическом круговороте. Используя в качестве средств существования тела или продукты распада и жизнедеятельности других организмов, каждый организм отдает в окружающую среду то, что могут использовать другие. Очень велика в биосфере роль микроорганизмов. Минерализуя органические остатки животных и растений, микроорганизмы превращают их в минеральные соли и простейшие органические соединения, снова используемые растениями при синтезе нового органического вещества. С помощью микроорганизмов осуществляется так же процесс фоссилизации — окаменения мертвых тканей живых организмов. Благодаря наличию этого процесса, мы имеем в своем распоряжении остатки организмов, некогда населявших Землю и по ним можем реконструировать облик былых биосфер. В этом нам помогают методы тафономии и палеоэкологии, которые будут изложены в последующих главах настоящего пособия.

Факторы среды

Раздел экологии, изучающий факторы внешней среды, называется факториальной экологией.

Любой организм существует в определенной среде. Среда обитания — комплексное понятие, включающее все многообразие абиотических, биотических и социальных факторов. Выделяют четыре основных среды обитания: водная, наземно-воздушная (суша) почва, и организм как специфическая среда обитания (для паразитов).

Элементы среды, воздействующие на организм, называются факторами среды.

Абиотические факторы — это воздействие неживых сил природы, таких как температура, электромагнитное излучение, влажность, газовый состав воздуха, атмосферное давление, осадки, солевой состав воды, почвенно-грунтовые, гидрологические условия и т. д. Специфическим абиотическим фактором является время (см. раздел 1.1). Любой из абиотических факторов может быть как непосредственной причиной изменения функций организма, так и косвенной, влияя на его жизнедеятельность через изменение среды обитания. По характеру воздействия на живой организм выделяют следующие варианты абиотических факторов:

1. Раздражители, вызывающие приспособительные изменения физиологических и биохимических функций.
2. Факторы делающие невозможным существование в данных условиях.
3. Модификаторы, вызывающие анатомические и морфологические изменения организмов.
4. Информационные сигналы, воспринимаемые нервной системой организмов, свидетельствующие об изменении других факторов среды.

Благоприятная сила воздействия (дозировка) фактора называется зоной оптимума для данного организма конкретного вида. Дозировки большие или меньшие оптимума, в пределах которых организм не ощущает комфорта, но может существовать, находясь в них длительное время, называются зоной пессимума. Максимально и минимально переносимые значения — это критические точки за пределами которых находится смерть. Иначе эти значения называются летальными. Графически зависимость между всеми до-

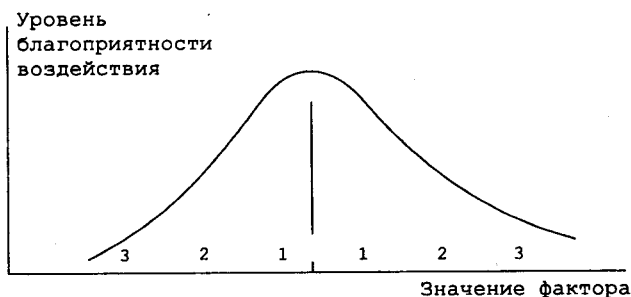


Рис. 1. Зависимость уровня благоприятности воздействия от значения экологического фактора: 1 — оптимум, 2 — пессимум, 3 — летальные значения.

зировками изображена на рис. 1. Эта кривая называется законом Гаусса (экологическая валентность, толерантность).

Биотические факторы — это воздействия, которые оказывает один живой организм на другой. Среди них: конкуренция, аменсализм, паразитизм, хищничество, протокооперация, симбиоз. Из всех форм биотических взаимодействий, как показал российский эколог Георгий Францевич Гаузе, самой жесткой является конкуренция. Закон Гаузе гласит: в одной экологической нише может находиться только один вид.

Антропогенные, или социальные факторы — это все формы деятельности человека, которые воздействуют на естественную природную среду, изменяя условия обитания живых организмов, или непосредственно влияя на растения, животные, микроорганизмы. Понятия «антропогенные» и «социальные» в некоторых пособиях приводятся как синонимы. Но это не совсем одно и то же. Человек по своей природе дуалистичен — он представляет собой единство биологического и социального. Говорить, какая из этих компонент более важная абсолютно бессмысленно. Человек как планетарное явление сформировался именно при взаимодействии этих двух компонент. Соответственно, двойственно и его действие на природу. В своих биологических проявлениях человек действует на природу точно так же, как и любое другое животное — он потребляет продукты питания, воду, кислород, выделяет продукты обмена. После смерти трупы людей включаются в биотический круговорот. Социальные же проявления связаны с теми формами воздействия человека на природу, которые качественно отличаются

от тех, которые осуществляют животные. Социальная организация возникла в первобытном обществе людей, когда сформировались три важные особенности человеческого общества: членораздельная речь, умение пользоваться огнем и умение делать орудия труда. хозяйственная деятельность человека, промышленность, транспорт и прочие продукты разумной деятельности вносят в биосферу нечто такое, чего в ней не было до появления социума. Поэтому разумно говорить именно о социальных факторах, порожденных научно-техническим прогрессом. «Человечество, — как указывал Вернадский, — стало планетарной силой, оказывающей влияние на все стороны существования биосферы». Эти влияния носят как положительный, так и отрицательный характер. Последние годы средства массовой информации больше освещают негативные стороны последствий научно-технического прогресса для биосферы. Человеческая деятельность порой разрушает сложившиеся экологические системы, приводит к необратимому исчезновению многих видов животных и растений. Это действительно так, и отрадно, что человечество начало это сознавать. Однако обеспокоенность проблемами сохранения биосферы подчас приобретает политизированный характер и не учитывает реальных экологических данных. Реальность же такова, что на сегодняшний день воздействия человека на природу пока что слабее абиотических факторов. Солнце приносит на Землю больше энергии, чем все рукотворные энергетические источники вместе взятые. Космическая пыль несет больше вещества, чем пыль, выбрасываемая промышленностью. Любой ураган выделяет во много раз больше энергии, чем мощный термоядерный взрыв.

Человечество, бесспорно, должно относиться к природе уважительно и бережно. Однако при этом не следует испытывать манию величия. Биосфера намного сильнее нас, и пока что ее защитные силы и ресурсы во много раз превышают как созидательные, так и разрушительные возможности, которыми овладело человечество.

Классификация живых организмов

Биосфера состоит из экологических систем. Те, в свою очередь, состоят из видов и популяций. Это множество должно быть систематизировано.

На Земле существуют миллионы видов животных и растений.

Каждый вид насчитывает от нескольких десятков до сотен миллионов представителей. Как классифицируется все это многообразие? Теорию биологической классификации создал шведский ученый Карл Линней. Он предлагал делить весь живой мир на животных и растения, положив в основу комплекс признаков, главный из которых — способ питания. Растения, а также цианобионты создают первичную биологическую материю из неорганических веществ путем фотосинтеза. Животные потребляют уже готовые органические соединения. Растительный способ питания называется автотрофный, животный — гетеротрофный. Ученые-генетики делят все многообразие живых организмов на эукариот (Eucariota), т. е. ядерных, прокариот (Procariota), т. е. безядерных и вира (Vira), не имеющих клеточного строения. К первым относятся большинство высокоорганизованных животных и растений, включая человека. Ко вторым — бактерии и цианобактерии (сине-зеленые водоросли согласно некоторым системам номенклатуры). К третьим — вирусы и близкие к ним существа — фаги, риккетсии, прионы. Современные экологи сохраняют представления Линнея, считая справедливым деление органического мира на животных и растений. Однако, при этом остается непонятным, куда отнести грибы, которые по образу жизни ближе к растениям, по характеру питания — к животным. Некоторые выделяют их в самостоятельное царство.

Еще одна самостоятельная группа организмов, условно выделяемая экологами — микроорганизмы. Сюда относятся мельчайшие животные, растения, бактерии, грибы, вирусы. С точки зрения генетики объединение столь различающихся организмов в одно царство только на том основании, что они имеют малые размеры, некорректно, но близость их экологических ниш все же заставляет сохранить в экологической классификации царство микроорганизмов.

Основу биологического разнообразия обычно составляет небольшое число видов. По степени распространенности виды делятся на три категории: доминирующие, редкие и скрытые. Доминирующие являются определяющими для строения и функционирования экологической системы. Редкие играют дополнительную, вспомогательную роль в экологических процессах. Особой интерес представляют скрытые виды. К ним относятся все те, которые объективно существуют, но не могут быть устойчиво зарегистрированы методами полевой экологии. Иначе говоря, их популяции по размерам меньше разрешающей способности методов экологического наблю-

дения, хотя численность позволяет им устойчиво воспроизводиться длительное время. Актуального значения в системе экологических отношений биоценозов они почти не имеют, но их потенциальное экологическое значение очень велико. Если какой-либо из доминирующих видов резко сократил свою численность в силу изменения экологической обстановки в неблагоприятную для этого вида сторону, то есть большая вероятность, что среди множества скрытых видов найдется такой, который окажется преадаптированным к изменившимся условиям среды. Он немедленно займет освободившееся место. Увеличение численности вида при этом может произойти очень быстро, т. к. любой вид может размножаться со скоростью геометрической прогрессии. Скрытых видов очень много, намного больше чем редких и доминирующих.

Много лет в науке обсуждается вопрос о загадочных, исключительно редких видах, которые, вроде бы наблюдаются, однако никак не могут быть четко зафиксированны и пойманы: снежный человек, лох-несское чудовище, чудовище озера Таймыр, Тасманийский сумчатый волк и т. д. Вполне возможно, что по крайней мере за некоторыми из этих сообщений лежат вполне достоверные факты наблюдений представителей скрытых видов, которые составляют один из важнейших предохранителей биосферы, защищающих ее от разрушения.

Экологическая ниша

Место вида в экосистеме и его образ жизни определяют его экологическую нишу. Экологическая ниша — одно из самых фундаментальных понятий экологии. Это — своего рода «профессия» и образ жизни вида. Как показал выдающийся советский эколог, один из основателей мировой экологии Георгий Францевич Гаузе, в одной экологической нише может существовать только один вид. Этот закон носит его имя и рассматривается некоторыми учеными даже не как закон, а как аксиома. Математически она была обоснована в 20-гг. нашего века итальянским математиком В. Вольтерра. Однако на самом деле возможны некоторые отклонения от закона Гаузе. Дело в том, что этот ученый работал с лабораторными культурами инфузорий, а лабораторные условия сильно отличаются от природных. Еще дальше от истинных условий природы математические модели, которые исследовал Вольтерра.

Неоднородность организмов по экологическим потребностям, отсутствие в природе абсолютно жестких границ экологических ниш позволяет разным видам какое-то время сосуществовать. Во время этого сосуществования микроэволюционный процесс максимально увеличивает даже самые ничтожные различия в экологических потребностях видов. Но в целом закон Гаузе, безусловно, справедлив.

Для одних организмов экологической нишей является поверхность Земли, для других — водная среда, для третьих — почва, для четвертых — паразитов — экологической нишей является другой организм.

Если в результате каких-то экологических изменений вид сокращается в численности или вымирает, оставляя свою экологическую нишу свободной, она немедленно занимает другой вид. Важнейшее положение экологии, вскрытое Вернадским состоит в том, что в природе не бывает свободных экологических ниш. Если в данном месте есть хоть какая-то возможность для выживания животного или растения, эта возможность обязательная осуществляется. Таким образом, природа залечивает любые раны, нанесенные ей неживыми воздействиями или бесхозяйственной деятельностью человека. Именно поэтому хотя на Земле постоянно происходят локальные экологические катастрофы, глобальный экологический кризис в обозримом будущем невозможен. Муслирование темы его возможного приближения средствами массовой информации, а порой и научной литературой — всего лишь спекуляция, преследующая политические цели. Однако локальные экологические кризисы, вызывающие разрушение биоценозов, снижение видового разнообразия и биологической массы в ограниченном районе Земного шара вполне возможны, и с определенной периодичностью они происходят в результате как глобальных абиотических причин — извержение вулканов, падение астероидов, так и антропогенных — выбросов больших масс нефтепродуктов и т. д.

Пирамида биомасс

Экологические системы функционируют по определенным законам. Один из самых фундаментальных — закон экологической или трофической пирамиды. Экологическая пирамида строится на основе соотношения биомасс каждого трофического (пищевого)

уровня. Объем каждого уровня трофической пирамиды соответствует массе органического вещества (рис. 2).



Рис. 2. Пирамида биомасс.

Поскольку организмы каждого предыдущего уровня строят свое органическое вещество за счет предшествующего уровня, размеры уровней при переходе на каждый новый этаж уменьшаются. Обычно уменьшение при переходе на новый уровень бывает десятикратным, иногда — стократным. Эти закономерности образования органической массы называются правилом пирамиды.

В основе экологической пирамиды лежат растения, которые при помощи фотосинтеза производят первичную биологическую массу. Растения составляют около 99% массы всей биосферы (см. раздел 1.2). Все процессы, происходящие в биосфере, так или иначе используются органическую массу, возникающую при фотосинтезе, поэтому фотосинтез можно назвать самым важным процессом, происходящим в природе с точки зрения экологии. В результате фотосинтеза на Земле синтезируется около 100 млрд т органических веществ в год. Это вещество включается в биотический цикл, потребляется животными, микроорганизмами. Суммарно в год они разрушают в 10 раз больше органической массы, чем весят сами. Весь кислород атмосферы проходит через живые организмы примерно за 2000 лет. Вся вода, находящаяся на Земле, разлагается и восстанавливается в биотическом круговороте за 2 млн лет. Таким образом, за время существования жизни на Земле, все эти низкомолекулярные неорганические вещества прошли через живое вещество планеты много тысяч раз.

Биологический круговорот — одна из самых существенных форм организации жизни в планетарном масштабе. В качестве звеньев этого круговорота выступают особи всех видов организмов, населяющих Землю.

Понятие «жизнь» относится не только к отдельным организмам, но и ко всей совокупности организмов, обитающих на планете и связанных определенными энергетическими, вещественными и информационными связями.

Материальное вещество биосферы распределено по поверхности Земли неравномерно. Оно образует относительно самостоятельные природные комплексы, называемые экологическими системами или биоценозами. Биосфера представляет собой иерархическое единство, включающее следующие уровни организации живого: особь, популяция, биоценоз.

Растительных животных на два порядка меньше по массе, чем растений. Хищников всегда по крайней мере в 10 раз меньше, чем травоядных. Паразиты, которые питаются за счет других организмов находятся на верху трофической пирамиды, составляя ничтожную часть все биологической массы.

Человек, с точки зрения экологии, относится ко всеядным организмам. Ему в пищу годятся почти все животные и растения и только местные традиции ограничивают что можно и что нельзя есть. Всеядность позволила нашим диким предкам завоевать весь земной шар. В силу этих экологических закономерностей голод человечеству в ближайшее время не грозит. Он может быть вызван только чисто социальными причинами.

Циклические процессы в живой природе

Важнейший абиотический фактор, физическая природа которого до сих пор не ясна — время. Биосфера постоянно находится в его потоке. Природе свойственны колебательные, или циклические процессы. Их изучает раздел экологии, называемый биоритмологией. Бывают ритмы суточные, или циркадные, годовые, многолетние. Подчас циклические процессы, вызванные космическими и глобальными факторами, больше влияют на природу, чем человек. Их понимание требует охвата периода большего, чем один цикл повторяющегося процесса.

Нигде единство природы и универсальность ее законов не проявляются так ярко, как в колебательных, или волновых процессах. Они затрагивают самые разные стороны жизнедеятельности живых систем всех уровней организации и подчас имеют сходное математическое описание.

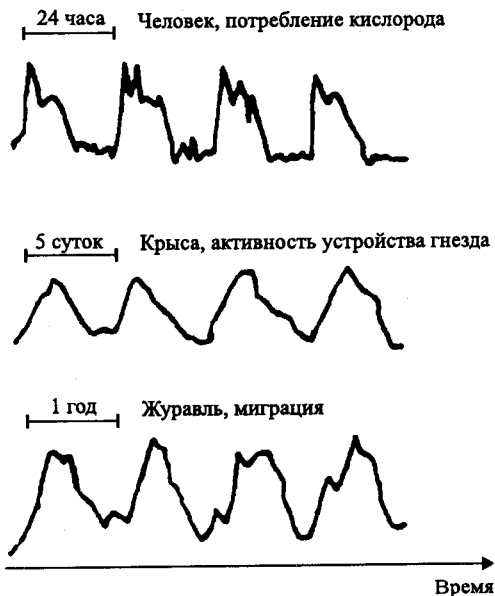


Рис. 3. Некоторые периодические процессы в природе.

Суточные ритмы в основном определяются скоростью вращения Земли, что зрительно воспринимается, как движение Солнца по небосводу. Годовые ритмы определяются фотопериодом, т. е. регулярно, из года в год повторяющимся изменением длины светового дня. Как показал великий русский ученый Александр Леонидович Чижевский — основатель такого важного раздела экологии как гелиобиология — солнечная активность из года в год меняется, и это серьезно влияет на все живые организмы на Земле. Вспышки размножения многих насекомых, микроорганизмов, растений точно совпадают со вспышками солнечной активности. Влияют эти вспышки и на социальные процессы. Войны и революции обычно приходятся на периоды повышенной солнечной активности. Как показал другой великий русский ученый — Николай Дмитриевич Кондратьев, циклические процессы в равной степени свойственны неживой, живой и социальной сфере.

Циклические процессы могут вызываться системными взаимоотношениями между хищниками и их жертвами, паразитами и их хозяевами и т. д. Графически динамика размножения организмов

в таких колебательных системах описывается синусоидой, хотя в ряде случаев она бывает не совсем правильной. На рис. 3 представлены примеры некоторых циклических процессов, происходящих в живой природе.

Ноосфера

Биосфера на определенной стадии своего развития преобразуется в сферу разума — ноосферу. Впервые этот термин предложил в начале XX в. французский ученый Ле Руа, его использовал другой француз — философ Тейяр де Шарден, но в полной мере значение этого понятия для описания будущего развития Земли осознал Владимир Иванович Вернадский. Ноосфера — высшая стадия развития биосферы, связанная с возникновением и становлением в ней разумного, цивилизованного человечества, когда его деятельность является главным фактором развития биосферы. Ноосфера — писал Вернадский — есть новое геологическое явление на нашей планете. В ней впервые человек становится крупной геологической силой. Он может и должен перестраивать своим трудом и мыслью область своей жизни, перестраивать коренным образом по сравнению с тем, что было раньше».

В полной мере до стадии ноосферы мы еще не дошли, потому что сейчас абиотические и биотические факторы сильнее влияют на природу, чем факторы социальные. Мы еще не можем управлять самыми значимыми процессами, происходящими в биосфере.

Согласно теории Вернадского, эффект жизни имеет интегральную характеристику — биогенную миграцию химических элементов биосферы. Миграцией химических элементов Вернадский называл всякое перемещение химических элементов, чем бы оно ни было вызвано. Миграция в биосфере происходит и под влиянием абиотических факторов — при извержении вулканов, испарении воды, движении рек и т. д. Собственно же биогенная миграция производится силами жизни, и взятая в целом, является одной из самых значительных характеристик биосферы. Вернадский выделял четыре формы биогенной миграции.

Во-первых, это перемещение атомов и молекул, которые, попадают из внешней среды в организм и наоборот, в процессе дыхания, метаболизма, размножения и т. д.

Во-вторых, это перемещение атомов в самом организме, свя-

занное с интенсивностью осуществляемых организмами движений. Чем быстрее животное движется, тем значительнее выражена вторая форма биогенной миграции.

В-третьих, это миграция атомов, связанная с образом жизни животных. Это перемещение земли роющими животными, строительство домов бобрами, термитами и проч. Исключительного развития эта форма биогенной миграции химических элементов достигла с развитием цивилизации. Этим путем создаются новые, небывалые раньше на планете тела, такие как свободные металлы, дома, корабли, самолеты. Эта третья форма биогенной миграции не связана с массой животного вещества. Она связана с работой мысли.

В-четвертых, к биогенной миграции следует причислить те перемещения атомов, которые косвенным образом связаны с живым веществом. Они являются следствием процессов, запущенных теми новыми веществами, которые были созданы и внедрены в биосферу сознательной деятельностью людей. Это — косвенный результат третьей формы биогенной миграции. Не всегда можно провести четкую границу между третьей и четвертой формами биогенной миграции. Однако сама по себе мысль Вернадского о том, что следует разграничивать прямое и косвенное воздействие на природу, животных и человека, очень конструктивна.

Мечтают ли молодожены о многочисленном потомстве, космонавт — о достижении иных миров, политик — о неограниченной власти, коммерсант — о богатстве, артист — о всемирной славе, — во всем проявляется фундаментальный закон биосферы, согласно которому биогенная миграция стремится к своему наибольшему проявлению.

1.2. Экология водных организмов

Природные воды — водный раствор минеральных солей, органических соединений, газов и механических примесей, в котором обитают организмы и находятся опускающиеся на дно их разлагающиеся остатки. Вода как среда обитания имеет такие специфические признаки, как большая плотность, хорошая растворимость электролитов, сильные перепады давления, относительно малое содержание кислорода, интенсивное поглощение солнечной радиации и др. Ведущее экологическое влияние на водные организмы, или *гидро-*

бионты, оказывают следующие физико-химические факторы: свойства воды, растворенные и взвешенные в воде вещества, температура, свет. По сравнению с другими жидкостями вода имеет сравнительно небольшую вязкость, что обуславливает ее подвижность и способствует плаванию гидробионтов. Вода обладает относительно высоким коэффициентом поверхностного натяжения, что обуславливает появление пленки поверхностного натяжения на границе раздела с атмосферой. Водная среда обитания как система представлена такими взаимодействующими подсистемами, как приводный слой атмосферы, поверхность раздела вода-воздух, собственно водная толща, поверхность раздела вода-грунт и толща осадка. Обитатели, передвигающиеся по поверхностной пленке, отнесены к экологической группировке — *нейстон*, частично погруженные плавающие организмы — *плейстон*. Пассивно опускающиеся остатки организмов называются *детритом*, минеральные частицы — *триптон*. Вместе эти экологические группы называются также *сестон*. Все неактивные, пассивные, «парящие» в толще воды организмы составляют *планктон*, активно плавающие — *нектон*. Придонный слой и поверхность раздела вода — грунт, а также процессы взаимодействия морской воды со взвешенным или осевшим на дно твердым веществом, практически, определяют условия обитания придонных форм — *бентоса*. Представители, обитающие на поверхности грунта, относятся к *эпифауне*, живущие в толще осадка — к *инфауне*. Сообщества растительных и животных организмов, не укореняющихся в грунт и населяющих возвышающиеся над дном листья и неровности рельефа, называются *перифитоном* (табл. 1).

Термические и оптические свойства воды. Вода отличается значительной термостабильностью и высокой теплоемкостью, в результате чего она медленно охлаждается и нагревается при смене времени дня и сезонов. Это приводит к более ограниченным температурным изменениям у гидробионтов и определенной стратификации бассейнов. По сравнению с воздухом вода менее прозрачна и падающий в нее свет быстро поглощается и рассеивается, происходит изменение спектрального состава света, что влияет на условия фотосинтеза и поведение животных. Характеристикой прозрачности служит глубина, на которой становится невидимым белый диск диаметром 30 см (диск Секки). Цвет воды, как и ее прозрачность, зависят от избирательности поглощения проходящих солнечных лучей.

Таблица 1. Этолого-трофическая классификация донных беспозвоночных организмов

По Е. Л. Турпаевой (1953)	По А. И. Савилову (1961)
Глотающие — питаются органическим веществом грунта, захватывая его целиком	Сестонофаги неподвижно-прикрепленные (губки, гидроидные, часть кораллов, мшанки, брахиоподы, большинство морских лилий, часть двустворок (митилиды, устрицы и др.); серпулиды
Собирающие — собирают детрит с поверхности грунта	Сестонофаги подвижные (большинство двустворчатых моллюсков-фильтраторов: карииды, астартиды и др.; некоторые пектинидаы; некоторые морские ежи; амфиподы; полихеты и др.)
Фильтраторы "а" — фильтруют более тонкий придонный слой воды	Собирающие детрит, подвижные и неподвижные (некоторые двустворки: нукулиды, теллиниды; некоторые иглокожие: офиуры, многие полихеты и др.)
Фильтраторы "б" — фильтруют более высокие наддонные слои воды	Заглатывающие грунт, подвижные (некоторые морские ежи, многие полихеты и др.)
Ожидающие — вылавливают пищевые частицы из воды (губки)	Хищники неподвижные (актинии) и подвижные (многие десятиногие ракообразные); полихеты; некоторые гастроподы; натициды; многие морские звезды и др.

Физико-механические свойства грунтов. Наибольшее экологическое значение имеют размеры частиц на дне, плотность их прилегания и взаимодействия, степень смыва течениями, темп аккумуляции и оседания взвешенного материала. По этим признакам выделяют мягкие грунты: глины (пелиты), илы (селиты, алевроиты) и пески (0,01–1,0 мм). Жесткие грунты представлены гравием, галькой, валунами, глыбами. По отношению к грунтам выделяют две экологические группы: стеноэдафические и эвриэдафические формы гидробионтов. Неблагоприятны для донных организмов нестабильные грунты: снос материала токами воды, оседание частиц, взмучивание. По характеру воздействия гидробионтов на грунт выделяют следующие варианты: биоседиментация (трупы, остатки организмов, фекалии) биодислокация (перекапывание, рытье нор, трубок), биостабилизация (склеивание частиц грунта, укрепление корнями, выростами, поселениями колониальных организмов),

пропускание грунта через кишечник (илоеды). Рассматривая биогенные механизмы литогенеза А. В. Лапо (1987) выделяет биоэрозию (участвуют бактерии, грибы, водоросли, корни высших растений, сверлящие организмы); биостабилизацию (участвуют водоросли, корни растений, цианобактерии); непосредственно седиментогенез, где выделяются биоконцентрация, биоседиментация и биостимуляция; в процессе диагенеза фиксируются биотурбация (перемешивание осадка за счет функционирования организмов) и биоцементация.

Растворенные и взвешенные в воде вещества. Морская вода представляет собой универсальный раствор, в состав которого входят почти все известные химические элементы. Наибольшее экологическое значение имеет степень насыщения газами, концентрация ионов минеральных солей, водорода, органических веществ, а также количество взвешенных частиц. Все эти компоненты необходимы для обеспечения жизнедеятельности гидробионтов: дыхание, фотосинтез, величина осмотического давления, построение скелета, трофические возможности и др. Из газов наибольшее значение имеют кислород, углекислый газ, сероводород и метан. Так, обогащение воды кислородом происходит за счет его инвазии (вторжения) из атмосферы и выделения в процессе фотосинтеза, убыль кислорода — в результате эвазии в атмосферу и для обеспечения дыхания гидробионтов. Для водных организмов кислород является лимитирующим фактором среды. По отношению к кислороду выделяют эври- и стенооксидные (эври- и стеноксифионтные) формы, способные жить, соответственно, в широких или узких пределах рассматриваемого фактора. Углекислый газ попадает в воду за счет дыхания гидробионтов, инвазии из атмосферы и выделения из разных химических соединений. Снижение его уровня происходит за счет фотосинтеза. В водной среде существует система подвижного равновесия углекислого газа в воздухе — водной среде — карбонатах воды — карбонатах осадка (и скелетов) и возможности перехода свободной углекислоты из водных растворов в связанную углекислоту карбонатов осадка и обратно. Сероводород образуется биогенным путем в водной среде и для гидробионтов вреден. Его уменьшение происходит за счет окисления абиогенным и биогенным путем. Метан, подобно сероводороду, ядовит для организмов.

Ионы минеральных солей. Соленость. Суммарную концентрацию всех минеральных ионов в воде обозначают как ее соленость.

Выражается в граммах на литр или в промилле (‰). Соленость как глобальный экологический и хронологический фактор является мощным барьером, разделяющим в пространстве типы водных биот. Растворы минеральных ионов наиболее важны для жизнеобеспечения гидробионтов, имеющих различной степени сложности минеральный скелет.

1.3. Экология наземных организмов

Абиотическая часть наземных экосистем состоит из приземного слоя атмосферы, почвы, подпочвенного слоя грунта и грунтовых вод. Абиотические компоненты совместно с популяциями живых организмов (*аэробиионтов*) составляют наземные экосистемы. Тела организмов окружены воздухом (газообразной средой с низкой плотностью, высоким содержанием кислорода и малым количеством водяных паров. Важными составляющими наземной экосистемы является солнечная радиация, скорость ветра, атмосферные осадки, температура. Низкая плотность воздуха обуславливает его малую подъемную силу и слабую опорность. Обитатели воздушной среды обладают собственной опорной системой, поддерживающей тело, и связаны с поверхностью земли через трофические или топические взаимодействия. Особенности малой подъемной силы определяют предельную массу и размеры наземных организмов, которые значительно уступают в этом гидробионтам. Микроорганизмы, споры, пыльца и отдельные животные присутствуют в воздухе или даже активно летают, но размножение их осуществляется на земле. Малая плотность воздуха способствует низкой сопротивляемости передвижению, что способствует приобретению способностей к полету как с помощью мускульных усилий, так и планированием за счет воздушных течений и потоков воздуха. Такие пассивно переносимые потоками воздуха организмы называются *аэропланктоном*. Его состав относительно постоянен. Высокое содержание кислорода в воздухе способствует повышению обмена веществ у аэробиионтов по сравнению с гидробионтами. Кислород не является лимитирующим фактором в наземно-воздушной среде. Углекислый газ необходим для фотосинтеза, хотя в высоких концентрациях он токсичен, а очень низкое его содержание тормозит фотосинтез. Азот для большинства обитателей наземной среды представляет инертный газ, но ряд микроорганизмов обладает способностью связы-

вать его. Лимитирующими факторами могут быть ядовитые газообразные соединения, такие как метан, сернистый газ, угарный газ, сероводород, оксид азота, соединения хлора, фтора, частицы пыли. Дефицит влажности — важная особенность наземно-воздушной среды. Режим влажности на суше разнообразен: имеются суточные, сезонные и другие циклические его изменения, а также географическая дифференциация. Водообеспечение аэриобионтов зависит также от режима выпадения осадков, количества наземной, почвенной и грунтовых вод.

