

Гео-биологические системы в прошлом

Программа Президиума РАН
«Проблемы происхождения жизни и становления биосферы»

Научно-образовательный центр ПИН РАН
Научно-образовательный центр ИНМИ РАН

ВОДОРОСЛИ В ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

Москва
ПИН РАН
2014

ISBN 978-5-903825-22-6

Водоросли в эволюции биосферы.
Отв. ред. С.В. Рожнов.
Серия «Гео-биологические процессы в прошлом».
Москва, ПИН РАН, 2014. 230 с. (66 ил.,
12 фототабл., 3 текст. табл.).
<http://www.paleo.ru/institute/publications/geo/>
ISBN 978-5-903825-22-6

Редакционный совет серии:
академик А.Ю. Розанов
академик Н.Л. Добрецов
академик Н.А. Колчанов
чл.-корр. РАН А.В. Лопатин
д.б.н. Н.В. Пименов
д.б.н. А.Г. Пономаренко
чл.-корр. РАН С.В. Рожнов

Ответственный редактор С.В. Рожнов

ISBN 978-5-903825-22-6

© Коллектив авторов
© ПИН РАН, 2014
© А.А. Ермаков (обложка)

СОДЕРЖАНИЕ

<i>С.В. Рожнов.</i> Водоросли – основные продуценты органики и кислорода до выхода растений в аэротоп	4
<i>Н.Г. Воробьёва, В.Н. Сергеев.</i> Радикальные изменения в биосфере при переходе от позднего рифея к венду	6
<i>П.Ю. Петров.</i> Роль микроорганизмов протерозоя в процессах континентального осадконакопления (Мукунский бассейн, нижний рифей Анабарского поднятия Сибири)	37
<i>З.Б. Намсараев.</i> Антарктида как модель переживания докембрийских глобальных оледенений наземными фототрофными сообществами	67
<i>А.И. Кузнецова, В.К. Орлеанский, Г.М. Зенова.</i> Циано-бактериальные сообщества как начальный фактор формирования почв	77
<i>В.Г. Кузнецов.</i> Соотношение осадконакопления и бактериально-водорослевых сообществ – эволюционный аспект	84
<i>М.М. Астафьева, Е.В. Шарков, А.В. Чистяков, М.М. Богина.</i> Сравнительная характеристика ископаемых микробов вулканических стекол в пиллоу-лавах раннего палеопротерозоя Карелии и современных вулканических стеклах из пиллоу-лав Срединно-Атлантического хребта	99
<i>Е.Ю. Голубкова, А.Б. Кузнецов.</i> Таксономическое разнообразие и корреляция эдиакарских комплексов акантоморфной палинофлоры мира	119
<i>А.М. Станевич, Е.Н. Максимова, Т.А. Корнилова.</i> Экобиологическая интерпретация акритарх позднего докембрия	141
<i>О.В. Сосновская.</i> Микробиолиты в невландиевой биоте	156
<i>С.Ю. Маленкина.</i> Юрские микробиальные постройки Русской плиты: органоминерализация и породообразующие организмы	170
<i>О.В. Шурекова, Н.К. Куликова, Е.Г. Раевская, Е.С. Разумкова.</i> Дициноцисты и их потенциал для биостратиграфии нижнего мела Северного Каспия	187
<i>Г.А. Анциферова, С.Л. Шевырев.</i> Микулинские и голоценовые диатомовые комплексы и их аналоги в современных водоемах центальных районов Восточно-Европейской равнины	206
<i>Л.Е. Сигарева, Н.А. Тимофеева.</i> Растительные пигменты в донных отложениях как показатели первичной продукции фитопланктона в крупном водохранилище	219

ВОДОРОСЛИ – ОСНОВНЫЕ ПРОДУЦЕНТЫ ОРГАНИКИ И КИСЛОРОДА ДО ВЫХОДА РАСТЕНИЙ В АЭРОТОП

Этот сборник основан на докладах, сделанных на первой палеоальгологической конференции «Водоросли в эволюции биосферы», которая проходила в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН с 25 по 28 февраля 2013 года в рамках программы Президиума РАН «Происхождение жизни и становления биосферы». Идея проведения конференции, специально посвященной роли водорослей в развитии биосферы, зародилась еще у академика Г.А. Заварзина, но преждевременная смерть помешала ему ее осуществить. Тем не менее, некоторые важные вопросы, касающиеся водорослей, затрагивались почти на всех конференциях по эволюции биосферы (Заварзин, 2012; Герасименко, 2011; Лучинина, 2011; Чувашов, 2011; Рожнов, 2013; Гамалей, 2013 и др.). Эти доклады подчеркнули важность изучения водорослей в рамках разработки проблем эволюции биосферы и показали острую необходимость проведения специальной конференции, посвященной водорослям, так как основные биосферные процессы, начиная, по крайней мере, с начала протерозоя до настоящего времени, тесно связаны с водорослями. Решение о проведении этой конференции вызвало энтузиазм у многих альгологов, занимающихся ископаемыми водорослями. Особую роль в объединении этого энтузиазма и направлении его в конкретную организацию конференции сыграла Е.Г. Раевская. Я думаю, что все участники конференции ей за это благодарны.

При организации конференции мы исходили из широкого определения водорослей, включая в них не только эукариотных оксигенных фотосинтетиков, первично или вторично заселяющих воду, но и цианобактерий. Это тем более обоснованно, что фотосинтез у эукариот обеспечивается древним симбиозом с цианобактериями, которые в эукариотной клетке превратились в пластиды (Гамалей, 2012). Именно цианобактерии создали аэробную биосферу, в которой только и могут существовать эукариоты, а до выхода растений в аэротоп подавляющую часть биопродукции и кислорода поставляли водоросли. Огромное влияние цианобактерий на развитие биосферы отражено в значительном количестве докладов и статей в сборнике на эту тему. Сборник открывается статьей Н.Г. Воробьевой и В.Н. Сергеева, основанной на большом и во многом оригинальном фактическом материале и посвященной радикальным изменениям в биосфере при переходе от позднего рифея к венду. Водорослевые микроорганизмы оказывали большое влияние на особенности континентального осадконакопления, определявшем характерные черты протерозойского рельефа. Это убедительно показано в статье П.Ю. Петрова на примере детально изученного нижнего рифея Анабарского поднятия. Эволюционному аспекту соотношения осадконакопления и бактериально-водорослевых сообществ посвящена статья В.Г. Кузнецова. Несколько статей посвящено изучению современных микробиально-водорослевых сообществ как модели для реконструкции докембрийских сообществ. Большое значение в развитии биосферы имели известковые водоросли, которые в начале палеозоя сменили цианобактериальные сообщества строматолитов. Интересные доклады на эту тему были сделаны по кембрийским представителям Сибирской платформы и по палеозойским Урала. Но они не вошли в настоящий сборник,

так как их содержание в значительной мере пересекается с уже опубликованными этими авторами статьями в предыдущих сборниках (Лучинина, 2011; Чувашов, 2011). Кроме того, некоторые доклады публикуются в Палеонтологическом журнале. В целом, конференция и сборник хорошо отражают проблемы, связанные с докембрийскими водорослями. Однако фанерозойские водоросли представлены в сборнике значительно меньше, несмотря на то, что их изучает наибольшее число специалистов. Это связано, видимо, с тем, что в большинстве случаев эти специалисты изучают частные вопросы, обеспечивающие решение конкретных практических задач, и не занимаются более глобальными вопросами эволюции биосферы, на которые, тем не менее, может быть направлена интерпретация данных их исследований. Одной из целей проведенной конференции и этого сборника как раз и является привлечение широкого круга альгологов для решения как глобальных, так и частных вопросов эволюции биосферы. Было бы интересно узнать, например, о современных исследованиях глобальной смены водорослевых биот в фанерозое и об изучении детальной морфологии талломных неизвестковых водорослей, интересные остатки которых были недавно обнаружены в силуре Эстонии (Tinn et al., 2009). Для изучения водорослей как основных продуцентов биосферы имеется огромное поле деятельности. Поэтому можно быть уверенными, что за первой альгологической конференцией последуют и другие.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гамалей Ю.В.* 2012. Роль симбиогенеза в происхождении сосудистых растений и колонизации суши // Ранняя колонизация суши. Серия «Геобиологические процессы в прошлом». М.: ПИН РАН. С. 138–156.
- Гамалей Ю.В.* 2013. Реконструкция выхода на сушу и возврата в воду высших растений // Проблемы эволюции биосферы. Серия «Геобиологические процессы в прошлом». М.: ПИН РАН. С. 153–169.
- Герасименко Л.М.* 2011. Фотосинтез и актуалистическая палеонтология цианобактерий // Проблемы ранней эволюции фотосинтеза. Серия «Геобиологические процессы в прошлом». М.: ПИН РАН. С. 37–65.
- Заварзин Г.А.* 2012. Омброфилы как первичные обитатели суши // Ранняя колонизация суши. Серия «Геобиологические процессы в прошлом». М.: ПИН РАН. С. 4–28.
- Лучинина В.А.* 2011. Палеоальгология при переходе от циано-бактериальной (строматолитовой) к водорослевой экосистеме на примере кембрийских отложений Сибирской платформы // Рифогенные формации и рифы в эволюции биосферы. Серия «Геобиологические процессы в прошлом». М.: ПИН РАН. С. 26–37.
- Рожнов С.В.* 2013. На заре аэробной биосферы: экология протерозойской и раннепалеозойской биот // Проблемы эволюции биосферы. Серия «Геобиологические процессы в прошлом». М.: ПИН РАН. С. 95–118.
- Чувашов Б.И.* 2011. Рифовые системы Уральского подвижного пояса и эволюция рифообразующих биот // Рифогенные формации и рифы в эволюции биосферы. Серия «Геобиологические процессы в прошлом». М.: ПИН РАН. С. 71–115.
- Tinn O., Meidla T., Ainsaar L., Pani T.* 2009. Thallophtic algal flora from a new Silurian Lagerstätte // Estonian Journal of Earth Sciences. V. 58. Iss 1. P. 38–42.

С.В. Рожнов

Водоросли в эволюции биосферы.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2014. С. 6–36.

<http://www.paleo.ru/institute/publications/geo/>

РАДИКАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В БИОСФЕРЕ ПРИ ПЕРЕХОДЕ ОТ ПОЗДНЕГО РИФЕЯ К ВЕНДУ

Н.Г. Воробьёва, В.Н. Сергеев

Геологический институт РАН

sergeev@ginras.ru

Многочисленные и разнообразные ассоциации органостенных и окремненных микрофоссилий позднепротерозойских (неопротерозойских) микробиот Северной Евразии позволили получить новую информацию о венд-позднерифейском переходе и радикальных изменениях в биосфере на этом рубеже. Конкреции кремней позднерифейской (неопротерозойской, криогений) возрастом примерно 800–750 млн. лет чичканской свиты Южного Казахстана содержат богатый разнообразный комплекс различных микроскопических эукариот: вазовидные панцирные амебы, акантоморфные и крупные (до ~1 мм в диаметре) мегасфероморфные акритархи, представляющих остатки одноклеточного фитопланктона, и нитевидные ваушериевые зеленые водоросли. Нижневендские (эдиакарские) микробиоты таксономически отличны от позднерифейских и содержат крупные акантоморфные акритархи Эдиакарского Комплекса Акантоморфной Палинофлоры (ЭКАП) или пертататакского типа. В типовой местности нижнего эдиакария (венда) Центральной Австралии в составе ЭКАП выделяется четыре последовательные комплексные зоны, которые до последнего времени не прослеживались на других континентах. Недавно аналоги второй зоны ЭКАП были обнаружены в уринской свите центральной Сибири нижнего венда, хотя по альтернативной интерпретации эта ассоциация является наиболее древним представителем микробиот пертататакского типа. Ассоциация верхней части вычегодской свиты (кельгминская микробиота) северо-восточной окраины Восточно-Европейской платформы (ВЕП) содержит большие, акантоморфные акритархи ЭКАП первой комплексной зоны. Эти акритархи интерпретируются как яйца древнейших низших беспозвоночных. Вышележащие толщи редкинского и котлинского горизонтов (региорусов) ВЕП практически не содержат акантоморфных акритарх, но здесь встречаются прекрасно сохранившиеся отпечатки мягкотелых многоклеточных животных, включая первых их билатерально-симметричных представителей. Данные геохимических исследований позднепротерозойской осадочной последовательности ВЕП показывают резкое возрастание атмосферного уровня кислорода, что, возможно, явилось причиной взрывообразной диверсификации многоклеточных животных в венде.

Ключевые слова: венд, поздний рифей, эдиакарий, микрофоссилии, биостратиграфия, Казахстан, Сибирь, Восточно-Европейской платформа.

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы микропалеонтологические исследования в области палеобиологии и биостратиграфии докембрия были сосредоточены на изучении динамики эволюционных изменений позднерифейских и ранневендских эукариотных микроорганизмов, предшествовавших взрывообразной радиации многоклеточных организмов в венде. Наиболее представительные позднерифейские микробиоты содержат смешанные ассоциации прокариотных и эукариотных микроорганизмов, например, мироедихинская, лахандинская и деревнинская ассоциации микрофоссилий Сибири или чичканская Южного Казахстана (Sergeev, Schopf, 2010). Вендская система характеризуется уникальной биотой макроостатков мягкотелых животных в ее верхней части, в то время как нижневендские отложения содержат разнообразные комплексы крупных орнаментированных акантоморфных акритарх ЭКАП, что позволяет не только дать палеонтологическую характеристику данного временного интервала, но и потенциально выделить в нем серию последовательных и широко трассируемых комплексов биостратиграфических зон (Grey, 2005). Эти микробиоты пертатататского типа или ЭКАП появляются глобально примерно на одном уровне в ограниченном интервале нижнего венда. К. Грей (Grey, 2005, см. также Grey, Calver, 2007) выделила четыре последовательные комплексные зоны в ЭКАП типового разреза эдиакарской системы Австралии (нижний венд), демонстрируя потенциально высокое разрешение акантоморфных акритарх нижнего венда для биостратиграфических корреляций. Ассоциации ЭКАП имеют глобальное распространение и комплексы акантоморфных акритарх пертатататского типа встречены в нижневендских отложениях Китая, Малых Гималаев в Индии, Шпицбергена и Норвегии. Однако аналоги выделенных в Австралии зон до последнего времени не прослеживались на других континентах, оставляя неясным вопрос об их потенциальной возможности зональной корреляции базальных слоев вендской системы. Тем не менее, разнообразные ассоциации микрофоссилий ЭКАП, содержащие зональные ключевые таксоны, в последнее время были обнаружены вдоль границ Восточно-Европейской и Сибирской платформ, предоставляя возможность сопоставить нижневендские отложения глобально на зональном уровне (Vorob'eva et al., 2009a, b; Sergeev et al., 2011). В статье мы анализируем описанные ранее комплексы микрофоссилий в контексте их биологической интерпретации и новейших геохимических данных.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ВОЗРАСТ ЧИЧКАНСКОЙ, ВЫЧЕГОДСКОЙ И УРИНСКОЙ СВИТ

Чичканская свита. Хр. Малый Каратау (рис. 1) находится в Каратау-Таласской структурно-фациальной зоне Улутау-Синийского складчатого пояса, который простирается на юго-восток от гор Улутау Центрального



Рис. 1. Карта Северной Евразии, показывающая положение содержащих микрофоссилии толщ, анализируемых в статье: верхнерифейской чичканской свиты (1), верхнерифейско-вендской вычегодской свиты (2) и вендской уринской свиты (3) (темные пятиугольники). Другие верхнерифейские толщи показаны темными квадратами: 4 – мироедихинская свита, 5 – деревнинская свита, 6 – шорихинская свита, 7 – подинзерская свита, 8 – лахандинская серия.

Казахстана до Северного Китая. Отложения, слагающие моноклираль Малого Каратау (рис. 2), сформировались во время каледонского тектонического цикла, охватывающего промежуток времени от позднего рифея до середины палеозоя, и подразделяются на шесть серий: кокджотскую, большекаройскую (1500–2000 м), жанатасскую (до 3000 м), коксуйскую (<1500 м), малокаройскую и тамдинскую (см. Сергеев, 1992; Sergeev, Schopf, 2010 и др.). Малокаройская серия включает в себя снизу вверх: 30–200 м актугайскую свиту, состоящую из аркозовых песчаников, собственно чичканскую, имеющую максимальную мощность 120 м и >500 м мощности курганскую свиту, состоящую из полимиктовых и туфогенных песчаников. Чичканская свита состоит из алевролитов и аргиллитов с прослоями и линзами кремней, окремненных плоскогалечных конгломерато-брекчий (флейкстунув) и оолитовых доломитов, а также многочисленных и разнообразных окремненных строматолитовых биогермов, приуроченных в основном к ее верхней части. Остатки микроорганизмов в кремнях встречаются по всему разрезу свиты, но эукариотные морфологически сложные и эволюционно прогрессивные формы приурочены к открыто-морским фациям нижней ее части. Перекрывающая малокаройскую с угловым несогласием тамдинская серия включает в себя терригенно-карбонатную кыршабактинскую свиту (Миссаржевский, Мамбетов, 1981), с аксайскими тиллитами в нижней части (Meert et al., 2011), относимых, по-видимому, к байконурскому

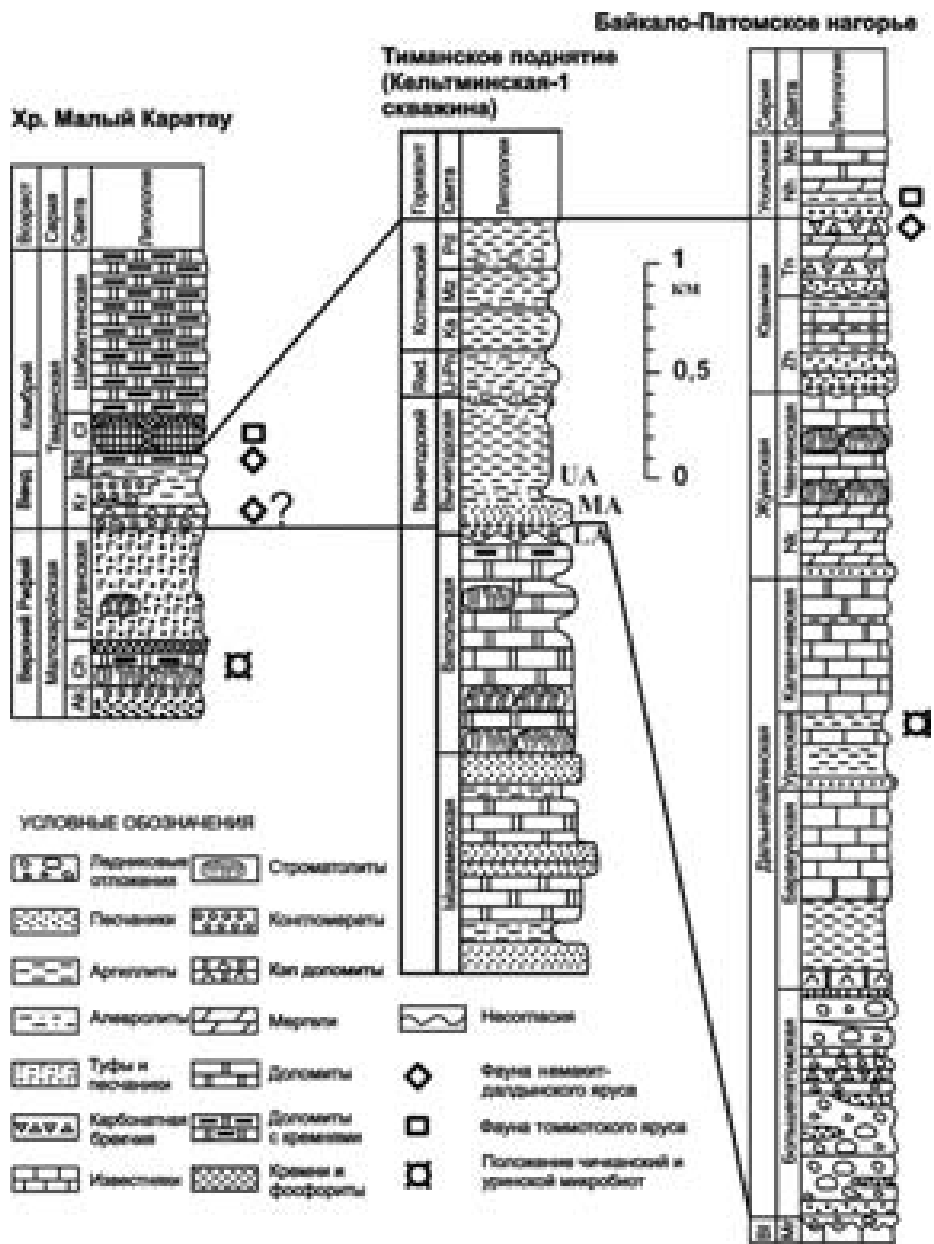


Рис. 2. Корреляция разрезов верхнего докембрия хр. Малый Каратау, Тиманского поднятия (скважина Кельтминская-1) и Байкало-Патомского нагорья. Условные обозначения: серии и свиты – VI – баллаганакская, Mг – маринская, Nk – никольская, Zh – жербинская, Tп – тинновская, Nk – никольская, Nh – нохтуйская, Mc – мачинская, U-Pп – устьпинезская, Kг – красавинская, Mz – мезенская, Pd – падунская, Ak – актугайская, Ch – чичканская, Ks – кыршабактинская, Bк – беркутинская, Cl – чулактауская; ассоциации микрофоссилий вычегодской свиты: LA – нижняя ассоциация, MA – средняя ассоциация, UA – верхняя ассоциация. Red. – редкинский горизонт.

гляциогенному уровню (Чумаков, 2011), фосфоритоносную чулактаускую, до нескольких десятков метров мощности, и верхнюю карбонатную шабактинскую свиту мощностью до 3000 м. В кэп-доломитах базальной части кыршабактинской свиты и в ее верхней части, так называемых нижних доломитах или беркутинской свите в некоторых стратиграфических схемах, присутствуют древнейшие скелетные ископаемые немакит-далдынского (манькайского) яруса нижнего кембрия, относимого в общей стратиграфической шкале (ОСШ) России к верхнему венду, а в международной стратиграфической шкале (МСШ) к нижнему кембрию (Миссаржевский, Мамбетов, 1981; Миссаржевский, 1989; Popov et al., 2009). Ископаемые типичной фауны томмотского яруса нижнего кембрия встречаются в вышележащих фосфоритах чулактауской свиты, а атдабанского яруса – в шабактинской свите (Миссаржевский, Мамбетов, 1981). Таким образом, возраст отложений чичканской свиты хорошо ограничен сверху и малокаройская серия не может быть моложе венда. Верхнерифейский возраст малокаройской серии сейчас, в первую очередь, основывается на составе микрофоссилий чичканской свиты. Она содержит множество типичных позднерифейских (или южноуральского горизонта) таксонов (Sergeev, 2009; Сергеев и др., 2010), в том числе панцирных амеб рода *Melanocyrrillium*, морфологически сложных и крупных родов акантоморфных и других акритарх (например, *Cerebrosphaera*, *Stictosphaeridium*, *Trachyhystrichosphaera* и *Vandalosphaeridium*), и спирально-нитчатых цианобактерий *Obruchevella exilis*. При этом представители нижневендских микробиот, акантоморфные акритархи ЭКАП здесь не встречены (Zhang и др., 1998; Grey, 2005; Vorob'eva et al., 2009a, b; Сергеев и др., 2010; Sergeev et al., 2011). Остатки разнообразных многоклеточных животных, известных из вендских отложений, в малокаройской серии отсутствуют, хотя проблемные отпечатки были отмечены в курганской свите (Meert et al., 2011).

Позднерифейский возраст (криогений) для малокаройской серии поддерживается и радиометрическими данными. Опубликованные В.К. Советовым (2008) U-Pb результаты датирования цирконов в туфах курганской свиты дают возраст 779 ± 17 млн. лет. Другое U-Pb датирование цирконов в тех же туфах курганской свиты дали возраст 766 ± 7 млн. лет (Levashova et al., 2011). В общем, все имеющиеся данные согласуются между собой, предполагая позднерифейский возраст (800–750 млн. лет) для чичканской свиты.

Уринская свита. На юге Средней Сибири наиболее полный разрез верхнедокембрийских (рифейских и вендских) отложений вскрывается в краевой зоне Байкало-Патомского нагорья. Уринское поперечное поднятие, осложняющее северо-восточную окраину Патомской складчатой дуги, начинается вблизи устья р. Большой Патом и протягивается к северу, пересекая р. Лену между устьями рек Джерба (Жерба) и Малый Патом (рис. 1). В этом разрезе выделяют (снизу вверх) пурпольскую и медвежевскую свиты,

а также баллаганакскую, дальнетайгинскую, жуинскую и юдомскую серии (Чумаков и др., 2013). Дальнетайгинская серия состоит из четырех согласно залегающих свит (снизу вверх): большепатовской, баракунской, уринской и каланчевской (рис. 2). *Большепатовская свита* мощностью порядка 1000 м сложена массивными и слоистыми диамиктитами. *Баракунская свита* состоит из чередования пачек, сложенных преимущественно темными известняками и сланцами мощностью около 1000–1200 м. Особое внимание заслуживают венчающие доломиты *нижнебаракунской подсвиты*, представляющие собой темно-серые, очень тонко- и ритмично слоистые известковистые доломиты мощностью 10–15 м. Карбонатные породы, слагающие верхнюю часть баракунской свиты, согласно перекрыты *уринской свитой*, которая содержит рассматриваемые в данной статье микрофоссилии и расчленяется на две подсвиты. Нижняя подсвита (250 м) сложена тонкозернистыми песчаниками, алевролитами и аргиллитами, содержащими прослои и линзы мелкозернистых доломитов. Верхняя подсвита (120 м) представлена серыми и зеленовато-серыми, тонкослоистыми, иногда слабо углистыми аргиллитами и алевролитами с редкими тонкими (1–1.5 м) прослоями тонкозернистых известняков и более редких доломитов.

На уринские осадки согласно налегает карбонатная каланчевская свита (600–650 м), которая завершает разрез дальнетайгинской серии Уринского поднятия. Вышележащая жуинская серия (1000–1200 м), также сложенная главным образом породами карбонатного состава, расчленяется на никольскую (500–700 м) и ченчинскую (500–750 м) свиты, на которой залегают песчаники жербинской свиты. Вышележащая тинновская свита (300–600 м) в верхней части содержит мелкораквинную фауну зон *Anabarites trisulcatus* и *Purella antiqua* немакит-далдынского яруса верхнего венда (Хоментовский и др., 1998). Тинновская свита со следами размыва перекрывается терригенно-карбонатной нохтуйской свитой, вблизи основания которой содержится фауна зоны *Ajacyathus sunnaginicus* – первой зоны томмотского яруса нижнего кембрия.

В настоящее время, главным критерием определения возраста уринской свиты и всей дальнетайгинской серии являются акантоморфные акри тархи пертататакского типа, представленные в этой свите показательной ассоциацией (Чумаков и др., 2007; Воробьева и др., 2008; Сергеев и др., 2010; Голубкова и др., 2010; Sergeev et al., 2011; Moczydlowska, Nagovitsin, 2012) и наличие вендской формы *Beltanelloides sorichevae* в нижней подсвите баракунской свиты на р. Ура (Леонов, Рудько, 2012). Возраст баллаганакской серии определялся как позднерифейский (Хоментовский, Постников, 2001), что подкрепляется высокими величинами $\delta^{13}\text{C}$ (от +5 до +8 ‰) в карбонатах мариинской свиты (Покровский и др., 2006). Столь значительная положительная аномалия $\delta^{13}\text{C}$ в верхнем докембрии характерна для второй половины позднего рифея (Halverson, Shields-Zhou, 2011). Единственно зна-

чимое радиометрическое ограничение исходит от обломочных цирконов, которые дают минимальное значение возраста отложений в 646.9 ± 3.4 млн. лет (U-Pb; Чумаков и др., 2011) для никольской свиты.

Вычегодская свита. Недавно первая находка микрофоссилий пертататакского типа была сделана на пассивной окраине Восточно-Европейской платформы в буровой скважине в Притиманской депрессии в вычегодской свите, относящейся к нижнему венду (Вейс и др., 2006; Воробьева и др., 2006; Vobob'eva et al., 2007, 2009a, b). Скважина Кельтминская-1, пробуренная в пределах Тиманского трога вдоль северо-восточной окраины ВЕП, вскрыла около 3600 м неопротерозойских осадочных пород, плохо обнаженных на поверхности (рис. 1). Верхние 1000 м разреза скважины коррелируются с поздневендским редкинским и котлинским горизонтами ВЕП, а нижние 2000 м сопоставляются с верхнерифейскими отложениями Урала. Вычегодская свита залегает между ними, причем эта 600 м толща терригенных пород не имеет аналогов ни в классическом разрезе ВЕП, ни в стратотипе рифея Южного Урала. Последовательность отложений стратотипа вендской системы (Соколов, 1997) ВЕП залегает на кристаллическом фундаменте или несогласно перекрывает рифейские толщи в авлакогенах, и подразделяется на лапланский, редкинский, котлинский и ровенской горизонты (в МСШ ровенский горизонт относится к нижнему кембрию). Она содержит многочисленные остатки мягкотелых Metazoa (редкинский горизонт) и разнообразные ассоциации нитчатых и коккоидных микрофоссилий (Волкова и др., 1979; Федонкин, 1987; Соколов, 1997 и др.). Однако ассоциации микрофоссилий пертататакского типа или эдиакарского комплекса акантоморфной палинофлоры (ЭКАП), пользующиеся глобальным распространением в стратиграфическом интервале нижнего венда (Knoll, 1992; Zhang et al., 1998; Grey, 2005 и др.), ранее здесь встречены не были. Отсутствие ЭКАП на Русской плите объяснялось перерывом между лапландским и ровенским горизонтами (Бурзин, Кузьменко, 2000), что подтвердили и новые радиометрические данные. Датировки изотопного возраста тиллитов Урала (Semikhatov, 1991) и U-Pb возраста цирконов из Китая и Южной Африки указывают на глобальную дегляциацию примерно 635 млн. л. н. (Hoffmann et al., 2004; Condon et al., 2005). При этом редкинская трансгрессия, с которой началось образование отложений осадочного чехла ВЕП, произошла 555–560 млн. л. н. (Martin et al., 2000).

Постледникова часть последовательности надстраивается вниз по направлению к северо-восточной пассивной окраине ВЕП, к Тиманскому поднятию. Скважина «Кельтминская -1», пробуренная около поднятия Джемим Парма (рис. 1), вскрыла следующую последовательность верхнепротерозойских отложений (разрез приводится снизу вверх согласно схеме В.В. Терешко и С.И. Кириллина (1990): ышкемеская (4902–3943 м, 960 м), вапольская (3943–2910 м, 1030 м), вычегодская (2910–2312 м, 600 м), усть-пинезская

(2312–1880 м, 430 м), красавинская (1880–1725 м, 150 м), мезенская (1725–1527 м, 200 м) и падунская (1527–1330 м, 200 м) свиты (рис. 2). Верхние три свиты относятся к котлинскому, а усть-пинежская – к редкинскому горизонту и прослеживаются в смежной Мезенской синеклизе (Федонкин, 1987; Соколов, 1997), в то время как вычегодская свита выклинивается и не имеет в данном регионе аналогов. Довычегодская часть разреза уверенно коррелируется с отложениями стратотипа рифея Южного Урала (Раабен, 2006) и вычегодская свита стратиграфически может быть надежно помещена между верхним рифеем (криогением) и вендом (эдиакарием). Гиллиты в разрезе скважины Кельтминская-1 отсутствуют. Рассмотренная последовательность вычегодских микрофоссилий и палеонтологические данные о возрасте ее базальной (верхний рифей) и терминальной части (нижний венд) позволяют думать (см. ниже), что средняя часть названной свиты, содержащая бедную ассоциацию микрофоссилий, формировалась, вероятно, во время лапландского (варангерского) оледенения, начало которого определяет нижнюю границу венда.

Имеющиеся изотопно-геохронологические данные строго определяют лишь минимальный возрастной предел вычегодской свиты: на эту свиту с размывом налегают палеонтологически охарактеризованные отложения редкинского регионаруса верхнего венда, которые в средней и верхней частях содержат вулканогенные цирконы с U-Pb (SHRIMP) возрастом 558 ± 1 и 555 ± 0.3 млн. лет (Гражданкин, 2003; Martin et al., 2000). Аналогом нижней части вычегодской свиты в стратотипе рифея является та или иная часть уских отложений, которые содержат вблизи своего основания неизменный глауконит, имеющий Rb-Sr возраст 664 ± 11 млн. лет (Зайцева и др., 2008). Максимальный возрастной предел вычегодской свиты определен на основании того факта, что в верхнерифейских отложениях Южного Урала, Полюдова кряжа, поднятий Тимана и ряда расположенных северо-западнее регионов установлена межрегионально выдержанная последовательность строматолитовых таксонов, которая позволяет по всей указанной территории трассировать определенные биостратиграфические подразделения (слои со строматолитами), обладающие специфичной палеонтологической характеристикой (Раабен, 2006).

Учитывая уникальную характеристику вычегодской свиты, точнее ее верхней части, ранее для разреза ВЕП был предложен новый вычегодский региональный ярус, отвечающей отсутствующим в наплитной части разреза нижневендскому этапу ее развития (Воробьева и др., 2008; Vorob'eva et al., 2009a, b) и находящимся между ледниковым лапландским и редкинским горизонтами (регионарусами). Однако по альтернативной интерпретации вычегодская свита рассматривается как фация в пределах редкинского горизонта (Подковыров и др., 2011), а вышележащие толщи с отпечатками мягкотелых выделяются в беломорский регионарус (горизонт) (Гражданкин, 2011).

СОСТАВ ИЗУЧЕННЫХ ПОЗДНЕРИФЕЙСКИХ И ВЕНДСКИХ МИКРОБИОТ

Состав микробиоты чичканской свиты. Углеродистые кремни позднепротерозойской (800–750 млн. лет) чичканской свиты Южного Казахстана содержат разнообразную ассоциацию микроорганизмов прекрасной сохранности. Подобно большинству докембрийских микробиот, в чичканской ассоциации доминируют прокариотные цианобактерии, нитчатые (осцилляториевые и ностоковые, представленные в основном трихомами и пустыми чехлами) и коккоидные (хроококковые и плеурокапсовые, включая одиночные, колониальные и стебельковые формы). Однако, в отличие от протерозойских микробиот из верхнесублиторальных и литоральных обстановок, чичканские микрофоссилии, сохранившиеся в кремнях из фаций открытого шельфа, включают разнообразные микроскопические эукариоты: вазовидные панцирные амебы; шиповатые (акантоморфные) фитопланктонные формы; большие (до 1 мм в диаметре) мегасфероморфные акритархи; и сосисковидные нити ваушериевых зеленых водорослей. Чичканскую ассоциацию составляют 39 видов (23 рода) микроскопических прокариот и эукариот (рис. 3). В составе микробиоты присутствуют типичные позднепротерозойские таксоны (*Cerebrosphaera*, *Jacutianema*, *Melanocyrrillium*, *Stictosphaeridium*, *Trachyhystrichosphaera* и *Vandalosphaeridium*), что превращает чичканский Lagerstätte в эталонную биоту криогения, документируя состояние морской биосферы перед началом радиации Metazoa (Sergeev, Schopf, 2010). Мы интерпретируем эту и другие одновозрастные смешанные ассоциации прокариотных и эукариотных микрофоссилий как отражающие переходную стадию между протерозойской преимущественно прокариотной и фанерозойской биосферами, где доминировали эукариотные организмы. Ввиду высокого разнообразия и великолепия сохранности микроорганизмов, чичканская микробиота предложена в качестве одной из типовых ассоциаций для криогения или южноуральского биогоризонта (unit) (Sergeev, 2009).

В дополнение к оптической микроскопии, для исследования чичканской микробиоты были применены две новые палеонтологические методики: конфокальная лазерная сканирующая микроскопия (КЛСМ), и 2D и 3D Рамановская спектроскопия (РС) (Schopf et al., 2010). Совместное применение этих методик выявило, *in situ* с разрешением на уровне микрон, клеточную морфологию органостенных микрофоссилий в кремнях. С помощью РС был охарактеризован молекулярно-структурный состав фоссилий и заключающего их минерального матрикса, идентифицирован состав внутриклеточных включений, и количественно проанализирована степень геохимической зрелости органического вещества чичканской свиты. Первое изучение остатков докембрийских микроорганизмов из единого местонахождения с применением КЛСМ и РС создало трехмерные реконструкции морфологии

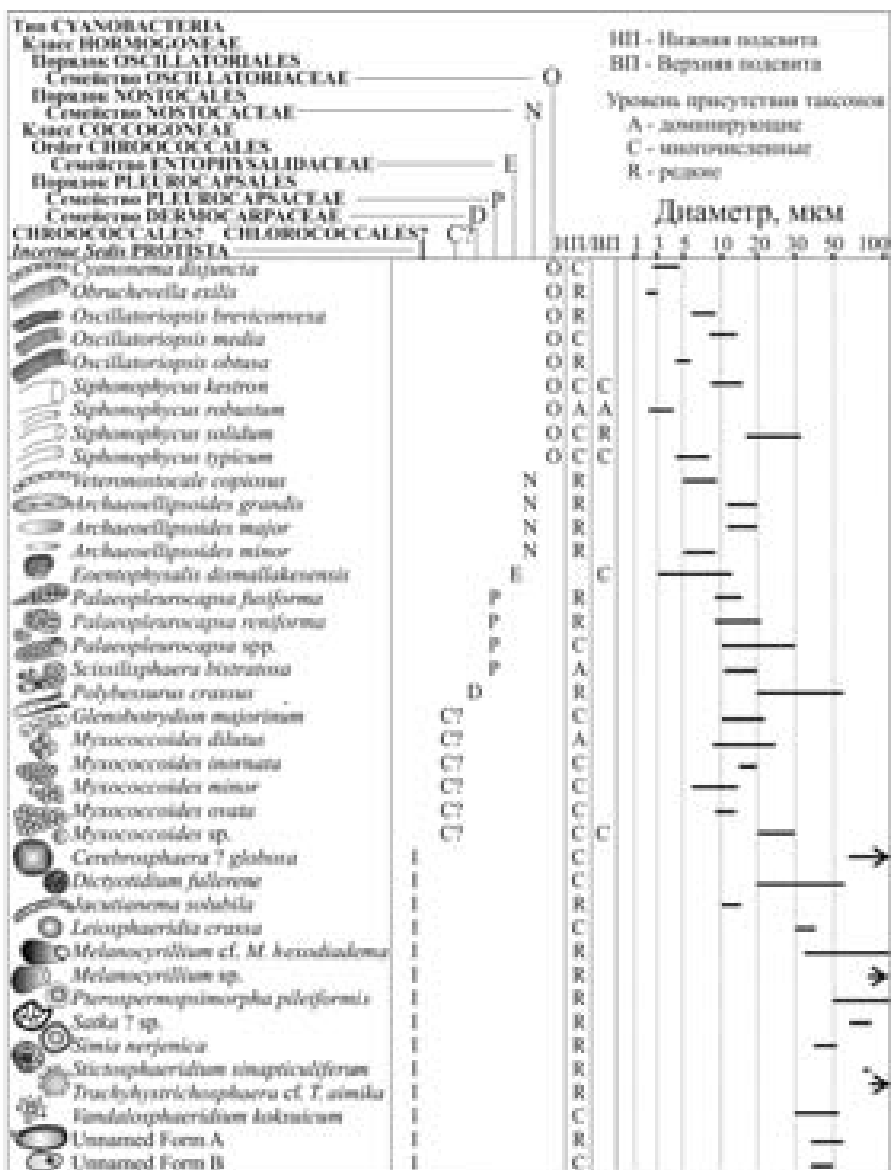


Рис. 3. Состав чичканской микробиоты из открыто-морских (нижняя подсвита) и прибрежно-мелководных (верхняя подсвита) обстановок обитания (по Sergeev, Schopf, 2010).

и анатомии органостенных микрофоссилий в кремнях, проанализировав состав слагающих их керогенов и тафономические особенности.

Состав микробиоты уринской свиты. В 30–35 м от кровли уринской свиты на правом берегу р. Ура в 3 км от ее устья (по прямой) в тонкослоистых алевролитах на четырех уровнях был найден разнообразный эдиакарский комплекс акантоморфной палинофлоры (ЭКАП) или

ассоциация акантоморфных акритарх пертататакского типа (Наговицин и др., 2004; Чумаков и др., 2007; Воробьева и др. 2008; Голубкова и др., 2010; Sergeev et al., 2011; Moczydlowska, Nagovitsin, 2012). На основании анализа перечисленных работ, в составе уринской микробиоты присутствуют следующие валидные таксоны акантоморфных, сфероморфных и нетроморфных акритарх, форм причудливой морфологии, а также остатки цианобактерий: *Ancorosphaeridium magnum*, *A. minor*, *A. robustum*, *Appendisphaera tenuis*, *A. tabifica*, *Archaeotunisphaeridium* cf. *fimbriatum*, *Asseserium fusulentum*, *A. pyramidalis*, *Cavaspina acuminata*, *C. basiconica*, *C. uria*, *Ceratospaeridium* cf. *glaberosum*, *Densisphaera arista*, *D. fistulosa*, *Eotylotopalla* cf. *delicata*, *E. strobilata*, *Knollisphaeridium maximum*, *Labruscasphaeridium* sp., *Multifronsphaeridium ramosum*, *Schizofusa zangwenlongii*, *Sinosphaera rupina*, *Tanarium anozos*, *T. conoideum*, *T. digitiformum*, *T. muntense*, *T. tuberosum*, *Urasphaera capitalis*, *Variomargosphaeridium floridum*, *Leiosphaeridia* spp., Gen. et sp. indet., *Segmentothallus* aff. *S. asperus*, *Rugosopsis tenuis*, *Bullatosphaera velata*, *Aimia* aff. *A. gigantea*, *Ceratophyton* sp., *Polytrichoides lineatus*, *Digitus fulvus*, *Obruchevella* sp., cf. *Cucumiforma* sp., *Siphonophycus* spp., Unnamed filamentous microfossils, Unnamed Forms 1-5.

В данном списке учтена последняя статья М. Мочадловской и К.Е. Наговицина (Moczydlowska, Nagovitsin, 2012), в которой формально переописана серия ранее известных в уринской свите таксонов и вновь описана группа новых родов и видов, которые можно признать валидными таксонами до следующей ревизии таксономического состава уринской микробиоты. Вместе с тем, Мочадловская и Наговицин (Moczydlowska, Nagovitsin, 2012) без всяких объяснений сочли тафономическими артефактами такие описанные В.Н. Сергеевым с соавторами (Sergeev et al., 2011) таксоны как *Bullatosphaera velata* и *Aimia* aff. *A. gigantea*, а также не приводя оснований в уринской свите определили такие валидные формы как *Miroedichia lobata* и *Trachyhystrichosphaera aimika* (Наговицин и др., 2004), отвергнутые в составе уринской биоты Сергеевым с соавторами (Sergeev et al., 2011) по всем формальным правилам палеонтологических описаний. Поэтому ссылки на присутствие в уринской свите *Miroedichia* и *Trachyhystrichosphaera* не могут быть приняты не только на основании их морфологии, но и по чисто формальным критериям. Что касается описанных Мочадловской и Наговициным новых таксонов, то, несомненно, среди них заслуживает обособления в отдельный род и вид своеобразный морфотип *Urasphaera capitalis*. Остальные новые таксоны, описанные в статье (Moczydlowska, Nagovitsin, 2012) являются спорными и в значительной степени отражают субъективные взгляды авторов на таксономическое значение признаков рассмотренных морфотипов.

Состав микробиот вычегодской свиты. Ассоциация микрофоссилий вычегодской свиты вскрыта на глубине 2910–2312 м и по составу содержа-

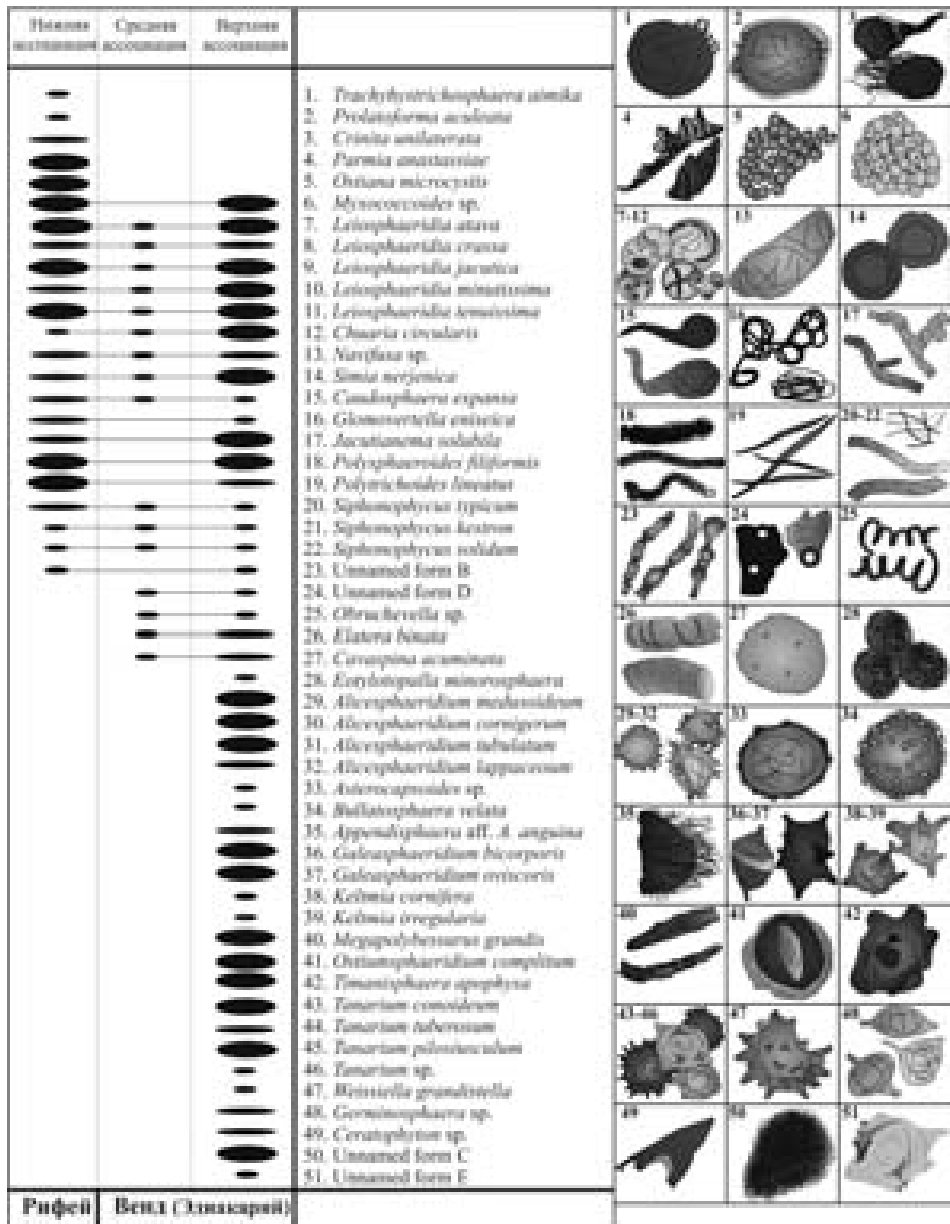


Рис. 4. Стратиграфическая схема, показывающая таксоны микрофоссилий из вычегодской свиты и их распределение в трех последовательных ассоциациях (по Vorob'eva et al., 2009a, с изменениями).

щихся микрофоссилий расчленяется на три части (рис. 4). Базальная часть свиты (глубина 2910–2900 м) содержит характерные верхнерифейские формы *Trachyhystrichosphaera aimika*, *Prolatoforma aculeata* в сопровождении

Chuararia circularis, *Polytrichoides oligofilum*, *Glomovertella eniseica*, *Ostiana microcystis*, *Caudosphaera expansa*, *Leiosphaeridia* spp. и некоторых других форм. Нижняя часть микробиоты, кроме того, включает углефицированные остатки аннелидоморфных организмов *Parmia anastassiae* (Гниловская и др., 2000; Vorob'eva et al., 2009a, b). Нижневыхегодская ассоциация, обнаруженная только в базальных 10 м разреза, содержит таксоны акантоморфных акритарх и фрагменты проблематичных макрофоссилий, известных исключительно из отложений позднекрифейского возраста. Средняя часть вычегодской свиты (глубина 2899–2780 м) включает различных представителей рода *Leiosphaeridia* в сопровождении *Chuararia circularis*, *Navifusa* sp., *Simia nerjenica*, *Caudosphaera expansa*, *Siphonophycus typicus*, *S. solidum*, *Obruchevella* sp. и некоторых других форм. В средней ассоциации доминируют простые нитчатые и коккоидные микрофоссилии, но здесь отмечено первое появление эдиакарских (?) акантоморфных акритарх *Cavaspina acuminata*. Верхняя часть вычегодской свиты (гл. 2779–2312 м) содержит кельтминскую микробиоту (Vorob'eva et al., 2009a, b) – одну из самых богатых микробиот пертататакского типа. В состав этой микробиоты входят 46 видов пертататакских форм, относящихся к 32 родам, и 5 форм, описанных неформально (рис. 4). В составе кельтминской микробиоты преобладают представители родов *Alicesphaeridium* (*A. medusoideum*, *A. cornigerum*, *A. tubulatum* и *A. lappaceoum*) и *Tanarium* (*T. conoideum*, *T. tuberosum*, *T. pilosiusculum* и *T. sp.*); редкими компонентами микробиоты являются *Cavaspina acuminata*, *Asterocapsoides sinensis* и *Appendisphaera*, а также первоначально эндемичные таксоны *Keltmia cornifera*, *K. irregularia*, *Bullatosphaera velata*, *Timanisphaera apophysa*, *Eotylotopalla strobilata*, *Galeasphaeridium bicorporis*, *G. oviscoris* и *Weissiella grandistella* (последняя форма сейчас найдена в отложениях нижнего венда Китая и Индии).

Верхневыхегодская ассоциация сравнима с первой (*Ab/Am/Gp*) комплексной зоной ЭКАП Австралии (Grey, 2005). Эти характерные таксоны везде известны только из нижневендских пород. Наиболее вероятная интерпретация, что верхнерифейские породы базальной части вычегодской свиты, содержащие нижневыхегодскую ассоциацию микрофоссилий, отделены скрытым несогласием от вышележащих нижневендских (средняя и верхняя ассоциации) отложений. Эта интерпретация согласуется с данными по Китаю и Австралии, которые указывают, что появление разнообразных ассоциаций ЭКАП произошло в течение эдиакарского периода и непосредственно не связано с предшествующим оледенением. Таким образом, основание вендской (эдиакарской) системы может быть сопоставлено со слоями вычегодской свиты, содержащими вторую ассоциацию микрофоссилий с редкими акритархами *Cavaspina*.

РОЛЬ ЧИЧКАНСКОЙ, УРИНСКОЙ И ВЫЧЕГОДСКОЙ МИКРОБИОТ В РАЗРАБОТКЕ МОДЕЛИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ НА ГРАНИЦЕ ВЕРХНЕГО РИФЕЯ И ВЕНДА

В результате продолжительной эволюции в течение протерозоя эвкариотные микроорганизмы достигли высокого разнообразия, и в конце позднего рифея (криогений или южноуральский биогоризонт, 850–635 млн. л. н. (Sergeev, 2009)) многочисленные и морфологически сложные ядерные организмы пользовались широким распространением. Как органостенные, так и окремненные микробиоты южноуральского биогоризонта из открыто-морских обстановок средней части шельфа содержат обильные остатки прокариотных и эвкариотных микроорганизмов, которые дают ясное представление о достигнутом организмами эволюционном уровне к концу позднего протерозоя и о степени организации позднерифейских экосистем. Одним из наиболее разнообразных и хорошо сохранившихся Lagerstätte позднего рифея является ассоциация окремненных микрофоссилий чичканской свиты Южного Казахстана, документирующая статус морской биоты непосредственно перед началом серии позднепротерозойских оледенений и последовавшей затем радиации и глобальной экспансии Metazoa (Sergeev, Schopf, 2010; Schopf et al., 2010). Широкое распространение и особенно высокое разнообразие эвкариотных микроорганизмов в этой микробиоте возможно связано с появлением ранее полового размножения у ядерных организмов, что привело к последовавшему взрывообразному увеличению их морфологического и таксономического разнообразия, соотносимого с рубежом в один миллиард лет и известного как «неопротерозойская революция» (Сергеев, 2006). В чичканской микробиоте представлены многочисленные микроскопические эвкариоты, включая имеющих вазовидную форму панцирных амёб; акантоморфных акритарх и других фитопланктонных микроорганизмов с орнаментированной и скульптурированной поверхностью; огромных по масштабам бактериального микромира (до ~1 мм в диаметре) мегасфероморфных акритарх; нитевидных ваушериевых зеленых водорослей и многих других (например, *Cerebrosphaera*, *Jacutianema*, *Melanocyrrillium*, *Stictosphaeridium*, *Trachyhystrichosphaera* и *Vandalosphaeridium*). Помимо протист, чичканская микробиота содержит разнообразные, многочисленные и хорошо сохранившиеся прокариотные цианобактерии, включая как остатки матоформирующих гормогониевых и энтофизалесовых водорослей, так и многочисленных таксонов хроококовых и плеурокапсовых бентосных и планктонных форм (например, *Oscillatoriosis*, *Veteronostocale*, *Obruchevella*, *Cyanonema*, *Polybessurus*, *Siphonophycus*, *Eoentophysalis*, *Palaeopleurocapsa* и *Scissillisphaera*). Особое место в составе микробиоты составляют остатки морфологически простых коккоидных форм типа *Glenobotrydion* или *Muxococcoides*, которые однозначно не могут быть интерпретированы как хромофитовые водоросли или цианобактерии,

отражая, очевидно, «скрытую экспансию» эвкариотных микроорганизмов в прокариотные экосистемы. Смешанный характер чичканской микробиоты, представленной остатками как цианобактерий, так и одноклеточных ядерных организмов, отвечает транзитной стадии уровня организации экосистем, переходной между преимущественно прокариотной биосферой докембрия к преимущественно эвкариотной биосфере фанерозоя.

Радикальные изменения в составе ассоциаций микрофоссилий и органического мира в целом при переходе от рифея к венду (от криогения к эдиакарию) были в первую очередь, вероятно, связаны с серией позднепротерозойских оледенений. Предполагается, что во время самого интенсивного оледенения Марино (Лапландского) ледники достигли экватора. Начало оледенения Марино и определяет нижнюю границу вендской системы, в то время как по его завершению принимают нижнюю границу эдиакария (635–642 млн. л. н.). Верхний отдел вендской системы охарактеризован уникальной биотой бесскелетных многоклеточных животных, а в ее нижней части присутствует характерная ассоциация акантоморфных акритарх микробиот пертататакского типа (ЭКАП). Разнообразные ассоциации ЭКАП глобально распространены в отложениях нижнего венда в Австралии, Китае, Малых Гималаях Индии, Сибири, Шпицбергена, Норвегии, и ВЕП (Grey, 2005; Сергеев, 2006; Сергеев и др., 2010; Vorob'eva et al., 2009a,b; Sergeev et al., 2011). ЭКАП встречается как органостенные микроостатки в сланцах, так же как и минерализованные микрофоссилии в кремнях и фосфоритах, и содержит такие характерные таксоны как *Tanarium*, *Alicospheridium*, *Cavaspina*, *Appendisphaera* и др.

Анализ распространения акритарх ЭКАП в Австралии позволил К. Грей (Grey, 2005) обособить выше тиллитов Марино четыре пространственно выдержанные микропалеонтологические комплексные зоны. Аналоги первой (нижней) зоны установлены в керне буровой скважины в Кельтминская-1 Тиманского поднятия на северо-востоке Русской плиты в верхней части вычегодской свиты в стратотипическом разрезе вендской системы (Vorob'eva et al., 2009a). Присутствующая здесь биота акантоморфных акритарх пертататакского типа (верхняя ассоциация или кельтминская микробиота, рис. 4), содержит комплекс таксонов акантоморфид относительно сложного строения, которые обладают симметричными, а иногда и беспорядочно расположенными выступами. Аналоги второй зоны ЭКАП установлены в разрезе уринской свиты Байкало-Патомского нагорья Средней Сибири (Sergeev et al., 2011).

Биологическая интерпретация морфологически сложных и относительно крупных акритарх ЭКАП нижнего венда остается под вопросом. Акантоморфные акритархи докембрия, как правило, интерпретируются как водоросли, и большие орнаментированные акритархи венда не являются исключением. Однако мало кто из представителей динофлагеллят или зеленых во-

дорослей образует покоящиеся клетки, которые сочетают размер и морфологию, наблюдаемую у больших акантоморфид венда, в то время как подобные морфометрические характеристики широко распространены у покоящихся стадий (яиц) животных (diapause egg cysts) в их жизненных циклах (например, van Waveren, Marcus, 1993; Blades-Eckelbarger, Marcus, 1992; Marcus, Воеро, 1998). Все известные диноцисты и зигоспоры зеленых водорослей имеют диаметр менее 200 мкм, и большинство из них меньше 100 мкм, в отличие от яиц животных, часто превышающих 500 мкм в диаметре (см. Cohen et al., 2009). Фикоми некоторых зеленых прازیнофитовых водорослей также превышает 500 мкм, но у них метаболически активная цитоплазма ограничена тонким наружным слоем, примыкающим к внешней стенке, что является типичным для позднерифейского таксона *Trachyhuyschospaera*, присутствующего и в чичканской свите. Инь Лейминь с соавторами (Yin et al., 2007, 2008) показали наличие эмбрионов на стадии дробления у *Tianzhushania*, больших, морфологически сложных акантоморфных акритарх из ассоциации ЭКАП формации Душаньто Китая.

Эта находка делает несомненной интерпретацию как яиц низших беспозвоночных по крайней мере части акантоморфных акритарх нижнего венда (Yin et al., 2007; Cohen et al., 2009; Moczydlowska et al., 2011). Многие акантоморфные акритархи нижнего венда напоминают яйца различных конкретных таксонов низших беспозвоночных. Например, орнаментированные яйца современных копепод *Acartia steueri* напоминают вендские формы (табл. II, фиг. 7, 8) рода *Multifronsphaeridium* (Onoue et al., 2004, fig. 4b), так что современные структуры, найденные в ископаемом состоянии, вероятно, были бы отнесены к этому ископаемому роду. Кроме того, яйца морской асцидии *Boltenia villosa* (<http://celldynamics.org/embryos/boltenia.html>) имеют сильное сходство с вендским таксоном ЭКАП *Eotylotopalla*; яйца современных аностроков (anostracans) (Hill, Shepherd, 1997) напоминают ископаемые виды рода *Tanarium*; яйца современных жаброногих ракообразных *Brachinella longirostris* напоминают вендский род *Alicesphaeridium* (Cohen и др., 2009). И, наконец, яйца брахиопод *Eubranchipus vernalis* напоминают фосфатизированные вендские эмбрионы в Китае (Xiao, Knoll, 2000). Якореподобные выросты рода *Ancorosphaeridium* имеют широкое сходство с крюками на выростах статобластов некоторых пресноводных мшанок (Braehm, 1911).

Эта интерпретация ставится под сомнение М. Мочадловской с соавторами (Moczydlowska et al., 2011) указывающих, что большая размерность акритарх ЭКАП может быть объяснена как эко-фенотипический феномен, известный среди микроорганизмов в теплых климатических зонах в периоды теплой биосферы, как наблюдалось у кокколитофорид, динофлагеллят и фораминифер во время глобального потепления в эоцене. Микрофоссилии из ассоциаций ЭКАП, такие как *Appendisphaera*, *Alicesphaeridium* и *Tanarium*, извлекаются из породы в результате растворения в кислоте,

что не соответствует их интерпретации как яиц животных. Кроме того, *Appendisphaera grandis* имеет круглый пилон, украшенный гомоморфным венчиком волосинковидных выростов, что является отличительной чертой только цист водорослей. Якореподобные выросты рода *Ancorosphaeridium* имеют широкое сходство не только с крюками статобластов мшанок, но и со спорами растений девонского возраста (например, Dilcher et al., 1992; Kar, Dilcher, 2002; Wellman, 2002).

Конечно, этот аргумент является достаточным для интерпретации акантоморфных акритарх вендского периода только тогда, когда формирование устойчивых цист однозначно связано с жизненным циклом водорослей. В целом рассматривая общую ситуацию с пространственно-временным соотношением вендских микрофоссилий ЭКАП и остатками макроскопических животных, мы интерпретируем акантоморфные акритархи раннего венда как остатки яиц низших беспозвоночных (Vorob'eva et al., 2009a, b; Sergeev et al., 2011).

Последние геохимические реконструкции обстановок осадконакопления и окислительно-восстановительных условий последовательности верхнерифейских и вендских отложений на пассивной окраине ВЕП (Johnston и др., 2012), зафиксировали историю изменений на Земле в позднем протерозое, которая аналогична ранее сделанным глобальным реконструкциям по другим регионам (Canefield et al., 2007; Johnston et al., 2010; McFadden et al., 2008; Shen et al., 2008). Новые геохимические данные, полученные главным образом с использованием высокореагентных закисного и окисного железа, позволяют интерпретировать разрез окраины ВЕП следующим образом. Геохимическая характеристика разреза, вскрытого скважиной Кельтминская-1, делит его на три части: преимущественно анаэробные мелководные верхнерифейские отложения (вапольская и ышкемесская свиты); нижневендские толщи, характеризующиеся более высоким насыщением кислородом, но все же нестабильным соотношением аэробных и анаэробных обстановок в пределах мелководного шельфа (вычегодская свита), и породы верхневендского (эдиакарского) интервала, которые накапливались в полностью аэрированных бассейнах. Эта верхняя часть стратотипа верхней системы, отвечающая редкинскому и котлинскому региональным ярусам (усть-пинежская и падунская свиты), содержит остатки макроскопических животных, в том числе подвижных билатерально-симметричных форм, которые имели беспрецедентно высокие требования к уровню содержания кислорода в атмосфере (Fedonkin et al., 2007; Fedonkin, Waggoner, 1997; Johnston et al., 2012). Яйца ранних животных сохранились как акантоморфные акритархи ЭКАП (Cohen et al., 2009; Sergeev et al., 2011; Yin et al., 2007) в вычегодской свите (кельтминская микробиота) нижнего венда в разрезе ВЕП, как и во всем мире (Vorob'eva et al., 2009a, b). В вышележащих толщах ВЕП отдельные акантоморфные акритархи были найдены лишь

недавно (Голубкова, Кузнецов, 2013) и ранее из редкинского, котлинского и ровенского горизонта были известны исключительно ассоциации нитчатых и коккоидных микрофоссилий, являющихся остатками как прокариотных цианобактерий, так и эукариотных микроорганизмов (см. Соколов, 1997). Современные животные переходят к стадиям покоя, когда оплодотворенные яйца имеют высокую вероятность сохраниться, если их рост затруднен или невозможен (Cohen и др., 2009). Поэтому в рамках принятой интерпретации акантоморфных акритарх ЭКАП, яйца вендских животных должны были быть многочисленны и разнообразны в бассейнах, где геохимические данные свидетельствуют об окислительно-восстановительной нестабильности придонных вод. Современные животные обычно производят яйца, морфология которых изменяется, иногда поразительно, в зависимости от условий окружающей среды (например, Blades-Eckelbarger, Marcus, 1992). Верхнерифейские отложения вапольской и ышкемесской свит и их аналогов на Южном Урале характеризуются небольшим разнообразием простейших (Johnston et al., 2012), где присутствуют эукариоты, которые могли бы существовать при низком парциальном давлении кислорода.

Падение содержания кислорода в придонных водах (гипоксия) во время накопления отложений вычегодской свиты, возможно, были достаточно частыми, и эти флуктуации содержания кислорода мелкие животные были способны пережить, образуя покоящиеся яйца. Нормализация кислородного режима в придонных водах коррелируется с первым появлением больших, подвижных билатерально-симметричных животных. Сочетание геохимических и палеонтологических данных согласуются с гипотезой, что развитие окислительно-восстановительных условий оказывало сильное влияние на раннюю эволюцию животных, или было решающим фактором (Johnston et al., 2012; Рожнов, 2013). Участие кислорода в атмосферном углеродном цикле предполагает определенное соотношение между пониженным уровнем содержания кислорода в позднем рифее и низкоширотными глобальными оледенениями (Hoffman et al., 1998). Наиболее важные для биологической эволюции, примерно 580–560 млн. л. н., стал феномен, что окислительно-восстановительные стабильные обстановки установились в мелководных морских обстановках среднего шельфа, что, возможно, отражает дальнейшее увеличение содержания кислорода в атмосфере. Новые данные, таким образом, наиболее тесно поддерживают классическую гипотезу, что глобальное увеличение содержания кислорода в атмосфере проложило путь для глобальной экспансии билатерально-симметричных животных (Johnston et al., 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изученная последовательность уникальных по сохранности и разнообразию чичканской, уринской и вычегодской микробиот позволяет оценить крупномасштабные эволюционные изменения в позднем рифее и венде. Благодаря разнообразию, исключительной сохранности и палеофациальному положению, сохранившаяся в кремнях чичканская микрофлора обеспечивает четкое представление о позднерифейских экосистемах, начиная от середины открытого шельфа до мелководных обстановок. Преобладание и особенно большое разнообразие эукариот в чичканской биоте может быть связано с появлением ранее мейоза, что привело к быстрой эволюционной диверсификации простейших. Чичканские микроорганизмы добавляют ценную информацию о разнообразии и эволюционном уровне неопротерозойской биоты, непосредственно предшествующего началу вендского периода и взрывообразной диверсификации многоклеточных мягкотелых животных. Ассоциации микрофоссилий вычегодской свиты обеспечивают уникальную возможность для документирования ключевых эволюционных изменений в органическом мире в интервале перехода от позднего рифея к венду. Микрофоссилии вычегодской свиты подтверждают и расширяют более ранние выводы о преемственности последовательности ассоциаций микрофоссилий в начале вендского периода. Микробиота уринской свиты содержит таксоны, присутствующие в других ранневендских микробиотах, но включает в себя несколько отличительных таксонов, ранее обнаруженных только в кельтминской микробиоте ВЕП. Кельтминская и уринская ассоциации микрофоссилий содержат достаточно таксонов для детальной биостратиграфической корреляции и сопоставимы с первой и второй комплексными зонами ЭКАП Австралии, соответственно. Несомненно, что акантоморфные акритархи нижнего венда обещают стать инструментом, который поможет решить проблему сопоставления вендских толщ во времени и пространстве. Геохимические реконструкции последовательности позднерифейских и вендских отложений на окраине Восточно-Европейской платформы по-новому осветили историю эволюции условий обитания в позднем протерозое, что расширяет наше понимание того, как увеличение атмосферного кислорода могло повлиять на раннюю диверсификацию многоклеточных. Полученные палеонтологические и геохимические данные поддерживает классическую гипотезу, что увеличение кислорода в конце протерозоя явилось необходимым условием для диверсификации и глобальной экспансии билатерально-симметричных животных, которые имели беспрецедентно высокие требования к уровню содержания свободного кислорода в атмосфере.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурзин М.Б., Кузьменко Ю.Т.* 2000. Детализация стратиграфической схемы вендских отложений Мезенской синеклизы. Актуальные проблемы геологии горных ископаемых осадочных бассейнов Европейского Севера России. Сыктывкар: Геопринт. С. 39–40.
- Вейс А.Ф., Воробьева Н.Г., Голубкова Е.Ю.* 2006. Первые находки нижневендских микрофоссилий на Русской плите: таксономический состав и биостратиграфическое значение // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 14. № 4. С. 28–45.
- Волкова Н.А., Кирьянов В.В., Пискун Л.В.* и др. 1979. Растительные микрофоссилии / Палеонтология верхнедокембрийских и кембрийских отложений Восточно-Европейской платформы. М.: Наука. С. 4–38.
- Воробьева Н.Г., Сергеев В.Н., Семихатов М.А.* 2006. Уникальная нижневендская кельтминская микробиота Тимана: новые данные о палеонтологии венда и его глобальной характеристики // Докл. РАН. Т. 410. № 3. С. 366–371.
- Воробьева Н.Г., Сергеев В.Н., Чумаков Н.М.* 2008. Новые находки ранневендских микрофоссилий в уринской свите: пересмотр возраста патомского комплекса средней Сибири // Докл. РАН. Т. 419. № 6. С. 782–787.
- Гниловская М.Б., Вейс А.Ф., Беккер Ю.Р.* и др. 2000. Доэдиакарская фауна Тимана (аннелидоморфы верхнего рифея) // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 8. № 4. С. 11–39.
- Голубкова Е.Ю., Раевская Е.Г., Кузнецов А.Б.* 2010. Нижневендские комплексы микрофоссилий Восточной Сибири в решении стратиграфических проблем региона // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 18. № 4. С. 3–27.
- Голубкова Е.Ю., Кузнецов А.Б.* 2013. Эдиакарские комплексы акантоморфной палинофлоры мира (стратиграфическое распространение, корреляция и таксономическое разнообразие) // Водоросли в эволюции биосферы. Мат-лы 1 палеоальгологической конф. М.: ПИН РАН. С. 26–29.
- Гражданкин Д.В.* 2003. Строение и условия осадконакопления вендского комплекса в Юго-Восточном Беломорье // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 11. № 4. С. 3–23.
- Гражданкин Д.В.* 2011. Хроностратиграфия верхнего венда (на примере разрезов северо-восточной окраины Восточно-Европейской платформы и западного склона Среднего Урала). Автореф. дис. Новосибирск: ИНГТ СО РАН.
- Зайцева Т.С., Горохов И.М., Ивановская Т.А.* и др. 2008. Мессбауэровские характеристики, минералогия и изотопный возраст (Rb-Sr, K-Ar) верхнерифейских глауконитов укской свиты Южного Урала // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 16. № 3. С. 3–25.
- Леонов М.В., Рудько С.В.* 2012. Находка эдиакарских фоссилий в отложениях дальнетайгинской серии (эдиакарий–венд Патомского нагорья) // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 20. № 5. С. 96–99.
- Миссаржевский В.В.* 1989. Древнейшие скелетные окаменелости и стратиграфия пограничных толщ докембрия и кембрия. М.: Наука. 237 с.

- Миссаржевский В.В., Мамбетов А.М.* 1981. Стратиграфия и фауна пограничных слоев кембрия и докембрия Малого Каратау. М.: Наука. 92 с.
- Наговицин К.Е., Файзуллин М.Ш., Якишин М.С.* 2004. Новые формы акнторморфных акритарх байкалия Патомского нагорья (уринская свита, Восточная Сибирь) // Приложение к журн. «Геология и геофизика». Т. 45. Новости палеонтологии и стратиграфии. Вып. 6–7. С. 7–19.
- Подковыров В.Н., Гражданкин Д.В., Маслов А.В.* 2011. Литогеохимия тонкозернистых обломочных пород венда южной части Вычегодского прогиба // Литология и полезн. ископаемые. № 5. С. 484–504.
- Покровский Б.Г., Мележик В.А., Буякайте М.И.* 2006. Изотопный состав С, О, Sr и S в позднедокембрийских отложениях Патомского комплекса, Центральная Сибирь. Сообщение 1. Результаты, изотопная стратиграфия и проблемы датирования // Литология и полезн. ископаемые. № 5. С. 505–530.
- Раабен М.Е.* 2006. Размерность столбчатых строматолитов как результат эволюции строматолитовых экосистем // Стратиграфия. Геол. корреляция. № 2. С. 52–66.
- Рожнов С.В.* 2013. На заре аэробной биосферы: влияние кислорода на развитие биоты в протерозое и раннем палеозое // Проблемы эволюции биосферы. М.: ПИН РАН. С. 95–118.
- Сергеев В.Н.* 1992. Окременные микрофоссилии докембрия и кембрия Урала и Средней Азии. М.: Наука. 139 с.
- Сергеев В.Н.* 2006. Окременные микрофоссилии докембрия: природа, классификация и биостратиграфическое значение. М.: Геос. 280 с.
- Сергеев В.Н., Семихатов М.А., Федонкин М.А., Воробьева Н.Г.* 2010. Основные этапы развития докембрийского органического мира: сообщение 2. Поздний протерозой // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 18. № 6. С. 3–33.
- Советов Ю.К.* 2008. Неопротерозойский рифтогенез и эволюция осадочных бассейнов на микроконтинентах таримского типа: Малый Каратау, Южный Казахстан // Типы седиментогенеза и литогенеза и их эволюция в истории Земли. Мат-лы 5 Всерос. литол. совещ. Екатеринбург. С. 143–146.
- Соколов Б.С.* 1997. Очерки становления венда. М.: КМК. 156 с.
- Терешко В.В., Кириллин С.И.* 1990. Новые данные по стратиграфии верхнего протерозоя Южного Тимана // Стратиграфия верхнего протерозоя СССР (рифей и венд). Уфа: АН СССР. С. 81–82.
- Хоментовский В.В., Постников А.А.* 2001. Неопротерозойская история развития Байкало-Вилуйской ветви Палеоазиатского океана // Геотектоника. № 3. С. 3–21.
- Хоментовский В.В., Федоров А.Б., Карлова Г.А.* 1998. Нижняя граница кембрия во внутренних разрезах Сибирской платформы // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 6. № 1. С. 3–11.
- Чумаков Н.М.* 2011. Африканская ледниковая эра позднего протерозоя // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 19. № 1. С. 3–23.

- Чумаков Н.М., Покровский Б.Г., Мележес В.А. 2007. Геологическая история патомского комплекса, поздний докембрий, Средняя Сибирь // Геология. Докл. РАН. Т. 413. № 3. С. 379–383.
- Чумаков Н.М., Капитонов И.Н., Семихатов М.А. и др. 2011. Возраст верхней части патомского комплекса Средней Сибири: изотопные датировки обломочных цирконов никольской и жербинской свит // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 18. № 2. С. 115–119.
- Чумаков Н.М., Семихатов М.А., Сергеев В.Н. 2013. Опорный разрез вендских отложений юга Средней Сибири // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 21. № 4. С. 26–51.
- Федонкин М.А. 1987. Бесскелетная фауна и ее место в эволюции Metazoa. М.: Наука. 176 с.
- Blades-Eckelbarger P.I., Marcus N.H. 1992. The origin of cortical vesicles and their role in egg envelope formation in the spiny eggs of a calanoid copepod, *Centropages velificatus* // Biol. bull. V. 182. P. 41–53.
- Braehm F. 1911. The variation in the statoblast of *Pectinella magnifica* // Arch. Entwicklungsmechanik Organismen. V. 32. P. 314–348.
- Canfield D.E., Poulton S.W., Narbonne G.M. 2007. Late-Neoproterozoic deep-ocean oxygenation and the rise of animal life // Science. V. 315. P. 92–95.
- Cohen P.A., Knoll A.H., Kodner R.B. 2009. Large spinose microfossils in Ediacaran rocks as resting stages of early animals // Proc. nat. acad. sci. USA. V. 106. P. 6519–6524.
- Condon D., Zhu Y., Bowring S. et al. 2005. U-Pb ages from the Neoproterozoic Doushantuo Formation, China // Science. V. 308. P. 95–98.
- Dilcher D.L., Kar R.K., Dettmann M.E. 1992. The functional biology of Devonian spores with bifurcate processes – a hypotheses // Palaeobotanist. V. 41. P. 67–74.
- Fedonkin M.A., Waggoner B.M. 1997. The Late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism // Nature. V. 388. P. 868–871.
- Fedonkin M.A., Simonetta A., Ivantsov A.Y. 2007. New data on *Kimberella*, the Vendian mollusc-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary implications // Geol. soc. spec. publ. V. 286. P. 157–179.
- Grey K. 2005. Ediacaran palynology of Australia // Assoc. Austral. palaeontol. Mem. 31. 439 p.
- Grey K., Calver C.R. 2007. Correlating the Ediacaran of Australia // The rise and fall of the Ediacaran biota. Geol. soc. London. Spec. publ. V. 286. P. 115–135.
- Halverson G.H., Shields-Zhou G. 2011. Chemostratigraphy and the Neoproterozoic glaciations / The geological record of Neoproterozoic glaciation. Eds E. Arnaud, G.P. Halverson, G. Shields-Zhou. Geol. soc. London mem. V. 36. P. 51–66.
- Hill R.E., Shepard W.D. 1997. Observations on the identification of California anostracan cysts // Hydrobiologia. V. 359. P. 113–123.
- Hoffmann K.H., Condon D.J., Bowring S.A., Crowley J.L. 2004. A U-Pb zircon age from the Neoproterozoic Ghaub Formation, Namibia: Constraints on Marinoan glaciation // Geology. V. 32. P. 817–820.

- Hoffman P.F., Kaufman A.J., Halverson G.P., Schrag D.P.* 1998. A Neoproterozoic snowball earth // *Science*. V. 281. P. 1342–1346.
- Johnston D.N., Poulton S.W., Goldberg T., Sergeev V.N.* et al. 2012. Late Ediacaran redox stability and metazoan evolution // *Earth planet. sci. lett.* V. 335–336. P. 25–35.
- Johnston D.T., Poulton S.W., Dehler C.* et al. 2010. An emerging picture of Neoproterozoic ocean chemistry: Insights from the Chuar Group, Grand Canyon, USA // *Earth planet. sci. lett.* V. 290. P. 64–73.
- Kar R.K., Dilcher D.L.* 2002. An argument for the origins of heterospory in aquatic environments // *Palaeobotanist*. V. 51. P. 1–11.
- Knoll A.H.* 1992. Vendian microfossils in metasedimentary cherts of the Scotia Group, Prins Karls Forland, Svalbard // *Palaeontology*. V. 35. P. 751–774.
- Levashova N.M., Meert J.G., Gibsher A.S.* et al. 2011. The origin of microcontinents in the Central Asian Orogenic Belt: Constraints from paleomagnetism and geochronology // *Precambrian res.* V. 185. P. 37–54.
- Marcus N.H., Boero F.* 1998. Minireview: The importance of benthic-pelagic coupling and the forgotten role of life cycles in coastal aquatic systems // *Limnol. oceanogr.* V. 43. P. 763–768.
- Martin M.W., Grazhdankin D.V., Bowring S.A.* et al. 2000. Age of Neoproterozoic bilaterian body and trace fossils, White Sea, Russia: Implications for metazoan evolution // *Science*. V. 288. P. 84–845.
- McFadden K.A., Huang J., Chu X.L.* et al. 2008. Pulsed oxidation and biological evolution in the Ediacaran Doushantuo Formation // *Proc. nat. acad. sci. USA*. V. 105. P. 3197–3202.
- Meert J.G., Gibsher A.S., Levashova N.M.* et al. 2011. Glaciation and ~770 Ma Ediacara (?) Fossils from the Lesser Karatau Microcontinent, Kazakhstan // *Gondwana res.* V. 19. P. 867–880.
- Moczydlowska M., Nagovitsin K.* 2012. Eriacaran radiation of organic-walled microbiota recorded in the Ura Formation, Patom Uplift, East Siberia // *Precambrian res.* V. 198–199. P. 1–24.
- Moczydlowska M., Landing E., Zang W., Palacios T.* 2011. Proterozoic phytoplankton and timing of Chlorophyte algae origin // *Palaeontology*. V. 54. P. 721–733.
- Onoue Y., Toda T., Ban S.* 2004. Morphological features and hatching patterns of eggs in *Acartia steueri* (Crustacea, Copepoda) from Sagami Bay, Japan // *Hydrobiologia*. V. 511. P. 17–24.
- Popov L.E., Bassett M.G., Zhemchuzhnikov V.G.* et al. 2009. Gondwanan faunal signatures from early Paleozoic terranes of Kazakhstan and Central Asia: evidence and tectonic implications / Ed. M.G. Bassett. *Early Paleozoic Peri-Gondwana Terranes: New Insights from Tectonics and Biogeography*. Geol. soc. London, spec. publ. V. 325. P. 23–64.
- Schopf J.W., Kudryavtsev A.B., Sergeev V.N.* 2010. Confocal lazer scanning microscopy and Raman imagery of the Late Neoproterozoic Chichkan microbiota of South Kazakhstan // *J. paleontol.* V. 83. P. 402–416.

- Shen Y.N., Zhang T.G., Hoffman P.F.* 2008. On the coevolution of Ediacaran oceans and animals // Proc. nat. acad. sci. USA. V. 105. P. 7376–7381.
- Semikhatov M.A.* 1991. General problems of Proterozoic stratigraphy in the USSR // Geol. rev. V. 1. P. 1–192.
- Sergeev V.N.* 2009. The distribution of microfossil assemblages in Proterozoic rocks // Precambrian res. V. 173. P. 212–222.
- Sergeev V.N., Schopf J.W.* 2010. Taxonomy, paleoecology and biostratigraphy of the Late Neoproterozoic Chichkan microbiota of South Kazakhstan: the marine biosphere on the eve of Metazoan radiation // J. paleontol. V. 84. P. 363–401.
- Sergeev V.N., Knoll A.H., Vorob'eva N.G.* 2011. Ediacaran microfossils from the Ura Formation, Baikal-Patom Uplift, Siberia: taxonomy and biostratigraphic significance // J. paleontol. V. 85. P. 987–1011.
- Van Waveren I., Marcus N.H.* 1993. Morphology of recent copepod egg envelopes from Turkey Point, Gulf of Mexico, and their implications for acritarch affinity // Spec. pap. paleontol. V. 48. P. 111–124.
- Vorob'eva N.G., Sergeev V.N., Knoll A.H.* 2007. Microfossil assemblages from the Vycheгда formation of the East European Platform passive margin – a biostratigraphic model for the Upper Riphean (Cryogenian)/Vendian (Ediacaran) boundary / The rise and fall of the Vendian (Ediacaran) biota. Origin of the modern biosphere. Trans. intern. conf. IGCP project 493. M.: Geos. P. 42–46.
- Vorob'eva N.G., Sergeev V.N., Knoll A.H.* 2009a. Neoproterozoic microfossils from the northeastern margin of the East European Platform // J. Paleontol. V. 83. P. 161–192.
- Vorob'eva N.G., Sergeev V.N., Knoll A.H.* 2009b. Neoproterozoic microfossils from the margin of the East European Platform and the search for a biostratigraphic model of lower Ediacaran rocks // Precambrian res. V. 173. P. 163–169.
- Wellman C.H.* 2002. Morphology and wall ultrastructure in Devonian spores with bifurcate-tipped processes // Intern. j. plant sci. V. 163. P. 451–474.
- Xiao S., Knoll A.H.* 2000. Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation at Weng'an, Guizhou Province, South China // J. paleontol. V. 74. P. 767–788.
- Yin L., Zhu M., Knoll A.H.* et al. 2007. Doushantuo embryos preserved inside diapause egg cyst // Nature. V. 446. P. 661–663.
- Yin L., Zhu M., Yuan X.* 2008. New data on *Tianzhushania* – an Ediacaran diapause egg cyst from Yichang, Hubei // Acta palaeontol. sin. V. 47. P. 129–140 (in chinese).
- Zhang Y., Yin L., Xiao S., Knoll A.H.* 1998. Permineralized fossils from the terminal Proterozoic Doushantuo Formation, South China // Paleontol. soc. Mem. 50. 52 p.

Объяснение таблицы I

Микрофоссилии позднерифейской чичканской свиты Южного Казахстана

Фиг. 1. *Melanocyrrillium* sp., 4681–973 (20), p. 42, O44[1], ГИН 1031.

Фиг. 2. *Dictyotidium fullerene* Butterfield, 1994, 4681–974 (73), p.13, U28[3], ГИН 1032.

Фиг. 3. *Stictosphaeridium sinapticuliferum* Timofeev, 1966, emend. Mikhailova et Yankauskas, 1989, 4681–980 (20), p. 23, T31[3], ГИН 1034.

Фиг. 4–5. *Vandalosphaeridium kokuicicum* Sergeev et Schopf, 2010; 4 – 4681–972 (73), p. 68, K46[1], ГИН 1028; 5 – 4681–977 (73), p. 106, C29[2], ГИН 1027 (голотип).

Фиг. 6. *Cerebrosphaera? globosa* (Ogurtsova et Sergeev, 1989), comb. Sergeev et Schopf, 2010, 4681–269 (20), p. 22, R34[1], ГИН 184 (левый экземпляр) и 809 (правый экземпляр).

Фиг. 7. *Simia nerjenica* A. Weiss, 1989, 4681–315 (73), p. 3', F38[1], ГИН 1042.

Фиг. 8. *Pterospermopsimorpha pileiformis* Timofeev, 1966, emend. Mikhailova, 1989, 4681–315 (73), p. 12, P37[0], ГИН 1037.

Фиг. 9. *Trachyhystrichosphaera* cf. *T. aimika* Hermann, 1976, emend. Hermann et Yankauskas, 1989, emend. Butterfield, 1994, 4681–263 (21), p. 1, P21[1], ГИН 810.

Фиг. 10. *Myxococcoides dilutus* (Ogurtsova et Sergeev, 1987), comb. Sergeev et Schopf, 2010, 4681–980 (20), p. 38, J30[1], ГИН 1012.

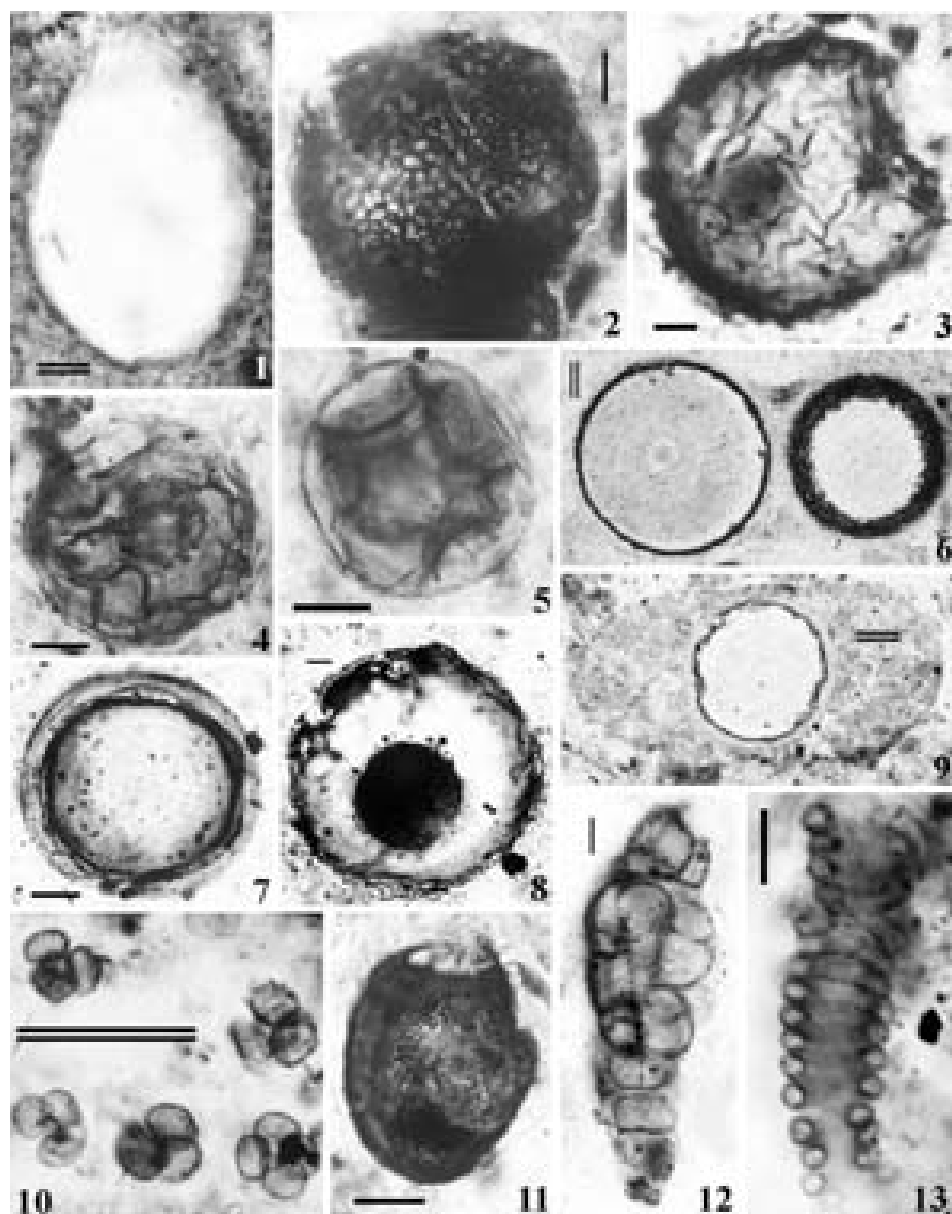
Фиг. 11. *Leiosphaeridia crassa* (Naumova, 1949), comb. Yankauskas, 1989, 4681–315 (73), p. 21, M34[0], ГИН 1040.

Фиг. 12. *Palaeopleurocapsa fusiforma* Ogurtsova et Sergeev, 1987, 4681–315 (73), p. 3, E38[0], ГИН 164 (голотип).

Фиг. 13. *Obruchevella exilis* Sergeev, 1992, 4681–255 (26), p. 13, P23[2], ГИН 154 (голотип).

Объяснения включают номер коллекции (4681), номер петрографического шлифа в коллекции, полевой номер образца кремней, из которого был изготовлен шлиф (в скобках), местоположение микрофоссилии в пределах данного шлифа (отмечено номером точки «р» на полоске бумаги, прикрепленной к краю шлифа), координаты England Finder Slide микрофоссилии, и номер в каталоге, под которым экземпляр хранится в коллекции ГИН РАН. Одинарная масштабная линейка 10 мкм, двойная – 50 мкм.

Таблица I



Объяснение таблицы II

Микрофоссилии венда уринской свиты Патомского нагорья Сибири

Фиг. 1. *Appendisphaera tenuis* Moczyłowska, Vidal, et Rudavskaya, 1993, emend. Moczyłowska, 2005, 1a, фрагмент 1, 2-2005-10-6-6, Q63[4], 14701–293.

Фиг. 2. *Tanarium conoideum* Kolosova, 1991, emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, 1993, 2-2005-8-13-3, L67[2], 14701–136.

Фиг. 3. *Schizofusa zangwenlongii* Grey, 2005, 2-2005-8-2-4, N67[4], 14701–73.

Фиг. 4. *Ancorosphaeridium magnum* Sergeev, Vorob'eva et Knoll, 2011, 4a, фрагмент 4, 2-2005-12-3-2, J57[0], 14701–483 (голотип).

Фиг. 5, 6. *Variomargosphaeridium floridum* Nagovitsin and Moczyłowska, 2012; 5, 2-2005-8-10-3a, O58[0], 14701-111; 6, 2-2005-9-6-1, K55[1], 14701-205; 5, 2-2005-8-12-9, S60[4], 14701–133.

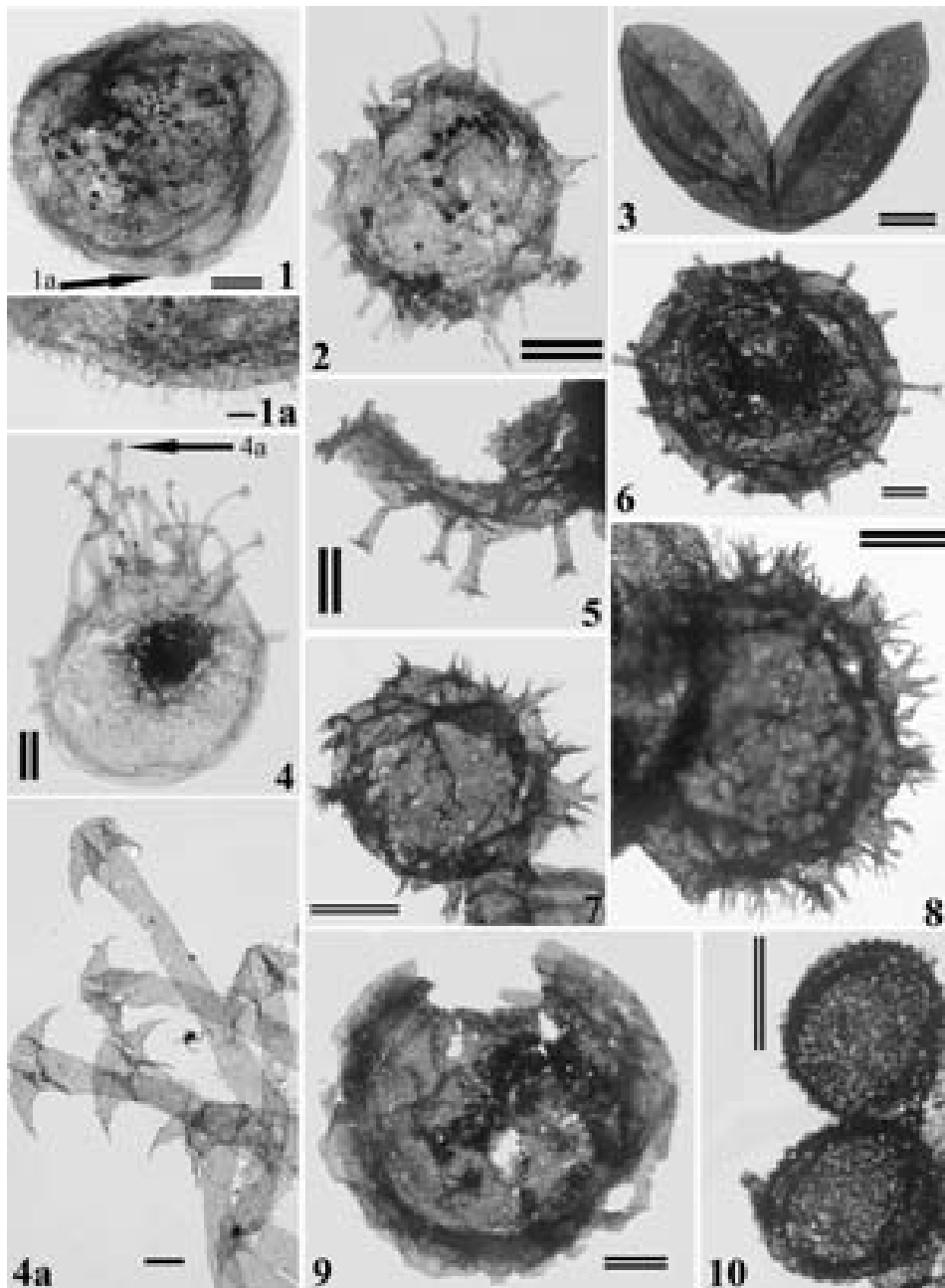
Фиг. 7, 8. *Multifronsphaeridium ramosum* Nagovitsin and Moczyłowska, 2012; 7, 2-2005-10-11-1, M56[4], 14701-319; 8, 2005-11-9-4, R59[1], 14701–364.

Фиг. 9. *Knollisphaeridium maximum* (Yin, 1987), emend. Knoll, 1992, comb. Willman et Moczyłowska, 2008, 2-2005-9-13-3, J64[0], 14701–236.

Фиг. 10. *Eotylotopalla strobilata* (Faizullin, 1998), comb. Sergeev, Vorob'eva et Knoll, 2011, 2-2005-9-11-2, L59[2], 14701–230.

Объяснения включают номер препарата в коллекции, полевой номер образца аргиллита с микрофоссилиями, местоположение микрофоссилии в пределах данного шлифа (отмечено номером точки «р» на полоске бумаги прикрепленной к краю препарата), координаты England Finder Slide микрофоссилии, номер коллекции (14701) и номер в каталоге, под которым экземпляр хранится в коллекции ГИН РАН. Одинарная масштабная линейка 10 мкм, двойная – 100 мкм.

Таблица II



Объяснения таблицы III

Микрофоссилии верхнерифейско-вендской вычегодской свиты
Тиманского поднятия ВЕП

Фиг. 1. *Bullatosphaera velata* Vorob'eva, Sergeev et Knoll, 2009, 62N2-15 (2605,5), p. 1, 14700–57 (голотип).

Фиг. 2. *Cavaspina acuminata* (Kolossova, 1991) emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, 1993, 69V-6 (2647,5), p. 2, 14700–604.

Фиг. 3. *Tanarium conoideum* Kolossova, 1991, emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, 1993, 62N2-69 (2605,5), p. 2, 14700–332.

Фиг. 4, 5. *Weissiella grandistella* Vorob'eva, Sergeev et Knoll, 2009, 62N2-1 (2605,5), p. 4, 14700–13 (голотип) : 4 – дифференционно-интерференционный контраст; 5 – обычный проходящий свет.

Фиг. 6. *Keltmia cornifera* Vorob'eva, Sergeev et Knoll, 2009, 62N2 (2605,5), p. 1, 14700–12.

Фиг. 7. *Galeasphaeridium bicorporis* Vorob'eva, Sergeev et Knoll, 2009, 73S2-A1 (2689), p. X, 14700–795 (голотип).

Фиг. 8, 9. *Galeasphaeridium oviscoris* Vorob'eva, Sergeev et Knoll, 2009, 62N2 (2605,5), p. 3, 14700–18 (голотип): 8 – эпиллюминисценция с использованием зеленого светофильтра; 9 – обычный проходящий свет.

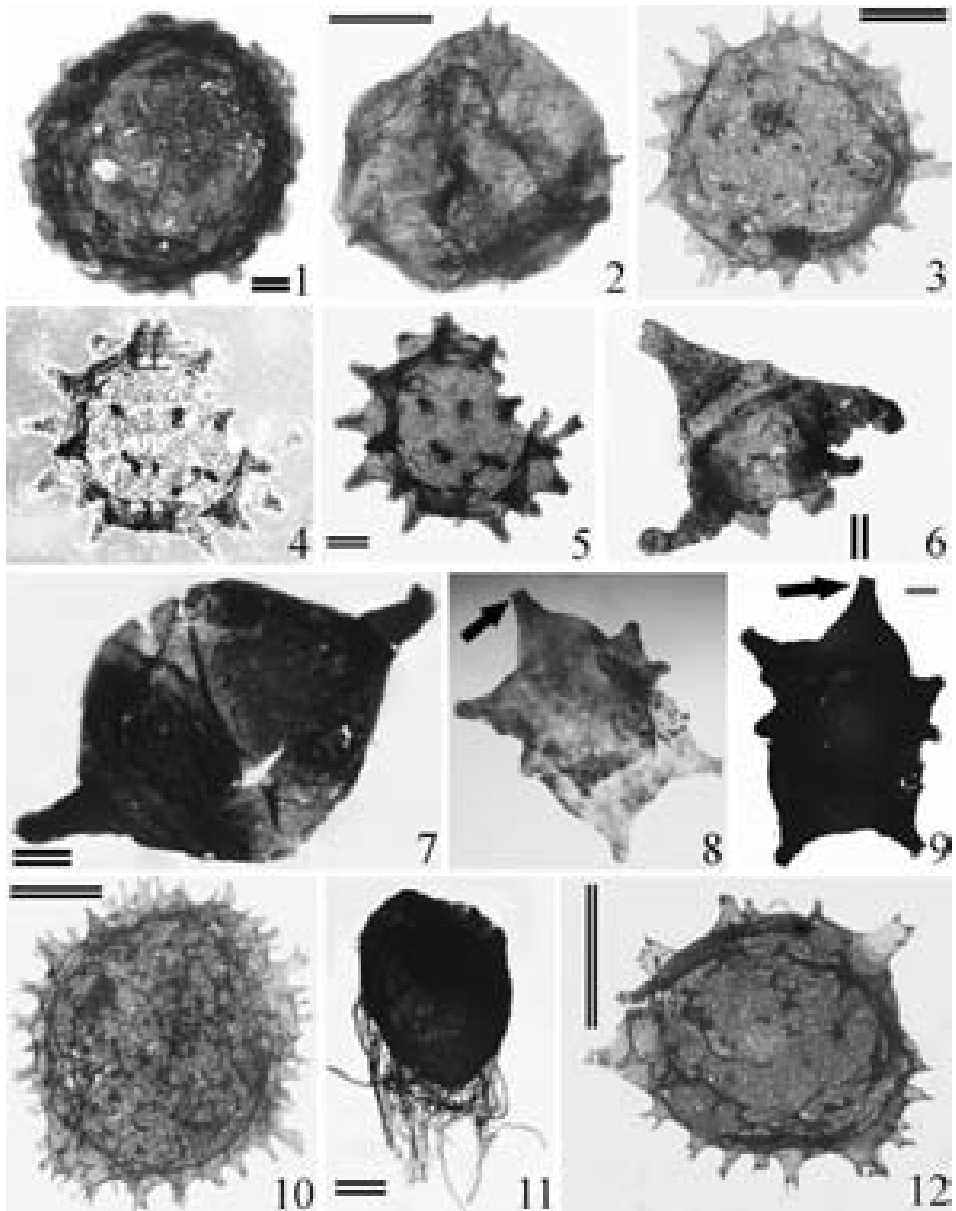
Фиг. 10. *Alicesphaeridium lappaceoum* Vorob'eva, Sergeev et Knoll, 2009, 62N2-11 (2605,5), p. 2, 14700–47.

Фиг. 11. *Crinita unilaterata* Vorob'eva, Sergeev et Knoll, 2009, 97-8 (2904), p. 4, 14700–1019 (голотип).

Фиг. 12. *Alicesphaeridium tubulatum* Vorob'eva, Sergeev et Knoll, 2009, 62N2-4 (2605,5), p. 1, 14700–22 (голотип).

Микрофоссилии происходят из нижней (11), средней (2) и верхней (1, 3-10 и 12) ассоциаций вычегодской свиты. Объяснения включают номер препарата в коллекции, глубина в метрах керна из скважины Кельтминская-1 (в скобках), местоположение микрофоссилии в пределах данного шлифа (отмечено номером точки «р» на полоске бумаги, прикрепленной к краю препарата), номер коллекции (14700) и номер в каталоге, под которым экземпляр хранится в коллекции ГИН РАН. Двойная масштабная линейка –100 мкм.

Таблица III



LATE RIPHEAN-VENDIAN TRANSITION AND THE RADICAL CHANGES IN THE BIOSPHERE BY THE END OF PROTEROZOIC

N.G. Vorob'eva, V.N. Sergeev

Abundant and diverse microfossils from shales and cherts from a series of the Neoproterozoic microbiotas from Northern Eurasia recently provided new valuable information on the Cryogenian-Ediacaran transition and radical changes in the biosphere. Carbonaceous bedded cherts of the late Neoproterozoic (Cryogenian) ~800- to 750-Ma-old Chichkan Formation of South Kazakhstan contain an abundant diverse assemblage of diverse microscopic eukaryotes: vase-shaped testate amoebae; spiny (acanthomorphic) phytoplanktonic unicells; large (up to ~1-mm-diameter) megasphaeromorphic acritarchs; and sausage-shaped vaucheriacean green alga-like filaments. Lower Ediacaran microbiotas are taxonomically entirely different including large acanthomorphic microfossils attributable to the Ediacaran Complex Acanthomorph Palynoflora (ECAP), a distinctive assemblage known elsewhere only from lower Ediacaran rocks. ECAP is separated into four assemblage zones in its type succession of Central Australia, but these zones are hardly recognizable in other lower Ediacaran microfossil assemblages. Recently shales of the Ura Formation, central Siberia, yielded diverse large acanthomorphic microfossils attributable to ECAP second assemblage zone. The upper Vychegda Formation assemblage (Kel'tma microbiota) along the northeastern margin of the East European Platform (EEP) contains large, profusely ornamented acritarchs broadly comparable to those of the ECAP first assemblage zone. These acritarchs are interpreted as diapauses egg cysts of lower invertebrates. The overlying late Ediacaran Redkino and Kotlin successions on the EEP contain no acanthomorph acritarchs, but excellently preserved imprints of soft-body Metazoans including first bilaterian animals. Current geochemical studies through the EEP Neoproterozoic sedimentary succession has largely converged on the concept that a change in atmospheric oxygen levels, perhaps manifested indirectly as an oxygenation of the deep ocean, is causally linked to the initial diversification of large animals.

Key words: Cryogenian, Ediacaran, microfossils, biostratigraphy, Kazakhstan, Siberia, East European Platform.

УДК 561.28:551.72(924.8)

**РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ ПРОТЕРОЗОЯ В ПРОЦЕССАХ
КОНТИНЕНТАЛЬНОГО ОСАДКОАКОПЛЕНИЯ
(МУКУНСКИЙ БАСЕЙН, НИЖНИЙ РИФЕЙ
АНАБАРСКОГО ПОДНЯТИЯ СИБИРИ)**

© 2014 г. П.Ю. Петров

Геологический институт РАН, Москва
petrov@ginras.ru

Рассмотрены микробиально-индуцированные осадочные текстуры кварцаренитов раннего мезопротерозоя (нижний рифей 1.58 млрд. лет) Мукунского бассейна Анабарского поднятия Сибирской платформы. Показано влияние микробных матов и биопленок на формирование флювиальных ландшафтов и архитектуру осадочного бассейна. Сделан вывод о влиянии континентальных осадочно-микробиальных систем на распределение масс песчаных осадков между континентом и шельфом в крупных трансгрессивных последовательностях отложений протерозоя.

ВВЕДЕНИЕ

Подобно микробиалитам карбонатных пород, силикокластические отложения протерозоя включают разнообразные текстурные признаки, связанные с жизнедеятельностью бентосных микробных сообществ. В последние годы такие признаки играют заметную роль в фациально-экологической интерпретации морских и прибрежно-морских отложений докембрия (Noffke et al., 2001a; Sarkar et al., 2006; Eriksson et al., 2010; Noffke, 2010). В то же время, несмотря на широкие исследования архей-протерозойских эоловых, аллювиальных и озерных фаций (Eriksson et al., 1998; Bose et al., 2012), о микробиальных текстурах континентальных отложений этого возраста известно очень немного (Prave, 2002). В отличие от морских отложений, влияние микроорганизмов, заселявших сушу, на процессы континентального осадконакопления не столь очевидно. Такие процессы

могли оставить свой след не только в фациальном облике отложений, но и в особенностях сформированного ими ландшафта, в специфике фациальной архитектуры палеобассейнов, а также в строении осадочных последовательностей крупных трансгрессивных циклов.

Очевидно, что любая влажная поверхность горной породы или осадка является потенциальной средой обитания бактерий различной специализации. Поверхности континентов, начиная с наиболее ранних этапов геологической летописи, были заселены примитивными формами жизни. Такие формы активно участвовали в процессах биоэрозии, выветривания, почвообразования (Staudigel et al., 2008; Retallack, 2011; Beraldi-Campesi, 2013). Однако нельзя исключить и то, что в отсутствие высших форм жизни, не ограниченные в экспансии и эволюционном творчестве, «сухопутные» бактериальные сообщества формировали экосистемы, которые по своему влиянию на осадочные процессы континентальных бассейнов не уступали морским строматолитовым (микробиолитовым) экосистемам.

В данной статье рассмотрены различные проявления микробиальной активности, очевидно, фотоавтотрофных организмов из континентальных силикокластических отложений раннего мезопротерозоя (нижний рифей) Мукунского бассейна Анабарского поднятия. В подавляющей массе такая активность проявлена в разнообразных микробиально-индуцированных осадочных текстурах. Однако, совокупность микробиальных (биофациальных) и седиментологических (литофациальных) данных позволила рассмотреть влияние таких микробных сообществ на процессы континентально-осадконакопления в гораздо более крупном масштабе – в архитектуре осадочных тел и последовательности отложений палеобассейна в целом.

ГЕОЛОГИЯ, ФАЦИИ И ОБСТАНОВКИ ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ МУКУНСКОГО БАССЕЙНА

Мукунский бассейн слагает мощная (более 750 м) толща кварцевых аренитов, залегающая на архей-нижнепротерозойских гранито-гнейсах кристаллического фундамента и представляющая собой наиболее древний (1.58 млрд. лет) горизонт осадочного чехла Сибирского кратона (Khudoley et al., 2007). На территории Западного Прианабарья песчаники мукунской серии с глубокой корой выветривания перекрывают дорифейский пенеплен и согласно перекрываются глинисто-карбонатными, мощностью около 900 м, отложениями билляхской серии, на которой со значительным (продолжительностью более 950 млн. лет) стратиграфическим перерывом залегают венд-палеозойские толщи (рис. 1).

Как показал фациальный анализ (Петров, 2011), накопление мукунских кварцаренитов происходило исключительно в континентальных условиях в обстановках аллювиальной, эолово-флювиальной, а также флювиально-себховой седиментации. Аллювиальные плохосортированные гравийно-

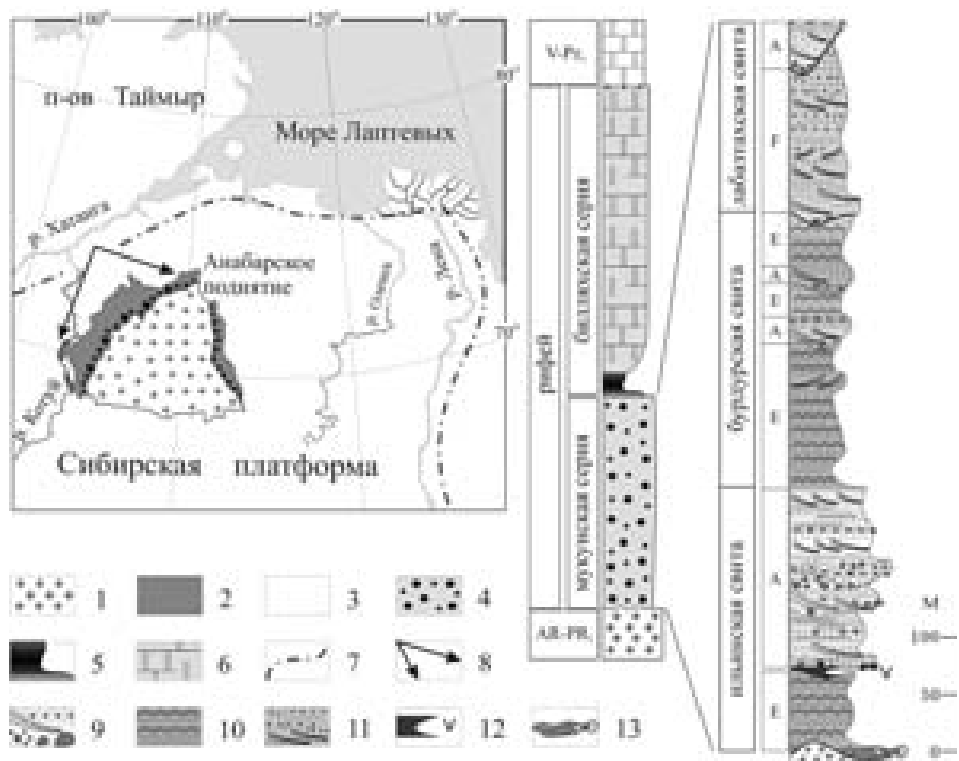


Рис. 1. Местоположение и последовательность отложений мукунской серии: 1 – архей-нижнепротерозойский (AR-PR) кристаллический фундамент; 2 – рифейские отложения; 3 – пострифейские венд-нижнепалеозойские (V-Pz) и более молодые отложения; 4–6 – отложения рифея: 4 – терригенные, преимущественно кварцевые арениты (мукунская серия), 5 – мелкозернистые песчаники, алевролиты и аргиллиты (устыльинская свита), 6 – карбонатные и глинисто-карбонатные породы, преимущественно доломиты (билякская серия); 7 – граница Сибирской платформы, 8 – изученный район западного Прианбарья. Фациальные типы отложений мукунской серии: 9 – аллювиальные (A), 10 – эолово-флювиальные (E), 11 – флювиально-себховые (F); 12 – гематит-кварц-каолиновые породы коры выветривания по вулканическим потокам раннемукунского времени; 13 – переотложенные коры выветривания базального горизонта мукунской серии.

песчаные, иногда валунно-галечные осадки с крупными косослоистыми сериями были отложены на обширных аллювиальных равнинах в обстановках многоруловых переплетающихся речных систем постоянного стока. В процессе выработки их профиля равновесия аллювиальная седиментация постепенно сменялась эолово-флювиальной с повсеместным развитием хорошо сортированных горизонтально стратифицированных мелко-среднезернистых кварцевых песков с избытком разнообразных знаков ряби. Несмотря на доминирование эолового переноса, основные массы песков были отложены в водной среде, при этом процессы седиментации

нередко балансировали на грани субаквальных и влажных субаэральных обстановок. Эти осадки накапливались в сверхмелководных и эфемерных водоемах – прудах и лужах с непостоянным, но явно выраженным площадным стоком. Палеогидрологические параметры, рассчитанные по данным статистического распределения длин волн и индекса волновой ряби, а также гранулометрического состава осадков, свидетельствуют о том, что преобладающая глубина таких водоемов составляла около 24 см, а обычная высота ветровых волн находилась в пределах 4–17 см.

Флювиально-себховые фации, завершающие последовательность мукунской серии, представлены разнозернистыми иногда полимиктового состава песчаными отложениями. Они формировались в тесной взаимосвязи аллювиальных и озерных обстановок с локальными областями микробно индуцированного карбонатакопления. Очевидно, такие обстановки существовали в пределах краевой области внутриконтинентального водоема конечного стока со смешанным типом седиментации.

ТЕКСТУРЫ МИКРОБИАЛЬНОГО ВЛИЯНИЯ

В эолово-флювиальных и флювиально-себховых отложениях распространены разнообразные текстуры, связанные с присутствием микробных сообществ. Такие текстуры известны как мат-образующие «статичные» (Pflüger, 1999) или микробно-индуцированные осадочные текстуры ‘MISS’, отражающие взаимодействие биопленок и микробных матов с физическими процессами среды седиментации (Noffke et al., 1996, 2001). Весь спектр взаимодействий органической субстанции и минерального осадка в истории формирования осадочного слоя разграничен двумя этапами: ростом микробных сообществ и их последующей деструкцией (Eriksson et al., 2004, 2007b; Noffke, 2010). В свою очередь, деструкция включает первичную деструкцию биомассы и последующие процессы разложения остаточного органического вещества.

Текстуры мукунских песчаников демонстрируют самый широкий спектр процессов, связанных с присутствием микробных сообществ. Однако максимальным распространением в мукунской серии пользуются микробно-индуцированные осадочные текстуры. Такие текстуры приурочены почти исключительно к эолово-флювиальным отложениям и в той или иной мере связаны с развитием микробных сообществ, обитавших в самом поверхностном слое песчаного осадка. Происхождение этих текстур большей частью обусловлено эффектом биостабилизации – изменением механических свойств донного субстрата в результате связывания зерен осадка органической полимерной субстанцией. Напротив, флювиально-себховые фации обычно заключают следы деградации сравнительно крупных микробных матов.

Текстуры золово-флювиальных отложений

Модифицированные формы ряби. Среди микробно-индуцированных текстур золово-флювиальных фаций наиболее распространены модифицированные формы волновой ряби, включающие целый ряд текстур – от ряби с расщепленным гребнем (рис. 2,а) до двухкомпонентной ряби, в строении

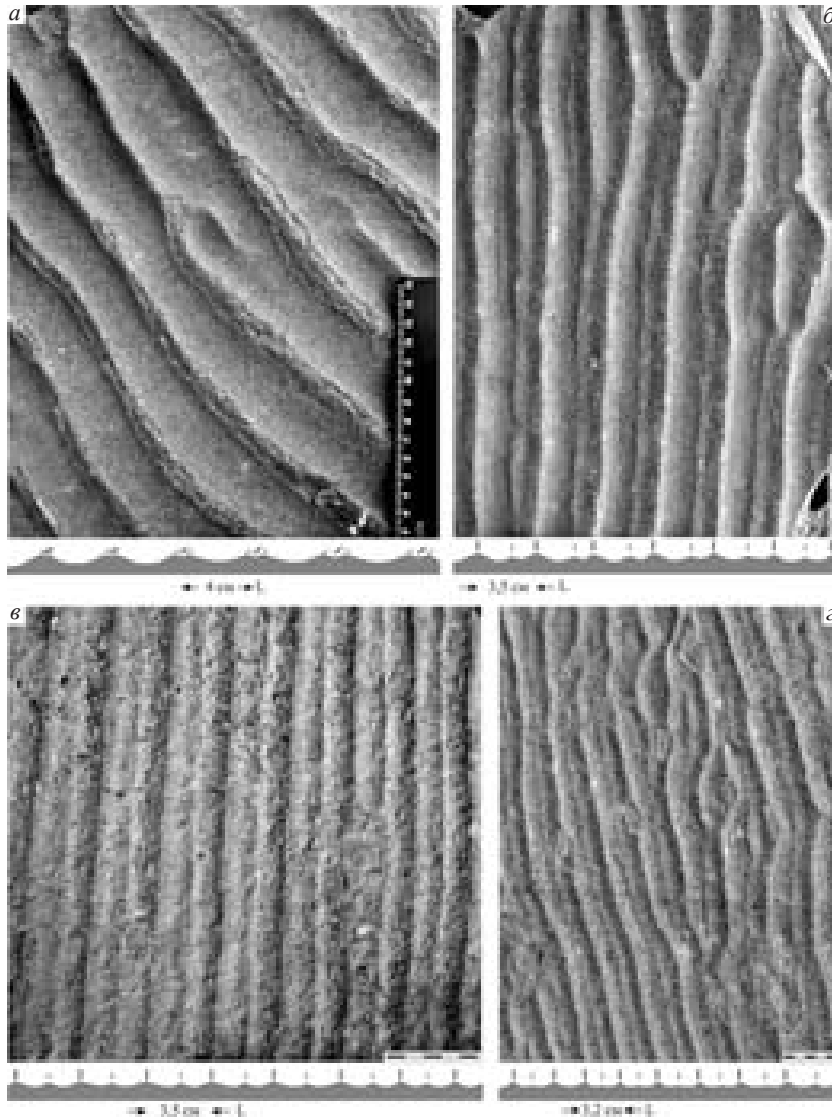


Рис. 2. Модифицированные формы волновой ряби: а – рябь с расщепленным гребнем (двугребенчатая рябь); а-г – формы двухкомпонентной ряби. Под фотографиями – поперечный профиль рельефа форм. Жирными линиями показано положение гребней первичной ряби с длиной волны L, тонкими – гребни вторичной ряби. Шкала масштабной линейки в сантиметрах.

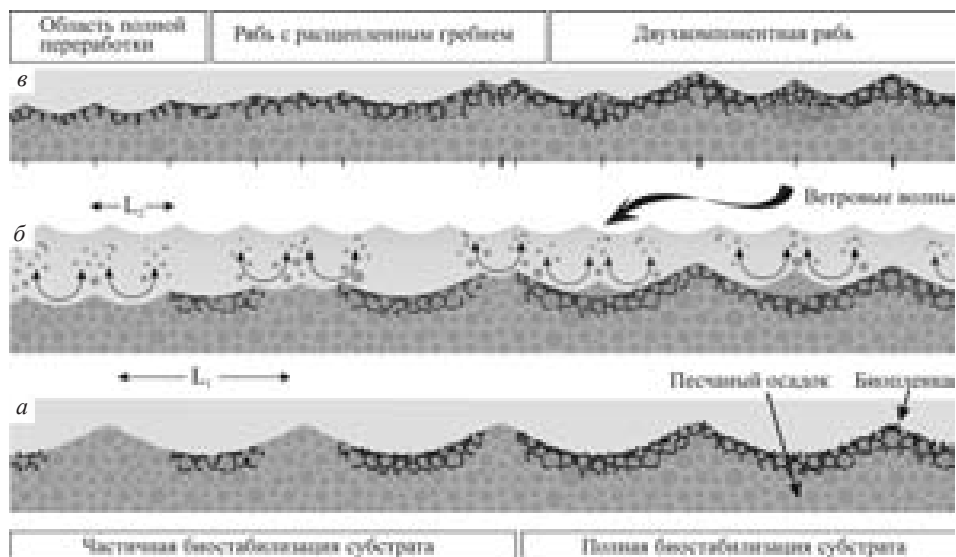


Рис. 3. Схема формирования модифицированных форм волновой ряби: *а* – неравномерное развитие биопленок на поверхности сформированного рельефа первичной волновой ряби с длиной волны L_1 (период покоя); *б* – воздействие волновых потоков на неравномерно стабилизированную поверхность, образование элементов вторичной ряби с длиной волны L_2 ; *в* – сформированные модифицированные текстуры и последующая биостабилизация рельефа (период покоя); жирными вертикальными линиями показано положение гребней первичной ряби, тонкими линиями – гребни вторичных эрозионных и аккумулятивных форм.

которой наблюдается упорядоченное чередование двух генераций форм различной амплитуды (рис. 2,б–г). Все эти формы представляют собой результат последовательного наложения однонаправленных волновых осцилляций на поверхность неравномерно колонизированного микроорганизмами осадка. В случае избирательной биостабилизации песчаного субстрата трогов предварительно сформированной ряби последующей волновой эрозии подвергались лишь области ее гребней. При биостабилизации всего рельефа песчаной поверхности последующие волновые потоки формировали мелкие двумерные дюны, вытянутые вдоль трогов первичной ряби (рис. 3). Такие дюны всегда стремятся занять центральное симметричное положение в трогах (рис. 2,в–г). Наблюдаемая асимметрия, очевидно, была связана с присутствием заметной однонаправленной составляющей потока, когда дюны формировались в подветренной части рельефа, оказываясь незначительно смещенными к той или другой стороне гребня (рис. 2,б).

Среди модифицированных форм часто встречаются текстуры прямоугольно-ячеистого рельефа наложенной ряби (palimpsest ripples) (рис. 4). Здесь формирование вторичных элементов также происходило в трогах стабилизированного рельефа ряби первой генерации, однако направления первичного и вторичного потока заметно различались. Наблюдаемые углы

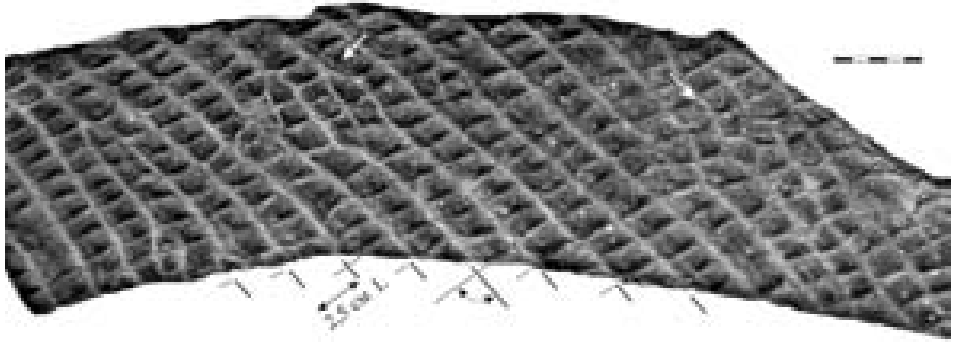


Рис. 4. Текстура наложенной ряби (palimpsest ripples). Жирными линиями показано направление гребней первичной ряби с длиной волны L , тонкими линиями – простираение гребней вторичных дюн. Стрелками показаны локальные зоны нарушений. Шкала масштабной линейки в сантиметрах.

между составляющими элементами этих текстур отклоняются от прямого угла обычно не более чем на 20° , однако, направления потоков могли различаться всего на первые десятки градусов. Поля упорядоченного ячеистого рельефа всегда включают локальные зоны нарушений (рис. 4), обусловленные, как правило, вариациями в строении первичной ряби. В пределах таких зон нередко наблюдается перестройка всего рельефа с образованием зон разнонаправленной ряби.

Различные двухкомпонентные формы ряби, подобные рассмотренным выше, способны формироваться и без стабилизации осадка в случае избирательной эрозии в пределах трогов первичной ряби. Однако такие комбинированные формы всегда несут признаки разрушения форм первичного рельефа, что характерно для современных осадков и почти никогда не встречается среди мукунских текстур. Кроме того, в отсутствие стабилизации рельефа песчаные текстуры, динамически неравновесные потоку, не способны сохраняться внутри гранулометрически однородного слоя песка.

Текстуры избирательной эрозии. Характерным признаком микробной биостабилизации песчаных осадков являются текстуры мозаичной эрозии (erosional remnants and pockets) (Noffke, 1999; Noffke, Krumbeyn, 1999). В золово-флювиальных фациях эти текстуры представляют собой одиночные небольшие эрозионные области глубиной не более 5 мм, занятые другими текстурами (рис. 5, *а–б*). Обычно, в таких эрозионных карманах развиваются формы сравнительно более мелкой ряби, ориентированной вкрест простираения ряби вмещающего поля.

Близкими текстурами являются поля разнонаправленной ряби (multidirected ripple marks) (Noffke et al., 1996; Noffke, 1998; Sarkar et al., 2008). Такие текстуры в золово-флювиальных отложениях мукунской серии представляют собой неупорядоченное чередование областей различно

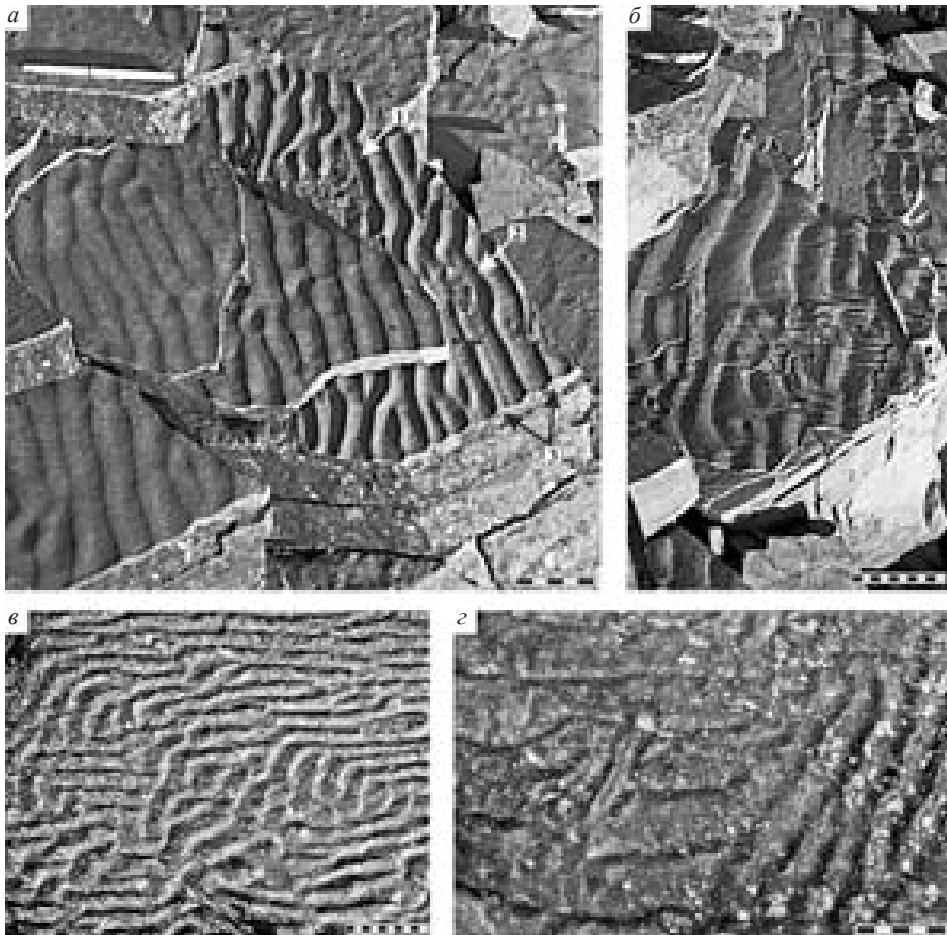


Рис. 5. Текстуры мозаичной эрозии (а-б): а – небольшой эрозионный карман, выполненный адгезионной текстурой в поле волновой ряби (1), локальная область частичной переработки с перемещенными фрагментами исходной текстуры (2) и развитием форм двухкомпонентной ряби (3); б – область локальной волновой эрозии в поле ряби с частично наложенной прямоугольно-ячеистой текстурой; в-г – фрагменты полей разнонаправленной ряби. Шкала масштабной линейки в сантиметрах.

ориентированной ряби с близкой длиной волны и без выраженных эрозионных контактов между ними (рис. 5, в-г). Изменение направления ряби может происходить как резко, так и постепенно, что сближает эти текстуры со знаками рефракционной ряби экстремального мелководья, которые также распространены в этих отложениях (Петров, 2011).

Две группы рассмотренных текстур широко представлены в осадках современных приливно-отливных равнин, где их тесная связь с микробной стабилизацией субстрата не вызывает сомнений (Noffke, 2010).

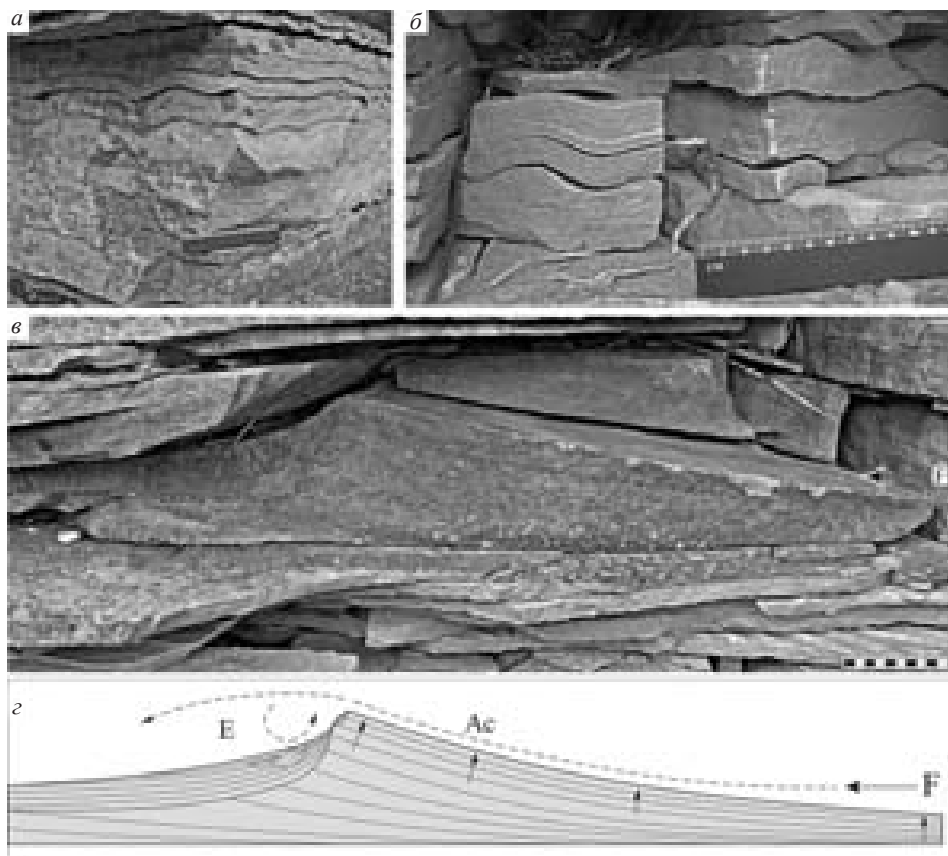


Рис. 6. Трехмерная рябь (а-б): а – формы нерегулярной трехмерной ряби в разрезе двух взаимоперпендикулярных плоскостей обнажения; б – унаследованная параллельная слоистость куполообразных структур трехмерной ряби; в-г – небольшая аккреционная дюна и ее внутреннее строение; F – направление потока, Ac – фронтальная аккреционная поверхность дюны, E – зона эрозии и седиментации песчаных осадков в тыловой (подветренной) части дюны. Стрелками показано направление потоков и направления составляющей роста аккреционной поверхности. Шкала масштабной линейки в сантиметрах.