Наземно-воздушная среда характеризуется значительными температурными колебаниями, особенно в приполярных районах, пустынях, где суточные колебания достигают 38° , сезонные — 77° , а годовые — 100° . Наземные организмы более эвритермны, чем гидробионты. При этом существенное влияние на условия обитания оказывают погодные изменения, которые могут быть непериодическими и периодическими (т. е. климат местности). В связи с этим целесообразно отметить, что ряд авторов предлагает выделять климатические воздействия на организмы в качестве важнейших наряду с биотическими, абиотическими и антропогенными (Бродский, 1992; 1999).

Для многих аэриобионтов характер освещенности является одним из способов ориентации, сигналом для тех или иных действий, в том числе и поисков добычи. У возможных жертв возникают приспособительные окраски: защитная, предупреждающая, покровительственная, мимикрия и т. п. Свойства земной поверхности, оказывающие экологические воздействия на аэриобионтов, называются эдафическими факторами.

ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ — ПРЕДМЕТ, ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ, СТРУКТУРА, СМЕЖНЫЕ ДИСЦИПЛИНЫ

2.1. Введение в палеоэкологию

Палеоэкология — составная часть цикла экологических наук. Это наука о «взаимоотношениях между миром организмов геологического прошлого и средой их обитания» (Геккер, 1957). Палеоэкологические исследования могут дать возможность прогноза развития природных условий в биосфере на перспективу по палеогеографическим и палеоклиматическим данным. Этому способствует также изучение процессов исторического развития древних организмов во взаимосвязи с изменениями среды их обитания, т. е. «былых биосфер». Предмет исследования палеоэкологии — условия и образ жизни организмов в минувшие геологические периоды, взаимоотношения между организмами и средой их обитания (абиотическая и биотическая составляющие), изменение организмов в процессе жизни на Земле («Современная палеонтология», 1988), а также палеоэкологические аспекты тафономических изменений в процессах захоронения организмов и их ассоциаций — ценозов.

Задачами палеоэкологических исследований являются:

- выяснение конкретных взаимоотношений между отдельными организмами и форм их биотических отношений;
- изучение границ площадей их распространения (ареалов обитания), густоты поселения (характер популяции);
- исследование направлений взаимоотношений (конкуренция, симбиоз, паразитизм, комменсализм, аменсализм и др.);
- выявление характера изменчивости индивидов (элиминация или расцвет форм) в зависимости от определенных абиотических факторов (соленость, глубина бассейна, характер дна, удаленность от берега, газовый режим и др.)
- изучение процессов формообразования и выявление темпов

видообразования в связи с изменениями среды (анализ стратиграфического распространения, анализ мощностей и др.);

— установление явлений конвергенции и параллелизма, миграции форм и выявление их причин;

— исследование вопросов эволюции палеоценозов и изучение закономерностей в замещении отдельных «викарирующих» во времени таксонов;

— выявление процессов адаптеогенеза для различных таксономических категорий и процессов экогенеза (Давиташвили, 1947; 1948).

2.2. Палеоэкология и биоэкология

По аналогии с биоэкологией, предметом исследования которой является экосистема, операционную единицу палеоэкологии представляет палеобиоценоз (палеоэкосистема). Палеоэкология тесно связана с биоэкологией также системным подходом (определение составных частей палеоэкосистемы и их взаимодействие, установление ее структуры и функции). Однако их методы и приемы во многом не совпадают. Наиболее важное отличие состоит в том, что биоэкология изучает процессы, происходящие в современной биосфере, а палеоэкология — результаты процессов в былых биосферах (метабиосфере). Отличие в методах также весьма существенное. Так, в биоэкологии активно применяются непосредственные полевые наблюдения экосистемы (эколого-географические, популяционно-биоценотические и др.), экспериментальные (полевые и лабораторные) методы и моделирование с применением возможностей биологической интуиции исследователя и учетом основ естественной истории (уровня развитости экосистем). В палеоэкологии имеется своя специфика изучаемых объектов: окаменелостей (фоссилий), геологических разрезов, следов жизнедеятельности древних организмов (табл. 2). Анализ системы: древние организмы — среда возможен лишь после реконструкции палеоэкосистемы. Подобные реконструкции могут быть лишь в разной степени приближены к реальным экосистемам прошлого, так как отдельные элементы и даже блоки экосистем нередко вообще не сохраняются в ископаемом состоянии (строение мягкого тела, звенья трофической цепи). По современным данным даже наиболее полно представленные в метабиосфере морские палеоэко-

Таблица 2. Направления палеонтологии, изучающие ископаемые организмы от момента рождения, или выхода из яйца и до обнаружения их ископаемых остатков

Этапы формирования ископаемого	Ветви палеонтологии	
Обнаружении фоссилии	Полевые исследования	
Фоссилизация	Исследование диагенеза	Тафономия
Окончательное захоронение		Биостратомия
Гибель (отдельных особей и групп) Развитие (онтогенез) Рождение	Палеоэкология	{ Палеосинэкология Палеоаутэкология Актюпалеонтология

системы сохраняют около третьей части таксономического состава былой биоты, а косная составляющая этих экосистем не всегда позволяет судить как о количественных, так и о таких качественных факторах среды, как температура, соленость, рН, гидродинамика, газовый режим и др.

Применение моделирования и математического анализа палеосистем в настоящее время сдерживается из-за отсутствия общепринятого метода количественно учета окаменелостей. Палеоэкология, как и биоэкология, требует комплексного подхода к изучаемому объекту (палеоэкосистеме). Это приводит к необходимости тесного контакта с биологическими и геологическими науками: данные о таксономическом составе палеобиоты поступают от палеонтологов и палеоботаников, об абиотических факторах — от литологов (палеоседиментологов), минералогов, геохимиков, биогеохимиков.

2.3. Палеоэкология и систематика

Палеоэкологические исследования могут быть полезны для систематики: интерпретация морфологических признаков как адаптивных структур в палеоэкосистеме, оценка их эволюционной значимости и определения их таксономического ранга.

2.4. Палеоэкология и геология

«Палеонтологические и литологические исследования должны идти рука об руку» (Геккер, 1957). Неоэколог имеет непосредственные данные о среде обитания, реально существующие. Палеоэколог имеет лишь косвенные данные о среде, исследуя горную породу. Поэтому целесообразно проводить комплексные палеоэколого-литологические исследования, для успешного проведения которых необходимы следующие условия:

— хорошая обнаженность для уверенности в правильной корреляции отдельных местонахождений и возможности проведения многочисленных полевых наблюдений и получения богатых фаунистических сборов;

— хорошая сохранность фоссилий, легкость их извлечения, отсутствие вторичных изменений;

— сравнительно небольшая мощность изучаемых толщ для возможности контроля соотношения и чередования толщ и пачек;

— существенная горизонтальная протяженность толщи, позволяющая проследивать фациальные переходы внутри стратиграфических единиц по слоям;

— незначительные тектонические нарушения или их отсутствие, надежный контроль фациальных переходов, возможность более надежной корреляции.

Наиболее благоприятны для палеоэкологических исследований толщи, состоящие из переслаивания пачек разного литологического состава с характерными комплексами фоссилий; они отражают различные условия осадконакопления, дают больше сопоставительных данных для суждения об условиях и образе жизни древних организмов.

Наиболее плодотворными являются исследования целых палеобассейнов или их крупных частей на значительных отрезках геологического времени. Такие широко поставленные исследования позволяют использовать палеоэкологические данные при восстановлении условий осадконакопления в палеогеографии, стратиграфии, тектонике, систематике. Многоаспектное приложение палеоэкологических данных основано на имманентной особенности организмов и сообществ — фиксировать в морфологии и структуре любые изменения среды обитания.

Палеоэкологические данные используются при расшифровке

условий осадконакопления и образования месторождений полезных ископаемых. Окаменелости служат индикаторами среды осадконакопления, они могут быть использованы при расшифровке генезиса осадочных пород и полезных ископаемых осадочного происхождения в случаях, если:

— полезные ископаемые являются скоплениями остатков организмов (торф, каменный уголь, горючие сланцы), скелетных остатков (писчий мел, органогенный известняк, ракушняки, мрамор, яшма, оболочковые песчаники);

— раковины организмов являются только отдельными компонентами породы (оолитовые железные руды Керчи); ряд полезных ископаемых (нефть, газ и др.) контролируется в своем размещении органогенными постройками;

— окаменелости могут дать сведения при оценке выдержанности в пространстве геологических тел — коллекторов углеводородов;

— фоссилии представляют данные для обсуждения генезиса любых полезных ископаемых, связанных с осадочными породами, в особенности нефти, урановых месторождений.

2.5. Палеоэкология и палеогеография

Данные палеоэкологических исследований могут привлекаться для решения конкретных задач палеогеографии. Они могут объяснять особенности распространения организмов в конкретном интервале геологического времени. Морские беспозвоночные являются надежными индикаторами береговой линии (нарастание на скальный берег, фации типа «твердое дно» и др.). Рыхлые прибрежные мелководные осадки характеризуются простыми, обычно вертикальными, следами жизнедеятельности, сменяющимися по мере углубления более сложными горизонтальными ходами и далее — сильно меандрирующими и спиральными ходами (фациальные спектры следов жизнедеятельности). В случае отсутствия прямых индикаторов береговой линии выявляются закономерности в расселении организмов в пределах палеобассейна — экологические группировки по топическим, трофическим и другим признакам.

Для изучения морских фаций широкое распространение получили классификации беспозвоночных по трофическим особенностям (типу и уровню питания), этологии (особенностям поведения

на дне), отношению к грунту, гидродинамическому и солевому режиму, глубине, особенностям размеров скелетных остатков. При этом используется «эффект палеоберега». Распространение жизненных форм в палеобассейне контролируется близостью суши. Группировки жизненных форм располагаются субпараллельно берегу: в мелководье в зоне активной гидродинамики преобладают сессильные фильтраторы высокого трофического уровня; в менее подвижной зоне и на мягких песчаных грунтах — вагильные фильтраторы низкого уровня и, реже, собиратели, детритофаги; в самых глубоководных частях палеобассейна — глотальщики, илоеды. В этих условиях выявлена следующая закономерность: зона с преобладанием фильтраторов устанавливается вблизи суши, детритофаги преобладают вдали от суши. Подобная закономерность характерна для донных сообществ от ордовика до современных бассейнов. Особенности топологии экологических группировок представляют данные о рельефе дна палеобассейна. Чем круче профиль дна, тем четче границы между трофическими зонами и уже зоны экотонів.

2.6. Палеоэкология и биостратонмия

Отсутствуют прямые индикаторы глубин палеобассейнов, возможны лишь батиметрические реконструкции придонной гидродинамики по результатам тафономического анализа. Местонахождение выпукло — вогнутых раковин типа «ракушечная мостовая», или «роза» всегда свидетельствует об очень подвижной среде в непосредственной близости от берега. Положение древней береговой линии устанавливается также путем массовых замеров удлиненных раковин (местонахождение типа «ракушечная гать»). Вдольбереговые течения ориентируют длинные оси раковин тентакулитов, прямые длинные ортоконы и ростры головоногих моллюсков, раковины скафопод, стебли криноидей, иглы морских ежей, рабдосомы граптолитов, скелеты одиночных ругоз параллельно берегу.

Прижизненно захороненные олигоценые устрицы, как и современные формы, ориентированы плоскостью сочленения створок по направлению приливно — отливных течений. Биота древних экосистем чутко реагирует на изменение солености, что может свидетельствовать как об изменении климатических условий, так и о

вариациях степени изолированности локального палеобассейна от древнего океана.

Большинством исследователей признается, что субширотное (поясное) распределение определенных таксонов от ордовика до современности обязано климатической зональности. Особенности дифференциации фоссилий в мезозое и кайнозое связывают как с температурным барьером, так и с барьерами, приуроченными к океаническим глубинам, возникшим в результате распада Лавразии и Гондваны, т. е. как проявление глобальной тектоники плит. Чередование явлений глобальной нивелировки морской биоты (космополитизм), ее дифференциация и рост эндемизма (провинциализма) удовлетворительно объясняется колебаниями уровня мирового океана (Walliser et al., 1996). Наличие палеотечений и последствия апвеллингов подтверждаются закономерным распространением остатков некоторых стенотермных групп древних организмов, трансирюющих пути перемещения водных масс в древнем океане.

Палеоэкологические данные имеют существенное значение и при региональных палеобиогеографических реконструкциях, так как различие в составе биот двух палеобассейнов (одновозрастных) свидетельствует об их изоляции, и наоборот. Для многих групп организмов изучены процессы периодичности роста скелетов (строматолиты, кораллы, двустворки, цефалоподы). Полученные материалы, сопоставленные с данными абсолютного летоисчисления, свидетельствуют об укорочении земного года от кембрия до наших дней на 2 с за каждые 100 тыс. лет, что согласуется с гипотезой о постепенном уменьшении скорости вращения Земли.

2.7. Палеоэкология и стратиграфия

В стратиграфии иногда почти невозможно обойтись без палеоэкологических данных. Это происходит в тех случаях, когда возможности дальнейшей детализации только стратиграфическим методом исчерпаны, или когда эволюционная судьба параллельно существовавших биот резко отличается, так что поиски биостратиграфической общности в подобных случаях безуспешны без учета развития палеоэкосистем. Весь круг стратиграфических вопросов, связанных с корреляцией событий не на эволюционной (филогенетической) основе, объединен понятием «экостратиграфия». Основы этого метода составляют положения, выдвинутые Р. Ф. Геккером.

Послойная корреляция близко расположенных разрезов наиболее эффективна по биостратономическим критериям. В ультрастратиграфии мелководных отложений имеют значение типы местонахождений фоссилей, закономерности сочетания видов в пределах слоя. В глубоководных отложениях самыми важными являются количественные характеристики видов (частота встречаемости), появление редких и экзотических таксонов. Сопоставление разнофациальных отложений (корреляция в крест простирающихся фациальных поясов) возможно по выявленным закономерностям в смене сообществ на площади и в разрезе: экологические «гаммы» и «палеосукцессии». Ряд авторов (Геккер, 1957; Кальо, 1982; Буко, 1990) указывают на возможности обособления или дробления геологических тел на основании выявленного сходства или различия смежных по времени древних сообществ.

2.8. Смежные дисциплины, структура палеоэкологии

Современные представления о структуре и смежных дисциплинах палеоэкологии формируются исходя из разработок в области общей экологии и биоэкологии с учетом особенностей предмета исследований — окаменелостей, специфики метабиосферы («былых биосфер»), как возможной среды и результатов функционирования древних биот. При этом учитываются особенности связей палеоэкологии с геологическими и биологическими науками. Составными частями палеоэкологии являются: палеоаутэкология, палеосинэкология, глобальная экология. Как смежные дисциплины, являющиеся в то же время специальными направлениями палеоэкологических исследований, выделяются: актуопалеонтология, тафономия, биостратономия, палеоихнология, танатология, тератология, хорология, палеофизиология, литофациальный анализ, экогения.

Палеоаутэкология — экология отдельных видов древних организмов. Включает два направления: экологию отдельных фоссилей и экологию палеопопуляций.

Палеосинэкология — экология ископаемых сообществ («ценозов»). Восстановление палеоэкосистем является очень трудной задачей, так как многие элементы и целые блоки этих экосистем не доходят до исследователя.

Глобальная палеоэкология — составная часть глобальной эколо-

гии, или биосферологии, изучающая метабиосферу (или бывшие биосферы), ее крупные перестройки, события и экологические кризисы. Исследуется роль живого вещества в биосфере, возникновение и главные этапы развития биот во времени.

Актуопалеонтология — привлечение ныне наблюдаемых природных явлений для интерполяции геологических процессов; применяется способ поиска аналогий. Направление выделено Р. Рихтером в 1928 г., более детально возможности актуопалеонтологии раскрыты С. В. Максимовой (1984).

Тафономия — учение о захоронении остатков организмов, закономерностях перехода органических остатков из биосферы в литосферу (метабиосферу) в результате воздействия совокупности геологических и биологических процессов, является переходной наукой между биологией и геологией. Тафономию можно считать синонимом учения о фоссиллизации. В состав тафономии включаются биостратомия и актуопалеонтология как методы изучения (подробнее см. в разделе «Тафономические методы в палеоэкологии»).

Биостратомия — учение о распределении разных групп организмов в слоях и пачках горных пород. Некоторые исследователи считают биостратомию одним из разделов тафономии. Изучается статистика фоссиллий, их ориентировка, взаиморасположение, соотношение с кровлей и подошвой пласта и текстурными элементами. В последние годы активно применяются методы математической статистики, графические обобщения в виде гистограмм, диаграмм, циклограмм.

Танатология — изучает причины гибели как отдельных особей, так и массового вымирания организмов. Выводы используются для расшифровки условий жизни древних организмов, выявления лимитирующих факторов, а также для изучения возможных биотических факторов среды.

Палеопатология — исследует палеопатологические явления: травмы, следы нападения хищников, нарушения цикличности роста и др. *Хорология* — учение о местообитаниях организмов и их классификации.

Тератология — наука об уродствах; выясняются причины этих явлений, представляются сведения о среде обитания.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В ПАЛЕОЭКОЛОГИИ

3.1. Морфофункциональный метод

Один из наиболее общепринятых методов в палеоэкологии — морфофункциональный. На основании исследования формы скелета древнего организма, его слепка (ядра) или следов дается заключение об образе жизни и, при возможности, среде обитания организма, представленного фоссильей. Выводы основываются на предположении об адаптивном значении имеющих структур или скелета. Однако необходимо помнить о возможных ограничениях реализации спектра эволюционных возможностей.

Ряд жизненных форм повторяется в связи с известными морфологическими ограничениями, что проявляется в конвергенции. Детальный морфофункциональный анализ — основа палеоэкологических выводов (таблица 3). Наиболее надежен этот метод для групп, имеющих современных потомков. Конвергенция вызывается сходным образом жизни. Такие явления наиболее часты у беспозвоночных, что, вероятно, связано с морфологическими ограничениями у отмеченных животных.

Использование немногочисленных адаптивных морфологических структур вызывает появление сходных признаков. В качестве примера можно привести ряд кубкообразных форм у прирастающих организмов: губки, археоциаты, ругозы, усонogie раки, двустворчатые моллюски, брахиоподы или свободно лежащие морские беспозвоночные с двумя створками: бивальвии (грифеиды, пектениды) и брахиоподы (продуктиды). Наблюдается многофункциональное назначение некоторых структур. Контроль подобных явлений возможен при условии корреляции признаков. Так глубокий синус двустворок коррелятивно связан с удлинением задней части раковины, широкий краевой сифон с внутрисифонными отложе-

ниями у наутилоидных цефалопод — с дорсовентральным сжатием раковины, наличие ушквидных выростов и сужения раковины в устьевой части у свернутых наутилоидей и аммоноидей — с гипостомным положением устья. Периодичность, неравномерность роста животного отражается на раковинах некоторых беспозвоночных (у моллюсков, брахиопод, остракод) линиями роста. Причинами данного явления являются временные циклы различного порядка и природы: суточные, месячные, лунные, сезонные. Дополнительные данные могут дать исследования микро- и ультраструктуры раковины.

Возможно восстановление функций животного по форме оставленного им следа. Известно, что разные животные могут оставлять одинаковые следы. В то же время одно и то же животное может иметь разные следы в зависимости от поведения и характера воздействий. Надежность сопоставлений возможна лишь при наличии останков животного — хозяина, следов в тех же слоях или аналогов подобных соответствий у ныне живущих форм. Примерами таких находок являются описания норок с остатками десятиногих раков на литорали палеогенового моря в Ферганской долине Южного Тянь-Шаня. По отпечаткам конечностей трилобитов были сделаны заключения о строении конечностей и их функциях.

3.2. Актуалистический метод

Введен Р. Рихтером в 1928 г. в качестве особого направления в палеонтологии, которое названо им актуопалеонтологией. Указанный метод является проявлением широко распространенного в геологии принципа актуализма, основанного на признании единства и постоянства законов природы. Применительно к палеоэкологии актуалистический метод состоит в использовании сведений об образе жизни и условиях обитания ныне живущих организмов и характеристик биоценозов для обоснования выводов об образе жизни и условиях существования родственных организмов и палеоценозов «былых биосфер».

Основой для актуалистического подхода является признание единых законов и правил, управляющих развитием биоты за время ее существования. Действие экологических правил определяется фундаментальными законами биологической эволюции: изменчивостью, наследственностью и отбором. Вид всегда занимал стро-

го определенное место в экосистеме (закон лимитирующих факторов, и др.). Экосистемы в геологическом прошлом характеризовались структурированностью, открытостью для потока энергии (и вещества), биотическим круговоротом вещества, давлением отбора и гомеостазом. Одним из постоянно действующих биотических факторов отбора является конкурентное взаимоисключение из состава сообществ экологически близких видов (правило Гаузе). Общими являются и законы организации систем на популяционном уровне.

Вместе с тем имеются определенные трудности в применении актуалистического метода в палеоэкологических исследованиях. Рассмотрим их. Так, многочисленные абиотические факторы по-разному комбинируются в водоемах и даже в различных их частях. Батиметрическое положение не является показателем всей обстановки. Каждый фактор действует самостоятельно. Взаимодействие многих независимых элементов среды (и факторов) создает многообразие условий обитания, к которым должны приспособиться организмы и которые не укладываются в обобщенные схемы. Данный недостаток устраним в случае применения моделирования и математических методов, по аналогии с методами, используемыми в современной экологии.

По лимитирующим факторам, приближающимся к границам выносливости вида (экологическая валентность), восстанавливаются только указанные факторы, но не вся среда обитания со всеми ее особенностями. Этот вывод соотносим как для современных, так и для древних фаун.

По выявленным структурам древних сообществ можно наметить биофациальную зональность с некоторыми допущениями, в разной степени отклоняющимися от реальной, но выяснение причин отклонения требует дополнительных литологических, геохимических и общегеологических данных. Используемый некоторыми авторами способ интерпретации генезиса древних осадков и характера фаунистических комплексов при помощи выявления современных аналогов (метод суммарной параллелизации) методически является неправильным. При его использовании по признаку сходства изученного палеоценоза и биоценоза на древний бассейн целиком переносится обстановка современного водоема.

Актуалистические сведения по современным организмам могут иметь двойственный характер. С одной стороны это источники сведений о существовании в современной биосфере процессов, пока-

зывающих принципиальную возможность или невозможность тех или иных явлений. Современный материал (фауна и точные параметры среды обитания) помогает выяснить истинный характер связи организмов со средой в экосистеме. При этом контролирующая или лимитирующая роль во взаимоотношениях организмов со средой обитания принадлежит факторам, приближающимся к границе выносливости вида (крайним характеристикам экологической валентности и экологического спектра). Вместе с тем не существует единой универсальной схемы, объясняющей распространение бентосных гидробионтов. Не является таким универсальным ключом и батиметрическая зональность, которую часто принимают за решающую причину изменения одновозрастных фаунистических комплексов. По фауне можно реконструировать только лимитирующие факторы и то лишь с привлечением литологических, общегеологических и геохимических исследований. Значение палеоэкологических данных, таких как разнообразие и преобладание каких-либо таксонов, размеры раковин, способ прикрепления, обрастания, признаки онтогенетических изменений важны в том отношении, что организмы более чутко, чем осадки, реагируют на особенности изменения внешней среды. Это чуткий индикатор специфики конкретных седиментационно-палеогеографических обстановок.

Однако нецелесообразно принимать по результатам исследования ископаемой фауны цифровые характеристики факторов палеосреды (соленость, температура, глубина, удаленность от берега, приуроченность к типу осадка и др.) только на основании аналогии с современными бассейнами. В большей степени это касается палеозойских экосистем, где жизнь и тектоно-седиментационные процессы существенно эволюционировали в течение сотен миллионов лет и, как правило, доминировали представители полностью вымерших классов и отрядов (археоциаты, ругозы, табуляты, граптолиты, эндоцератоидеи, актиноцератоидеи, некоторые отряды брахиопод, мшанок). Известно, что у многих таксонов происходило изменение адаптационных свойств, что приводило к смене области обитания (брахиоподы и бивальвии). В настоящее время мелководные бассейны прерывисто-локальны, нет эпиконтинентальных морей со значительной карбонатной седиментацией, нет обширных бассейнов угленакопления, подобных позднепалеозойским. Вышеизложенное позволяет выделить следующее ограничение применимости актуалистических данных для палеоэкологии: чем древнее организм,

тем менее определено суждение о его экологии по аналогии с родственными современными организмами вследствие экологической лабильности биоты. В течение геологического времени существенно изменялись как абиотическая, так и биотическая составляющие экосистем.

3.3. Количественные методы

Количественные методы используются для характеристики биотических взаимоотношений в сообществах: разнообразия, плотности, изменчивости палеопопуляций. Необходимо отметить, что использование экосистемной концепции современной экологии в палеоэкологии существенно затрудняется в связи с отсутствием единообразия в применении методов количества учета фоссилий. Применяемые методы часто субъективны и громоздки. Все они характеризуются отчетливо различающимися стратегиями и предполагают различные допущения, а потому могут давать неодинаковые результаты, в связи с чем требуют критического сопоставления, как это справедливо фиксируется в работах Л. Эдвардса.

Для обработки какого-либо массива данных в количественной биостратиграфии часто используется метод непространственных графов. Однако конкретный вариант применяемых количественных методов предлагается определять в соответствии с принимаемыми экостратиграфическими концепциями. Среди них выделяются: концепция соответствия, концепция события, морфологическая и экологическая концепции. Так, используя морфологическую концепцию, что наиболее характерно для палеоаутэкологических работ, Л. Эдвардс в 1985 г. проанализировал с помощью многомерных факторов морфологические изменения изучаемой совокупности фоссилий. Наиболее простым является статистический метод, позволяющий охарактеризовать изменчивость особей в палеопопуляции путем построения гистограмм и диаграмм, показывающих встречаемость каждого варианта. Это пример применения однофакторного анализа. При исследовании двух сопоставимых признаков можно применить диаграмму разброса, которая является графической формой двухфакторного анализа. Включая в анализ большее число признаков и применяя последовательно или одновременно однофакторный и двухфакторный методы, мы можем использовать возможности многофакторного анализа (табл. 3).

Таблица 3. Возможная блок-схема исследований палеоэкологических исследований



Для описания различий между сообществами древних организмов применяются также изобразительные, графические и числовые методы. Часто при полевых работах практикуется метод словесной оценки частоты встречаемости фоссилий: фон, обилие, часто, редко, единично, что трудно использовать для целей реконструкции древних сообществ и лишь в какой-то мере может быть применимо для характеристики динамики палеопопуляций. Более точная оценка осуществляется при непосредственном подсчете окаменело-

стей на конкретной площадке поверхности слоя или в определенном объеме породы. Число опробования, величина площадок и объемы проб в местонахождениях фоссилий решаются опытным путем. Минимальными считаются те характеристики, которые получаются, если дальнейшее увеличение число проб, объема или размеров исследуемой площадки не дает новой информации. Полученные средние характеристики распространяются на все изучаемое местонахождение окаменелостей.

Площадной способ

Опробование макроокаменелостей площадным способом осуществляется с помощью «палеонтологического квадрата». При этом подсчет количества фоссилий производится по отношению к единице площади или к стандартному объему породы.

Палеонтологический квадрат, являясь стандартной площадкой для полевых исследований местонахождений, легко делается непосредственно в полевых условиях из длинной веревки со сторонами квадрата, равными 1 м и имеющими по 4 петли, закрепляющиеся гвоздями или металлическими шипами для навешивания на обнажении. Внутри квадрата устанавливаются 2 веревочные рамки (поперечная и продольная) на противоположных сторонах и крепятся подвижно (на петлях). Палеонтологический квадрат при помощи угловых гвоздей или шипов жестко навешивается на обнажении и затем осуществляется подсчет остатков всех организмов в поле, ограниченном соответствующими сторонами и рамками квадрата. Площадь исследуемого квадрата можно изменять, передвигая подвижные веревочные рамки. Используя такой квадрат можно получить разнообразные количественные показатели, и данные об общем количестве остатков, численности таксонов, относительные данные о степени сохранности, генезисе и др. Для получения сопоставимых результатов квадрат должен находиться на обнажениях ориентированно параллельно напластованию или перпендикулярно. При подобных исследованиях допускается, что найденные на плоскости напластования формы жили совместно и одновременно, и не учитывается возможность присутствия бесскелетных представителей, а также особей со скелетами, разрушенными или растворенными в процессе тафономического цикла. Могут быть пропущены и глубоко зарывающиеся бентосные формы и ошибочно вклю-

чены в состав бентоса некоторые эпибионты, попавшие на дно по- смертно.