Трехмерная рябь и аккреционные дюны. Эти проблематичные текстуры представляют собой наиболее крупные формы среди предполагаемых микробиально-осадочных образований эолово-флювиальных отложений. Формы трехмерной ряби составляют серии куполообразных в различной степени вытянутых песчаных структур с длиной волны 5–30 см. В разрезе наблюдаются нерегулярные волнообразно изгибающиеся в различных направлениях крупные песчаные слои (рис. 6,а) со строго унаследованной параллельной слоистостью (рис. 6,б). Подобные текстуры могли формироваться как специфические формы ряби в высокоскоростных нагруженных песком комбинированных потоках. Однако сложность такой интерпрета-

ции состоит в наблюдаемой трехмерной нерегулярности и отсутствии каких-либо признаков латеральной миграции этих форм. Все они имеют исключительно агградационный характер наслоений, строго выдержанный как в разрезе слоев, так и по латерали. По своему происхождению такие формы близки к строматолитам, растущим вверх в результате захвата обломочных частиц поверхностью нарастающего микробного мата. Некоторые из этих текстур имеют много общего с куполовидными постройками силикокластических строматолитов (Schieber, 1998, 1999; Draganits, Noffke, 2004). В то же время, эти постройки не обнаруживают признаков автономного роста за счет унаследованного в разрезе изменения толщины составляющих их слоев.

Аккреционные дюны представляют собой обособленные асимметричные тела правильной формы с прямым закругленным гребнем, с ровными и пологими слабовогнутыми фронтальными поверхностями и короткой крутой тыловой частью, осложненной срезающими косослоистыми сериями (Петров, 2011) (рис. 6, в–г). Внутреннее строение дюн, их взаимоотношения с вмещающими слоями, а также анализ палеотечений свидетельствуют о том, что фронтальные поверхности дюн имели заметную горизонтальную составляющую роста, направленную навстречу потоку. Такой рост мог быть реализован по механизму аккреции – путем равномерного статистически усредненного «налипания» песчаных зерен, мигрирующих через эти поверхности. Очевидно, избирательный захват и связывание зерен происходили вдоль микробиально стабилизированных осадочных поверхностей. В таком случае, адгезионные свойства самих поверхностей и их геометрия определяли характер латеральной миграции дюн. Эти формы рельефа были ориентированы поперек потоку и медленно нарастали ему навстречу.

Текстурная отдельность эолово-флювиальных песчаников. Под текстурной отдельностью понимается способность слоя разделяться по поверхности рельефа осадочной текстуры. Общей особенностью, во многом определяющей фациальный облик эолово-флювиальных отложений, является повсеместная и детальная сохранность осадочных текстур, проявленных на поверхностях песчаных слоев. Большая часть таких текстур представлена знаками вихревой (vortex) ряби волнового происхождения с превосходной сохранностью ее острого гребня (рис. 2, б–г). В обычных условиях в последовательности накопления осадочных слоев верхняя часть гребней ряби частично разрушается.

Другой примечательной и также широко распространенной текстурой эолово-флювиальных фаций является адгезионная рябь – результат налипания сухого песка на увлажненную песчаную поверхность. Эта эоловая по своему происхождению текстура в разрезе слоев формирует серии сближенных поверхностей (рис. 7, а) с сохранением тонких особенностей их рельефа (рис. 7, б). Размер деталей рельефа в ряде случаев оказывается

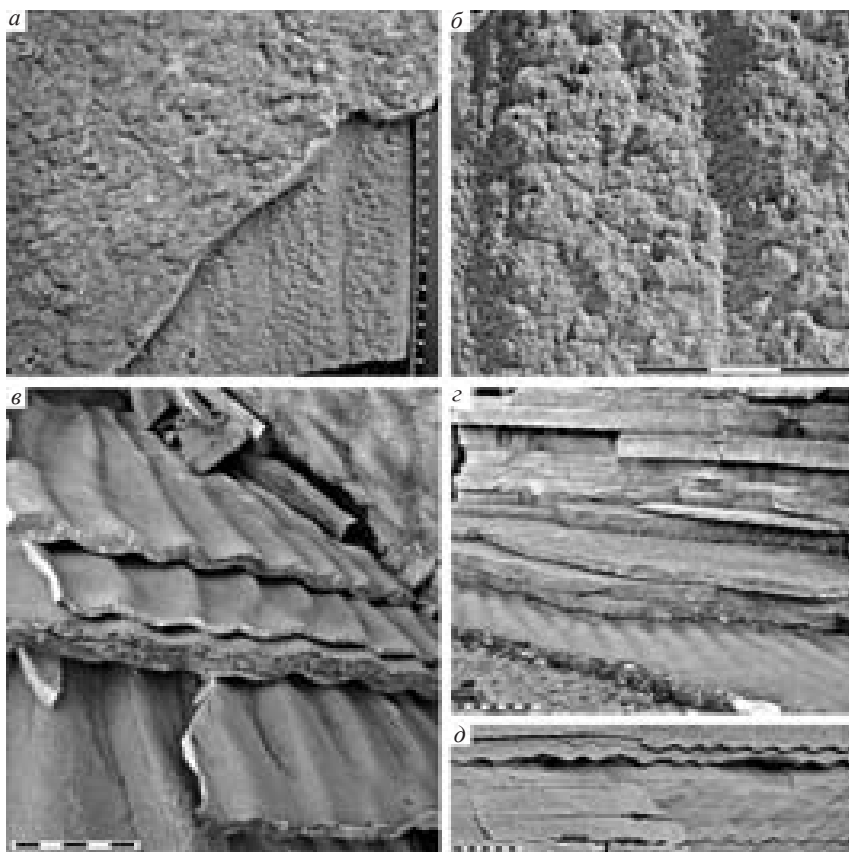


Рис. 7. *а–б* – детальная сохранность рельефа адгезионной ряби: *а* – две поверхности адгезионной ряби на кровле песчаных пластов, стрелками показано направление ветра; *б* – детали рельефа нижней адгезионной поверхности, показанной на (*а*); *в–д* – различные проявления текстурной отдельности в разрезах эолово-флювиальных песчаников: *в* – резко выраженные поверхности текстурной отдельности в последовательности унаследованных форм комбинированной ряби; *г* – сближенные поверхности текстурной отдельности в горизонтально слоистом песчанике; *д* – сохранность рельефа мигрирующих форм комбинированной ряби (верхний горизонт) и волновой ряби (нижний горизонт) в разрезе структурно однородного слоя песчаника. Шкала масштабной линейки в сантиметрах.

сопоставимым с диаметром песчаных зерен. В современных обстановках песчаных пустынь и пляжей адгезионная рябь является обычной текстурой, но ее переход в ископаемое состояние имеет ничтожную вероятность. Песчаные зерна, связанные пленкой воды, после высыхания легко распадаются даже при незначительном механическом воздействии.

Как правило, тонкие детали различных осадочных текстур сохраняются при «запечатывании» осадочного рельефа песчаной поверхности гранулометрически контрастным более тонкозернистым осадком в условиях, исключающих даже незначительные процессы эрозии основания. В ином

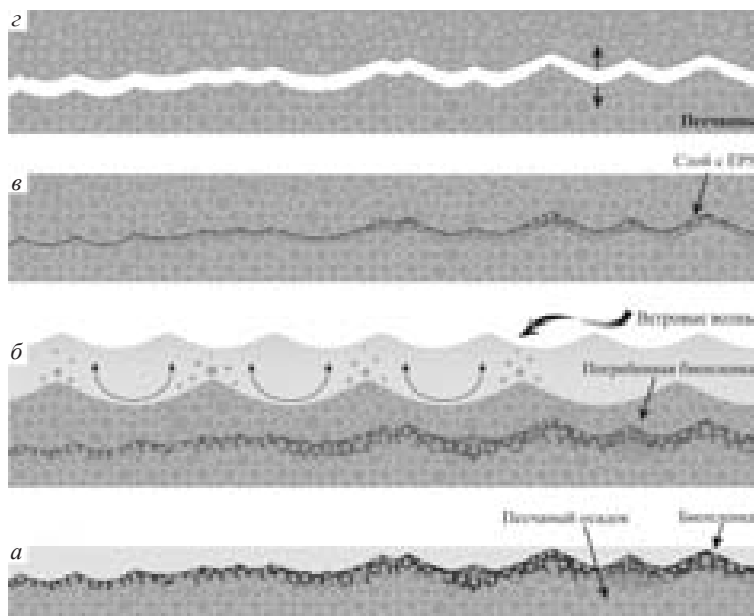


Рис. 8. Схема образования текстурной отдельности в мукунских песчаниках: *а* – биостабилизация осадочной поверхности в период покоя; *б* – безэрозионное «запечатывание» рельефа осадком в период волнения; *в* – захоронение текстуры, деструкция биомассы, сохранение тонкого слоя остаточного органического полимера (EPS), образование эндвичевой структуры; *г* – литификация слоев и появление отдельности вдоль поверхности погребенного рельефа.

случае, внутри песчаных слоев поверхности осадочных форм не сохраняют деталей строения и не имеют отдельности, а, следовательно, не могут быть выявлены. Однако золово-флювиальные песчаники, отличающиеся отсутствием глинисто-алевритовых фракций и весьма высокой степенью сортировки, обнаруживают обилие поверхностей отдельности, которые следуют вдоль рельефа ненарушенных осадочных поверхностей (рис. 7, в–д).

Очевидно, рассматриваемая текстурная отдельность является наиболее распространенным проявлением микробиальной активности в золово-флювиальных отложениях, тем более что многие из текстур сохраненного в деталях рельефа непосредственно связаны с присутствием в осадке микробных сообществ. В этом случае отдельность, наблюдаемая в разрезе слоев песчаника, связана с появлением уже на ранних стадиях диагенеза своеобразной расслоенной структуры – нижний слой с межзерновым органическим полимером и перекрывающий слой обычных водонасыщенных песков (рис. 8). Резко выраженные приграничные различия в составе песчаного матрикса, очевидно, явились причиной неравномерной компакции осадка, что привело к расслоению пласта песчаника вдоль этой поверхности уже на ранней стадии его цементации с сохранением деталей осадочного

рельефа на уровне размера зерен. Возникновение таких структур явилось достаточным условием для сохранения всего текстурного многообразия, включая и рассмотренные выше микробно-индуцированные текстуры, в наблюдаемых разрезах.

Другие признаки присутствия микробных сообществ в золово-флювиальных осадках. Ниже рассмотрены сравнительно редко встречающиеся в рассматриваемых отложениях и различные по своему происхождению признаки, связанные с деятельностью микроорганизмов и их сообществ.

Вероятно, с присутствием в песчаных осадках органической полимерной субстанции связано появление своеобразных мелкоскладчатых текстур (рис. 9,а). Деформациям с образованием крутых, нередко запрокинутых, двух- и трехмерных складок подвергались слои толщиной 1–5 см. Складчатость сопровождалась разрывом слоев и появлением сильно деформированных обособленных фрагментов. В седиментогенезе подобные складки могли возникнуть при связывании песчаных зерен прочной и пластичной субстанцией, роль которой могли играть межклеточные полимеры эндобентосных микробных матов. Мелкоскладчатые текстуры золово-флювиальных песчаников имеют некоторое сходство с оползневыми текстурами микробиальной природы (*mat slum structures*) (Noffke et al., 2001a; Porada, Bouougrî, 2007).

Появление редких групп одиночных песчаных трещин, наблюдаемых в кровле слоев песчаника (рис. 9,б), вероятно, было обусловлено дегидратацией колониальной микробной слизи, окружающей песчаные зерна, что вызвало сжатие и разрывы тонких (1–2 мм) песчаных слойков. Подобные проявления микробиальной активности характерны для современных биопленок, оккупирующих поверхностные слои тонкозернистых осадков (Noffke, 2010).

На кровле пластов песчаника в единичных случаях встречаются знаки точечных выбросов мокрого песка, напоминающих структуры удара небольшого тела (рис. 9,в). Происхождение подобных форм, известных как текстура *astropolithon* (Pflüger, 1999; Dornbos et al., 2007), связано с выходом на поверхность газового пузыря, образованного при разложении органического вещества захороненных микробных матов.

К весьма редким текстурам, наблюдаемым на поверхностях золово-флювиальных отложений, относятся хорошо известные текстуры «слоновьей кожи» (*elephant skin textures*) (Gehling, 1999; Gerdes et al., 2000; Gehling, Droser, 2009). В золово-флювиальных фациях «слоновьей кожи» ассоциируется с проблематичными отпечатками, напоминающими следы ползания или прикрепления организмов (рис. 9,г). Некоторые отпечатки имеют концентрическое, иногда веретенное строение. Примечательно что, подобные концентрические структуры в ассоциации со «слоновьей кожей», а также с проблематичными ископаемыми *Horodyskia*, известны из близких по возрасту мезопротерозойских отложений (Grey et al., 2010; Retallack et al., 2013). Они интерпретируются как кольцевые структуры роста микробных матов

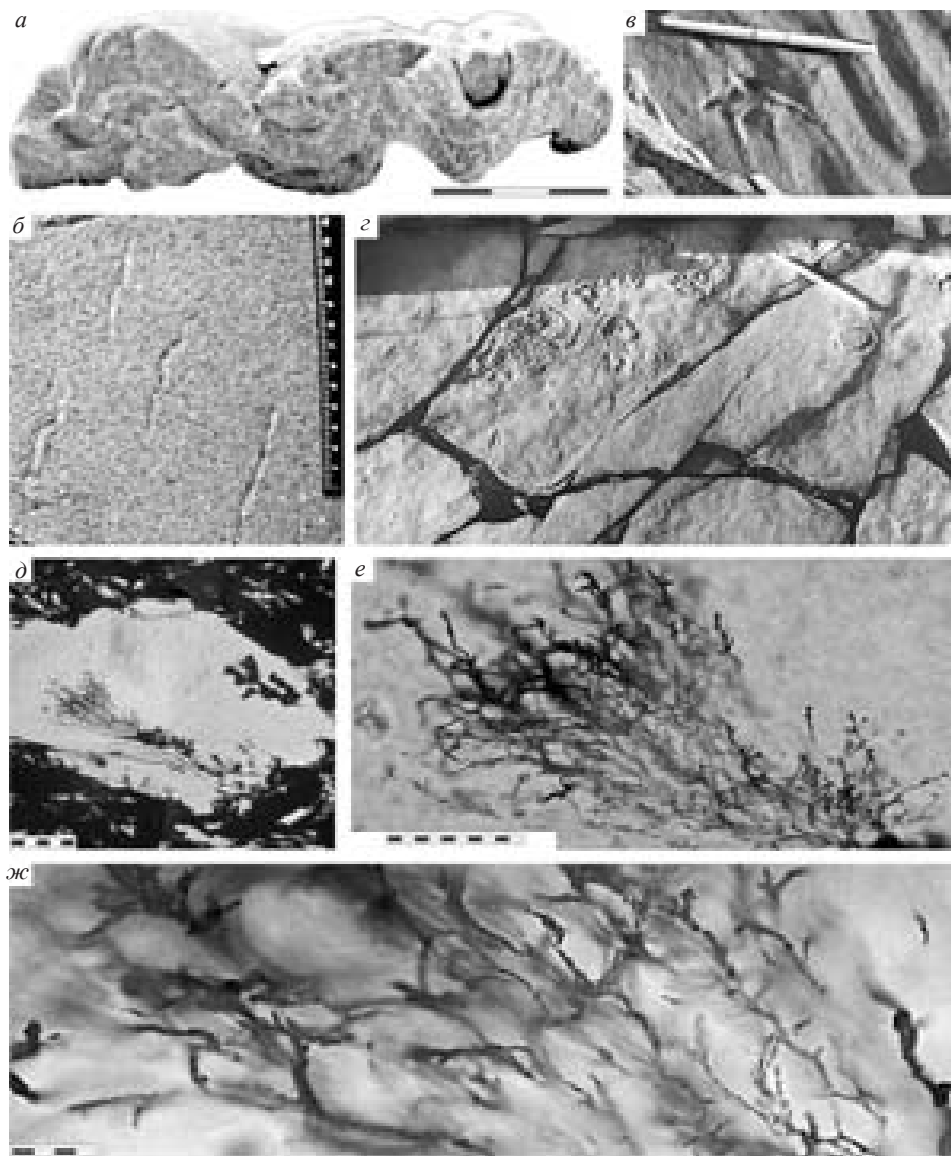


Рис. 9. Различные признаки, связанные с деятельностью микроорганизмов в эозоофлювиальных осадках (а–с) и в вулканических потоках ильинской свиты (д–е). а – мелкие складки предположительно пластических склоновых деформаций песчаного осадка; б – группа одиночных песчаных трещин на кровле слоя песчаника; в – текстура astropolithon на поверхности песчаника со знаками ряби; г – текстура «слоновьей кожи» в ассоциации с концентрическими и веретеновидными отпечатками на кровле пласта песчаника; д–ж – трубчатые и дендритовидные образования в кварц-каолиновом матриксе измененной вулканической породы ильинской свиты. Шкала масштабной линейки (одно деление): а–б – в сантиметрах, д – 50 мкм, е – 10 мкм, ж – 5 мкм.

(“fairy rings”) или как эрозионные срезы рельефной поверхности песчаных строматолитов. Однако в песчаниках мукунской серии отпечатки несут отчетливые признаки механической деформации поверхности песчаного осадка. Такие отпечатки с некоторой долей условности можно отнести к отпечаткам локальных эпибентосных микробных матов, возможно, возвышавшихся при жизни над поверхностью осадка и деформированных при их погребении под слоем песка. Таким образом, концентрические, веретеновидные текстуры, проявленные на кровле мукунских песчаных слоев в ассоциации с текстурой «слоновьей кожи», представляют собой не столько отпечатки микробных матов, сколько отражают процессы деформации песчано-органической субстанции локальных наиболее крупных фрагментов единой микробиальной постройки.

Следы микробной биоэрозии вулканических пород. В средней части разреза ильинской свиты в пределах всей изученной территории залегает изменчивый по мощности (5–15 м) горизонт своеобразной гематит-кварц-каолининовой породы с хорошо выраженной реликтовой миндалекаменной структурой (Злобин, Кабаньков, 1970). Эти породы, тяготеющие к пониженным участкам палеорельефа раннемукунского времени, представляют собой продукты глубокого химического выветривания по потокам изверженных пород основного состава. Излившиеся за короткое время на поверхность эолово-флювиального ландшафта вулканические потоки подвергались длительному континентальному выветриванию, перед тем как их перекрыли гравийно-галечные отложения позднеильинского аллювиального цикла (рис. 1). Каолинизированные гальки диабазы, рассеянные в базальных русловых фациях ветвящихся речных систем, указывают на синформационное образование этой коры выветривания.

На нижних горизонтах профиля, где механическая дезинтеграция пород минимальна и ее реликтовая структура хорошо сохранена, встречаются специфические объемные трубчатые, обычно ветвящиеся дендритовидные образования (рис. 9, д–е). Изгибающиеся трубки, диаметром 1–5 мкм, хорошо заметные в кварц-каолининовом матриксе, отходят от бывших микротрещин, обычно сконцентрированных по периферии миндалин (рис. 9, д). Трубки и составляющие их кустистые агрегаты, следуя за системой микротрещин, ориентированы преимущественно в одном направлении. Обильное ветвление трубок, как правило, происходит под острым углом, а на концах некоторых из них заметны округлые каплевидные утолщения (рис. 9, е). По строению эти образования не похожи на кристаллические дендриты, а их взаимоотношение с матриксом не характерно для следов современной биоэрозии. При большом увеличении видно, что трубки образованы обособленными скоплениями микрокристаллических агрегатов окислов-гидроокислов железа и титана (рис. 9, ж). Наблюдаемые признаки этих трубчатых образований предполагают их биогенное (микро-

биальное) происхождение на начальной стадии процессов выветривания вулканитов в раннемукунское время. Они представляют собой следы растворения, треки, оставленные бактериальными клетками, которые последовательно внедрялись в матрикс вулканической породы. Аналогичные следы микробной биоэрозии широко распространены в вулканических стеклах современной океанической коры и древних зеленокаменных поясов (Staudigel et al., 2008). Такие следы являются одними из наиболее древних проявлений жизни в геологической истории Земли (Banerjee et al., 2006). Судя по современным данным, рассматриваемые структуры формировали скорее хемолитотрофные бактерии, чем грибы, продуцирующие похожие структуры растворения силикатов почв и морских карбонатных зерен. В любом случае, древние хемолитотрофные микробы принимали активное участие в процессах подпочвенного выветривания мукунских вулканитов.

Текстуры флювиально-себховых фаций

Эродированные знаки ряби и песчаные строматолиты. Песчаные строматолиты (sand stromatolites) (Bottjer, Hagadorn, 2007) – небольшие бугорки на кровле песчаных слоев, которые в рассматриваемых отложениях часто ассоциируют со знаками ряби, несущей признаки продолжительной поверхностной эрозии (рис. 10,а–б). Характер рельефа ряби свидетельствует о том, что эрозии подвергалась в той или иной мере консолидированная поверхность, иногда несущая признаки твердого дна с сохранением сильно корродированной первичной текстуры осадочных форм (рис. 10,б). Среди серий таких поверхностей в разрезе отложений встречаются выровненные поверхности с хаотической мелкобугорчатой рябью и поверхности с более выраженным бугристым рельефом (рис. 10,в). Мелкобугорчатые текстуры составляют сильно уплощенные элементы, как правило, положительного рельефа, размером от 2 мм до 3 см, округлой лепешковидной, вытянутой серповидной или ромбической формы. На некоторых участках присутствуют небольшие группы изометричных бугорков песчаных строматолитов. Несмотря на хаотичность, общее расположение элементов на плоскости придает всей текстуре некоторый упорядоченный вид, который можно ошибочно принять за текстуры ромбоидной ряби. Иногда на таких поверхностях встречаются относительно крупные, глубиной до 2 см, воронкообразные углубления, возможно, абразионной природы (рис. 10,в). Поверхности с бугристым рельефом составлены подобными, но более крупными элементами. Среди них развиты куполовидные структуры песчаных строматолитов с диаметром до 1 см, а также своеобразные серповидные текстуры, напоминающие по форме бархан (рис. 10,г). Серповидные элементы имеют заметный (до 0.5 см) положительный рельеф, окаймленный небольшой впадиной, и ориентированы согласно общему простиранию бугорчатых текстур.

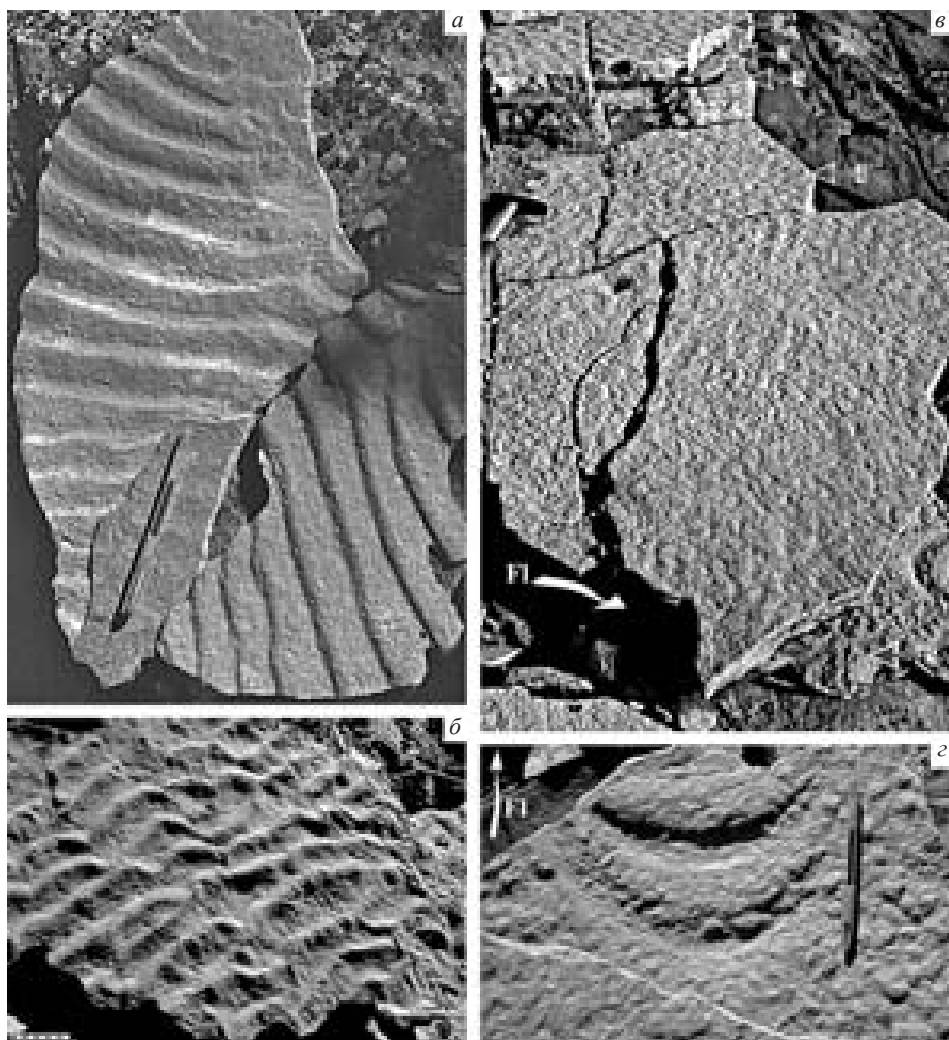


Рис. 10. Эродированные знаки ряби и песчаные строматолиты в отложениях флювиально-себховых фаций: *а* – положительный (кровля песчаного слоя слева) и отрицательный (подшва слоя справа) незначительно эродированный рельеф слабо асимметричной ряби с обилием мелких (2–5 мм) бугорков песчаных строматолитов; *б* – сильно измененная абразией поверхность ряби с мелкобугристым сглаженным рельефом; *в* – серия сближенных поверхностей эродированной ряби (1–3), поверхность с хаотической мелкобугорчатой (4) и крупнобугристой рябью с серповидной текстурой (5); *г* – сравнительно крупная серповидная текстура на бугристой поверхности (кровля песчаного слоя); Fl – преобладающее направление течений.

Очевидно, рассмотренные текстуры формировались в результате избирательного улавливания и связывания песчаных зерен в условиях односторонних течений и длительной экспозиции осадочных поверхностей. Некоторые элементы бугорчатых текстур, вероятно, могли представлять собой неприкрепленные формы песчаных микробиолитов, так называемые

«песчаные ооиды» или округлые пластичные песчаные агрегаты (spheroidal pliable sand clasts) (Bottjer, Hagadorn, 2007; Eriksson et al., 2007a).

Текстуры песчаных трещин. Песчаный осадок, лишенный органической субстанции, не способен производить каких-либо трещиноподобных текстур, а органическая субстанция не способна сохраняться в песчаной среде. В этом смысле текстуры песчаных трещин фиксируют лишь процесс исчезновения органической составляющей из песчаного осадка. Рассматриваемая группа разнообразных текстур, обязанная своим появлением ранним процессам деструкции микробных матов, наиболее полно представлена в отложениях флювиально-себховых фаций. Тип конкретной текстуры определялся соотношением органического вещества и песчаного осадка, а также воздействием на песчано-органическую субстанцию физико-химических факторов среды на поверхности осадка и/или сразу после его захоронения. В общем случае, чем больше биомассы вовлекалось в процессы седиментогенеза, тем более выраженными и масштабными были образованные ей текстуры.

Наиболее мелкие (глубиной менее 1 мм) поверхностные сети трещин, скорее, небольшие углубления между полигональными фрагментами округлых очертаний едва заметным положительным рельефом, распространены на локальных участках плоских песчаных поверхностей, лишенных знаков ряби (рис. 11,а). Такие текстуры, описанные как трещины «слоновьей кожи» (Parizot et al., 2005), очевидно, формировались в процессе деформации тонкого микробного мата, зажатого между песчаными слоями.

Скопления мелких песчаных трещин с хорошо выраженным (около 1 мм) положительным рельефом, близких к «морщинистым» текстурам wrinkle structures (Hagadorn, Bottjer, 1997), также приурочены к небольшим участкам ровных песчаных поверхностей (рис. 11,б). Подобные текстуры, генетически связанные с эпибентосными микробными матами (Pogada, Bouougrı, 2007), отражают процессы обезвоживания и контракции биомассы при ее захоронении (Noffke, 2010).

Редкие сети тонких (шириной 1–3 мм), синусоидально изгибающихся слепков песчаных трещин, развиваются по поверхности рельефа волновой ряби (рис. 11,в). Трещины ориентированы вдоль трогов ряби, но нередко поднимаются на ее борта и пересекают гребни (рис. 11,г). Такие синусоидальные (Петров, 2002) или веретенovidные (spindle-shaped) (Bouougrı, Pogada, 2002) трещины, близкие к *Manchuriophycus* (Pflüger, 1999; Gehling, 2000), представляют собой результат контракции органического вещества, свободного от песчаного материала и избирательно аккумуляированного в трогах волновой ряби. Песчаный осадок, выполняющий слепки трещин, поступал из перекрывающего слоя, под которым эти трещины формировались, а синусоидальный мотив текстуры был обусловлен различной толщиной эпибентосного мата, покрывающего рельеф ряби.

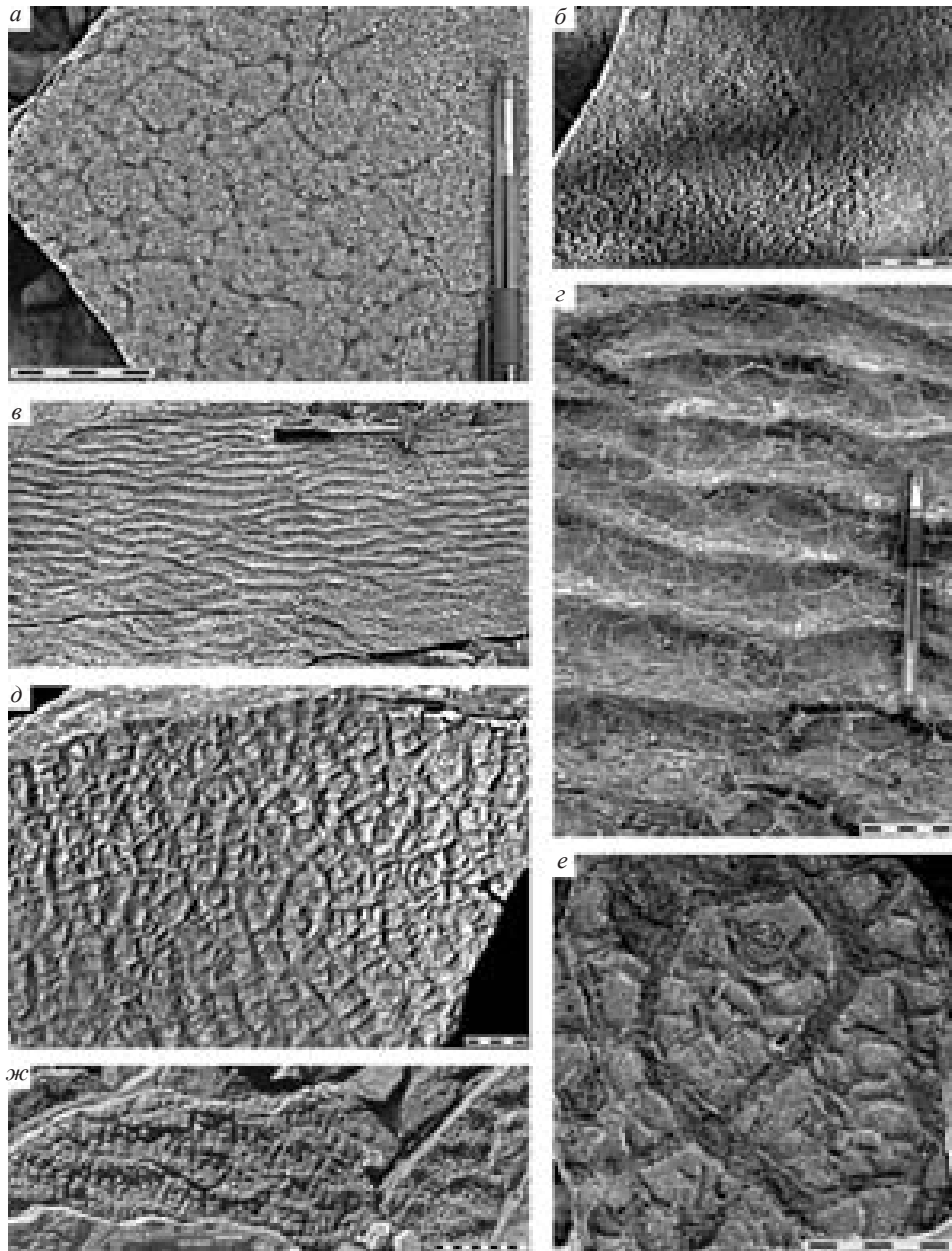


Рис. 11. Текстуры песчаных трещин флювиально-себховых фаций: *a* – сеть поверхностных трещин «слоновой кожи» на кровле пласта песчаника; *б* – мелкие рельефные сети песчаных трещин, близкие к wrinkle structures, на кровле слоя песчаника; *в-г* – сети синусоидально изгибающихся слепков песчаных трещин по рельефу волновой ряби; *д* – плотные полигональные сети песчаных трещин; *е* – текстуры полигенерационных трещин reteg ridges; *ж* – мелкополигональные текстуры «шагреновой поверхности» на кровле песчаника.

Плотные полигональные сети песчаных трещин с рельефом до 0.5 см наблюдаются на протяженных (десятки метров) ровных горизонтальных поверхностях (рис. 11,д). Ширина полигонов варьирует от 1 до 5 см. На некоторых участках рельефа фиксируется несколько генераций трещин. Подобные формы близки к полигональным текстурам *petees* (Gerdes et al., 1993; Gehling, 1999) или *petee ridges* (Eriksson et al., 2007a, b). Нельзя исключить, что подобные формы могли быть заложены на стадии роста крупного мата в результате неравномерной латеральной экспансии его отдельных участков (Vouougrı et al., 2007). Однако, более вероятно, что такие полигональные текстуры формировались в условиях высыхания толстых микробных матов на поверхности осадка. Песчаный осадок, содержащий органическую субстанцию, мог заполнять свободное пространство снизу, а его последующее усыхание приводило к появлению более мелких трещин второй генерации.

Флювиально-себховые песчаники содержат другие, гораздо более выраженные полигенерационные текстуры трещин (рис. 11,е). Крупные полигоны, поперечником до 8 см, разбиты сетью вторичных более мелких трещин. На некоторых полигонах вторичных трещин присутствуют области мелкополигональных текстур третьего порядка. Здесь, ширина трещин первого порядка достигает 1.5 см. На их наиболее широких участках наблюдается параллельная краям трещин внутренняя слоистость. Состав песчаника и цемента, заполняющих трещины разных генераций заметно различается. Цемент песчаника крупных трещин первого порядка нередко выделяется обилием гематитовой составляющей. Такие текстуры *petee ridges* близки к текстурам «осциллирующих полигональных трещин» (*polygonal oscillation cracks*) (Noffke et al., 2001b; Noffke et al., 2008; Noffke, 2010). Вероятно, полигенерационные текстуры отражают процессы стадийно развивавшихся наиболее крупных микробных матов с признаками прижизненной железистой сульфидной или оксидной минерализации.

Для некоторых горизонтов характерны мелкополигональные текстуры «шагреновой поверхности» (рис. 11,ж). Ширина полигональных фрагментов составляет всего 1–5 мм, при этом текстура имеет значительный (до 5 мм) рельеф. Вероятно, эти текстуры представляют собой результат многостадийной сегментации при высыхании мата на поверхности осадка. Некоторые фрагменты могли быть перемещены во время высыхания или в процессе захоронения поверхности.

Заслуживают внимания слепки коллапсирующих песчаных трещин, наблюдаемые на кровле песчаных пластов (рис. 12,а). Эти сильно уплощенные (1–2 мм), шириной до 6 см слепки, формирующие довольно крупные (8–15 см) полигональные текстуры, частично обособлены от вмещающих пластов песчаника. Очевидно, уплощенная форма тел является результатом значительной деформации выполненных песком вертикально ори-

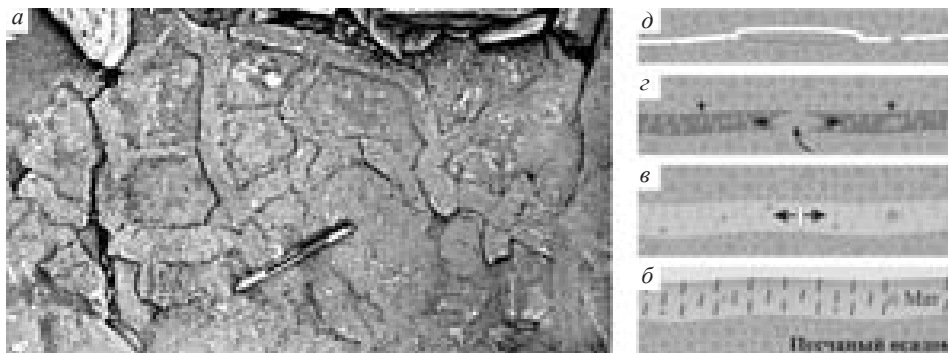


Рис. 12. Слепки коллапсирующих песчаных трещин на кровле песчаного пласта (а) и механизм их формирования (б–д): а – полигональная текстура сильно уплотненных песчаных слепков на кровле пласта песчаника; б – рост эпибентосного микробного мата; в – его захоронение и появление трещины синерезиса; г – стадия коллапса водно-органической субстанции микробного мата и заполнение растущей трещины песком (в данном случае из нижележащего песчаного слоя); д – сформированный слепок на подошве пласта.

ентированных трещин, находящихся внутри толстого микробного мата. Судя по обособленности слепков, такие маты содержали ничтожное количество захваченных песчаных зерен и, в результате коллапса водно-органической субстанции, между слоями песчаника остались лишь уплотненные слепки бывших заполненных песком трещин. Формирование трещин и их заполнение происходило под поверхностью перекрывающего слоя по механизму синерезиса (рис. 12, б–д). Наложение слепков друг на друга указывает на частичное перекрытие заполненных песком тел трещин в проекции на горизонтальную плоскость. Судя по наиболее распространенному типу таких наложений, сжатию подвергались различно ориентированные Т-образные трещины, расположенные на разных уровнях одна под другой в толстом слое погребенного мата.

Наиболее примечательными песчаными слепками усыхающих микробных матов флювиально-себховых фаций являются полигональные текстуры «крокодиловой кожи» (рис. 13, а–б). Эти текстуры образуют крупные (3–7 см) и рельефные (1–3 мм) тетра- и пентагональные полигоны песчаника, разделенные широкими (1–3 см) промежутками, по центру которых развиты пологорельефные поперечно сегментированные валики. Поперечное сечение трещин имеет W-образный профиль. Такие текстуры формировались в результате субаэрального усыхания толстого эндобентосного микробного мата на поверхности увлажненного песка (рис. 13, в–е). Вероятно, захваченные матом в процессе его неравномерного роста песчаные зерна были преимущественно сконцентрированы в нижних слоях мата. Возможно, такие микробные структуры развивались последовательно из эндобентосных матов и биопленок. Они отличались градиентным строением и не имели

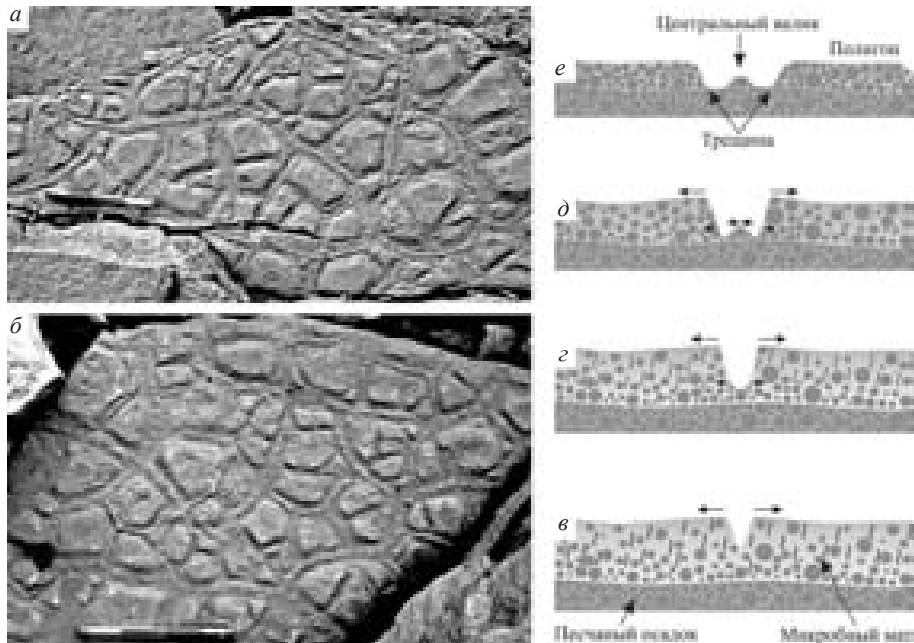


Рис. 13. Полигональная текстура «крокодиловой кожи» (*a–б*) и последовательные стадии ее формирования (*в–е*): *a–б* – положительный рельеф полигональных блоков и поперечно сегментированные валики в центральной части разделяющих блоки широких трещин на кровле пласта песчаника; *в* – начальная стадия усыхания мата, появление V-образных трещин; *з* – замедление развития трещины в нижней части структуры, появление U-образного профиля трещины; *д* – разрыв и начало образования центрального валика, его поперечная сегментация, формирование W-образного профиля; *е* – поперечный профиль сформированной текстуры. Дополнительными стрелками на схеме показаны вектора механических напряжений при сжатии усыхающего мата в поперечном сечении структуры.

четко выраженных границ с подстилающим субстратом. В процессе усыхания «скользящие» по подстилающему субстрату сжимающиеся песчаные полигоны оставляли после себя валики из наиболее нижних и механически наиболее связанных с подстилающим осадком слоев мата. Кроме того, в широких промежутках между полигонами наблюдается множество мелких фрагментов, оторвавшихся и застрявших при скольжении крупных полигональных блоков (рис. 13, *a*). Обособившись от соседних полигональных блоков, вытянутые валики испытывали остаточное сжатие, главным образом, в продольном направлении, что приводило к появлению на их поверхности серий мелких поперечных трещин. Это и явилось причиной наблюдаемой поперечной сегментации валиков. В ряде случаев, механическая связь усыхающих полигональных блоков с подстилающим субстратом, вероятно, явилась причиной последующего «дробления» блоков с образованием мелкополигональных текстур «шагреновой поверхности» (рис. 11, *ж*).

РОЛЬ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ В ФОРМИРОВАНИИ ПАЛЕОЛАНДШАФТА И ОСАДОЧНОЙ АРХИТЕКТУРЫ МУКУНСКОГО БАССЕЙНА

Как было показано выше, активность микробных сообществ во многом определяла фациальный (текстурный) облик эолово-флювиальных, а также флювиально-себховых отложений, которые вместе слагают более половины всей осадочной последовательности мукунской серии (рис. 1). Учитывая такие объемы микробно-осадочных систем, очевидно, что присутствие микробных сообществ в бассейне не ограничивалось лишь текстурообразованием. Динамические процессы взаимодействия биопленок и микробных матов с осадком должны были кардинальным образом перестраивать осадочные потоки, а, следовательно, изменять облик ландшафтов и фациальную архитектуру всего бассейна. Кроме того, петрографический состав осадка таких фациальных зон должен был нести отпечаток прежних осадочно-микробиальных взаимодействий.

Фациально-формирующая роль микробных сообществ Мукунского бассейна

В начале аллювиальных циклов, в условиях высоких скоростей потоков и интенсивной латеральной миграции переплетающихся речных систем (Петров, 2011), микробные сообщества не могли оставить заметных следов в песчано-гравийных и галечных отложениях аллювиальных фаций. Однако по мере выработки профиля равновесия аллювиальных равнин и уменьшения скоростей стока появлялись области микробиально стабилизированных песчаных поверхностей эолово-флювиальных фаций. Растущие навстречу потоку аккреционные дюны, фронтальные поверхности которых избирательно захватывали и связывали песчаные зерна, перегораживали русла водотоков, образуя поперечно-рядовые формы рельефа (рис. 14,а). Миграция осадочного материала вниз по потоку прекращалась. Речная сеть превращалась в систему проточных прудов с обширными полями волновой ряби, поглощавшей и выводящей из флювиального переноса значительные массы песчаных осадков в результате многократного повторения серий микробиально стабилизированного рельефа. Адгезионная рябь, формировавшаяся по краям водоемов, вероятно, также представляла собой микробиально связанные структуры (рис. 7,а-б), песчаный осадок которых при затоплении также не вовлекался в последующий флювиальный перенос. Пруды были связаны между собой изменчивыми водотоками, а водоемы разделяли поля мелких эоловых дюн и песчаных покровов. Такие эолово-флювиальные песчаные ландшафты носили агградационный характер развития, в общих чертах напоминающий формирование верховых болот. При этом грунтовый сток, возрастающей по мере роста песчаных наносов, был ограничен их ранней цементацией по причине отсутствия глинистых частиц в осадках

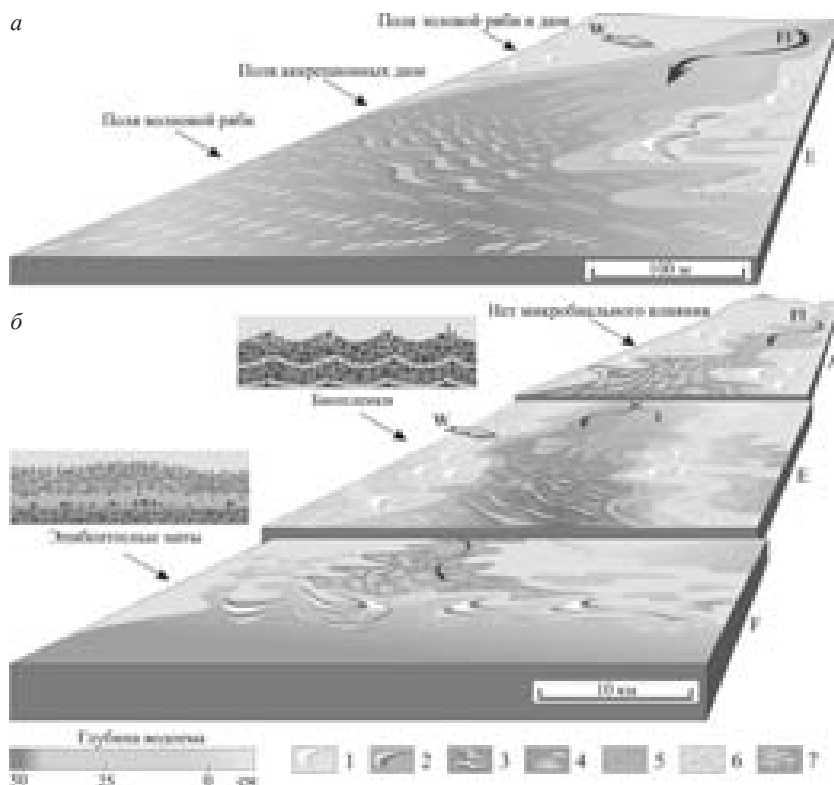


Рис. 14. Реконструкция золово-флювиального ландшафта (а) и фациальные реконструкции для трех последовательно сменявших друг друга во времени фациальных ассоциаций Мукунского бассейна (б): 1 – золовые дюны; 2 – субаквальные дюны; 3 – аккреционные дюны; 4 – трехмерные формы ряби, песчаные купола; 5 – адгезионная рябь; 6 – золовая рябь; 7 – субаквальные формы волновой и комбинированной ряби. Фациальные ассоциации: А – аллювиальная, Е – золово-флювиальная, F – флювиально-себховая. F1 – флювиальный перенос осадков, W – преобладающее направление ветров.

и высокой инфильтрации. Подтопление площадей, выделявшихся высокими темпами микробной аккреции песчаных осадков, вероятно, вызывало локальные ретроградационные миграции фациальных зон бассейна.

С другой стороны, конечные внутриконтинентальные водоемы стока испытывали резко выраженный дефицит поступающего туда осадочного материала, что отразилось как в фациальном облике флювиально-себховых отложений (Петров, 2011), так и в организации там микробных сообществ (рис. 14,б). Такие различия хорошо иллюстрируют подробно рассмотренные выше микробно-осадочные текстуры, четко приуроченные к тем или другим фациям. В процессах золово-флювиальной биостабилизации принимали участие тонкие эндобентосные микробные маты и биопленки, роль которых сводилась к улавливанию и связыванию песчаного материала из флювиальных потоков. Эти микробные сообщества принимали

активное участие в формировании специфического эолово-флювиального ландшафта. Напротив, в обстановках флювиально-себховой седиментации в условиях дефицита осадочного материала развивались толстые, длительно формировавшиеся эпибентосные маты. Их присутствие, отраженное в разнообразных текстурах, тем не менее, не оказывало заметного влияния на организацию фациальных зон.

Микробные сообщества и состав континентальных песчаных осадков

Эолово-флювиальные осадки, среди прочих песчаных отложений, выделяются тремя особенностями: максимально высокой зрелостью (исключительно кварцевый состав), гранулометрическим постоянством песчаной фракции и полным отсутствием глинисто-алевритовой примеси (Петров, 2011). Иными словами, эти осадки повсеместно и на сотни метров мощности по разрезу составляли лишь хорошо окатанные кварцевые зерна. Происхождение подобных мощных толщ протерозойских кварцевых аренитов является предметом широких дискуссий (Pettijohn, 1957; Suttner et al., 1981; Chandler, 1988; Aspler et al., 1994; Schieber et al., 2007). В качестве очевидной причины называется несдерживаемая растительностью эоловая активность на древних флювиальных равнинах (Fuller, 1985; Dott, 2003). Однако остается неясным отсутствие той части тонкозернистой примеси, которой удалось избежать эоловой сепарации, внутри собственно флювиальных или озерных фаций. Ответ на этот вопрос может заключаться в специфике эолово-флювиальной седиментации.

Роль микробов и имеющих корневую систему высших растений в преобразовании осадочного ландшафта, в целом, сводится к одному и тому же – к стабилизации осадочной поверхности. Качественное отличие состоит в том, что микробное сообщество способно к такой стабилизации лишь в перманентно влажной среде. Как только поверхность становится сухой, она не способна противостоять эоловой эрозии. Следовательно, в микробно-осадочной системе на континентах, даже в наиболее гумидных условиях, эоловый перенос осадков будет конкурировать с флювиальным стоком. В свою очередь, флювиальный сток на плоской песчаной равнине, только начав обособляться в речную систему, немедленно блокируется деятельностью микробных сообществ. В результате, осадочный материал такого ландшафта оказывается вовлеченным в большое число ремобилизационных циклов (рис. 15). При этом

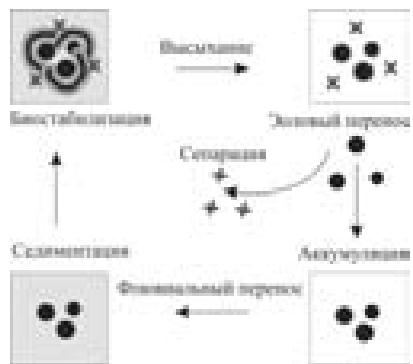


Рис. 15. Схема, иллюстрирующая прохождение осадочного материала через ремобилизационный цикл.

большая часть осадков надолго задерживается в пределах этих фациальных зон. Весь осадочный материал многократно проходит через «фильтр» эоловой сепарации, но в конечном итоге отлагается в пределах различных эфемерных водоемов. Таким образом, не столько эоловая активность, сколько наличие таких ремобилизационных циклов явилось причиной аномально высокой зрелости кварцевых аренитов, как в мукунской серии, так, вероятно, и в других близких по возрасту и петрографическому составу протерозойских толщах.

Роль микробных сообществ в строении осадочной последовательности Мукунского бассейна

Влияние биопленок вносило заметные коррективы в осадочную архитектуру всего бассейна. В результате непрерывного захвата и связывания песчаного материала в центральной части бассейна формировалась аккреционное тело эолово-флювиальных отложений, поглотившее значительные объемы флювиального осадочного потока, питаемого реками областей сноса (рис. 16). При этом конечные водоемы стока испытывали резко выраженный дефицит поступавшего туда осадочного материала. Процессы биостабилизации в центральной зоне бассейна, в первую очередь, блокировали развитие там речных систем. Их место занимали многочисленные эфемерные пруды, сообщавшиеся между собой изменчивыми водотоками с областями поперечно-грядового рельефа аккреционных дюн – характерного элемента эолово-флювиального ландшафта. Развитие таких ланд-

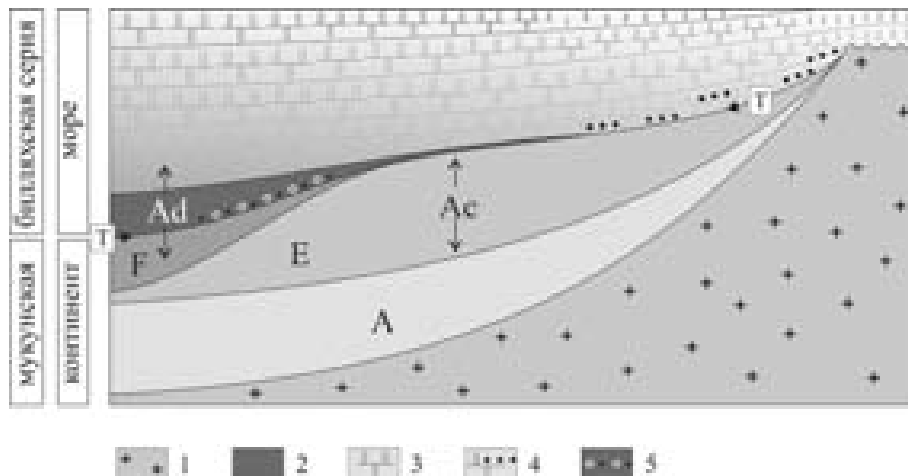


Рис. 16. Влияние эолово-флювиальной седиментации на архитектуру и последовательность отложений Мукунского бассейна (принципиальная схема); зоны осадконакопления: Ас – аккреционная, Ad – зона дополнительной аккумуляции. Континентальные отложения: А – аллювиальные, Е – эолово-флювиальные, F – флювиально-себховые (терминальные флювиальные и озерные фаши). Т – граница морской трансгрессии.

шафтов явилось одной из главных причин накопления мощной толщи мукунских кварцаренитов и связанного с этим смещения объемов седиментации в сторону континента. С другой стороны, нескомпенсированность осадками континентальных водоемов стока обусловила появление зоны дополнительной аккомодации во время последующей морской трансгрессии. Ранняя цементация континентальных песков явилась причиной дефицита осадков, вовлекаемых в морской цикл седиментации. В этих условиях происходило существенное сокращение мелководно-шельфовых песчаных фаций и заполнение этой зоны тонкозернистыми осадками сравнительно глубоководных обстановок внешнего шельфа. В рифейской истории Прианабарья такие процессы привели к редукции мелководно-шельфовых обстановок в начале устьильинской трансгрессии (рис. 16). Таким образом, развитие микробных сообществ на суше кардинальным образом влияло на распределение масс песчаных осадков между континентом и шельфом, что отразилось в архитектуре осадочного бассейна и всей последовательности континентально-морских отложений.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты №№ 11-05-00234 и 10-05-00294) и Программы Президиума РАН, № 28.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Злобин М.Н., Кабаньков В.Я.* 1970. Литологическая характеристика верхнедокембрийских отложений Западного склона Анабарского поднятия // Опорный разрез верхнедокембрийских отложений западного склона Анабарского поднятия. Л.: НИИГА. С. 21–55.
- Петров П.Ю.* 2002. Микробные маты и обстановки терригенной седиментации в докембрии: безыменная свита, средний рифей Туруханского поднятия // Литология и полезн. ископ. № 6. С. 639–670.
- Петров П.Ю.* 2011. **Фациальная характеристика и особенности терригенной седиментации мукунской серии (нижний рифей Анабарского поднятия Сибири)** // Литология и полезн. ископ. № 2. С. 185–208.
- Aspler L.B., Chiarenzelli J.R., Bursley T.L.* 1994. Ripple marks in quartz arenites of the Hurwitz Group, NW Territories, Canada: evidence for sedimentation in a vast, Early Proterozoic, shallow, fresh-water lake // J. sed. res. V. A64. № 2. P. 282–298.
- Banerjee N.R., Furnes H., Muehlenbachs K. et al.* 2006. Preservation of microbial biosignatures in 3.5 Ga pillow lavas from the Barberton Greenstone Belt, South Africa // Earth planet. sci. lett. V. 241. P. 707–722.
- Beraldi-Campesi H.* 2013. Early life on land and the first terrestrial ecosystems // Ecol. proc. V. 2. № 1. P. 1–17.
- Bose P.K., Eriksson P.G., Sarkar S. et al.* 2012. Sedimentation patterns during the Precambrian: a unique record? // Marine petrol. geol. V. 33. P. 34–68.
- Bottjer D., Hagadorn J.W.* 2007. Mat growth features. Atlas of microbial mat features preserved within the siliciclastic rock record. Atlases in Geoscience 2 / Eds J. Schieber, P.K. Bose, P.G. Eriksson et al. Amsterdam: Elsevier. P. 53–71.

- Bouougri E., Porada H.* 2002. Mat-related sedimentary structures in Neoproterozoic peritidal passive margin deposits of the West African craton (Anti-Atlas, Morocco) // *Sedimentol. geol.* V. 153. P. 85–106.
- Bouougri E.H., Gerdes G., Porada H.* 2007. Inherent problems of terminology: definition of terms frequently used in connection with microbial mats / Eds J. Schieber, P.K. Bose, P.G. Eriksson et al. Atlas of microbial mat features preserved within the siliciclastic rock record. Atlases in Geoscience 2. Amsterdam: Elsevier. P. 145–151.
- Chandler F.W.* 1988. Quartz arenites: review and interpretation // *Sediment. geol.* V. 58. P. 105–126.
- Dornbos S.Q., Noffke N., Hagadorn J.W.* 2007. Mat-Decay Features. Atlas of microbial mat features preserved within the siliciclastic rock record. Atlases in Geoscience 2 / Eds J. Schieber, P.K. Bose, P.G. Eriksson et al. Amsterdam: Elsevier. P. 106–110.
- Dott Jr.R.H.* 2003. The importance of eolian abrasion in supermature quartz sandstones and the paradox of weathering on a vegetation-free landscapes // *J. geol.* V. 111. P. 387–405.
- Draganits E., Noffke N.* 2004. Siliciclastic stromatolites and other microbially induced sedimentary structures in an early Devonian Barrier-Island environment (Muth Formation, NW Himalayas) // *J. sediment. res.* V. 74. P. 191–202.
- Eriksson P.G., Condie K.C., Tirsgaard H.* et al. 1998. Precambrian clastic sedimentation systems // *Sediment. geol.* V. 120. P. 5–53.
- Eriksson P.G., Altermann W., Nelson D.R.* et al. 2004. The Precambrian earth: tempos and events. Amsterdam: Elsevier. 941 p.
- Eriksson P.G., Porada H., Banerjee S.* et al. 2007a. Mat destruction features / Eds J. Schieber, P.K. Bose, P.G. Eriksson et al. Atlas of microbial mat features preserved within the siliciclastic rock record. Atlases in Geoscience 2. Amsterdam: Elsevier. P. 76–105.
- Eriksson P.G., Schieber J., Bouougri E.* et al. 2007b. Classification of structures left by microbial mats in their host sediments / Eds J. Schieber, P.K. Bose, P.G. Eriksson et al. Atlas of microbial mat features preserved within the siliciclastic rock record. Atlases in Geoscience 2. Amsterdam: Elsevier. P. 39–52.
- Eriksson P.G., Sarkar S., Samanta P.* et al. 2010. Paleoenvironmental context of microbial mat-related structures in siliciclastic rocks / Eds J. Seckbach, A. Oren. Microbial mats: modern and ancient microorganisms in stratified systems, cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology // Springer science+business media B.V. V. 14. P. 71–108.
- Fuller A.O.* 1985. A contribution to the conceptual modeling of pre- Devonian fluvial systems // *Trans. geol. soc. S. Afr.* V. 88. P. 189–194.
- Gehling J.G.* 1999. Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics: Ediacaran death masks // *Palaios.* V. 14. № 1. P. 40–57.
- Gehling J.G.* 2000. Environmental interpretation and a sequence stratigraphic framework for the terminal Proterozoic Ediacara member within the Rawnsley Quartzite, South Australia // *Precambrian res.* V. 100. P. 65–95.
- Gehling J.G., Droser M.L.* 2009. Textured organic surfaces associated with the Ediacara biota in South Australia // *Earth-science rev.* V. 96. P. 196–206.
- Gerdes G., Claes M., Dunajtschik-Piewak K.* et al. 1993. Contributions of microbial mats to sedimentary surface structures // *Facies.* V. 29. P. 61–74.

- Gerdes G., Klenke T., Noffke N.* 2000. Microbial signatures in peritidal siliciclastic sediments: a catalogue // *Sedimentology*. V. 47. P. 279–308.
- Grey K., Yochelson, E.L., Fedonkin M.A., Martin D.M.* 2010. *Horodyskia williamsii* new species, a Mesoproterozoic microfossil from Western Australia // *Precambrian res.* V. 180. P. 1–17.
- Hagadorn J.W., Bottjer D.J.* Wrinkle structures: microbially mediated sedimentary structures common in subtidal siliciclastic settings at the Proterozoic–Phanerozoic transition // *Geology*. 1997. V. 25 P. 1047–1050.
- Khudoley A.K., Kropachev A.P., Tkachenko V.I.* et al. 2007. Mesoproterozoic to Neoproterozoic evolution of the Siberian Craton and adjacent microcontinents: an overview with constraints for a Laurentian connection. Proterozoic geology of western North America and Siberia / Eds P.K. Link, R.S. Lewis. SEPM (Society for sedimentary geology). Spec. publ. № 86. P. 209–226.
- Noffke N.* 1998. Multidirected ripple marks rising from biological and sedimentological processes in modern lower supratidal deposits (Mellum Island, southern North Sea) // *Geology*. V. 26. P. 879–882.
- Noffke N.* 1999. Erosional remnants and pockets evolving from biotic-physical interactions in a Recent lower supratidal environment // *Sedimentol. geol.* V. 123. P. 175–181.
- Noffke N.* 2010. Microbial mats in sandy deposits from Archean Era to today. *Geobiology*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 194 p.
- Noffke N., Krumbein W.E.* 1999. A quantitative approach to sedimentary surface structures contoured by the interplay of microbial colonization and physical dynamics // *Sedimentology*. V. 46. P. 417–426.
- Noffke N., Gerdes G., Klenke T.* et al. 1996. Microbially induced sedimentary structures – examples from modern sediments of siliciclastic tidal flats // *Zbl. geol. palaeontol. Tell. I. V. 1.* P. 307–316.
- Noffke N., Gerdes G., Klenke T.* et al. 2001a. Microbially induced sedimentary structures – a new category within the classification of primary sedimentary structures // *J. sed. res.* V. A71. P. 649–656.
- Noffke N., Gerdes G., Klenke T.* et al. 2001b. Microbially induced sedimentary structures indicating climatological, hydrological and depositional conditions within recent and Pleistocene coastal facies zones (Southern Tunisia) // *Facies*. V. 44. P. 23–30.
- Noffke N., Beukes N., Bower D.* et al. 2008. An actualistic perspective into Archean worlds – (cyano-)bacterially induced sedimentary structures in the siliciclastic Nhlazatse section, 2.9 Ga Pongola supergroup, South Africa // *Geobiology*. V. 6. P. 5–20.
- Parizot M., Eriksson P.G., Aifa T.* et al. 2005. Suspected microbial mat-related crack-like sedimentary structures in the palaeoproterozoic Magaliesberg formation sandstones, South Africa // *Precambrian res.* V. 138. P. 274–296.
- Pettijohn F.J.* 1957. *Sedimentary rocks*. 2 ed. N.Y.: Harper. 718 p.
- Pflüger F.* 1999. Mat ground structures and Redox facies // *Palaios*. V. 14. P. 25–39.
- Porada H., Bouougri E.* 2007. «Wrinkle Structures» – a critical review. Atlas of microbial mat features preserved within the siliciclastic rock record. *Atlases in Geoscience 2 /* Eds J. Schieber, P.K. Bose, P.G. Eriksson et al. Amsterdam: Elsevier. P. 135–144.

- Prave A.* 2002. R. Life on land in the Proterozoic: evidence from the Torridonian rocks of northwest Scotland // *Geology*. V. 30. P. 811–814.
- Retallack G.J.* 2011. Criteria for distinguishing microbial mats and earths / Eds N. Noffke, H. Chafetz. *Microbial mats in siliciclastic depositional systems through time*. SEPM. Spec. publ. № 101. Society for sed. geol. Tulsa, OK. P. 139–152.
- Retallack G.J., Dunn K.L., Saxby J.* 2013. Problematic Mesoproterozoic fossil *Horodyskia* from Glacier National Park, Montana, USA // *Precambrian res.* V. 226. P. 125–142.
- Sarkar S., Banerjee S., Samanta P.* et al. 2006. Microbial mat-induced sedimentary structures in siliciclastic sediments: Examples from the 1.6 Ga Chorhat sandstone, Vindhyan supergroup, M.P., India // *J. earth syst. sci.* V. 115. № 1. P. 49–60.
- Sarkar S., Bose P.K., Samanta P.* et al. 2008. Microbial mat mediated structures in the Ediacaran Sonia sandstone, Rajasthan, India, and their implications for Proterozoic sedimentation // *Precambrian res.* V. 162(1–2). P. 248–263.
- Schieber J.* 1998. Possible indicators of microbial mat deposits in shales and sandstones: examples from the Mid-Proterozoic Belt-Supergroup, Montana, USA // *Sed. geol.* V. 120. P. 105–124.
- Schieber J.* 1999. Microbial mats in terrigenous clastics: the challenge of identification in the rock record // *Palaios*. V. 14. P. 3–12.
- Schieber J., Bose P.K., Eriksson P.G., Sarkar S.* 2007. Palaeogeography of microbial mats in Terrigenous Clastics. Atlas of microbial mat features preserved within the siliciclastic rock record. *Atlases in Geoscience 2* / Eds J. Schieber, P.K. Bose, P.G. Eriksson, et al. Amsterdam: Elsevier. P. 267–275.
- Staudigel H., Furnes H., McLoughlin N.* et al. 2008. 3.5 billion years of glass bioalteration: volcanic rocks as a basis for microbial life? // *Earth-science rev.* V. 89. P. 156–176.
- Suttner L.G., Basu A., Mack G.H.* 1981. Climate and the origin of quartz arenites // *J. sedimentol. petrology*. V. 51. P. 1235–1246.

A ROLE OF PRECAMBRIAN MICROORGANISMS IN CONTINENTAL SEDIMENTATION PROCESSES (MUKUN BASIN, THE LOWER RIPHEAN ANABAR UPLIFT, SIBERIA)

P.Yu. Petrov

The microbial-induced sedimentary structures of the Lower Mezoproterozoic (Lower Riphean 1,58 Ma) quartzarenites of the Mukun Basin, Anabar Uplift of the Siberian Platform have been considered. It is shown that microbial mats and films had influence on fluvial landscape formation and architecture of sedimentary basin. Thus, it is concluded that continental sedimentary-microbial systems affected a distribution of sand masses between continent and shelf in large-scale transgressive sequences of the Proterozoic.

УДК 579.26

АНТАРКТИДА КАК МОДЕЛЬ ПЕРЕЖИВАНИЯ ДОКЕМБРИЙСКИХ ГЛОБАЛЬНЫХ ОЛЕДЕНЕНИЙ НАЗЕМНЫМИ ФОТОТРОФНЫМИ СООБЩЕСТВАМИ

© 2014 г. **З.Б. Намсараев**^{1,2}

¹*Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт», Москва*

²*Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН*

zorigto@gmail.com

Анализ современных данных о распространении фототрофных сообществ в Антарктиде показывает, что в условиях докембрийских глобальных оледенений на поверхности суши теоретически могли существовать местообитания, благоприятные для развития фототрофных микроорганизмов. Спектр экологических условий в этих местообитаниях позволял существовать различным группам микроорганизмов, от термофильных групп до психрофильных. К таким местообитаниям относятся: вершины гор, находящиеся над поверхностью континентального ледникового щита, поверхности льда в радиусе нескольких километров от вершин гор, краевые области ледникового щита, гидротермальные площадки, наземные и подледные озера с небольшой толщиной льда. Основным условием длительного существования фототрофных сообществ при низкой температуре является наличие воды в жидкой форме. При отрицательных температурах воздуха это условие может быть выполнено либо благодаря существованию микроиш с температурой до +30 °С и выше, либо благодаря существованию рассолов, замерзающих при температурах значительно ниже 0 °С (до –52 °С для кальций-хлоридных рассолов). Данные молекулярных часов показывают, что многие группы антарктических фототрофных микроорганизмов сформировались до начала формирования Антарктического ледового щита (30–45 млн. л. н.) и, вероятно, пережили последующие максимумы оледенения.

ВВЕДЕНИЕ

Палеонтологические данные показывают, что в истории Земли неоднократно происходили крупномасштабные оледенения, которые могли иметь глобальный характер и распространяться до тропических областей (Чумаков, Сергеев, 2004). При этом наблюдается совпадение между временем наступления ледниковых эпох и крупных перестроек биосферы (серия Гуронских оледенений и оксигенация атмосферы Земли, серия нижнепротерозойских оледенений и падение разнообразия строматолитовых цианобактериальных сообществ и рост разнообразия эукариот), что указывает на важность этих событий в эволюции жизни на Земле.

Достоверные данные о масштабах докембрийских оледенений, которые могли бы использоваться для детальной актуалистической реконструкции, отсутствуют. Даже для наиболее изученных неопротерозойских оледенений имеющаяся информация весьма ограничена. Существуют значительные расхождения в оценке распространения и толщине морского льда в низких широтах. Оценки возможной толщины морского льда в тропической зоне варьируют от >1 км, что практически исключает существование жизни на основе фотосинтеза в океане (Goodman, Pierrehumbert, 2003), до толщины менее 10 м, что позволяет фототрофным микроорганизмам развиваться под поверхностью льда (Warren et al., 2002). Гипотезы о распространении льда в океане варьируют от полного покрытия поверхности океанов, включая и экваториальные части, до примерно 20–40 широт (Poulsen et al., 2001; Hyde et al., 2000). Оценки зоны максимального распространения льда на суше в ходе неопротерозойских оледенений также варьируют от полного покрытия поверхности льдом “Snowball Earth” до существования свободной ото льда зоны вдоль экватора шириной 5–10 градусов (Чумаков, Сергеев, 2004; Fairchild, Kennedy, 2007; Macdonald et al., 2010).

Глобальные оледенения приводят к резкому сокращению числа местобитаний, в которых возможно развитие фототрофных микроорганизмов. Их существование в природе, как правило, лимитировано пределами фотической зоны (до 200 м в воде в зависимости от трофного статуса водоема, до ~ 1 см в камнях в зависимости от доли светопропускающих гранул кварца в камнях, песок глубиной до 3–5 см, лед толщиной до 10 метров в зависимости от чистоты льда). Наибольшее влияние оледенения должны оказывать на развитие оксигенных фототрофных микроорганизмов (цианобактерий, микроводорослей и др.), подавляющее большинство видов которых нуждается в наличии солнечного света, за исключением некоторых групп микроводорослей, способных к темновому гетеротрофному росту и, возможно, некоторых групп морских цианобактерий, не способных к фотосинтезу. Цианобактерии и микроводоросли особенно важны, так как они являются одними из основных первичных продуцентов в экосистемах,

и их массовое развитие отмечается после крупных оледенений (Olcott et al., 2008). Теоретически большинство групп аноксигенных фототрофных бактерий (АФБ) менее чувствительно к отсутствию солнечного света, так как они способны к длительному существованию в темноте за счет темнового гетеротрофного роста. Кроме того, некоторые группы пурпурных бактерий на дне океана, возможно, способны к фототрофному росту за счет поглощения инфракрасной радиации от гидротермальных проявлений. К длительному существованию в темноте не способны представители зеленых и гелиобактерий (Bergey's, 2001).

Хорошей актуалистической моделью для определения типов местообитаний, в которых фототрофные микроорганизмы могли пережить глобальные оледенения, является Антарктида. Толщина антарктического ледового щита составляет до 4 км, среднегодовые температуры в центральной части Антарктиды доходят до -50 C° и ниже, размер ледового щита в летнее время превышает 4 000 км. Несмотря на суровый климат, Антарктический континент имеет довольно значительное разнообразие фототрофных микроорганизмов и низших растений (цианобактерии, зеленые микроводоросли, лишайники и мхи). При этом на территории континента отмечены только 2 вида сосудистых растений, которые встречаются только на Антарктическом полуострове, то есть в зоне с наиболее мягким климатом (Convey et al., 2008). Фототрофные микроорганизмы являются основным продуцентом большинства экосистем Антарктиды, что делает ее хорошей моделью именно докембрийских условий, когда микроорганизмы доминировали на поверхности Земли.

ГОРНЫЕ ВЕРШИНЫ НАД ПОВЕРХНОСТЬЮ ЛЕДНИКОВОГО ЩИТА

Максимальная высота гор в Антарктиде составляет 4 897 м (массив Винсона, Западная Антарктида). Многие из антарктических гор возвышаются над окружающим их ледовым щитом на высоту от нескольких метров до более 4 км. Современные реконструкции объема Антарктического ледового щита, а также анализ ледовых кернов показывают, что во время последнего ледникового максимума (26 тыс. л. т. н.) превышение толщины щита над современной составляло от нескольких метров до $\sim 1\ 400$ м в зависимости от места (Ackert et al., 2007). Таким образом, во время последнего максимума большая часть антарктических гор имела значительное возвышение над поверхностью ледника и свободные ото льда зоны должны были существовать в то время.

Антарктида по своим климатическим показателям является холодной пустыней с незначительным количеством осадков на подавляющей части территории континента (до ~ 350 мм осадков в год). Поэтому развитие наземных микробных сообществ в Антарктиде, как правило, определяется

наличием жидкой воды в данном местообитании (Kennedy, 1993). Основным источником жидкой воды – это таяние снега и льда. Поэтому основными типами местообитаний фототрофных микроорганизмов являются северные склоны гор, нагревающиеся от солнечного света, сипы – места просачивания грунтовых вод на поверхность, эфемерные потоки и ручьи, поверхностные и подледниковые озера. Несмотря на постоянно отрицательные температуры воздуха, на большей части Антарктиды темные поверхности скал и почвы нагреваются до положительных температур, что и приводит к таянию снега. Наши наблюдения в горах Сор-Рондана (Восточная Антарктида, высота около 1200 м над уровнем моря) показали, что поверхности скал нагреваются до температуры +25 °С, тогда как в этот же момент температура воздуха на высоте 2-х метров составляет –2 °С. Даже на самых южных точках, свободных от льда (нунатак Хове и горы Ла-Горсе, расположенные в 300 км от Южного полюса), исследователями отмечались положительные температуры поверхностного слоя почвы (до +12.6 °С при температуре воздуха –7.5 °С) и развитие цианобактериальных сообществ (Broady, Weinstein, 1998). Для сравнения, средние температуры воздуха на станции Амундсен-Скотт, расположенной на Южном полюсе, составляют от –29 до –81 °С. Интересно, что выделенные из образцов, отобранных в горах Ла-Горсе, цианобактериальные культуры имели оптимум роста при 20–30 °С (Broady, Weinstein, 1998).

Основными формами существования фототрофных микроорганизмов в антарктических горах являются микробные корки на поверхности скал и почвы (литофитные и эдафические сообщества), а также эндолитические сообщества под поверхностью камней (Broady, 1996). Микробные корки – это органоминеральные образования толщиной до нескольких сантиметров с доминированием микроорганизмов. По своей структуре они близки к микробным матам (вероятным предкам строматолитов), но в отличие от микробных матов развиваются на поверхности почвы, как правило, в аридных условиях.

Анализ молекулярного и фенотипического разнообразия цианобактерий в горах Сор-Рондана (Восточная Антарктида) показал, что они обладают большим разнообразием. В составе сообществ присутствуют все основные морфологические группы цианобактерий (одноклеточные, нитчатые и гетероцистные) (Fernández-Carazo et al., 2012). Нами был проведен биоинформационный анализ цианобактериального разнообразия наземных сообществ Антарктики (Namsaraev et al., 2011). В результате было показано возможное существование «пояса высокого разнообразия цианобактерий» между 70 и 80 градусами южной широты. К югу и к северу от этой зоны разнообразие цианобактерий резко снижалось. Это противоречит традиционному представлению о том, что в полярных областях разнообразие организмов снижается. Существование этого «пояса» может объясняться

большей толерантностью цианобактерий к низкой температуре и снижением конкуренции между цианобактериями и мхами с лишайниками за свет, воду и биогены. Таким образом, в данных широтах цианобактерии совместно с лишайниками занимают экологическую нишу наземных растений.

Большинство антарктических наземных цианобактерий (79 % – 33 из 42 операционных таксономических единиц) имело космополитное распространение и встречалось также в регионах, расположенных за пределами Антарктики. Их существование в Антарктике может быть объяснено устойчивостью к замораживанию данных групп цианобактерий, а также локальным нагревом поверхности скал в Антарктиде (летом до +25–+30 °С на северных поверхностях).

21 % антарктических цианобактерий являются потенциально эндемичными для Антарктики. Исследование накопительных культур потенциально эндемичных антарктических цианобактерий группы *Cyanothece aeruginosa* показывает, что они являются психрофилами и приспособлены к существованию при низкой температуре. Имеющиеся данные не объясняют происхождение высокоэндемичных антарктических групп цианобактерий. Если принять за основу скорость «молекулярных часов» гена 16S рРНК в 1 % за 50 млн. л., то формирование данных групп произошло более чем 150 млн. л. т. н. (Ochman, Wilson, 1987). В данный период (поздняя юра) климат Антарктики, скорее всего, был умеренно теплым и сравнимым с современным климатом Южной Европы.

Для антарктических микроводорослей, напротив, наблюдается корреляция «молекулярных часов» гена 18S рРНК с датировками раскола Гондваны (65–100 млн. л. н.) и постепенного похолодания Антарктиды (усилившегося после открытия пролива Дрейка, 30–45 млн. л. н.). Большинство исследованных групп микроводорослей сформировалось, вероятно, в диапазоне от 17 до 84 млн. л. н. и должно было пережить максимумы оледенения (De Wever et al., 2009).

ПОВЕРХНОСТНЫЙ СЛОЙ СНЕГА И ЛЬДА

Существование фототрофных микроорганизмов в фотической зоне снега или льда также определяется наличием жидкой воды. Здесь выделяются два основных типа фототрофных сообществ: криоконитовые (во льду) и так называемые «snow algae», развивающиеся на поверхности снега.

Образование криоконитов происходит, когда на поверхность льда попадают камни или песок. Поэтому распространение криоконитов, как правило, ограничено радиусом нескольких километров от областей, свободных от льда. Под солнечными лучами камни и песок нагреваются и проплавливают поверхность льда, образуя так называемый криоконитовый стакан. Когда камень уходит глубже поверхности льда, его нагрев солнечными лучами продолжается благодаря прозрачности льда. На определенной глубине (как

правило, до 1 метра) дальнейшее погружение камня в лед прекращается. В зависимости от климатических условий вода в криоконите может быть постоянно покрыта льдом или оставаться открытой на протяжении большей части летнего сезона. Температура воды в криоконитах, как правило, составляет от 0.1 до +1 °С, при этом температура воздуха, при которой вода в криоконите остается жидкой, может доходить до –25 °С. На поверхности песка в криоконите развивается фототрофное сообщество, состоящее в основном из цианобактерий (*Cyanothece aeruginosa*, *Tolypothrix*, *Phormidium*, *Leptolyngbya*) и микроводорослей (Cameron et al., 2012).

Другим типом фототрофных сообществ является “snow algae” – сообщества микроводорослей, развивающиеся на поверхности снега. Как правило, они обнаруживаются на краевых областях ледникового щита, часто окрашивая поверхность снега в красный цвет (“red snow”, “watermelon snow”). Об обнаружении “snow algae” в центральных областях Антарктиды не сообщается, из чего можно сделать предположение, что одним из условий их развития является таяние поверхности ледника. Как и в криоконитах, температура жидкой воды на поверхности ледника составляет от 0.1 до +1 °С. В составе доминируют различные типы зеленых микроводорослей: *Chamydomonas nivalis*, *Chloromonas rubroleosa* (Kawecka, 1986).

ЗОНЫ ГИДРОТЕРМАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ

Антарктида является вулканически активным регионом с многочисленными проявлениями гидротермальной активности как под поверхностью ледникового щита, так и на дневной поверхности. Многочисленные фумаролы и нагретые почвы отмечаются в районе действующего вулкана Эребус в Западной Антарктиде и на острове Десепшн недалеко от Антарктического полуострова. На поверхности почвы и донных осадков гидротерм развивается сообщество фототрофных микроорганизмов. При этом широкий градиент температур позволяет развиваться как психрофильному и мезофильному сообществам, так и термофильному сообществу. В составе термофильного сообщества отмечается присутствие типичных представителей термофильных цианобактерий *Mastigocladus laminosus* и *Fischerella muscicola*, развивающихся при температуре до 60–70 °С. Молекулярный анализ образцов с вулкана Эребус показывает высокую степень идентичности представителей данных таксонов с представителями этих же групп из других районов Земли. Учитывая, что ближайшая область гидротермальной активности находится на расстоянии около 4 000 км (Новая Зеландия), обнаружение данных организмов является возможным свидетельством дальнего переноса термофильных цианобактерий между континентами (Namsaraev et al., 2010).

ОЗЕРА

Антарктические озера обладают очень широким диапазоном солёности: от ультрапресных, образующихся при таянии льда, до гиперсолёных. Благодаря низкой температуре и вымораживанию рассолов в Антарктиде формируются одни из наиболее высокоминерализованных озёр на Земле. Таким озером является Дон Жуан Понд, обладающее минерализацией около 480 г/л. В химическом составе доминирует CaCl_2 (413 г/л) и NaCl (29 г/л). Это приводит к тому, что вода озера не замерзает вплоть до температуры около $-52\text{ }^\circ\text{C}$, что является наиболее низкой расчетной температурой для существования водных растворов (Marion, 1997). На поверхности озера рядом с берегом отмечалось развитие цианобактериального мата с доминированием цианобактерии *Oscillatoria* sp. и присутствием зелёных водорослей, морфологически схожих с представителями родов *Chlorella* и *Dunaliella* (Siegel et al., 1979). Наличие микробной жизни в данном озере представляет особенный интерес с астробиологической точки зрения, так как состав подледного океана на спутнике Юпитера Европа может быть близок к составу рассола в озере Дон Жуан Понд.

При более низких солёностях в антарктических озерах развиваются фототрофные сообщества, обладающие высоким разнообразием как цианобактерий, так и микроводорослей и аноксигенных фототрофных бактерий (Taton et al., 2006). При этом цианобактерии (как правило, представители родов *Leptolyngbya* и *Phormidium*) часто образуют маты на поверхности дна, в отдельных случаях встречаясь на глубине около 100 м. В озере Унтерзее (Восточная Антарктида), постоянно покрытом слоем льда толщиной около 3 м, отмечалось образование матов с конусоподобными выростами на поверхности, что может служить современной моделью образования строматолитов типа *Conophyton* (Andersen et al., 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ различных типов антарктических фототрофных сообществ показывает, что они способны существовать в широком диапазоне условий среды, используя различные стратегии переживания. На клеточном уровне они включают в себя синтез внутриклеточных криопротекторов для контроля образования кристаллов льда внутри клетки, формирование толстых чехлов снаружи клетки, переход в неактивное состояние при снижении температуры ниже определенного уровня и быструю активацию при благоприятных условиях, и т. д. Комплексное применение этих стратегий позволяет микроорганизмам сохранять определенную активность при температурах, достигающих до -10 – $-15\text{ }^\circ\text{C}$ (Elster, Benson, 2004). Интересно, что эти же стратегии могут присутствовать и у отдельных микроорганизмов, обитающих в умеренных широтах. Об этом, возможно, свидетельствует

присутствие в Антарктиде таксонов цианобактерий, имеющих космополитное распространение (Namsaraev et al., 2010). На уровне сообществ ключевым фактором является наличие воды в жидком виде в данном местобитании. Данные о количественном распространении микроорганизмов в Антарктиде показывают, что накопление заметного объема биомассы происходит при наличии воды в жидком виде (Kennedy, 1993). При отрицательных температурах воздуха это условие может быть выполнено либо благодаря существованию микроний с температурой до +30 °С и выше (поверхности скал, криокониты, мелкие пресные озера, гидротермальные проявления), либо благодаря существованию рассолов, замерзающих при температурах значительно ниже 0 °С (до –52 °С для кальций-хлоридных рассолов). Совместное действие этих факторов определяет существование современных фототрофных сообществ в Антарктиде и их необходимо учитывать при проведении палеонтологических реконструкций условий для развития жизни на Земле во время максимумов оледенений. Молекулярные же данные показывают, что ряд групп фототрофных микроорганизмов, возможно, пережили оледенения в «реликтовых оазисах» на территории Антарктиды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Чумаков Н.М., Сергеев В.Н. 2004. Проблема климатической зональности в позднем докембрии. Климат и биосферные события // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука. С. 271–289.
- Ackert J.R.P., Mukhopadhyay S., Parizek B.R. et al. 2007. Ice Elevation near the West Antarctic Ice Sheet Divide during the Last Glaciation // Geophysical res. letters. V. 34. P. L21506.
- Andersen D.T., Sumner D.Y., Hawes I. et al. 2011. Discovery of large conical stromatolites in Lake Untersee, Antarctica // Geobiology. V. 9. P. 280–293.
- Bergey's manual of systematic bacteriology, Second Edition, V. 1. 2001. The *Archaea* and the deeply branching and phototrophic Bacteria / Eds D.R. Boone, R.W. Castenholz, G.M. Garrity. Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg.
- Broady P.A. 1996. Diversity, distribution and dispersal of Antarctic terrestrial algae // Biodivers. conserv. V. 5. P. 1307–1335.
- Broady P.A., Weinstein R. 1998. Algae, lichens and fungi in La Gorce Mountains, Antarctica // Antarctic sci. V. 10. P. 376–385.
- Cameron K A., Hodson A.J., Osborn A.M. 2012. Structure and Diversity of Bacterial, Eukaryotic and Archaeal Communities in Glacial Cryoconite Holes from the Arctic and the Antarctic // FEMS Microbiology ecology. V. 82. P. 254–267.
- Convey P., Gibson J.A.E., Hillenbrand C.-D. et al. 2008. Antarctic terrestrial life – challenging the history of the frozen continent? // Biol. rev. V. 83. P. 103–117.

- De Wever A., Leliaert F., Verleyen E.* et al. 2009. Hidden levels of phylodiversity in Antarctic green algae: further evidence for the existence of glacial refugia // *Proc. roy. soc. London. Ser. B.* V. 276. P. 3591–3599.
- Elster J., Benson E.E.* 2004. Life in the Polar Terrestrial Environment a Focus on Algae and Cyanobacteria / Eds B. Fuller, N. Lane, E.E. Benson. Life in the Frozen State. Taylor and Francis, London. P. 111–149.
- Fairchild I.F., Kennedy M.J.* 2007. Neoproterozoic glaciation in the Earth System // *J. geol. soc. London.* V. 164. P. 895–921.
- Fernández-Carazo R., Namsaraev Z., Mano M.J.* et al. 2012. Cyanobacterial diversity for an anthropogenic impact assessment in the Sør Rondane Mountains area (Antarctica) // *Antarctic sci.* V. 24. P. 229–242.
- Goodman J.C., Pierrehumbert R.T.* 2003. Glacial flow of floating marine ice in “Snowball Earth” // *J. geophys. res. Oceans.* V. 108. P. 3308.
- Hyde W.T., Crowley T.J., Baum S.K.* et al. 2000. Neoproterozoic “Snowball Earth” simulations with a coupled climate/ice-sheet model // *Nature.* V. 405. P. 425–429.
- Kawecka B.* 1986. Ecology of snow algae // *Polish polar res.* V. 7. P. 407–415.
- Kennedy A.D.* 1993. Water as a limiting factor in the Antarctic terrestrial environment: a biogeographical synthesis // *Arct. Alp. res.* V. 25. P. 308–315.
- Macdonald F.A., Schmitz M.D., Crowley J.L.* et al. 2010. Calibrating the Cryogenian // *Science.* V. 327. P. 1241–1243.
- Marion G.M.* 1997. A theoretical evaluation of mineral stability in Don Juan Pond, Wright Valley, Victoria Land // *Antarctic sci.* V. 9. P. 92–99.
- Namsaraev Z., Mano M.J., Fernandez R.* et al. 2011. Biogeography of terrestrial cyanobacteria from Antarctic ice-free areas // *Ann. glaciol.* V. 51. P. 171–177.
- Ochman H., Wilson A.C.* 1987. Evolution in bacteria: evidence for a universal substitution rate in cellular genomes // *J. molec. evol.* V. 26. P. 74–86.
- Olcott A.N., Sessions A.L., Corsetti F.A.* et al. 2005. Biomarker evidence for photosynthesis during Neoproterozoic glaciations // *Science.* V. 310. P. 471–474.
- Poulsen C.J., Pierrehumbert R.T., Jacob R.L.* 2001. Impact of ocean dynamics on the simulation of the Neoproterozoic “Snowball Earth” // *Geophys. res. lett.* V. 28. P. 1575–1578.
- Siegel B.Z., McMurty G., Siegel S.M.* et al. 1979. Life in the calcium chloride environment of Don Juan Pond, Antarctica // *Nature.* V. 280. P. 828–829.
- Taton A., Grubisic S., Balthasart P.* et al. 2006. Biogeographical distribution and ecological ranges of benthic cyanobacteria in East Antarctic lakes // *FEMS Microbiol. ecol.* V. 57. P. 272–289.
- Warren S., Brandt R.E., McKay C.P.* 2002. Snowball Earth: Ice thickness on the tropical ocean // *J. geophys. res.* V. 107. P. 1–17.

**ANTARCTICA AS A MODEL OF SURVIVAL
OF TERRESTRIAL PHOTOTROPHIC COMMUNITIES
DURING PRECAMBRIAN GLOBAL GLACIATIONS**

Z.B. Namsaraev

Analysis of the modern distribution of phototrophic communities in Antarctica shows that during global Precambrian glaciations several types of habitats favorable for the development of phototrophic microorganisms could exist. The range of environmental conditions in these habitats allowed the development of different groups of microorganisms including thermophilic, mesophilic and psychrophilic. These habitats include: mountains with peaks above the surface of the continental ice sheet; the surface of ice within a few kilometers from the mountains; the marginal areas of the continental ice sheet; hydrothermal areas; supraglacial, terrestrial and subglacial lakes with a small ice thickness. The main condition for a long-term existence of phototrophic communities at low temperature is the presence of water in a liquid form. At the negative air temperatures this condition could be met in the microenvironments with temperatures up to +30 °C or more (solar heated dark rocks, geothermally heated surfaces et c.) or in concentrated brines with the freezing temperatures well below 0 °C (up to -52 °C for calcium chloride brines). Molecular clock data show that many groups of Antarctic phototrophic microorganisms possibly originated before the formation of the Antarctic ice sheet (30-45 million years BP) and probably survived the subsequent maxima of glaciation.

УДК 579.262

ЦИАНО-БАКТЕРИАЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА КАК НАЧАЛЬНЫЙ ФАКТОР ФОРМИРОВАНИЯ ПОЧВ

А.И. Кузнецова¹, В.К. Орлеанский¹, Г.М. Зенова²

¹*Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН*
annaquano@gmail.com

²*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова*
zenova38@mail.ru

Ученые до сих пор не имеют единого мнения относительно начального пути образования почвы. В данной работе обобщен накопленный авторами экспериментальный и теоретический материал по изучению возможных путей начала процесса почвообразования от ископаемых строматолитов до современных лагун Крыма. Поселение фотосинтезирующих организмов с бактериальным, а затем с грибным сообществом, можно рассматривать как начальный этап образования специфического органоминерального субстрата земной поверхности – почвы. К настоящему времени накопился обширный литературный материал, подтверждающий это явление. Приведены данные по изучению влияния модельных ассоциаций цианобактерий и актиномицетов на процессы разложения глинистых минералов.

Ключевые слова: цианобактерии, цианобактериально-актиномицетные ассоциации, почва

Принято считать, что вода основа биологической жизни и микроорганизмы (бактерии и водоросли) живут в водной среде, формируя цианобактериальные сообщества. На дне мелководных водоемов они образуют пленку. Со временем эта пленка может образовать слоистую структуру (циано-бактериальный мат) (Орлеанский и др., 1998).

В геологических отложениях эти слоистые маты сохранились в виде слоистых структур, которые получили название строматолиты.

Самые древние строматолиты датируются возрастом более 3.5 млрд. и более лет назад. Бактериальные палеонтологи считают, что в это самое



Рис. 1. Экспериментальный сосуд с культурой осцилляториевых цианобактерий.

время на планете Земля произошла своеобразная «экологическая революция» и микроорганизмы, в частности представители цианобактерий – *Cyanobacteria* (*Cyanoprokaryota*) «вышли из воды на сушу» и адаптировались к жизни в газовой среде (Сергеев, 1993).

Современные полевые и лабораторные наблюдения показали, что один из основных методов приспособления – это образование слизи вокруг клеток организма. Данное явление отмечается микробиологами в виде слизистых чехлов около бактерий на твердых средах.

Цианобактерии также имеют слизистые чехлы. Отмечается, что некоторые из этих организмов выделяют слизь в таких количествах, что по объему она значительно превосходит массу самих цианобактерий. Некоторые организмы пошли еще дальше (например, актиномицеты, постоянные компоненты сообщества) и начали формировать субстратный и воздушный мицелий. Образование спорозного воздушного мицелия дало возможность актиномицетам, а затем и грибам, активно распространять по воздуху споры и занимать большую территорию.

Для тех, кто работает с нитчатыми осцилляториевыми цианобактериями, это явление «выход из воды на сушу» сейчас постоянно отмечается в экспериментальных сосудах, когда стенки колб (выше уровня жидкой среды) постоянно зарастают нитями осцилляториевых (рис. 1).

В природе факт роста водорослей по твердой поверхности камней отмечается постоянно. В городских условиях это можно видеть на стенах зданий и камнях (рис. 2) (Петушкова и др., 1999). Таким образом, поселение фотосинтезирующих организмов (водорослей) с бактериальным, а затем с грибным сообществом, авторы рассматривают как начальный этап образо-



Рис. 2. Поселение фотосинтезирующих микроорганизмов на камнях.

вания специфического органоминерального субстрата земной поверхности, то есть почвы. В учебниках по почвоведению начальный почвообразовательный процесс, как правило, рассматривается именно через стадию коры выветривания под влиянием физических, химических и биологических факторов. Такой путь получил название почвообразование через «рухляк». Принципиально важно то, что экзометаболиты этих поселенцев, реагируя с минеральной структурой горных пород, активно разрушают эту структуру, способствуя образованию «рухляка» с обогащением его органикой.

К настоящему времени накопился обширный литературный материал, подтверждающий это явление. Авторы данной работы также изучали этот процесс. Выяснилось, что циано-бактериальное сообщество, вырастающее на вулканических пеплах, получает из них нужные для их роста вещества (Герасименко и др., 2013). На основе полученных данных, проведена аналогия между процессами, которые проходят в настоящее время в вулканических областях с процессами биогенного выветривания на вулканическом грунте на планете Земля, в начальный период развития жизни. Другие наши экспериментальные исследования показали, что порода каолин под влиянием жизнедеятельности цианобактерий разрушается и изменяется. Наиболее сильно идет преобразование хлорита, минерала богатого элементами минерального питания (Алексеева и др., 2009; Омарова и др., 2005а, б, в; Зенова и др., 2009; Иванова и др., 2012).

Полевые экспедиционные наблюдения на Кавказе показали, что в новообразующихся микролужицах на гигантских валунах поселялись цианобактерии и актиномицеты, которые создавали биопленку (Курапова и др., 2007). В последующие годы (через 5–7 лет) в ряде таких ванночек, на

образовавшейся органике, уже отмечались цветковые растения. На основе многочисленных данных сейчас разрабатывается международный проект, суть которого – закрепление песков, в Китае и во Внутренней Монголии, путем индуцирования на поверхности этих подвижных песков, образования циано–альго–бактериальной пленки.

Показано, что кроме циано–альго–бактериального сообщества поверхность горных пород (скалы, валуны) постоянно заселена другим водорослевым биоценозом: актинолишайниками (зеленые водоросли и актиномицеты), лишайниками (водоросли и низшие грибы), мхами (цианобактерии, зеленые водоросли и растения).

Авторами наиболее детально изучено взаимоотношение цианобактерий и актиномицетов. Такое сообщество получило название актинолишайник. В экспериментально сформированных цианобактериально-актиномицетных ассоциативных талломах показан симбиотический характер взаимодействия компонентов. Зафиксированы морфологические изменения в клетках цианобактерии и актиномицета в ассоциативном талломе по сравнению с монокультурами в контрольных условиях – изменение клеток цианобактерий, образование новых морфологических структур в талломе в виде слизистого матрикса, в который погружены контактирующие клетки цианобактерии и гифы актиномицета, в ассоциативном талломе обнаружены L-подобные клетки актиномицетов (Зенова и др., 2009; Звягинцев и др., 2010). Проведенные эксперименты убедительно показали изменение структуры глинистых минералов под влиянием развития наших модельных цианобактериально-актиномицетных ассоциаций. В модельных ассоциациях цианобактерий и актиномицетов отмечено достоверное увеличение количества хлорофилла *a* у цианобактерий по сравнению с монокультурой (концентрация хлорофилла *a* в монокультуре составила 34.7 мг/л, в ассоциации – 43.1 мг/л) (Зенова и др., 2005).

Имеется другой – параллельный – путь формирования почвы, особенно почв платформенного типа. В учебниках второй путь практически не освещается. Предполагается, что почва образуется как результат морской регрессии. Известно, что материка планеты Земля находятся в постоянном движении. В те периоды, когда часть материка поднимается (скорость такого поднятия по современным данным 1–20 мм в год), дно моря обнажается с образованием болот.

Авторы данной работы, вслед за своими российскими предшественниками-почвоведом (одним из которых был ученый-почвовед В.А. Ковда) (Ковда, 1947), поддерживают эту версию и считают, что современные платформенные почвы формировались на месте мелководных морских лагун, образовавшихся при регрессии моря или в условиях заболачивания речных долин, а также мелководных водоемов, оставшихся после таяния ледника во время последнего Валдайского оледенения, то есть через болотистую ста-



Рис. 3. Подсохшие водорослевые корочки, выросшие на поверхности мелководного водоема.

дию. Фактический материал по геологической истории Русской равнины показывает, что почвы на ней расположены в основном на морских отложениях. По мере подъема территории и понижения базиса эрозии шли эрозионные процессы с образованием речных террас, меандр, мелководных речных плесов. Имеются данные о гидроморфном характере черноземовидных почв Западной Сибири, Дальнего Востока и других территорий. Наши наблюдения показали, что и в этом случае циано-альго-бактериальное сообщество является начальным звеном колонизации поверхности литорально-песчано-илистой территории с образованием илисто-органического субстрата.

Полевая экспедиционная работа по этой научной теме была проведена авторами на территории Крыма (Украина) где имеется много водоемов (лагун), глубиной несколько десятков сантиметров, отгороженных от моря песчаными барами. Периодическое пополнение водой происходит во время дождей или штормов. В лагунах отмечается активный рост водорослей (зеленых и цианобактерий), образующих слоистые циано-альго-бактериальные маты. Это довольно мощные пленки с созданием до 3.5 кг и более сырого веса на квадратный метр. При высыхании такие пленки образуют корочки, на которых при повторном смачивании появляются новые пленки, накладывающиеся на предыдущие, с образованием новых слоев (рис. 3) (Заварзин и др., 1993).

В результате вышеизложенных процессов в профиле накапливается органика, созданная водорослями, которая является богатным субстратом для дальнейшего поселения высших растений (солянки, камыши, осоки и т. д.). С появлением высшей растительности водная поверхность водоемов затеняется, и ареал роста водорослей уменьшается. Они продолжают свой рост в окнах без высшей растительности, но так же продолжают накапливать биомассу и своими экзометаболитами продолжают разрушать структуру геологических пород дна водоема.

Органика водорослей способствует плодородию и урожайности сельскохозяйственных культур. Убедительно показано, что количество органического вещества в почве в результате активного роста почвенных водорослей (за период 3 месяца) увеличивается на порядок (Голлербах и др., 1969).

Эксперименты, проведенные нами на рисовых полях, которые периодически затопляются для выращивания рисовой сельскохозяйственной культуры, также показали, что в период затопления полей водой там могут активно развиваться водоросли, органика которых затем может способствовать увеличению урожайности риса (Горюнова и др., 1967).

Таким образом, с течением времени, на территории, где обитали и существуют в настоящее время циано-альго-бактериальные сообщества (практически начиная с докембрия), и там, где «рухляк» или дно мелководных водоемов обогащается органикой (гумусом), поселяются высшие растения, при этом процесс формирования почв значительно усиливается, но фотосинтезирующие бактериальные организмы и сформированные ими сообщества являются «пионерами» этого процесса и вносят (и вносили ранее) первый вклад в этот важный для планеты Земля процесс.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-04-31546 мол_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т.В., Сапова Е.В., Герасименко Л.М., Алексеев А.О. 2009. Преобразование глинистых минералов под воздействием алкалофильного циано-бактериального сообщества // Микробиология. Т. 78. № 6. С. 816–825.
- Герасименко Л.М., Орлеанский В.К., Карпов Г.А., Ушатинская Г.Т. 2013. Взаимодействие цианобактерий с вулканическими пеплами // Микробиология. Т. 82. № 1. С. 115–122.
- Голлербах М.М., Штина Э.А. 1969. Почвенные водоросли. Л.: Наука. 228 с.
- Горюнова С.В., Горюнова С.В., Ржанова Г.Н., Орлеанский В.К. 1969. Сине-зеленые водоросли (Биохимия, физиология, роль в практике). М.: Наука. 230 с.
- Заварзин Г.А., Герасименко Л.М., Жилина Т.Н. 1993. Цианобактериальные сообщества гиперсоленых лагун Сиваша // Микробиология. Т. 62. № 6. С. 1113–1126.
- Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М., Лобакова Е.С. и др. 2010. Морфолого-физиологические изменения цианобактерии в экспериментальных цианобактериально-актиномицетных ассоциациях // Микробиология. Т. 79. № 3. С. 314–320.
- Зенова Г.М., Иванова Е.А., Омарова Е.О. и др. 2009. Модельные ассоциации актиномицетов и цианобактерии *Anabaena variabilis* Kutz и их способность к преобразованию структуры глинистых материалов // Теоретическая и прикладная экология. № 3. С. 66–74.
- Зенова Г.М., Орлеанский В.К., Омарова Е.О. 2005. Почвенные стрептомицеты – компоненты альго-бактериальных ценозов // Почвоведение. № 10. С. 1251–1255.

- Иванова Е.А., Чижикова Н.П., Зенова Г.М.* 2012. Преобразование слюд различной кристаллохимии под влиянием цианобактериально-актиномицетных ассоциаций // Вестн. Московск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. № 3. С. 19–22.
- Иванова Е.А., Чижикова Н.П., Зенова Г.М., Омарова Е.О.* 2009. Биодеградационное влияние экспериментальных ассоциаций цианобактерии и актиномицетов на структуру глинистых минералов // Вестн. Московск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. № 3. С. 12–16.
- Ковда В.А.* 1947. Происхождение и режим засоленных почв. М., Л.: изд-во АН СССР. Т. 2. 375 с.
- Курапова А.И., Орлеанский В.К., Шадрин Н.В.* 2007. Разнообразие актиномицетов в горно-луговых почвах альпийского яруса Северного Кавказа // Мат-лы Всеросс. конф. молодых ученых. Улан-Удэ. Изд-во ГУЗ РЦМП МЗ РБ. С. 52–53.
- Омарова Е.О., Орлеанский В.К., Зенова Г.М., Манучаров А.С.* 2005а. Альго-актиномицетные сообщества в палеонтологических образцах и в почве // Актуальные проблемы современной альгологии. Мат-лы 3 Междунар. конф. Харьков. С. 112.
- Омарова Е.О., Чижикова Н.П., Зенова Г.М. и др.* 2005в. Изменение в структурного состояния компонентов каолиновой породы под влиянием роста альгобактериальной ассоциации // Мат-лы Междунар. научн. конф. Экология и биология почв. Ростов-на-Дону. С. 372–374.
- Омарова Е.О., Чижикова Н.П., Зенова Г.М. и др.* 2005б. Прокариотные сообщества и первичный почвообразовательный процесс // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН. С. 11–14.
- Орлеанский В.К., Раабен М.Е.* 1998. Строматолиты – живые буквы каменной летописи Земли // Природа. № 11. С. 68–85.
- Петушкова Ю.П., Колотилова Н.Н.* 1999. Альгофлора памятников архитектуры и влияние на нее консервирующих составов // Альгология. Т. 9. № 2. С. 105–106.
- Сергеев В.Н.* 1993. Цианобактериальные сообщества на ранних этапах эволюции биосферы // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. С. 254–265.

CYANOBACTERIAL COMMUNITIES AS INITIAL FACTOR OF SOIL FORMING

A.I. Kuznetsova, B.K. Orleansky, G.M. Zenova

Scientists still don't have consensus on the initial soil-forming process. In this work we summarized our experimental and theoretical material to explore possible ways of beginning the process of soil formation from fossil stromatolites to modern lagoons of Crimea. Settlement of photosynthetic microorganisms with bacterial and fungal communities could be considered the initial stage of forming the specific organomineral substrate on the earth's surface called soil. At the present moment there is a lot of literature which confirms this point of view. In this article we present data that explores the influence of model associations of cyanobacteria and actinomycetes on the clay minerals decomposition processes.

Водоросли в эволюции биосферы.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2014. С. 84–98.

<http://www.paleo.ru/institute/publications/geo/>

УДК 552.5 : 552.12

СООТНОШЕНИЕ ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ И БАКТЕРИАЛЬНО-ВОДОРОСЛЕВЫХ СООБЩЕСТВ – ЭВОЛЮЦИОННЫЙ АСПЕКТ

В.Г. Кузнецов

РГУ нефти и газа им. И.М. Губкина

vgkuz@yandex.ru

Рассмотрена эволюция некоторых типов осадочных пород в истории Земли и ее соотношение с развитием циано-бактериальных и водорослевых сообществ. Выявлены определенные рубежи совместного изменения биоты и осадконакопления в их историческом развитии. Показаны некоторые формы влияния биоса на осадочный процесс.

Геологическая роль жизни была четко показана и аргументирована В.И. Вернадским и ее значение в осадочном породообразовании в настоящее время общепризнанно и сомнений не вызывает.

В предлагаемой работе данная проблема рассматривается в историческом аспекте – изменении в течение геологической истории характера карбонато-, кремне- и частично фосфатонакопления и их соотношения с эволюцией главным образом автотрофов – микробиальных, в том числе цианобактериальных сообществ, частично – растений и лишь попутно, по мере необходимости – животных организмов.

При этом сами механизмы подобного воздействия обсуждаются в минимальной степени, поскольку это особая проблема, материалы по которой достаточно широко публикуются (Герасимовская и др., 1999; Заварзин, 1972; Зайцева и др., 2006; Лучинина, 1986; Розанов, 2004; Розанов, Жегалло, 1989; Розанов, Заварзин, 1997; Ushatinskaya, 2009; Ushatinskaya et al., 2006; Westall et al., 1995 и др.).

ЭВОЛЮЦИЯ КАРБОНАТОНАКОПЛЕНИЯ

Карбонатные породы являются одной из важнейших формациеобразующих групп пород и слагают от 20 до 25 % общего объема осадочной

оболочки Земли. Они известны с глубокого докембрия по всей геологической колонке, хотя распределение их во времени не равномерно, что наиболее достоверно установлено в фанерозойской части разреза (Ронов, 1993). В этой эонотеме выявлено наличие трех крупных максимумов: средний кембрий – средний ордовик, средний девон – карбон и верхняя юра – мел, а также двух относительно небольших: средний – верхний триас и эоцен. Важно отметить, что абсолютные объемы карбонатных пород последовательно возрастают от нижнепалеозойского максимума к верхнеюрскому – меловому. При этом на фоне увеличения общего количества карбонатных отложений, происходили принципиально важные изменения. Во-первых, это изменение вещественного состава, в общем виде выражающиеся в сокращении количества магниезальных карбонатов – магнезитов и доломитов при соответствующем относительном и абсолютном возрастании доли известняков. Во-вторых, изменением палеогеографических областей карбонатонакопления, что в свою очередь, сопровождалось изменением относительной роли карбонат осаждающей биоты и доли различных карбонатных формаций и типов отложений (Кузнецов, 2003, 2004, 2005).

Имеющиеся в настоящее время данные показывают, что в архее и видимо частично раннем протерозое преобладало накопление карбонатов кальция. Сейчас это мраморы, кальцифиры и другие глубоко метаморфизованные породы, но преимущественно, или, по крайней мере, существенно с кальциевой основой. В среднем и верхнем протерозое, в меньшей степени венде преобладали доломиты, имеются и мощные толщи магнезитов (рис. 1). В палеозое происходило последовательное, хотя и не совсем равномерное снижение доли доломитов, количество которых со второй половины мезозоя стало крайне ограничено.

В целом в развитии биоса и доломитообразования в истории Земли намечается четыре важных рубежа. Первый – граница раннего и среднего протерозоя – становление и расцвет строматолитов и начало массового накопления доломитов и значительного количества магнезитов. Второй – сокращение и распад строматолитобразующих сообществ в венде, и первое снижение интенсивности накопления доломитов на границе рифей-венд, а затем и венд-кембрий. Третий – это граница раннего и позднего палеозоя – время выхода растительности на сушу. Новая экосистема оказалась более результативной и вытеснила строматолитобразующую биоту, равно как и цианобактериальные и вообще микробиальные сообщества в неблагоприятные для высокоорганизованных организмов экологические ниши. В раннем палеозое отмечается синхронное доломитообразование и развитие известковых кальцибионтов. Последняя группа, первоначально выделенная В.А. Лучининой как своеобразное сообщество цианей, в настоящее время включает в себя наряду с последними и примитивных представителей некоторых водорослей. В данном случае важна не принадлежность

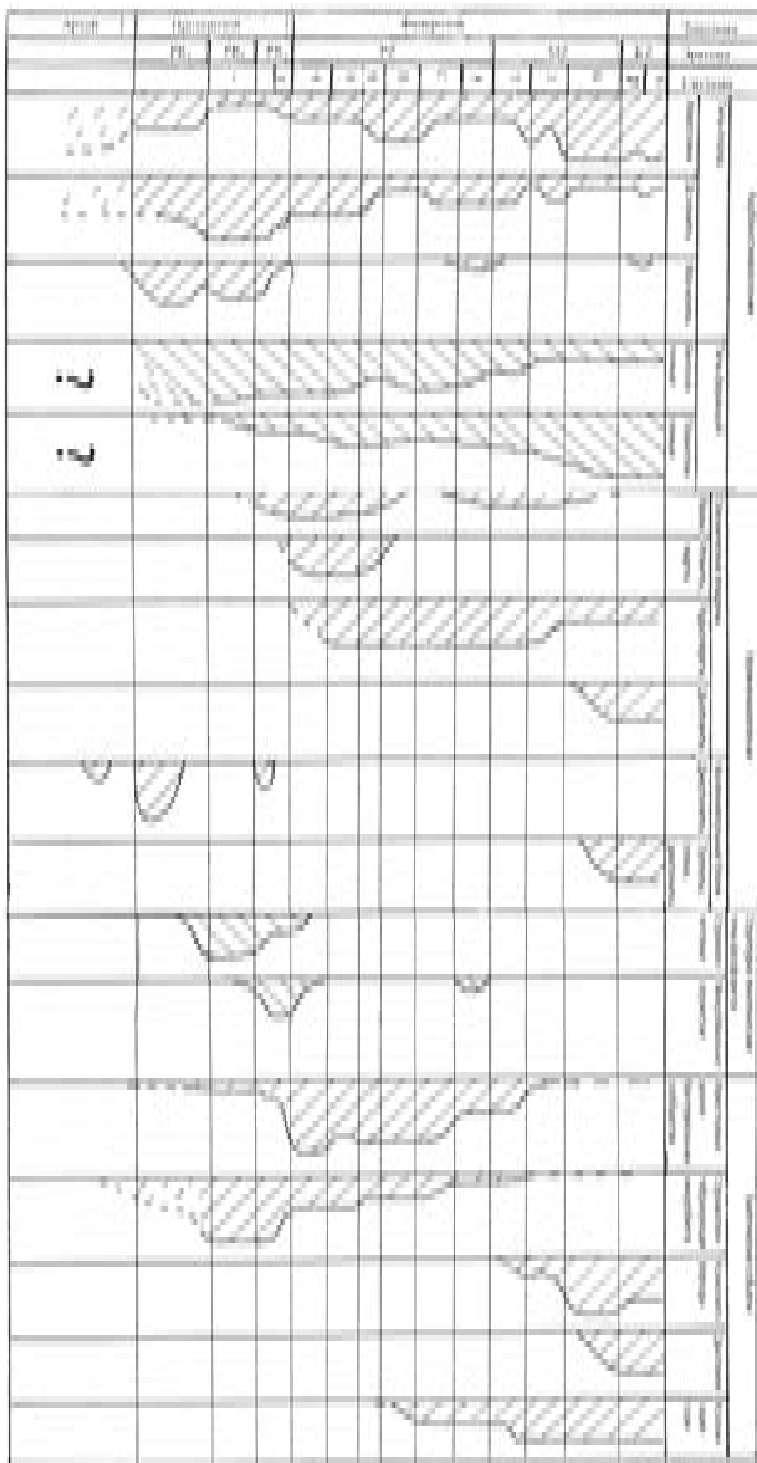


Рис. 1. Схема эволюции некоторых типов осадочных пород и биоты в геологической истории Земли.

организмов к тому или иному царству или типу, а его функции в осадкообразовании. Четвертый – граница палеозоя и мезозоя или, точнее, середина мезозоя. С юры и особенно мела карбонатонакопление в значительной мере сместилось в пелагиаль и стало планктоногенным, среди морских автотрофов ведущее значение приобрел фитопланктон. Область развития цианей и бентосных водорослей оказалась ограниченной относительно малыми площадями и специфическими условиями литорали и полуизолированных водоемов, куда и сместилось основное доломитообразование.

Одной из причин подобной синхронизации развития цианей (и кальцибионтов в целом) и формирования магниезиальных карбонатов, может быть влияние последних на геохимическую обстановку седиментации.

В отличие от карбонатов кальция, магниезиальные соединения в виде гидромагнезита, гунтита, иногда даже гидрата окиси магния – брусита, осаждаются при значительно более высоких значениях рН – от 9.0 и выше.

Почти взрывной расцвет цианобактериальных сообществ на границе палео- и мезопротерозоя синхронизируется со сменой преимущественно кальциевых карбонатов архея и нижнего протерозоя на доломиты рифея. Господство в среднем – позднем протерозое цианобактерий обеспечило мощное извлечение из воды и усвоение CO_2 , резкое повышение щелочности. Отсутствие животных организмов, которые восполняли бы дефицит CO_2 , в водоемах обеспечивало сохранение высокой щелочности. В итоге это вело к существенному повышению рН среды, что и вызывало преимущественную биохемогенную садку именно магниезиальных соединений.

В фанерозое по мере исчезновения цианобактерий, вернее, вытеснении их в водоемы повышенной солености, в условия, не благоприятные для существования высокоорганизованной стеногалинной биоты, эти экологические ниши оккупировали более толерантные автотрофы, в том числе различные микробиальные сообщества, хотя количество последних было неизмеримо меньше, чем в докембрии. Снижение в связи с этим величины щелочности в основной массе водоемов обусловило и сокращение образования магниезиальных соединений.

Второй аспект влияния биоса на карбонатонакопление связан с изменением характера биоты по местам ее обитания и палеогеографических областей карбонатонакопления и, соответственно, типов карбонатных формаций – бентоногенных и планктоногенных.

Первые формировались в пределах в целом мелководных эпиплатформенных морей, на внутриокеанических отмелях и на рифах в течение всей геологической истории, но их количественное значение последовательно сокращалось.

Собственно пелагическое нектоно–планктоногенное осаждение карбонатного материала в докембрии и палеозое было, видимо, достаточно ограничено. Принципиальным новшеством мезозоя было резкое возрастание

роли пелагических океанических карбонатных отложений. С поздней юры и особенно со второй половины мела начался расцвет и массовое развитие кокколитофорид и в связи с этим активное накопление кокколитовых илов. Этот взрывной расцвет привел к резкому увеличению карбонатообразования вообще и формированию специфической формации писчего мела в частности, причем существенное, если не основное значение среди всех карбонатов имела именно эта формация. Она не только обусловила накопление океанических карбонатных отложений, но и распространилась в шельфовых морях как древних, так и молодых платформ, где соответствующие планктоногенные толщи занимают огромные площади. В кайнозое продолжалось смещение карбоната накопления в океаны, при этом в планктоногенных формациях роль водорослей сократилась и место кокколитофорид в значительной мере заняли птероподы и фораминиферы.

Одной из причин смещения карбоната накопления с континентальных блоков в океан были, видимо, палеогеографические изменения, связанные с глобальной тектоникой, а именно с положением литосферных плит и формированием океанов в их практически современных или близких к ним очертаниях.

Параллельно с изменением палеогеографических обстановок карбоната накопления произошла и смена организмов – осадителей карбонатного материала. При относительном сокращении шельфовых участков в теплой климатической зоне, где обильно развивался усваивающий карбонат кальция бентос, «избыток» карбонатов морских вод начал извлекаться планктонными организмами и, прежде всего, плавающими микроскопическими водорослями, которые благодаря этому стали ведущей карбонат усваивающей группой. Поскольку водоросли более толерантны к температурным условиям, они оккупировали и бассейны умеренных широт, и формация писчего мела покрывает обширные, в том числе удаленные от тропиков пространства платформ.

Подобные изменения вызвали также смену областей доломитообразования и их фациального облика. Основное развитие доломитов в докембрии и палеозое связано с обширными эпиплатформенными «шельфовыми» морями, где они занимают значительные площади.

В мезозое наряду с резким сокращением шельфовых морей с карбонатной седиментацией в их пределах, сократилось и доломитообразование, причем последнее отчетливо сместилось к самой прибрежной зоне литорали, заливам и лагунам с нарушенным гидрологическим режимом.

Эта тенденция еще более усилилась в кайнозое, когда доломитообразование практически полностью сместилось к аридным побережьям – себхам и лагунам, в меньшей степени к литоралиям гумидных зон, а также рифам.

Возвращаясь к проблеме доломитообразования, можно полагать, что одной из важных причин сокращения его масштабов, наряду с изменением характера биоты, которая определяла высокую щелочность среды, было

изменение общих палеогеографических областей карбонатакопления и смена бентоногенного карбонатакопления планктоногенным. Исчезновение или, точнее, резкое сокращение площади шельфовых морей, где шло основное осаждение доломита, естественно, привело и к сокращению доломитообразования. Одновременно смещение карбонатакопления в пелагиаль при ведущей роли планктонных фораминифер, кокколитофорид и птеропод, раковинки которых сложены арагонитом и кальцитом, обеспечило подавляющее преобладание известняков над доломитами.

ЭВОЛЮЦИЯ КРЕМЕНАКОПЛЕНИЯ

Кремнистые породы составляют по данным А.Б. Ронова (1983) всего 2.3 % объема стратисферы, однако они образуют важные достаточно мощные и специфические формации – яшмовые, кремнистых сланцев, опок и др. При этом масштабы накопления кремнистых пород и их состав в геологической истории Земли отчетливо изменялись.

В развитии и эволюции кремнистых пород отчетливо намечается две линии развития, связанные с двумя основными тектоническими элементами земной коры – с континентальными блоками и океаническими впадинами (рис. 1).

Кремненакопление континентального блока четко подразделяется на два этапа – докембрийский и мел-кайнозойский.

Кремнистые породы континентального блока с бактериоморфными образованиями описаны в формации Исуа Гренландии возрастом 3.83 млрд. лет и достаточно подробно изучены в образованиях с возрастом 3.5–3.3 млрд. лет в отложениях серии Онфервахт пояса Барбертон Южной Африки и Варравуна кратона Пилбара Австралии. Здесь присутствуют окремненные бактерии и биопленки, причем в ряде случаев сохраняется и органическое вещество в форме керогена (Walsh, 1992; Westall, 2004).

Позднее мощное кремненакопление проявилось в форме железистых кварцитов – джеспилитов, которые широко развиты на древних платформах, самая грандиозная эпоха образования которых датируется ранним протерозоем (2.5–2.0 млрд. лет). В протерозое известны также кремнистые породы в виде кремнистых строматолитов и даже пачки таких пород, причем каких либо достоверных сведений об их приуроченности к определенным глобально выраженным стратиграфическим уровням пока не выявлено. Остатки кремнистых микрофоссилий докембрия подробно описаны В.Н. Сергеевым (2006).

Второй этап интенсивного кремненакопления на континентальном блоке начался со второй половины мела и развит в основном в кайнозое. Он характеризуется формированием специфической опоковой формации, в состав которой кроме собственно опок входят также диатомиты и трепелы, а само образование опок также обусловлено развитием диатомей.

В океаническом секторе кремнистые толщи в виде яшм, фтанитов и кремнистых сланцев появились видимо в верхах докембрия, но широко развиты в палеозое. Палеозой – вообще эра развития яшм, фтанитов и в более общей форме – кремнистых сланцев. При этом фтаниты, характерной чертой которых является обогащённость органическим веществом, практически закончили свое развитие в девоне, а наиболее молодые яшмы известны даже в низах палеогена. Радиолариты известны с начала кембрия, но древние радиолариты развиты сейчас спорадически, хотя иногда достаточно обильны, например, в юре Тетиса в пределах современного Средиземноморья.

По-видимому, в океаническом секторе присутствуют три относительно независимые ветви развития кремнистых пород – яшмы, фтаниты, и радиолариты, которые формировались в несколько разных обстановках. Так, яшмы тесно ассоциируют с подводно-вулканическими образованиями, то есть, развиты в относительно узких, видимо, трогообразных областях с интенсивным подводным вулканизмом спилит-кератофорового состава. Кремнистые сланцы и фтаниты занимают значительно большие площади, не имеют столь отчетливой связи с вулканизмом и, видимо, более разнообразны по глубине образования. В современных и кайнозойских океанах широко развиты кремнистые осадки вне всякой связи с вулканизмом; при этом в целом значение радиоларий в общем балансе осаждения кремнезема снизилось и более важную роль стали играть диатомовые.

Приведенные материалы по распределению кремнистых пород показывают, что кремненакопление теснейшим образом связано с развитием жизни, причем в геологической истории происходила определенная смена типов определяющих кремненакопление биот.

В докембрии прямо или косвенно это были микробиальные сообщества, в палеозое и первой половине мезозоя животные – радиоларии и в меньшей степени губки, а с мелового периода – водоросли – диатомеи.

Эксперименты и современные натурные исследования, равно как и характер окремнения докембрийских микрофоссилий, показали, что влияние организмов на осаждение кремнезема двояко. С одной стороны, это воздействие прямое, выражающееся в фиксации кремнезема непосредственно организмами. С другой стороны, органическая структура действует как шаблон, матрица для образования ядер минералов в растворе, благодаря чему она фоссилизуется и фиксируется определенным строением породы. Как показали И.Н. Крылов, К.Н. Тихомирова и В.К. Орлеанский, остатки микроорганизмов замещаются кремнеземом «как в их прижизненном виде, так и на разных стадиях посмертных деградационных изменений» (Крылов и др., 1988, с. 7). При этом посмертное замещение опалом происходит очень быстро и очень аккуратно с сохранением всех особенностей морфологии и внутренней структуры организмов. Аналогичные дан-

ные получены и другими авторами (Герасименко и др., 2004; Ushatinskaya, 2009; Ushatinskaya et al., 2006; Westall et al., 1995 и др.).

Подобные механизмы, видимо, применимы и к окремнению архейской и раннепротерозойской биоты, в том числе и потому, что морфологические формы окремнения современных и древних организмов до деталей однотипны.

При решении вопросов происхождения кремнезема железистых кварцитов нельзя обойти вниманием условий формирования второго важнейшего компонента – минералов железа. Не касаясь вопроса непосредственной роли бактерий в их формировании (Розанов, 2004; Розанов, Заварзин, 1997), необходимо отметить, что наряду с преобладающими окисными минералами, в большинстве случаев присутствует и сидерит, а по некоторым данным первичные руды имели именно сидеритовый состав (Бергман, 2002; Бергман и др., 1980). Если это так, то формирование подобной ассоциации происходило в нейтральных или слабо кислых геохимических средах «первичной» гидросферы.

Вторичное преобразование карбонатов железа в оксиды могло происходить как в результате метаморфизма, так и иным путем. Вернадский указывал, что микробиолог С.Н. Виноградский еще в 1888 г. показал, что железобактерии являются автотрофами, поскольку «берут нужную для жизни энергию химическим путем, окисляя закись железа в окись, и развиваются, строят свои тела вне зависимости от других организмов» (Вернадский, 1965, с. 232). Крайне интересно следующее замечание Вернадского: «Этот вывод должен быть распространен не только на организмы, богатые железом, но еще более на организмы, богатые марганцем, который всегда заключается и в железобактериях и который дает в условиях биосферы большую гамму кислородных соединений, чем железо» (там же). Прямая программа исследований!

Влияние различных типов бактерий на образование и преобразование рудных минералов железа с изменением его валентности изучалось Г.А. Заварзиным (1972). Бактериоморфные остатки обнаружены и в самих джеспилитах. В любом случае интересно рассмотреть альтернативные чисто химической – окислительной модели варианты, что позволит снять и некоторые другие вопросы образования джеспилитов. Д.Г. Заварзина (2004) показала, что бактерии могут способствовать как окислению, так и восстановлению железа.

По-видимому, железистые кварциты – образования эпох относительно ограниченного развития жизни, а точнее, видимо, определенных ее форм, что определило преобладание «первичных» «добиогенных» условий на земной поверхности, а именно слабокислых или нейтральных сред и слабо окислительных условий. Резкий, «взрывной» скачок развития цианей и прежде всего строматолитообразующих, обусловил смену геохимической обстановки, которая оказалась «запретной» для образования подобных пород в последующей геологической истории Земли.

Другими словами, одни сообщества, возможно, непосредственно влияли на образование этих специфических пород, в то время как другие (цианеи) – обусловили прекращение их формирование.

Несколько отклоняясь от основной темы статьи, интересно указать на следующий интересный рубеж – граница раннего и позднего палеозоя, к которому приурочено исчезновение обогащенных органическим веществом кремнистых сланцев – фтанитов и лиддитов, и который коррелируется с выходом организмов и прежде всего растительности на сушу. Является ли это временное совпадение случайным или имеет какую-то общую причину, сказать крайне сложно. Сейчас важно зафиксировать это совпадение.

В меловой период, точнее, его вторую половину, и в кайнозой на суше сформировались мощные тропические леса с их огромной продуктивностью, что обусловило проявление интенсивного химического, точнее уже биохимического, выветривания по кислотному типу под воздействием жизни (в отличие от такового «добиогенного» в архее), формирование классических элювиальных бокситов и, соответственно, появление массы растворенного кремнезема. Последний, как отмечал А.Л. Яншин (1988), поступая в Мировой океан, «спровоцировал» развитие организмов с кремневой функцией, и прежде всего диатомей, которые оккупировали обширные пространства, в том числе эпиконтинентальных морей, что привело к массовому развитию платформенных диатомитов, трепелов и опок, равно как и диатомовых осадков в океанах. Обобщая материалы по эволюции кремненакопления, можно отметить несколько моментов.

Во-первых, в геологической истории отмечается снижение роли вулканизма – прежде всего как поставщика материала и, возможно, как процесса, обеспечивающего его ограниченное по масштабу хемогенное осаждение.

Во-вторых, в фанерозое в связи с появлением скелетной фауны – радиолярий, произошло изменение **способов** извлечения организмами кремнезема из растворов. Химическая фиксация кремнезема активными свободными функциональными группами, как прижизненная, так и посмертная в докембрии, сменилась прижизненным построением скелетов. «Матричная» форма выделения кремнезема сменилась образованием индивидуальных скелетов (раковин).

В-третьих, эволюцию основных кремнийосаждающих организмов. Докембрийское кремненакопление было либо прямо, либо опосредованно связано с жизнедеятельностью разнообразных микробиальных сообществ. В течение фанерозойской истории кремненакопление обеспечивали главным образом радиолярии, но с мела их доля сократилась, и ведущее значение приобрели водоросли – диатомеи, что, возможно, и привело к некоторому смещению кремненакопления на платформы. Кремневые губки в течение фанерозоя были факультативной кремний осаждающей группой, причем их значение иногда относительно возросло.

В-четвертых, общее развитие жизни вело к изменению геохимических обстановках внешних геосфер, и прежде всего атмо- и гидросферы, что обусловило смену механизмов а во многом и областей осаждения кремнезема, смену типов кремнистых пород. До появления скелетных организмов подобное влияние было, видимо, ведущим и докембрийское кремненакопление определялось именно обстановками того времени и было хемо- и биохемогенным. В фанерозое геохимическая обстановка в общих чертах стабилизировалась и стала практически актуалистической; осаждение кремнезема определялось организмами непосредственно путем создания скелетов.