Данный метод малопригоден для изучения скоплений раковин. Его рекомендуется применять для исследования местонахождений фоссилий в пределах однородного геологического тела, где может применяться и метод протяженной линии. В последнем случае линия проводится параллельно поверхности напластования и учитывается при подсчете каждый пересекаемый ею образец. Однако существенными недостатками этого метода являются искажение информации за счет более частого пересечения крупных особей и выпадение из подсчетов мелких экземпляров. Он малоэффективен для пятнистого, конкреционного и линзовидного типов местонахождений.

Объемные методы

Объемные методы опробования местонахождений чаще используются в работе с микрофоссилиями, где количественная оценка встречаемости вида определяется в определенных навесках породы. При этом определяется количественная структура комплекса в ориктоценозе и осуществляются сопоставления с данными по другим местонахождениям.

Особая методика применяется при проведении специальных палеоэкологических и тафономических работ, где применяют трудоемкие расчистки «пробных площадок» с углублением в склон до получения вертикальной стенки в свежих, невыветренных породах обнажения. Площадки закладываются на склонах небольшой крутизны и всегда должны иметь стандартные размеры (чаще 2 м × 1 м × 0,3 м). В случае малой мощности пласта высота расчистки уменьшается и, соответственно, увеличивается длина, чтобы площадь расчистки не уменьшалась. Количество площадок зависит от мощности, литологии и характеристики пласта и всей изучаемой толщи. Учитывается также ряд других признаков: положение в разрезе стратиграфических и литологических границ, поверхностей размыва и др. На вертикальной стенке пробной площадки осуществляется комплексное изучение фоссилий (состава, сохранности, распределения, ориентировки, соотношение с вмещающей породой и др.). Проводятся фотоработы и зарисовки. Затем фоссилии отбираются из стенки с одновременной каталогизацией образцов. Возможно определение объема окаменелостей в пробе по

вытесняемому фоссилиями объему воды в мерной емкости. Аналогично определяется и объем вмещающей породы. Количественные соотношения таксонов в сообществе определяются как простым подсчетом экземпляров таксонов, так и по соотношениям их восстановленных биообъемов.
























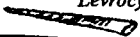
Более сложным вариантом «пробных площадок» являются проведение вскрышных работ с составлением плана местонахождения с помощью сети метровых квадратов. При этом способе фиксируется точное местоположение каждой фоссилии (как правило крупных костей, черепов). Это осуществляется с помощью разбивки вскрытой поверхности слоя с фоссилиями на квадраты с длиной 1 м. Углы квадратов отмечают колышками. Выработку породы с фоссилиями ведут по отдельным квадратам. Все фоссилии фиксируются на плане, выполненном на большом плотном листе бумаги с нанесенной на него сеткой в удобном масштабе и ориентированном с помощью компаса. Суммирование данных по квадратам дает общий план расположения остатков организмов в местонахождении. В случае, если раскопки достигают огромных размеров и захватывают тысячи квадратных метров, использование метровой сетки нецелесообразно и основные находки приходится наносить с помощью теодолита.

Другим вариантом указанных выше методов является метод составления «трехмерной карты». Он рассчитан на разработку небольшой площади содержащего фоссилии слоя в естественных обнажениях, карьерах, шурфах. При этом исследуется выбранный для изучения участок пласта с фоссилиями, освобожденный с четырех сторон от окружающего осадка и представленного в виде блока породы на пьедестале. Блок ориентируется и разбивается накинутой на него веревочной сеткой на более мелкие ячейки. После этого начинают разборку блока с фиксированием всех фоссилий, зарисовками и фотографированием последовательных уровней разборки и каталогизацией. После совмещения этих последовательных уровней получается объемное изображение блока и обобщенная карта местонахождения.

Полуколичественные методы

При полуколичественном учете дается приближенная числовая характеристика частоты встречаемости таксона в ориктоценозе или

Таблица 4. Возможные типы жизненных форм силурийских цефалопод Подольского палеобассейна

							Некони- ные
<i>Michelinoceras</i>	<i>Michelinoceras</i>	<i>Michelinoceras</i>	<i>Calorthoceras</i>		Молодь личинки		Некони- ные
							Планк- тонные
<i>Kionoceras</i>	<i>Kionoceras</i>	<i>Dawsonoceras</i>	<i>Dawsonoceras</i>		Некропланктон		Планк- тонные
							Некгобен- тосные
<i>Sphooceras</i>	<i>Parakionoceras</i>	<i>Parakionoceras</i>	<i>Parakionoceras</i>	<i>Hemiphragmoceras</i>			Некгобен- тосные
							Бентопелаги- ческие
		<i>Peismoceras</i>	<i>Ormoceras</i>	<i>Bickmorites</i>	<i>Ovocerina</i>	<i>Armeno- ceras</i>	Бентопелаги- ческие
			<i>Lechrithochoceras</i>			<i>Podolico- ceras</i> <i>Eushan- tingoce- ras</i>	Бентосные
			<i>Levrocycloceras</i>		<i>Phragmoceras</i>	<i>Некробен- тос</i>	Бентосные
В о л н о в о й о б а з и с							
Открытый шельф				баровая зона	Закрытый шельф	Лагуна	
Склоновая зона	глубокий	средний	мелкий				
Свиты	Рестевская	Рестевская, демшинская, теремцовская		Врублевская, коновская, сокольская, гринчукская, дзвенигородская		Суршинская, мукшинская, голосковская, гринчукская, трубчинская	Устьевская, исаковецкая, аригородская, варницкая

пробе в баллах. Для микрофауны часто применяется 6-балльная система: 0 — отсутствие; 1 — первые единицы; 2 — от 10 до 29; 3 — от 30 до 50; 4 — от 50 до 100; 5 — больше 100 экз. Для макрофауны может использоваться 7-балльная система, при этом желательно учитывать частоту встречаемости вида в определенном интервале местонахождения единого ориктоценоза: 100 — изобилие (сотни экз.); 30 — очень много (многие десятки экз.); 9 — много (первые десятки экз.); 5 — очень часто (11–15 экз.); 3 — часто (6–10 экз.); 2 — редко (3–5 экз.); 1 балл — очень редко (1–2 экз.). Баллы 100, 30, 9, 5, 3, 1 показывают условную долю каждого таксона в ориктоценозе и могут являться показателями частоты их встречаемости в сообществе. Эти числовые характеристики при применении циклограмм могут отражать доминирование, характер выровненности и трофическую структуру древнего сообщества (в случае выявленных представителей продуцентов, консументов разных уровней и редуцентов). Полуколичественный метод может быть дополнен и выборочным количественным контролем для конкретных фациальных обстановок.

Применение различных вариантов количественных методов приближает возможности палеоэкологии к требованиям современной биоэкологии: (установление показателей доминирования, сходства, видового разнообразия и других характеристик биоценоза).

Описание изменчивости особей в пробе можно осуществить путем исследования их отличий, выраженных в количественных оценках от идеального геометрического прототипа (модели). Подобный метод исследования геометрической формы раковины для выяснения жизненных форм моллюсков применяется для палеозойских цефалопод (Современная палеонтология, 1988) и конкретизирован на примере фациальной модели силурийского седиментационного бассейна Подолии (табл. 4).

3.4. Экспериментальные методы

Наиболее активно экспериментальные методы по наблюдению за подопытными сообществами применяются в морской экологии и актуопалеонтологии как в аквариумах, так и в естественных водоемах. Результаты таких экспериментов имеют прямой практический выход при культивировании морских экосистем. Однако попытки моделирования морских экосистем так же, как и палеосистем, по-

ка еще несовершенны. Интересны эксперименты с окаменелостями как физическими телами, в процессе которых делаются попытки выявления характера транспортировки, ориентировки, деструкции скелетных остатков в процессе тафономического цикла. Возможно использование в качестве модели и современных представителей исследуемых таксонов, а также пластиковых и механических моделей. Используемая абиотическая среда может быть представлена как естественным водоемом (прибрежная полоса, ручей), так и гидродинамической установкой (лотки, трубы). На пластиковых моделях раковин цератитовых аммонитов установлена прямая зависимость характера плавучести от степени эволютивности раковины. Опыты с разнообразными плексигласовыми моделями наружнораковинных цефалопод показали зависимость от формы раковины, контура вентральной стороны и размеров умбиликуса таких важных характеристик животного как коэффициента торможения и плавучести раковин.

Опыты на моделях прямых раковин ортоцератоидей проводились с целью выяснения характера влияния изменения давления на стенку раковины и перегородки в процессе всего тафономического цикла от момента гибели до захоронения в осадке. Известен эксперимент с механическим зарывающимся роботом, имеющим форму раковин двустворчатого моллюска. Проводятся также опыты по обследованию раковин современных организмов на давление, прочность стенки и другие механические воздействия. Некоторые экспериментальные работы комбинируются с наблюдениями над подобными фоссилиями в разрезах. Такие исследования наиболее надежны.

3.5. Палеобиохимические методы

Палеобиохимическими методами исследуется химический состав и строение находящихся в метабиосфере остатков организмов, продуктов их жизнедеятельности, а также вмещающих их отложений.

Цель исследований — попытка реконструкции на этой основе распределения и поведения элементов в былых биосферах, выяснение их роли в развитии жизни на всех уровнях ее организации вплоть до биосферного. Известно, что скелетные остатки организмов и вмещающие их отложения являются важнейшими носите-

лями информации о событиях геологического прошлого, а их вещественный состав, хотя и в измененном виде, отражает физико-химические компоненты среды обитания. Вместе с тем выяснилось, что состав скелетного вещества ряда современных организмов меняется в связи с изменениями условий их жизни. На основе этих данных строится одно из направлений палеонтологии — выяснение индикаторной значимости различных фоссилий, базирующееся на изучении как морфологических адаптаций, так и на изменении их изотопного, элементного или минералогического состава.

В ископаемом состоянии найдены почти все известные у современных организмов биогенные соединения, в том числе: хитин, аминокислоты, конхиолин, псевдохитин (тектин), воски, целлюлоза и др. (табл. 5). Эти органические вещества подвергаются в осадке воздействию биохимических, химических и физических процессов, в результате чего они изменяются и теряют ряд элементов — кислород, азот и другие неустойчивые компоненты, а также обогащаются углеродом. При этом происходят следующие преобразующие процессы: тление, гниение, гумификация, битумизация и мумификация (подробнее см. раздел 3.6.).

Известно более 40 минералов, представленных в скелете организмов, в том числе: аморфный кремнезем (опал), кальцит, арагонит, ватерит, франколит, даллит и др.

Исследование минералогического состава скелета древних организмов в связи с особенностями их биологии и среды обитания являются одной из наиболее важных и вместе с тем нерешенных проблем палеобиогеохимии. Наиболее наглядно связь вещественного состава скелета с систематической принадлежностью живого и средой обитания демонстрируется на примере губок (класс кремниевых и известковых губок). Отдельным таксоном представлены кремниеорганические губки. Вещественный состав раковины наглядно отражен в классификации брахиопод. Наибольшим разнообразием скелета обладают беззамковые брахиоподы (прослой хитина, фосфата кальция, карбоната кальция, с примесью углекислого магния, сульфата и фосфата кальция). Раковины замковых брахиопод на 96–99% состоят из кальцита с примесью карбоната магния и сульфата кальция. Меловые теребратулиды имеют примесь арагонита. Наиболее детально исследовано строение скелета у современных и древних моллюсков. Для этой группы изучена особая роль конхиолина как слагающего наружный органический слой раковины, так и

Таблица 5. Наиболее распространенные устойчивые формы органических соединений в остатках организмов

Органические соединения	Растения, бактерии и грибы	Животные
Целлюлоза (клетчатка)	У всех растений, за исключением бактерий и грибов	У одной группы позвоночных (оболочников)
Хитин	Стенки клеток бактерий и грибов, оболочка спор бактерий	Покровы членистоногих, скелет граптолитов, раковины некоторых палеозойских брахиопод и моллюсков
Коллаген	—	Все позвоночные и некоторые беспозвоночные
Спонгин	—	Губки
Конхиолин	—	Моллюски
Псевдохитин (тектин)	—	Органический скелет, основа минерального скелета и оболочка цист простейших
Воски	Высшие растения	?
Кутин	То же	—
Суберин	..	—
Смолы	..	—
Лигнин	..	—
Спорополленин	Экзина спор и пыльцы высших растений	—

выполняющего роль органической матрицы в карбонатном остракуме, способной связывать в определенных точках катионы кальция и анионы CO_3 . Минералогический состав остракума представлен карбонатом кальция в его различных модификациях: кальцит, арагонит, (который обычно выщелочен, либо заменен кальцитом), фатеррит, даллит (у некоторых личиночных раковин). В ряде работ (например, Carter, 1980) прослеживается минералогическая эволюция экзоскелета двустворчатых моллюсков от палеозойских форм с арагонитовой раковиной к мезозойским с кальцитовой.

Отмечается возможность использования отношений кальцит/арAGONит как индикатора температур, изменения солености, времени нереста, подвижности вод, положения точки сбора относительно береговой линии, стадии онтогенеза и размеров раковины. При этом нельзя не учитывать имевших место диагенетических и эпигенетических преобразований вещества скелета.

Химическое растворение скелетных остатков. Это явление ха-

рактарно для большинства фоссилей. Процесс растворения известкового скелета зависит от количества углекислого газа в воде и в осадке. Диоксид углерода, образующийся при разложении органики в области застойных зон (тонкие глины, алевролиты ниже сублиторали), активно растворяет карбонаты. Наоборот, в подвижной зоне теплых бассейнов (пляж, мелководье, зона рифа) диоксида углерода явно не достаточно для растворения больших масс раковинного материала.

На ранних стадиях диагенеза в результате взаимодействия раковинного вещества с морской водой в арагоните отмерших раковин может происходить увеличение содержания натрия, магния, стронция, железа, а также изменение химизма раковины. Среди посмертных явлений выделяются следующие (таблица 6).

Кальцитизация. Для большинства фоссилей с кальцитовым скелетом характерны перекристаллизация и грануляция. Арагонитовые скелеты замещаются кальцитом, но сохраняют первичные структурные особенности.

Доломитизация. При замещении кальцита и арагонита доломитом исчезает микроструктура.

Пиритизация. Появление пирита, марказита и сидерита связывают с разложением органического вещества в бескислородной среде как посмертное явление. Однако, имеются сведения о присутствии пирита на поверхности раковины у живых моллюсков в приливно-отливной зоне. Обнаружено наличие пятен пирита, замещающего арагонит, на отдельных участках наружного слоя раковины, особенно вокруг повреждений. Изучены случаи пиритизации мягких частей древних организмов (граптолиты, морские звезды, двустворки, цефалоподы). Пирит образует инкрустационные кристаллические щетки на стенках камер аммонитов. Иногда образуются пиритовые ядра у брахиопод, цефалопод, гастропод, двустворок. В восстановительной среде из коллоидных растворов образуются сидеритовые конкреции (меловые аммониты).

Фосфоритизация. При коагуляции коллоидных растворов, обогащенных соединениями фосфора, могут происходить процессы фосфоритизации древних организмов (замещение кальцита агрегатами апатита и фторapatита). В титонских золенгофенских сланцах Баварии найдены фосфоритизированные остатки рыб, акул, головоногих, насекомых.

Окремнение. Замещение первичного материала скелета квар-

Таблица 6. Минеральные псевдоморфозы по остаткам древних организмов, обнаруженные на территории России и СНГ

Минерал	Органические остатки	Вмещающая порода	Местонахождение
Магнетит	Растительные остатки	Хромоникелевая руда, J	Сев. Кавказ, р. Малка
Пирит	Кораллы, двустворчатые моллюски, наутилоидеи	Колчеданная руда, зеленокаменная толща, улутаутская свита, D ₂	Южный Урал
Кварц	Аммонит	Альбитофир, J	Сев. Кавказ
Кварц	Брахиопода, <i>Strophalosia gigas</i> и форманиферы <i>Cognuspira</i> , <i>Nodosaria</i>	Известняки, P ₂ kz	р. Вятка, д. Городище
Малахит	Стволы деревьев	Песчаники, P	Урал, г. Красноуфимск
Апатит	Радиолярии	Фосфориты, K ₁ v	Верховья рек Вятки и Камы
Бирюза	Кости и зубы позвоночных	Различные породы, содержащие полевые шпаты и апатит, Pz	р. Исфара
Фосфорит	Фузулиниды	Обломочные известняки, P ₁ a	Южный Урал, р. Домбар
Хлорит, тремолит, тальк	Брахиоподы <i>Schellwienella</i> , <i>Lingula</i> , <i>Camerothoechia</i>	Зеленокаменная толща, талькхлоритовые сланцы, C	Урал, Миасский район
Полевой шпат	Водоросль <i>Lithotamnium</i>	Туфогенные песчаники, K	Сев. Кавказ
Кордиерит	Фораминифера <i>Eovolulina</i>	Сланцы, D ₃	Сев. Кавказ
Глауконит	Радиолярии	Фосфориты, K ₁ v	Верховья рек Вятки и Камы

цем, халцедоном и опалом связаны с диагенетическими и эпигенетическими процессами фоссилизации. Особенностью этого процесса является сохранение первичной структуры скелета (сохранение сифоннососудистых каналов в полости сифона у представителей силурийских актиноцератоидей).

Глауконитизация. Замещение глауконитом (водным алюмосиликатом железа и магния) происходит в прибрежных условиях литорали и сублиторали из коллоидных растворов в слабокислой среде в условиях разлагающегося органического вещества. Часто сопровождается появлением фосфатов в мелководных песках и песчаниках в основании трансгрессивных пачек.

3.6. Тафономический метод

Тафономический или биостратомический метод, обычно применяемый в палеоэкологии, заключается в изучении ориктоценозов (местонахождений) с целью выявления закономерностей формирования и преобразования захоронений исходного комплекса остатков организмов. На результатах тафономического анализа во многом основываются палеоэкологические выводы. Чем тщательнее будут проведены тафономические наблюдения в поле, тем объективнее будут палеоэкологические реконструкции.

К настоящему времени накопился огромный фактический материал по применению тафономического метода как к конкретным геологическим объектам (разрезам, местонахождениям), так и по тафономии большого числа групп ископаемых организмов.

Общие положения

Основатель тафономии как особого научного направления исследований в области палеонтологии И. А. Ефремов понимал ее как учение о закономерностях перехода остатков организмов из биосферы в литосферу в результате совокупности биологических и геологических процессов. В тафономии рассматриваются причины гибели организмов, перенос, разрушение, аккумуляция и распределение их остатков в осадке и диагенетические изменения остатков в земной коре, что, как правило, лежит вне поля зрения палеонтолога при его обычных морфологических, систематических и филогенетических исследованиях.

Как следует из определения тафономии, главной ее проблемой является изучение процессов захоронения остатков организмов в биосфере и восстановление условий формирования их местонахождений в литосфере. Так как процесс перехода посмертных остатков организмов из биосферы в литосферу происходит в результате взаимодействия биологических и геологических явлений, а превращение захороненных остатков в окаменелости протекает под воздействием, главным образом, геохимического и физического факторов, то можно представить всю сложность решения основной проблемы тафономии, слагающейся из целого ряда конкретных задач: 1) восстановление причин гибели организмов, в первую очередь их катастрофической гибели, при которой в ту или иную точку земной поверхности или дна бассейна мгновенно поступает огромное количество органических остатков; 2) изучение условий и характера посмертного разрушения, переноса, распределения и захоронения остатков современных организмов в различных обстановках; 3) восстановление характера динамической, биологической и геохимической переработки и сохранения остатков организмов в осадке и в породе и превращения их в окаменелости в процессе фоссилизации в земной коре; 4) изучение условий изменения окаменелостей и разрушения местонахождений в зоне поверхностного выветривания.

Согласно представлениям И. А. Ефремова для образования более или менее крупного местонахождения в природе должен быть ряд совпадений в разнородных процессах как в биосфере, так и в литосфере (рис. 4).

Последовательности (этапы или события) должны строго следовать друг за другом; отсюда можно вывести первый тафономический принцип — этапность образования местонахождения. На каждом этапе, как на своеобразной решетке, происходит отбор остатков организмов, приводящий или к их уничтожению, или к изменению; отсюда второй тафономический принцип — выборочность захоронения. Выборочность захоронения является очень важным обстоятельством и должна всегда учитываться, особенно при изучении наземных организмов.

Принцип этапности. Весь сложный путь органических остатков от момента гибели организмов в биосфере через их захоронение и фоссилизацию в литосфере и до момента их полного или неполного разрушения вновь в биосфере можно назвать тафономи-

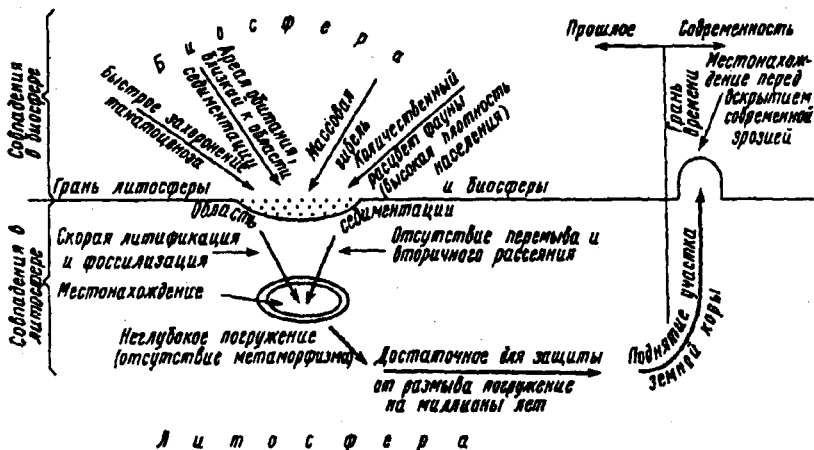


Рис. 4. Схема общего цикла образования местонахождения и возможные природные совпадения (по И. А. Ефремову, 1950).

ческим циклом. В его объеме выделяются четыре главных этапа, причем первые три являются основными в едином и непрерывном процессе образования местонахождения (рис. 5).

На каждом этапе остатки организмов подвергаются воздействию определенных процессов, причем большинство из них действует не только в течение одного этапа, но и начинает оказывать влияние в предшествующем или продолжает свою «работу» на последующем этапе, что обусловлено взаимосвязанностью процессов.

Тафономический цикл — образование, сохранение и разрушение местонахождения — может быть полностью завершен только при определенных условиях.

1. Этапы должны последовательно сменять друг друга (особенно важна последовательность первых трех главных этапов); выпадение хотя бы одного этапа ведет к нарушению всего цикла (рис. 6).

Только в исключительных случаях могут совпадать такие события, как гибель организмов и захоронение в осадке их трупов (мгновенно засыпанные илом или песком позвоночные животные в пустыне, затонувшие в болотной трясине животные и т. д.) практически без динамической переработки скелетных образований.

2. Смена трех этапов должна быть геологически одновременной. Если посмертные скопления остатков организмов, сформировавшиеся в биосфере (I этап), не будут быстро захоронены в осад-

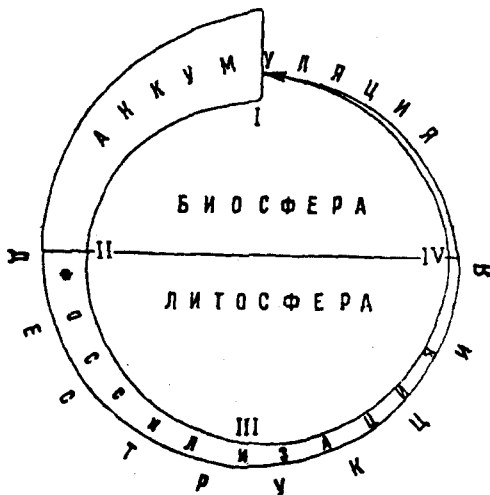


Рис. 5. Тафономический цикл и его главные этапы: I — первичная переработка и аккумуляция исходных остатков организмов; II — захоронение остатков организмов в осадочном бассейне; для остатков водных организмов начало этапа II обычно сливается с концом этапа I; III — фоссилизация остатков в литосфере, образование местонахождения; IV — разрушение местонахождения и переотложение окаменелостей в зоне гипергенеза (по Б. Т. Янину, 1983).

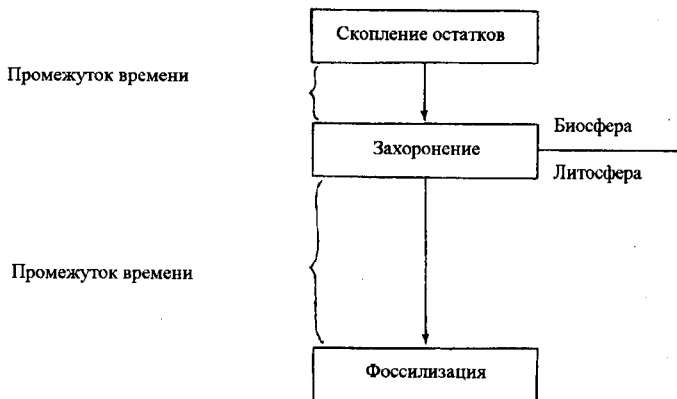


Рис. 6. Основные этапы образования местонахождения (по И. А. Ефремову, 1950).

ке (II этап), то они неминуемо подвергнутся полному разрушению химическим, биохимическим или механическим путем. Если погребенные остатки не будут быстро fossilizированы (III этап), то химические и физические процессы приведут их также к полному уничтожению.

3. Остатки организмов должны находиться в земной коре длительное время, миллионы лет. Промежуток времени между III и IV этапами должен быть как можно большим, чтобы остатки, заключенные в толще пород и составляющие местонахождение, подверглись полной fossilizации, т. е. превратились в окаменелости.

4. На IV этапе местонахождение должно быть выведено на дневную поверхность в результате горообразования и размыва покрывающих толщ. С помощью бурения небольшие выборки окаменелостей могут быть получены также из местонахождения, находящегося на той или иной глубине осадочного покрова Земли, т. е. еще не вскрытого эрозией.

5. На каждом этапе образования местонахождения в природе должны иметь место благоприятные стечения обстоятельств (совпадения, по И. А. Ефремову) как в биосфере, так и в литосфере, обусловленные первичными или вторичными факторами.

Принцип выборочности основан на том, что каждый этап общего цикла образования местонахождения обладает своими решетками, под которыми понимается комплекс факторов внешней среды, воздействующих на остатки организмов или благоприятно (сохраняя и пропуская их на следующую ступень преобразования), или неблагоприятно (уничтожая их на каком-либо из этапов) (рис. 7). На каждом этапе доминирующую роль играет определенный комплекс факторов.

I этап (аккумуляция остатков) — подготовка исходного материала в биосфере. Решающая роль принадлежит здесь биологическим (состав, распределение и плотность населения, массовая гибель организмов, характер химического и минерального состава скелетных образований, наличие сверлильщиков или трупоедов), биохимическим (микробное разложение органики), химическим (растворение минеральных частей) и физическим, особенно механическим факторам (перенос и переработка исходных остатков).

На II этапе (захоронение остатков в осадке) главенствующую роль начинают играть геологические факторы (тип бассейна, обусловленный тектонической обстановкой, скорость и характер осад-

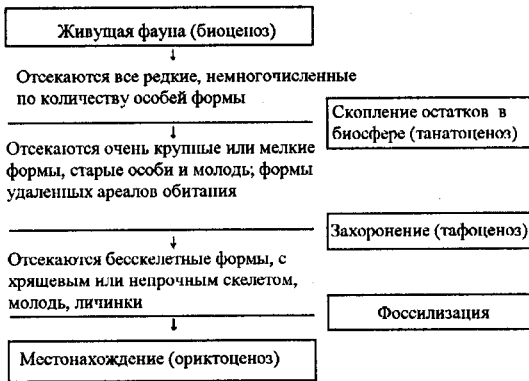


Рис. 7. Главные решетки выборочности при формировании местонахождения (по И. А. Ефремову, 1950).

конакопления, состав и структура осадка), продолжают действовать биохимический (разложение органического вещества) и химический факторы (растворение и начальная фаза замещения минеральных скелетов, зависящие от типа иловых вод).

III этап — фоссилзация захороненных остатков, превращение их в окаменелости, фоссилии. На этом этапе на первый план выдвигаются физические и геохимические факторы, приводящие к диагенетическим превращениям вещества остатков под воздействием больших давлений и высоких температур в связи с погружением, нередко на большие глубины. Степень преобразования остатков организмов зависит от тектонических условий, минерального состава осадка, скорости его литификации и др. На этапе фоссилзации образуются различные биоморфозы, обусловленные метасоматическим замещением первичного минерала в скелете организма; возникают такие явления, как перекристаллизация, деформация скелетных образований. На изменение первичного органического вещества на данном этапе большое влияние оказывает химический (окислительная или восстановительная среда) и физический факторы (давление и температура), вызывающие гумификацию, оторфенение, битуминизацию или обугливание в зависимости от растительного или животного состава органики и времени нахождения органического вещества в той или иной геохимической обстановке. На последнем, IV этапе — изменения и разрушения окаменелостей в зоне гипергенеза — на первое место вновь выходят такие факторы,

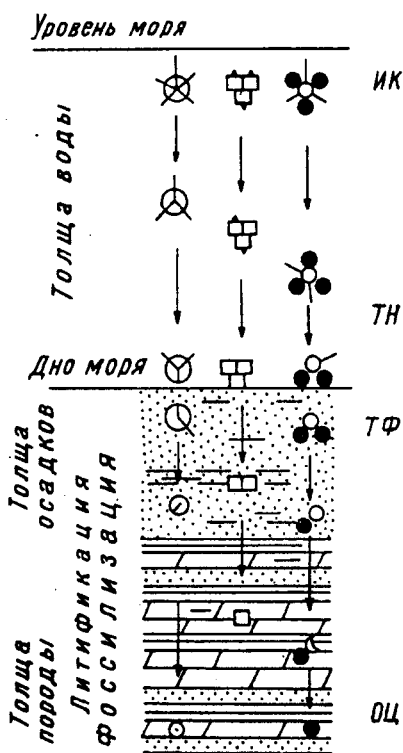


Рис. 8. Искажение количественных и качественных соотношений скелетных остатков морских планктонных организмов в ориктоценозе по сравнению с исходным комплексом: ИК—исходный комплекс (биоценоз + некроценоз), ТН—танатоценоз, ТФ—тафоценоз, ОЦ—ориктоценоз. Условными значками схематично показана различная форма сохранности остатков организмов на разных этапах тафономического цикла (по Б. Т. Янину, 1983).

как химический (растворение и замещение) и физический (механическая деструкция).

В результате неоднократного воздействия на исходный комплекс остатков организмов всех перечисленных факторов на всем пути от начала до конца тафономического цикла происходит искажение качественных и количественных соотношений и пространственного положения органических остатков, установившихся некогда в прижизненном сообществе, в фауне и флоре соответствующего участка суши или моря (рис. 8).

Термины тафономического содержания

Здесь кратко рассмотрены термины, наиболее широко использующиеся в тафономическом смысле. Более полную характеристику терминов см. Б. Т. Янин (1990).

Захоронение: 1 — процесс перехода остатков организмов из биосферы в литосферу, представляющий аккумуляцию и погребение посмертных остатков, т. е. процесс формирования танатоценоза и тафоценоза; 2 — погребенный осадком комплекс остатков организмов (тафоценоз); применяется к современным или реконструированным тафоценозам.

Местонахождение — комплекс окаменелостей в слое (ориктоценоз) или место нахождения ориктоценоза в разрезе (обнажении). Не следует заменять термин «местонахождение» термином «захоронение» при характеристике систематического состава находящихся в ориктоценозе окаменелостей, и наоборот, использовать термин «местонахождение» при характеристике условий погребения (собственно захоронение) под осадком посмертных остатков организмов, как это часто практикуется в работе палеонтологов. Если под захоронением мы понимаем процесс, т. е. факторы и условия попадания посмертных остатков в осадок и собственно их погребение (могилу), то местонахождение является уже конечным продуктом сложных процессов, начавшихся после формирования захоронения и протекавших в земной коре длительное время. И только в результате фоссилизации некогда захороненные посмертные остатки становятся окаменелостями, а их первичные захоронения в осадке — местонахождениями.

Некроценоз (от греч. nekros — мертвый) — скопление остатков мертвых организмов (трупов) на каком-либо участке на поверх-

ности суши или в бассейне: на дне, либо в водной толще. Может применяться только к современным организмам при актуопалеонтологических исследованиях.

Ориктоценоз (от греч. *oryktos* — выкопанный, ископаемый) — комплекс окаменелостей (фоссилий) в породе; комплекс остатков организмов в местонахождении, обнажении, разрезе или слое.

Рецентные, субрецентные остатки (от лат. *recenter* — недавно, только что; англ. *recent* и нем. *rezent* — современный). Термин «рецентный» используется для обозначения посмертных остатков современных организмов или скоплений некоторых их частей, отделившихся от живых особей в процессе жизнедеятельности (например, спор пыльцы и др.), еще не погребенных осадком или покрытых его тонким слоем. Субрецентными называют остатки организмов, находящиеся в слабо уплотненных осадках континентальных и морских водоемов, карстовых пещер и др. позднего голоцена; остатки принадлежат организмам, продолжающим жить в современную эпоху. Термины «рецентный» и «субрецентный» применяются по отношению к современным организмам при актуопалеонтологических исследованиях.

Танатоценоз (от греч. *thanatos* — смерть) — термин в настоящее время используется как в узком (s.s.), так и в широком смысле (s.l.). Ряд авторов употребляет танатоценоз s.s. как скопление мертвых организмов, еще не захороненных в осадке или как скопление остатков мертвых организмов, которые погибли одновременно в одном месте от какой-то общей причины (например, в случае массовой смертности). Сторонники танатоценоза s.l. применяют термин для обозначения скопления любых остатков организмов (рецентных, субрецентных, субфоссильных и фоссильных) на дне бассейна или на поверхности суши безотносительно к времени, причине и месту гибели особей. Для реконструированных аналогов танатоценозов геологического прошлого лучше применять термин «палеотанатоноз».

Танатотоп (танато... + греч. *topos* — место) — площадь распространения танатоценоза на дне бассейна.

Тафоценоз (от греч. *taphos* — могила, погребение) — комплекс посмертных остатков организмов, погребенных осадком (находящихся в осадке). Применяется только по отношению к современным организмам при актуопалеонтологических исследованиях. Для ре-

конструированных аналогов тафоценозов прошлого лучше использовать термин «палеотафоценоз».

Фоссилии, субфоссилии (от лат. *fossilis* — выкопанный, добытый из земли). Под фоссилиями или окаменелостями обычно понимают любые fossilizированные (окаменевшие) остатки организмов и следы их жизнедеятельности, сохранившиеся в породе, т. е. встречающиеся в ориктоценозе. Субфоссилиями или почти фоссилиями называют остатки вымерших организмов, которые еще не прошли все стадии fossilizации. Так как при использовании ряда терминов для обозначения посмертных комплексов необходимо учитывать фактор времени, то нами (Янин, 1990) предложена следующая их градация: *фоссилии* — остатки организмов, находившиеся в толще осадочной породы более 2 млн лет, в течение которых они претерпели ту или иную fossilizацию, т. е. остатки доплейстоценовых организмов; *субфоссилиями* являются остатки плейстоценовых и раннеголоценовых организмов, еще находящиеся в неуплотненных осадках, накопившихся в течение от нескольких тысяч до 2 млн лет; *субрецентными* будут называться остатки позднеголоценовых, а *рецентными* — современных организмов.

Методика тафономических наблюдений

Тафономическое изучение любого разреза или конкретного местонахождения строится в определенной последовательности. В каждом случае последовательность в проведении наблюдений может меняться в зависимости от интереса и опыта исследователя. Более того, общие полевые наблюдения и первичная обработка данных должна вестись по возможности одновременно по всем видам анализа. Некоторые же специальные палеоэкологические исследования (в частности, биоценотические) возможны только после проведения тщательного таксономического и тафономического изучения встреченного комплекса остатков.

В основе любых тафономических, как и палеоэкологических, исследований лежит фактический материал в виде образцов, записей, зарисовок, фотографий и пр., полученный при полевом изучении разреза (обнажения, слоя). Достоверность выводов прямо зависит от полноты сборов коллекционных материалов и тщательности полевых наблюдений, что, в свою очередь, связано не только с желанием и подготовкой исследователя, но и с тем временем, кото-

рым он располагает при изучении разреза. Наиболее квалифицированное проведение тафономических и палеоэкологических наблюдений возможно при специальных тематических работах, в которых участвуют палеонтологи и литологи.

Как указывает Р. Ф. Геккер, условиями, благоприятными для проведения тафономического и палеоэкологического анализа, являются: хорошая обнаженность, пород, допускающая проведение наблюдений и сбор окаменелостей; хорошая сохранность окаменелостей, легкость извлечения их из породы; небольшая мощность толщи; значительная горизонтальная протяженность толщи; отсутствие или слабое развитие метаморфизма; отсутствие или незначительность тектонических нарушений. Наиболее полно эти условия складываются при изучении морских отложений эпиконтинентальных бассейнов, заливавших платформенные участки земной коры.

При проведении тафономического и палеоэкологического анализа ископаемого комплекса различаются первичные и вторичные признаки.

Первичные (палеоэкологические) признаки: 1) прижизненная ориентировка остатков; 2) приуроченность тех или иных форм к определенным частям слоя, соответствующим месту и времени их жизни; 3) ископаемые следы и их приуроченность к определенному уровню слоя; 4) прижизненные качественные и количественные соотношения видов.

Вторичные (тафономические) признаки: 1) сохранность, распределение и посмертная ориентировка остатков, обусловленные процессами захоронения; 2) вторичные изменения остатков, обусловленные процессами фоссилизации; 3) посмертные соотношения остатков представителей различных видов.

Ниже остановимся на таксономическом и тафономическом анализе.

Таксономический анализ ориктоценоза. На начальном этапе изучения ориктоценоза дается общая характеристика качественных (систематический состав) и количественных соотношений представителей разных групп организмов. При сборе материала на разрезе очень важно собрать такую коллекцию, в которой сохранилась бы по возможности природная пропорция остатков, сложившаяся в результате воздействия многих факторов внешней среды.

В отобранной коллекции определяются систематический состав организмов и дается характеристика количественных соотношений

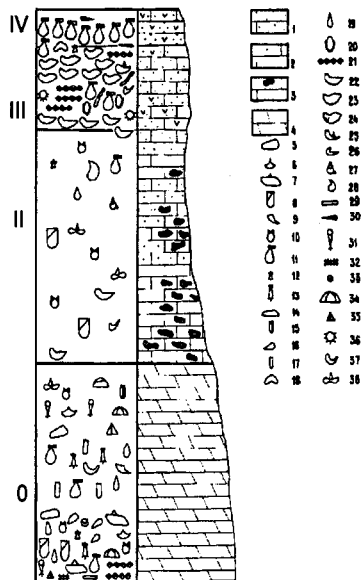


Рис. 9. Разрез маастрихтских отложений в окрестностях с. Староселье (Бахчисарайский район, Крым; по В. А. Собецкому, 1978). I-IV — пачки; 1 — известковистые глауконитовые песчаники, 2 — глауконитовые песчаные известняки, 3 — песчаные известняки с кремнями, 4 — тонкозернистые слабоглинистые известняки; 5-38: фауны: 5 — *Nucula*, 6 — *Nuculana*, 7 — *Arca*, 8 — *Inoceramus*, 9 — *Pseudoptera*, 10 — *Entolium*, 11 — *Chlamys*, 12 — *Neithea*, 13 — *Dianchora*, 14 — *Plagiostoma*, 15 — *Limea*, 16 — *Limaria*, 17 — *Limatula*, 18 — *Ostrea*, 19 — *Acutostrea*, 20 — *Rastellum*, 21 — *Lopha*, 22 — *Pycnodonte*, 23 — *Exogyra*, 24 — *Ceratostreon*, 25 — *Gryphaeostrea*, 26 — *Pholadomya*, 27 — гастроподы, 28 — наугилоидеи, 29 — аммоноидеи, 30 — белемноидеи, 31 — губки, 32 — мшанки, 33 — брахиоподы, 34 — морские ежи, 35 — усоногие, 36 — декаподы, 37 — серпулиды, 38 — рыбы.

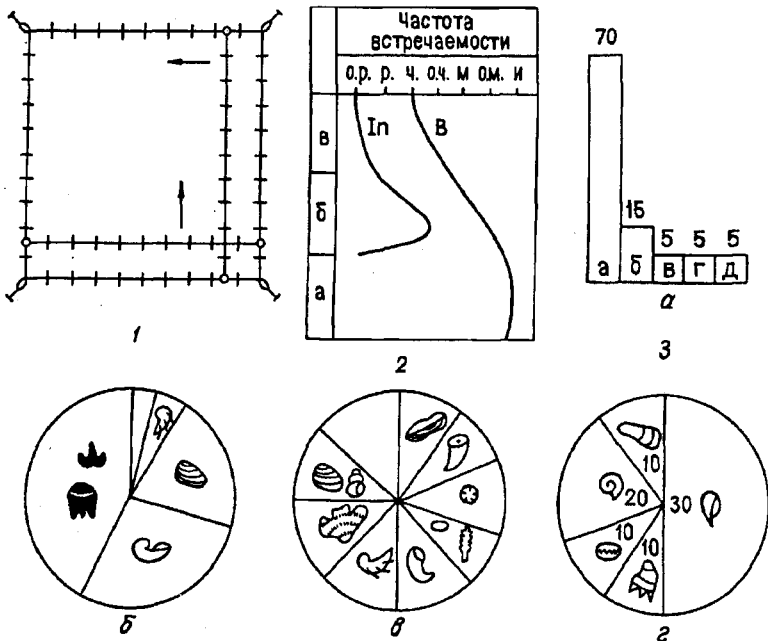


Рис. 10. Систематический состав и количественные соотношения видов или родов (таксономический анализ):

1 — «палеонтологический квадрат»; 2 — кривые встречаемости двустворчатых моллюсков: иноцерамов (In) и бухий (B) в терригенных отложениях Хатангской впадины (а — полуостров Пакса, б — р. Боярка, в — р. Хета), нижний мел, берриас, сублиторальная зона; о.р. — очень редко, р. — редко, ч. — часто, о.ч. — очень часто, м. — много, о.м. — очень много, и. — изобилие; sublittoralная зона, нижний мел, берриас, Хатангская впадина (по В. А. Захарову и др., 1979); 3 — общий систематический состав, или структура ориктоценоза: а — гистограмма (число особей данного рода к общему числу экземпляров, %); роды: а — *Dianchoga*, б — *Ruspodonte*, в — *Chlamys*, г — *Panopaea*, д — другие; верхний мел, сантон, Львовская обл., песчаная sublittoral (по В. А. Собоцкому, 1978); б — г — циклограммы (величина сектора отражает количество особей соответствующей группы на единицу породы); б — песчаник литоральной зоны и в — известняк, фация переслаивания, зона прибрежного мелководья (средний карбон, Московская синеклиза, по Е. А. Ивановой, 1949); г — алевроиты sublittoralной зоны (нижний мел, берриас, Хатангская впадина, р. Боярка; цифры — частота встречаемости, %; по В. А. Захарову и др., 1979).

видов. Точность определения систематического положения собранных остатков зависит от квалификации и опыта исследователя. Он проводит предварительные определения в поле, которые уточняются специалистами по группам в камеральный период. В итоге составляется полный список форм (видов), отражающий таксономическое разнообразие и количественное распределение таксонов по разрезу.

Как показывает опыт палеонтологов, очень удобно на любых видах графики использовать различные условные знаки или символы (рис. 9, 10).

О примерах определения количественных соотношений видов см. выше — раздел «Количественные методы».

Тафономический анализ ориктоценоза. При тафономическом изучении разреза производится сбор материала для получения представления о характере и обстановке захоронения остатков организмов в осадке и условиях их фоссилизации в осадочной толще. На разрезе *in situ* в слоях и в осыпи ведутся поиски образцов, заключающих в себе специфическую тафономическую и палеоэкологическую информацию. Нередко берутся крупные образцы в виде шtuфов или плит для иллюстрации распределения остатков по площади распространения слоя или по разрезу, либо объемные микромолиты для последующего лабораторного изучения положения окаменелостей в трех измерениях. Отдельные образцы с особым типом положения остатков в породе всегда берутся ориентированными по отношению к странам света. При тафономическом анализе определяются следующие особенности ориктоценоза: насыщенность породы остатками, общий характер сохранности окаменелостей, распределение и положение остатков в породе, их ориентировка, генезис остатков и обстановка их захоронения, тип местонахождения.

Насыщенность. Под насыщенностью понимается общее количество окаменелостей в стандартной единице породы (на определенной площади или в определенном объеме породы). Данный параметр в качестве составной части входит в характеристику структуры ориктоценоза. В случае автохтонного и субавтохтонного захоронения остатков насыщенность в какой-то степени отражает плотность донного населения на том или ином участке бассейна. При этом надо иметь в виду что количество остатков в породе не отвечает первоначальному их количеству в танатоценозе, а является вторичным вследствие воздействия процессов механического разру-

шения, химического растворения или метаморфизации. Характер обычно передается графически (рис. 11).

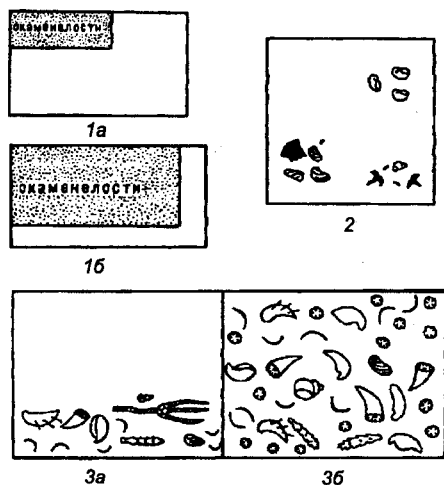


Рис. 11. Насыщенность, распределение и положение остатков организмов в породе (по Е. А. Ивановой, 1949; Московская синеклиза, средний карбон).

1 — насыщенность породы органическими остатками (схема): а — незначительная, б — значительная; 2-3 — распределение и положение остатков (характер захоронения): 2 — на поверхности прослоя песчаника (в плане), 3 — в толще слоя: а — в глине и мергеле (остатки приурочены к нижней части слоя), б — в известняке (распределение остатков равномерное, сохранность и ориентировка разнообразная, сортировка отсутствует).

Общий характер сохранности окаменелостей. Для выявления общего характера сохранности окаменелостей производятся следующие виды наблюдений.

1. Определяются типы посмертных остатков организмов и формы сохранности окаменелостей (табл. 7, 8).

2. Отмечается состояние поверхности окаменелости: свежая, выветренная (корродированная), иссверленная (со следами биоэрозии и биоповреждений), инкрустированная (со следами обрастания) и

Таблица 7. Основные типы посмертных остатков организмов

Субфоссилии (нефоссилизированные остатки — остатки организмов в четвертичных отложениях: 1) трупы мамонтов в вечной мерзлоте, трупы носорогов в озокерите, мумифицированные остатки позвоночных 2) остатки беспозвоночных (моллюски, членистоногие и др.) 3) остатки растительных организмов (споры и пыльца, плоды, семена, панцири диатомей и пр.)	Биофоссилии, или фоссилии в обычном понимании (ископаемые остатки, прошедшие фоссилизацию, т. е. окаменелости)		Хемофоссилии (ископаемые остатки наиболее устойчивых органических молекул)
	Эуфоссилии (собственно окаменелости)	Ихнофоссилии (ископаемые следы жизнедеятельности организмов)	
	Зоофоссилии (окаменелые остатки животных организмов)	Фитофоссилии (окаменелые остатки растений)	

т. д.; выявляются признаки пребывания костного материала на субаэральной поверхности (обычно для наземных организмов). Часто по данным признакам можно определить обстановку среды до захоронения остатков.

3. Изучается характер фоссилизации окаменелостей: первичность и вторичность минерального состава, характер и тип процесса диагенетических изменений (табл. 9).

Несмотря на мощное давление процессов фоссилизации на первичное органическое вещество, оно во многих случаях в том или ином виде сохраняется в ископаемом состоянии (табл. 10, 11).

При изучении характера фоссилизации остатков обращается

Таблица 8. Форма сохранности окаменелостей

Эуфоссилии	Ихнофоссилии
<p>I. Собственно остаток организма или его псевдоморфоза:</p> <p>а) полная сохранность — целый, неразобщенный скелет или основная его часть,</p> <p>б) неполная сохранность — разобщенные остатки скелета, определяемые фрагменты,</p> <p>в) неопределимый детрит</p> <p>II. Внешний отпечаток скелета или мягкого тела</p> <p>III. Ядро: наружное и внутреннее</p> <p>IV. Инклюдзы или включения в ископаемой смоле (янтаре)</p>	<p>A. Следы движения и остатки построек:</p> <p>1. Следы движения:</p> <p>а) внешний отпечаток</p> <p>б) наружное ядро</p> <p>2. Постройки (норы):</p> <p>а) внешний отпечаток</p> <p>б) ядро</p> <p>B. Следы функциональной деятельности организмов: яйца и яйцевые капсулы, копролиты позвоночных; гастролиты пресмыкающихся и птиц</p>

внимание на ту или иную деформацию их первичной формы или очертаний обусловленную горизонтальными или косыми тектоническими подвижками, либо давлением вышележащих осадков (рис. 12, 13).

Изучение особенностей фоссилизации и связанных с ней типов сохранности всегда важно, ибо не только уточняет процессы диагенеза вмещающих отложений, но и помогает выявить гетерохронное переотложение, распознать истинную природу органических остатков, подчас весьма своеобразных (подробнее о фоссилизации см. Янин, 1983).

4. Определяется сортировка остатков: по величине, форме или весу остатков, каким-либо специфическим элементам скелета; фиксируется также отсутствие сортировки.

5. Отмечается окатанность остатков. Изучение окатанности остатков особенно важно для выявления обстановки их захоронения, в частности, установления их переноса и общей гидродинамики среды.

При изучении степени окатанности скелетных остатков определяется коэффициент средней окатанности (в %) по методике, используемой при изучении осадочных пород. Наиболее простым и быстрым способом оценки формы остатков является глазомерный способ — по 4-х балльной стандартной шкале. Этот способ использован, например, Э. Ю. Марк-Курик при изучении окатанности кост-

Таблица 9. Основные процессы переработки захоронений остатков организмов при фоссилизации

Процессы	Органическое (ОВ) и минеральное (МВ) вещество
Тление и гниение	Распад ОВ с выделением газов в кислородной среде
Оторфенение	В условиях болот при недостатке кислорода распадаются неустойчивые соединения растительного ОВ, сохранения растительного ОВ, сохраняются лигнин, кутин, целлюлоза, сиберин, смолы, спорополленин (обычно образуются бурый уголь — лигнит)
Битуминизация	В условиях застойных вод континентальных или морских бассейнов при отсутствии кислорода из растительной и животной ткани преимущественно планктонных организмов образуется полужидкая однородная коллоидная масса керогена, богатая битуминозными веществами и обогащенная газами CH_4 , H_2S (сапропель)
Обугливание	В результате воздействия высокой температуры и большого давления со стороны вышележащих осадочных толщ на стадии метаморфизма с выделением летучих компонентов растительное вещество обогащается остаточным углеродом по линии: бурый уголь — каменный уголь — антрацит. При этом часто сохраняются фитолеймы по кутикуле, а также части стеблей, семена, стволы, плоды, споры и пыльца. Реже обугливается ОВ животного происхождения: хитин насекомых, ракообразных, граптолитов
Минерализация	Заполнение (пропитывание) тем или иным МВ различных пустот, пор или каналов в скелетных остатках. Пористость скелета может являться первичной (поры и каналы в стенке губки; поры в стенках раковины некоторых фораминифер или брахиопод), либо вторичной, возникающей вследствие разложения менее устойчивых ОВ во время захоронения или фоссилизации (поры и каналы в костной ткани после разложения мозгового вещества), очень мелкие полости могут возникнуть и в самом МВ скелета в результате распада органической матрицы. Минерализация — наиболее обычный способ окаменения костей позвоночных, приобретающих характер плотного и тяжелого образования, благодаря чему они и могут находиться в ископаемом состоянии длительное время
Замещение или образование псевдоморфоз	Наиболее распространенными являются кальцитизация, доломитизация, пиритизация, фосфоритизация, кремнеение, глауконитизация; при этом возникают фитоморфозы (по ОВ растений) и зооморфозы (по ОВ и МВ животных)

ных остатков рыб из девонских отложений Прибалтики (характер окатанности костей определяется визуально):

Таблица 10. Основные компоненты органических веществ, определенные в ископаемых остатках организмов

Геологический возраст	Биогенные компоненты	I	II	III	IV	V	VI	VII
		Коллаген Конхиолин Кератин Эластин Полипептиды Аминокислоты	Целлюлоза Хитин Пектин Ламинорин Сахара	ДНК, РНК Полинуклеотиды Пуриновые основания	Триглицериды Жирные кислоты Стероиды	Хлорофил Хлороры Порфины Споропопленин	Фитан Пристан	Лигнин Фенолы
Млн лет 225	D							
	N							
	P							
	K							
	J							
	T							
	P							
	C							
	D							
	S							
	O							
Млрд лет 570	ε							
	PR							
Млрд лет 2.6	AR							

Примечание: I — протеины, II — полисахариды, III — нуклеиновые кислоты, IV — липиды, V — пигменты, VI — углеводороды, VII — фенольные соединения.

Таблица 11. Основные типы ориктоценозов и их характерные особенности

Тип ориктоценоза	Характерные особенности ориктоценоза		
	Насыщенность породы	Распределение остатков окаменелостей	Посмертная ориентировка остатков
Рассеянный	Незначительная	Равномерное, неравномерное	Случайная или прижизненная
Пятнистый	Незначительная	Скоплениями в отдельных местах в виде гнезд и гроздьев	Случайная, упорядоченная
Ракушечная мостовая и ее разновидность ракушечная гать	Значительная, но отдельными горизонтами	Скоплениями по напластованию в виде маломощных горизонтов	Упорядоченная, выпуклой стороной разобщенных створок вверх и линейно вытянутых фоссилий
Конкреционный	Значительная, в конкрециях	Неравномерное, приурочены к конкрециям	Случайная, упорядоченная
Линзовидный	Значительная, в пределах линзы	Неравномерное, концентрированные скопления в виде линз, банок, биогермов	Случайная, упорядоченная
Пластовый	Высокая на значительном протяжении, нередко до 100%	Равномерное, концентрированное по всему слою	Случайная, упорядоченная

0 — угловатые, неокатанные (характерно присутствие острых краев);

1 — слабоокатанные (края выражены резко, но закруглены; острые углы отсутствуют);

2 — полуокатанные (края выражены слабо, имеют округлые очертания);

3 — хорошо окатанные (края различаются очень слабо).

И далее рассчитывается коэффициент окатанности костей по формуле:

$$\frac{n_0 \times 0 + n_1 \times 1 + n_2 \times 2 + n_3 \times 3}{\sum n} \times 25 = \rho (\%),$$

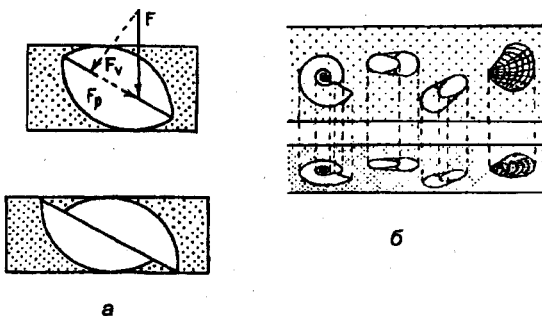


Рис. 12. Деформация раковин, вызванная уплотнением осадка. *а* — боковой сдвиг створок сочлененной раковины двустворчатых моллюсков; предпосылкой является захоронение раковины в косом положении к плоскости напластования; с увеличением веса вышележащих осадков происходит сдвиг в плане комиссуры. Параллелограмм сил показывает силу сжатия (уплотнения) — F , которая может быть расщеплена на компоненту F_v — вертикальную и компоненту F_p — параллельную плоскости комиссуры; F_p ответственна за боковой сдвиг (по М. Aberhan et al., 1991); *б* — изменение формы раковины моллюсков (аммонитов и двустворок) в зависимости от их положения в осадке (по В. А. Захарову, 1984).

где: $n_0 - n_3$ — количество костей с соответствующим баллом окатанности, \sum_n — общее количество изученных костей, ρ — средняя окатанность.

Распределение и положение остатков в породе. Наблюдения по распределению и положению остатков в породе имеют исключительно важное значение для выяснения типа местонахождения и характера пространственной ориентировки остатков, что в дальнейшем может быть использовано при реконструкции условий образования танатоценозов и осадконакопления в бассейне. Характер распределения окаменелостей в породе зависит, в первую очередь, от количества ископаемых остатков, динамики среды и скорости накопления осадков в момент формирования танатоценозов. Необходимо выяснить приуроченность остатков к определенным частям слоя (основание, середина, кровля) и их связь с какими-либо текстурными особенностями породы; отметить характер размещения остатков в породе, как общий, так и по каждой систематической

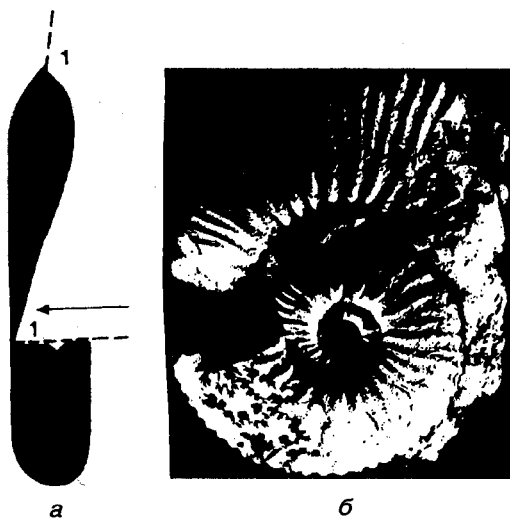


Рис. 13. Деформация раковины аммонита *Acanthoplites* sp., Мангышлак, песчаники верхнего анта. *а* — поперечное сечение раковины; 1 — телескопические швы, стрелкой показано направление давления, возникшего при уплотнении осадков и вызвавшего проседание жилой камеры, лишенной перегородок; *б* — раковина сбоку, основная ее часть с перегородками (собственно фрагмокон) не испытала деформации (коллекция И. А. Михайловой).