Наконец, в-пятых, общее развитие органического мира, обусловило определенные рубежи развития тех или иных типов кремнистых пород. Можно наметить, по крайней мере, три подобных границы: начало фанерозоя – смену чисто микробияльного кремненакопления, или, точнее, воздействия микробияльной деятельности на кремненакопление биогенным, граница раннего и позднего палеозоя – прекращением образования обогащенных органическим веществом кремнистых сланцев, синхронизированное с началом колонизации организмами суши, и середина мела – взрывной характер глобального кремненакопления, связанного с появлением и развитием диатомовых водорослей, которое коррелируется со временем появления покрытосеменных растений, образующих формацию тропического леса.

ЭВОЛЮЦИЯ ФОСФАТОНАКОПЛЕНИЯ

В определенной степени в связи с эволюцией биоса эволюционировали и процессы фосфатонакопления. Работами Н.А. Красильниковой (1970), Ю.Н. Занина (1987), А.Л. Яншина и М.А. Жаркова (1986), позднее обобщенными А.Л. Яншиным (1993), а также В.Н. Холодова (1997), установлена эволюция фосфатонакопления в истории Земли с точки зрения распределения фосфоритов в геологической колонке, интенсивности процесса, изменения петрографических типов фосфоритов, их химического и минерального состава, тектонического положения, изменения фосфоритоносных формаций и их характеристик.

Выделен ряд этапов интенсивного фосфатонакопления с образованием в каждом из них определенного петрографического типа фосфоритов: венд-кембрийская с развитием микрозернистых фосфоритов, ордовик-силурийская с образованием ракушечных фосфоритов, относительно незначительная по масштабам позднедевонско-каменноугольная с развитием зернистого и желвакового типов, уникальная пермская с микрозернистым типом руд, представленная практически только одной формацией Фосфория, нижнеюрская желваковых фосфоритов, меловая желваковых и зернистых и, наконец, кайнозойская преимущественно зернистых типов руд.

При этом показательно, что корреляция между массой фосфора в осадочных породах в целом, а также раздельно в терригенных и карбонатных породах и промышленными запасами практически отсутствует (Яншин, 1993;

Яншин, Жарков, 1986). Подобное обстоятельство показывает, что сама поставка данного элемента в осадочный процесс не влияет, а может быть, точнее, не определяет образование его повышенных до промышленного уровня концентраций. Формирование месторождений определяется собственно осадочными процессами, а не резервом этого элемента в бассейнах седиментации.

Ю.Н. Занин (1987) совершенно справедливо заметил, что существующее и отмеченное выше структурно-текстурное подразделение фосфоритов, строго говоря, основано на разных основаниях, поскольку включает разные уровни. К примеру, зернистые и желваковые фосфориты по своей *структуре* тоже микрзернистые, в то время как микрзернистые включают в себя строматолитовые образования, ряд зернистых фосфоритов имеет бактериоморфные структуры и т. д. Само понятие «микрзернистые» тоже не очень определенное, так как устанавливается чисто визуально.

В целом роль биоса в образовании фосфоритов в той или иной форме в последнее время установлена достаточно однозначно (Батурин, 2004; Герасименко и др., 1999; Розанов, Жегалло, 1989; Школьник и др., 1992; Холодов, Пауль, 1995 и др.). Несколько конкретных примеров. В районе Удайпура Раджастана Индии фосфоритоносной является среднепротерозойская араваллийская толща среднего протерозоя. На месторождении Джамаркота строматолитовые столбики содержат от 18 до 34 весовых процентов P_2O_5 , межстолбчатые доломиты только 2–8 %. На месторождении Матун соответствующие значения составляют 25–37 и 4–8 % (Сривастава и др., 1982). Показано, что в бассейне Каратау фосфатные пеллеты имеют биогенное – микробиальное происхождение (Холодов, Пауль, 1996). На примере того же Каратаусского бассейна выяснено, что «... практически все зерна микрзернистых фосфоритов – это интракласты фосфатных строматолитовых слоевищ, ... а фиксация фосфата организмами строматолитообразователями, точнее их интегральной массой – начальная» (Еганов, Катаева, 1987, с. 48). Установлено микробиальное строение и соответственно происхождение пеллет пермских фосфоритов формации Фосфория США (Школьник и др., 1992).

Вообще бактериоморфные образования и структуры обнаружены не только в «микрзернистых» фосфоритах, но и в желваковых и зернистых разного возраста (Занин и др., 1987). Присутствие остатков бактерий в фосфоритах всех возрастов отмечал уже Л. Кайе (Герасименко и др., 1999; Занин и др., 1987).

Распределение в геологическом разрезе биогенно обусловленных структурных типов фосфоритов достаточно закономерно. Строматолитовые фосфориты широко развиты в протерозое, начиная с нижнего, достигают максимума в среднем протерозое, ограничено распространены в кембрии и практически исчезают в более молодых отложениях. Онколитовые, пеллетовые и прочие микробиально-сгустковые структуры появляются со среднего рифея и в значительных количествах присутствуют в фосфо-

ритах венда–кембрия, Начиная с девона появляются скопления фосфатизированных костных остатков рыб. Еще один пик микробиаально-сгустковых фосфоритов приходится на пермь. Показательно, что намечается отчетливый параллелизм развития фосфоритов подобной структуры (и, видимо, происхождения), доломитов и цианобактериальных сообществ. Это дополнительно может свидетельствовать о роли последних в формировании как доломитов, так и фосфоритов. В юре, мелу нижнем палеогене в значительных количествах развиты фосфориты желваковые, то есть формы преимущественно диагенетического происхождения. Биогенно-диагенетическое происхождение фосфоритов современных океанов обосновано Г.Н. Батуриным (2004). Фосфатные копролиты относительно широко развиты в верхнем мелу, палеогене и неогене. С юры а в основном с мела появляются кокколитовые фосфориты – своего рода фосфатный аналог писчего мела. Наконец, в неогене появляется особый тип фосфоритов в виде гуано.

Уже первичный анализ позволил установить определенные связи изменения типов фосфоритов и характера биоты (рис. 1). Протерозойские фосфориты во многом обладают строматолитовой структурой, то есть связаны с определенным типом цианобактерий. Венд-нижнекембрийские микрозернистые и пеллетовые фосфориты имеют микробиаальные структуры и в ряде случаев встречаются еще строматолитовые. Спецификой ордовика и силура было развитие ракушняковых и первое появление желваковых фосфоритов. Как отмечалось выше, фосфатные пеллеты пермской формации Фосфория имеют микробиаальную природу.

Таким образом, намечается явная смена типов бактериальной биоты (и биоты в целом) и изменение ее роли, видимо, от прямого седиментационного осаждения, к опосредованному, когда в мезозое влияние биоса стало в значительной мере иным – через органическое вещество в осадке и бактериальное население осадка, то есть на стадии диагенеза.

Вопрос о механизмах микробиаального осаждения фосфора требует специального рассмотрения и проблема эта, видимо, во многом биологическая. К примеру, В.А. Лучинина полагает, что происходит прижизненное в результате метаболизма, а точнее анаболизма усвоение фосфора цианобактериями (Лучинина, 1986). Л.М. Герасименко с соавторами опытным путем показали, что при определенном содержании фосфора, цианобактерии формируют трубочки из гидроксил- или фторапатита. При этом морфология подобных образований аналогична трубочкам в древних фосфоритах (Герасименко и др., 1999).

Важно отметить, что практически во всей геологической истории ведущими в фосфоритообразовании были бактериальные сообщества – вначале строматолиторазующие, а затем и другие типы. В фанерозое к ним добавились и скелетные формы – кости рыб, раковины, кокколиты и продукты жизнедеятельности – копролиты, экскременты в виде гуано.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Завершая краткое рассмотрение совместной эволюции органического мира и осадочного породообразования, следует отметить два положения.

Прежде всего, необходимо еще раз подчеркнуть важное, нередко определяющее влияние жизни на осадочный процесс. Воздействие автотрофов на осадкообразование осуществляется, по крайней мере, тремя путями.

Во-первых, извлечением растворенного материала и построение своих скелетов, осаждению и накоплению последних, что напрямую ведет к формированию осадочных пород. Таково образование диатомитов, трепелов, опок, мела, ракушечных фосфоритов. Эта форма наиболее известна и проста для осознания геологами

Во-вторых, прижизненной или крайне быстрой посмертной минерализацией клеток и их оболочек (кремнистые образования архея – раннего протерозоя, кремнистые строматолиты протерозоя, микрозернистые фосфориты и др.).

В-третьих, что, видимо, является наиболее массовым и универсальным – созданием специфических геохимических обстановок по окислительно-восстановительным и кислотнo-щелочным свойствам, как локальных, так впоследствии и глобальных, обуславливающих осаждение тех или иных соединений. В наиболее яркой и массовой форме это проявляется в последовательной смене магнезитов и доломитов известняками, появлении и исчезновении железистых кварцитов. Определенным, в какой-то степени частным случаем является создание соответствующих обстановок в диагенезе, что проявляется, например, в образовании желваковых фосфоритов.

Второе положение заключается в том, что формы того или иного воздействия биоты на осадочный процесс менялись во времени, в том числе в связи с эволюцией органического мира. Так, прижизненная силицификация организмов и практически мгновенная посмертная характерны для докембрия, «скелетная» форма осаждения появилась лишь в кембрии и существовала в фанерозое, диагенетическое минералообразование, по крайней мере рассмотренных типов пород – специфика мезозоя и кайнозоя. Влияние биоты на создание и изменение геохимических сред началось и реализовывалось в течение всей геологической истории, но менялось в связи с развитием самой жизни.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Батурин Г.М.* 2004. Фосфоритонакопление в океане. М.: Наука. 440 с.
- Бергман И.А.* 2002. Еще раз о литий-магниевом отношении как критерии карбонатной природы рудного вещества докембрийских железистых формаций // Отечественная геология. № 5/6. С. 55–61.

- Бергман И.А., Щербаков В.И., Гаврилова Л.К.* Li/Mg отношение как критерий карбонатной природы рудного вещества докембрийских железистых формаций // Геохимия. 1980. № 1. С. 53–70.
- Вернадский В.И.* 1965. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука. 374 с.
- Герасименко Л.М., Заварзин Г.А., Розанов А.Ю., Ушатинская Г.Т.* 1999. Роль цианобактерий в образовании фосфатных минералов // Журн. общ. биол. Т. 60. № 4. С. 415–430.
- Герасименко Л.М., Сапова Е.В., Орлеанский В.К.* и др. 2004. Силицификация цианобактерий в лабораторной культуре // Кварц. Кремнезем. Мат-лы междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 276–277.
- Еганов Э.А., Катаева В.Н.* 1985. Роль строматолитовых построек при формировании микрозернистых фосфоритов // Геология и геофизика. № 4. С. 42–50.
- Заварзин Г.А.* 1972. Литотрофные микроорганизмы. М.: Наука. 315 с.
- Заварзина Д.Г.* 2004. Образование магнетита и сидерита термофильными железоредуцирующими бактериями // Палеонтол. журн. № 6. С. 3–8.
- Зайцева Л.В., Орлеанский В.К., Герасименко Л.М., Ушатинская Г.Т.* 2006. Роль цианобактерий в кристаллизации магниезиальных кальцитов // Палеонтол. журн. № 2. С. 14–20.
- Занин Ю.Н.* 1987. Вещественные и текстурно-структурные типы фосфоритсодержащих пород и их эволюция // Проблемы образования осадочных формаций. Новосибирск: изд-во ИГиГ СО АН СССР. С. 3–36.
- Занин Ю.Н., Горленко В.М., Миртов Ю.В.* и др. 1987. Бактериоморфные образования в желваковых и зернистых фосфоритах // Геология и геофизика. № 2. С. 43–49.
- Красильникова Н.А.* 1970. Историко-геологическое развитие условий фосфоритообразования // Состояние и задачи советской литологии. М.: Наука. Т. 3. С. 3–9.
- Крылов И.Н., Тихомирова К.Н., Орлеанский В.К.* 1988. К образованию кремнистых микрофоссилий // Палеонтол. журн. № 3. С. 3–9.
- Кузнецов В.Г.* 2003. Эволюция карбонатакопления в истории Земли. М.: ГЕОС. 262 с.
- Кузнецов В.Г.* 2004. Связь эволюции цианофитов и стратиграфического размещения магнетитов // Геология и разведка. № 4. С. 30–36.
- Кузнецов В.Г.* 2005. Эволюция доломитообразования и ее возможные причины // Бюллетень МОИП. Отд. геол. Т. 80. Вып. 4. С. 49–66.
- Лучинина В.А.* 1986. Кембрийские водорослевые постройки и фосфатогенез / Ред. Б.С. Соколов. Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука. С. 211–215.
- Розанов А.Ю.* 2004. Бактериальная палеонтология, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Современные проблемы геологии. М.: Наука. С. 448–462. (Тр. ГИН РАН. Вып. 565).
- Розанов А.Ю., Жегалло Е.А.* 1989. К проблеме генезиса древних фосфоритов Азии // Литология и полезн. ископ. № 3. С. 67–82.
- Розанов А.Ю., Заварзин Г.А.* 1997. Бактериальная палеонтология // Вестн. РАН. Т. 67. № 3. С. 241–245.

- Ронов А.Б.* 1993. Стратисфера, или осадочная оболочка Земли (количественное исследование). М.: Наука. 144 с.
- Сергеев В.Н.* 2006. Окремненные микрофоссилии докембрия: природа, классификация и биостратиграфическое значение. М.: ГЕОС. 280 с.
- Сривастава Н., Сайгол Г.С., Банерджи Д.М.* Картина изменения содержаний элементов в столбчатых фосфатных строматолитах, межстолбчатых карбонатных и массивных фосфоритах из пород Удайпура (Раджастан, Индия) // Геология месторождений фосфоритов и проблемы фосфоритообразования. Новосибирск: изд-во ИГиГ СО АН СССР.
- Холодов В.Н.* 1997. Эпохи фосфоритообразования и биогеохимия фосфора // Литология и полезн. ископ. № 6. С. 563–576.
- Холодов В.Н., Пауль Р.К.* 1995. Фосфатные пеллеты фосфоритов Каратау и их генезис // Литология и полезн. ископ. № 1. С. 61–75.
- Школьник Э.Л., Жегалло Е.А., Еганов Э.А.* 1992. О происхождении фосфатных зерен (пеллет) фосфатов формации Фосфория, США // Литология и полезн. ископ. № 5. С. 126–133.
- Янишин А.Л.* 1988. Эволюция геологических процессов в истории Земли. Л.: Наука. 39 с.
- Янишин А.Л.* 1993. Эволюция фосфоритообразования. Эволюция геологических процессов в истории Земли. М.: Наука. С. 158–174.
- Янишин А.Л., Жарков М.А.* 1986. Эпохи и эволюция фосфоритонакопления в истории Земли // Бюлл. МОИП. Отд. геол. Т. 61. Вып. 2. С. 7–19.
- Ushatinskaya G.T.* 2009. Preservation of living organic structures in unicellular and multicellular organisms in the fossil state // *Paleontol. j.* V. 43. № 8. P. 928–939.
- Ushatinskaya G.T., Gerasimenko L.M., Zhegallo E.A. et al.* 2006. Significance of Bacteria in Natural and Experimental Sedimentation of Carbonates, Phosphates, and Silicates // *Paleontol. j.* V. 40. № 4. P. S524–S531.
- Walsh M.* 1992. Microfossils and possible microfossils from the Early Archean Onverwacht Group, Barberton Mountain Land, South Africa // *Precambrian res.* V. 54, P. 271–292.
- Westall F., Boni L., Guerzoni E.* 1995. The experimental silicification of Microorganisms // *Paleontology.* V. 38. № 3. P. 495–528.
- Westall F.* 2004. The geochemical environment and earliest life on Earth // 32 Intern. geol. congr. Florence. Abstracts. Pt 2. P. 978.

CORRELATION BETWEEN SEDIMENTATION AND BACTERIA-ALGAL COMMUNITIES – EVOLUTIONARY ASPECT

V.G. Kuznetsov

Evolution of some types of sedimentary rocks during the Earth history and its correlation with development of cyanobacterial and algal communities is considered. Specific levels of synchronous changes in biotas and sedimentation are identified displaying bios impact on process of sedimentation.

УДК 550.72

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИСКОПАЕМЫХ
МИКРОБОВ ВУЛКАНИЧЕСКИХ СТЕКОЛ В ПИЛЛОУ-ЛАВАХ
РАННЕГО ПАЛЕОПРОТЕРОЗОЯ КАРЕЛИИ И СОВРЕМЕННЫХ
ВУЛКАНИЧЕСКИХ СТЕКЛАХ ИЗ ПИЛЛОУ-ЛАВ
СРЕДИННО-АТЛАНТИЧЕСКОГО ХРЕБТА**

М.М. Астафьева¹, Е.В. Шарков², А.В. Чистяков², М.М. Богина²

¹*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*

²*Институт геологии рудных месторождений, петрографии,
минералогии и геохимии РАН
astafieva@paleo.ru, sharkov@igem.ru*

Выявлены и изучены микробные комплексы вулканогенных пород как древнейших (базальтовые пиллоу-лавы с включениями вулканического стекла из раннего палеопротерозоя Карелии – 2.41 млрд. лет), так и современных (свежее¹ вулканическое стекло из пиллоу-лав подводного Срединно-Атлантического хребта). Проведено сравнение древних и современных микробных комплексов. Подтверждено, что микробы колонизировали базальтовое стекло раннедокембрийских подводных извержений, скорее всего, тем же самым способом, что и современные микробы колонизируют вулканическое стекло. Следовательно, хорошо сохранившиеся пиллоу-лавы, которые являются основным компонентом архейских и раннепалеопротерозойских зеленокаменных поясов, могут быть весьма перспективными для поиска следов древней жизни на Земле.

Ключевые слова: пиллоу-лавы, вулканическое стекло, архей, протерозой, микробы, бактерии, цианобактерии, эвкариоты

¹ Свежие базальты – это базальтовые лавы с корками закалочного вулканического стекла, образующегося из-за резкого охлаждения огненно-жидкой лавы в контакте с морской водой. Со временем стекло раскристаллизовывается и в результате подводного выветривания (гальмиролиза) оно, как и минералы в самих базальтах, постепенно замещается вторичными минералами, т. е. перестает быть стеклом.

ВВЕДЕНИЕ

До недавнего времени только разные типы осадочных пород считались благоприятными для обнаружения ископаемых микробов, в то время как вулканические породы оставались вне поля зрения бактериальной палеонтологии. Однако современные исследования показали, что подводные морские базальты, особенно базальтовое стекло, являются благоприятной средой для жизни микробов (Furnes et al., 2007). Впервые же это было продемонстрировано Торсетом еще в 1992 г.

Предположение, что вулканические породы являются местообитанием ранней микробной жизни, не является неожиданным. Некоторые из самых нижних ветвей древа жизни представлены термофильными микробами, и существует доказательство того, что ранняя жизнь могла быть приурочена к вулканическим территориям, в том числе к гидротермальным источникам (Furnes et al., 2004). Так, например, нитчатые микрофоссилии, описанные из массивных сульфидных отложений (возраст 3.235 млрд. лет), интерпретируются как образовавшиеся в условиях, подобных современным черным курильщикам (Rasmussen, 2000). Это соответствует оптимальным температурам роста термофильных бактерий (около 70 °С).

Больше того, было предположено, что вскоре после извержения, когда температура поверхности пород падает ниже 113 °С, жизнь уже может существовать (Stetter et al., 1990; Stetter, 2006), причем колонизация стекловидного вещества пиллоу-лав происходит одновременно везде, куда может проникнуть морская вода (Thorseth et al., 2001). Важна и интересна проблема развития жизни на границе изверженная порода – вода (Fisk et al., 2006а,б; Astafieva et al., 2008, 2009; Rozanov et al., 2008; Астафьева и др., 2008). При этом происходит микробная колонизация и поверхности субстрата, и самой толщи породы.

Микробная колонизация потоков стекла в пиллоу-лавах чаще всего наблюдается на поверхности и вдоль трещин, оставляя следы бывшего присутствия микробов. Наиболее обычны микроскопические изменения текстуры, обнаруженные в свежем стекле на границе с измененным стеклом. Это пустые или заполненные минералами ямки и каналы, размеры и формы которых сравнимы с современными микробами (Furnes et al., 2007). Процесс изменения микробами пород носит отнюдь не поверхностный характер, он может быть прослежен до глубины около 550 м вглубь, причем в верхних 350 м процессы биологического изменения преобладают (Furnes, Staudigel, 1999). Биологические изменения стекла пиллоу-лав могут влиять на химические реакции и продукты взаимодействия между морской водой и породой (Staudigel, Furnes, 2004; Staudigel et al., 2004; Furnes et al., 2007 и др.).

Организмы, живущие внутри горных пород, называют эндолитами. Многие микробные эндолиты толерантны к экстремальным условиям

и стрессам окружающей среды, включая периодическое осушение, интенсивное ультрафиолетовое излучение, олиготрофию (недостаток питательных веществ) и экстремальные температуры, поэтому вероятно, что именно они прежде всего могли колонизировать раннюю Землю (Friedmann, Koriem, 1989; McLoughlin et al., 2007 и др.). Микроорганизмы, ведущие эндолитный образ жизни, включают археи, бактерии и некоторые эвкариоты. Их метаболические стратегии включают диапазон от фотосинтетиков в неглубоких приповерхностных условиях до хемолитоавтотрофов в глубокой биосфере. Такие подземные хемолитоавтотрофы используют H_2 , H_2S , S , CH_4 , CO , Fe^{2+} , или Mn^{3+} как возможные доноры электронов, и CO_2 , Fe^{3+} , и Mn^{4+} в породах или O_2 в циркулирующих растворах (флюидах, жидкостях) как акцепторы электронов (Stevens, McKinley, 1995; McLoughlin et al., 2007 и др.). Эндолиты населяют вулканические породы вплоть до 1 220 м (4 000 футов) ниже дна океана (Fisk et al., 2003). Работы молекулярного профиля предполагают, что среди используемых метаболических стратегий могут быть циклы железа и марганца (Thorseth et al., 2001; Lysnes et al., 2004; McLoughlin et al., 2007). Подобные исследования также предполагают, что автотрофные микробы преобладают в недавно колонизированных современных придонных вулканитах, тогда как в более древних, более измененных образцах их место занимают гетеротрофы (Thorseth et al., 2001; McLoughlin et al., 2007).

МАТЕРИАЛ

Для проверки сказанного выше в качестве объектов исследования были выбраны базальтовые пиллоу-лавы с включениями вулканического стекла из раннего палеопротерозоя (2.41 млрд. лет) Карелии и современное вулканическое стекло из пиллоу-лав подводного Срединно-Атлантического хребта.

Бактериально-палеонтологические исследования проводились на электронном сканирующем микроскопе CamScan-4 с микроанализатором Link-860. Исследовались только свежие сколы пород (как древних, так и современных), слегка протравленные кислотами.

Раннепалеопротерозойские стекловатые базальты свиты Ветреный Пояс (Балтийский щит)

Вулканические породы раннего палеопротерозоя Карелии в основном сильно изменены наложенными процессами и сохраняют свой первичный состав и структурные особенности только в исключительных случаях. Одним из таких случаев являются уникальные для раннего докембрия свежие вулканиты, которые входят в состав раннепалеопротерозойской свиты Ветреного Пояса (Куликов, 1988; Шарков и др., 2005). Возраст вулканических пород свиты, определенный различными изотопными методами (Sm-Nd,

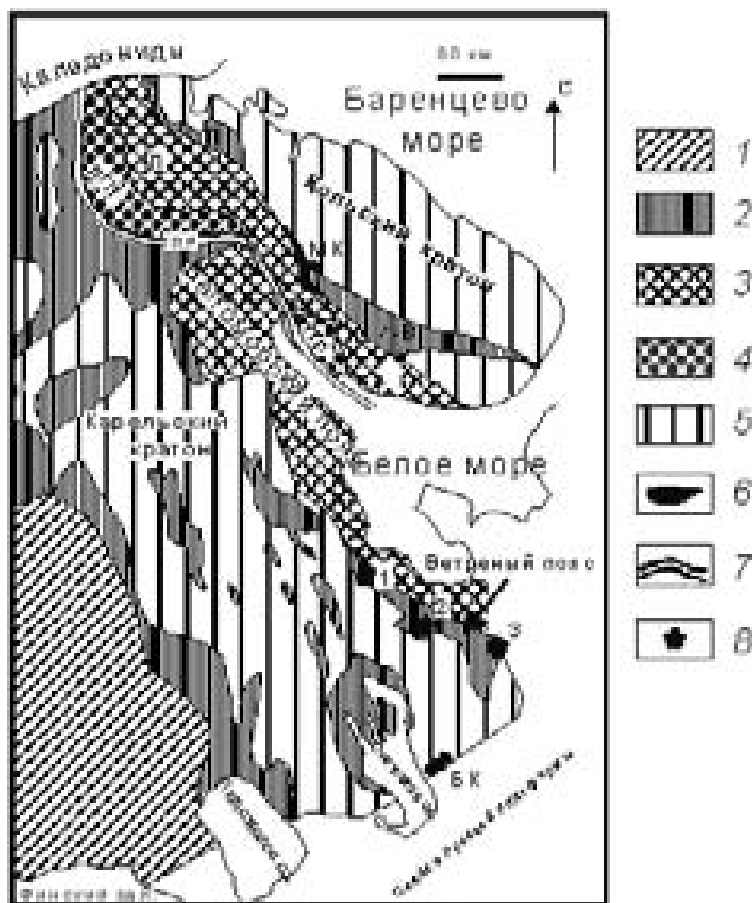


Рис. 1. Схема геологического строения восточной части Балтийского щита (по Шаркову и др., 2005): 1 – Свекофенский блок; 2 – палеопротерозойские вулканогенно-осадочные пояса (П – Печенгский, И-В – Имандра-Варзугский); 3 – подвижные пояса (Беломорский и Терско (Т) – Лоттинский (Л)); 4 – Лапландско-Умбинский гранулитовый пояс (ЛГП – Лапландский и УГП – Умбинский фрагменты); 5 – архейские кратоны; 6 – раннепротерозойские расслоенные комплексы (БК – Бураковский, МК – Мончегорский); 7 – Главный Лапландский разлом (ГЛР); 8 – структура Ветреный Пояс (1 – Голец, 2 – Большая Левгора, 3 – Мяндуха).

Re-Os и U-Pb по циркону), составляет 2.45 млрд. лет в нижних частях разреза свиты и 2.41 млрд. лет – в верхних частях (Puchtel et al., 1997, 2001).

Мафит-ультрамафитовые вулканиты свиты Ветреный Пояс встречаются в одноименной структуре в юго-восточной части Балтийского щита (рис. 1). Они развиты в форме как массивных потоков, так и пиллоу-лав. По составу они относятся к образованиям кремнеземистой высокомарганцевой серии (КВМС), характерной для раннего палеопротерозоя всех докембрийских щитов (Шарков, Богина, 2006 и библиография там же). В этих

вулканитах высокие содержания Mg, Cr и Ni сочетаются с повышенными концентрациями SiO₂ при низких содержаниях Ti и щелочей. Образования КВМС формировались во внутриконтинентальной обстановке, формируя крупные изверженные провинции (Шарков и др., 2005).

Нами изучались фрагменты пород самой верхней части разреза грабе-нообразной структуры Ветреного Пояса в районе горы Мяндуха на ее юго-восточном окончании. Разрез, общей мощностью около 200 м, образован пологозалегающими лавовыми потоками. Судя по находкам пиллоу-лав и гиалокластитов, их излияние происходило в подводных условиях. Преобладающими породами здесь являются магнезиальные базальты со спинифекс-структурами, сложенными длиннопризматическими кристаллами и метельчатыми агрегатами пироксена в вулканическом стекле; в небольшом количестве встречены мелкие зерна оливина и единичные – хромита. Содержание стекла в породах изменчиво и может достигать 30–35 %. Стекло темно-бурое, изотропное или слабОВОЛНИСТО поляризующее. Состав вулканического стекла варьирует от базальтового (в гиалокластитах) до андезитового и даже дацитового в лавах (содержания SiO₂ – от 52 до 64 мас. %: Шарков и др., 2004).

Породы неравномерно подвержены низкотемпературным изменениям (уралитизации, хлоритизации, серпентинизации, оталькованию и т. д.) и практически не деформированы. Благодаря этому в них прекрасно сохранились первичные структуры и текстуры, в том числе и вулканическое стекло (Шарков и др., 2004) и, вероятно, именно это способствовало сохранению микроорганизмов. Изученный образец (№ 302/2000) был отобран А.В. Чистяковым из средней части разреза. Он представляет собой типичную разновидность пород с пироксеновым спинифексом; содержание вулканического стекла достигает в нем 35 об. %.

В результате бактериально-палеонтологических исследований были обнаружены довольно разнообразные и многочисленные остатки микроорганизмов, среди которых преобладают нитевидные формы.

Вулканическое стекло из Срединно-Атлантического хребта

Изученный образец вулканического стекла (I1052/38) из колл. Е.В. Шаркова представляет собой фрагменты стекловатой зоны закалки (толщиной 1.5–2 см) в крупном куске пиллоу-лавы. Образец был поднят в процессе драгирования в 10-м рейсе НИС «Академик Иоффе» (2002 г.) с восточного борта неовулканического поднятия на западном фланге осевой рифтовой долины Срединно-Атлантического хребта, Центральная Атлантика, полигон Сьерра-Леоне, 5°33' с. ш., глубина около 3 200 м (рис. 2). Общая геологическая характеристика района приведена в работе Ю.М. Пушаровского и др. (2004).

По химическому составу это обычный базальт срединно-океанических хребтов. Под микроскопом устанавливается, что мелкопятнистое вулка-

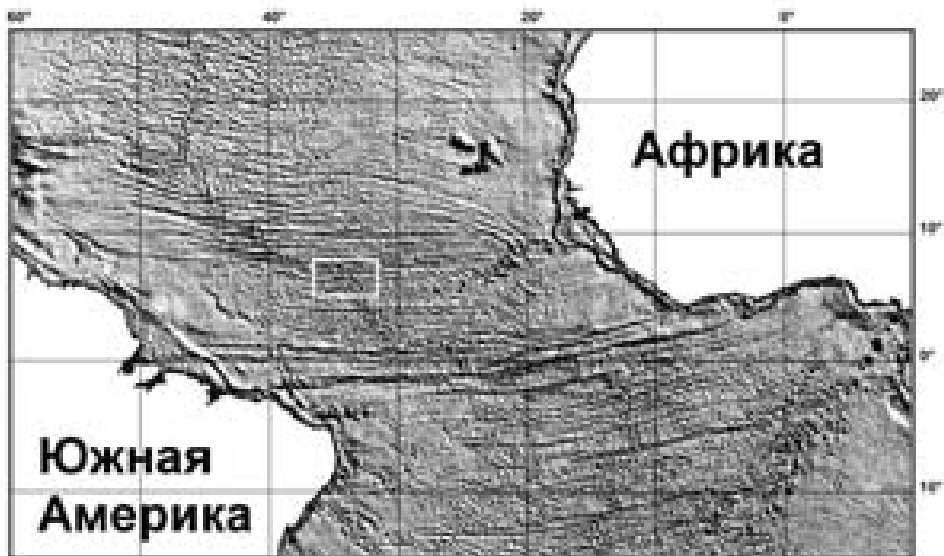


Рис. 2. Положение полигона Сьерра-Леоне в структуре Срединно-Атлантического хребта, 5–7° с. ш.

ническое стекло содержит редкие микролиты магнезиального оливина и хромита; иногда в нем встречаются мелкие оплавленные ксенокристаллы плагиоклаза, по-видимому, захваченные в процессе подъема магмы через габброиды нижней коры (Шарков и др., 2008). Возраст образца из-за практического отсутствия в нем калия определить не удалось, но, судя по его исключительной свежести, излияние происходило недавно.

Фоссилизация микроорганизмов происходит крайне быстро (Герасименко и др., 1994, 1996, 1999; Westall et al., 1995; Розанов, 2003), поэтому обнаруженные в результате изучения интересные и довольно обильные микробные остатки представлены исключительно микрофоссилиями.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительная характеристика микрофоссилий древних и современных вулканических стекол

В результате бактериально-палеонтологических исследований и в древних и в современных породах были обнаружены довольно разнообразные и многочисленные остатки микроорганизмов.

1. Нитевидные формы. Они преобладают и в раннепалеопротерозойских, и в современных вулканических стеклах. И в том, и в другом случае нитевидные формы представлены как фоссилизированными микроорганизмами, обитавшими на поверхности субстрата, так и фоссилизированными эндолитами. Проводить четкую грань между поверхностными

и эндолитными формами трудно. С одной стороны, скол породы часто происходит по трещинам, к которым и приурочено распространение эндолитов. С другой стороны, излияния происходили в течение длительного времени непостоянно (неравномерно, периодически), и на поверхности излившегося и в должной мере охладившегося слоя лавы развивалась микробная жизнь, которая неизбежно оказывалась захороненной под следующим слоем. Обнаружены нитевидные формы нескольких типов.

1.1. Длинные нитевидные формы, как правило, имеют диаметр около 1–3 мкм и длину до 100 мкм. Они обнаружены и в древних, и в современных вулканических стеклах.

В вулканических стеклах пиллоу-лав Мяндухи нити (диаметр около 3 мкм) часто сливаются с породой (рис. 3). Встречаются расплюснутые бактериальные чехлы (рис. 4). О природе этих микрофоссилий судить трудно, это могут быть не только разные бактерии, но и цианобактерии, хотя бактериальный чехол (рис. 4), скорее всего, принадлежал именно цианобактериям. Все эти формы могут относиться как к микроорганизмам, заселявшим поверхность субстрата, так и к эндолитам.

К остаткам эндолитных протерозойских бактерий можно отнести и срез полой нити, слегка выступающей из породы, которая частично за-

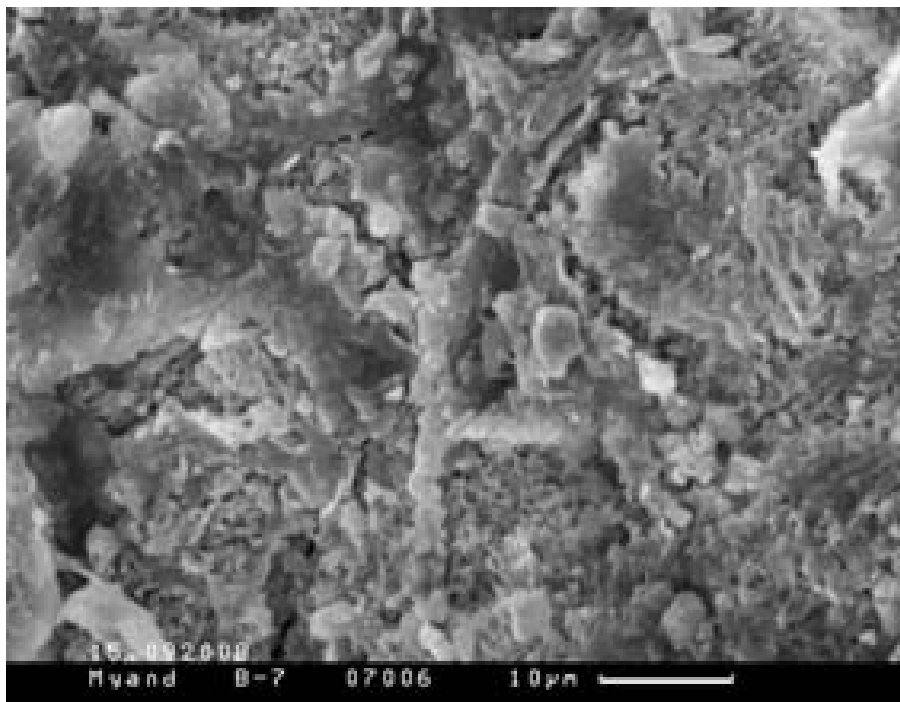


Рис. 3. Изображение 0706 (15.09.2008). Длинные нити из вулканических стекол пиллоу-лав раннего палеопротерозоя (2.41 млрд. лет) Мяндухи (Карелия).



Рис. 4. Изображение 09 (23.09.2008). Расплющенный бактериальный чехол из вулканических стекол пиллоу-лав раннего палеопротерозоя (2.41 млрд. лет) Мяндухи (Карелия).

полнена породой (рис. 5). В этом случае можно быть уверенными, что это *in situ* форма.

Химический состав нитей идентичен составу вмещающих пород и представлен преобладающим кремнием, кальцием и железом, а также алюминием и магнием (рис. 6).

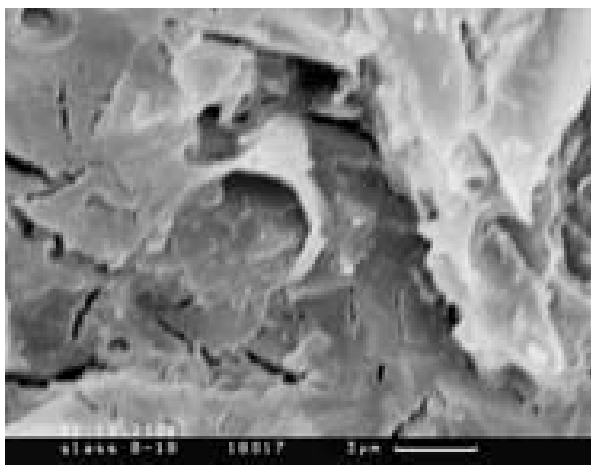


Рис. 5. Изображение 1817 (02.10.2008). Срез полой нити, слегка выступающей из породы. Чехол нити, частично заполненный породой, из вулканических стекол пиллоу-лав раннего палеопротерозоя (2.41 млрд. лет) Мяндухи (Карелия).



Рис. 6. Химический состав вулканического стекла и микрофоссилий.



Рис. 7. Изображение 0326 (08.07.2008). Длинные нитевидные формы, вероятно, актиномицеты из современного вулканического стекла западного фланга осевой рифтовой долины Срединно-Атлантического хребта (Центральная Атлантика, полигон Сьерра-Леоне).

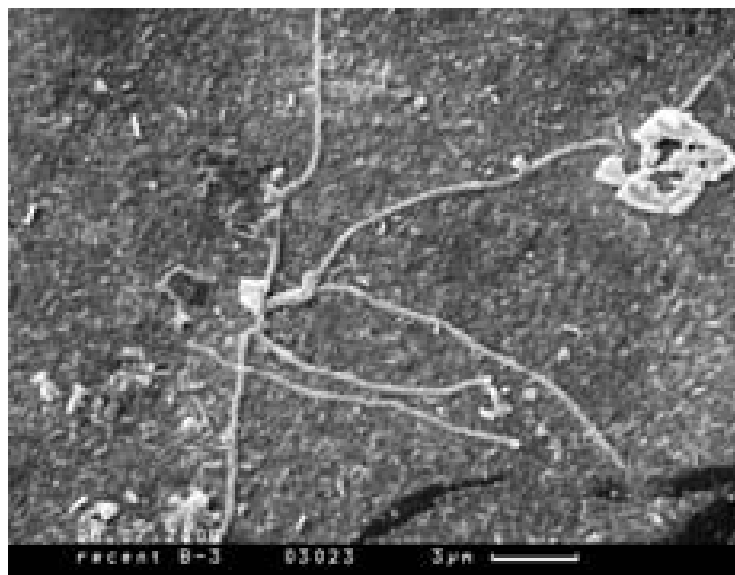


Рис. 8. Изображение 0323 (08.07.2008). Длинные нитевидные формы, вероятно, актиномицеты из современного вулканического стекла западного фланга осевой рифтовой долины Срединно-Атлантического хребта (Центральная Атлантика, полигон Сьерра-Леоне).

Длинные нитевидные формы современного вулканического стекла диаметром много меньше 1 мкм (рис. 7, 8) покрывают поверхность скола.

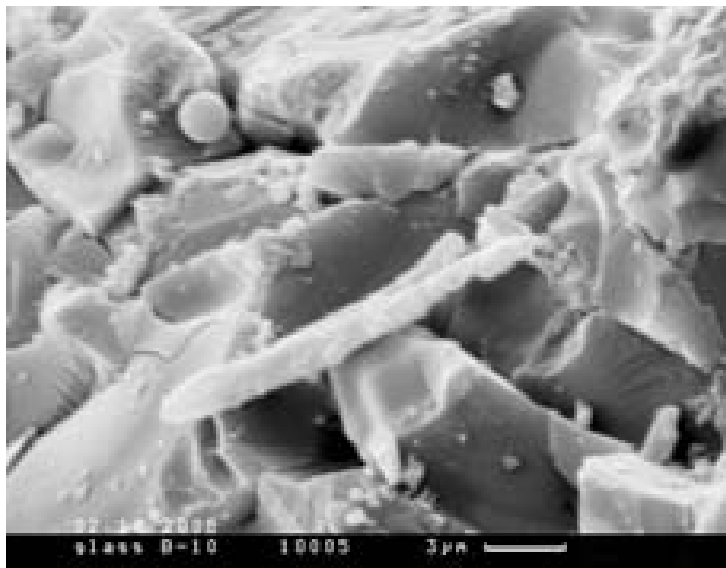


Рис. 9. Изображение 1005 (02.10.2008). Нить (трубочка) с диаметром около 2 мкм, по всей видимости, покрытая чехлом, из современного вулканического стекла западного фланга осевой рифтовой долины Срединно-Атлантического хребта (Центральная Атлантика, полигон Сьерра-Леоне).

Современная система бактерий построена на основе последовательности нуклеотидов в гене 16S рибосомной РНК. В настоящее время имеются последовательности всех культивируемых бактерий и многих некультивируемых, часто представляющих массовые формы, как, например, планктонные археи открытого океана. Однако систематика, основанная на молекулярных характеристиках гена рибосомальной РНК, очень мало дает для понимания функциональной роли организма и, тем более, его морфологии (Заварзин, 2002).

Морфологически эти нити схожи с актиномицетами. Иногда нити погружаются вглубь породы. Поэтому можно предположить, что это эндолитные формы, сравнимые с формами, оставившими туннели в базальтовых стеклах, обнаруженные Фюрнесом и др. (Furnes et al., 2004). Эти туннели могут проникать на 200 мкм вглубь стекла и в некоторых случаях содержать клеткоподобные образования от одного до нескольких микронов в диаметре (современный материал). Туннели могут быть одиночными, могут разветвляться, стенки туннелей могут быть гладкими, могут быть и неравномерно дырчатыми (Fisk et al., 2006a,b; McLoughlin, 2007; Furnes et al., 2004, 2007).

В современных пиллоу-лавах также встречены и нити (трубочки) с диаметром около 2 мкм, по всей видимости, покрытые чехлом (рис. 9), что лучше всего видно в месте погружения нити в породу.

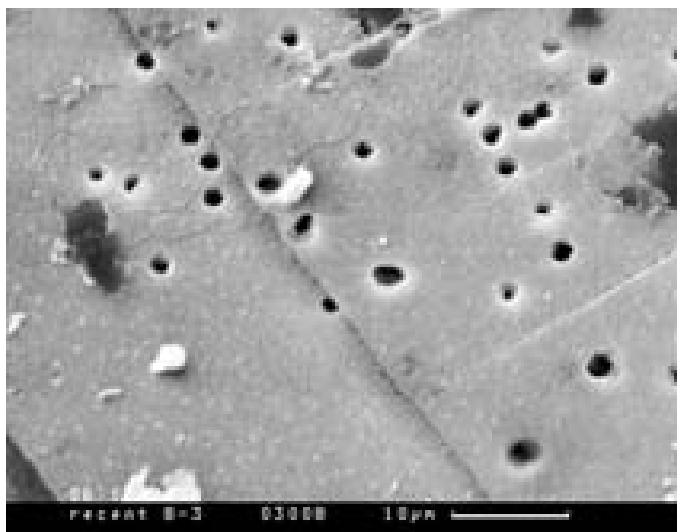


Рис. 10. Изображение 0308 (08.07.2008). Отверстия с диаметром от 1 до 3–5 мкм, которые часто образуют скопления, из современного вулканического стекла западного фланга осевой рифтовой долины Срединно-Атлантического хребта (Центральная Атлантика, полигон Сьерра-Леоне).

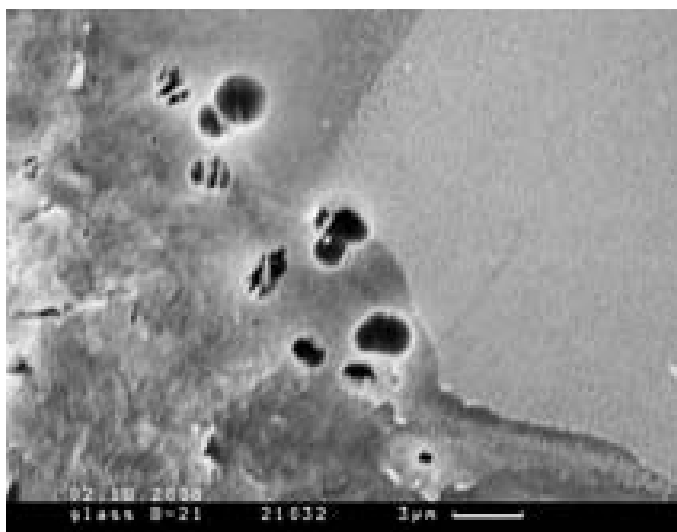


Рис. 11. Изображение 2132 (02.10.2008). Отверстия с диаметром от 1 до 3–5 мкм, которые часто образуют скопления, из современного вулканического стекла западного фланга осевой рифтовой долины Срединно-Атлантического хребта (Центральная Атлантика, полигон Сьерра-Леоне).

Многочисленные отверстия с диаметром от 1 до 3–5 мкм, которые часто образуют скопления, также обнаружены в современных пиллоу-лавах (рис. 10, 11). Аналогичные отверстия в вулканическом стекле интерпретируются (McLoughlin et al., 2007, fig. 3) как следы сверления микроорганизмами.



Рис. 12. Изображение 13 (23.09.2008). Короткая нить происходит из вулканических стекол пиллоу-лав раннего палеопротерозоя (2.41 млрд. лет) Мяндухи (Карелия).

низмов. Предполагается, что современные следы «сверления» и отверстия, обнаруженные в палеопротерозойских породах, сигенетичны. Вулканические породы после извержения с температурой $<113^{\circ}\text{C}$ считаются пригодными для гипертермофильной жизни (Stetter et al., 1990) и, соответственно, вулканическое стекло при контакте с морской водой могло быть колонизированным при таких условиях. Однако вопрос о том, какие микроорганизмы оставили такие следы, остается открытым.

1.2. Обнаружены нити и другого типа – их фрагменты более короткие (длина до 10 мкм), с диаметром 3–6 мкм.

Интересная особенность большей части коротких протерозойских фрагментов нитей (рис. 12) в том, что один их конец погружается в породу, утопая в ней. По всей видимости, подобные нитчатые бактерии можно отнести к эндолитам.

В современных пиллоу-лавах короткие нити были, вероятно, покрыты толстым чехлом и гликокаликсом (рис. 13). Эти нити могли образовывать скопления. Погружение их в породу не наблюдалось. По всей видимости, подобные нити колонизировали поверхность остывающей лавы.

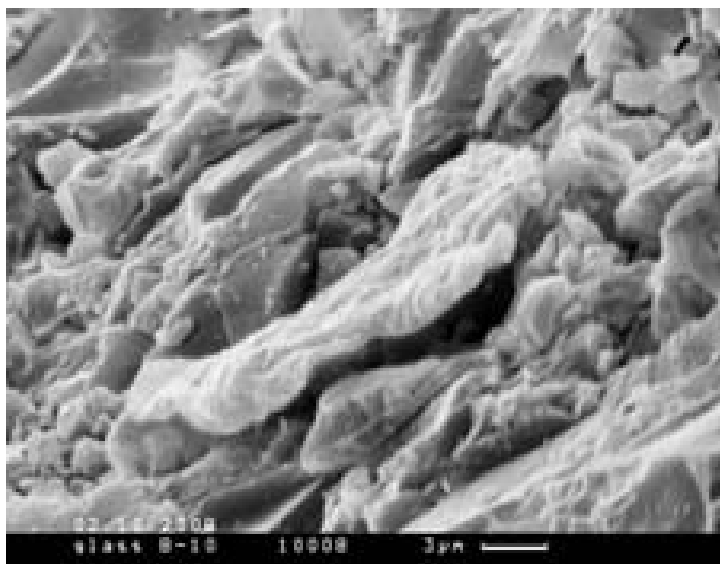


Рис. 13. Изображение 1008 (02.10.2008). Короткая нить из современного вулканического стекла западного фланга осевой рифтовой долины Срединно-Атлантического хребта (Центральная Атлантика, полигон Сьерра-Леоне).



Рис. 14. Изображение 0709 (15.09.2008). Овальная форма из вулканических стекол пиллоу-лав раннего палеопротерозоя (2.41 млрд. лет) Мяндухи (Карелия).

2. В протерозойских пиллоу-лавах встречаются овальные микрофоссилии (рис. 14). Продольный диаметр до 10–15 мкм, поперечный – 5–10 мкм. Судя по тому, что эти формы являются частью самой породы, местами сливаясь с ней, можно говорить об их образовании *in situ*.

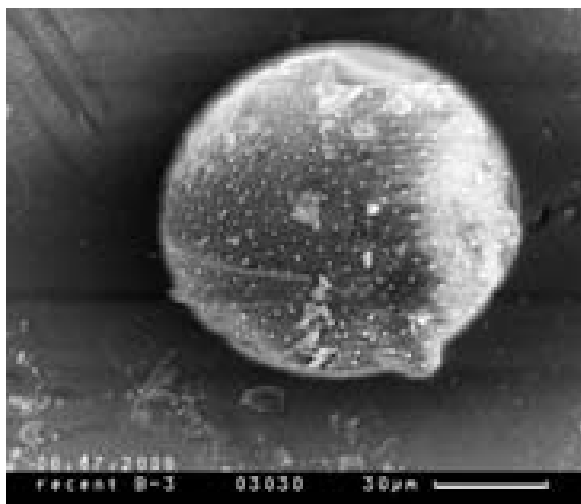


Рис. 15. Изображение 0330 (08.07.2008). Крупная, чечевицевидная форма (форма А) из современного вулканического стекла западного фланга осевой рифтовой долины Срединно-Атлантического хребта (Центральная Атлантика, полигон Сьерра-Леоне).

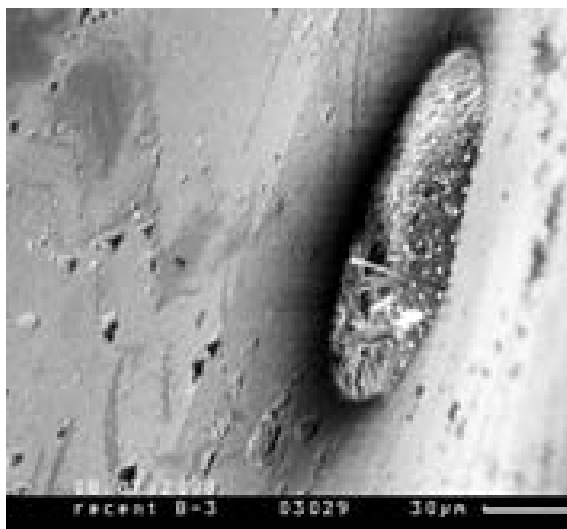


Рис. 16. Изображение 0329 (08.07.2008). Продольное сечение формы, изображенной на рис. 15.

3. В современных вулканических стеклах обнаружены формы, размеры и сложное строение которых дают возможность предположить, что они имели эвкариотную природу.

3.1. Кокколитофориды (рис. 7 – в центре изображения) – планктонные водоросли, осевшие на дно и ставившие свои ядра и отпечатки.

3.2. Почти чечевицевидные, крупные формы (форма А). Они часто имеют небольшой вырост высотой порядка 5 мкм (рис. 15). Диаметр может превышать 100 мкм, «высота» – 20–60 мкм (рис. 16). Оболочка тонкая,

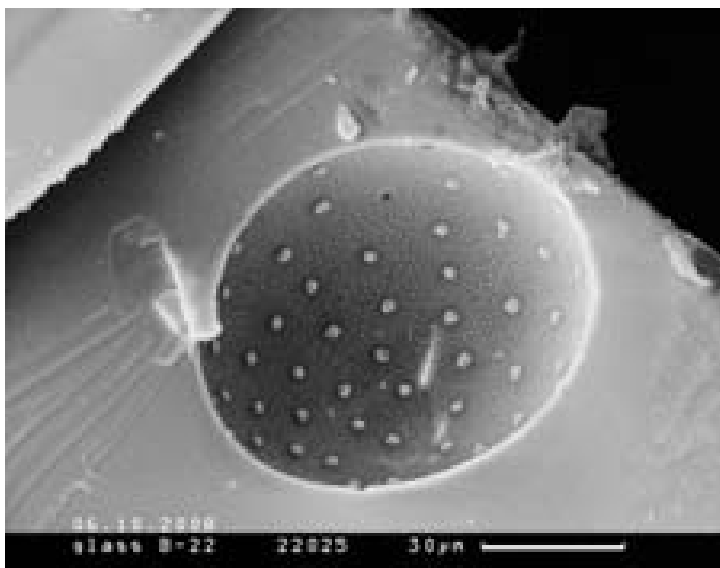


Рис. 17. Изображение 2225 (06.10.2008). Форма А из современного вулканического стекла западного фланга осевой рифтовой долины Срединно-Атлантического хребта (Центральная Атлантика, полигон Сьерра-Леоне).

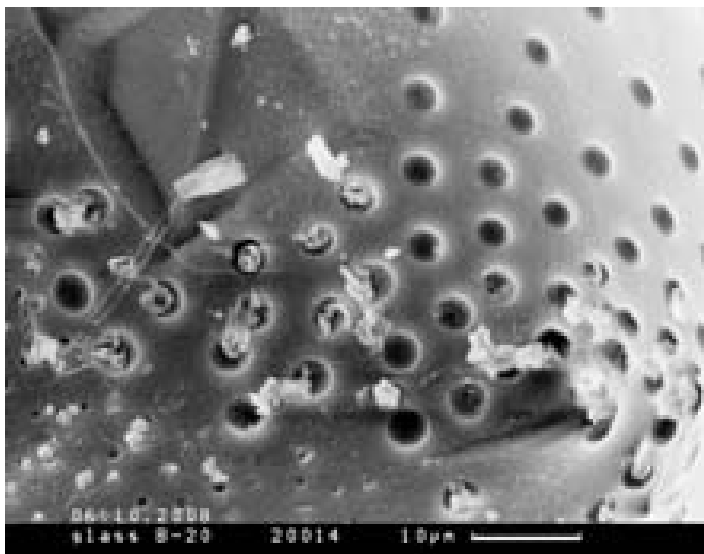


Рис. 18. Изображение 2014 (06.10.2008). Форма А из современного вулканического стекла западного фланга осевой рифтовой долины Срединно-Атлантического хребта (Центральная Атлантика, полигон Сьерра-Леоне).

возможно, однослойная, это видно на сколах образцов. Наружная поверхность шероховатая, покрыта правильно расположенными порами с диаметром порядка 2 мкм (рис. 17–18). Поры, как правило, прикрыты выпу-

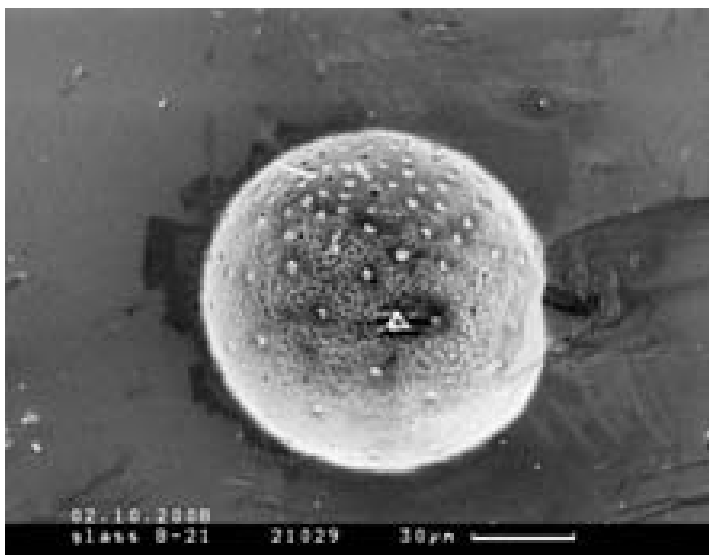


Рис. 19. Изображение 2129 (02.10.2008). Форма А из современного вулканического стекла западного фланга осевой рифтовой долины Срединно-Атлантического хребта (Центральная Атлантика, полигон Сьерра-Леоне).

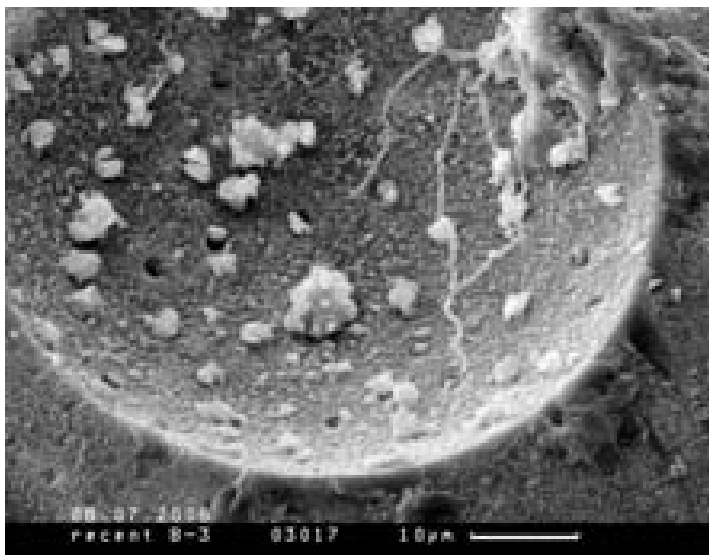


Рис. 20. Изображение 0317 (08.07.2008). Форма А из современного вулканического стекла западного фланга осевой рифтовой долины Срединно-Атлантического хребта (Центральная Атлантика, полигон Сьерра-Леоне).

клыми пластинками, иногда треугольной формы (рис. 19). В порах иногда находятся, скорее всего, коккоидные формы (диаметром 2–3 мкм) (рис. 18). Интересно, что один экземпляр (рис. 20) несет следы длинных нитчатых

микрофоссилий с диаметром около 1 мкм. Вполне вероятно, нитчатые бактерии обитали на участке породы уже после образования отпечатка, но нельзя исключить и возможности прижизненного заражения чечевичевидных форм паразитирующими нитчатыми микроорганизмами.

Подобные формы были отмечены ранее Фюрнесом и др., 2007. Однако эти исследователи сочли эти образования абиогенными – пузырьками, образованными в застывающей лаве. Однако поверхность подобных образований (форм А) орнаментирована и несет оформленные отверстия, по всей видимости, соответствующие порам. Значит, следует говорить о биогенности этих форм. Вопрос об их систематической принадлежности остается открытым. Одно практически ясно – это эвкарियोты.

ВЫВОДЫ

Итак, можно говорить о присутствии довольно разнообразного ископаемого микробного комплекса в изученных базальтовых пиллоу-лавах и их стеклах как современных, так и раннепалеопротерозойских. Таким образом, вулканогенные породы являлись благоприятной средой для развития жизни. В обоих комплексах преобладают разнообразные нитевидные формы, в то время как кокки и овальные формы, вероятно, имели подчиненное значение.

Наши исследования подтверждают, что микробы колонизировали базальтовое стекло раннедокембрийских подводных извержений, так же как при современных извержениях микробы колонизируют вулканическое стекло. Это значит, что хорошо сохранившиеся пиллоу-лавы архейских и раннепалеопротерозойских зеленокаменных поясов могут быть весьма перспективными для поиска следов древней жизни на Земле.

Авторы искренне благодарны Л.М. Герасименко, Т.Н. Герман, Е.А. Жегалло, Г.Т. Ушатинской, В.Н. Подковырову, Н. Маклохлин за ценные советы и обсуждение материала и рукописи; за помощь в работе на CAMScan-4 – А.В. Кравцеву и Л.Т. Протасевичу.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» (подпрограмма II) и поддержана грантами РФФИ №№ 14-04-00260, 12-04-00102 и научной школы НШ-3785.2014.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафьева М.М., Розанов А.Ю., Корнелл Д.* 2008. Раннепротерозойские (2.2.GA) пиллоу-лавы Южной Африки и ископаемые микроорганизмы // Тез. докл. 54 сес. Палеонтол. об-ва. С.-Пб. С. 6–7.
- Герасименко Л.М., Гончарова И.В., Жегалло Е.А.* и др. 1996. Процесс минерализации (фосфатизации) нитчатых цианобактерий // Литология и полезн. ископ. № 2. С. 208–214.

- Герасименко Л.М., Гончарова И.В., Заварзин Г.А.* и др. 1994. Динамика высвобождения и поглощения фосфора цианобактериями / Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра. Вып. 1. С. 348–353.
- Герасименко Л.М., Жегалло Е.А., Жмур С.И.* и др. 1999. Бактериальная палеонтология и исследования углистых хондритов // Палеонтол. журн. № 4. С. 103–125.
- Заварзин Г.А.* 2002. Современные бактерии и бактериальные сообщества / Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН. С. 6–35.
- Куликов В.С.* 1988. Высокомагнезиальный вулканизм раннего протерозоя (Карелия). Коматииты и высокомагнезиальные вулканиды раннего докембрия Балтийского щита. Л.: Наука. С. 20–88.
- Пуцаровский Ю.М., Сколотнев С.Г., Пейве А.А.* и др. 2004. Геология и металлогения Срединно-Атлантического хребта: 5-7^о с.ш. М.: ГЕОС. 151 с.
- Розанов А.Ю.* 2003. Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтол. журн. № 6. С. 41–49.
- Шарков Е.В., Богина М.М.* 2006. Эволюция магматизма палеопротерозоя – геология, геохимия, изотопия // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 14. № 4. С. 3–27.
- Шарков Е.В., Трубкин Н.В., Красивская И.С.* и др. 2004. Особенности строения и состава древнейшего вулканического стекла в бонинитоподобных лавах раннего палеопротерозоя южной Карелии (Россия) // Петрология. Т. 12. № 3. С. 264–280.
- Шарков Е.В., Евсеева К.А., Красивская И.С., Чистяков А.В.* 2005. Магматические системы раннепалеопротерозойской Балтийской крупной изверженной провинции кремнеземистой высокомагнезиальной (бонинитоподобной) серии // Геология и геофизика. № 9. С. 968–980.
- Шарков Е.В., Шатагин К.Н., Красивская И.С.* и др. 2008. Пиллоу лавы полигона Серра-Леоне, Срединно-Атлантический хребет, 5–7^о с.ш.: Sr-Nd Изотопная систематика, геохимия, и петрология // Петрология. Т. 16. № 4. С. 356–375.
- Astafieva M.M., Rozanov A.Yu., Cornell D.H., Hoover R.B.* 2008. Life development on the boundary lava-water (on the example of Palaeoproterozoic Ongeluk lavas of South Africa) // Proc. SPIE. V. 7097. P. 709703-1 – 709703-13.
- Astafieva M.M., Rozanov A.Yu., Sadovnikov G.N., Sapova E.V.* 2009. Fossil Bacteria from the Permian Triassic Trappean Strata of Siberia // Paleontol. J. V. 43. № 8. P. 46–54.
- Fisk M.R., Storrle-Lombardi M.C., Douglas S., Popa R.* et al. 2003. Evidence of biological activity in Hawaiian subsurface basalts // Geochem. Geophys. Geosyst. V. 4. 2003GC000387.
- Fisk M.R., Storrle-Lombardi M.C., Josef J.* 2006a. The water-igneous rock interface: potential microbial habitats on Mars // Technical Abstract Summary Digest. Part of Proc. SPIE. V. 6309. P. 176.
- Fisk M.R., Storrle-Lombardi M.C., Josef J.A.* 2006b. Aqueous Biotic and Abiotic Alteration of Silicate Rock: Evaluation of Landing Sites on Mars for Their Potential of Revealing Evidence for Life // Proc. SPIE. V. 6309. P. 630903-1 – 630903-9.

- Friedmann E.I., Koriem A.M.* 1989. Life on Mars: how it disappeared (if it was ever there) // *Adv. Space Res.* V. 9. № 6. P. 167–172.
- Furnes H., Banerjee N.R., Muehlenbachs K.* et al. 2004. Early life recorded in Archean pillow lavas // *Science.* V. 304. P. 578–581.
- Furnes H., Banerjee N.R., Staudigel H.* et al. 2007. Comparing petrographic signatures of bioalteration in recent to Mesoarchean pillow lavas: Tracing subsurface life in oceanic igneous rocks // *Precamb. Res.* V. 158. P. 156–176.
- Furnes H., Staudigel H.* 1999. Biological mediation in ocean crust alteration: how deep is the deep biosphere? // *Earth Planet Sci. Lett.* V. 166. P. 97–103.
- Lysnes K., Thorseth I.H., Steinsbu B.O.* et al. 2004. Microbial community diversity in seafloor basalts from the Arctic spreading ridges // *FEMS Microbiol. ecol.* V. 50. № 3. P. 213–230.
- McLoughlin N., Brasier M.D., Wacey D.* et al. 2007. On biogenicity criteria for endolithic microborings on Early Earth and Beyond // *Astrobiology.* V. 7. № 1. P. 10–26.
- Puchtel I.S., Haase K.M., Hofmann A.W.* et al. 1997. Petrology and geochemistry of crustally contaminated komatiitic basalts from the Vetreny Belt, southeastern Baltic Shield: Evidence for an early Proterozoic mantle plume beneath rifted Archean continental lithosphere // *Geochim. cosmochim. acta.* V. 61. № 6. P. 1205–1222.
- Puchtel I.S., Brugmann G.E., Hofmann A.W.* et al. 2001. On isotope systematics of komatiitic basalts from the Vetreny belt, Baltic Shield: evidence for a chondritic source of the 2.45 Ga plume // *Contrib. miner. petrol.* V. 140. P. 588–599.
- Rasmussen B.* 2000. Filamentous microfossils in a 3,235-million-year-old volcanogenic massive sulfide deposit // *Nature.* V. 405. P. 676–679.
- Rozanov A.Yu., Astafjeva M.M., Hoover R.B.* 2008. The Early Earth and its environments // *Proc. SPIE.* V. 7097. P. 709708-1 – 709708-15.
- Staudigel H., Furnes H.* 2004. Microbial mediation of oceanic crust alteration // *Hydrogeology of the oceanic crust.* Cambridge univ. press. P. 606–624.
- Staudigel H., Furnes H., Kelley K.* et al. 2004. The oceanic crust as bioreactor // *The subsurface biosphere at Mid-Ocean ridges, Geophys. monogr. Ser. 144.* Am. Geophys. union. P. 325–341.
- Stetter K.O.* 2006. Hyperthermophiles in the history of life // *Phil. trans. roy. soc.* V. B 361. P. 1837–1843.
- Stetter K.O., Fiala G., Huber G., Seegerer A.* 1990. Hyperthermophilic microorganisms // *FEMS Microbiol. rev.* V. 75. P. 117–124.
- Stevens T.O., McKinley J.P.* 1995. Lithoautotrophic microbial ecosystems in deep basalt aquifers // *Science.* V. 270 (5235). P. 450–454.
- Thorseth I.H., Torsvik T., Torsvik V.* et al. 2001. Keldysh-98 Scientific party, 2001. Diversity of life in ocean floor basalts // *Earth planet sci. lett.* V. 194. P. 31–37.
- Westall F., Boni L., Guerzoni E.* 1995. The experimental silicification of microorganisms // *Paleontol.* V. 38. № 3. P. 495–528.

**COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF FOSSIL MICROBES
IN VOLCANIC GLASSES FROM THE EARLY PALEOPROTEROZOIC
PILLOW LAVAS OF KARELIA AND MODERN VOLCANIC GLASSES
FROM PILLOW-LAVAS OF THE MID-ATLANTIC RIDGE**

M.M. Astafieva, E.V. Sharkov, A.V. Chistyakov, M.M. Bogina

Microbial assemblages have been identified and studied in the volcanogenic rocks from the oldest (Paleoproterozoic (2.41 Ga) basaltic pillow lavas with relicts of volcanic glass from Karelia) and in modern lavas (fresh volcanic glass in pillow lavas from underwater Mid-Atlantic Ridge). The comparison of ancient and recent microbial assemblages showed that microbes inhabited basaltic glass of Early Precambrian eruptions by the same way as modern microbes occupy volcanic glass. Hence, well preserved pillow lavas, the main component of the Archean and Paleoproterozoic greenstone belts, are promising for search for traces of ancient life on the Earth.

Key words: pillow lavas, volcanic glass, Archean, Paleoproterozoic, microbes, bacteria, cyanobacteria, eucaryotes.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И КОРРЕЛЯЦИЯ ЭДИАКАРСКИХ КОМПЛЕКСОВ АКАНТОМОРФНОЙ ПАЛИНОФЛОРЫ МИРА

Е.Ю. Голубкова, А.Б. Кузнецов

*Институт геологии и геохронологии докембрия РАН, г. Санкт-Петербург,
golubkovaeyu@mail.ru*

Проанализирован таксономический состав Эдиакарских Комплексов Акантоморфной Палинофлоры (ЭКАП), развитых в вендских (эдиакарских) отложениях мира 630–545 млн. лет назад. Уточнено стратиграфическое положение ЭКАП и проведена их корреляция с учетом опубликованных изотопно-геохронологических, Sr и C-хемостратиграфических данных. Массовое распространение акантоморфных акритарх приходится на интервал 600–580 (560) млн. лет. Существенное сокращение таксономического разнообразия ЭКАП, зафиксированное на рубеже 580 (560) млн. лет, совпадает с началом масштабного накопления карбонатов с аномально низкими значениями $\delta^{13}\text{C}$ (событие Шурам-Вонока).

Появление крупных (100–500 мкм), разнообразно орнаментированных микрофоссилий, отнесенных к ЭКАП, является значимым биологическим событием в эволюции докембрийских организмов. Эти биоты были открыты относительно недавно и все еще находятся в стадии активного изучения. Отдельные представители ЭКАП описаны из отложений эдиакария Шпицбергена (Knoll, 1992), Норвегии (Vidal, 1990) и в Индии (Tiwari, Knoll, 1994). Рассматриваемые в работе богатые, таксономически разнообразные комплексы обнаружены в эдиакарских отложениях Южного Китая (Zhang et al., 1998; Zhou et al., 2007) и Австралии (Grey, 2005), а также в вендских терригенных толщах Восточной Сибири (Волкова и др., 1980; Moczyłowska et al., 1993; Голубкова и др., 2010; Sergeev et al., 2011, Moczyłowska, Nagovitsin, 2012 и др.) и северо-востока Восточной-Европейской платформы (Vorob'eva et al., 2009). Характерный, легко узнаваемый облик, высокое таксономическое разнообразие, а также широкое географическое распространение позволяют считать эту группу биостратиграфически перспективной для ре-

шения местных, региональных и общих стратиграфических задач. Вместе с тем, высокий полиморфизм акантоморфных акритарх, несовершенство их классификации, отсутствие изотопно-геохронологических датировок для большинства местонахождений ЭКАП, а также неоднозначность в понимании объемов и границ вендской системы, существенно затрудняют корреляцию таксономически разнообразных комплексов микрофоссилий, порождая противоречивые взгляды на характер их распределения в разрезах венда и эдиакария.

На основании опубликованных ранее данных предполагалось, что ЭКАП распространены в отложениях нижней части эдиакария Международной Стратиграфической шкалы (МСШ) или нижнего венда Общей Стратиграфической шкалы (ОСШ) России (Сергеев и др., 2010 и др.). Они были обнаружены в разрезах выше ледниковых отложений эпохи Марино, завершившейся 635 млн. лет назад. Верхний предел их существования первоначально был ограничен массовым развитием эдиакарских мягкотелых организмов, которые, как предполагалось ранее, в стратотипической местности венда Восточной-Европейской платформы (ВЕП) появились с основания редкинского горизонта. Эту точку зрения разделяли и авторы настоящей работы (Голубкова и др., 2010). Вместе с тем, новые сведения, полученные в результате биостратиграфических, изотопно-хемостратиграфических и палеофациальных исследований требуют пересмотра ранее сложившихся представлений.

Наиболее древние находки ЭКАП в мире известны из нижней части формации Доушаньто провинции Янцзы Южного Китая и по присутствию наиболее характерных таксонов выделяются в ассоциацию 1 с *Tianzhushania spinosa* (рис. 1; Liu et al., 2013b). В составе биоты преобладают эндемичные *Tianzhushania* (табл. I, фиг. 1), совместно с которыми встречены единичные акантоморфиты широкого стратиграфического и географического распространения *Meghystrichosphaeridium*, морфологически близкие сибирским акантоморфитам рода *Appendisphaera*, а также *Ericiasphaera*, *Eotylotopalla*, *Knollisphaeridium*, *Pappilomembrana* (рис. 2). Высокое содержание глинистой примеси одновременно с высокой концентрацией Mn и Fe в отложениях нижней части формации Доушаньто предполагают накопление осадков в опресненном, частично изолированном от океана палеобассейне (Sawaki et al., 2010). Специфические условия, существовавшие в эдиакарском бассейне того времени, вероятно, оказали существенное влияние на формирование сообществ микроорганизмов, что нашло отражение в таксономическом составе биоты. На основе полученных изотопно-геохронологических данных, возраст отложений, содержащих первую ассоциацию микрофоссилий, может быть ограничен интервалом 630–600 млн. лет (Zhou et al., 2007; Liu et al., 2009). Карбонатные осадки этого времени характеризуются высокими положительными

значениями $\delta^{13}\text{C}$ до +6 ‰ (EP1, Sawaki et al., 2010) и отношением $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ 0.7068–0.7078 (Кузнецов и др., 2003, 2006; Sawaki et al., 2010; Kuznetsov et al., 2013).

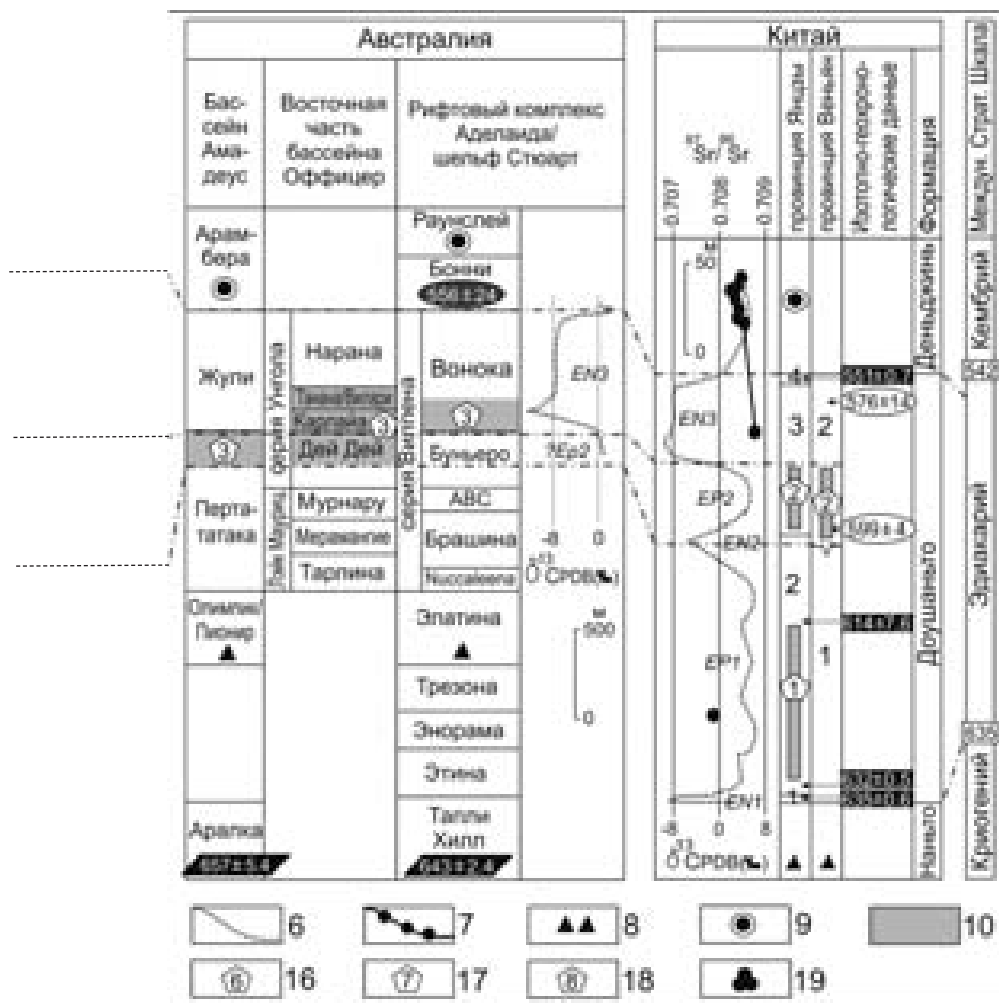
Представители второй ассоциации с *Tanarium anozus* – *Tanarium conoideum* обнаружены в верхней части формации Доушаньто провинций Янцзы и Веньян Южного Китая (рис. 1; Zhou et al., 2007; Yin et al., 2011; Liu et al., 2013а, 2013б). На фоне проходящих снизу таксонов, отмечается появление большого количества разнообразных по морфологии форм, имеющих широкое распространение в составе эдиакарских биот мира (рис. 2; табл. I, фиг. 2, 3).

Находки акантоморфных микрофоссилий второй ассоциации выявлены в доломитах с высокими положительными значениями $\delta^{13}\text{C}$ от +3 ‰ до +6 ‰ (EP2, Zhou et al., 2007) и минимальным отношением $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ в измененном доломите 0.70805. Эти отложения перекрываются карбонатными толщами с низкими отрицательными значениями $\delta^{13}\text{C}$, варьирующими от –9 ‰ до –7 ‰ (EN3, Sawaki et al., 2010) и отношением $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ в трех слабоизмененных известняках – 0.70891–0.70903.

Крупный отрицательный экскурс $\delta^{13}\text{C}$, зафиксированный в верхней части формации Доушаньто, относят к так называемому «С-событию Шурам-Вонока». Карбонатные отложения с низкими (до –10‰) значениями $\delta^{13}\text{C}$ обнаружены в нескольких эдиакарских (вендских) разрезах мира: формация Шурам (Оман, Burns et al., 1994; Le Guerroué et al., 2006), формация Вонока (Австралия, Walter et al., 2000), формация Бушманнсклиппе (Намибия, Saylor et al., 1998), токурская свита (Учуро-Майский регион Восточной Сибири, Семихатов и др., 2004), торгинская, никольская и ченчинская свиты (Патомский район Восточной Сибири, Покровский и др., 2006; Melezhik et al., 2009). Широкое географическое распространение отложений с отрицательными значениями $\delta^{13}\text{C}$ позволило некоторым исследователям связать его с глобальным океаническим событием (Fike et al., 2006; Melezhik et al., 2009).

Возрастные рамки С-события Шурам-Вонока точно пока не установлены. Карбонатные отложения Омана с отрицательным экскурсом $\delta^{13}\text{C}$ условно ограничены интервалом 580–550 млн. лет (Fike et al., 2006; Le Guerroué et al., 2006). В Учуро-Майском регионе Сибири эти карбонаты древнее 553±23 млн. лет (Семихатов и др., 2003, 2004), а в Байкало-Патомском регионе они обнаружены в жуинской серии (Покровский и др., 2006), которая согласно региональной корреляции моложе улунтуйской свиты с возрастом известняков 560±30 млн. лет (Kuznetsov et al., 2013).

В Южном Китае верхняя граница события Шурам-Вонока строго ограничена U-Pb возрастом циркона из кровли формации Доушаньто – 551±0.7 млн. лет (Condon et al., 2005), тогда как нижняя граница оценена лишь условно – 575 млн. лет (Sawaki et al., 2010). Отношение $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ в карбонатных породах с отрицательными значениями $\delta^{13}\text{C}$ варьирует обычно



с *Appendisphaera tenuis* – *Talakania obscura* – *Tanarium conoideum*; 17 – ассоциация 7 с *Alicesphaeridium medusoideum* – *Weissella grandistella*; 18 – обедненная ассоциация 8 с *Tanarium conoideum*; 19 – колониальные организмы *Beltanenelloides sorichevae*; сокращения: ОСШ – общая стратиграфическая шкала России; РСШ – Региональная стратиграфическая шкала, МСШ – местная стратиграфическая шкала; ВЕП – Восточно-Европейская платформа; ВРСП – внутренние районы Сибирской платформы; ИП – Иркутское Прибайкалье; ЮП – Южное Прибайкалье; УП – уринское поднятие; Dg – джемкуканская свита; Sr – сералахская свита; Тп – тинновская свита.

мнению, еще требует подтверждения, так как не ясны критерии выбора и оценки сохранности использованного геохронометра. Более того, Re-Os датировка вступает в противоречие с полученным ранее Pb-Pb возрастом фосфоритов, отобранных стратиграфически ниже пачки черных сланцев (576±14 млн. лет, Chen et al., 2004).

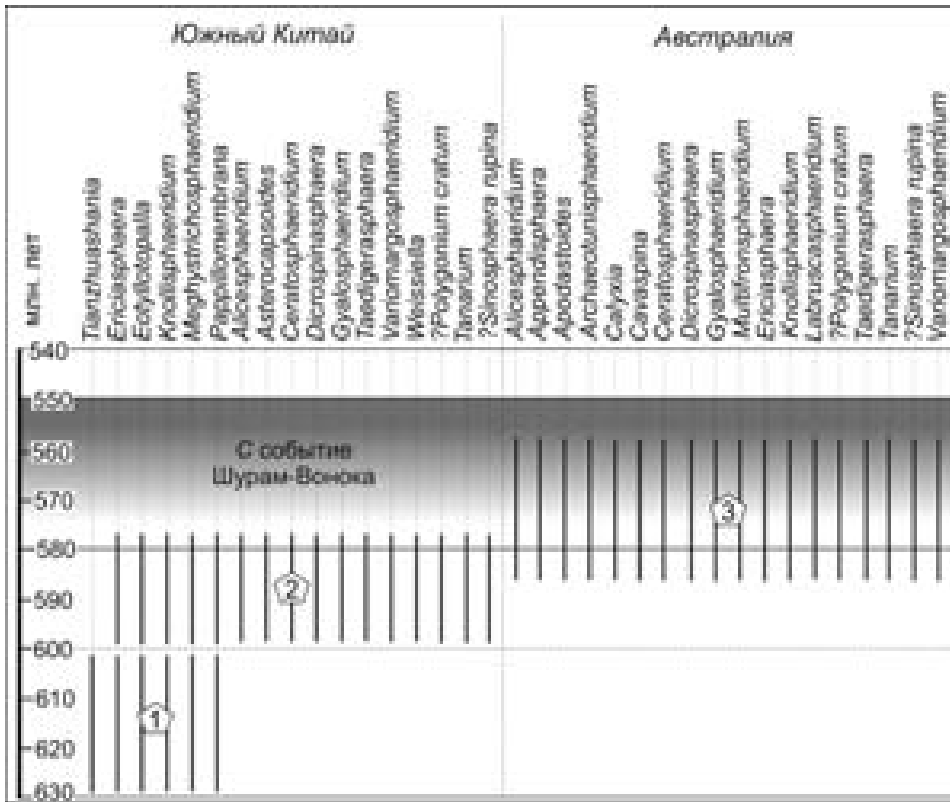
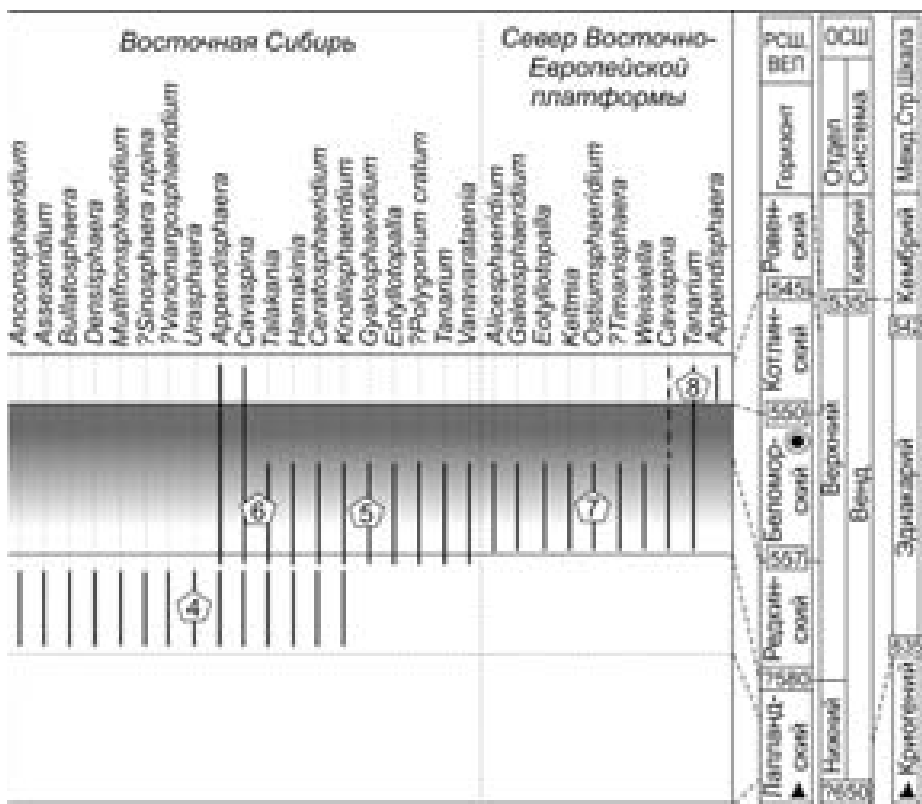


Рис. 2. Стратиграфический диапазон распространения характерных таксонов ЭКАП в вендских (эдиакарских) отложениях мира. Условные обозначения приведены на рис. 1.

Суммируя имеющиеся изотопно-геохронологические данные и привлекая С- и Sr-изотопные характеристики ($\delta^{13}\text{C}=5\pm 0.8\text{‰}$ и $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}<0.7080$), можно предположить, что накопление карбонатов средней части формации Доушаньто, содержащих вторую ассоциацию микрофоссилий, происходило 600–580(560) млн. лет назад.

Наиболее богатая, третья ассоциация выявлена в отложениях формаций Пертататака, Дей Дей, Карлайя, Танана и Вонока внутренних бассейнов Австралии (Grey, 2005; Grey, Calver, 2007; Willman, Moczyłowska, 2008). Представители акантоморфных акритарх обнаружены в разных структурно-фациальных районах (рис. 1), что существенно затрудняет корреляцию фоссилиеносных отложений и, как следствие, приводит к неоднозначности в понимании стратиграфических объемов установленных здесь комплексных акритарховых зон (Grey, Calver, 2007; Голубкова и др., 2010). По таксономическому составу австралийские биоты наиболее близки второй ассоциации Южного Китая, что подтверждается присутствием общих родов:



Alicesphaeridium, *Ceratosphaeridium*, *Dicrospinasphaera* (табл. I, фиг. 5), *Gyalosphaeridium*, *Taedigerasphaera*, *?Polygonium cratum*, *?Sinosphaera rupina*, *Tanarium* (табл. I, фиг. 4), *Variomargosphaeridium* (табл. I, фиг. 6) (рис. 2). На основе опубликованных изотопно-геохронологических данных, возраст отложений, содержащих ЭКАП, может быть оценен в широких пределах, от 640 до 560 млн. лет (см. обзор Голубкова и др., 2010). Распространение акантоморфных микрофоссилий отвечает отложениям, охарактеризованным самой верхней частью положительного (?EP2) и нижней частью отрицательного (EN3; событие Шурам-Вонока) экскурсами $\delta^{13}\text{C}$, а также отношениями $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ от 0.70796 до 0.70888 (Walter et al., 2000), что ограничивает диапазон существования австралийских биот интервалом 600–560 млн. лет. Предполагается, что австралийские комплексы занимают более высокую стратиграфическую позицию, в сравнении со второй китайской ассоциацией.

Четвертая ассоциация с *Ancorosphaeridium magnum* – *Tanarium anozus* обнаружена в аргиллитах уринской свиты дальнетайгинской серии Патомского нагорья Восточной Сибири (рис. 1; Голубкова и др., 2010; Sergeev et al., 2011; Moczyłowska, Nagovitsin, 2012). Уринская биота характеризуется смешанным составом, включающим рода и виды широкого географического распространения: *Appendisphaera*, *Bullatosphaera*, *Cavaspina*, *Ceratosphaeridium*, *Eotyllopalla minorosphaera* (= *Eotyllopalla strobilata*; Sergeev et al., 2011) (табл. II, фиг. 5), *Knollisphaeridium*, *?Sinosphaera rupina*, *Tanarium* (табл. II, фиг. 3, 4), а также эндемичные: *Ancorosphaeridium* (табл. II, фиг. 1), *Asseseridium*, *Densisphaera*, *Multifronsphaeridium ramosum*, *Urasphaera*, *?Variomargosphaeridium floridum* (табл. II, фиг. 2) (рис. 2). По таксономическому составу четвертая ассоциация наиболее близка австралийской и второй китайской комплексам (рис. 2). Присутствие тиллитов, а также С- и Sr-изотопные характеристики позволяют коррелировать самую нижнюю часть дальнетайгинской серии с ледниковыми отложениями Няньто и базальными горизонтами формации Доушаньто (EN1) Китая (Покровский и др., 2006). Относительно ОСШ России этот интервал разреза, скорее всего, отвечает нижнему венду. Выше по разрезу, в алевролитах баракунской свиты, обнаружены отпечатки колониальных организмов *Beltananelloides sorichevae* Sok., находки которых известны из отложений редкинского горизонта верхнего венда ВЕП и ряда местонахождений верхней части эдиакария (Леонов, Рудько, 2012). Большая верхняя часть дальнетайгинской серии по С- и Sr-изотопным данным сопоставляется с нижней и средней пачками формации Доушаньто (EP1 и EP2) и известняками улунтуйской свиты Прибайкалья, Pb-Pb возраст которых равен 560±30 млн. лет (Kuznetsov et al., 2013). Жуинская серия, перекрывающая дальнетайгинскую серию, содержит карбонаты с низкими отрицательными значениями δ¹³C, что предполагает их формирование в поздневендское время, во время события Шурам-Вонока (EN3). Таким образом, возраст отложений уринской свиты попадает в интервал 600–580(560) млн. лет, что, скорее всего, отвечает переходным отложениям нижнего – верхнего (редкинский горизонт, ВЕП) венда (Гражданкин, 2011).

Пятая, обедненная ассоциация с *Cavaspina acuminata* – *Talakania obscura* обнаружена в терригенных породах торгинской свиты юга Березовской впадины Сибирской платформы (табл. IV, фиг. 6; Колосова, 1991; Голубкова и др., 2010). Нижняя часть свиты, содержащая представителей ЭКАП, охарактеризована положительными значениями δ¹³C +5‰, а верхняя часть – отрицательными значениями δ¹³C до –10 ‰ и высокими отношениями ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr – 0.7080–0.7082 (Покровский и др., 2006; Melezhik et al., 2009). Сравнивая эти значения с аналогичными характеристиками формации Доушаньто можно предположить, что отложения торгинской свиты отвечают концу фазы EP2 и фазе EN3. Таким образом, накопление отложе-

ний средней-верхней части свиты происходило 580(560)–550 млн. лет назад и, соответственно, верхний предел распространения торгинской биоты совпадает с начальными этапами события Шурам-Вонока и ограничен рубежом 580(560) млн. лет.

Микробиоты непского типа, выделенные в шестую ассоциацию с *Appendisphaera tenuis* – *Tanarium conoideum* – *Talakania obscura*, широко распространены в отложениях непской, паршинской, курсовской, харьстанской свитах непского горизонта внутренних районов Сибирской платформы (рис. 1; Рудаевская, 1989; Moczyłowska et al., 1993; Голубкова и др., 2010 и др.). В составе ассоциации доминируют микрофоссилии широкого географического распространения *Appendisphaera* (табл. III, фиг. 3), *Cavaspina*, *Tanarium* (табл. III, фиг. 1, 2) и эндемичные, не известные за пределами Сибирской платформы *Talakania*, *Hamakinia* (табл. IV, фиг. 2–4). По таксономическому составу непские комплексы сопоставляются с торгинской биотой. В последней обобщающей монографии по Сибирской платформе отложения непского горизонта отнесены к нижнему венду (Стратиграфия нефтегазоносных..., 2005). Вышележащие карбонатные толщи тирского горизонта охарактеризованы эдиакарскими мягкотелыми организмами. В стратотипических разрезах венда ВЕП тирскому горизонту, скорее всего, соответствует беломорский горизонт (557–550 млн. лет), выделенный по массовому распространению мягкотелых организмов (Гражданкин, 2011). Таким образом, возраст отложений непского горизонта может отвечать нижнему – верхнему (в объеме редкинского горизонта ВЕП) венду. Возрастной интервал распространения непской ассоциации строго не установлен, но близок рубежу 560 млн. лет.

Отдельные представители акантоморфных микрофоссилий, первоначально ошибочно отнесенные к разным видам кембрийского рода *Baltisphaeridium*, обнаружены в отложениях даниловского горизонта верхнего венда юга Непско-Ботуобинской антеклизы (Волкова и др., 1980; Рудаевская, 1980; Вендская система..., 1985). Эти формы, судя по приведенным фотоизображениям, могут быть сопоставлены с вендскими таксонами *Cavaspina acuminata* и *Appendisphaera* sp. Таким образом, можно предположить, что единичные представители акантоморфных акритарх продолжили свое существование до конца позднего венда.

Седьмая ассоциация с *Alicesphaeridium medusoideum* – *Weissiella grandistella* выделена в верхней части вычегодской свиты скв. Кельтменская-1 Мезенской синеклизы Европейского севера России (рис. 1; Vorob'eva et al., 2009). Кельтменская биота отличается присутствием таксонов широкого географического распространения *Alicesphaeridium* (табл. IV, фиг. 5), *Bullatosphaera*, *Eotyllotopalla minorosphaera*, *Cavaspina* af. *C. acuminata*, *Weissiella*, *Timanisphaera* (= *Pulvinosphaeridium antiquum* Pašk.; Пашкявичене, 1980), *Tanarium* и эндемичных *Galeasphaeridium*, *Keltmia*,

Ostiumphaeridium (рис. 2). Высказанное ранее предположение о ранневендском возрасте кельтменской биоты (Vogob'eva et al., 2009) вступает в противоречие с палеофациальными исследованиями, на основании которых отложения, отнесенные к вычегодской свите (инт. 2790–2309 м), выделены в усть-пинежскую свиту редкинского горизонта верхнего венда (Гражданкин, в ст. Подковыров и др., 2011). Последняя точка зрения, на наш взгляд, является более убедительной, так как находки отдельных представителей ЭКАП, обнаружены недавно в верхневендских отложениях скв. Кельтминская-1 (описываемая ниже ассоциация 8), даниловском горизонте Непско-Ботуобинской антеклизы Восточной Сибири (Волкова и др., 1980 и др.) и ?верхневендских – нижнекембрийских фосфоритах хубсугульской серии Монголии (Демиденко и др., 2003; Флора фанерозоя, 2009).

Восьмая, обедненная ассоциация с *Tanarium conoideum* впервые установлена нами в терригенных породах верхней части мезенской свиты (инт. 1832–1376 м) скв. Кельтменская-1. В ассоциации с транзитными микрофоссилиями обнаружены единичные акантоморфиты *Tanarium conoideum* (табл. IV, фиг. 7), *T. sp.*, *Appendisphaera tenuis* (табл. II, фиг. 8), *A. sp.*, ?*Cavaspina sp.*, а также ряд форм неясной таксономической принадлежности. Согласно предложенной региональной стратиграфической схеме расчленения верхневендских отложений ВЕП (Гражданкин, 2011), которая, на наш взгляд, является более детальной и обоснованной по сравнению с официально принятой, отложения нижней части мезенской свиты скв. Кельтменская-1 (инт. 2309–1725 м) отвечают беломорскому горизонту (557–550 млн. лет), охарактеризованному эдиакарскими мягкотелыми организмами, а верхняя ее часть в интервале 1725–1330 м сопоставляется с котлинским горизонтом (550–545 млн. лет) (рис. 1; Гражданкин, в ст. Подковыров и др., 2011). Согласно такой корреляции, распространение восьмой ассоциации может быть ограничено интервалом 557–545 млн. лет.

Завершая обзор оригинальных и опубликованных данных, можно с уверенностью заключить, что разнообразные представители ЭКАП присутствовали в вендских (эдиакарских) отложениях в широком возрастном интервале от 630 до 545 млн. лет. Расцвет акантоморфных микрофоссилий пришелся на 600–580(560) млн. лет, что соответствует средней части эдиакария МСШ или переходным отложениям нижнего – верхнего (редкинский горизонт ВЕП) венда ОСШ России. В составах биот отмечается появление большого количества новых морфотипов, в том числе форм с фуркатными, а также имеющими дополнительные скульптурные элементы выростами. Возрастные ограничения для наиболее «продвинутых» в эволюционном плане ассоциаций пока строго не определены. Однако предполагается, что австралийская, торгинская, непская и кельтменская биоты являются более молодыми в сравнении с уринской и второй китайской комплексами. Массовое, но постепенное вымирание акантоморфит очевидно произошло

около 580(560) млн. лет назад и совпало с глобальным С-событием Шуррам-Вонока. Верхняя граница этого события отвечает рубежу в 550 млн. лет, а нижняя – в разных регионах определяется в пределах 580–560 млн. лет. Отдельные, морфологически просто устроенные акантоморфиты, очевидно обладавшие высокой адаптивной способностью, продолжили свое существование до конца верхнего венда и, возможно, исчезли полностью в раннем кембрии.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы № 28 Президиума РАН и проектов РФФИ (№№ 11-05-00813 и 13-05-01059).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вендская система. 1985. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 1. Палеонтология / Отв. ред. Б.С. Соколов, М.А. Федонкин. М.: Наука. 224 с.
- Волкова Н.А., Кирьянов В.В., Пятилетов В.Г. и др. 1980. Микрофоссилии верхнего докембрия Сибирской платформы // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 1. С. 23–29.
- Голубкова Е.Ю., Раевская Е.Г., Кузнецов А.Б. 2010. Нижневендские комплексы микрофоссилий Восточной Сибири в решении стратиграфических проблем региона // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 18. № 4. С. 3–27.
- Гражданкин Д.В. 2011. Хроностратиграфия верхнего венда (на примере разрезов Северо-Восточной окраины Восточно-Европейской платформы и Западного склона Среднего Урала). Автореф. дис. докт. геол.-мин. наук. Новосибирск. 32 с.
- Демиденко Ю.Е., Жегалло Е.А., Пархаев П.Ю., Шувалова Ю.В. 2003. О возрасте фосфоритов хубсугульского бассейна (Монголия) // Докл. АН. Т. 389. № 4. С. 501–505.
- Колосова С.П. 1991. Позднедокембрийские шиповатые микрофоссилии востока Сибирской платформы // Альгология. Т. 1. № 2. С. 53–58.
- Кузнецов А.Б., Семихатов М.А., Горохов И.М. и др. 2003. Изотопный состав Sr в карбонатных породах каратавской серии Южного Урала и стандартная кривая вариаций отношения $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ в позднерифейском океане // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 11. № 5. С. 3–39.
- Кузнецов А.Б., Семихатов М.А., Маслов А.В. и др. 2006. Sr- и C-изотопная хемотратиграфия типового разреза верхнего рифея (Южный Урал): новые данные // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 14. № 6. С. 25–53.
- Леонов М.В., Рудько С.В. 2012. Находка вендских фоссилий в отложениях дальнетайгинской серии Патомского нагорья // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 20. № 5. С. 96–99.
- Пашкявичене Л.Т. 1980. Акритархи пограничных отложений венда и кембрия запада Восточно-Европейской платформы // М.: Наука. 76 с.

- Подковыров В.Н., Гражданкин Д.В., Маслов А.В.* 2011. Литогеохимия тонкозернистых обломочных пород венда южной части Вычегодского прогиба // Литол. полезн. ископ. № 5. С. 484–504.
- Покровский Б.Г., Мележик В.А., Буякайте М.И.* 2006. Изотопный состав С, О, Sr и S в позднедокембрийских отложениях Патомского комплекса, Центральная Сибирь. Сообщение 1. Результаты, изотопная стратиграфия и проблемы датирования // Литол. полезн. ископ. № 5. С. 505–530.
- Рудавская В.А.* 1980. Акритархи нефтегазоносных горизонтов и нефтей позднего докембрия Восточной Сибири / Ред. Н.А. Тимошина. Микрофоссилии в нефтяной геологии. Л.: ВНИГРИ. С. 130–142.
- Рудавская В.А., Васильева Н.И.* 1989. Талсинский комплекс акритарх Непско-Ботубинской антеклизы // Фитостратиграфия и морфология спор древних растений нефтегазоносных провинций СССР. Л.: ВНИГРИ. С. 5–11.
- Семихатов М.А., Кузнецов А.Б., Подковыров В.Н.* и др. 2004. Юдомский комплекс стратотипической местности: С-изотопные хемостратиграфические корреляции и соотношение с вендом // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 12. № 5. С. 3–29.
- Семихатов М.А., Овчинникова Г.В., Горохов И.М.* и др. 2003. Pb-Pb изохронный возраст и Sr-изотопная характеристика верхне-юдомских карбонатных отложений (венд Юдомо-Майского прогиба, Восточная Сибирь) // Докл. АН. Т. 393. № 1. С. 83–87.
- Сергеев В.Н., Семихатов М.А., Федонкин М.А., Воробьева Н.Г.* 2010. Основные этапы развития докембрийского органического мира: Сообщение 2. Поздний протерозой // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 18. № 6. С. 3–34.
- Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. 2005. Рифей и венд Сибирской платформы и ее складчатого обрамления / Ред. А.Е. Конторович. Новосибирск: Гео. 432 с.
- Флора фанерозоя. 2009. Палеонтология Монголии / Отв. ред. М.В. Дуранте, Н.М. Макулбеков. М.: ГЕОС. 356 с.
- Burns S.J., Handenschild U., Matter A.* 1994. The strontium isotopic composition of carbonates from the late Precambrian (~560-540 Ma) Huqf Group of Oman // Chem. geol. V. 111. № 1/4. P. 269–282.
- Chen D.F., Dong W.Q., Zhu B.Q., Chen X.P.* 2004. Pb-Pb ages of Neoproterozoic Douchantuo phosphorites in South China: constraints on early metazoan evolution and glaciation events // Precambrian res. V. 132. № 1/2. P. 123–132.
- Condon D., Zhu M., Bowring S.* et al. 2005. U–Pb ages from the Neoproterozoic Doushantuo Formation, China // Science. V. 308. P. 95–98.
- Fike D.A., Grotzinger J.P., Pratt L.M., Summons R.E.* 2006. Oxidation of the Ediacaran ocean // Nature. V. 444. P. 744–747.
- Grey K.* 2005. Ediacarian palynology of Australia // Mem. assoc. Austral. palaeontol. V. 31. 439 p.

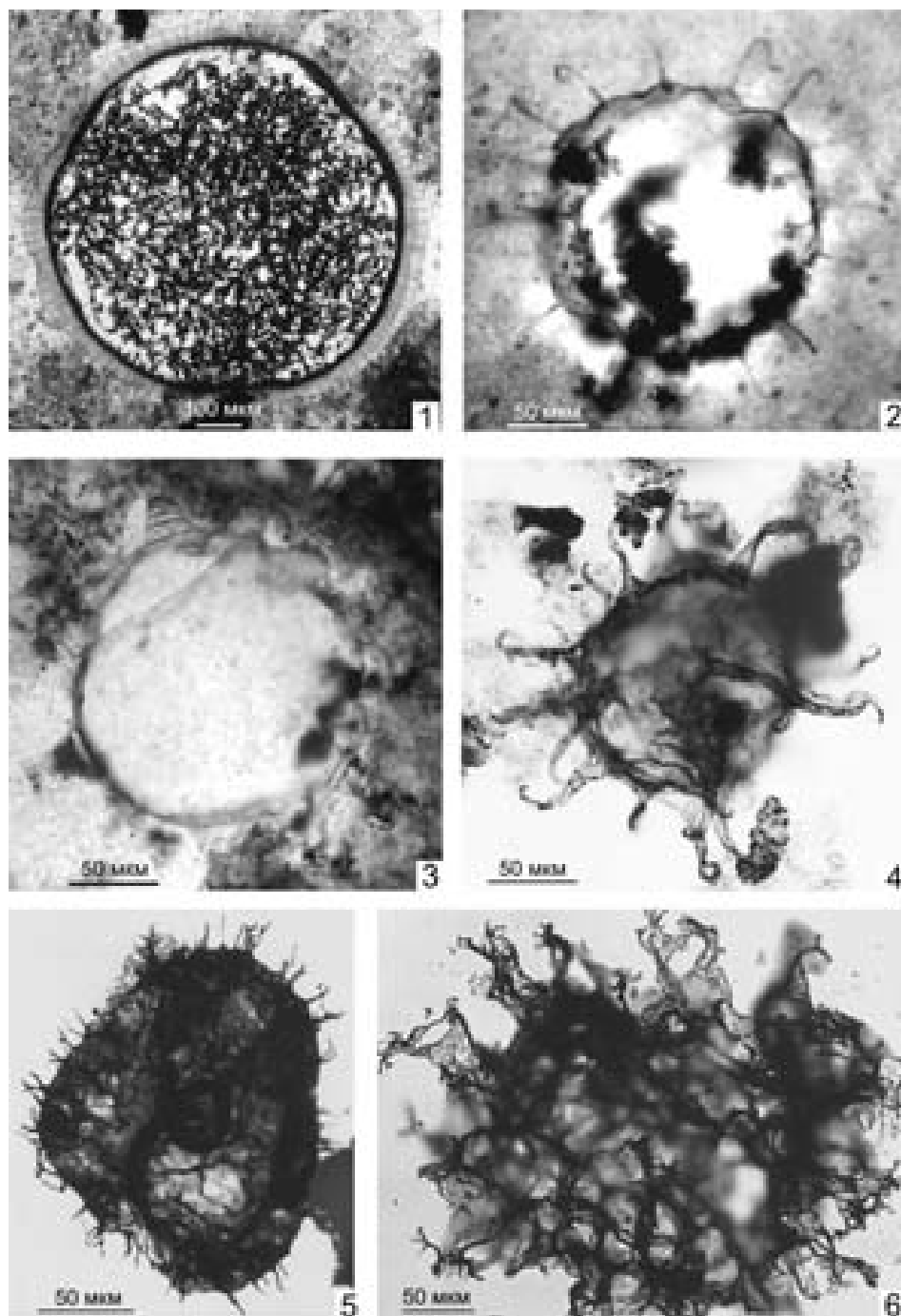
- Grey K., Calver C.R. 2007. Correlating the Ediacaran of Australia / Eds P. Vickers-Rich, P. Komarower. The Rise and Fall of the Ediacaran Biota. J. geol. soc. London. Spec. publ. V. 286. P. 115–135.
- Knoll A.H. 1992. Microfossils in metasedimentary cherts of the Scotia Group, Prins Karl Forland, western Svalbard // *Palaeontology*. V. 35. P. 751–774.
- Kuznetsov A.B., Ovchinnikova G.V., Gorokhov I.M. et al. 2013. Age constraints on the Neoproterozoic Baikal Group from combined Sr isotopes and Pb-Pb dating of carbonates from the Baikal type section, southeastern Siberia // *J. Asian earth sci.* V. 62. P. 51–66.
- Le Guerroué E., Allen P.A., Cozz A. et al. 2006. 50 Myr recovery from the largest negative $\delta^{13}\text{C}$ excursion in the Ediacaran ocean // *Terra nova*. V. 18. P. 147–153.
- Liu P., Yin C., Gao L. et al. 2009. New material of microfossils from the Ediacaran Doushauntuo Formation in the Zhangcunping area, Yichang, Hubei Province and its zircon SHRIMP U-Pb age // *Bull. Chines Sci.* V. 54. № 6. P. 1058–1064.
- Liu P., Yin C., Chen S. et al. 2013a. Discovery of Ceratosphaeridium (Acritarcha) from the Ediacaran Doushantuo Formation in Yangtze Gorges, South China and its biostratigraphic implication // *Bull. Geoscience*. V. 87. № 1. P. 195–200.
- Liu P., Yin C., Chen S. et al. 2013b. **The biostratigraphic succession of acantomorphic acritarchs of the Ediacaran Doushantuo Formation in Yangtze Gorges, South China and its biostratigraphic correlation with Australia** // *Precambrian res.* V. 225. P. 29–43.
- Melezhik V.A., Pokrovsky B.G., Fallick A.E. et al. 2009. Constrain on $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ of Late Ediacaran seawater: insight from high-Sr Siberian limestones // *J. geol. soc. London*. V. 166. № 1. P. 183–191.
- Moczydlowska M., Vidal G., Rudavskaya V.A. 1993. Neoproterozoic (Vendian) phytoplankton from the Siberian Platform, Yakutia // *Palaeontology*. V. 36. P. 495–521.
- Moczydlowska M., Nagovitsin K. 2012. Ediacaran radiation of organic-walled microbioita recorded in the Ura Formation, pattom Uplift, East Siberian // *Precambrian res.* V. 198–199. P. 1–24.
- Sawaki Y., Ohno T., Tahata T. et al. 2010. The Ediacaran radiogenic Sr isotop excursion in the Doushauntuo Formation in the Three Gorges area, South Cnina // *Precambrian res.* V. 176. P. 46–64.
- Saylor B.Z., Kaufman A.J., Grotzinger J.P., Urban F. 1998. **A Composite reference section for terminal Proterozoic strata of southern Namibia** // *J. sedim. res.* V. 68. № 6. P. 1223–1235.
- Sergeev V.N., Knoll A.N., Borob'eva N.G. 2011. Ediacaran microfossils from the Ura Formation, Baikal-Patom Uplift, Siberian: taxonomy and biostratigraphic significance // *J. Palaeont.* V. 15. № 5. P. 987–1011.
- Tiwari M., Knoll A.H. 1994. Large acanthomorphic acritarchs from the Infrakrol Formation of the Lesser Himalaya and their stratigraphic significance // *J. Himalayan geol.* V. 5. P. 193–201.
- Vidal G. 1990. Giant acanthomorph acritarchs from the Upper Proterozoic in Southern Norway // *Palaeontology*. V. 33. P. 287–298.

- Vorob'eva N.G., Sergeev V.N., Knoll A.N.* 2009. Neoproterozoic microfossils from the North-eastern margin of the East European Platform // *J. palaeont.* V. 83. № 2. P. 161–196.
- Walter M.R., Veevers J.J., Calver C.R.* et al. 2000. Dating the 840–544 Ma interval by isotopes of strontium, carbon and sulfur in seawater, and some interpretative models // *Precambrian res.* V. 100. № 1–4. P. 371–433.
- Willman S., Moczyłowska M.* 2008. Ediacaran acritarch biota from the Giles 1 drillhole, Officer Basin, Australia, and its potential for biostratigraphic correlation // *Precambrian res.* V. 162. P. 498–530.
- Yin C., Liu P., Awramik S.M.* et al. 2011. Acanthomorph Biostratigraphic Succession of the Ediacaran Doushauntuo Formation in the East Yangtze Gorges, South China // *Acta Geologica Sinica.* V. 85. № 2. P. 283–295.
- Zhou C., Xie G., Kathleen M.* et al. 2007. The diversification and extinction of Doushauntuo-Pertatataka acritarchs in South China: causes and biostratigraphic significance // *J. geol.* V. 42. P. 229–262.
- Zhu B., Becker H., Jiang S.-Y.* et al. 2013. Re–Os geochronology of black shales from the Neoproterozoic Doushauntuo Formation, Yangtze platform, South China // *Precambrian res.* V. 225. P. 67–76.

Объяснение таблицы I

Фиг. 1–3. Южный Китай, формация Доушаньто, эдиакарий (Liu et al., 2013б). Фиг. 1 - *Tianzhuashania spinosa* Yin, Liu, ассоциация 1 с *Tianzhuashania spinosa*. Фиг. 2, 3 - ассоциация 2 с *Tanarium anozus* – *Tanarium conoideum*; 2 - *Tanarium anozus* Willman, Moczyłowska; 3 - *Weissiella grandistella* Vorob'eva, Sergeev, Knoll. Фиг. 4–6. Австралия, ассоциация 3, формации Пертататака, Танана, эдиакарий (Grey, 2005); 4 - *Tanarium conoideum* (Kolossova) emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya; 5 - *Dicrospinasphaera virgata* Grey; 6 - *Variomargosphaeridium litoschum* Zang in Zang et Walter.

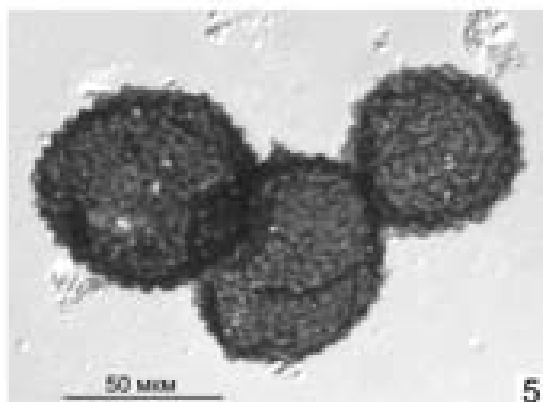
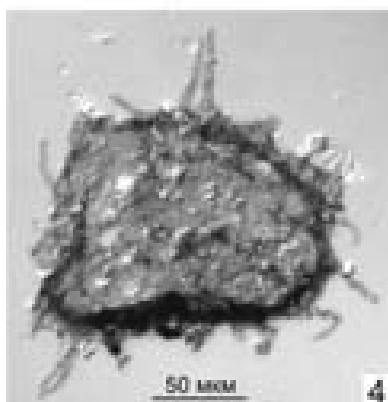
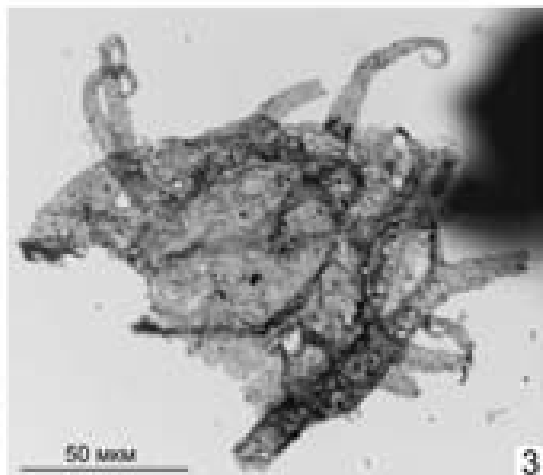
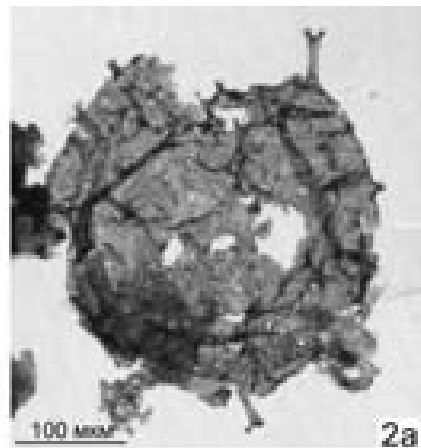
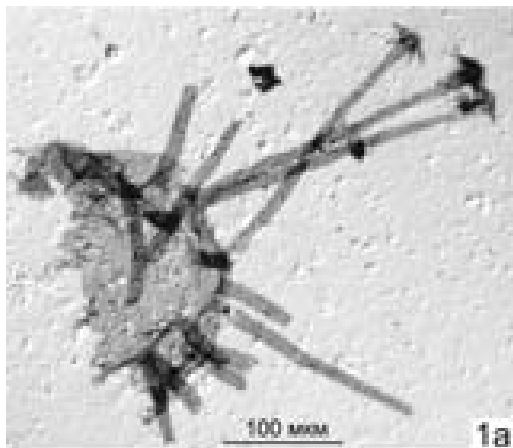
Таблица I



Объяснение таблицы II

Фиг. 1–5. Восточная Сибирь, Патомское нагорье, р. Ура, уринская свита, венд, ассоциация 4 с *Ancorosphaeridium magnum* - *Tanarium anozus*; 1 - *Ancorosphaeridium magnum* Sergeev, Knoll, Vorob'eva, обр. 984-10, пр. 10/15; 2 - ?*Variomargosphaeridium floridum* Moczyłowska et Nagovitsin, обр. 984-7, пр. 7/25; 3 - *Tanarium conoideum* (Kolosova) emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, обр. 984-7, пр. 7/27; 4 – *Tanarium anozos* Willman et Moczyłowska, обр. 984-7, пр. 7/17; 5 - *Eotyllotopalla minorosphaera* Vorob'eva, Sergeev et Knoll, обр. 984-6, пр. 6/13.

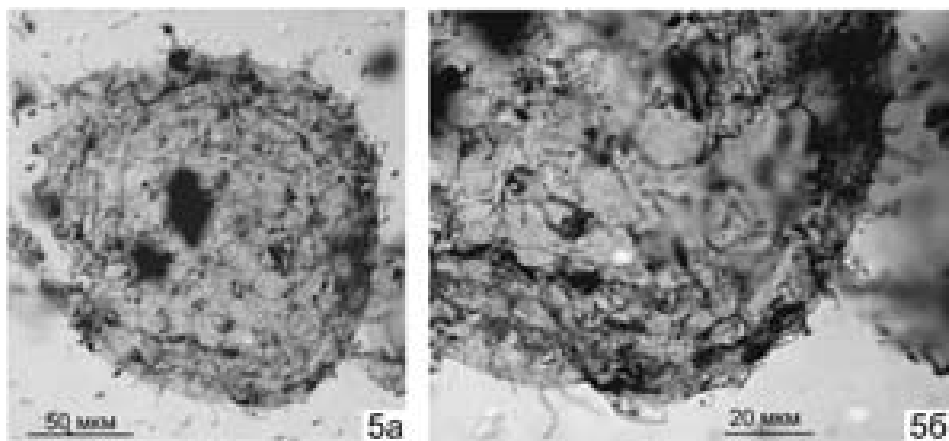
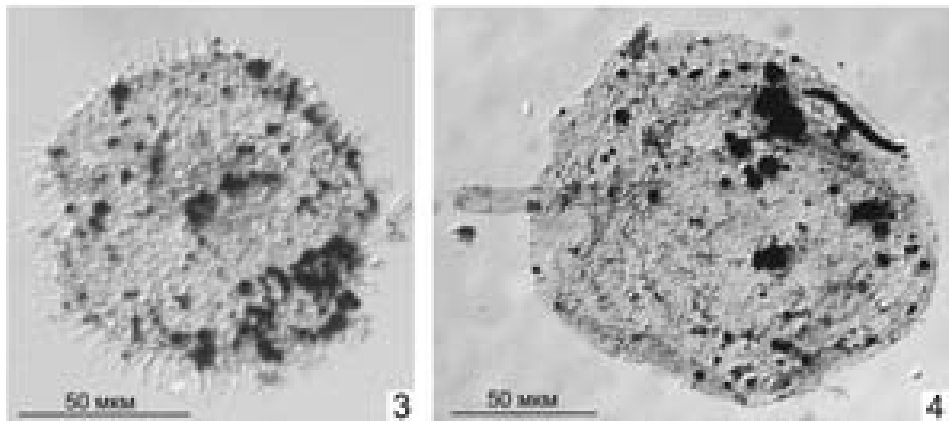
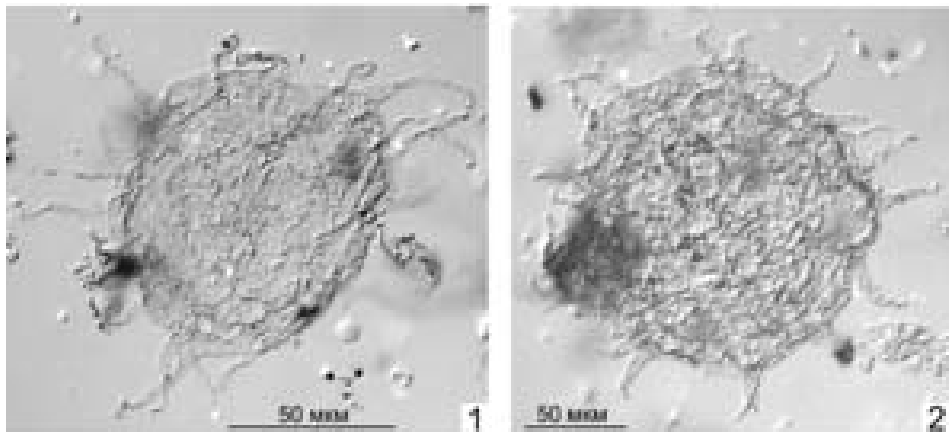
Таблица II



Объяснение таблицы III

Фиг. 1–5. Восточная Сибирь, венд, ассоциация 6 с *Appendisphaera tenuis* - *Talakania obscura* - *Tanarium conoideum*. Фиг. 1-2 - Сюгджерская седловина, ?непский горизонт, скв. Дюданская – 2910, гл. 3414,9–3420,3 м, обр. 16, пр. 3758/1; 1 - *Tanarium conoideum* (Kolossova) emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya; 2 - *Tanarium anozos* Willman, Moczyłowska. Фиг. 3-5. Непско-Ботуобинская антеклиза, непский горизонт, паршинская свита. Фиг. 3, 4 - скв. Западная 741, гл. 1820 м, обр. 12; 3 - *Appendisphaera tenuis* Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, пр. 12/4; 4 - *Ceratosphaeridium glaberosum* Grey, пр. 12/23; 5 – *Gyalosphaeridium pulchrum* Zang in Zang and Walter, emend. Grey, скв. Центрально-Талаканская-848, гл. 1572,5-1562,5 м, обр. 22, пр. 3766/2.

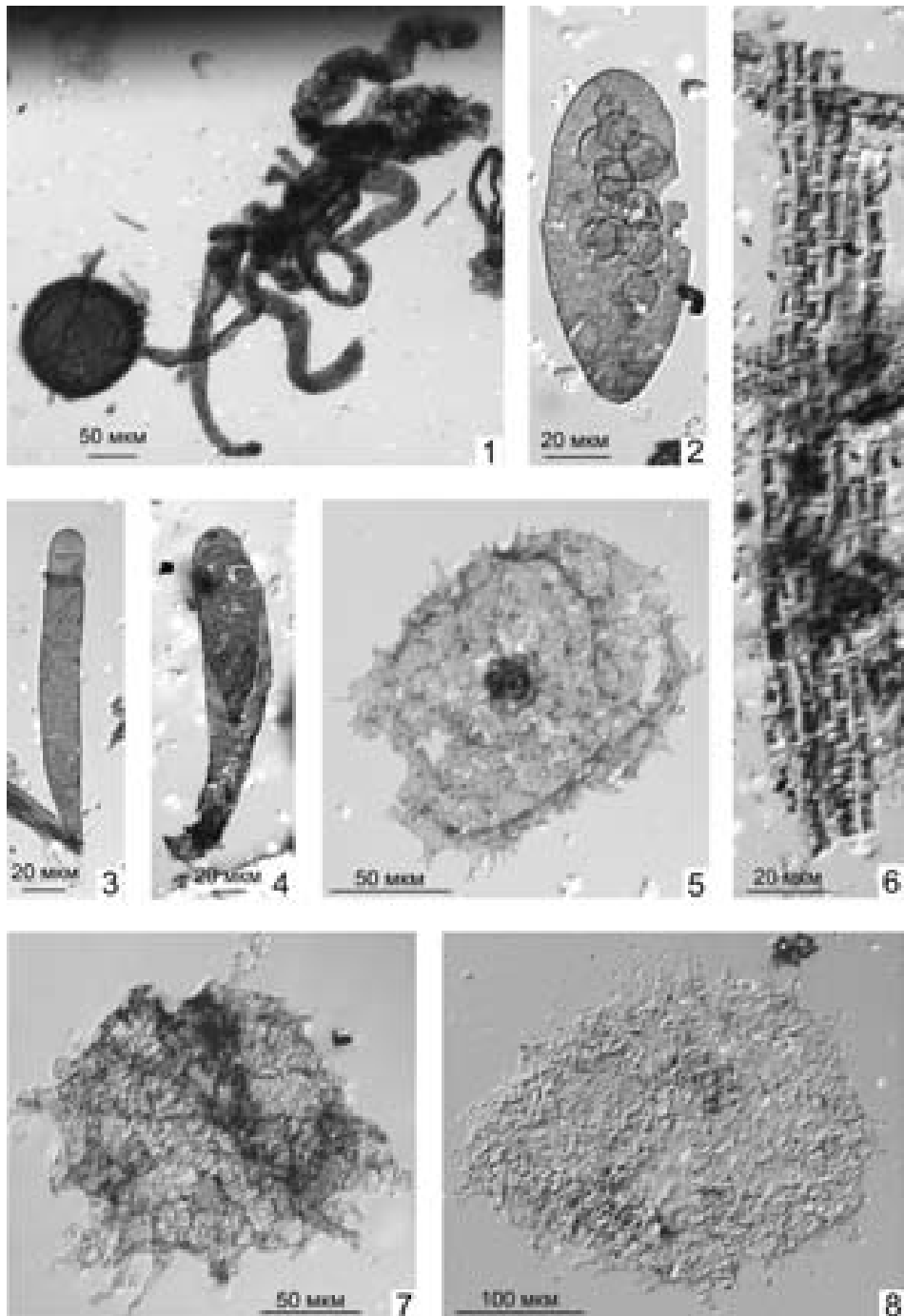
Таблица III



Объяснение таблицы IV

Фиг. 1–4. Восточная Сибирь, Непско-Ботуобинская антеклиза, непский горизонт, паршинская свита, венд, ассоциация 6 с *Appendisphaera tenuis* - *Talakania obscura* - *Tanarium conoideum*; 1 – *Vanavarataenia insolita* Pjatiletov, скв. Курунгская-2772, гл 2017,7-2010 м, обр. 2772/6, пр. 3693/1; 2 - 4 – *Namakinia* sp., скв. Талаканская-823, гл 1539,8-1534 м, обр. 38; 2 – пр. 2128/2; 3 - пр. 2128/1; 4 - пр. 2128/3. Фиг. 6. *Talakania obscura* Kolosov, Восточная Сибирь, Березовская впадина, торгинская свита, венд, скв. Усть-Бирюкская-2, гл. 3110-3101 м, обр. 54, пр. 842/1, ассоциация 5 с *Savaspina acuminata* – *Talakania obscura*. Фиг. 5, 7, 8 - Восточно-Европейская платформа, Мезенская синеклиза, Вычегодский прогиб, верхний венд, скв. Кельтменская-1. Фиг. 5 - *Alicesphaeridium medusoideum* Zang, emend. Grey, гл. 2648 м, обр K010-22, пр. 22/12, усть-пинежская свита, ассоциация 7 с *Alicesphaeridium medusoideum* – *Weissiella grandistella*. Фиг. 7, 8 - мезенская свита, ассоциация 8 с *Tanarium conoideum*; 7 - *Tanarium conoideum* (Kolosova) emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, гл. 1376-1369 м, обр. K010-2, пр. 2/5; 19 - *Appendisphaera tenuis* Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya; гл 1376-1369 м, обр K010-3, пр. 3/2.

Таблица IV



TAXONOMICAL DIVERSITY AND CORRELATION OF EDIACARAN COMPLEX ACANTHOMORPH PALYNOFLORA IN THE WORLD

E.Yu. Golubkova, A.B. Kuznetsov

Taxonomical composition of Ediacaran Complex Acanthomorph Palynoflora (ECAP), distributed worldwide in Vendian (Ediacaran) sediments of 630–545 Ma, has been analyzed. Stratigraphic position of ECAP is clarified and its correlation is implemented considering isotope-geochronological, Sr- and C- chemostratigraphical data. Mass distribution of acanthomorph acritarchs accounts for the interval of 600–580(560) Ma. Remarkable decrease of ECAP taxonomical diversity, registered at 580(560) Ma, coincides with the beginning of extensive carbonaceous sedimentation characterized by abnormally low value of $\delta^{13}\text{C}$ (the Shuram-Wonoka Event).

УДК 551.71/72:551.263.036(571.5)

ЭКОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ АКРИТАРХ ПОЗДНЕГО ДОКЕМБРИЯ

А.М. Станевич¹, Е.Н. Максимова², Т.А. Корнилова¹

¹*Институт земной коры СО РАН, Иркутск, stan@crust.irk.ru*

²*Иркутский государственный педагогический университет*
evgen_max@list.ru

Часть микрофоссилий позднего докембрия севера и юга Сибирской платформы рассмотрены с позиции их принадлежности к крупным таксонам современного растительного мира. С учетом морфологических особенностей и размеров микрофоссилий, их соотношений между собой и с осадком, фациальных особенностей вмещающих отложений намечены экологическая и биологическая приуроченность части морфотипов микрофоссилий, в большинстве относимых к акритархам. Выделены представители ценобиальных и десмидиевых зелёных водорослей, бурых водорослей, цианобактерий, разных типов хемолитотрофных бактерий.

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на более чем полувековую историю исследований, ассоциации органостенных форм докембрия в своем большинстве представляют собой малоизученные объекты. Палеобиологическое направление касательно органостенных форм (преимущественно акритарх) основано на более или менее доказательном сравнении с современными аналогами (Герман, Подковыров, 2008; Butterfield, 2005; Xiao et al., 2004 и др.). Однако проведенные интерпретации в основном не касаются многих широко известных форм. Очевидно, что большинство крупных акритарх являются формами эукариотных водорослевых или грибных сообществ. Многие из форм, относимых к разным родам и подгруппам акритарх, реально могут принадлежать одному систематическому таксону достаточно низкого ранга (роду, виду). Для современных водорослей разных отделов и, тем более,

для бактерий характерна высокая степень полиморфизма, вследствие чего один и тот же вид в ископаемом состоянии может быть представлен морфологически несопоставимыми формами. Наблюдаемые переходные формы между разными таксонами акритарх в благоприятных случаях могут дать косвенные основания для выяснения связей между признаками разных акритарх и, в конечном счете, для создания актуапалеонтологической модели древнего организма. Реально допустимым путем реконструкции филогенетической принадлежности микрофоссилий докембрия следует признать актуаморфологические и актуафункциональные сравнения с современными организмами или с хорошо изученными ископаемыми сообществами фанерозоя. Важным подходом, дающим возможность наметить систематическую принадлежности форм, является экобиологический, который учитывает условия метаболизма крупных таксонов растительного мира. Эти критерии позволили наметить палеобиологическую принадлежность нескольких групп и родов акритарх на основе изучения ассоциаций форм позднего докембрия юга и севера Сибирской платформы (Станевич и др., 2006, 2009).