группе (рассеянное или скоплениями, групповое или концентрированное, прослоями или линзами и пр.).

Предложено несколько классификаций типов ориктоценозов остатков водных организмов применительно к конкретным объектам исследования. Например, при изучении каменноугольных и пермских угленосных толщ Кузнецкого бассейна с преимущественным развитием в ориктоценозе остатков двустворчатых моллюсков выделено шесть типов захоронения (рис. 14).

Изучение ориктоценозов беспозвоночных в морских нижнемеловых отложениях севера Сибири позволило выделить три группы типов захоронения: 1) ракушниковые скопления отдельных створок (гнездовидные, линозовидные, пластообразные, типа «ракушечная мостовая» и типа «роза»); 2) редко рассеянные по слою целые раковины или отдельные створки; 3) групповые скопле-

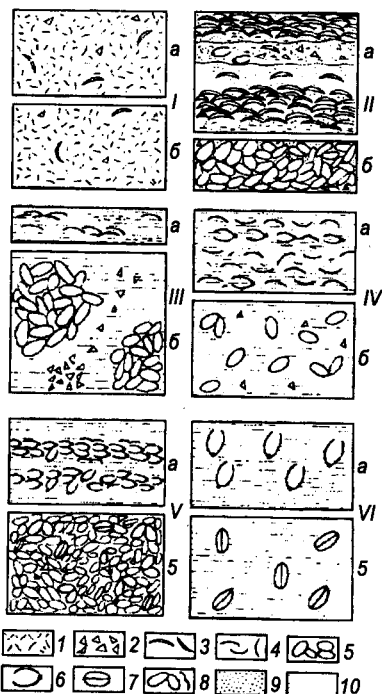


Рис. 14. Типы ориктоценозов двустворчатых моллюсков в верхнепалеозойских угленосных толщах юга Кузбасса (по Н. В. Ивановой, 1973): I — беспорядочный, II — ракушечная мостовая, III — пятнистый, IV — рассредоточенный, V — спорадический, VI — прижизненный (а — слой в разрезе, б — в плане); детрит: 1 — мелкий, 2 — крупный; створки: 3 — толстые, 4 — тонкие; 5 — створки и ядра со стороны боковой поверхности, 6 — сечение по линии высоты, 7 — сечение по линии длины; 8 — неразобщенные створки в плане и разрезе; 9 — песчаник и алевролит; 10 — аргиллит (положение знака — ориентировка остатков в породе).

ния. При характеристике донных сообществ поздне меловых морей юга Русской платформы предложена более сложная классификация типов захоронения двустворчатых моллюсков с учетом генезиса остатков: группа автохтонных захоронений — равномерно рассеянный, неравномерно рассеянный, ракушечная мостовая, гроз-

деобразный; банки, иммурационный; группа аллохтонных захоронений — гетеромерный, гнездообразный, концентрированный, полигенный, омнигенный, полимиктовый, конгломерат.

Под типом ориктоценоза следует понимать характер распределения окаменелостей в породе, т. е. их биостратонию — механическое соотношение остатков между собой и с породой. Все остальные особенности захоронения могут быть только дополнительными. При этом надо иметь в виду не только характер распределения остатков в конкретном образце породы или в слое, но и основной тип распределения окаменелостей во всей толще отложенных определенного генезиса. Естественно, в породах разного генезиса можно ожидать наличие различных типов ориктоценозов (см. табл. 11).

Ориентировка остатков. Изучение ориентировки окаменелостей — их пространственного положения в породе — является очень важной составной частью тафономических и палеоэкологических, а также комплексных палеогеографических исследований. Данные по ориентировке остатков используются при восстановлении условий захоронения, в частности, динамики среды, определении относительной глубины и характера движения водных масс в той или иной зоне бассейна, установлении береговой линии и вдольбереговых течений, в некоторых случаях при определении характера залегания пласта, первичного наклона слоев и крутизны склона погребенных структур (подробнее см. Янин, 1983).

В поле необходимо произвести возможно большее число азимутальных замеров остатков, определить основные типы их ориентировки, отобрать специальные замаркированные образцы породы, на поверхности которых имеются ориентированные остатки, а также провести наблюдения структурных и текстурных признаков породы, могущих помочь в интерпретации динамики среды и пр. Немаловажное значение имеет обнаружение признаков односторонней ориентировки следов жизнедеятельности и ориентированного роста обрастающих организмов, обусловленных реакцией животных на течения. Если участок породы с окаменелостями берется в качестве образца, то в таком случае не обязательно производить замеры всех остатков в поле. Достаточно сделать 2–3 замера, а остальные замеры, зная первичную ориентировку образца в обнажении, произвести в камеральной обстановке. Ориентировка образца отмечается прямо на нем маркировкой, например стрелкой,

означающей то или иное направление (обычно линию «север—юг»).

Для установления прижизненной ориентировки большинства прикрепленных, зарывающихся и всверливающих форм, а также некоторых типов посмертной ориентировки (например, типа ракушечной мостовой) обычно бывает достаточным обследование пласта в поперечном сечении (в плоскости кровля-подошва). При изучении ориентировки удлиненных остатков конической, веретеновидной, валикообразной и цилиндрической формы необходимо дополнительно установить их пространственное положение по отношению к странам света. Для этого исследуется поверхность напластования (верхняя или нижняя) и применяется горный компас.

Замеры пространственной ориентировки остатков во избежание ошибок производятся всегда одним и тем же способом. Техника замеров заключается в следующем. Удлиненные остатки с заострением на одном конце измеряют в одном направлении, обычно по острому концу, результаты при этом способе измерения всегда однозначны. Если оба конца остатка примерно одинаковы по форме, весу и размерам (отпечатки рыб, многие кости, фрагменты стеблей морских лилий, обломки древесных стволов и веток), то измерение направления длинной его оси можно произвести по любому его концу. В этом случае результаты замеров будут двузначными, отличающимися друг от друга на 180° . Во всех случаях измерений необходимо иметь в виду, что полученная ориентировка остатков не всегда будет отвечать их первичному положению на дне бассейна в момент захоронения, а может быть вторичной, обусловленной текучестью мягкого осадка или тектоническими подвижками.

При измерении ориентировки остатков на поверхности горизонтально лежащих или полого наклоненных пластов применяется горный компас. При этом в случае конусовидных остатков «север» компаса всегда однозначно направляется по линии от острого к тупому концу окаменелости. Для получения первичной ориентировки остатков на поверхности моноклинально залегающих пластов необходимо «снять» влияние тектоники.

Если результаты обобщения данных об однозначно ориентированных остатках дают четкую картину, то можно нанести их на схему или карту в виде простой стрелки или «лука со стрелой». Стрела в этом случае указывает преобладающее направление, а «лук» (дуга) — пределы колебания замеров. Если результаты замеров ориентированных остатков дают изменчивую картину, то их наносят на

круговую диаграмму для получения более ясного представления об общем направлении ориентировки остатков и для выяснения закономерности в ориентировке последних в разных точках района путем сравнения диаграмм.

Для построения круговой диаграммы (розы-диаграммы) можно воспользоваться трафареткой (рис. 15). Число окружностей на ней равно 10, каждое деление на радиусе соответствует числу замеров в выбранном масштабе. Отсчет замеров ведется не от центра круга, а от первой окружности. Радиусы проведены через 5° , все они объединены в интервалы по 30° , в каждом интервале выделен средний радиус (на трафаретке он выведен за пределы круга). На средний азимут и наносится согласно выбранному масштабу число замеров, приходящихся на соответствующий интервал азимутов. Нанесенные на средние азимуты точки соединяются ломаной линией. Площадь, ограниченную этой линией, можно для большей наглядности заштриховать. Ломаная линия должна от крайних средних азимутов подходить к центральному кругу по касательной.

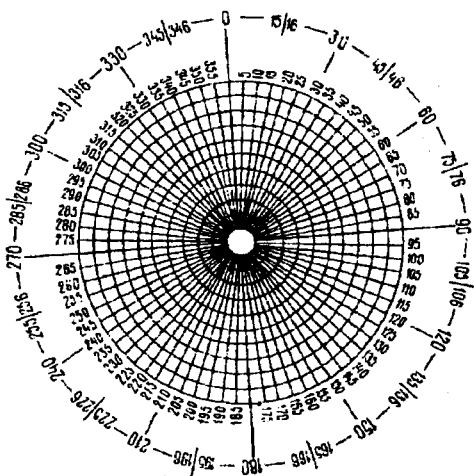
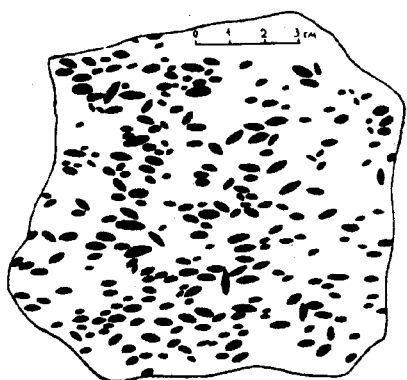


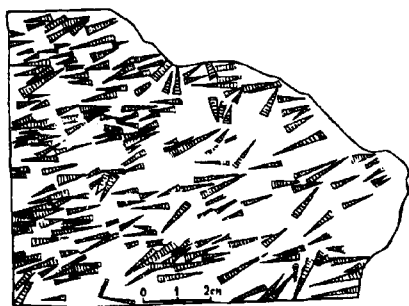
Рис. 15. Трафаретка для составления розы-диаграммы по ориентированным остаткам организмов.

При специальном изучении посмертной ориентировки остатков организмов в слое нередко удается определить характер поведения остатков в зоне волнения или донного течения, что проливает свет

на обстановку захоронения танатоценозов и может быть использовано при общих палеогеографических построениях (рис. 16–19).



а



б

Рис. 16. Ориентировка остатков организмов в зоне волнения: а—ориентированное расположение раковин фузулин в песчанике, совпадающее с направлением береговой линии стерлитамакского моря; нижняя пермь, фузулиновые известняки; Средний Урал, р. Бисерть (по А. В. Хабакову, 1962); б—тентакулиты, ориентированные волновым движением воды параллельно береговой линии; нижний девон, чортковский горизонт; р. Днестр, с. Костельники (по Б. Т. Янину, 1983).

Определение генезиса остатков в захоронении. От правильного определения происхождения остатков, встреченных в ориктоценозе, зависит точность дальнейшего палеоэкологического (в частно-

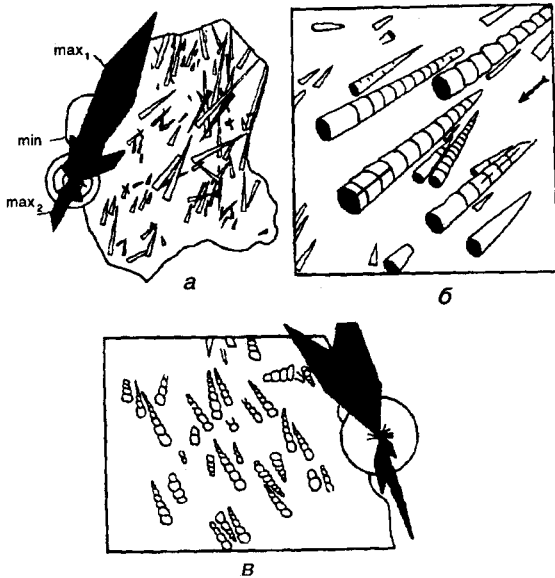


Рис. 17. Ориентировка конусовидных остатков организмов в зоне однонаправленного донного течения.

а — ориентировка ортоконических раковин головоногих; два противоположных максимума направлены параллельно основному вектору течения; max_1 ориентирован навстречу потоку, минимумы двусторонние, почти равные ($\times 0,5$); верхний девон, ФРГ, Рейнланд, район Биккен (по А. Н. Müller, 1976), *б* — ориентированные параллельно течению раковины прямых ортоцератид *Michelinoceras michelini*; силур, копанинские известняки; Чешская Республика, Лохков (по Г. Крумбигелю и Х. Вальтеру, 1980); *в* — ориентировка раковин гастропод; поток был направлен с северо-запада на юго-восток.

сти, палеобиоценологического) анализа, так как определение некоторых прижизненных группировок организмов палеоценоза ведется только по остаткам, захороненным на месте обитания (рис. 20).

Установление генезиса остатков организмов в местонахождении дает ключ к реконструкции обстановки его формирования и обстановки осадконакопления на определенном участке биотопа. По генезису ископаемые остатки организмов, находящиеся в ориктоценозе, мы подразделяем на три группы: автохтонные, субавтохтонные и аллохтонные (рис. 21, табл. 12).

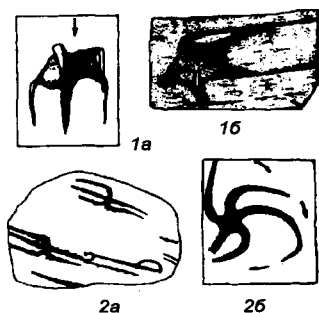
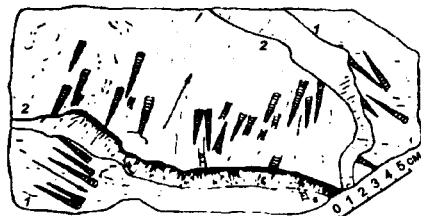


Рис. 18. Ориентировка тел офиур в зоне течения ($\times 1$).
 1—*Euzonosoma tischbeiniana*: а—с завернутыми на диск лучами по ходу течения; диск—точки, лучи: черный цвет—в нормальном положении, белый—завернутые вверх концы лучей; б—в положении «зонтика»: диск в перевернутом положении переносился течением, а опущенные концы лучей волочились по грунту, оставляя прямые борозды; 2—*Furcaster palaeozoicus*: а—с линейным расположением лучей, параллельным направлению течения (боковые лучи), отогнуты назад), б—со спиралевидно отогнутыми в одну сторону (по часовой стрелки) лучами под воздействием вихревого течения; 1-2: нижний девон, Бунденбахский сланец; ФРГ, Рейнланд, район Бунденбаха (по А. Н. Müller, 1983).

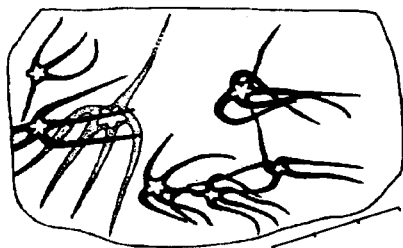
Признаки автохтонного захоронения. Автохтонным мы называем такое захоронение, в котором ископаемые остатки организмов находятся в прижизненном положении. Танатотоп остатков в этом случае тождествен биотопу существовавших организмов.

1. Остатки организмов находятся *in situ* и сохранили свою прижизненную ориентировку:

—цементно-прикрепляющиеся бентосные беспозвоночные на плотном субстрате дна (*hard ground*); сохраняется весь остаток (раковина, стебель с чашечкой, колония и др.) или базальная часть скелета (в случае морских лилий, некоторых баланид, нижние створки брахиопод или бивалий); наиболее часто в прижизненном положении захороняются колониальные рифообразующие организмы, участвующие в постройке биогермов и биостромов, и рифолюбы; автохтонными являются также те устричные, рудистовые и брахиоподовые банки, в которых раковины сохранили прижизненное положение; довольно распространенным является нахождение



а



б

Рис. 19. Разнонаправленная ориентировка окаменелостей, свидетельствующая о смене придонных течений.

а — ориентировка раковин *Tentaculites cartezii* на поверхностях двух смежных плиток песчаника: 1 — нижней, 2 — верхней (предполагаемые направления течений показаны стрелками); силур, песчаники Гаспе, Канада, штат Квебек, округ Гаспа; б — ориентировка лучей офиур *Furgaster palaeozoicus* на одной поверхности плитки, вызванная быстрой сменой течений (точками показана офиура, ориентированная течением; черным залиты офиуры, ориентированные противотечением); нижний девон, бунденбахский сланец; ФРГ, район Бунденбаха.

мелких роющих позвоночных в своих собственных норах-кротовинах;

— приклепляющие корнями (растения; ископаемые почвы в углях, пронизанные “корешками”-стигмариями палеозойских плауновидных; стоячие пни ископаемых лесов с сохранившейся корневой системой; остатки растений на корню в травертинах и в пепловых горизонтах) и “заякоривающиеся” в мягкий грунт корневыми выростами (губки, морские лилии) или “ножками” (якорные брахиоподы: довольно часты естественные ископаемые прижизненные крупировки, состоящие из многих экземпляров и имеющие одина-

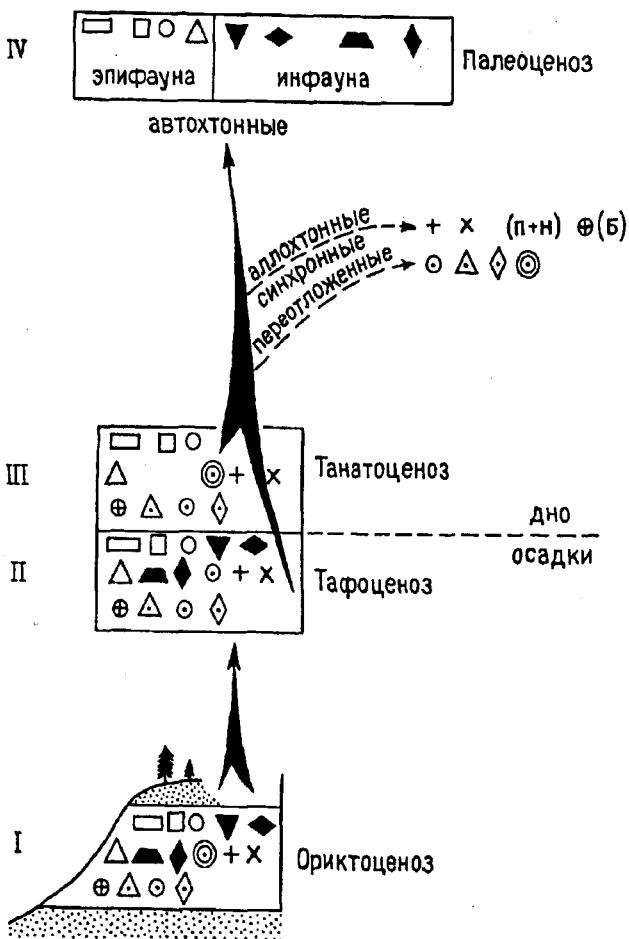


Рис. 20. Главные этапы тафономического и палеоэкологического анализа ориктоценоза (по В. Т. Янину, 1983).

I — изучение ориктоценоза, II — реконструкция палеотауроценоза и восстановление условий его формирования, III — реконструкция палеотанатоценоза, выяснение генезиса остатков, восстановление условий формирования танатоценоза; IV — реконструкция палеоценоза (выявление прижизненной, биоценотической, группировки донных форм) и восстановление образа жизни и условий существования организмов; знаками обозначены остатки организмов: светлые — эпифауна, черные — инфауна, с точкой в центре — перееотложенные, П+Н — планктон и нектон.

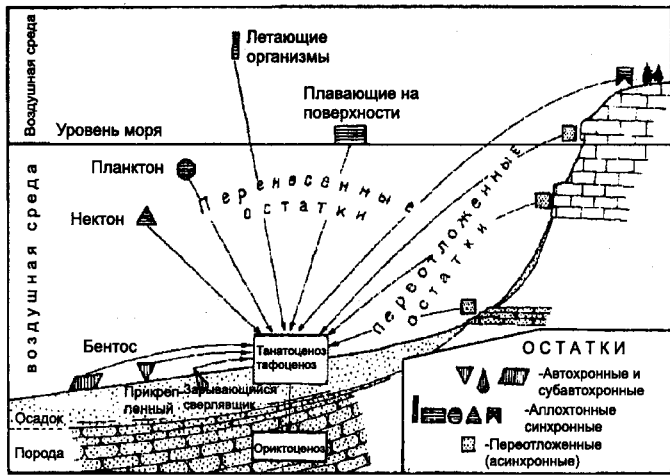


Рис. 21. Схема формирования захоронения из остатков организмов различного генезиса. Автохтонные и субавтохтонные остатки в случае значительного перепада осадков могут перейти в аллохтонные.

ковую ориентировку раковин макушкой вниз и как бы собранные вокруг одной точки);

— лежащие на мягком грунте неподвижные бентосные беспозвоночные (брахиоподы — продуктиды и др., двустворчатые моллюски — устрицы с грифоидным типом раковины), сохранившие обе створки и прижизненную ориентировку раковин: выпуклая створка внизу, плоская или вогнутая наверху;

— зарывающиеся в рыхлый грунт двустворчатые моллюски и некоторые брахиоподы, раковины которых имеют обе нераскрывшиеся створки и сохранили соответствующую ориентировку: двустворки — передним концом, а раковины *Lingula* — макушкой вниз; иногда от заднего конца раковины некоторых двустворок отходит обызвествленная трубка, предохранявшая сифон; нередко у зарывающихся двустворок сохраняется минеральная псевдоморфоза по связке, а створки остаются неразобщенными;

— сверлящие двустворчатые моллюски (камнеточцы) и обитающие в грунте десятиногие ракообразные, находящиеся в своих норах и туннелях; сами норы сверлящих моллюсков должны быть в автохтонном субстрате (на каменном морском дне, на ра-

Таблица 12. Основные признаки и особенности захоронений различного генезиса

Генетический тип остатков в захоронении	Переработка остатков		Перенос		Экологические группы организмов, остатки которых могут оказаться в захоронении
	Механическая	Биоэрозия, инкрустация	Небольшой	Значительный	
I. Автохтонный	в	в	—	—	Водные бентосные беспозвоночные: прикрепленные к дну, зарывающиеся, сверлящие, свободнолежащие; известкывыделяющие цианобионты и водоросли. Наземные — растения: пни с корневой системой; позвоночные: целые скелеты мелких роющих ископаемых тетрапод в норах-кротовинах
II. Субавтохтонный	сл	в	в	—	Водные беспозвоночные организмы — все бентосные формы. Наземные — стволы деревьев и целые скелеты позвоночных в отложениях болотного происхождения; трупы субфоссильных тетрапод в озокеритовых ямах, вечной мерзлоте
III. Аллохтонный	с	вс	вс	с	Водные организмы — нектонные (вс), планктонные (вс), бентосные (в). Наземные — растительные остатки (споры и пыльца, листья, плоды и стволы — вс), разрозненные кости позвоночных (вс)

Примечание: в — возможно, вс — всегда, с — сильно, сл — слабо.

ковине, в колонии или на другом остатке организма, цементно-приклепленного к дну); наиболее часты в органогенных постройках вследствие иммурации обрастающими организмами; надо только иметь в виду, что иногда пустующие норы сверлильщиков занимаются другими организмами (колонистами).

2. Следы жизнедеятельности организмов находятся, как правило, *in situ*; большинство следов хождения, ползания, зарывания и сверления являются автохтонными, за исключением тех случаев, когда они вымыты из вмещающих отложений или заключены в переотложенные желваки (чаще всего фосфоритовые), валуны и глыбы.

Признаки субавтохтонного захоронения. Субавтохтонным мы называем такое захоронение, в котором ископаемые остатки находятся на месте обитания организмов, но не доказано их прижизненное положение. При этом танатотоп или T-ареал полностью или частично совпадает с биотопом. Переработка, в том числе переориентировка остатков может быть, но незначительная. При субавтохтонном захоронении:

— имеется соответствие между жизненной формой ископаемого донного организма или экологическим типом комплекса бентосных организмов и фациальным типом породы: нахождение тонкораковинных ползающих и зарывающихся двустворчатых моллюсков и лежащих и зарывающихся брахиопод, зарывающихся морских ежей, ползающих офиур и т. д. в тонкозернистых осадках. При этом прижизненная ориентировка может не сохраниться, так как остатки могут испытать небольшое перемещение. Наибольшее соответствие для водных бентосных организмов будет наблюдаться в случае их обитания в относительно спокойных зонах морей и озер. Классическим примером такого соответствия служит комплекс тонкораковинных и малорослых двустворчатых моллюсков, приуроченных к тонким микрослоистым спириалисовым глинам миоцена, накопивавшихся в нижнесублиторальной и эпибатиальной зоне открытого моря. В некоторых случаях такое соответствие отмечается и для наземных организмов (остатки летающих мышей в осадках пещер; крупные остатки растений в торфе и автохтонных углях, сформировавшихся на месте произрастания древесных пород); разрозненные остатки (ветви, листья, семена) высокогорной или склоновой растительности в травертинах; целые скелеты ископаемых тетрапод в торфе (организмы утонули в болоте в местах водопоя), трупы субфоссильных позвоночных в озокеритовых ямах и вечной мерзлоте; мумифицированные трупы в песках с эоловой слоистостью (погибли во время песчаной бури) и др.;

— отсутствуют какие-либо следы выборочности по захоронению между особями одного вида и между представителями разных

групп бентосных организмов (при этом наблюдается совместное нахождение остатков особей вида на разных стадиях индивидуального развития);

— остатки зарывающихся организмов находятся в осадке, пронизанном норами (например, клешни и панцири десятиногих ракообразных в песчанике, содержащем ядра нор и ходов, в которых они обитали);

— отсутствуют следы механической переработки остатков организмов: сортировки, окатанности и упорядоченной ориентировки (за исключением прижизненной); но возможны биоэрозия и коррозия скелетных образований, а также их расчленение на более мелкие части, но находящиеся рядом с основным скелетом, сохранившимся в прижизненном положении (фрагменты чашечки и рук морской лилии вблизи места прикрепления стебля к субстрату).

Некоторая часть остатков в субавтохтонном захоронении имеет прижизненную ориентировку, но она может оказаться и случайной.

Признаки аллохтонного захоронения. Аллохтонным мы называем такое захоронение, в котором остатки организмов перекрылись осадком не на месте обитания, а претерпели значительное перемещение. Танатотоп может совпадать с биотопом лишь частично. К аллохтонным элементам мы относим также и переотложенные формы. При аллохтонном захоронении:

— наблюдается несовпадение обстановок обитания организмов и захоронения их остатков: а) находки остатков наземных форм позвоночных, насекомых, моллюсков, растительных остатков в морских отложениях и, наоборот, морских организмов — в континентальных осадках; б) накопление в морских осадках остатков тех организмов, которые при жизни не были непосредственно связаны с дном бассейна (планктон, псевдопланктон, нектон);

— отсутствует соответствие между экологическим типом водных бентосных ископаемых организмов и фациальным типом породы (например груборебристые раковины в тонких глинах);

— отсутствует соответствие между жизненными формами водных организмов, принадлежащих к разным группам (например, остатки глубоководных и мелководных организмов, встреченных вместе);

— имеются следы интенсивной механической переработки: фраг-

ментарность, окатанность, отсортированность по величине, возрасту особей, скульптуре, плавучести, отдельным створкам и т. д. и биотического влияния: исверленность и обрастание со всех сторон, что свидетельствует обычно о длительном перекачивании остатка по дну;

— наблюдается упорядоченная ориентировка остатков неприкрепленных организмов: “ракушечная мостовая”, ракушечная гать, волноприбойные валики, однонаправленная азимутальная ориентировка (рис. 22);

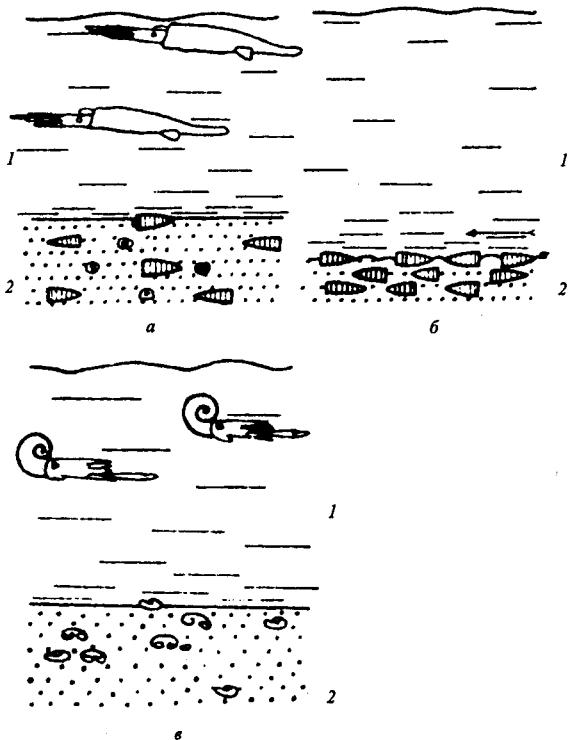


Рис. 22. Гипотетическая модель формирования ископаемых популяций из единого стада мезозойских головоногих (а — белемнитов, в — аммонитов) и захоронение ростров белемнитов после размыва (б).

1 — вода; 2 — донные осадки; стрелкой показано направление течения.

— среди неприкрепленных организмов распространено внедрение одних остатков в полости других (раковины или створки вложены одна в другую);

— остатки беспозвоночных встречены отдельно от их следов жизнедеятельности (двустворки-литофаги вне своих нор);

— остатки организмов находятся в переотложенном состоянии (см. ниже);

— коренная вмещающая порода несет особые текстурные признаки, свидетельствующие о высокодинамичной обстановке осадконакопления (косая слоистость, волновая рябь и др.).