ВЕРОЯТНЫЕ ЗОНЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ И ЗАХОРОНЕНИЯ ФОРМ МИКРООРГАНИЗМОВ В МОРЯХ ПОЗДНЕГО ДОКЕМБРИЯ

К вопросу о экобиологической природе основных типов акритарх, следует коснуться несостоятельности одного устоявшегося мнения. Как микрофитологами, так и специалистами объясняющими природу металлофильной органики считалось, что органогенные слои алевропелитов в докембрии формируются исключительно планктоном. Но, последний в современных водоемах, на которые в основном и ориентируются исследователи, представлен преимущественно организмами не известными в докембрии (Водоросли, 1989). И даже в мезозойских высокоуглеродистых отложениях роль планктонного ОВ является незначительной (Занин и др., 2008), что подтверждает заключение, что всего несколько процентов фитопланктона сохраняются при погружении ниже 300 м (Jannasch, 1985). Вместе с тем, имеющиеся сведения о палеобиоценозах позднего докембрия и анализ вероятных обстановок осадконакопления (Обстановки..., 1990 и др.) позволяют представить разные условия не только жизнедеятельности, но и захоронения форм разных групп организмов (рис. 1). Формы бентосных водорослей литорали и сублиторали захоронялись преимущественно на участках своего обитания. Но их остатки, как и остатки планктона, легко переносились на разные расстояния и отлагались в тонкотерригенных фациях, участвуя в формировании углеродсодержащих осадков.

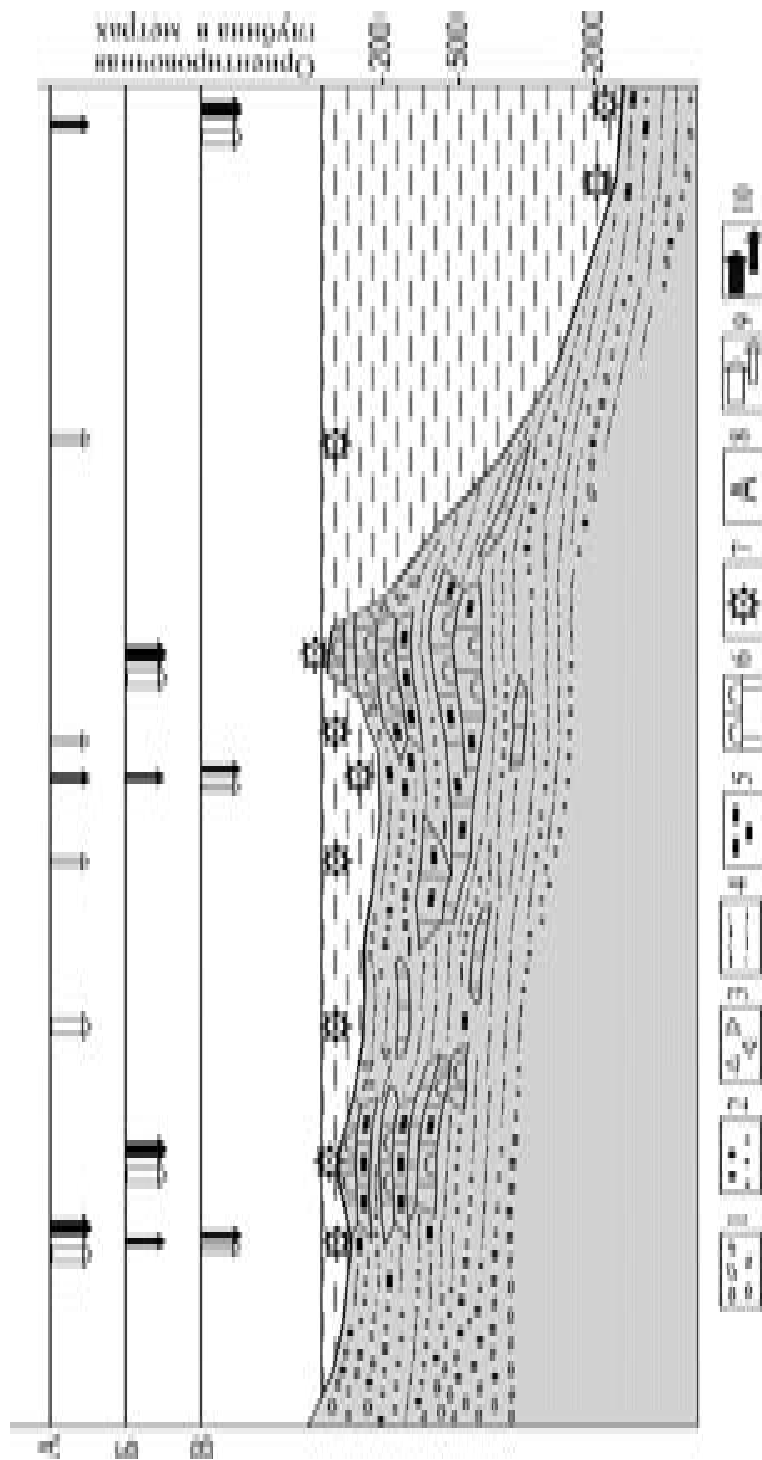


Рис. 1. Модель распространения участков преимущественных жизнедеятельности и захоронения форм микроорганизмов в морских бассейнах позднего докембрия: 1 – конгломераты; 2 – гравелигты, песчанки; 3 – брекчия обрушения; 4 – алевропелитовые отложения; 5 – углеродсодержащие отложения; 6 – карбонаты, карбонаты органогенные; 7 – участки преимущественного обитания групп микроорганизмов; 8 – обобщенные группы микроорганизмов; А – водоросли фотической зоны литорали и сублиторали, в том числе и планктон эпилитали; Б – бентос цианобактериальных сообществ карбонатных построек; В – бентос бактериальных сообществ углеродсодержащих алевропелитов; 9–10 – максимальная и незначительная вероятность; 9 – жизнедеятельности, 10 – захоронения микроорганизмов.

ЭКОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ МИКРОФОССИЛИЙ. БАКТЕРИИ

Современная систематика бактерий построена на основе последовательности нуклеотидов в гене 16S рибосомной РНК, что мало что может дать для понимания функциональной роли организма и, тем более, его морфологии (Заварзин, 2002) и не может быть применена для сравнения с древними микрофоссилиями. Палеонтологи вынуждены ориентироваться на практическую классификацию (Определитель..., 1997), выработанную за прошедшее столетие и применяемую для понимания функциональной роли бактерий в природе и прежде всего для биогеохимических циклов, в том числе, и в осадках морей. Из всего разнообразия изученных современных бактерий следует остановиться на некоторых группах, формы которых по условиям жизнедеятельности могли быть схожи с изученными микрофоссилиями палеобассейнов докембрия.

Наиболее однозначную экобиологическую характеристику в докембрии имеют минерализованные цианобактерии или кислородные фототрофы (Определитель..., 1997, группа XI; Заварзин, 2002) из строматолитовых построек, которые обычно приурочены к узкоразвитой субаэральной фации органогенных карбонатов. Они относятся к числу наиболее сложно организованных и морфологически дифференцированных прокариотных микроорганизмов и являются одними из древнейших бактерий (Заварзин, 2002; Пиневиц, 2007). В подавляющем большинстве их формы редко сохраняются в синседиментационных темных кремнях карбонатов. Но само наличие строматолитовых и микрофитолитовых построек говорит о доминировании в этих осадках цианобактериальных сообществ, представители которых, кроме бентосного существования, вели и планктонный образ жизни (Сергеев, 1992).

Из других бактериальных групп для палеобиологической интерпретации в первую очередь могут представлять интерес хемолитотрофные бактерии, получающие энергию для роста (в отличие от фототрофных бактерий) за счет окисления химических соединений (Заварзин, 2004). В зависимости от природы используемого субстрата различают хемоорганотрофные бактерии, окисляющие органические соединения, и хемолитотрофные бактерии, окисляющие неорганические соединения, например восстановленные соединения серы, ионы аммония, водород, ряд металлов. Из них следует указать на сульфатредуцирующие и сероредуцирующие бактерии (Определитель..., 1997, группа VII). Это, в первую очередь, облигатно анаэробные организмы, обладающие способностью восстановления сульфата с образованием сероводорода и сульфидов. В этой группе присутствуют как умеренно термофильные виды, так и экстремально термофильные сульфатредукторы, в массовых количествах развивающиеся в гидротермах. В биогеохимическом смысле эти сульфидогены инициру-

ют серный цикл на современной Земле (Заварзин, 2002). В группу входят и многие из магнетитобразующих анаэробов.

Аноксигенные фототрофные бактерии (Определитель..., 1997, группа X) включают в том числе и пурпурные серные бактерии (Заварзин, 2002). Они характеризуются зависимостью от сероводорода как донора-восстановителя и окисляют его на свету последовательно в серу и сульфат. Им свойственно внутриклеточное запасание серы как субстрата окисления, что, наряду с окраской клеток, служит диагностическим признаком группы. Аэробные хемолитотрофы (Определитель..., 1997, группа XII; Заварзин, 2002) отчетливо разделяются на типы по используемому субстрату: соединениям азота, серы, железа и других металлов, водорода, углекислоты. Хемолитотрофы относятся к высокоспециализированным организмам (монотрофам) и находятся вне конкуренции за донор электрона в экологических нишах. Скорее всего, бактериальные сообщества этой группы, наряду с цианобактериями, определяли эволюцию био- и литогенеза архей-нижнепротерозойской истории Земли (Еськов, 2008; Федонкин, 2004).

Громадную роль в литогенезе играют железобактерии (Определитель..., 1997, группа XII; Заварзин, 2002). Продуктом их деятельности служат аморфные гидроокислы железа и слабокристаллизованный ферригидрит, представляющий ключевое соединение в цикле железа. Один из видов этих бактерий окисляет железо в бикарбонатной среде, большей частью в холодной воде, часто в микроаэрофильных условиях. Другой вид является основным агентом образования болотных руд, но до сих пор не поддается культивированию. Еще один род «металлогениум» составляет массовую форму в отложениях марганца и хорошо прослежен во вторичном диагенетическом профиле осадков карельских озер. Он обнаружен в отложениях с возрастом 2 млрд. лет тому назад и описан под родовым названием *Eoastrion* (Awramik, Barghoorn, 1977). Среди других следует упомянуть органотрофные магнетотаксические бактерии, образующие внутри клеток кристаллы магнетита – магнетосомы, которые чувствительны к влиянию магнитного поля земли.

Учитывая фациальные особенности отложений, морфологические особенности и размеры микрофоссилий, их соотношения между собой и с осадком (в шлифах) можно наметить аналоги вышеприведенных бактериальных групп. Из отложений внутреннего и среднего шельфа известны остатки строматолитообразующих цианофитовых сообществ (табл. I, фиг. 1–7, 11). В более глубоководных фациях шельфа преобладают микроорганизмы преимущественно иной природы (Станевич и др., 2006). В препаратах и шлифах из углеродистых алевропелитов валюхтинской свиты, в элементарных слойках (0.5–2 мм), в массе наблюдаются остатки клеток, их округлых агрегатов и почкующихся форм в различных стадиях развития (до 25 % от площади шлифа). Автохтонный характер этой ассоциации под-

черкивается почти полным отсутствием других морфологических групп (табл. I, фиг. 8–10, 13–15). Разновидности с коккоидной структурой относятся к *Bavlinella faveolata* Schep. или к *B. variabilis* (Moorm.) Stan. Установлено, что *Bavlinella* Schep. представляли собой микроколонии анаэробных сульфатредуцирующих серных бактерий бентосного обитания (Горленко, Жмур, 1989). Структуры *Bavlinella* участвуют в строении ряда форм, отнесенных к другим бактериям и к водорослям, что обусловило введение понятия «межродового таксона» (Станевич и др., 2006). По нахождению таких форм в более мелководных отложениях, предполагается, что здесь мы имеем дело с постсмертным (или симбиотическим) замещением протопласта клеток более продвинутых организмов агрегатами бактериальных форм.

Также к бентосу можно отнести разной формы колонии, предположительно, железистых бактерий (табл. I, фиг. 12). Они обладают разными механизмами осаждения и концентрирования окисленного железа: связывание продуктами метаболизма, полисахаридами капсул, адсорбция на основе различия электрических зарядов клеточной поверхности и ионов металла. Для окисленных, и для восстановленных минералов установлен прямой механизм бактериальной продукции (Заварзин, 2004). Начальный этап этого процесса наблюдался авторами непосредственно в шлифах (табл. I, фиг. 11). Предполагаемая (Спирин, 1986), биогенная кристаллизация железа при непосредственном участии древних микроорганизмов осуществлялась, возможно, следующим образом: после начала взаимодействия раствора насыщенного ионами Fe^{2+} происходила сорбция металла на активных центрах структурных компонентов клеточной стенки микроорганизма, где под воздействием внутриклеточных энзимов окислялось Fe^{2+} . Энергия окисления железа использовалась клеткой для обеспечения ее жизненных процессов, а Fe^{3+} , оставаясь в зоне роста бактерий, шло на образование гидроокислов железа (ферригидрита). Экспериментально установлено, что синтезированный ферригидрит восстанавливается до магнетита или сидерита бинарной анаэробной культурой (Заварзина и др., 2011). Причем, кроме железоредуцирующей бактерии, в культуре присутствовала алкалофильная органотрофная бацилла, что подтверждает тезис о сложности и малопредсказуемости трофических взаимодействий в бактериальном мире.

Схожесть кристаллов орторомбической модификации серы и форм *Octaedrixium* Rud. (табл. I, фиг. 16–18) позволяет предположить модель формирования последних в процессе накопления серы хемолитотрофными бактериями (Шлегель, 1987). В осадке с контрастным сочетанием восстановительных и окислительных условий, сера при окислении накапливается в клетках серных бактерий, постепенно переходя в кристаллическую форму. При прекращении жизнедеятельности и погребении, оболочка клетки формируется в соответствии с очертаниями растущего кристалла. В диагенезе сера трансформируется в свою моноклинную модификацию и

диффундирует из оболочки. Сходная обстановка может возникать в перетолженных терригенных фациях литорали и внутренней сублиторали при хемобиогенном карбонатакоплением, откуда и известно большинство находок *Octaedryxium*.

ЭКОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ МИКРОФОССИЛИЙ. ВОДРОСЛИ

Dictyotidium minor Stan. из ченчинской свиты (Станевич и др., 2006, 2007) по строению схож с ценобиальными колониями зеленых водорослей *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. (Водоросли, 1989; Algae, 1995). Многогранные пустоты, определяющие строение форм *D. minor*, как и у последних, вмещали вегетативные клетки (табл. I, фиг. 22–24). Внутриклеточные выступы являлись, по-видимому, полимерными выростами клеточной оболочки, разделяющими зооспоры (Algae, 1995). В подобных «микробиотах» из отложений внутренней сублиторали совместно с формами *Dictyotidium*, присутствуют округлые и кубовидные *Tchuja* и *Centrum* Stan. и др., имеющие внутри зональное строение (табл. I, фиг. 20, 21, 25–28). Оно трактуется как уплотнение защитной слизи и клеточной оболочки митоспор (?) с последующим расслоением на стадии дегидратации. Просмотр массового материала убеждает в вероятном популяционном единстве морфотипов этой микробиоты, характеризующих разные стадии развития предков Chlogococcales (Станевич и др., 2007). Наличие остатков слизи, пустот и перепончатого строения указывает на планктонный или факультативно планктонный образ жизни. Практически все находки ассоциаций акритарх, сопоставляемых с ценобиальными зелеными водорослями, приурочены к отложениям верхней сублиторали.

Как в позднедокембрийских, так и в палеозойских отложениях сотен разрезов мира широко развиты листовидные микрофоссилии, выделяемые в виды *Leiosphaeridia* Eis., *Chuararia* Walc. и других родов сфероморфных акритарх (табл. II, фиг. 4–6). В.В. Кирьяновым (1986) из нижнекембрийских глин выделены слоевища с прикрепленными сфероморфами, которые морфологически диагностируются как акритархи родов *Chuararia* Walk., *Leiosphaeridia* Eis., *Nucellosphaeridium* Tim. и др. Они сопоставлены с вегетативным почками или одногнездными спорангиями бурых водорослей. Бурые водоросли являются преимущественно бентосными обитателями фотической зоны шельфа. В виде акритарх исследователь наблюдает их неоднократно перенесенные органы, часто бактериально и минералогически нарушенные (табл. I, фиг. 19). К ископаемым остаткам этих же водорослей можно отнести и перенесенные крупные тканевые остатки и фрагменты слоевищ, встречаемые в алевролитах шельфа (табл. II, фиг. 1–3).

Для биологической интерпретации представляет интерес группа акритарх *Scaphyta eniseica* Tim., *Scaphyta* sp. (ad lib. *Lophosphaeridium* sp.), ха-

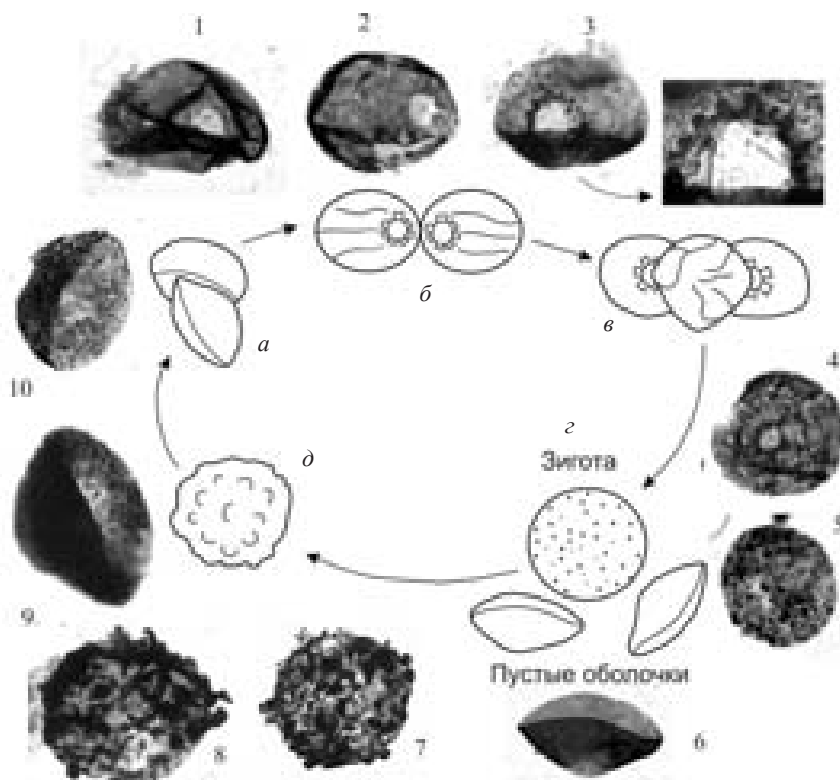


Рис. 2. Схема конъюгации десмидиевых зеленых водорослей и морфологический ряд акритарх дебенгдинской свиты, соответствующий этой схеме. Основные стадии развития: *а* – стадия сближения; *б* – формирование капуляционного канала; *в* – слияние содержимого клеток; *г* – формирование зиготы; *д* – утолщение и орнаментация оболочки зиготы. Формы акритарх: фиг. 1, 2 – *Leiosphaeridia kulgunica* Jankauskas.; фиг. 3. – *Leiosphaeridia* (?) *kulgunica* Jank.; фиг. 4, 5, 7, 8 – *Lophosphaeridium insuetum* Stanevich; фиг. 6. – *Scaphyta eniseica* Timofeev; фиг. 9, 10 – *Scaphyta* sp. (ad lib. *Lophosphaeridium* sp.). Размеры акритарх от 70 до 95 мкм.

рактерных ладьевидной формой в сплюсненном состоянии и, видимо, при жизни представляющих собой плавающие «чашечки» (табл. II, фиг. 7, 8, 11, 12) (Станевич и др., 2009). Среди разнообразных форм ладьевидного и круглого строения, достаточно многочисленными являются экземпляры, имеющими округлые отверстия (табл. II, фиг. 9–10) (*Leiosphaeridia kulgunica* Jank.). Была обнаружена структура отверстия (обрамляющие уплотнения), по которой можно предположить ее функциональное значение (табл. II, фиг. 10). Эта структура может быть интерпретирована, как конъюгирующий канал, развивающийся при половом размножении современных зеленых водорослей порядка *Desmidiiales* (Menegh.) Pasch. (Водоросли, 1989, рис. 2). Исходя из сравнения с современными представителями зеленых

водорослей все эти ладьевидные формы, скорее всего, представляют собой прикрепленное к мелководному терригенному осадку сообщество, репродуктивные органы которого в определенный момент развития отрываются и переходят в планктонное или факультативно планктонное состояние в целях расширения ареала сообщества (Станевич и др., 2009). Как в случае с частью форм, относимых к десмидиевым, другие акритархи, имеющие лепестковое строение, представляли собой фитопланктон. Под этим понятием также подразумеваются и вероятный факультативный планктон и возможные остатки прибрежного бентоса, оторванные и перенесенные в водной толще.

Несомненно, что *Valeria Jank.* (табл. II, фиг. 16–18), *Satka Jank.* (табл. II, фиг. 19–21) и другие крупные акритархи являются формами эукариотных водорослей. Судя по строению, *Satka Jank.*, видимо, являлись колониальными водорослями. Наличие шаровидных форм типовых представителей *Valeria lophostriata Jank.* и форм с двумя раскрытыми створками, имеющих сходную тонкослоистую структуру, указывает, скорее всего, на разные физиологические стадии развития одного организма. Образование форм с раскрывшимися створками можно рассматривать как результат освобождения дочерних клеток из спорангия путем разрыва оболочки на две равные доли. Основу клеточной стенки всех растений, в том числе и водорослей, составляют молекулы целлюлозы, собранные в сложные пучки – фибриллы, создающие структурный каркас оболочки. Степень кристалличности микрофибрилл, их диаметр, длина, расположение и соотношение кристаллической и паракристаллической зон сильно варьируют в зависимости от вида и возраста клетки (Водоросли, 1989). Микрофибриллы могут объединяться в отдельные группы или слои (макрофибриллы), толщиной 0.4–0.5 мкм, видимые в световой микроскоп. Строение и функциональное значение микрофибрильной системы с достаточной степенью вероятности могут быть сравнены с кольцевыми структурами *Valeria Jank.* В двух случаях клеточная ткань акритарх имеет «брезентовую» структуру в виде перекрещивающихся нитей (табл. II, фиг. 18). Морфологическая структура и размеры сфероидных форм акритарх, несущих концентрическую скульптуру соотносится с разными стадиями развития современных представителей семейства *Chlorellaceae Brunth.* Другие шаровидные формы, с четкими скульптурированными оболочками, отмеченные вместе со слоистыми формами, могут также рассматриваться как спорангии зеленых хлорококковых водорослей. Образование скульптуры, ребристости и прочей орнаментации является результатом подготовки клетки к делению и перенесению неблагоприятных условий среды.

Зеленые водоросли – самый многочисленный отдел водорослей, эволюция которых в водной среде не привела к образованию сложно устроенных и крупных слоевищ с дифференциацией на ткани. Это произошло при ос-

воении зелеными высших наземных растений. Считается, что этим фактом она обязана уникальной клеточной структуре. Например, сверхпрочные стенки клетки хлореллы содержат три уровня, защищая, таким образом, клеточное ядро от воздействий внешних неблагоприятных факторов. Принимая вышеприведенное интерпретационное сравнение акритарх с зелеными водорослями, можно предположить, что вероятно, принципиальные основы защитных функций водорослевых клеток были созданы в начале рифея или даже в нижнем протерозое. Подтверждением этому служат находки акритарх родов *Valeria* Jank. в нижнем рифее (Javaux et al., 2003).

Заключая, следует подчеркнуть ясное понимание авторами спорности вышеприведенных сравнений микрофоссилий с таксонами растительного мира. Вместе с тем, пока не существует альтернативных интерпретаций, построенных на более доказательном материале.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Водоросли. Справочник. 1989 / Ред. С.П. Вассер, Н.В. Кондратьева, Н.П. Масюк и др. Киев: Наукова думка. 608 с.
- Герман Е.Н., Подковыров В.Н. 2008. О природе докембрийских микрофоссилий Acetacellularia и Glomovertella // Палеонтол. журн. Т. 2. № 6. С. 81–88.
- Горленко В.М., Жмур С.И. 1989. Автохтонное органическое вещество диктионемовых сланцев Прибалтики // Докл. АН СССР. Т. 309. № 1. С. 154–157.
- Еськов К.Ю. 2008. Удивительная палеонтология: история Земли и жизни на ней. М.: ЭНАС. 312 с.
- Заварзин Г.А. 2002. Современные бактерии и бактериальные сообщества. Прокариотная клетка как система // Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН. С. 6–35.
- Заварзин Г.А. 2004. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука. 348 с.
- Заварзина Д.Г., Кевбрин В.В., Жилина Т.Н. и др. 2011. Восстановление синтезированного ферригидрита бинарной анаэробной культурой *Anaerobacillus alkaliculacustris* и *Geoalkalibacter ferrihydriticus* при росте на маните, pH 9.5. // Микробиология. Т. 80. № 6. С. 731–746.
- Занин Ю.Н., Замирайлова А.Г., Лившиц В.Р., Эдер В.Г. 2008. О роли скелетного и бесскелетного биогенного материала в формировании органического вещества баженовской свиты // Геология и геофизика. Т. 49. № 4. С. 357–366.
- Кирьянов В.В. 1986. К вопросу о природе некоторых раннекембрийских сфероморфных акритарх. Актуальные вопросы современной палеоальгологии. Киев: Наукова думка. С. 40–45.
- Обстановки осадконакопления и фации. В 2 т. 1990 / Ред. Х. Рединг. М.: Мир. Т. 1. 352 с. Т. 2. 384 с.

- Определитель бактерий Берджи. В 2 т. 1997 / Ред. Дж. Хоулт, Н. Криг, П. Снит и др. М.: Мир. 800 с.
- Пиневич А.В.* 2007. Микробиология. Биология прокариотов. В 3 т. Изд-во СПб ун-та. Т. 1. 352 с.
- Сергеев В.Н.* 1992. Окремненные микрофоссилии докембрия и кембрия Урала и Средней Азии. М.: Наука. 139 с.
- Спирин А.С.* 1986. Молекулярная биология. М.: Высшая школа. 303 с.
- Станевич А.М., Максимова Е.Н., Корнилова Т.А.* и др. 2009. Микрофоссилии арымасской и дебенгдинской свит рифея Оленекского поднятия: возраст и предполагаемая природа // Стратиграфия. Геол. Корреляция. Т. 17. № 1. С. 23–40.
- Станевич А.М., Немеров В.К., Чатта Е.Н.* 2006. Микрофоссилии протерозоя Саяно-Байкальской складчатой области. Обстановки обитания, природа и классификация. Новосибирск: Гео. 204 с.
- Станевич А.М., Чатта Е.Н., Корнилова Т.А., Немеров В.К.* 2007. Условия обитания и вероятная природа акритарх из ченчинской свиты позднего рифея // Палеонтол. журн. Т. 41. № 1. С. 1–7.
- Федонкин М.А.* 2004. Изменение доступности металлов и эвкарриотизация биосферы в докембрии // Современные проблемы геологии. М.: Наука (Тр. ГИН РАН. Вып. 565. С. 427–447).
- Шлёгель Г.* 1987. Общая микробиология. М.: Мир. 567 с.
- Algae.* 1995. An introduction to phycology / Eds C. van den Hoek, D.G. Mann, H.M. Jahns. Cambridge univ. press. 627 p.
- Awramik S.M., Barghoorn E.S.* 1977. The Gunflint microbiota // Precambr. res. V. 5. P. 121–142.
- Butterfield N.J.* 2005. Probable Proterozoic fungi // Paleobiology. V. 157. № 1. P. 165–182.
- Jannasch H.* 1985. The chemosynthetic support of life and the microbial diversity at deep-sea hydrothermal vents // Proc. roy. soc. Lond. B. V. 225. P. 277–297.
- Javaux E.J., Knoll A.H., Walter M.* 2003. Recognizing and interpreting the fossils of early eukaryotes. Origins of life and evolution of the biosphere. Kluwer acad. publ. Netherlands. V. 33. P. 75–94.
- Xiao S., Knoll A.H., Yuan X., Poeschel C.M.* 2004. Phosphatized multicellular algae in the Neoproterozoic Doushantuo Formation, China, and the early evolution of florideophyte // Amer. j. bot. V. 91. № 2. P. 214–227.

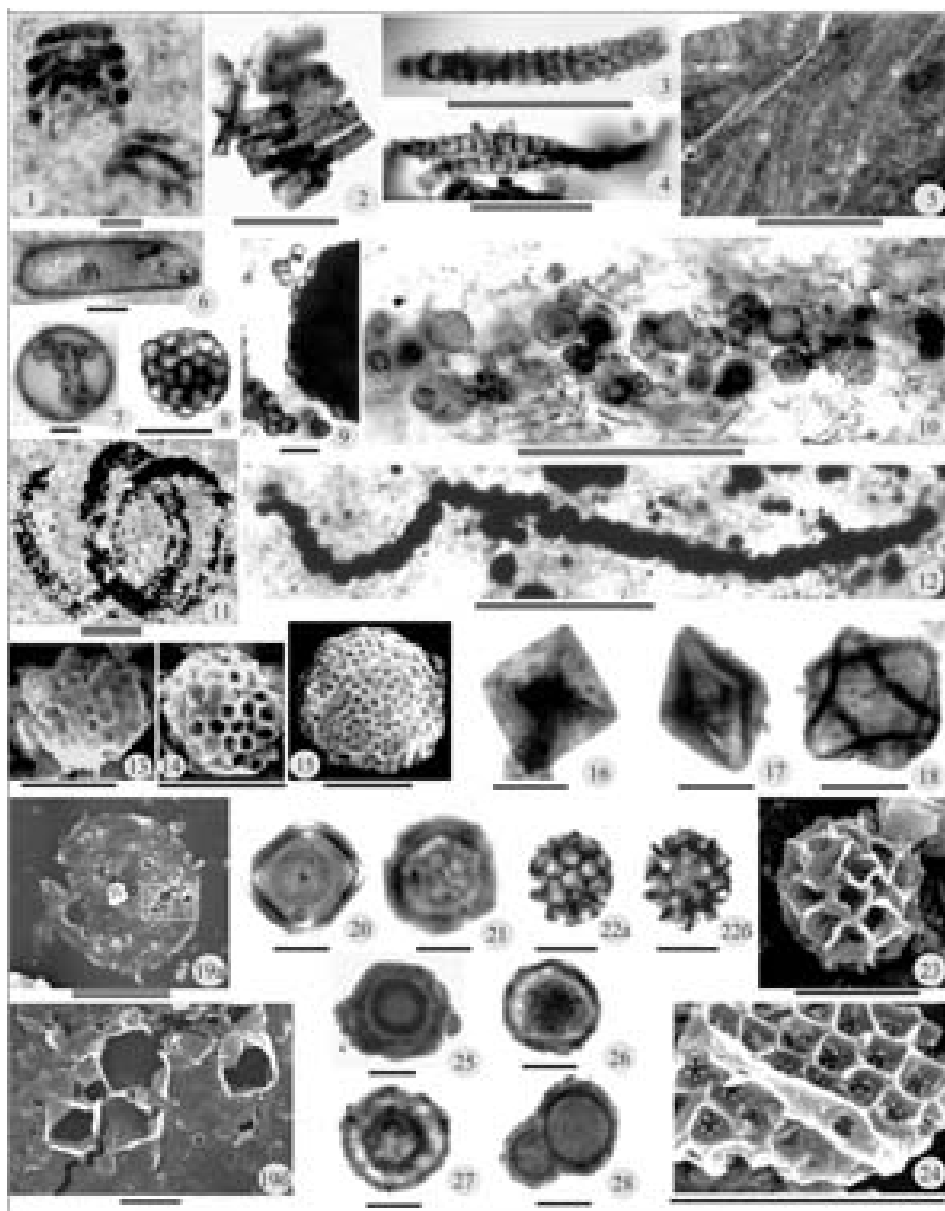
Объяснение таблицы I

- Фиг. 1. *Obruchevella* sp., шл. № S0506-12g1c.
Фиг. 2. *Obruchevella* (?) sp., преп. № 797-3.14.
Фиг. 3. *Filiconstrictosus* aff. *cephalon* Sergeev et Knoll, преп. № 799-1.2b.
Фиг. 4. *Angaronema* aff. *septata* Golovenok et Belova, преп. № 799-1.1.
Фиг. 5. Многорядные нитчатые цианобактериальные колонии (*Oscillatoriales*) в кремненном матриксе микрофитолита, шл. № S0506-12b8.
Фиг. 6. *Eosynechococcus major* Golovenok et Belova, шл. № 626-b-2b.
Фиг. 7. *Glomophycus* cf. *tortilis* Yakschin, шл. № 626-1b-2b.
Фиг. 8, 9. *Bavlinella variabilis* (Moorman) Stanevich: 8 – преп. № 71/2; 9 – шл. № 692.
Фиг. 4. Слоек, образованный формами (*Bavlinella* div. sp., *Margominuscula* sp., *Nucellosphaera* div. sp., *Protosphaeridium* div. sp., *Ptero-spermopsimorpha* (?) div. sp. и др.), шл. № 692/6-4d.
Фиг. 11. Бактериально-сульфидная деструкция *Obruchevella* (?) *olchinica* Gorodnichev et Drobkova, шл. № 1814b-2.
Фиг. 12. Цепочечная колония хемолитотрофных (?) бактерий, шл. № 1720b-3b.
Фиг. 13–15. *Bavlinella* (?) *faveolata* Schepeleva, em. Stanevich, № 887 (СК).
Фиг. 16–18. *Octoedrixium truncatum* Rudavskaja: 16 – преп. № 34-1/19; 17 – преп. № 34-1/10; 18 – преп. № 205-1/1a.
Фиг. 19. Форма (*Leiosphaeridia* sp.) со следами прорастания кристаллов пирита (?), № 130/6-L01, L02 (СК).
Фиг. 20. *Centrum quadratum* Stanevich, голотип, преп. № 389-1/14.
Фиг. 21. *Tchuja granosa* Stanevich, голотип, преп. № 388-2/2.
Фиг. 22–24. *Dictyotidium minor* Stanevich, 16 -): 22 – голотип, преп. № 386-1/7; 24 – форма с выростами клеточной оболочки; 23, 24 – № 386 (СК).
Фиг. 25, 27. *Aducta sibirica* Fajzulina: 25 – голотип, преп. № 246-1/24; 27 – преп. № 476-1/14.
Фиг. 26. *Sibiriella prima* Fajzulina, преп. № 99-3/1.
Фиг. 28. *Retiforma tolparica* Mikhailova, преп. № 476-4/2.

Восточная Сибирь. Фиг. 1, 5 – Западное Прибайкалье, мыс Елохин, улунтуйская свита, венд. Фиг. 2–4, 6, 7 – Северная Якутия, р. Уджа, фиг. 2–4 – уджинская свита, средний рифей, фиг. 6, 7 – улахан-курунгская свита, нижний рифей. Фиг. 11, 12 – левобережье верхнего течения р. Лены, Чайкинская скважина № 279, непский горизонт, венд. Фиг. 13–15 – левобережье р. Витима, р. Бол. Якорь, якорная толща, венд. Фиг. 16, 17 – правобережье р. Витим, р. Бодайбинка, илигирская свита, венд. Фиг. 18 – правобережье верховьев р. Ангара, падь Лев. Щегловка, олхинская свита, венд. Фиг. 19 – среднее течение р. Бирюса, ипситская свита, верхний рифей. Фиг. 20–24 – правобережье верхнего течения р. Лены, р. Бол. Чуя, ченчинская свита, венд. Фиг. 25 – Прибайкалье, р. Голоустная, ушаковская свита, венд. Фиг. 26–28 – Северное Прибайкалье, р. Олокит, авгольская свита, венд.

Материал хранится в Институте земной коры СО РАН, г. Иркутск. Источники изображений: петрографические шлифы (шл.), биологические препараты (преп.), сканирующий электронный микроскоп – (СК). Размерные линейки: одинарная – 10 мкм, двойная – 50 мкм.

Таблица I



Объяснение таблицы II

Фиг. 1. Общий вид фитолеймы *Uluntuica Stanevich* и репродуктивное образование, № 616-II (СК).

Фиг. 2. Обрывок слоевища со спорангием (?) – акритарха *Leiosphaeridia* sp., преп. № 756–Д13а.

Фиг. 3. Форма (спора) на обрывке растительной пленки; преп. № 744–B8.

Фиг. 4. *Chuarina circularis* Walcott, преп. № 799-1.20.

Фиг. 5. *Simia simica* Jankauskas, преп. № 799-2.12а.

Фиг. 6. *Leiosphaeridia tenuissima* Eisenak, преп. № 799-4.4а.

Фиг. 7, 8. *Scaphyta eniseica* Timofeev: 7 – преп. № 745–A5; 8 – преп. № 744–B11.

Фиг. 9. *Leiosphaeridia kulgunica* Jankauskas, преп. № 752–A3.

Фиг. 10. *Leiosphaeridia* (?) *kulgunica* Jankauskas, преп. № 753–A4а.

Фиг. 11, 12. *Scaphyta* sp. (ad lib. *Lophosphaeridium* sp.): 11 – преп. № 748–B17а; 12 – преп. № 748–B9.

Фиг. 13. *Leiosphaeridia* div. sp., преп. № 748–B25.

Фиг. 14, 15. *Lophosphaeridium insuetum* Stanevich: 14 – преп. № 753–B46; 15 – преп. № 748–B15а.

Фиг. 16–18. *Valeria* aff. *lophostriata* Jankauskas: 16 – преп. № 799–2–4а; 17 – преп. № 799–1–6а; 18 – преп. № 799–2–8а.

Фиг. 19, 21. *Satka elongata* Jankauskas: 19 – преп. № 799–4–2а; 21 – преп. № 803–3–10.

Фиг. 20. Цепочка форм *Satka* sp., преп. № 799–2–10а.

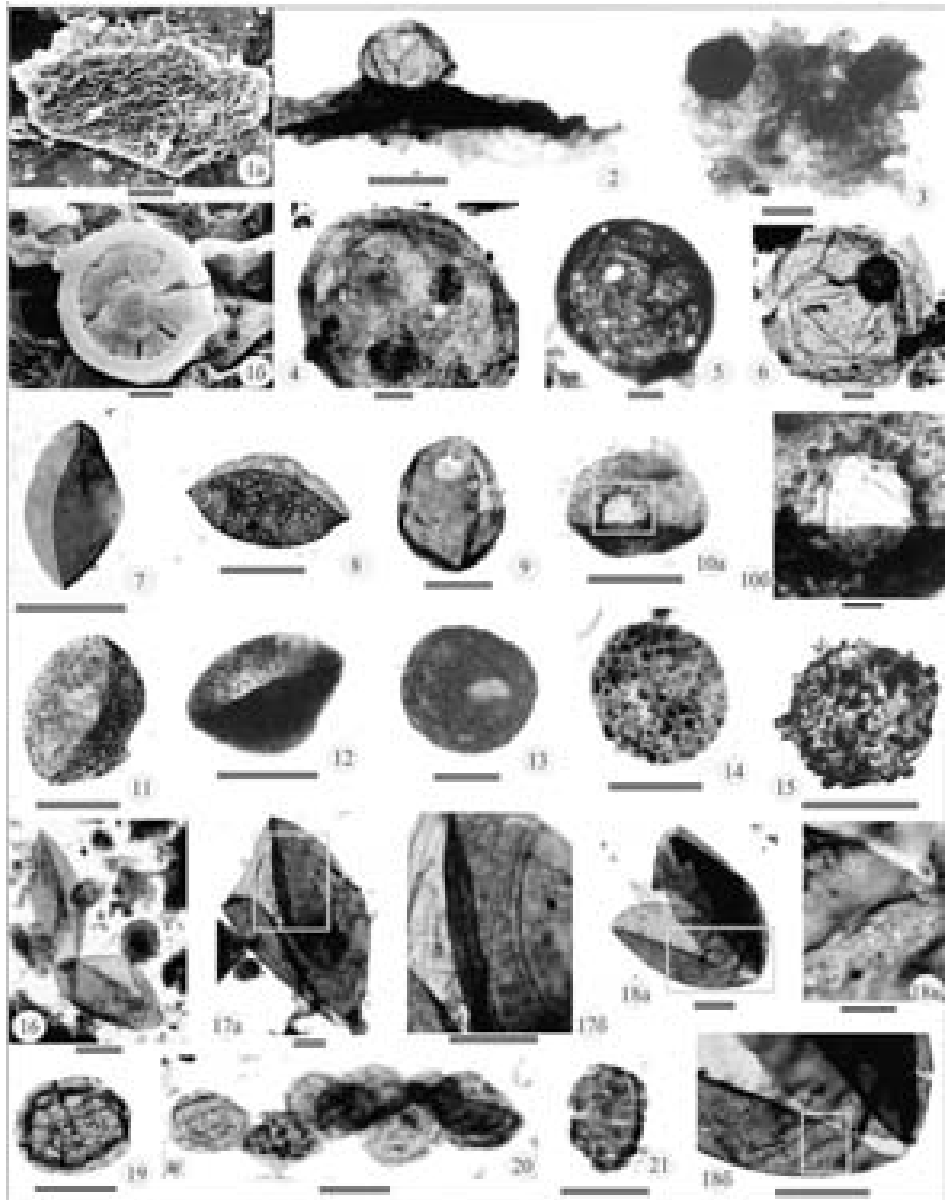
Восточная Сибирь. Фиг. 1 – Юго-Западное Прибайкалье, низовья р. Голоустная, улунтуйская свита, венд. Фиг. 2–6 – Северная Якутия, р. Сололи, фиг. 2, 10–15 – дебенгдинская свита, граница среднего и верхнего рифея, фиг. 3, 7 9 – арымасская свита, средний рифей, р. Уджа, фиг. 4–6, 16–20 – уджинская свита, средний рифей, фиг. 21 – халчаньрская свита, средний рифей.

Материал хранится в Институте земной коры СО РАН, г.Иркутск. Источники изображений: петрографические шлифы (шл.), биологические препараты (преп.), сканирующий электронный микроскоп – (СК). Размерные линейки: одинарная – 10 мкм, двойная – 50 мкм.

BIOECOLOGIC INTERPRETATION OF LATE PRECAMBRIAN ACRITARCHS

A.M. Stanevich, E.N. Maksimova, T.A. Kornilova

Some of late Precambrian microfossils from the North and South of Siberian Platform are considered in aspect of their accessory to some high rank taxa of the present-day vegetable world. Ecological and biological confinement of some microfossil morphotypes, mainly related to acritarchs has been outlined in view of their morphological peculiarities and size, their interrelation and correspondence to certain sediment, as well as facial characteristics of enclosing strata. Representatives of cenobial and desmid green alga, brown alga, cyanobacteria and different types of chemolithotrophic bacteria have been recognized.



Водоросли в эволюции биосферы.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2014. С. 156–169.

<http://www.paleo.ru/institute/publications/geo/>

УДК 561.232(112)

МИКРОБИОЛИТЫ В НЕВЛАНДИЕВОЙ БИОТЕ

© 2014 О.В. Сосновская

ОАО «Красноярскгеолсъемка», Красноярск

sosnov51@yandex.ru

В невландиевой биоте к микробиолитам отнесены представители саралинскиид – *Saralinskia* Krasn., 1933 и *Incertadia* Schip. et Sosn., 2011. Окаменелости имеют вид пластообразных построек из скоплений колоний цианобактерий. Приведено переописание некоторых форм.

Невландиевая биота – сообщество морских прикрепленных организмов, остатки которых встречаются в карбонатных породах преимущественно верхнего протерозоя. Окаменелости образуют постройки из объемных элементов крупных размеров, сложенных темным кальцитом. По морфологическим признакам в биоте выделены группы *Newlandiida* (*Newlandia* Walc., 1914; *Clatristroma* Posp., 1978, *Volodia* Sosn., 1980; *Namapoikia* Wood, 2002), *Camasiida* (*Camasia* Walc., 1914; *Copperia* Walc., 1914; *Tricuspidatia* Sosn., 1981; *Tridia* Schip., 1984; *Plumifascicularia* Schip. et Sosn., 1984; *Yangtziramulus* Shen et al., 2009), *Saralinskiida* (*Saralinskia* Krasn., 1933; *Incertadia* Schip. et Sosn., 2011) (Сосновская, 1997; Sosnovskaya, 2011). Часть из них рассматриваются автором как фоссилизированные (обызвествленные) тела, возможно, самих организмов (*Newlandiida*), другие – как колонии организмов, скорее всего – водорослей (*Camasiida*) или в составе микробиолитов (*Saralinskiida*). В перечисленные подразделения вошли только некоторые представители невландиевой биоты, т. е. те, которые можно было объединить по сходному строению. Предполагается, что каждая группа включает родственные организмы, хотя их природа в целом может быть дискуссионна (Sosnovskaya, 2011).

К остаткам микробиолитов в невландиевой биоте отнесены все представители *Saralinskiida*. Элементы их построек, сложенные темным карбонатом, рассматриваются как скопления обызвествленных колоний, скорее всего, цианобактерий. Конечно, не исключается и водорослевая природа этих об-

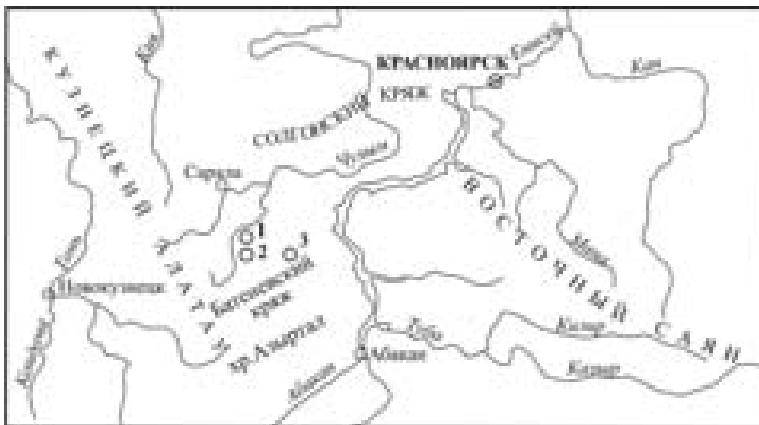


Рис. 1. Местонахождение описанных форм саралинскиид в Алтае-Саянской складчатой области: 1 – р. Тюрим, 2 – р. Каратас, 3 – р. Карыш.

разований, поскольку не ясно, относятся они к прокариотам или эукариотам.

В палеонтологической литературе до недавнего времени был известен единственный представитель этих окаменелостей – род *Saralinskia* Krasn., описанный П.С. Краснопеевой из отложений главстанской свиты (венд) бассейна р. Сарала (Кузнецкого Алатау) (Краснопеева, 1933, 1940). В ее работах (Краснопеева, 1933, 1937, 1940) приведены описания восьми видов *Saralinskia*, которые отнесены к «известковым сине-зеленым водорослям». В качестве самостоятельной группы под названием «ячеистые окаменелости» саралинскииды выделены В.А. Шипицыным (Шипицын, 1975; 1978). Им описан также их новый род – *Incertadia*, однако он не был опубликован. Позднее ячеистые окаменелости получили название *Saralinskiida* (Сосновская, 1997, 2011).

Отнесение окаменелостей к микробиолитам предполагает использование при их классификации таких понятий как формальная группа и формальная форма. Таким образом, *Saralinskia* и *Incertadia* далее рассматриваются как группы, а ранее описанные в их составе виды как формы. Из этого следует, что саралинскииды теряют статус группы. Тем не менее, представители групп имеют сходство в форме построек и их строении, в связи с чем целесообразно сохранить ранее предложенное для них название – *Saralinskiida*. Ранг подразделения – тип (формальный тип) принят в соответствии с классификацией, предложенной для строматолитов и микрофитолитов Т.А. Дольник (2000).

МОРФОЛОГИЯ САРАЛИНСКИИД

1. Форма и строение построек. По наблюдениям автора окаменелости имеют вид невысоких (до 10–15 см), но протяженных (видимая длина более 3–4 м) построек пластообразной формы (биостромы). Они могут полно-

стью заполнять слой или часть его. Биостромы в свою очередь образуют биостромные массивы. По данным Краснопеевой (1940, с. 19), последние достигают мощности 40 м при прослеженной длине до 80 м.

Постройки *Saralinskia* и *Incertadia* образованы мелкими более или менее изометричными комочковидными или комочковидными в сочетании с удлиненными элементами разной величины, сложенными темным (часто черным) карбонатом кальция и группирующимися (либо нет) в скопления. Пространство между комочками выполнено осветленным карбонатом.

Мелкие изометричные комочки названы **глебами** (*gleba lat.* – комочек, кусочек) (табл. I, фиг. 3, 6; табл. II, фиг. 5, 10), а крупные удлиненные элементы – **глебулами** (от *glebula lat.* – комок) (табл. I, фиг. 1–2, 4; табл. II, фиг. 1–2, 7–8).

У некоторых саралинских скопления глеб или глеб и глебул имеют шаровидную или полусферовидную форму. Для них предложен термин – «**глобулюсы**» (*globulus lat.* – шар, шарик) (табл. I, фиг. 1, 2). Строение глобулюсов различное и зависит от распределения в них глеб и глебул. В одних случаях внутренняя (центральная) зона, расположенная в центре глобулюсов, состоит из мелких глеб, которые на периферии сменяются глебулами (табл. I, фиг. 1–2, 4). В других случаях глебы в глобулюсах располагаются концентрически (*S. boulinnikovi* Krasn., Краснопеева, 1940, табл. XI, фиг. 33). Иногда глебулы отсутствуют.

Глебы располагаются в глобулюсах плотно или рыхло, незакономерно (хаотически) или закономерно. Соприкасаясь боковыми сторонами они могут создавать удлиненные, иногда радиальные, элементы (табл. I, фиг. 5–6). В этом случае глобулюсы приобретают кустистый вид (табл. I, фиг. 7).

Наряду с постройками с глобулюсами встречаются, причем, значительно чаще, пластообразные постройки без глобулюсов (табл. II, фиг. 1, 7). Этот признак был использован в свое время для выделения из состава саралинских новой группы *Incertadia* (Шипицын, 1975).

В пластообразных постройках инцертаций распределение глеб и глебул так же закономерно, как в постройках с глобулюсами. Если в постройке имеются и глебы, и глебулы, то первоначально появляются глебы, а вторые сменяют их в процессе роста построек. Соответственно этому выделяются две части последних: базальная и периферическая (табл. II, фиг. 1, 6, 7).

Постройки саралинскиид нередко имеют неровную кровлю и могут нести «выпячивания», сложенные плотно упакованными глебами (Сосновская, 2013, фиг. 5).

Встречаются постройки, засыпанные песчаным материалом (Сосновская, 2011, табл. I, фиг. 8). При этом не обнаруживается деформации слагающих их элементов, что свидетельствует о прижизненном обызвествлении организмов, их образующих.



Рис. 2. Глобулюсы, представленные кустистыми скоплениями цианобактерий.

2. Форма и строение глеб и глебул. Очертания глеб в основном изометричные и более или менее округлые. Их диаметр – 0.05–0.1 мм.

У представителей *Incertadia sera* каждая глеба представляет собой колонию-кустик, сложенную радиально расположенными элементами (нитями). Колонии обрастают обломки. Среди последних распознаются фрагменты скелетов, часть которых похожи на спикулы губок (радиолярии?) (табл. II, фиг. 9–10).

У других саралинскиид глебы имеют округлую, неправильно-округлую, иногда даже угловатую форму. Внутреннее строение их мелких экземпляров не распознается, у более крупных оно комковатое: внутри глеб устанавливаются затемненные участки.

Глебулы, как правило, удлинённые и в целом напоминают неправильных очертаний столбик с округлыми поперечными сечениями (табл. II, фиг. 1–2, 7–8), иногда разветвляющийся. Длина их достигает 1.5–2 см, диаметр – 7–8 мм. Для части глебул установлено, что они созданы скоплениями плотно расположенных глеб. Глебы к периферии постройки нередко увеличиваются в размерах (табл. II, фиг. 6).

Ранее глебы и глебулы именовались «ячейками» (Шипицын, 1975), а их скопления «ячеистой тканью» (Краснопеева, 1940). Такие названия они получили из-за разной степени растворения карбоната в постройках: черный карбонат, слагающий глебулы и глебы, растворяется быстрее светлого – их вмещающего. Тогда при интенсивном выветривании в местах глебул и глеб

образуются углубления. В итоге породы с этими окаменелостями приобретают пористый (губчатый) вид.

3. Дополнительные элементы построек. В некоторых постройках встречаются тонкие, часто изогнутые пластинообразные элементы – **браттеи** (*brattea lat.* – тонкая пластинка), от которых отходят в одну или разные стороны многочисленные то короткие, то удлиненные, иногда ветвящиеся столбики с округлыми поперечными сечениями (табл. II, фиг. 3–4). Браттеи располагаются незакономерно, субвертикально, субгоризонтально или загибаются и образуют концентрический элемент (табл. I, фиг. 7).

СИСТЕМАТИКА САРАЛИНСКИИД

Группа *Saralinskia* Krasn., 1933 объединяет 6 форм, которые диагностируются с учетом строения глобулюсов. Группа *Incertadia* Schip.et Sosn., 2011 включает две формы.

В работах Краснопеевой (1933, 1937, 1940) описаны 8 форм группы *Saralinskia*. Из них *Saralinskia boulinnikovi* Krasn. (Краснопеева, 1940, табл. IX, фиг. 26), *S. serrata* Krasn. (Краснопеева, 1940, табл. X, фиг. 29), *S. glomeria* Krasn. (Краснопеева, 1940, табл. XI, фиг. 35) по своим особенностям (постройки с глобулюсами, «ячеистого», т. е. из глеб, строения) отвечают первоначальному диагнозу *Saralinskia*. *Saralinskia boulinnikovi* var. *vulgaris* Krasn. (Краснопеева, 1940, табл. VI, фиг. 16) – то же самое, что *Saralinskia boulinnikovi* Krasn.

S. multiangulata Krasn. (Краснопеева, 1940, табл. XII, фиг. 37; табл. XIII, фиг. 38–40), образующая постройки из скоплений многоугольных тел, в центральной части которых устанавливается светлое обособление округлых очертаний, скорее всего, относится также к этой же группе, а угловатые очертания глобулюсы получили из-за их тесного расположения.

S. stellata Krasn. (Краснопеева, 1940, табл. X, фиг. 30 и 31), представленная округлыми телами, образованными ветвящимися (с продольным и «перистым» ветвлением) столбиками, радиально ориентированными от центра тел, принадлежит камазидам, семейству *Tridiidae*, скорее всего, роду *Tricuspidatia* Sosn., 1982.

Признаки *S. ramosa* Krasn., 1937 (Краснопеева, 1937, табл. XI, фиг. 92): неправильные, угловатые образования, сложенные черным мелкозернистым карбонатом и похожие на обломки, не позволяют отнести их к *Saralinskia*. *S. primitivi* Krasn., 1937 (Краснопеева, 1937, табл. IX, фиг. 87–88) представляет собой карбонатные конкреции и к невландиевой биоте отношения не имеет.

ПРИРОДА SARALINSKIA И INCERTADIA

П.С. Краснопеева рассматривала род *Saralinskia* как «известковую водоросль» на основании следующих признаков (Краснопеева, 1940, с. 50): «шаровидная в основном форма тела, способность выделять минеральные

зернышки, наличие ячеистой массы и некоторое сходство в микроструктуре с родом *Newlandia*». В.П. Маслов (1960, с. 31) подробно рассматривает приводимые Краснопеевой доводы, однако их опровергает, считая недостаточно доказательными. Он указывает, что шаровидную форму могут иметь и органические, и неорганические образования, способностью к обызвествлению обладают не только водоросли, ячеистое строение наблюдается у многих беспозвоночных животных.

В.А. Шипицын (1975, 1978) саралинскииды сравнивает с представителями беспозвоночных. Он считает, что *Saralinskia*, имея выраженную концентрическую упорядоченность и радиальное расположение ячеек, сходны со сферактинидами, а колонии *Incertadia* напоминают массивные постройки *Spongiomorphida*, для которых характерна пористая структура скелета. Также он полагал, что светлый карбонат между глебулами – это скелет окаменелости, а «ячейки» – вместилище мягкого тела, которое позднее разложилось, и освободившееся пространство было заполнено темным карбонатным веществом.

Авторы различных гипотез происхождения *Saralinskia* обращают внимание в первую очередь на глобулюсы, которые являются объектом для сравнения с известными животными и растениями. Но глобулюсы – всего лишь элементы большой пластообразной постройки, в которой они развиваются на отдельных участках и, следовательно, не могут быть от нее отчленены. В такой трактовке внешней формы окаменелости не могут быть губками, как предполагал Шипицын (1975, 1978).

О.В. Сосновская (Сосновская, 2013; Sosnovskaya, 2011) рассматривала саралинскииды как остатки цианобактерий (или водорослей), а глобулюсы как их колонии.

Изучение *Incertadia sera* помогло в установлении природы этих окаменелостей. Постройки, представленные скоплениями глеб в виде кустистых колоний цианобактерий (водорослей?), соответствуют диагнозу дендролитов, рассматриваемых среди микробиолитов.

Остальные саралинскииды, имеющие комковатое или не установленное строение глеб, могут относиться как к дендролитам, так и тромболитам.

Саралинскииды известны из отложений верхнего протерозоя. Они широко распространены в Алтае-Саянской складчатой области (преимущественно в Кузнецком Алатау), встречаются на территории Малого Хингана и Тянь-Шаня (Сосновская, 2010). Представители типа включены в список характерных форм венда Алтае-Саянской складчатой области (Решения..., 1983).

В связи с новым представлением о природе *Saralinskia* и *Incertadia* ниже предлагается переописание некоторых форм этих групп.

Автор выражает большую благодарность П.В. Медведеву (ИГ КарНЦ РАН) и Р. Шапиро (University of California, Santa Barbara, USA), которые помогли своими советами установить природу этих окаменелостей.

ТИП *SARALINSKIIDA* SCHIPITZYN ET SOSNOVSKAYA, 1997

Диагноз. Пластообразные постройки, иногда с глобулюсами, состоящие из двух частей: нижней (или центральной), сложенной глебами, и периферической – с глебулами. Глебы рассматриваются как обызвествленные микробные колонии, вероятно, цианобактерии. Глебулы образуются в процессе роста постройки и срастания глеб.

Состав. Две группы: *Saralinskia* Krasn., 1933 и *Incertadia* Schip. et Sosn., 2011 из верхней части протерозоя Кузнецкого Алатау, Тянь-Шаня и Малого Хингана.

ГРУППА *SARALINSKIA* KRASNOPEEVA, 1933

Saralinskia: Краснопеева, 1933, с. 21; 1940, с. 18; Сосновская, 2011, с. 18.

Типовая форма – *Saralinskia boulinnikovi* Краснопеева, 1940; венд, главстанская свита, верхняя часть; Кузнецкий Алатау, бассейн р. Сарала, ключ Теплый в окрестностях пос. Главстан.

Диагноз. Пластообразные постройки с глобулюсами. Глебы неправильно-округлые. Они расположены хаотично или, слипаясь боковыми сторонами, создают радиальные элементы.

Состав. Шесть форм: *Saralinskia boulinnikovi* Krasn., 1940; *S. serrata* Krasn., 1940; *S. glomeria* Krasn., 1940, *S. multiangulata* Krasn., 1940 из главстанской свиты и *S. coronata* Schip. et Sosn., 2011; *S. fibrosula* Sosn., 2010 из тюримской свиты венда Кузнецкого Алатау.

Saralinskia coronata Schipitzyn, 2011

Табл. I, фиг. 1–2

Saralinskia coronata: Сосновская, 2011, табл. 2, фиг. 8–10.

Голотип – ОАО «Красноярскгеолсъёмка», № 70107-1; Кузнецкий Алатау, бассейн р. Тюрим, Белый лог, правый борт; венд, тюримская свита (стратотип), верхняя часть.

Описание. Глобулюсы полусферической и сферической формы располагаются в постройке плотно. Их центральная часть сложена мелкими глебами, периферическая – крупными удлинёнными с округленными концами глебулами, сформированными скоплением мелких глеб. В случаях, когда глебы неразличимы, строение глебул кажется однородным или неявно комковатым. Переход от центральной к периферической зоне глобулюсов резкий.

Глебы в центре глобулюсов мелкие, имеющие неправильные очертания, позднее округлые, близкие по величине, часто слипшиеся друг с другом. Расположение их незакономерное.

В постройках встречаются субконцентрически расположенные братеи, осложненные на поверхности очень мелкими выступами.

Размеры в мм: диаметр глобулюсов – 50–70, диаметр их центральной зоны – 30–50, ширина периферической зоны – 15–20; поперечник мелких глеб – менее 1 мм, диаметр глебул до 5, их длина достигает 10 мм.

Сравнение. Не имеет аналогов среди ранее описанных представителей группы.

Распространение. Тюримская свита верхнего протерозоя Кузнецкого Алатау.

Материал. Восемь образцов из одного местонахождения (см. голотип).

Saralinskia fibrosula Sosnovskaya, 2011

Табл. I, фиг. 3–7

Saralinskia fibrosula: Сосновская, 2011, табл. 3; фиг. 6–7.

Голотип – ОАО «Красноярскгеолсъёмка», № 82688-9; Кузнецкий Алатау, р. Каратас (правый приток р. Белый Июс), лог Монахов, правый борт; венд, тюримская свита, верхняя часть.

Описание. Голотип представляет собой пластообразную постройку из глобулюсов кустистого облика (кустов), несколько вытянутых вверх и имеющих общее основание роста в виде пластообразного разрастания мелкокомковатого (из глеб) сложения. Кусты тесно примыкают друг к другу, обособляясь только макушками. Каждый куст сложен удлиненными ветвящимися элементами, созданными глебами.

В начале роста кустов мелкие глебулы располагаются беспорядочно. Далее в направлении роста куста они, соединяясь друг с другом боковыми сторонами в один ряд, создают цепочку. Позже они группируются по несколько штук (слипаются) в удлиненные столбикообразные глебулы в поперечном срезе округлых очертаний. Выше последние резко увеличивают свои размеры и создают небольшие пучки на кровле исходных скоплений. Отмечаются браттеи.

В состав формы включены также экземпляры с пластообразными постройками, сложенными «обычными» (не кустообразными) шаровидными и полушаровидными глобулюсами (табл. I, фиг. 4). Строение глобулюсов аналогично кустистым скоплениям.

Размеры в мм: высота построек до 40, поперечник глеб – 0.3–0.5, длина глебул – до 20, их диаметр – в среднем 1–1.5.

Распространение. Тюримская свита верхнего протерозоя Кузнецкого Алатау.

Материал. Двенадцать образцов из тюримской свиты р. Каратас и три образца из этой же свиты по правому борту Белого лога в бассейне р. Тюрим.

Группа *Incertadia* Schipitzyn et Sosnovskaya, 2011

Типовая форма – *I. lamellifera* Schipitzyn et Sosnovskaya, 2011; венд, тюримская свита; Кузнецкий Алатау, бассейн р. Тюрим, Белый лог.

Диагноз. Пластообразные постройки без глобулюсов. Форма глеб разнообразная, чаще округлая и неправильно округлая. Их строение комковатое или они представляют собой кустистую колонию.

Глебулы имеют вид коротких или удлинённых, иногда ветвящихся столбиков с неправильно округлыми поперечными сечениями. Браттеи расположены незакономерно или концентрически, могут отсутствовать.

Состав. Две формы из отложений верхней части тюримской и арамонской свит Кузнецкого Алатау. Представители группы широко распространены на разных стратиграфических уровнях разреза верхнего протерозоя Кузнецкого Алатау и Восточного Саяна (Манский прогиб), известны также в поздневендских отложениях Малого Хингана и кокпатасской (горы Букантау), тасказганской (хр. Тамдытау), суялташской (хр. Северный Нурау) свитах позднепротерозойского возраста на территории Узбекистана.

Incertadia lamellifera Schipitzyn et Sosnovskaya, 2011

Табл. II, фиг. 1–5

Голотип – ОАО «Красноярскгеолсъёмка», № 70112; Кузнецкий Алатау, бассейн р. Тюрим, Белый лог, правый борт; венд, тюримская свита, верхняя часть.

Описание. Пластообразные постройки сложены в базальной части глебами и браттеями, несущими многочисленные длинные столбики, в верхней части – глебулами. Переход от базальной части к периферической – постепенный.

Глебы округлые и неправильно-округлые, иногда угловатые, незначительно дифференцированные по величине, не плотно расположенные. В их центральной части иногда устанавливаются мелкие обособления, которые рассматриваются, как и у *I. sega*, как обломки (скорее всего, карбонатных пород), вокруг которых нарастают колонии цианобактерий. Обычно же строение глеб мелкокомковатое.

Глебы, слипаясь, постепенно создают к периферии постройки вертикально ориентированные глебулы с округлыми поперечными сечениями. Глебулы ветвятся.