Ориктоценозы могут состоять из остатков одного генезиса (монокенные). Среди первых наиболее часты аллохтонные захоронения (например, глобигериновые илы на подводных возвышенностях в океане). В подавляющем же большинстве случаев палеонтологи имеют дело с ориктоценозами, состоящими из гетерогенных элементов. Как правило, на фоне доминирующих остатков одного генезиса отмечается присутствие того или иного количества остатков другого. Возникают смешанные комплексы остатков: например на фоне субавтохтонного комплекса остатков (тонкораковинных и мелких двустворчатых моллюсков в глинах) примешиваются аллохтонные элементы (раковинки планктонных птеропод).

Признаки переотложения окаменелостей. Явление переотложения остатков организмов может выражаться в самых разнообразных формах. При тафономическом анализе очень важно установить способ переотложения окаменелостей, т. е. определить генетический тип переотложения. В настоящее время используются некоторые общие критерии для определения этого явления.

1. Стратиграфические критерии:

— резкое возрастное несоответствие между окаменелостями из одного слоя: на фоне окаменелостей одного облика присутствуют формы иного, более древнего или более молодого облика, или даже экзотические элементы; наблюдается смешение форм из различных биозон. Чем меньше амплитуда стратиграфического интервала между горизонтом, из которого происходят переотложенные окаменелости, и отложениями, где они находятся во вторичном залегании, тем труднее распознавать факт переотложения;

— обратная последовательность в нормальном разрезе микроостатков, иногда многочисленных, на фоне закономерно изменя-

ющегося во времени комплекса форм, находящихся в первичном залегании;

— резкое сокращение мощности, наличие поверхностей размыва — эти косвенные признаки предполагают появление переотложенных окаменелостей.

2. Тафономические критерии:

— редкость находок, часто экзотичность, малочисленность отдельных форм, представленных дезинтегрированными остатками;

— разный характер сохранности остатков; как правило, переотложенные остатки отличаются от “инситуных” цветом, другим характером минерализации и кристаллизации, большей степенью коррозии и биоэрозии, окатанности, отсортированности, фрагментарности, иногда наличием корочки выветривания и пр. Однозначное использование этого критерия осложняется тем, что переотложенные остатки иногда могут иметь лучшую сохранность, нежели “инситуные” окаменелости, если они представлены, например, более толстыми, массивными и устойчивыми скелетными образованиями;

— наличие во вмещающей толще (цементе) вокруг глыбовых включений ореола из остатков, которые встречаются в самих глыбах и обломках.

3. Литологические критерии:

— присутствие в слое обломков осадочных пород, содержащих разновозрастные комплексы окаменелостей, чаще всего в галечниках, базальных, конгломератовых и валунных горизонтах; иногда такие обломки находятся в несвойственной им фациальной или тектонической обстановке, представляя собой экзотические включения (ледниковые и тектонические отторженцы, оползневые блоки, ксенолиты в лаве, сопочная брекчия и т. п.). Необходимо при этом иметь в виду, что глыбы с окаменелостями могут быть с одной стороны, синхронными с вмещающими породами (в случае накопления, например в подошве склона продуктов абразии органогенных построек), а с другой стороны, окаменелости, заключенные в глыбах другого возраста и освобожденные из нее в результате их разрушения, могут попасть в цемент вмещающих отложений;

— отличный от вмещающих отложений слоя литологический состав породы, сохранившейся внутри окаменелости.

Типы генетических классификаций местонахождений. От правильной расшифровки генезиса местонахождений в большой степени зависит реконструкция обстановки, в которой происходи-

ло накопление скелетного материала, т. е. обстановки седиментации. В литературе различными авторами предложено два варианта классификации местонахождений: морфологические и генетические классификации. В основу морфологической классификации обычно закладываются биостратомические признаки, касающиеся типизации характера распределения окаменелостей в породе (см. табл. 11, рис. 14).

При разработке генетических классификаций учитываются общая обстановка седиментации и аккумуляции остатков, характер переноса и сортировки материала по степени удаленности захоронения от места обитания организмов, фациальный характер отложений и др. Все эти критерии несут генетическую информацию. Рассмотрим некоторые примеры классификации местонахождений по генетическому признаку.

А. Зейлахер (1970) местонахождения наземных и водных организмов объединил в две группы:

I. Местонахождения — концентраты (скопления расчлененных скелетных образований):

— конденсированные: концентрация остатков происходит при отсутствии или низкой скорости осадконакопления (горизонты конденсации);

— россыпные: концентрация остатков обусловлена процессами сортировки (костная брекчия, русловые отложения);

— ловушки-концентраты: образуются в результате заполнения полостей (карстовых расселин, нор зарывания).

II. Местонахождения — консерваты (скопления цельнокостных остатков, нередко сохраняющих органическое вещество):

— стагнаты: осаждение и концентрация остатков в анаэробных условиях (сапрпель, черные сланцы, литографские сланцы);

— обрушения: консервация остатков обусловлена их быстрым захоронением в осадке, отложенном в восстановительной среде (фашия органического ила, например, гунсрюкские сланцы);

— ловушки-консерваты: образуются при быстром погребении остатков в консервирующей среде (в торфе, янтаре).

А. Б. Юрген (1977) также выделяет группы (А, Б) и типы местонахождений. Захоронения группы А образовались при значительном влиянии переноса и сортировки; она подразделяется на типы: А1 — накопление остатков в условиях переноса и сортировки в водной среде и А2 — перенос и накопление остатков при воз-

действии хищников и падалеедов. Захоронения группы Б образовались без значительного влияния переноса и сортировки; типы: Б1 — накопление остатков вследствие массовой гибели организмов в самом бассейне или в непосредственной близости от него (накопление трупов в стоячих водоемах, торфяных озерах, лагунах и др.); Б2 — накопление остатков в ловушках (погружение трупов в консервирующую среду: озокерит, торф, песок-плавун; падение мелких животных в полости стволов сигиллярий, находившихся в полузатопленном состоянии «на корню»).

В. Г. Очев по обстановкам захоронения выделяет тафономические типы местонахождений: прибрежно-морской, субаквально-дельтовый, субаэрально-дельтовый, аллювиальный русловой, аллювиальный прибрежно-пойменный, плювиально-поточковый, озерно-прибрежный, побережий, пересохших водоемов.

ТЕРМИНЫ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОДЕРЖАНИЯ

4.1. Термины биоэкологического содержания

В палеоэкологии и тафономии используется большое число терминов для характеристики сообществ древних организмов. Чаще всего они образуются путем дополнения нового слова к корню «ценоз» — сообщество. Как известно, под биоценозом понимается совокупность организмов, населяющих участок суши или водоема, которая характеризуется определенными исторически сложившимися отношениями между индивидами и их группировками и наличием установившихся закономерностей с абиотическими факторами участка обитания или биотопа и упорядоченной структурой: пространственной, видовой и трофической. Для обозначения реконструируемого древнего сообщества, обитавшего на определенной части древнего бассейна или суши, используются термины «палеоценоз» и «палеобиоценоз». При рассмотрении статуса помертных остатков, находящихся на разных стадиях перехода в ископаемое состояние (т. е. на разных уровнях тафономического цикла по линии танатоценоз — тафоценоз — ориктоценоз) или при восстановлении условий формирования сообществ термин «ценоз» чаще понимается как общность, общий комплекс. Так Л. Ш. Давиташвили (1964) рассматривал сообщество смерти как танатоценоз. Р. Ф. Геккер (1957) применяет термины «танатоценоз», «тафоценоз», «некроценоз» с оговоркой, что «словом сообщество обозначаются различные группировки исключительно мертвых организмов или смешанные группировки из остатков мертвых организмов и разъединившихся частей живых организмов». В таком смысле указанные термины используются большинством авторов в палеоэкологии, тафономии, палеобиогеографии. В последние годы появились публикации, авторы которых предлагают заменить

указанные выше термины на новые. Так, В. А. Собецкий (1983) использовал термин «танатомасса» вместо термина «танатоценоз» и «ориктомасса» вместо термина «ориктоценоз». Б. С. Соколов и Ю. И. Тесаков (1986) вводят термин «таксоцен» для составной части древнего сообщества, представленной таксонами какой-либо группы организмов.

В палеоэкологических работах часто используются также термины экологических дисциплин (аутэкологии, синэкологии, биоценологии, глобальной экологии). Рассмотрим некоторые из них.

Некроценоз. Предложен для обозначения комплексов отмерших современных организмов болот. Так, В. Штейнке понимал под некроценозом скопления организмов современных торфяников. Затем Э. Васмунд и ряд других палеонтологов использовали термин для характеристики автохтонных танатоценозов. Все же большинство биологов понимают под некроценозом любое сообщество мертвых тел современных организмов.

Тафоценоз. Предложен В. Квенштедтом в 1927 г. для названия остатков организмов, погребенных в осадке.

Липтоценоз. Использовал Л. Ш. Давиташвили в 1945 г. для обозначения скопления любых остатков (тел, их частей, скелетов) и следов жизнедеятельности погибших организмов независимо от места их накопления. По качественному представительству элементов, составляющих остатки, выделяются три группировки: некроценоз (см. выше), мероценоз и ихноценоз.

Мероценоз (синоним — псевдоценоз). Термин биологический и используется для обозначения скопления остатков живых особей, отделившихся в результате циклически повторяющихся жизненных процессов (линьки, смены зубов, рогов, опад листьев и др.): панцирей, волос, рогов, копыт, зубов, перьев, листьев, плодов, шипов, спор, пыльцы). А. Мартинсон предложил для таких скоплений термин «псевдоценоз». В. В. Друщиц в целях большей детализации ввел термин «паланоценоз» для обозначения скоплений спор, пыльцы, «плантоценоз» для скоплений листьев, веток, корней, «карпоценоз» для скоплений плодов, «диатомоценоз» для скоплений диатомей, «артроподоценоз» для скоплений покровов и их частей членистоногих.

Ихноценоз. Введен Л. Ш. Давиташвили в 1945 г. для обозначения скопления разнообразных следов современных и древ-

них организмов. Применяется очень широко. В. В. Друщиц назвал окаменелости-следы *ихнофоссилиями*.

Ориктоценоз. Введен Л. Ш. Давиташвили в 1945 г. для характеристики комплекса всех ископаемых остатков животных и растений (фоссилий), обнаруженных в местонахождении. По В. В. Друщицу — это комплекс биофоссилий в породе.

4.2. Термины палеосинэкологического содержания

Применяются при наличии возможностей восстановить или предположить по сохранившимся в породе фоссилиям индивидуальные прижизненные или биоценогические связи организмов, обитавших на конкретных участках палеобассейна (палеобиотопах) или реконструировать часть палеопопуляций, входивших в древний биоценоз.

Р. Ф. Геккер использовал термин «биоценоз» в палеоэкологии и предлагал выделять в его составе ассоциации древних видов. Однако подобное понимание древних сообществ не находит поддержки среди большей части палеонтологов.

Палеобиоценоз. Введен С. В. Максимовой в 1941 г. для обозначения прижизненных сообществ, захоронившихся на месте обитания, за исключением бесскелетных, не сохранившихся животных, хотя могут присутствовать их отпечатки и следы.

Палеоценоз. Термин введен Р. Л. Мерклиным в 1949 г. вместо термина «палеобиоценоз» для обозначения группировки древних гидробионтов одного биотопа, составляющей часть донного биоценоза, сохранившуюся в ископаемом состоянии. Данный термин, как правило, не используется для характеристики комплексов планктонных организмов. Иногда его понимают в качестве младшего синонима термина «палеобиоценоз».

Изопалеоценоз. Введен Р. Л. Мерклиным для обозначения параллельных сообществ в применении к древним донным гидробионтам, основанных на соотношениях жизненных форм, характерных для определенных типов обобщенных биотопов. Термин аналогичен биологическому термину «изобиоценоз» для сообществ донных организмов, сходных по биотопам и соотношению жизненных форм (параллельное сообщество).

Таксоценоз. Предложен Х. М. Саидовой в 1966 г. для обозначения «совокупности организмов, относящихся к определенной систематической группе и играющих доминирующую роль в биоценозе». Для современных бентосных фораменифер выделено три разновидности термина: ордероценоз — для доминирующего отряда; фамилиценоз — для доминирующего семейства; геноценоз — для доминирующего рода. В последнем случае название таксоценоза дается по одному — двум родам.

Комплекс форм. Используется в практике палеонтологических работ для обозначения встреченных совместно в местонахождении и в разрезе остатков организмов предположительно относимых к членам единого ископаемого биоценоза. По смыслу данное название близко к термину «ориктоценоз».

ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ НАЗЕМНЫХ И ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

5.1. Фоссилизация и деструкция растительных остатков

Громадное количество растений как наземных, так и водных, отмирая целиком или частично, разрушается без видимого остатка, и только очень малое число растений или растительных частей попадает в такие условия, в которых они продолжают сохраняться в течение целых геологических периодов, т. е. переходят в ископаемое состояние.

Растения или их части, заключенные в толще земной коры, иногда не сохраняются в неизменном состоянии, за исключением некоторых частей, минерализованных еще при жизни (диатомные, известковые скелеты багряных и зеленых водорослей и др.). Однако и последние, в той или иной степени, испытывают химические изменения, замещения или перекристаллизацию. При этом панцири диатомовых из кремнекислого органического соединения переходят в кремниевую кислоту, в других случаях они превращаются в углекислый кальций. Заключенные в горных породах, а также в торфе и иле остатки растений претерпевают изменения в различных направлениях в зависимости от условий фоссилизации. Темпы этих изменений также чрезвычайно различны. Иногда от вещества растения, заключенного в горной породе даже в слоях неогенового возраста не остается не только никакого органического вещества (остатка), но даже следов какого-либо видоизменения окружающей среды (окраска породы). Единственным признаком того, что здесь было когда-то заключено растение или его часть, является его след или отпечаток на породе. В других случаях встречаются обугленные остатки растений или остатки растений в окаменелом виде, а часто — всевозможные комбинации этих способов сохранения.

5.2. Изменение растительного вещества

В природе ежегодно отмирает громадное количество растительного вещества в виде целых растений и их частей. Много растительного вещества съедается животными и вступает в дальнейший круговорот уже в виде продуктов переработки животным организмом. Большинство погибших растений или их частей (листьев, веток, стеблей, стволов) разрушаются без остатка. Лишь немногие растения или отдельные их части, попадая в воду и будучи перенесенными ею, затем отлагаются на дне водоемов, постепенно или немедленно покрываются осадками в виде ила или песка. Эти осадки в процессе фоссилизации превращаются в горные породы. В других случаях растительные частицы покрываются наносами прямо на суше; иногда сами растения, накапливаясь в виде торфа, образуют горную породу. Во всех этих случаях разложение растительного вещества протекает различно.

5.3. Формы растительных остатков

Все растительные остатки резко распадаются на две категории. К первой относятся те, у которых в том или ином виде сохраняется само вещество растения, позволяющее распознать анатомическое строение. Ко второй категории относятся остатки, представляющие только следы растений в разной форме — отпечатки, пустоты, выполнения и др. Эти формы растительных остатков зависят как от очертаний, величины, строения, состава, плотности и стойкости самого растительного объекта, так и от условий фоссилизации (т. е. доступа воздуха, плотности, проницаемости и состава окружающих пород, циркуляции растворов, температуры, давления и многих других факторов). Остатки первой категории, или остатки вещества растений, проявляются в двух формах. Если не наступит минерализация растительного вещества и растительные остатки обуглились и почти сохраняют свой первоначальный вид или превращаются в углистую корочку или пленку, то такие растительные остатки можно назвать фитолеймой (от греческого «фитос» — растение и «лейма» — остаток).

Очень слабо измененные растительные остатки такого рода (например, шишки хвойных, семена, орехи, древесина) называются субфоссилиями, полуископаемыми. Слабо измененные части расте-

ний, согласно А. Н. Криштофовичу, можно назвать ксилофитолеймами, более обугленные — антракофитолеймами. Такие фитолеймы, скапливающиеся в больших количествах, образуют каустобиолиты, или горючие ископаемые, например, торф, лигнит. Типичными фитолеймами являются споры и пыльца, сохранившиеся в горных породах. Однако иногда и листовые остатки дают хорошие фитолеймы, напоминающие гербарный материал, плохо высушенный и побуревший. Обугленные фитолеймы, чаще всего представляющие остатки хвойных, саговниковых, беннеттитов, гинкговых и птеридоспермов, найдены во многих отложениях мезозойского возраста и многих стран.

Растительное вещество фоссилизуется, подвергаясь воздействию циркулирующих минеральных растворов, замещаясь кальцитом, доломитом, кремнеземом (кварц или опал), бурым железняком, пиритом и др. В некоторых случаях в районе горячих ключей быстро окаменевают даже еще стоячие стволы современного леса. Особенно интенсивно окаменению подвергается древесина, часто в виде целых крупных стволов. Значительные скопления таких стволов образуют «окаменелые леса». Окаменение происходит в условиях засушливого климата и близкого проявления вулканизма. Окременению могут подвергаться не только крупные стволы деревьев, но и мелкие веточки, черешки листьев и даже сами листья.

Ко второй категории растительных остатков относятся следы растений в виде плоских отпечатков листьев, пустот в породе от крупных растительных объектов, слепков внутренних полостей самих растений (стебли членистостебельных растений, соломины злаков и др.), пустот в плодах.

Отпечатки растений возникают в различных водных бассейнах — в иле или песке заливов, озер, лагун, тихих плесов и заводей, в дельтах рек, в известняках и других породах морского происхождения, так как растительные остатки уносятся течениями далеко в море.

Особым типом сохранения является консервация растительных частиц в ископаемой смоле — янтаре, где от них остаются лишь пустоты, воспроизводящие их форму, сохраняющие на стенках лишь примазку углистого вещества.

Следует отметить, что представители флор сохранились в геологических образованиях далеко не равномерно. Мы имеем сохранившиеся, главным образом гидрофильные и мезофильные фло-

ры в ущерб ксерофильным, флоры побережий и болот — в ущерб горным, остатки деревьев, сбрасывающих массы листьев, в ущерб остаткам трав, гнивающих на месте.

5.4. Тафономический и фитоценотический анализ местонахождений

Сущность палеоэкологического подхода к изучению древних растений состоит в следующем: несмотря на то, что палеофитолог имеет дело лишь с остатками растений в породе, очевидно, что в прошлом эти растения образовывали древние растительные сообщества. Последние находились во взаимодействии со средой обитания, представляли сложные природные системы. Задача палеоэколога — путем комплексного изучения фитоориктоценозов раскрыть содержание древних экосистем, установить коррелятивные связи в ряду тип фитоориктоценоза — литогенетический тип породы — тип древней растительности — тип палеоландшафта.

Экологические связи растительности с условиями на месте их произрастания составляют естественную закономерность, действительную как для современности, так и для древних геологических эпох. Однако если индикаторная способность современных растительных сообществ, как правило, очевидна, то установление связей фитоориктоценозов с условиями обитания вызывает трудности, так как в процессе захоронения эти связи существенно нарушились.

Разные авторы, стремясь подчеркнуть комплексный характер современных палеоэкологических исследований, дают различное определение своему подходу к работе. Фациально-палеоэкологический метод более точно передает сущность исследований, отражая их комплексный характер; он подходит к изучению органических остатков и вмещающих пород с точки зрения условий накопления осадков и условий существования древних организмов. При этом, с одной стороны, упоминается фация как седиментационная обстановка прошлого, а с другой — исследование сообществ для реконструкции древних экосистем.

Наибольший вклад в тафономическое направление палеоботанических исследований внес Г. П. Радченко, разработавший комплексный литолого-тафономический метод. Основным назначением этого метода является выяснение особенностей переноса и захоронения растительных остатков в различных фациальных обстановках,

установление связей между фациальными типами осадков и типами группировок растительных остатков.

Фитоориктоценоз, по Г. П. Радченко, — это ископаемый комплекс растительных формаций, существовавших в момент формирования данного местонахождения. По существу, фитоориктоценоз представляет собой совокупность растительных остатков, содержащихся в месте нахождения. Фитоориктоценоз, по словам Е. М. Маркович, является палеонтологическим «содержанием» местонахождения. Радченко отмечает, что видовой состав в не меньшей степени, чем тафономические особенности, определяется фациальными условиями и, следовательно, также является одним из признаков отложений.

Изучение местонахождений и фитоориктоценозов дало возможность палеонтологам выявлять приуроченность определенных растительных остатков к различным по литологическому составу и фациальным условиям осадкам, проследивать последовательное изменение характера накопления растительного материала по разрезу.

Палеоэкологическое и палеоландшафтное направление тафономических исследований. Дальнейшее углубление тафономических исследований связано с развитием палеоэкологического и ландшафтно-экологического направлений в палеонтологии. В соответствии с основными направлениями экологических исследований применяют аут- и синэкологический подход к анализу ископаемых остатков растений. Задача аутэкологических реконструкций — по адаптивным особенностям анатомо-морфологического строения отдельных органов древних растений восстанавливать характер растительных форм и условий их существования. Однако понимание приспособительного значения того или иного признака встречает подчас большие трудности. Так, С. В. Мейен (1987), анализируя морфолого-анатомические особенности современных и древних растений, обращает внимание на то, что признаки, обычно трактуемые как свидетельства обитания в засушливых условиях (мелколистность, опушение, утолщение кутикулы, образование воскового налета, погружение устьиц и т. д.) в очень многих случаях определяются не сухостью местообитания, а избытком солнечного освещения. Иными словами, ксероморфные структуры можно интерпретировать как гелиоморфные.

Синэкологические реконструкции строятся на базе анализа ком-

плекса литофациальных и тафономических признаков фитоориктоценозов, отражающих структуру целых экосистем — древних растительных сообществ.

Важным аспектом палеосинэкологических реконструкций является реконструкция сопряженного ряда растительных сообществ, закономерно сменяющих друг друга по профилю. Для обозначения подобных экологических рядов В. А. Красилов вводит термин «катена». По словам этого автора, «катена» — одно из фундаментальных понятий палеоэкологии растений, имеющее большое значение для палеогеографии и стратиграфии.

Захоронение. Чтобы выяснить генезис захоронений, нужно знать источник растительного материала, средство доставки его в то место, где он может оказаться включенным в толщу осадков, способ фоссилизации и характер ландшафта, на фоне которого все это происходило. В результате можно получить представление о том, как соотносится скопление остатков в захоронении с материнской растительностью.

Можно представить себе два варианта захоронения: наземные органы должны быть погребены в толще осадка, тогда как подземные органы погребены уже заживо. Захоронение сводится к погребению корнеобитаемого слоя. Оно происходит как в кластических, так и в более или менее чистых биогенных осадках, состоящих из остатков самих растений. Вертикальные стволы могут быть захоронены в прижизненном положении. Остатки растений, переносимые водой или ветром вместе с кластическим материалом, сами выступают в роли седиментационных частиц. Остатки, приуроченные к кровле слоя или образующие биогенный слой, отложились во время седиментационной паузы. Остатки, вымытые извне, обычно моложе слоя, в котором их находят.

Материал. Растение может попасть в захоронение целиком или по частям вследствие прижизненной или посмертной дезинтеграции. Прижизненная дезинтеграция является особенностью растений, связанной с невысокой целостностью организма. Можно различать две формы прижизненной дезинтеграции: травматическую (под действием ветра, ливней или вредителей, например, опадение хвои, пораженной грибами) и физиологическую, или функциональную. К последней относится отделение некоторых органов растения, а именно:

- а) ассимилирующих (в сезонном климате опадение листьев и

кору у ксерофитов, однолетних побегов, служит для защиты от высыхания, листья субтропических зеленых растений опадают в возрасте 3–4-х лет);

б) связанных с репродукцией (ветки некоторых деревьев, ломкие побеги мхов и др., специальные органы размножения — выводковые тельца мохообразных, изоспоры, мегаспоры, семена, плоды и аналогичные им структуры, а также органы, обеспечивающие фертилизацию — микроспоры, пыльца);

в) выполнивших свое назначение (через некоторое время после опыления дезинтегрируются венчики цветков. Пустые стробилы голосеменных сбрасываются целиком или распадаются на части).

В результате посмертной дезинтеграции фоссилизуются дисперсные кутикулы листьев, семезачатки, антеридии мохообразных и другие мелкие объекты.

Вероятность захоронения зависит от количества остатков, а последнее — от размеров растения и функциональных приспособлений. Сезонный листопад сильно увеличивает вероятность захоронения. Огромные скопления листьев глоссоптерид в палеозое южного полушария, кордаитов в палеозое и чекановские в мезозое Северной Азии, вероятно, связаны с сезонным опадением листьев и брахибластов.

Захоронение на месте произрастания (in situ). Существуют две принципиально различные возможности захоронения на месте произрастания. Первая связана с почвообразованием, вторая имеет место при катастрофически быстрой аккумуляции кластических остатков.

Подземные органы чаще всего сохраняются в корнеобитаемых слоях мангровых болот, а также пресноводных болот и маршей. В подавляющем большинстве случаев вертикальное положение ствола — верный признак захоронения на месте произрастания. Быстрая седиментация может быть связана с селевыми потоками, извержениями вулканов и оползнями. Обычный источник прижизненного захоронения — наводнения.

В мезозойских отложениях наиболее обычны болотные почвы с корнями хвощей. Нередки также массовые захоронения вертикальных стеблей хвощей — так называемые хвощевые слои. Заросли хвощей, как правило, были приурочены к береговым болотам и маршам. Их автохтонные захоронения намечают положение береговой линии.

Ископаемые мезозойские леса, состоящие в основном из хвойных, описаны на территории Средней Азии. В среднеюрских отложениях долины р. Ягноб обнаружено шесть горизонтов с вертикальными стволами, вероятно, погребенными грязевыми потоками.

Перенос материала. Только гидро- и гелофиты, а также растения аккумулятивных низин имеют возможность автохтонного захоронения. Подавляющее большинство захоронений образуется из растительного материала, подвергшегося транспортировке. Существуют различные способы транспортировки растительного материала.

Механическое рассеивание под действием специальных приспособлений (например, взрывное вскрывание плода, выбрасывание пыльцы из пыльников).

Рассеивание ветром. Различные части растений распространяются ветром как во взвешенном состоянии, так и путем перекачивания. Пыльца и споры растений переносятся ветром на значительные расстояния. Например, пыльца широколиственных деревьев (дуба, ильма, вяза, лапины) переносится ветром на расстояние 1500–2000 км. В атмосферных пробах пыльца березы, сосны — основных лесообразователей района Северной Атлантики — обнаружена в 1000 км от берега. Таких примеров много. В Тихом океане пыльца ольхи и сосны отмечена на расстоянии 7–10 тыс. км от ближайшего источника.

Очень мелкие и легкие семена распространяются ветром так же далеко, как и споры. Опушенные семена и плоды обладают способностью парить в воздухе и, подхваченные ветром, переносятся на большие расстояния. Данные по распространению таких растений на островах показывают, что они преодолевают водные преграды шириной около 500 км.

Перенос реками. Реки в своем течении увлекают большое количество остатков береговых растений. Паводки и поверхностный сток сносят растительный материал с обширной территории. Большое количество растительного материала перемещается со склонов в долину с оползнями. Они способствуют не только переносу, но и быстрому захоронению растительных остатков. Для многих водных растений перенос рекой и паводковыми водами — основной способ распространения. Дальность переноса зависит как от скорости течения, так и от плавучести органов.

Перенос течениями. Остатки растений, выносимые рекой,

встречаются в морских осадках на значительном расстоянии от берега. Об эффективности переноса течениями можно судить по находкам экзотических растений на побережьях, а также по расселению видов, распространяемых течениями. С далеким переносом течениями в палеоэкологии связаны два основных вопроса: о смешении различных флористических элементов и о положении береговой линии. Известно много местонахождений наземных растений, расположенных далеко от современной береговой линии и, по-видимому, указывающих на ее перемещение.

Перенос животными. Животные переносят органы растений, случайно прикрепившиеся к их телу, используемые ими для кормления потомства, а также в виде экскрементов.

Место захоронения. Условия захоронения зависят от тектонического положения района, его геологической истории и палеогеографической обстановки. Захоронения можно классифицировать по приуроченности к тем или иным тектоническим структурам (геосинклиналям, плитам и т. д.). Лимнический комплекс отложений относится к озерно-болотным. Он включает захоронения речных долин, озер.

Захоронения растительных остатков, ориктоценозы и их связь с фациями вмещающих отложений для выяснения экологии древних растений и реконструкции растительных сообществ изучались Г. П. Радченко, Е. М. Маркович, М. В. Ошурковой, А. К. Щеголевым (1964, 1979, 1978, 1978).

Озера, особенно озера речных долин, являются наиболее обычным местом захоронения. Одним из признаков озерного генезиса является таксономический состав высших растений, которые обитают непосредственно в водной толще пресноводных водоемов вблизи берегов и, как правило, целиком или большей частью погружены в воду, т. е. являются гидрофитами. К таким растениям относятся, например, современные *Arundo*, *Brasenia*, *Najas*, *Nymphaea*, *Nuphar*, *Hippuris*, *Hydrocharis*, *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Pistia*, *Sparganium*, *Trapa*, *Prapella*, *Urticularia*, *Sagittaria*, *Salvinia*, *Azolla*. Сложность определения озерного генезиса пород заключается в том, что некоторые из них могут быть и болотными. Как известно, в современных болотах (и, по-видимому, в кайнозойских, верхнемеловых и более древних) местами встречаются небольшие по площади и неглубокие озерки, где в воде между кочками осок довольно много водных растений, преимущественно *Urticu-*

laria, Myriophyllum, реже Potamogeton и др. В этом случае озерная порода определяется в совокупности с данными по другим водным организмам. О заведомо озерном генезисе осадков можно говорить, если в ископаемом состоянии найдены растения из ряда местонахождений, отражающих состав флоры на площади и в стратиграфическом разрезе и образующих фациальный ряд от прибрежных Carex, Juncus, Proserpinaca, Phragmites, Scirpus, Typha — болотных Menyanthes, Myrica, Typha, Phragmites до типично водных Ceratophyllum, Lemna, Potamogeton, Stratiotes, Trapella, Azolla, Salvinia, соответствующие палеосукцессиям. Обычно в озерных отложениях господствующими являются остатки травянистых растений, осок, тростников, вахты и др. В озерах лучше сохраняются и более разнообразны плоды, семена, миоспоры и огромное количество мелких неопределимых остатков растений.

Основатель палеокарпологического метода палеоботанических исследований в СССР П. А. Никитин (1979) пишет, что «палеокарпологии приходится иметь дело с флорами, образовавшимися на дне водоемов. Семена могут образоваться на суше, в болоте, в водоеме. Способ происхождения их узнается по количеству семян водных растений, участвующих в их составе. Насушное образование семенных флор весьма редко, болотное, по-видимому, несколько чаще. Ископаемые семенные флоры, отлагающиеся в илу бассейнов, образуются главным образом из двух источников: 1) семена и плоды, происходящие из самого бассейна, — представители водных и болотных растений; 2) семена, вносимые преимущественно текучей водой со стороны, — луговые, степные, сухостойкие и прочие, и условно лесные растения. Внос второй группы тем больше, чем их больше произрастает в окрестностях водоема в силу его географического положения; в лесной зоне, например, число лесных элементов в ископаемых флорах наибольшее». Таким образом, по наличию в горных породах семян, плодов, миоспор водных растений (гидрофитов) можно судить о существовании древних водоемов, а по семенам второй группы — об окружающем ландшафте в момент существования этих водоемов.

В лагунах, опресненных водоемах также обнаруживаются остатки растений, но в лагунных и солоновато-водных отложениях встречаются другие морские и солоновато-водные растения, так называемые морские травы, относящиеся в основном к посидониевым (например, род *Zostera*).

Разные виды рода *Najas* обитают в различных экологических условиях. *N. marina* L. вид строго прибрежно-морского происхождения, и по его наличию в ископаемом состоянии можно судить о существовании здесь в прошлом или окраин морских бассейнов, или солоноватых водоемов морского происхождения. *N. major* All. приурочен исключительно к пресноводным водоемам речных долин, встречаясь в застойных водоемах или условиях слабого течения вод. *N. tenuissima* (Br.) Magnus находится в слабосолоноватых мелководных заливах и небольших водоемах. *N. flexilis* обитает исключительно в пресных озерных водоемах с очень ослабленной динамикой вод. *N. minor* All. встречается в застойных водоемах с ослабленными течениями. Следовательно, по находкам ископаемых семян видов рода *Najas* можно судить о происхождении существовавших здесь водоемов *N. flexilis*, *N. minor*, *Trapa*, *Potamogeton* являются показателями пресноводности, а *Stratiotes*, изобиловавший в неогеновых озерах, и свободно плавающее по воде растение *Hydrocharis* — повышенной солености и солоноватоводности вплоть до морских.

Морфологический и эпидермально-кутикулярный анализы ископаемых остатков растений позволяют выяснить признаки разных экологических условий и местообитаний.

Для пресноводных высших растений характерны удлинённые тонкостенные клетки эпидермиса на стеблях и корнях, слабое развитие механических тканей, большая степень рассеченности листовых пластинок, тонкие листья. Для растений водоемов с повышенной соленостью вод свойственны короткие толстостенные клетки эпидермы на стеблях, корнях, листьях, сильное развитие механических тканей, меньшая рассеченность листовых пластинок, мелкие толстые листья.

Высшие растения могут быть показателями температурного режима озера и окружающей обстановки. Следует, однако, учитывать то обстоятельство, что водные растения меньше реагируют на изменение температурных условий существования по сравнению с наземными. Поэтому наземные высшие растения вблизи прибрежной зоны являются ценными показателями условий, в которых находилось древнее озеро. Тем не менее по отношению к температурному режиму различают эвритермные и стенотермные водные растения. Эвритермные водные растения: *Brasenia*, *Potamogeton*, *Ceratophyllum*, *Trapa*, *Myriophyllum*, *Najas*, *Typha*, *Sparganium* в кайнозойское

время и сейчас обитают в водоемах всех континентов. К стенотермным гидрофитам относятся: *Nelumbo*, *Cladium*, *Hippuris*, *Scirpus*, *Carex*, *Pistia*. Показателями жаркого климата могут быть папирусы и болотные пальмы. На тропический и субтропический климат могут указывать такие гидрофиты, как *Pistia*, *Nipa*, а на тропический и тепломеренный — *Nelumbo*, *Cladium*, *Salvinia*, *Scirpus*, *Carex*, которые произрастают в настоящее время и, по-видимому, произрастали в прошлом на берегах всех континентов в умеренном климате.

О теплых водоемах, по данным Т. Д. Колесниковой (1965), свидетельствуют *Salvinianatans*, а об относительно теплых — *Potamogeton trichoides*, *Eupatorium cannabinum*, *Lemna minor*, *Cladium moraicum*. Наличие *Hippuris* говорит об арктических или умеренных условиях существования древнего озера. На температурные условия озера указывают гидрофиты — растения, обитающие в толще воды и гелофиты — прибрежно-водная и береговая растительность. В условиях тепловодных озер наблюдаются большое разнообразие растений, крупные размеры стеблей, черешков листьев и листовых пластинок, длинные многочисленные жилки. Если озеро находилось в обстановке жаркого климата, то береговая растительность приобретает некоторые признаки засухоустойчивых растений — ксерофитов, так как даже на незначительном удалении от берега растения уже страдают от избытка солнечной радиации и недостатка воды. По-видимому, растения больше страдали от прямых солнечных лучей, чем от недостатка влаги. Поэтому в данном случае ксероморфные признаки в действительности являлись гелиоморфными — в значительной степени приспособлением к высокой интенсивности света на открытых пространствах.

По высшим растениям можно различать климатическую зону, в которой располагалось древнее озеро (по таксономическому составу, по морфологическому облику, по анатомическим признакам). Нередко наблюдается хорошая корреляция между размерами листа и сухостью климата. Например, площадь листа у мирты в Адлере составляет 110 мм, а в окрестностях Рима 40 мм, у фейхоа в Томске 300 мм, а в Ялте 100 мм, в Душанбе 35 мм. Соотношение простых и сложных листьев, цельных и рассеченных, с ровным и зубчатым краем, с перистым и пальчатым жилкованием связано с климатом. Пальчатолопастные листья с пальчатым жилкованием почти не встречаются среди тропических древесных растений и, наоборот, довольно часто наблюдаются у деревьев умеренной зо-

ны. Ряд семейств, имеющих в умеренной зоне виды с пальчатым жилкованием, в тропиках представлены исключительно видами с перистым жилкованием. Кроме того, листья тропических деревьев преимущественно цельнокрайние, в то время как у деревьев субтропической и особенно умеренной зон они бывают часто зубчатыми, пильчатыми или городчатыми. Таким образом, если данная ископаемая флора составлена почти исключительно цельными, перистонервными и цельнокрайними листьями, то это указывает на ее тропический или южно-субтропический характер. Если же в ископаемой флоре много пальчатолопастных листьев, а среди цельных перистонервных листьев многие обладают зубчатым краем, то это свидетельствует о том, что флора скорее всего умеренного или северно-субтропического типа.

Для аридных зон характерны (распространены, обильны и разнообразны) растения сухих местообитаний — ксерофиты. К этой группе принадлежат растения пустынь, сухих степей, саванн, колючих редколесий, сухих субтропиков. Ксерофиты отличаются своеобразными чертами — имеют сильное развитие водопроводящей ткани, густую сеть жилок в листьях, мелкие, узкие, сильно редуцированные листовые пластинки, мощное развитие покровных тканей (толстостенного, иногда многослойного эпидермиса, часто снабженного различными выростами и волосками, которые образуют густое войлочное опушение поверхности листьев). У других видов листовая поверхность покрыта толстым слоем кутикулы или воскового налета. Устьица у ксерофитов обычно защищены от потери влаги и расположены в специальных углублениях в ткани листа — погруженные устьица, нередко снабжены волосками и иногда закрыты воском. Листья ксерофитов часто с подвернутыми вниз краями и устьицами, находящимися только на нижней стороне листовой пластинки. Листья мелкие, плотные, кожистые, сухие, редуцированные.

На прилегающих к озеру открытых и повышенных участках берега появляются настоящие ксерофиты — низкорослые растения с мелкими, толстыми кожистыми листьями, нередко с толстым слоем кутикулы или густым опушением. Они отличаются и по анатомическим признакам: мелкие, толстостенные клетки эпидермиса, многочисленные мелкие устьица, расположенные в специальных углублениях в ткани листа (погруженные устьица), иногда снабженные волосками и другими защитными устройствами, густая сеть жи-

лок и сильное развитие механических тканей листьев. В этом отношении особенно важен растительный детрит, который содержит остатки водной и прибрежной растительности, а также фрагменты фитолейм, позволяющих после соответствующей обработки изучить анатомическое строение растений и узнать условия их обитания. Падение уровня воды, т.е. смена трансгрессии и регрессии, определяется по смене влаголюбивой растительности гидрофитов *Glyceria*, *Scirpus*, *Ceratophyllum*, *Urticularia*, *Jsoetes*, *Stratiotes*, *Myriophyllum*, *Nymphaea*, *Nuphar*, *Potamogeton*, *Trapa*, *Lemna*, *Hydrocharis*, *Salvinia* земноводными или гелофитами — видами береговых и прибрежных метообитаний в приливно-отливной зоне с избыточным или переменным увлажнением. Эти растения могут расти как в воздушной среде, так и частично погруженными в воду, могут переносить и полное временное заливание. Примерами гелофитов — растений прибрежной полосы палеогеновых, неогеновых и современных пресноводных водоемов являются стрелолист (*Sagittaria*), частуха (*Alisma*), сусак (*Butomus*), поручейник (*Sium*), ежеголовник (*Sparganium*). В триасе, юре и раннем мелу местообитания гелофитов занимали обычно хвощи (*Equisetites*), неокаламиды (*Neocalamites*), селягинеллы (*Selaginella*) и многие папоротники (*Cladophlebis*, *Coniopteris*, *Marattiopsis*).

Дальнейшее падение уровня воды древнего озера можно узнать по смене гелофитов наземными гигрофитами и гигромезофитами, а затем, при продолжающемся понижении уровня воды, — мезофитами или ксерофитами, в зависимости от климатической зоны, где расположено древнее озеро. Последующий путь развития растительности заросших водоемов связан с особенностями местности и приводит к возникновению лесной растительности или образованию верхового болота. На застойность водоемов указывают представители рода *Euryale*, на участки берегов, защищенных от ветра, — кубышки *Nuphar*, кувшинки *Nymphaea* и др.

Влияние движения воды (гидродинамический фактор) особенно сказывается на растениях, живущих в прибрежной полосе. Эти растения имеют повышенную механическую прочность тканей. Водяной орех *Trapa* является показателем медленных течений вод.

Наиболее богаты высшими растениями (по количеству видов и по мощности зарослей) озера с глинистым дном. В них растет *Potamogeton*, ближе к берегу *Colpodium*, *Carex*, *Hippuris*, *Callitriche*, *Montia*, *Ranunculus*, *Equisetum*, *Sparganium*. Высшие растения по-

могут хорошо восстанавливать ландшафты древних озер. В низинных обстановках низкие берега определяются по наличию низкорослых травянистых растений: *Equisetites*, *Sphagnum*, *Eriophorum*, *Potamogeton*, *Carex*, *Caltha*, *Ranunculus*, *Heleocharis*, *Scirpus*, *Phragmites*, *Typha*. О низинности также свидетельствует присутствие преимущественно или только влаголюбивых полуводных растений, периодически заливаемых водой: *Agrostis*, *Carex*, *Polygonum*, *Scirpus*, *Veronica* — временно погруженных в воду, укореняющихся растений, часть вегетационного периода проводящих в воде. Торф и уголь являются показателями низинных озер с пологими берегами, дающими место для развития нескольких поясов растительности, сукцессии которых приводят к смене озера болотом.

В отложениях лесных озер наряду с водными травами присутствуют в породе листья крупных листопадных деревьев, древесина, репродуктивные части — шишки, семенные чешуи, семена, споры и пыльца наземных голосеменных и цветковых растений. Все это позволяет судить об окружающем лесном ландшафте. Присутствие в отложениях еще и хвойных, которые растут только на склонах гор, например юрские хейролепидиевые — брахифиллумы, пагиофиллумы и др., свидетельствует о наличии возвышенностей и горных склонов.

Местонахождения остатков высших растений позволяют распознавать озерную обстановку. В неметаморфизованных песчано-глинистых отложениях встречаются плоды, семена и многие другие хорошо определяемые части растений: репродуктивные части цветковых растений, мегаспоры и микроспорангии разноспоровых, спорангии и целые сорусы папоротников, хвощей, веточки, семена, отдельные чешуи, целые шишки хвойных. Семена голосеменных, мелкие листочки (например, берез, ив, вересковых), чешуи листовых почек, веточки и спорангии мхов, ооспоры харовых, кора, почки деревьев, обрывки стеблей трав, водорослей, корни и корневища растений мелководий составляют основную массу погребенного в озерных отложениях растительного детрита.

Заслуживает особого внимания способ захоронения растений в виде фитолейм. Фитолеймы (листья, шишки хвойных, семена, орехи или древесина из торфа) иногда составляют целиком прослойки листоватого торфа с примесью гуминового вещества. Считают, что фитолеймы образуются во влажных теплых анаэробных условиях, т. е., по-видимому, в осадках дна теплых водоемов — стариц, озер.

По фитолеймам можно восстановить характер водоема. Они встречаются часто в глинистых, песчаноглинистых, алевролитовых слоистых породах и, как правило, входят в состав озерного растительного детрита. Фитолеймы листьев в породах часто бывают слишком фрагментарны и не позволяют по морфологическим признакам установить систематическое положение растений, т. е. отнести их к тому или иному виду, роду, семейству. Даже такие слишком мелкие обрывки листовых фитолейм дают возможность восстановить условия обитания растений по анатомическим признакам: размерам, форме и расположению клеток эпидермы, толщине клеточных стенок, форме, размерам и расположению устьичных комплексов, форме замыкающих клеток, их погруженности в ткань листа, количеству и форме побочных клеток, их взаимоотношению с остальными клетками эпидермы, степени кутинизации кутикулы (наличию или отсутствию кутикулярных образований — волосков, папилл) и другим признакам. По этим признакам можно узнать, была ли растительность водной, влаголюбивой, прибрежной или далеко удаленной от озерного берега.

В заключение следует сказать, что остатки высших растений, сохранившиеся в горных породах, помогают распознать генезис континентальных отложений, дать оценку намечаемых древних озерных водоемов и окружающих их палеоландшафтов. Листовые остатки, как правило, характеризуют древесные, кустарниковые и травянистые сообщества и синузии, произраставшие чаще всего в пределах долин или низменных участков и погребенные недалеко от места произрастания растения. Семена и плоды, находимые в ископаемом состоянии, принадлежат чаще всего водным и прибрежно-водным обитателям и захороняются также вблизи местообитания растений, указывая на состав флоры болот, озер, стариц, мелководный крупных бассейнов.

Таким образом, по наличию в горных породах семян, плодов, миоспор водных растений (гидрофитов) можно судить о существовании древних водоемов, а по семенам, листьям, веткам лесных, луговых, степных растений — об окружающем палеоландшафте.

6.1. Глобальная палеоэкология и эволюция биосферы

В сложнейших отношениях биосистем различного уровня и среды следует различать: воздействие биосистем на абиотическую среду и влияние абиотической среды на биосистемы. Чтобы понять особенности воздействия абиотических факторов на эволюцию биосистем и биосферы в целом, необходимо исследовать свойства эволюционного самодвижения живой материи. В основе механизма самодвижения живой материи лежит процесс размножения, порождающий эволюционное саморазвитие жизни, главные черты которой были вскрыты Ч. Дарвином. В размножении с наибольшей силой находит свое выражение активность, даже агрессивность живой материи, на что обращал внимание В. И. Вернадский. Размножение организмов, т. е. расширенное воспроизводство ведет к заполнению, точнее, к переполнению всего пространства, в котором возможна жизнь. Интересы организмов изначально направлены во внешнее пространство, откуда они черпают необходимые им вещества и энергию. Через организмы непрерывно течет поток энергии и вещества, с помощью которого осуществляется их функционирование.

Важнейшим свойством организмов, усиливающим агрессивную активность, направленную во вне, является кратковременность существования и возможность вытеснения (элиминирования) их другими организмами. Это в значительной мере относится и к биосистемам более высокого ранга.

Уникальное сочетание перечисленных выше специфических свойств биосистем является основой для естественного отбора, обуславливающего стремительное эволюционирование, главное направление которого выражено в существенном повышении актив-

ности и возрастающей независимости живых систем и биосферы в целом.

Однако естественный отбор предопределяет только внешние условия для образования эволюционного движения. Эволюционный процесс как специфическое самодвижение формируется только тогда, когда эволюционные изменения одних групп организмов возникают как ответ на эволюционные усовершенствования других групп организмов. Образуется система с обратными положительными связями, т. е. устанавливается процесс самодвижения, протекающий непрерывно. Генные мутации — лишь материал для эволюционного процесса. Приспособление к внешней среде протекает как чисто внутренний процесс под мощным давлением внутригрупповой конкуренции.

Фундаментальным свойством организмов и других биосистем является адекватность их эволюционных преобразований в ответ на воздействие внутренних и внешних факторов, т. е. эволюционные изменения всегда имеют приспособительное значение. Важно отметить, что эволюционная перестройка всегда осуществляется посредством наименьших изменений структуры биосистем. Эта «экономия» в достижении результата — фундаментальное свойство живого.

Имеются принципиальные отличия в механизме ответа организма на давление абиотических факторов в сравнении с реакцией на биотические воздействия. Эволюционные преобразования в организме, вызванные абиотическими агентами, являются по своей сути восстановлением нарушенного равновесия между организмом и средой. Процесс на этом заканчивается, дальнейших изменений не требуется, так как отсутствует стимул к эволюционной перестройке.

Существенно отлична эволюционная реакция на воздействие биотических факторов. Смысл этой реакции заключается в *достижении преимущества* над другими организмами. Оно также является нарушением равновесия организма и среды, в данном случае биотической. Такой акт неизбежно вызывает соответствующие *ответные действия* биологических факторов, которые обусловлены сугубо специфическими свойствами живой материи. Таким образом, неравновесное состояние сохраняется, обуславливая непрерывность эволюционного процесса.

Существует принципиальное несходство и в самом качестве эво-

люционных преобразований под воздействием биотических факторов в отличие от абиотических. Влияние биотических факторов особенно ярко проявляется в стимулировании развития интеграционных механизмов организма, связанных с необходимостью повышения активности биосистем. Совершенствование таких приспособлений сопровождается глубокой перестройкой всей структуры организма, что требует длительного, целенаправленного давления отбора, который могут создать только биотические факторы. Грандиозный качественный прогресс, достигнутый живой природой от одноклеточных до человека, нельзя объяснить воздействием грубых физико-химических условий. Абиотические агенты внешней среды не могут являться ведущим фактором эволюционного процесса, который бы стимулировал непрерывное прогрессивное развитие биологических систем. Характер качественного воздействия абиотических факторов внешней среды не может вызвать прогрессивную эволюцию организмов, которая связана с глубинными и длительными перестройками их структуры.

В общем потоке эволюционных преобразований следует различать два основных направления. Одно из них вызвано воздействием внешних абиотических условий, другое определяется чисто внутренними причинами — свойствами самой жизни. В таком разделении присутствует большая доля условности, но она совершенно необходима при анализе исследуемой проблемы.

6.2. Главные этапы развития биосферы

Биосферная организация живой материи прошла долгий и многообразный путь развития, в основе которого в конечном счете лежит развитие организма-особи. В эволюции биосферы можно выделить три главных этапа: биосфера простейших (протобиосфера), биосфера многоклеточных и ноосфера — сфера разума (мыслящая оболочка).

По современным представлениям возникновение Земли как геологического тела и появление биосферы были одновременными процессами, т. е. двумя тесно взаимосвязанными явлениями. Эти процессы, по-видимому, были уже возможны на космическом этапе развития и в начале формирования первичных литосферы, гидросферы и атмосферы, т. е. во время формирования стратисферы (оболочка водноосадочного происхождения по Соколову, 1988).

Для *протобиосферы* (биосферы простейших) были характерны весьма примитивные отношения между ее компонентами. О биосферных отношениях самого начального периода судить очень трудно. Более определенно устанавливается *ранний, прокариотный* период развития протобиосферы, который охватывал интервал 3760–1900 млн лет.

К прокариотам, одноклеточным не имеющим еще клеточного ядра, относятся бактерии и цианобактерии. Особенности жизнедеятельности бактерий таковы, что они могли образовывать самодостаточные биосистемы. Бактерии были представлены как автотрофами, так и биотрофами и сапротрофами. Их деятельность выражалась в разложении отмершей органики и использовании полученных элементов снова в биотическом круговороте, а также в непрерывном вовлечении в биосферные процессы новых порций зольных элементов и азота. Цианобактерии, способные усваивать атмосферный азот, могли существовать на голых скалах и снежном покрове, заселяя безжизненное пространство.

Таким образом, древнейшие организмы — прокариоты могли существовать на Земле без атмосферного кислорода и азота в почве. Примитивность прокариот, их универсальность в самообеспечении веществом и энергией извне обуславливали исключительную простоту и неразвитость биосферных связей.

Поздний период существования протобиосферы отличался уже значительно более тесными взаимосвязями между группами организмов, которые становятся незаменимыми компонентами единой неразрывной системы. Сформировалась система, в которой каждая часть играет строго определенную роль. Возникновение поздней протобиосферы, охватывающей временной интервал 1900–900 млн лет, обусловлено появлением эукариот, которые явились важнейшим этапом развития простейших. Эукариоты обладали клеточным ядром, содержащим генетический хромосомный аппарат. Произошло усложнение внутриклеточных процессов и возникли первые простые объединенные системы (колонии).

Эукариоты охватывают три царства: растения, грибы и животные, каждое из которых выполняет в биосфере определенные функции. Растения, являющиеся автотрофами (фотоавтотрофами), синтезируют органическое вещество, образуя основу трофической пирамиды биосферы. Биосферная функция грибов состоит в разложении отмершей органики и подготовке ее для реутилизации орга-

низмами. Функция одноклеточных животных в системе биосферных отношений выражается в перераспределении биокостных систем (почв, илов), содержащих достаточное количество воды.

Формирование биосферы (*биосферы многоклеточных*) обусловлено появлением многоклеточных организмов, которое произошло около 900 млн лет назад. С возникновением многоклеточных связано существенное ускорение эволюционного процесса и резкое увеличение таксономического разнообразия. Уже в самом начале, в венде, появляются основные типы организмов. Происходит значительное повышение уровня организации многих филогенетических групп, связанное, в первую очередь, с совершенствованием интеграционных механизмов, таких как дыхание, кровообращение и особенно нервной системы. Этим обусловлено существенное повышение их активности, выразившейся в основном в способности к перемещению в пространстве и целенаправленным действиям.

Качественно более высокая степень развития организмов обусловила более высокий уровень биосферных взаимосвязей. Происходит удлинение и усложнение трофических цепей. Значительно усиливаются взаимодействия и взаимозависимости компонентов биосферы. Это обеспечивает более тонкое, более дифференцированное приспособление к внешней среде.

В развитии биосферы многоклеточных хорошо выделяются два периода. Ранний — *аквабиосферный*, связанный почти исключительно с водной средой, и поздний — *дубиосферный*, возникший после заселения организмами суши и формирования *биосферы суши*.

Абиотические условия существования *аквабиосферы* предопределяются весьма узкими физико-химическими рамками существования водной среды. Возникновение и непрерывное сохранение на Земле гидросферы в течение гигантского интервала геологического времени, а также свойства самой воды явились идеальной средой для возникновения и развития жизни, особенно на ранних этапах ее эволюции. Благоприятный температурный режим в диапазоне первых десятков градусов выше 0°C, постоянно сохранявшийся на подавляющей части мирового океана, обстановка невесомости, упрощавшая решение биотехнических и физиологических задач, отсутствие дефицита воды, составлявшей существенный и непреходящий компонент организмов, а также другие особенности водной среды сделали гидросферу теплицей для биосистем. Гидросфера значительно сглаживала резкие, неблагоприятные удары абиоти-

ческих факторов. Существование мирового океана со стабильными физико-химическими характеристиками, наличие в нем течений, способствующих расселению, и относительная неразвитость первых биосферных связей обусловили слабую пространственную дифференцированность ранней аквабиосферы.

Таким образом, к началу фанерозоя сформировалось два главных потока жизни: растения и животные. Эти группы организмов, связанные в единую энергетическую систему, образовали основу биосферы. Растения снабжают животных пищей и кислородом, от животных растения получают углекислый газ. Животные используют в пищу готовые органические вещества: растительные ткани, а также ткани других животных. Животные находятся в тесной зависимости от растений, которые образуют основание пищевой пирамиды. Таковы главные, но не единственные биосферные зависимости, задающие основное направление развития, сложившееся к началу фанерозоя.

Уже в криптозое архитектоника животных претерпела крупные преобразования, которые выражены в развитии типа симметрии их тела: от шаровой симметрии к радиальной, а затем к билатеральной симметрии. Изменение основных черт строения тела организмов связано с отношением их к среде от наиболее пассивного, характерного для шаровидного тела, к наиболее активному, свойственному животным с билатеральной симметрией. Именно с последней формой тела связано наиболее активное воздействие организма на среду. С билатеральной организацией связана дифференциация тела на передний и задний концы, брюшную и спинную стороны. На переднем конце тела начинают развиваться органы чувств. Их концентрация становится главным фактором возникновения головного мозга. Спинная сторона выполняет защитные функции, а брюшная начинает специализироваться на захвате пищи. Резко возросшая активность организмов становится избирательной.

С существенным повышением активности организмов в венде связано ускорение темпов эволюции и усиление дивергенции филогенетических ветвей и вызванное этим увеличение разнообразия трофических отношений. Радикальные изменения в развитии организмов, произошедшие в венде, привели к массовому развитию скелетных форм в начале фанерозоя, которое обусловлено продолжающимся совершенствованием их активности. Скелет, с одной стороны — это необходимая точка опоры для сильных и быстрых дви-

жений, а с другой — защитное образование от нападений. Развитие одного приспособления вызывает появление и совершенствование другого и наоборот.

Описанное выше кембрийское ароморфное преобразование было подготовлено радикальными изменениями в архитектонике ряда групп, которые приобрели билатеральную симметрию. Появление филумов такого уровня развития существенно изменило биосферные отношения. В силуре в организации хордовых произошло новое крупное ароморфное преобразование — появление головного мозга — специфического органа активности организма. Это дало сильный толчок ускорению прогрессивной эволюции.

Обособление структур, из которых затем развился мозг, произошло, по-видимому, в ордовике, а может быть еще раньше. Этому способствовало продолжающееся общее усиление активности и интенсивности связей в ордовикской биоте, которая была благоприятной средой для возникновения специального интегрирующего приспособления в системе организма.

Указанное приспособление перерабатывало потоки внешней и внутренней информации и вырабатывало соответствующую реакцию и согласовывало действия всех компонентов организма. Однако на ранних этапах развития это приспособление еще не приносило существенных преимуществ. Его потенции были реализованы в дальнейшем. На этой ранней подготовительной стадии развития, возможно, находились бесчелюстные, которые не занимали в “экономике” биосферы доминирующего положения. Бесчелюстные были донными животными, в своем большинстве плохими пловцами. Отсутствие челюстей (органа активного нападения и защиты) обрекало группу на питание мелкими придонными организмами и обусловило их относительно малоподвижный, пассивный образ жизни. Возможности центральной нервной системы радикально проявились у рыб, что было связано с оснащением их рта челюстями. Это существенным образом повышало активность рыб.

Биосфера суши. Уровень развития органического мира к концу силура достиг такой степени, что организмы оказались способными к завоеванию новых зон обитания, существенно отличающихся по физико-химическим условиям от аквабиосферы. На суше в полной мере проявляется закон тяготения, сильно влияющий на морфофизиологические особенности организма. Жизнь в газовой среде, в условиях резкой и быстрой смены температур требует специальных

приспособлений. Для суши характерна значительная дифференцированность физико-географических обстановок с весьма широким диапазоном условий. Вместе с тем, жесткие и исключительно разнообразные требования сухопутной среды, предъявляемые к биосистемам, открывают перед ними новые уникальные возможности прогрессивного развития. Исключительная специфичность условий обитания на суше предопределила возникновение новой, вполне обособленной биосферной системы, сохраняющей однако достаточно тесное взаимодействие с аквабиосферой. Г. П. Леонов писал, что общий ход развития морских организмов и организмов суши был существенно различным. Отсюда вытекает, что картина развития каждой из этих групп должна рассматриваться и анализироваться отдельно и независимо и лишь затем сопоставляться и сравниваться. Понятие «естественного этапа» развития будет иметь при этом реальный смысл лишь для эволюции каждой из этих групп в отдельности.

Большое разнообразие физико-химических условий на суше обусловило огромную дифференцированность ее биосферы, в составе которой возникли устойчивые биосистемы, тонко и всесторонне приспособившиеся к местной обстановке. Исключительной сложности и многообразия достигли чисто внутренние, биологические взаимодействия и взаимозависимости, которые далеко не ограничиваются только трофическими связями. Существенно возрастает интенсивность вещественного, энергетического и информационного обмена между компонентами биосистем биосферы, значительно усиливается их пространственная подвижность.

Возникновение биосферы суши началось «выходом» растений на сушу, которое произошло приблизительно 420 млн лет назад, в силуре. Это событие было подготовлено всем предыдущим ходом развития органической и неорганической природы. К указанному времени, очевидно, уже происходило почвообразование при участии и взаимодействии органических (бактерии, цианеи) и неорганических (климат, минеральные частицы) факторов. Содержание кислорода в атмосфере достигло 10% (точка Беркнера—Маршала), чему активно способствовали древние водоросли. Большое количество кислорода в атмосфере привело к образованию защитного озонового слоя. Но самым главным условием был достигнутый уровень развития организмов. Решительный шаг в распространении на сушу сделали псилофиты, у которых возникло первое подобие стеб-

ля и примитивной проводящей системы. Наступление растений на сушу было поддержано первыми членистоногими — многоножками, а затем паукообразными и бескрылыми насекомыми. Через 50 млн лет, в позднедевонскую эпоху на сушу вышли, вернее выползли, кистеперые рыбы (предшественницы земноводных), а воздух был завоеван насекомыми.

Важным событием биосферы суши явилось возникновение и развитие покрытосеменных растений, которое произошло 130 млн лет назад в начале мелового периода. В позднем мелу и кайнозое покрытосеменные стали преобладающим компонентом наземной растительности. Они определили существование многих групп животных, включая насекомых, птиц, млекопитающих и человека.

Однако наиболее ярким и мощным развитием отличались наземные позвоночные. Здесь наблюдается последовательный ряд ступеней подъема организации у групп от земноводных до млекопитающих, которые занимают верхние этажи трофической пирамиды. После расцвета в карбоне и перми земноводные уступают более развитой группе — пресмыкающимся, а последние в кайнозое — млекопитающим, которые являются наиболее высокоразвитой группой животных. Они характеризуются интенсивным обменом веществ, дифференцированной зубной системой, высоким развитием органов чувств, усовершенствованным кровообращением (теплокровием), живорождением и, что очень важно, высоким развитием нервной системы, особенно головного мозга. Все это существенно расширяет среду обитания млекопитающих, которые захватывают новые биоты.

Возникновение и развитие головного мозга с неизбежностью обусловило появление *ноосферы*, которая является высшей стадией эволюции биосферы. Совершенствование мозга на определенной стадии эволюции приматов привело к возникновению речи, являющейся средством общения в процессе трудовой деятельности.

Определение времени появления ноосферы — непростой вопрос. Первые речевые центры в мозгу установлены уже у «человека умелого», существовавшего 2 млн лет назад. Но вряд ли этот рубеж можно считать временем зарождения ноосферы. Признаки речевых центров отмечаются также и у человекообразных обезьян. Формирование человека современного физического типа — *homo sapiens* началось 40–35 тыс. лет назад в позднем палеолите. Оно происходило на территории, охваты-

вающей Юго-Восточную Европу, Северную Африку и Западную Азию. Отсюда современный тип человека расселился по всей Земле, образовав обширные культурно-исторические провинции: европейско-приледниковую, средиземноморско-африканскую, южно-африканскую, индо-гималайскую, сибирско-монгольскую и малайскую провинцию. Это время характеризуется расширением и освоением древним человеком новых территорий, увеличением численности населения, новыми достижениями в технике изготовления орудий труда.

Появление ноосферы (буквально «мыслящей оболочки») следует относить к моменту резкого возрастания численности людей на Земле, которое произошло в интервале 10–5 тыс. лет назад. К этому же моменту относится появление письменности в центрах древнейших цивилизаций (Египет, Месопотамия, Индия). Появление слова, которое уже отчуждено от конкретного человека и приобрело самостоятельность, знаменует собой зачатки ноосферы. Самой специфической чертой ноосферы является возникновение и развитие идей. Техносфера подчинена ей. Идеи, понимаемые в самом широком смысле, распространяясь, испытывают конкуренцию и отбор. Однако настоящее развитие ноосферы обеспечивают письменность и средства массовой информации. Ноосфера через техносферу оказывает все возрастающее влияние на биосферные процессы. Мощное воздействие факторов человеческой деятельности таково, что сейчас они вторгаются в течение биосферных процессов, рискуя нарушить равновесие важнейших биосферных отношений. Осознание этой опасности является одной из актуальнейших проблем современности.

6.3. Экогенез и экогенетическая экспансия

Биосфера Земли прошла долгий и сложный путь формирования и развития. Взаимодействия биосферы со средой также претерпевали сложные изменения. Процесс исторического развития экологических отношений биосистем с окружающей средой Л. Ш. Давиташвили предложил называть *экогенезом*, а учение об этом явлении — *экогенетикой*.

Характернейшей чертой биосистем от организма до биосферы, является активность, направленная во вне. Она проявляется в экогенетической экспансии, выражающейся в адаптации ко все новым

условиям среды, в освоении биосистемами новых экологических ниш. Это связано с существенным повышением организации биосистем всех уровней в процессе эволюционного развития, которое позволяет им выходить за пределы привычных зон обитания, захватывая все новые экологические ниши.

Сейчас экогенетическая экспансия аквабиосферы в основном направлена от наиболее благоприятной прибрежной мелководной зоны, хорошо прогреваемой и освещаемой, в направлении морских биотопов с более суровыми условиями обитания (удаленность от берега, большие глубины, более низкие температуры и т. д.). Главным успехом в освоении экологических пространств, существенно отличающихся условиями обитания, было завоевание организмами суши. Организмы, выйдя из моря на побережье, в процессе эволюции осваивали новые экологические ниши от обеспеченных водой к более засушливым и труднодоступным регионам.

Однако после выхода жизни на сушу и возникновения на ней высокоорганизованной специфической биосферной системы дальнейшая широкая экспансия аквабиосферы в сторону суши была пресечена ее мощным конкурентным противодействием. В то же время биосфера суши оказывает сильное воздействие на аквабиосферу. Наиболее наглядно это выражается в экспансии многих групп позвоночных, выраженной в освоении водной среды (пресмыкающиеся, млекопитающие).

Одновременно с освоением жизнью новых зон обитания происходит внедрение ее в экзогенные геологические процессы, в которых она начинает играть роль важных компонентов. Значительное место в процессах осадконакопления занимают различные органические отложения (известняки, кремнистые породы, угли, нефть и др.). Весьма важную роль играют биосистемы в процессах выветривания и почвообразования. Установлено, что жизнедеятельность некоторых микроорганизмов является главным механизмом дифференциации различных металлов в процессах металлонакопления осадочных бассейнов.

Современные исследования показывают, что живое вещество является не только главным агентом экзогенных процессов, но и в значительной мере двигателем эндогенных процессов. Количество солнечной энергии, поступающей к Земле, в 3 тыс. раз больше эндогенной. Суммарное количество органики, образовавшееся за время существования биосферы в 30 раз больше массы земной коры.

6.4. Глобальные экологические кризисы. Проблема вымирания больших групп организмов

Внутренние, специфические свойства жизни, обуславливающие активное расширение сферы ее обитания и непрерывное приспособление к огромному разнообразию внешних и внутренних условий, ведет к постоянному возрастанию таксономического разнообразия, которое наиболее ярко проявляется на уровне видов, родов и семейств. Наблюдающееся неуклонное увеличение биоразнообразия, особенно хорошо выраженное в фанерозое, спорадически прерывается краткими периодами его резкого снижения, которое обусловлено массовыми вымираниями организмов (рис. 23). Эти биотические кризисы давно привлекают внимание исследователей. Впервые указанные явления были отражены в теории катастроф Ж. Кювье в 1812 г. Проблемам массовых вымираний (МВ) были посвящены работы отечественных ученых К. Бэра (1861—1863) и Д. Н. Соболева (1924). В современной палеонтологической литературе вопросам биотических кризисов уделено очень большое внимание. Можно упомянуть капитальные работы Л. Ш. Давиташвили (1969, 1978), сводки, посвященные пермско-триасовому (Руженцев и др., 1965) и мел-палеогеновому вымиранию (Шиманский, Соловьев, 1982). Новейшие данные по указанной проблеме содержатся в работе А. С. Алексеева (1998), который всесторонне проанализировал особенности массовых вымираний (рис. 23).

Согласно современным представлениям в фанерозое было 8 массовых вымираний организмов и среди них 4 великих вымирания (рис. 24). Надежно установлены следующие массовые вымирания, начиная с древнейших: великое ордовик-силурийское на рубеже ордовика и силура, фран-фаменское на границе этих ярусов, девон-карбоновое на границе этих систем, серпухов-башкирское на границе ярусов, великое пермь-триасовое на границе палеозоя и мезозоя, великое триас-юрское на границе этих систем, сеноман-туронское на границе ярусов, великое мел-палеогеновое на границе мезозоя и кайнозоя.

Массовые вымирания характеризуются исчезновением в узком интервале геологического времени большого числа филумов, принадлежащих к различным систематическим и экологическим группам. Экологическая обстановка массовых вымираний отличается существенным снижением избирательности естественного отбора,

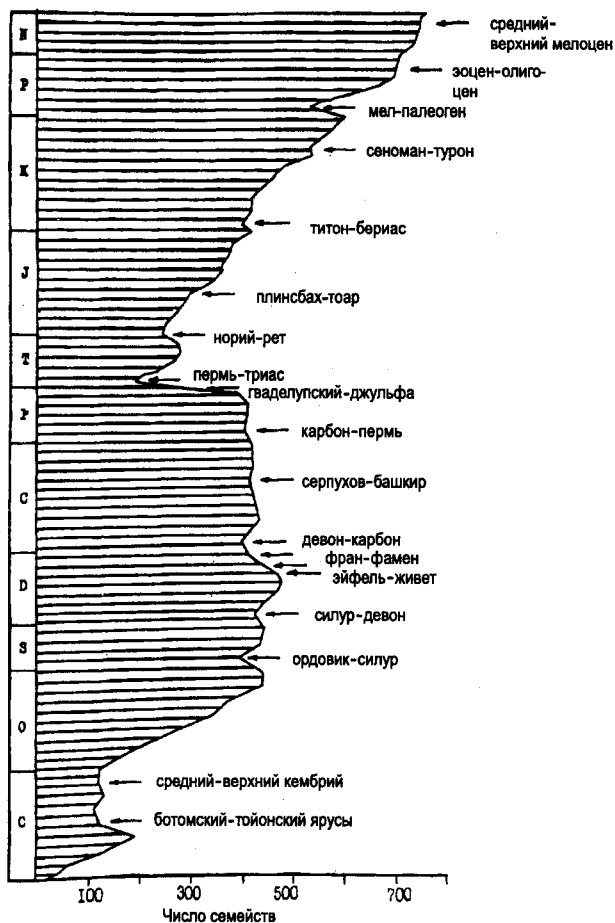


Рис. 23. Изменения таксономического разнообразия морской биоты на уровне семейств в фанерозое (Алексеев, 1998).

обусловленной резкими изменениями среды, которые значительно превышают обычные. Тип личиночного развития, широта ареала, богатство таксономического разнообразия не гарантируют от вымирания. Различные филумы не одинаково реагируют на биотические кризисы. Некоторые группы преодолевают критические рубежи без каких-либо видимых изменений. Так, например, во время великого

млн лет 1,75



Рис. 24. Массовые вымирания фанерозоя. Жирные стрелки — великие МВ (Алексеев, 1998).

мел-палеогенового вымирания из 33 классов организмов оно отразилось на 25 классах. Относительно слабые изменения испытали растительные сообщества и некоторые группы пресноводных и назем-

ных животных. Чувствительны к ударам среды оказались фито- и зоопланктонные организмы с известковым скелетом, а также хищники высоких пищевых уровней, как морские так и наземные. Однако это вымирание не привело к принципиальной смене морских фаун, которая структурно и экосистемно незначительно отличается от современной. Напротив, сухопутная биота позвоночных стала в своих чертах существенно иной.

Сейчас для объяснения причин вымирания больших групп организмов привлекают весьма широкий круг факторов, которые можно разделить на три большие группы: 1) «ударные», чаще всего космические; 2) связанные с геологическими процессами; 3) обусловленные внутренними биологическими биосферными процессами. Нередко для объяснения какого-нибудь определенного биосферного кризиса в качестве единственной причины разными исследователями привлекаются самые различные явления — от космических до внутренних биотических.

Влияние «ударных» факторов, вызывающих массовые вымирания, сводят обычно к прямым краткосрочным губительным воздействиям на биоту. К подобным «ударным» причинам вымирания относят, например, повышение температуры при падении огромных метеоритов или же затемнение атмосферы от поднятой пыли; вспышки сверхновых звезд, вызывающих гибель от светового или от жесткого излучений, при прохождении Галактики через области с большой плотностью космических лучей.

Одним из наиболее исследованных биотических кризисов является великое мел-палеогеновое массовое вымирание, причину которого связывают с тесно сближенным падением серии огромных метеоритов. Гигантские кратеры, возникшие от их падения, достигающие в диаметре от 35 до 200 км, обнаруженные в разных местах планеты, приурочены к рубежу мела и палеогена. Одновременные или почти одновременные ударные (импактные) события привели к выбросу в атмосферу громадного количества пыли, вызвали огромную приливную волну и привели к штормовым пожарам на суше. Затемнение атмосферы и кислотные дожди обусловили почти полное прекращение фотосинтеза морским фитопланктоном. Произошло вымирание наиболее чувствительных его представителей. Внезапное сокращение пищевых ресурсов вызвало волну вымирания в трофических цепях. Крупные наземные и пресноводные растительноядные рептилии испытали полное вымирание, более мелкие мле-

копитающие пережили неблагоприятный период. В датском веке доминировали пережившие вымирание группы, отличавшиеся низким таксономическим разнообразием. В это же время появляются и типично кайнозойские формы.

Другая большая группа гипотез связывает вымирание с воздействием на биоту геологических процессов. К таким факторам, например, относят колебания уровня Мирового океана в зависимости от изменения длины и ширины срединно-океанических хребтов и изменения средней мощности континентальной коры. Это вызывает сокращение или расширение биотопов. Очень популярна гипотеза парниковых эффектов и оледенений. Согласно этой теории, активность плит сопровождается усилением вулканизма, с которым связано интенсивное выделение углекислого газа, вызывающего парниковый эффект. Ослабление тектонической деятельности, наоборот, обуславливает ледниковые состояния, которые сопровождаются вымиранием групп организмов.

Некоторые исследователи связывают вымирания с периодами планетарной неустойчивости, соответствующими тектономагматическим фазам, которые вызывают неустойчивость и в развитии биосферы. Это обуславливает упрощение структуры сообществ и сокращает их разнообразие, что и является биосферным кризисом. Воздействие геологического процесса на биоту осуществляется на высшем организационном уровне — биосферном, и порожденные им импульсы распространяются сверху вниз — к экосистемам, сообществам, популяциям, генетическим системам.

Детальный анализ палеонтологического материала показывает, что ни одно из событий в биоте на протяжении фанерозоя нельзя однозначно объяснить изменениями физических процессов. В то же время каждое из этих событий можно с равным успехом объяснить различными изменениями среды обитания. Все биотические события, включая закономерности эволюционного процесса, его темпы и внутреннюю периодичность, протекают в пределах конкретных экосистем, зависят от состояния последних, имеющих собственную периодичность развития. В свою очередь, как считают Б. С. Соколов и И. С. Барсков, периодические и непериодические внешние факторы влияют на развитие экосистем по-разному в зависимости от того, на каком уровне «зрелости» находятся экосистемы, какова их биотическая структура (Современная палеонтология, 1988).

Очень интересный и богатый материал, позволяющий делать обоснованные выводы о соотношении воздействий внешних и внутренних причин на эволюцию, поставляют нам исследования «великих вымираний» на рубежах палеозоя-мезозоя и мезозоя-кайнозоя, высвечивающие нормы эволюционной пластичности и форму реакции филогенетических групп в экстремальных условиях. Великие вымирания дают возможность исследовать самый широкий спектр реакций на воздействие среды (в основном, абиотической) филумов, которые находились на самых различных стадиях филогенеза.

Неравномерность эволюционного потока хорошо объясняется действием механизма эволюционных взаимосвязей компонентов организма в процессе эволюционного развития. Совершенствование, осуществляющееся путем наращивания частных, специализированных приспособлений, со временем ведет к увеличению общей массы частных компонентов и усложнению их связей в структуре организма. Указанное обстоятельство обуславливает возрастающее угнетение (ограничение развития) этими конечными звеньями компонентов общего назначения, от которых зависит уровень развития организма и его жизнеспособность в целом. Выход из создавшегося положения разрешается существенной перестройкой структуры организма на ранних стадиях или путем «обрыва», выпадения конечных звеньев (педоморфоз). Филогенетические ветви, не способные к перестройке, вымирают. Особенно быстро возрастает угнетающая роль конечных звеньев при преимущественном развитии пассивных средств защиты (панцири, раковины и т. п.), когда совершенствование общих приспособлений непосредственно этим не обусловлено. В противоположность этому отрицательному типу эволюции, развитие двигательной системы неизбежно вызывает совершенствование приспособлений общего назначения, что характерно для положительного типа эволюции.

Описанные выше особенности эволюционного процесса обуславливают не только разную реакцию на воздействие среды в зависимости от типа эволюции той или иной группы, но и различия в результатах действия среды на филум в зависимости от стадии (этапа) филогенеза, которую он переживает в данный момент. Обширный материал, полученный при исследовании причин вымирания, показывает сложную и разнородную картину исчезновения и изменения многочисленных филогенетических групп под влиянием ударных факторов среды. Например, детальное исследование пока-

зывает, что рисуемая обычно глобальная катастрофа, поразившая сообщества организмов на рубеже мезозоя и кайнозоя, в значительной мере преувеличена. Большинство групп, обычно считавшихся исчезнувшими непосредственно на границе мела и палеогена, в действительности вымерло за один или несколько миллионов лет до конца маастрихта, либо ко времени событий на этом рубеже они уже претерпели эволюционный спад и были представлены только несколькими неспециализированными формами. Данные свидетельствуют не о всеобщей катастрофе, а о сложном характере вымирания, которое продолжалось миллионы лет.

Наиболее чувствительными оказались стенобиотные организмы, вымершие несмотря на то, что находились на подъеме развития. Это группы, развивавшиеся по отрицательному типу эволюции, т. е. в направлении совершенствования частных, специализированных приспособлений, привязывающих организм к весьма узким экологическим нишам. Большинство из них обладает раковиной, которая значительно ограничивает возможности эволюции организма в сторону повышения общего уровня организации.

Другой группой организмов, оказавшихся чувствительными к ударам среды, являлись филумы, которые к рубежу мела и палеогена прошли длительный путь развития и уже пережили наивысший пик своего расцвета, в значительной мере исчерпав эволюционные возможности. Это было обусловлено, по нашему мнению, усилением ограничений, вызванных развитием частных, специализированных приспособлений. Даже небольшое ухудшение условий обитания, к которым данная филогенетическая группа раньше была способна адаптироваться, могло привести к ее вымиранию. Например, аммониты, к началу палеогена утратившие свою эволюционную пластичность, в изменившихся условиях уже не смогли выдержать конкуренции с внутрираковинными головоногими. К рассматриваемой группе филумов можно отнести и динозавров, отличавшихся к этому времени явным переразвитием (гиперморфизмом). В то же время млекопитающие продолжали успешно развиваться и в кайнозое.

Таким образом, детально восстановленная картина эволюции показывает огромное значение внутренних факторов развития, влияющих в значительной мере как на процветание, так и на вымирание больших групп организмов.

ЛИТЕРАТУРА

Основная

Барсков И. С., Янин Б. Т. Методика и техника палеонтологических исследований. Ч. 1. Методика полевых палеонтолого-стратиграфических исследований. М., 1997.

Бродский А. К. Краткий курс общей экологии: 3-е изд. Учебное пособие. СПб., 1999.

Будыко М. И. Глобальная экология. М., 1977.

Веймарн А. Б., Найдин Д. П., Копачевич Л. Ф. и др. Методы анализа глобальных катастрофических событий при детальном стратиграфических исследованиях. Методические рекомендации. М., 1998.

Вернадский В. И. Философские мысли натуралиста. М., 1988.

Геккер Р. Ф. Введение в палеоэкологию. М., 1957.

Горелов А. А. Человек — гармония — природа. М., 1990.

Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись // Труды ПИН АН СССР. 1950. Т. 24, вып. 1.

Захаров В. А. Палеоэкология и тафономия морских беспозвоночных. Новосибирск, 1984.

Казначеев В. И. Феномен человека. Космические и земные источники. Новосибирск, 1991.

Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М., 1979.

Моисеев Н. Н. Человек и ноосфера. М., 1990.

Одум Ю. П. Экология: В 2 т. М., 1986.

Очев В. Г., Янин Б. Т., Барсков И. С. Методическое руководство по тафономии позвоночных организмов. М., 1997.

Реймерс Н. Ф. Природопользование. М., 1990.

Современная палеонтология: Справочное пособие в 2 т. / Под ред. В. В. Меннера, В. П. Макридина. М., 1988.

Степанов Д. Л., Буракова А. Т., Иванов А. О. и др. Палеоэкология: Учебное пособие. Л., 1990.

Степанов Д. Л., Киселев Г. Н. Учебно-методические таблицы и иллюстрации к курсу "палеоэкология". Л., 1990.

Тейяр де Шарден П. Феномен человека. М., 1965.

Янин Б. Т. Основы тафономии. М., 1983.

Ager D. V. Principles of palaeoecology. N.Y.; San Francisco; Toronto; Ld., 1963.

Дополнительная

Ахмедов А. М. Бассейны черносланцевой седиментации раннего протерозоя Балтийского щита: Автореф. докт. дис. СПб., 1997.

Биотические события на основных рубежах фанерозоя / Под ред. В. В. Меннера. М., 1989.

Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М., 1979.

Буракова А. Т. Распознавание озерной обстановки и окружающего палеоландшафта по остаткам высших растений // Вестн. Ленингр. ун-та. 1986. Сер. 7. Вып. 2. (№ 14).

Вялов А. С. Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Киев, 1966.

Геккер Р. Ф., Осипова А. Н. Инструкция для авторов палеоэкологических работ. М., 1970.

Горышина Т. К. Экология растений. М., 1979.

Давиташвили Л. Ш. К вопросу о классификации ценозов организмов и органических остатков // Общие вопросы эволюционной палеобиологии: В 2 т. Т. 1. Тбилиси, 1964.

Друщиц В. В. О некоторых проблемах актуопалеонтологии // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1979. Т. 54. Вып. 2.

Калашников Н. В. Принципы палеоэколого-биономических исследований // Серия препринтов "Научные доклады". Вып. 223. Сыктывкар, 1989.

Колесников Ч. М. Палеобиохимические и микроструктурные исследования в палеолимнологии (теоретические и методологические аспекты). Л., 1974.

Коробков И. А. Введение в изучение ископаемых моллюсков. Л., 1950.

Красилов В. А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток, 1972.

- Криштофович А. Н.* Палеоботаника. М., 1957.
- Крумбель Г., Вальтер Х.* Ископаемые. Сбор, препарирование, определение, использование. М., 1980.
- Лапо А. В.* Следы былых биосфер. М., 1987.
- Максимова С. В.* Очерки по прикладной палеоэкологии. М., 1984.
- Малахова Н. И.* Фауна в метаморфических породах Урала. Свердловск, 1967.
- Марк-Курих Э. Ю.* Методы тафономических исследований ископаемых рыб (формация "олд-ред") // Тафономия наземных организмов / Под ред. В. Г. Очева, Г. И. Твердохлебовой. Саратов, 1997.
- Мартынов А. И.* Археология. М., 1996.
- Материалы по методам тафономических исследований* / Под ред. Г. В. Кулевой, В. Г. Очева. Саратов, 1992.
- Мейен С. В.* О некоторых методах восстановления экологии древних растений // Вопросы палеогеографического районирования в свете данных палеонтологии. Труды IX сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. 1967.
- Мейен С. В.* Основы палеоботаники. М., 1987.
- Мержлин Р. Л.* Пластинчатожаберные спириалисовых глин, их среда и жизнь. М.; Л., 1950.
- Мярсс Т. И.* Позвоночные силура Эстонии и Западной Латвии. Таллин, 1986.
- Осипова А. И.* Из истории отечественной палеоэкологии // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. 1980. Т. 185.
- Попов А. В.* О закономерностях эволюции как системы. Фрунзе, 1973.
- Собецкий В. А.* Донные сообщества и биогеография поздне меловых платформенных морей юго-запада СССР // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 166.
- Соколов Б. С., Тесаков Ю. И.* Сообщества табулут Подолии // Труды ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1986. Вып. 645.
- Сообщества и биоценозы в силуре Прибалтики* / Под ред. Д. Л. Кальо, Э. Р. Клааманна. Таллин, 1982.
- Теория и опыт тафономии* / Под ред. Г. М. Кулевой, В. Г. Очева. Саратов, 1989.
- Физические и химические методы исследований в палеонтологии* / Под ред. А. Ю. Розанова. М., 1988.

Экостратиграфия и экологические системы геологического прошлого // Труды XXII сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. 1980.

Янин Б. Т. Терминологический словарь по палеонтологии. М., 1990.

Carter J. G. Environmental and biological controls of bivalve shell mineralogy and microstructure // Skeletal growth of aqualis organisms. N. Y.; Ld., 1980.

Jurgen A. B. Typen und Genese jungpalazoischer Tetrapoden — Lagerstätten // Palaeontographica. A 156. 1977.

Muller A. H. Lehrbuch der Palaozoologie. Bd. 1. Allgemeine Grundlagen. Teil C. Jena, 1976.

Treatise on marine ecology and paleoecology. Paleoecology // Memoir geol. Soc. Am. Memoir 67. 1957. Vol. 2.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. Общеэкологические понятия.....	5
1.1. Введение в экологию (В. Б. Сапунов).....	—
1.2. Экология водных организмов (Г. Н. Киселев).....	18
1.3. Экология наземных организмов (Г. Н. Киселев).....	22
Глава 2. Палеоэкология — предмет, цели и задачи, структура, смежные дисциплины (Г. Н. Киселев).....	24
2.1. Введение в палеоэкологию.....	—
2.2. Палеоэкология и биоэкология.....	25
2.3. Палеоэкология и систематика.....	26
2.4. Палеоэкология и геология.....	27
2.5. Палеоэкология и палеогеография.....	28
2.6. Палеоэкология и биостратомия.....	29
2.7. Палеоэкология и стратиграфия.....	30
2.8. Смежные дисциплины, структура палеоэкологии.....	31
Глава 3. Методы исследований в палеоэкологии.....	33
3.1. Морфофункциональный метод (Г. Н. Киселев).....	—
3.2. Актуалистический метод (Г. Н. Киселев).....	34
3.3. Количественные методы (Г. Н. Киселев).....	37
3.4. Экспериментальные методы (Г. Н. Киселев).....	43
3.5. Палеобиогеохимические методы (Г. Н. Киселев).....	44
3.6. Тафономический метод (Б. Т. Янин).....	49
Глава 4. Термины палеоэкологического содержания (Г. Н. Киселев).....	89
4.1. Термины биоэкологического содержания.....	—
4.2. Термины палеосинэкологического содержания.....	91
Глава 5. Палеоэкология наземных и водных растений (А. Т. Буракова).....	93
5.1. Фоссилизация и деструкция растительных остатков.....	—
5.2. Изменение растительного вещества.....	94
5.3. Формы растительных остатков.....	—
5.4. Тафономический и фитоценотический анализ местонахождений.....	96
Глава 6. Глобальная палеоэкология (А. В. Попов).....	109
6.1. Глобальная палеоэкология и эволюция биосферы.....	—
6.2. Главные этапы развития биосферы.....	111
6.3. Экогенез и экогенетическая экспансия.....	118
6.4. Глобальные экологические кризисы. Проблема вымирания больших групп организмов.....	120
Литература.....	127

Учебное издание

Общая палеоэкология

Зав. редакцией *Н. В. Куликова*

Редактор *Т. И. Косовцова*

Художественный редактор *Е. И. Егорова*

Лицензия ЛР № 040050 от 15.08.96

Подписано в печать 20.03.2000. Формат 60×84 1/16. Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 7,67. Уч.-изд. л. 7,44. Тираж 400 экз. Заказ 71.
Издательство СПбГУ. 199034, С.-Петербург, Университетская наб., 7/9.

Типография Издательства СПбГУ.
199061, С.-Петербург, Средний пр., 41.