Браттеи протяжённые, пересекающие постройку под разными углами. Столбики браттей имеют округлые поперечные сечения и сложены сросшимися боками глебами, аналогичными тем, что создают глебулы.

Размеры в мм: высота постройки – до 65, диаметр глеб – 0.3–1, длина глебул – 15, их диаметр – 2–5, ширина браттей – 0.3–1.

Распространение. Тюримская и арамонская свиты верхнего протерозоя Кузнецкого Алатау.

Материал. Шесть образцов фрагментов построек из нескольких местонахождений из верхней части тюримской свиты по правому борту Белого лога (бассейн р. Тюрим), аналогичные и близкие формы (30 обр.) из тюримской и арамонской свит разных районов Кузнецкого Алатау.

Incertadia sera Sosnovskaya, 2011

Табл. II, фиг. 6–10.

Голотип – ОАО «Красноярскгеолсъёмка», № 78008; Кузнецкий Алатау, р. Карыш, верховья, правый борт; венд, арамонская свита, верхняя часть.

Описание. Пластообразные постройки с четко выраженной базальной и периферической частями. Базальную часть слагают мелкие глебы округлых, редко треугольных очертаний, периферическую – короткие крупные глебулы с неправильно-округлыми и округло-угловатыми поперечными сечениями. Угловатость сечений связана с плотным расположением глебул.

Каждая глеба представляет собой кустистую колонию цианобактерий, обрастающую (в голотипе) обломки скелетных организмов (спикулы губок?). Нити, создающие колонию, – темные, прямые, расположенные от центра (обломка) радиально.

Глебулы короткие, приземистые, плотно расположенные, образованные скоплениями глеб. Браттей не встречены.

Размеры в мм: высота постройки до 50, высота глебул – 15 мм, диаметр глебул – 3–8, диаметр глеб – в среднем 0.4–0.6.

Сравнение. От *Incertadia lamellifera* отличается короткой формой глебул, кустистым строением глеб, отсутствием браттей.

Распространение. Арамонская свита Кузнецкого Алатау, беретская свита Восточного Саяна.

Материал. Один образец и 4 шлифа из верхней части арамонской свиты (см. голотип), один образец из беретской свиты по правому борту р. Береть в ее верхнем течении (Восточный Саян).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дольник Т.А.* 2000. Строматолиты и микрофитолиты в стратиграфии рифея и венда складчатого обрамления юга Сибирской платформы. Новосибирск: изд-во СО РАН, филиал «Гео», 320 с.
- Краснопеева П.С.* 1933. Об альгонской флоре в Саралинском районе Западной Сибири // Мат-лы по геологии Зап. Сиб. края. Вып. 4. С. 21–25.
- Краснопеева П.С.* 1937. Водоросли и археоциаты древнейших отложений Потехинского района Хакасии // Мат-лы по геологии Красноярского края. Вып. 3. 51 с.
- Краснопеева П.С.* 1940. Альгонская флора и фауна Саралинского района Кузнецкого Алатау // Мат-лы по геологии Красноярского края. № 8. 32 с.
- Маслов В.П.* 1960. Строматолиты. М.: изд-во АН СССР. 188 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 41).
- Решения Всесоюзного стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и четвертичной системе Средней Сибири. 1983. Ч. 1. Верхний докембрий и нижний палеозой. Новосибирск: СНИИГГиМС. 215 с.
- Сосновская О.В.* 1997. Невландиевая проблематика и ее место в эволюции органического мира // Эволюция жизни на Земле. Мат-лы симп. Томск: изд-во ТГУ. С. 61–62.

- Сосновская О.В.* 2010. Невландиевая биота (географическое и стратиграфическое распространение) // Эволюция жизни на Земле. Мат-лы симп. Томск: ТМЛ-Пресс. С. 196–199.
- Сосновская О.В.* 2011. Саралинскииды верхнего протерозоя // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Центральной Сибири. Мат-лы конф. Красноярск: ОАО «Красноярскгеолсъемка». С. 9–20.
- Сосновская О.В.* Водоросли и цианобактерии в невландиевой биоте // Водоросли в эволюции биосферы. Мат-лы 1 палеоальг. конф. М.: ПИН РАН. 2013. С. 125–128.
- Шипицын В.А.* 1975. Стратиграфия и палеонтология верхнего протерозоя восточной части Кузнецкого Алатау // Автореф. дис. ... к.г.-м.н. Томск. 18 с.
- Шипицын В.А.* 1978. Невландиевая ассоциация проблематик верхнего протерозоя // Мат-лы 4 Всес. симпоз. по ископ. кораллам. Тбилиси. С. 78–79.
- Sosnovskaya O.V.* 2011. **Newlandian biota of Upper Proterozoic // Neoproterozoic Sedimentary Basins: stratigraphy, geodynamics and petroleum potential.** Proc. intern. conf. (Novosibirsk, 3 July – 02 August, 2011). Novosibirsk: IPGG SB RAS. P. 87–88.

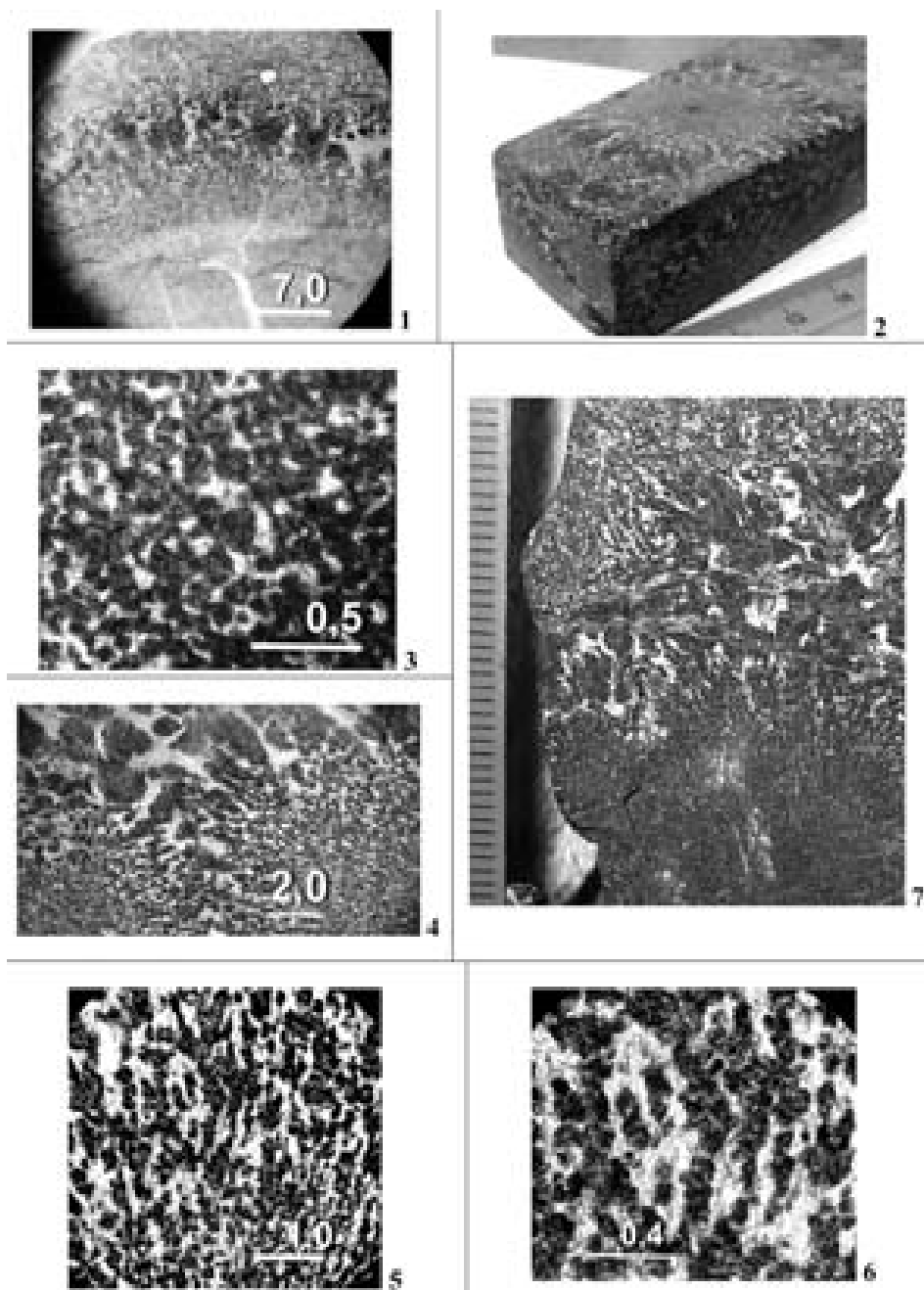
Объяснение таблицы I

Увеличения см. на фигурах, маленькое деление линейки – 1 мм

Фиг. 1–2. *Saralinskia coronata* Schipitzyn: 1 – шлиф № 70120-11, вертикальное сечение полусферического глобулюса, его контакт с субстратом, представленным серым известняком; 2 – голотип, № 70107-1, фрагмент постройки; Кузнецкий Алатау, р. Тюрим, Белый лог; венд.

Фиг. 3–7. *Saralinskia fibrosula* Sosnovskaya; 3–6 – шлифы № 70105-5: 3 – глебы округлой формы в центральной части глобулюса, 4 – глебы в центральной части и глебулы в периферической части глобулюсов, 5–6 – радиальные элементы, сложенные глебами; Кузнецкий Алатау, р. Тюрим; 7 – голотип, № 82688-9: вертикальный срез постройки, в нижней части – кустистые скопления глеб, выше глебулы; Кузнецкий Алатау, р. Каратас, правый борт лога Монахов; венд.

Таблица I



Объяснение таблицы II

Увеличения см. на фигурах, маленькое деление линейки – 1 мм

Фиг. 1–5. *Incertadia lamellifera* Schipitzyn et Sosnovskaya; голотип, № 70112: 1 – вертикальное сечение пластообразной постройки, 2 – поперечное сечение постройки в верхней ее части, округлые поперечные сечения глебул, 3–4 – вертикальные сечения постройки, браттеи, 5 – глебулы; Кузнецкий Алатау, р. Тюрим, Белый лог; венд.

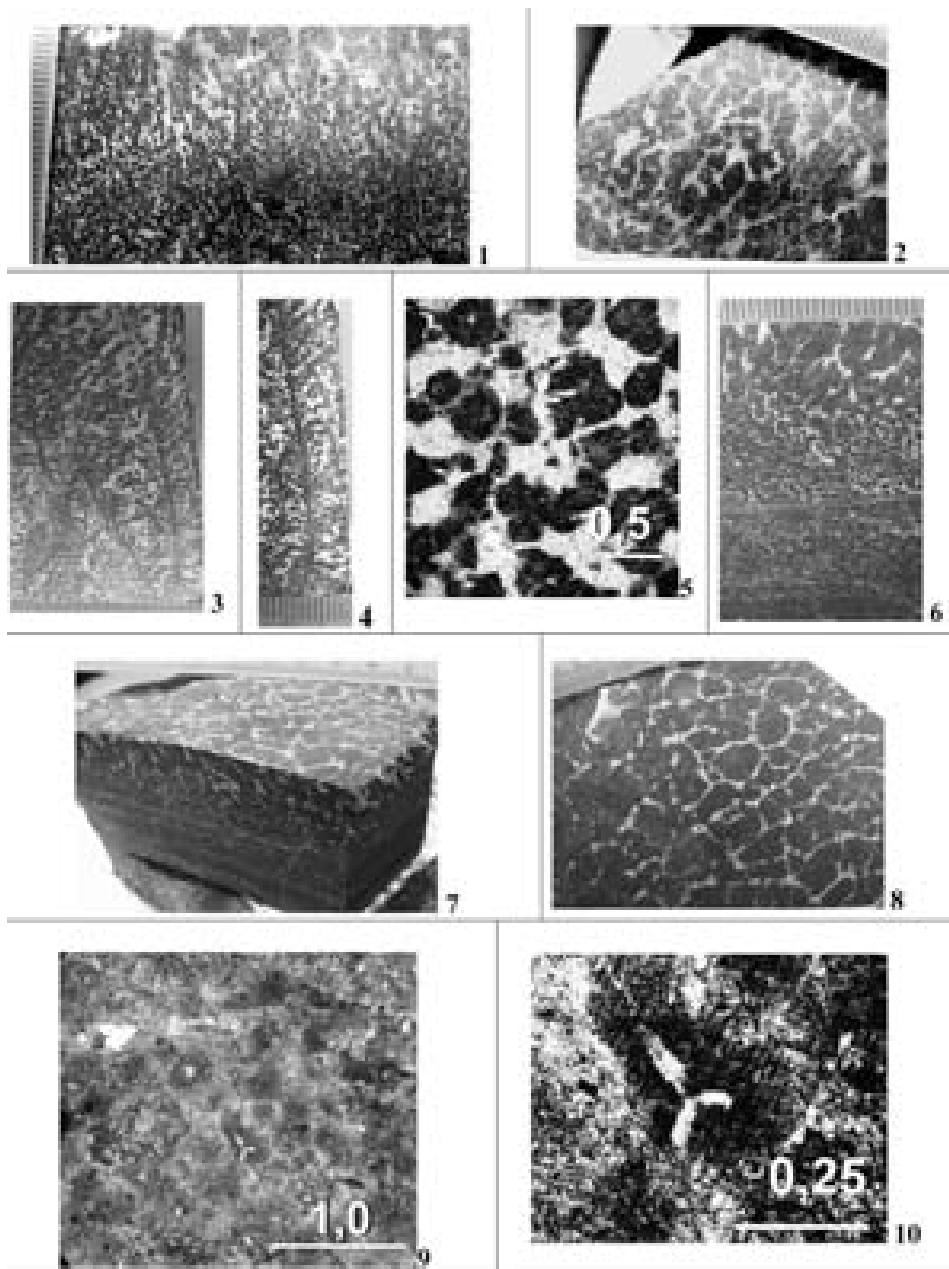
Фиг. 6–10. *Incertadia sera* Sosnovskaya; голотип, № 78008: 6 – вертикальное сечение пластообразной постройки, 7 – общий вид пластообразной постройки, 8 – вид постройки в плане (сверху), округлые поперечные сечения глебул, 9 – шлиф, округлые комочки глеб, 10 – то же, но увеличена одна глеба трехлопастной формы, в ее центре – обломок спикулы губок (?); Кузнецкий Алатау, верхнее течение р. Карыш, правый борт; венд.

MICROBIOLITHS IN NEWLANDIAN BIOTA

O.V. Sosnovskaya

Representatives of the saralinskiids – *Saralinskia* Krasn., 1933 and *Incertadia* Schip. et Sosn., 2011 from Newlandian biota are classified as microbioliths. These fossils have shape of stratified builds made of cyanobacterial colonies. Redescription of some forms has been provided.

Таблица II



Водоросли в эволюции биосферы.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2014. С. 170–186.

<http://www.paleo.ru/institute/publications/geo/>

УДК [552.58+551.351]:551.762

ЮРСКИЕ МИКРОБИАЛЬНЫЕ ПОСТРОЙКИ РУССКОЙ ПЛИТЫ: ОРГАНОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ И ПОРОДООБРАЗУЮЩИЕ ОРГАНИЗМЫ

© 2014 г. С.Ю. Маленкина

Геологический институт РАН, Москва

maleo@mail.ru

В юрских отложениях Русской плиты, как показали наши недавние исследования, довольно широко представлены различные микробиальные постройки, различающиеся по форме, размеру и составу. Установлено, что среди них различаются тромболиты, строматолиты, онколиты и лейолиты. В статье рассмотрены продуценты и структура альго-бактериальных бентосных сообществ, построивших их, а также условия образования построек.

Несмотря на то, что зарубежом существует довольно обширная литература по юрским микробиалитам, у нас они остаются еще малоизученными. Имеющиеся литературные данные крайне скудны (Силантьев, 1989; Занин и др., 2001; Исаев и др., 2008; Маленкина, 2009, 2011; Николаева др., 2009; Королев и др., 2010), хотя есть все основания полагать, что они не так уж редки, но просто не были замечены другими специалистами и описаны ранее из-за того, что до настоящего времени практически не изучались в нашей стране. Возможно, это связано с недооценкой их значения, поскольку фанерозойские строматолиты обычно не используются для расчленения и корреляции разрезов, в отличие от докембрийских. После первой находки фосфатных строматолитов, сделанной В.Н. Силантьевым в Приуралье (Силантьев, 1989), лишь конце 2007 года впервые в пределах Московской синеклизы при исследовании стройплощадки торгового комплекса (г. Москва, Цветной бульвар, 15) в отложениях среднего келловей-оксфорда (рис. 1, 2, *e-u*), нами были выявлены разнообразные карбонатные и карбонатно-глауконитовые строматолитовые постройки. Позже они наблюдались также в котловане «Москва-Сити» и были обнаружены в Доро-

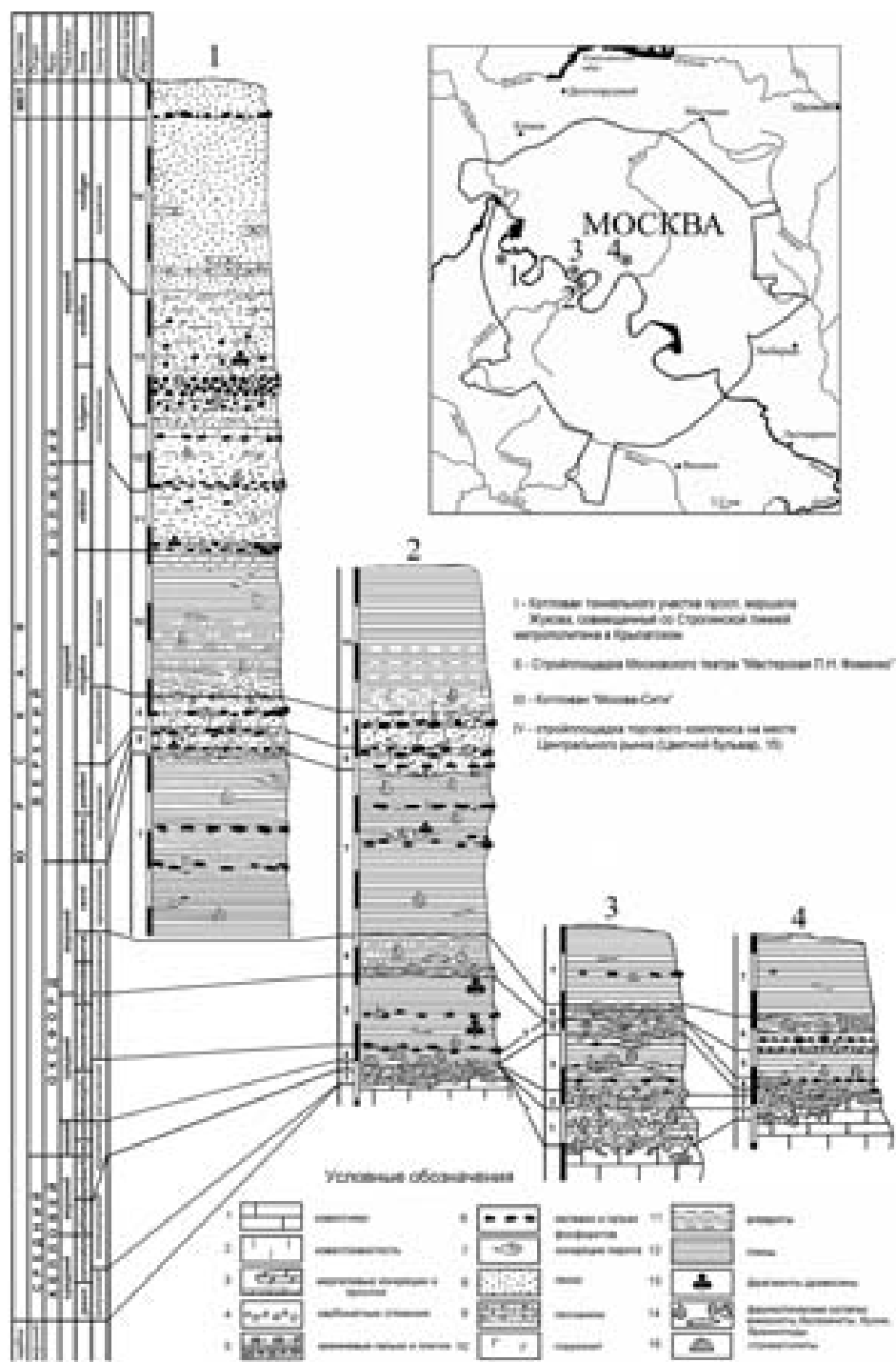


Рис. 1. Схема сопоставления исследованных московских разрезов.

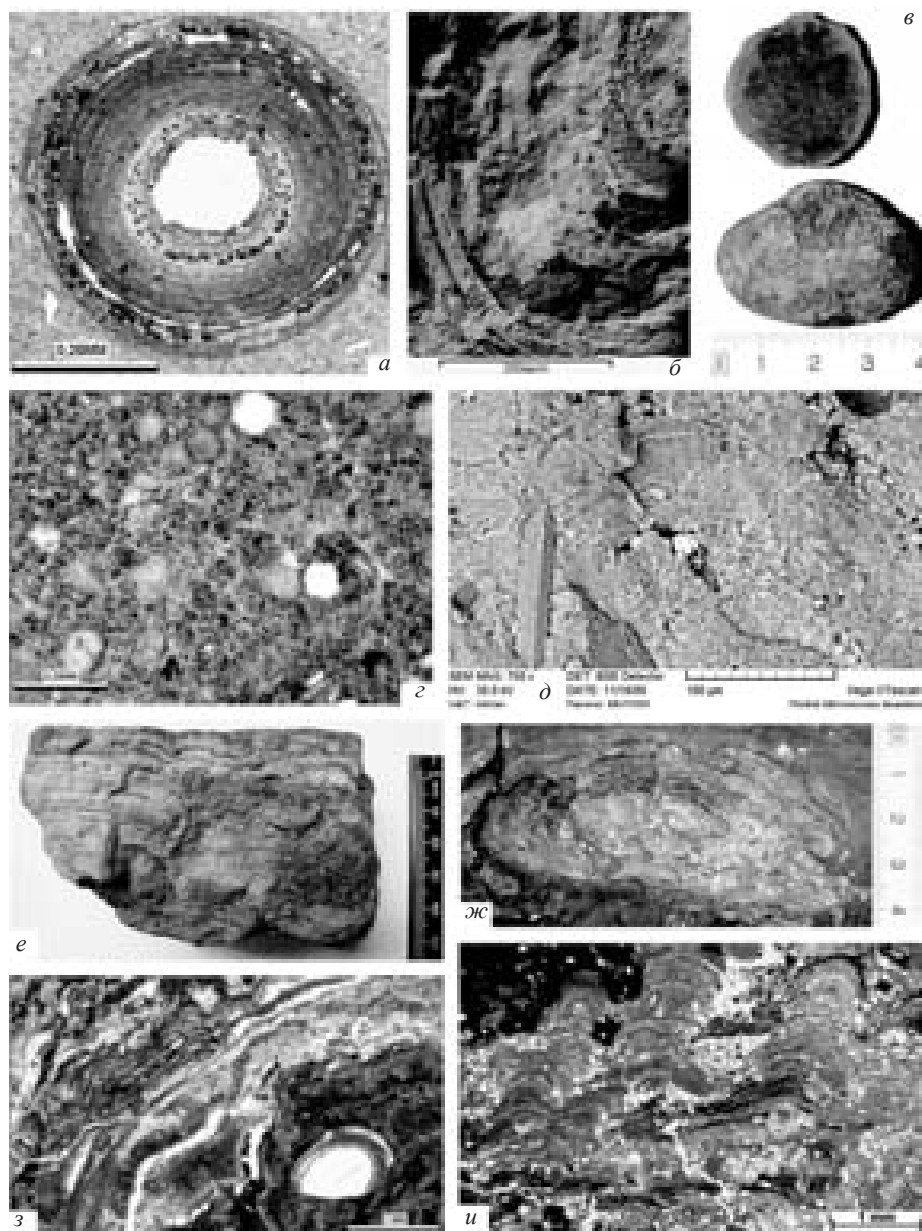


Рис. 2. Микробиалиты Русской Плиты: *a* – келловейский онколит в шлифе; *б* – фотография онколита в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ); *в* – оксфордские фосфоритовые конкреции с неясной сгустковой текстурой и железистыми ооидами; *г* – шлиф аналогичного желвака со сгустковой микроструктурой; *д* – фотография тромболитовой фосфатной конкреции в СЭМ; *е* – келловейский строматолит (макро) (г. Москва, Цветной бульвар, 15); *ж* – верхнеоксфордский глауконитовый строматолитовый желвак (макро) отсюда же; *з* – шлиф келловейского строматолита с инкрустирующей красной водорослью (слева); *и* – фотография шлифа глауконитового строматолита, аналогичного *ж*.

гомилово (стройплощадка театра «Мастерская П.Н. Фоменко») в Москве, а также в Подмоскowie – обнажении близ с. Каменная Тяжина, в карьерах близ ст. Гжель, Малино, Пески, г. Домодедово и в других обнажениях этого же возрастного интервала. Аналогичные оксфордские строматолиты были отмечены в 2008–2009 г. в разрезах по р. Унжа (Костромская обл.), по р. Волга (Ивановская обл.). (Маленкина, 2009, 2011). Состав построек чаще всего карбонатный, но бывают также железистые, глауконитовые и фосфатные. Они образуют как одиночные тела разнообразной формы и размеров, так и многочисленные скопления. По морфологии выделяются пластовые, линзовидные, куполовидные, столбообразные и округло-шаровидные постройки. Кроме того, наши последние исследования различных юрских конкреций Русской плиты (из разрезов Москвы, Московской, Костромской, Нижегородской и Оренбургской областей) выявили, что часть из них имеют отчетливо выраженное строматолитовое строение, другие, вероятно, являются тромболитами (преимущественно фосфатные и карбонатно-фосфатные), в келловейских и нижнеоксфордских отложениях широко распространены так называемые железистые оолиты, по существу являющиеся онколитами.

ТЕРМИНОЛОГИЯ

Термин микробиалиты относится к осадкам, возникшим в результате органоминаерализации в широком смысле, которая включает в себя «микробиально индуцированную» и «микробиально опосредованную» минерализацию (Burne, Moore, 1987; Dupraz et al., 2009). Микробиально индуцированная минерализация (“microbially-induced”) требует деятельности живых клеток, т. е. является результатом активного взаимодействия со средой с помощью метаболизма, в то время как минерализация посредством микробиального влияния (microbially-induced) определяется как пассивная минерализация органического вещества через взаимодействия внеклеточной органики и геохимической среды (Dupraz et al., 2009). Формирование микробиальных карбонатов и некоторых других осадков связано с наличием микроскопических организмов, таких как бактерии, грибки, мелкие водоросли и простейшие, но также требует благоприятного насыщения карбонатом кальция и другими веществами. Ключевыми организмами, участвующими в образовании, являются бактерии и цианобактерии, которые процветают в мелководных и насыщенных кислородом средах (Riding, 2000). Некоторые метаболические процессы, такие как цианобактериальный фотосинтез и восстановление сульфатов (сульфатредукция) другими гетеротрофными бактериями могут увеличить щелочность и стимулировать осаждение карбоната (Riding, 2000), а также в ряде случаев фосфата кальция. Сообщества, создающие микробиальные карбонаты и другие осадки, формируют тонкие микробиальные пленки и маты (название от-

ражает их плотно переслаивающиеся и переплетенные слои коккоидных и нитевидных клеток) и порождают определенные осадочные структуры (Flugel, 2004). Штольц (2000) рассматривал микробные маты как сложные биопленки и описывал их как массы микроколоний в сотовой матрице, состоящей из внеклеточных полимерных веществ (EPS). EPS представляют собой защитный и липкий матрикс, который прикрепляет микробы к субстрату и содержит внутренние каналы, которые облегчают доставку питательных веществ и кислорода, а также удаление отходов (Riding, 2000). С органоминерализационной точки зрения EPS матрикс представляет собой то место, где зарождаются и растут карбонаты (Dupraz et al., 2009).

Микробные маты очень разнообразны и формируются тремя процессами: захватом частиц осадка, связыванием осадочного материала, осаждением минералов (Burne, Moore, 1987; Riding, 2011). Эти процессы приводят к структурам ранней литификации, которые могут быть подразделены на три главные категории микробалитов: строматолиты (Kalkowski, 1908), тромболиты (Aitken, 1967) и лейолиты (Braga, 1995). Кроме того, существуют онколиты (или онкоиды) – округлые слоистые, но лишённые связи с субстратом, рассматриваемые в последнее время как частный случай строматолитов (Riding, 2000), а также дендролиты с кустообразной древовидной текстурой, образованные микробным осаждением. Большинство микробалитов могут быть отнесены к одной из этих категорий основываясь на макро- и микроскопических признаках. Строматолиты характеризуются слоистыми макротекстурами, образуемыми эпизодической аккрецией (приращением) путем улавливания, связывания и цементации зерен биопленками, а также прямым осаждением (туфа-строматолит) в EPS или на ее поверхности (Riding, 2011). Тромболиты представляют собой неслоистую сгустковую текстуру и доминирующий осадочный процесс – кальцификацию (обызвествление) *in situ*, а не осадочный захват. Индивидуальные ламины (пластины) внутри строматолитов порождаются динамическим равновесием между периодами частых аккреций осадка (преимущественно представлены вертикально ориентированными нитчатыми цианобактериями, которые улавливают и связывают отложения) и прерывистой литификацией цианобактериальных матов, характеризуемой формированием латерально протягивающихся слоев микрита в поверхностных биопленках (Reid et al., 2000). В противоположность этому, сгустковая текстура тромболитов интерпретируется как состоящая из дискретных колоний или форм роста преимущественно коккоидных сообществ (Kennard, James, 1986). Х.К. Брага трактует образование этой текстуры как комплекс нерегулярных агглютинаций, микробальной кальцификации, скелетных инкрустаций и эрозионных процессов (Braga, 1995).

Лейолиты имеют массивную текстуру без сгустков или ламинации и могут диагностироваться преимущественно в парагенезе с остальными

типами. Эти три конечных члена микробиалитов отражают широкий диапазон микроструктур, включающий микропелоидную, плотную микритувую или агглютинированную микроструктуры и могут проявляться в различных переходных фазах.

ЮРСКИЕ МИКРОБИАЛИТЫ РУССКОЙ ПЛИТЫ

Онколиты представлены желто-бурыми ооидами с тонкопереслаивающимися концентрическими слоями или ламинами карбонатного вещества, шамозита, гетита, гидрогетита с подчиненными количествами фосфата и кремнезема (рис. 2, а, б). Размеры их колеблются от долей миллиметра до 2 мм. Форма ооидов чаще всего овальная, реже сферическая, нередко неправильная, угловатая, сплюснутая или миндалевидная, присутствуют также их фрагменты, обросшие новыми ламинами. Слои разной толщины (2–20 мкм), часто неравномерные с неровными границами. В толстых ламинах иногда наблюдаются скопления кристаллов гетита. В шлифах видно, что окраска слоев разная по интенсивности и оттенкам, не всегда выдерживается даже в пределах слоя. Ядром служат различные минералы, биокласты и обломки самих онколитов. Вмещающими породами служат буро-желтые, оранжевые и серые песчаные неравномерно известковистые глины, мергели и глинистые известковистые кварцевые песчаники среднего и верхнего келловоя, а также серые глины низов оксфорда, содержатся ооиды и в фосфоритовых конкрециях этих возрастов (рис. 1, 2, в). Эти отложения часто лежат непосредственно на расчлененных, подвергшихся интенсивному выветриванию и карсту, каменноугольных отложениях, которые и были источником железа для них. Онколиты, являясь продуктом неприкрепленных к дну бентосных микробиальных сообществ, формировались в крайне мелководных обстановках близ поверхности раздела вода-осадок в изменчивых окислительно-восстановительных условиях при достаточно активном гидродинамическом режиме (Collin et al., 2005). Об активном режиме также свидетельствуют наличие обломков онколитов, часто вновь вовлеченных в онколитообразование. Так же как и у строматолитов, рост наслоений порождался чередованием низкоскоростной седиментации и нарастанием новой пленки мата. Кроме того, в них наблюдается переслаивание светлых карбонатных слоев осажденных цианобактериями, бурых железистых, отложенных железобактериями, а также шамозита, иногда фосфата и др., т. е. совершенно разных по составу и осаждавшихся в различных рН и Eh условиях (Burkhalter, 1995). Это косвенно свидетельствует, что они могли формироваться одновременно в разных слоях (занятых различными бактериями) единого микробиального мата, а затем все многократно повторялось. При этом из-за низких скоростей седиментации превалировали процессы микробиально индуцированного и микробиально опосредованного осаждения, а не улавливания и связывания осадка.

Тромболитами вероятно можно считать многие из юрских фосфатных и карбонатно-фосфатных конкреций, часто с отсутствием отчётливо выраженных макроструктур, обнаруживающих лишь при микроскопическом изучении явные слои нарастания, но не такие четкие и менее правильной формы, чем у строматолитов или онколитов (рис. 2, в-д). Ранее это считалось всего лишь признаком многостадийного роста конкреций. Кроме того, под микроскопом, в них обычно можно обнаружить сгустковые микро-структуры. При этом они могут быть двух типов: либо нацело фосфатные (или карбонатные) микробиально минерализованные (Riding, 2011), образованные только осаждением микритовые, либо содержащие терригенные зерна, глауконит, пелоиды, биокласты, и состоящие из неправильной формы сгустков и карманов между ними, переполненных терригенными зёрнами. Такие текстуры называют грубо агглютинированными и их структуру полагают возникающей в основном за счет улавливания крупных обломочных частиц EPS матриксом и вертикальными нитями, которые могут включать в себя микроводоросли (Riding, 2000, 2011). В результате неравномерной агглютинации, микробиальной кальцификации, скелетных инкрустаций и эрозионных процессов (Braga, 1995) образуется своеобразная текстура, когда внутри зернистого микробиально литифицированного матрикса существуют неправильные полости, заполненные сцементированным терригенным осадком. Сгустки могут быть неправильной формы или удлинённые, от миллиметровых до сантиметровых размеров. Среди исследованных нами конкреций, размерами от 3 до 15–20 см, встречаются как микробиально кальцифицированные или фосфатизированные, так и грубо агглютинированные. Первые характеризуются макроскопической пелитоморфной текстурой, со слабо заметной неоднородностью (рис. 2, в). Лишь под микроскопом заметна скрытокристаллическая сгустковая микро-структура, где сгустки подчеркнуты распределением тонкодисперсного органического вещества (рис. 2, г). Такие тонкозернистые структуры формируются гетеротрофной бактериальной кальцификацией (например, с помощью диссимиляционной сульфатредукции) EPS матрикса и других клеточных продуктов (Riding, 2011). Они встречены как в оксфорде, так по всему волжскому ярусу (рис. 1). Вторые распространены не менее широко, но чаще характерны для верхневолжских конкреций. Для современных аналогов в Австралии (Шарк-Бей) и на Багамах типичны мелководные и крайне мелководные условия в зонах литорали и супралиторали. Тромболиты и лейолиты остаются в России самыми неизученными микробиалитами, хотя, возможно, и наиболее широко распространёнными в юре.

Юрские строматолиты Московской синеклизы, обнаруженные лишь недавно (Малёнкина, 2009), относятся, согласно классификации (Раабен, 2002), к морфологическим типам желваковых и пластовых строматолитов и приурочены к различным свитам верхнего келловей-оксфорда (рис. 1).

Келловейские строматолиты часто образуют сложнопостроенные комплексы, включающие разновозрастные корки, брекчии фрагментов строматолитов и окружающих пород, мощностью до 0.35 м. Нижне- и среднеоксфордские строматолиты – бугристые полусферы или желваки (от первых сантиметров до 15-25 см), иногда соединяющиеся общими наслоениями, нередко повторяющими палеорельеф дна. Часто образуется причудливого строения корка с разномасштабной слоистостью и разнонаправленным ростом составляющих ее куполов. Нередко они захоронены в осадке не в первоначальном положении, а наклонены, либо перевернуты, иногда неоднократно, что говорит о мелководных условиях, с периодически активной гидродинамикой. На постройках нередко присутствуют серпулиды, крупные двустворки *Pinna* sp. и др., гастроподы *Bathrotomaria* sp., брахиоподы, морские ежи и корневые части стеблей *Cyclocrinus insignis* (Trautschold), что свидетельствует о том, что они образовывались в условиях нормальной солености.

Постройки сложены тонкими чередующимися слоями известкового вещества (от микрона до 1–2 мм), ожелезненного или пиритизированного, глауконита и фосфата, редко нацело фосфатны. Слойки четкие, разной толщины, волнистые, с выпуклыми вверх наслоениями, иногда распадающиеся на короткие микростолбики (диаметром 0.05–1 мм) (рис. 2, е-и). В некоторых присутствует примесь терригенного материала, фауна и ее фрагменты. Первоначальным субстратом чаще всего служат карбонатные гальки, иногда макрофауна, затем строматолиты разрастались, распространяясь в дальнейшем на глинистое дно. Из-за нестабильности глин они нередко оползли и изгибались, единый покров разрывался.

Все они представляют собой литифицированные альго-бактериальные и циано-бактериальные маты. Продуцентами являются преимущественно цианобактерии в сообществе с различными бактериями. В постройках иногда присутствуют красные водоросли (соленопоровые), инкрустируя их (рис. 2, з). Также они могут заполнять сверления или же образуют самостоятельные микрожелвачки. Часть из этих строматолитов сформированы только синседиментационным микробиальным осаждением, в других же присутствуют и терригенные зерна, захваченные и скрепленные растущим матом. Верхнеоксфордские строматолиты представляют собой своеобразные комплексы отдельных желваков относительно небольших размеров (5–10 см) и пластовых образований (мощностью 0.05–0.2 м) в значительной степени глауконитовых по составу, залегающих прямо на глине, протягивающиеся не прерываясь десятки метров (рис. 2, ж, и). Тонкие пластики (первые сантиметры) имеют прерывистый линзовидный характер или тянутся на несколько метров. Весь комплекс – так называемый «зеленый прослой» (0.05–0.2 м), является региональным стратиграфическим репером для всей Московской синеклизы. Данные строматолиты относятся к тонкозерни-

стым (микритовым) строматолитам по классификации Р. Райдинга (Riding, 2011). Они формировались в обстановке почти нулевой седиментации и слабо восстановительной среде, что подтверждается их преимущественно глауконитовым составом с небольшой примесью карбоната. Вероятно, они отлагались в дистальных частях сублиторали.

Рассмотрим подробнее процессы, приведшие образованию строматолитовых построек. Как отмечал Г.А. Заварзин, «Цианобактериальное сообщество предшественников строматолитов составлено разными группами бактерий и имеет вполне характерное строение. Верхний слой занят тонкой пленкой аэробных флексибактерий, среди которых располагаются отдельные *Aphanocapsa*, а при насыщающей солености – *Dunaliella*. Ниже идет слой цианобактерии толщиной 1–3 мм. Именно в этом слое идет оксигенный фотосинтез с выделением O_2 , поглощением CO_2 и резким подщелачиванием. Под фотосинтезирующим слоем располагаются отмирающие цианобактерии и развиваются микроаэрофильные организмы, среди которых бросаются в глаза белые трихомы *Beggiatoa*. Здесь происходит использование кислорода. Еще ниже идет слой пурпурных анаэробных фотосинтезирующих бактерий, например *Ectothiorhodospira*. Под ним располагается слой организмов, продуцирующих сероводород. Такая структура многократно повторяется. Цианобактериальное сообщество представляет серию геохимических барьеров – окислительного, щелочного, сероводородного. В результате в нем происходит осаждение минералов, из которых особенно характерно отложение карбонатов и гипса. Поэтому сообщество легко литифицируется и превращается в строматолиты» (Заварзин, 1987, с. 155). Все это наглядно проиллюстрировано юрскими строматолитами, в которых наблюдается тонкое переслаивание светлых карбонатных слоев осажденных цианобактериями, бурых железистых, отложенных железобактериями в условиях окисления, пиритовых (с фрамбоидальным строением, заметным в СЭМ), отражающих анаэробные условия с сульфатредукцией. Кроме того, помимо бактериального осаждения, происходит захват и связывание осадочного материала и остатков макрофауны, поступающих на поверхность бактериального мата, что тоже отражается в составе слоев. Красные водоросли, иногда присутствующие в постройках или же сами создающие их, также легко обызвествляются, путем внутриклеточного выделения извести, особенно в хорошо освещенных местах. При этом обычно прекрасно сохраняются детали внутреннего строения слоевища, хотя иногда они подвергаются сильным диагенетическим изменениям.

Анализируя как морфологию построек, так и фациальные особенности вмещающих отложений, можно реконструировать условия их образования (рис. 3). Так, келловейские строматолиты формировались в нижней части литоральной зоны с периодически активной гидродинамикой и частично в сублиторальной зоне с более спокойными условиями, они залегают либо

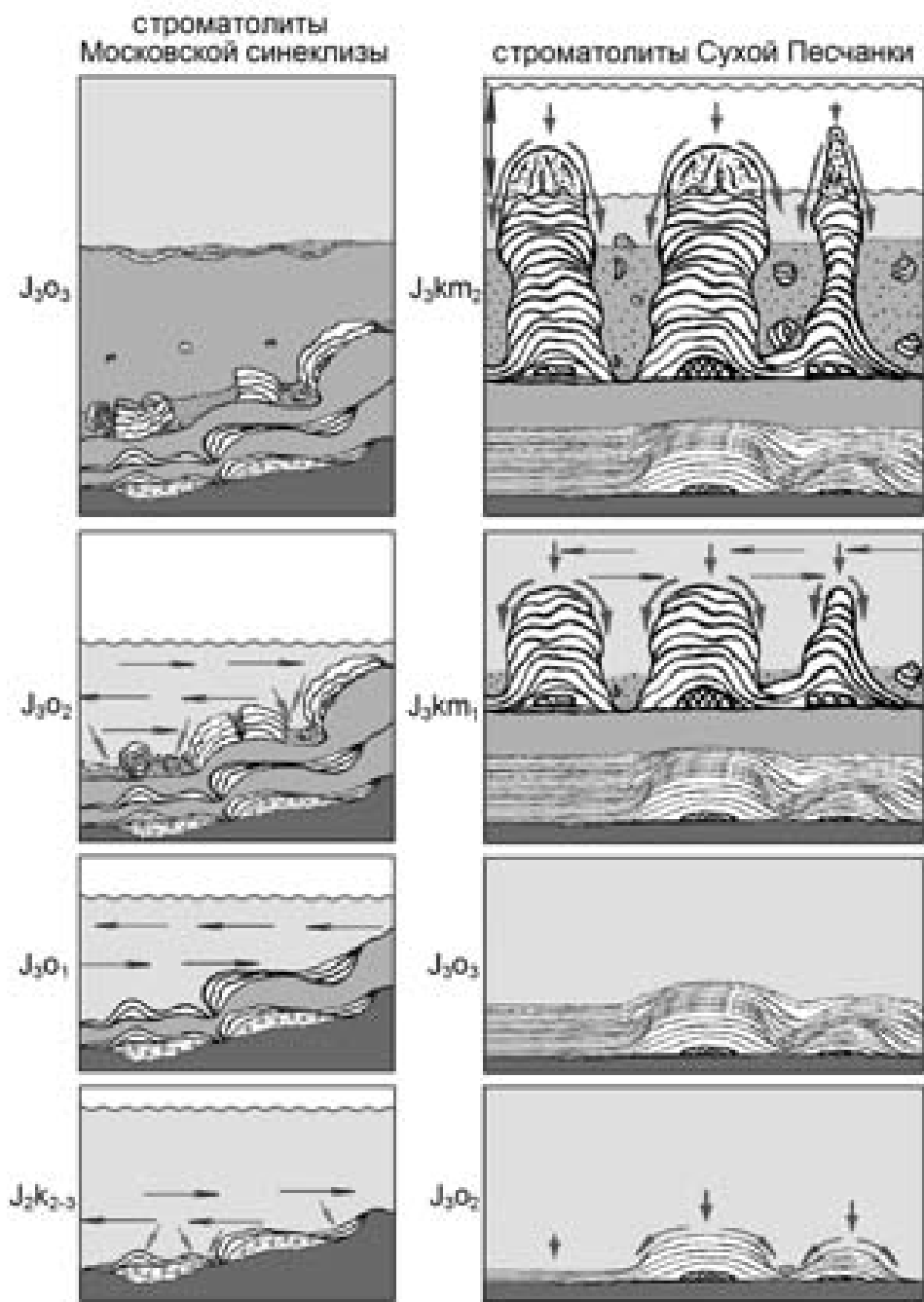


Рис. 3. Реконструкция развития строматолитовых построек в юре; условные обозначения: горизонтальные стрелки – приливо-отливные течения, косые стрелки – поступление кластического материала, двойная стрелка – прилив-отлив.

прямо на карбоне, либо на терригенно-карбонатных отложениях келловея с железистыми ооидами. На начальном этапе – на ровном субстрате возникали пластового типа постройки, купольные – там, где есть какие-то валуны, гальки и другие мелкие неровности палеорельефа, которые они облекали. При резком усилении гидродинамики уже сформировавшиеся постройки иногда взламывались и брекчировались. Затем вновь наступали спокойные условия и строматолитообразование продолжалось. Ранне-среднеоксфордские постройки формировались в литоральной зоне с изменчивой гидродинамикой бассейна на неровном нестабильном алевритисто-глинистом субстрате. Из-за нестабильного субстрата наблюдаются оползневые процессы. Биогермы периодически сползали во время своего формирования, и это отразилось на их форме. Она становилась более неровной, волнистой, залегание их нередко наклонное, общие наложения часто разрывались. Гидродинамический режим в среднем оксфорде был более активным, о чем свидетельствует опрокинутое положение построек, иногда, судя по наложениям, их переворачивало неоднократно. Позднеоксфордские сооружения формировались в постоянно тиховодных условиях нижней сублиторали (слойки преимущественно глауконитовые по составу, чрезвычайно редко взломаны), в режиме очень замедленного осадконакопления на ровном, достаточно стабильном, хотя и глинистом субстрате. Начиная с келловея, происходило очень медленное погружение территории (Хаин, 2001), что способствовало росту биогермов и лишь в конце позднего оксфорда, вероятно, все приподнятые участки дна оказались ниже фотической зоны и строматолитообразование прекратилось.

Совершенно уникальными являются столбчатые и пластовые строматолиты долины р. Сухой Песчанки (50 км к западу от г. Соль-Илецка) (Силантьев, 1989). Их уникальность в том, что минеральной основой служат не карбонаты, как у большинства известных строматолитов, а фосфаты. Столбчатые строматолиты долины р. Сухой Песчанки были исследованы нами летом 2008 г. на ее правом склоне, в среднем течении. Хотя впервые разрез описан еще Д.Н. Соколовым в 1906 г., но лишь в 1989 г. В.Н. Силантьевым данные образования были определены как столбчатые строматолиты, а ниже по разрезу выявлены пластовые строматолиты. Вплоть до 2007 г. это были единственные описанные в литературе юрские строматолиты Восточно-Европейской платформы. Оба слоя залегают на песках келловея в составе оксфорд-киммериджской фосфоритоносной пачки (2 м) (рис. 4,а). Строматолитовые постройки из нижнего слоя (оксфорд) субгоризонтально слоистые, реже выпуклые вверх волнистые, мощностью 15–20 см, относятся по классификации (Раабен, 2002) к пластовым (рис. 4,б). Строматолитовые постройки из верхнего слоя (верхний киммеридж) относятся к столбчатым неветвящимся строматолитам (Раабен, 2002), представляя собой субцилиндрические вертикальные столбики диаметром

5–20 см, высотой 20–35 см, с шероховатой бугорчатой, реже ровной гладкой поверхностью, четко отделяющиеся от вмещающего песка и венчающиеся пористыми грибовидными светло-серыми «шапочками» (3–10 см), со сверлениями, комковато-слоистой текстурой (тромболиты) и вертикальными бороздками (рис. 4,2, е). Часто они срастаются своими основаниями и расположены на расстоянии 1–10 см один от другого (рис. 4,б). Оба слоя прослеживаются на десятки метров и переполнены различной макрофауной (белемнитами, аммонитами, брахиоподами и различными двустворками) с карбонатным скелетом и фосфатными ядрами. В промежутке между слоями во вмещающих породах содержатся округлые фосфоритовые желваки (1–12 см), чаще всего со слоистыми строматолитовыми текстурами, а выше верхнего – с тромболитовыми. Сечения строматолитов с четкой слоистостью неравномерной толщины 0.1–1 см, подчеркнутой цветом слоев, темно- и светло-серых с коричневатым оттенком (рис. 4,б, в, д). Они на 40–50 % сложены скрытокристаллическим фосфатным веществом (карбонат–фторапатит), в различной степени ожелезненным и загрязненным тонкодисперсными включениями органического вещества и терригенным материалом алевритовой и мелкозернистой размерности, среди которого преобладает глауконит (до 50 %), размерами 0.05–0.2 мм (рис. 4,з, и). Среди биокластов присутствуют спикулы губок, скелетные элементы иглокожих, известковые водоросли, копролиты, реже планктон. Наблюдается микроритмичность: нижний ритм сложен светлым слоем (насыщенным спикулами губок и полупрозрачных зерен терригенной примеси), верхний – темным (за счет тонкодисперсной органики и железа), более плотным и с меньшей примесью. При этом в пластовых строматолитах наблюдается более частая ламинация, что свидетельствует о меньших поставках терригенного материала. Все они могут быть классифицированы как грубозернистые строматолиты (Riding, 2011), сформированные в основном за счет захвата и связывания зерен и биокластов микробиальными матами. Их аналогами могут служить Багамские строматолиты (остров Ли Стокинг) и до некоторой степени австралийские (залива Шарк-Бей) (Dupraz et al., 2009; Riding, 2011).

Реконструкцию формирования построек можно видеть на рис. 3. В среднеюрское время с юго-востока через Прикаспийскую синеклизу со стороны океана Тетис начала развиваться широкая трансгрессия (Хаин, 2001) и данная территория оказалась на перегибе склона, вероятно, в оксфорд-кимериджское время здесь существовали локальные выступы рельефа, на которых и образовывались строматолиты. Строматолитовые постройки нижнего слоя формировались в оксфорде в достаточно тиховодных условиях сублиторали, на ровном стабильном субстрате, что обусловило их пластовую форму. Затем после перерыва, возможно вызванного резким усилением гидродинамической активности, рост строматолитовых

построек возобновляется в раннем кимеридже. Киммериджские столбчатые строматолиты, вероятно, возникли на границе литоральной и сублиторальной зон в условиях периодически активной гидродинамики, с существенными поставками терригенного осадочного материала, возможно, в том числе золотого происхождения (присутствие мелких остроугольных обломков), поступавшего в бассейн и отлагавшегося одновременно с нарастанием строматолитов. Он обуславливал разобшение строматолитовых построек, их столбообразную форму, что давало возможность ссыпаться излишнему кластическому материалу с построек в промежутки между ними. Все столбики первоначально сформированы на крупных ядрах макрофауны, предопределивших их изначально куполообразную форму и возможно обеспечивших им питательную среду на раннем этапе. Режим постепенного медленного погружения и постоянное поступление осадочного вещества благоприятствовали росту биогермов до определенного момента, затем он прекратился (вероятно, из-за резкого обмеления и усиления гидродинамической активности). При этом нормальные строматолитовые слои перестали откладываться, а микроструктуры новых построек (толщиной преимущественно 2–5 см), начавших формироваться прямо на строматолитах, были комковатыми, пористыми, с вертикальными бороздками на поверхности тромболита, затем произошло полное прекращение роста биогерма. Выше еще присутствуют самостоятельные тромболитовые постройки грибообразной формы, а также окатанные конкреции фосфорита с тромболитовой структурой, достигающие несколько сантиметров в поперечнике. Эти тромболиты классифицируются как грубо агглютинированные (Riding, 2011).

Слойки обоих слоев, а также тромболиты фосфатизировались, видимо путем бактериально опосредованного осаждения аморфного фосфата кальция, которое происходило синседиментационно или во время самой ранней стадии диагенеза под живым нарастающим сверху матом сразу после деградации и переработки органического вещества отмирающего микробиального мата и захваченных распадающихся макрофаунистических остатков. Это увеличивало концентрацию фосфатов и других ионов в иловых водах, что приводило к пересыщению и осаждению аморфного вещества, в дальнейшем подвергавшегося раскристаллизации до микрокристаллитов апатита и более крупных кристаллов франколита. Вероятно, этому также благоприятствовали жаркий аридный климат (способствовавший повышению концентрации фосфатов во время отлива), близость относительно глубоководной части бассейна (Прикаспийской синеклизы) и связь с открытым океаном, что способствовало периодическим береговым апвеллингам. Кроме того, некоторые микроорганизмы, такие как бактерии (*Escherecia*, *Bacillus*, *Flavobacterium* и *Pseudomonas*, сульфид-окисляющая *Thiomargarita namibiensis*), простейшие (например, *Vorticella*, *Opercularia*

и *Epistylis*) и различные виды фитопланктона могут захватывать и концентрировать фосфор в виде внутриклеточных гранул полифосфатов. Микроорганизмы, накапливающие полифосфаты, являются доминирующими при осциллирующих окислительно-восстановительных условиях, поскольку это позволяет им хорошо переносить изменяющиеся условия. Близкие процессы происходили и в других фосфатизированных микробиалитах.

ВЫВОДЫ

1. Породообразующими организмами в рассмотренных микробиальных постройках, с которыми напрямую связан процесс органоминерализации, являются преимущественно цианобактерии в сообществе с различными бактериями и эпизодически багряные водоросли.

2. Цианобактериальное сообщество продуцирует серию геохимических барьеров собой серию геохимических барьеров – окислительного, щелочного, сероводородного, в результате чего происходит последовательное осаждение различных минералов, образующих слои и ранняя литификация.

3. Среди юрских микробиалитов Русской плиты выявлены строматолиты, тромболиты и онколиты. Основные процессы формирующие их: бактериальное осаждение, захват и связывание осадочного материала и остатков макрофауны, поступающих на поверхность бактериального мата.

4. Для образования онколитов в келловее Русской плиты были нужны крайне мелководные условия с активным гидродинамическим режимом и расчлененным, подвергшимся интенсивному выветриванию и закарстованности, палеорельефом.

5. Для формирования крупных строматолитовых построек в юре были необходимы следующие условия:

- 1) Локализация на выступах доюрского основания и их склонах.
- 2) Постепенное достаточно медленное погружение территории.
- 3) Литоральные и сублиторальные условия.
- 4) В некоторых случаях достаточно обильные поставки осадочного материала.

6. Тромболиты, вероятно, формировались в зонах литорали и супралиторали.

В заключение автор выражает искреннюю признательность за неоценимую помощь при выполнении электронно-микроскопических исследований Л.В. Зайцевой (ПИН РАН) и Н.В. Горьковой (ГИН РАН).

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ, № 12-05-00246.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Заварзин Г.А.* 1987. Особенности эволюции прокариот / Ред. Л.П. Татаринов, А.П. Расницын. Эволюция и биоценоотические кризисы. М.: Наука. С. 144–158.
- Занин Ю.Н., Лучинина В.А., Левчук М.А., Писарева Г.М.* 2001. Строматолиты и онколиты в мезозойских отложениях Западно-Сибирской плиты // Геология и геофизика. Т. 42. № 9. С. 1417–1420.
- Исаев Г.Д., Алейников А.Л., Микуленко И.К.* и др. 2008. Первые находки губок, строматолитов и фациальная природа верхнеюрских пелитолитов Шаимского региона // Георесурсы. № 5. С. 8–10.
- Королев Э.А., Шиловский О.П., Низамутдинов Н.М.* и др. 2010. Бактериально-водорослевые постройки в терригенных отложениях верхнеюрского возраста западной части Республики Татарстан. Рифы и карбонатные псефитолиты. Мат-лы Всеросс. литолог. совещ. / Ред. Н.П. Юшкин. Сыктывкар: Геопринт. С. 86–87.
- Маленкина С.Ю.* 2009. Юрские строматолиты Восточно-Европейской платформы: новые местонахождения, морфология построек и среда их формирования. Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. 3 Всеросс. совещ.: научн. мат-лы / Ред. В.А. Захаров. Саратов: Наука. С. 129–132.
- Маленкина С.Ю.* 2011. Осадочные процессы в юрских микробиальных сообществах Русской Плиты / Ред. Б.Н. Шурыгин, Н.К. Лебедева, А.А. Горячева. Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов. Мат-лы научн. сес. 18–22 апреля 2011 г. в 2 т. Новосибирск: ИНГГ СО РАН. Т. 1. С. 157–162.
- Николаева В.М., Королев Э.А., Чурбанов А.А.* 2009. Строматолиты верхнеюрских отложений Среднего Поволжья // Нефть. Газ. Новации. № 9. С. 39–40.
- Раабен М.Е.* 2002. Строматолиты / Ред. А.Ю. Розанов. Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН. С. 52–58.
- Силантьев В.Н.* 1989. Фосфатные столбчатые строматолиты из верхней юры Оренбургского Приуралья // Докл. АН СССР. М. Т. 308. № 5. С. 1197–1199.
- Хаин В.Е.* 2001. Тектоника континентов и океанов (год 2000). М.: Научный мир. 606 с.
- Aitken J.* 1967. Classification and environmental significance of cryptalgal limestones and dolomites, with illustrations from the Cambrian and Ordovician of southwestern Alberta // J. sed. petrology. V. 37. № 4. P. 1163–1178.
- Burkhalter R.* 1995. Ooidal ironstones and ferruginous microbialites: origin and relation to sequence stratigraphy (Aalenian and Bajocian, Swiss Jura mountains) // Sedimentology. V. 42. № 1. P. 57–74.
- Braga J., Martin J., Riding R.* 1995. Controls on microbial dome fabric development along a carbonate-siliciclastic shelf-basin transect, Miocene, SE Spain // Palaios. V. 10. № 4. P. 347–361.
- Burne R. and Moore L.* 1987. Microbialites: organosedimentary deposits of benthic microbial communities // Palaios. V. 2. № 3. P. 24–254.

- Collin P., Loreau J., Courville P.* 2005. Depositional environments and iron ooid formation in condensed sections (Callovian-Oxfordian, south-eastern Paris basin, France) // *Sedimentology*. V. 52. № 5. P. 969–985.
- Dupraz C., Reid R., Braissant O.* 2009. Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats // *Earth-Science rev.* V. 96. № 3. P. 141–162.
- Flügel E.* 2004. *Microfacies of carbonate rocks: analysis, interpretation and application.* Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag. 976 p.
- Kalkowski E.* 1908. Oolith und Stromatolith in Norddeutschen Bund-sandstein // *Deutsche geol. Gesell.* V. 60. P. 68–125.
- Kennard J., James N.* 1986. Thrombolites and stromatolites: two distinct types of microbial structures // *Palaios*. V. 1. № 5. P. 492–503.
- Reid R., Visscher P., Decho A. et al.* 2000. The role of microbes in accretion, lamination and early lithification of modern marine stromatolites // *Nature*. V. 406. № 6799. P. 989–992.
- Riding R.* 2000. Microbial carbonates: the geological record of calcified bacterial-algal mats and biofilms // *Sedimentology*. V. 47. Suppl. 1. P. 179–214.
- Riding R.* 2011. Microbialites, stromatolites, and thrombolites. *Encyclopedia of Geobiology. Encyclopedia of earth science series / Eds J. Reitner, V. Thiel.* Springer. Heidelberg. P. 63–654.
- Stolz J.* 2000. Structure of microbial mats and biofilms. *Microbial sediments / Eds R.E. Riding, S.M. Awramik.* Berlin: Springer-Verlag. P. 1–8.

JURASSIC MICROBIAL BUILDS OF THE RUSSIAN PLAIN: ORGANIC MINERALIZATION AND ROCK-FORMING ORGANISMS

S.Yu. Malenkina

Microbial builds variable in form, size and content are widely represented in the Jurassic sediments of the Russian Plate. Among them there are thrombolites, stromatolites, oncolites and leucolithes. Microbial producers and structures of benthic algal-bacterial communities as well as environmental conditions are considered.

УДК: 561.252:551.763.12(262.81)

ДИНОЦИСТЫ И ИХ ПОТЕНЦИАЛ ДЛЯ БИОСТРАТИГРАФИИ НИЖНЕГО МЕЛА СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

О.В. Шурекова, Н.К. Куликова, Е.Г. Раевская, Е.С. Разумкова
ФГУП НПП «Геологоразведка», Санкт-Петербург
o.antonen@gmail.com

В разрезе нерасчлененной нижнемеловой толщи, вскрытой скважинами на северном шельфе Каспийского моря, выделены пять последовательных комплексов диноцист, позволивших датировать и скоррелировать продуктивные горизонты неокома. На основании проведенного анализа палеобиогеографического и стратиграфического распространения выявленных таксонов диноцист установлены наиболее стратиграфически важные виды: *Batioladinium longicornutum*, *Pseudoceratium nudum*, *P. toveae*, *Cerbia tabulata*. Этим таксонам дано предпочтение при наименовании выделенных комплексов и одноименных биостратонов в ранге слоев с диноцистами. Полученные результаты могут быть использованы при создании зональной биостратиграфии по диноцистам в Северном Каспии.

ВВЕДЕНИЕ

Ископаемые динофлагелляты – одноклеточные планктонные водоросли, представленные в палиноспектрах морских осадочных пород в виде фоссилизированных органикостенных цист (диноцист), имеют достаточно высокие темпы эволюции (начиная с позднего триаса), широкое распространение, продуцируются в огромных количествах, морфологически распознаваемы и таксономически разнообразны. Благодаря перечисленным характеристикам диноцисты стали одной из руководящих групп для биостратиграфии морского мезозоя. Особенно эффективно использование данных по диноцистам на закрытых территориях, где находки остатков ортостратиграфических групп редки или отсутствуют. В нашей стране история изучения диноцист насчитывает всего несколько десятилетий, поэтому их степень изученности по разным регионам далеко не одинакова. И если для

одних регионов уже разработаны и успешно применяются конкурентоспособные зональные шкалы, то по другим эти задачи еще не решены.

На территории Прикаспийской низменности в 70–80-е гг. прошлого столетия велись обширные палинологические исследования отложений нижнего мела с акцентом на возможности использования остатков микрофитопланктона и, в частности, диноцист в стратиграфических построениях (Шахмундес, 1974; Федорова-Шахмундес, 1976; Федорова, 1980). Был обработан и проанализирован огромный фактический материал из естественных разрезов и скважин разных фациальных зон осадочного бассейна Северного Прикаспия и выявлены особенности распространения диноцист от прибрежной части моря до глубокого шельфа в интервале берриас–сеноман. Опубликованные сведения позволили сложить емкое представление об особенностях распределения раннемелового микрофитопланктона в Прикаспийском регионе. Но, к сожалению, использование этих данных в современных биостратиграфических разработках трудноосуществимо, поскольку на тот момент не было еще завершено монографическое изучение характерных видов, и систематический состав ископаемых альгофлор рассматривался в основном на уровне рода. С конца 80-х гг. исследования диноцист в Прикаспии практически не развивались. Некоторые новые данные появились лишь недавно благодаря проведению комплексных микропалеонтологических исследований апт-альбских отложений Центрального Дагестана (Александрова и др., 2008). Акватория Каспийского моря в силу сложной доступности до сих пор остается слабо изученной. Отдельные палинологические исследования проводились на потенциально нефтегазоносных площадях. Но если по спорово-пыльцевым комплексам нижнего мела Российского сектора Каспийского моря в печати еще есть некоторые сведения (Манцурова, 2010), то сопутствующий им микрофитопланктон, прежде всего диноцисты, из этих отложений ранее не изучался. Первые материалы были получены из скважин северо-западной акватории Каспийского моря в результате биостратиграфических работ, проводимых с целью расчленения и корреляции продуктивных горизонтов неокома. Задача осложнялась тем, что исследуемый интервал разреза не содержал остатков макрофауны, а микрофауна, в частности, фораминиферы, представленная преимущественно агглютинирующим бентосом, оказалась трудно сопоставима с характерными комплексами планктонных секреторных форм, являющихся основой зональной фораминиферовой шкалы, принятой в унифицированной стратиграфической схеме Каспийского региона. Полученные по диноцистам данные кратко излагались в материалах нескольких конференций (Куликова и др., 2011; Федорова и др., 2012; Шурекова, 2013; Шурекова и др., 2013). В настоящей статье приводится развернутое описание выявленных комплексов диноцист раннего мела, анализ их таксономического разнообразия, особенностей распространения и биостратиграфического потенциала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для статьи послужили 49 образцов (22 образца керна и 27 шлама) из скважин Лаганская-1 (Л-1), Петровская-1 (П-1) и Морская-1 (М-1), расположенных в северо-западной части Каспийского моря к югу от устья р. Волги, напротив г. Лагань, в отдалении 20–70 км от побережья и около 50 км друг от друга (рис. 1). Опробованные меловые отложения представлены терригенной толщей переслаивания песчаников, алевролитов и аргиллитов, не расчлененной на литостратоны, которая с крупным стратиграфическим несогласием залегает на отложениях средней юры (Куликова и др., 2011).

Обработка пород проводилась по методике, традиционно применяемой в спорово-пыльцевом анализе, на основе фтористоводородного метода с привлечением обновленной технологии (Раевская, Шурекова, 2011). Процесс мацерации образцов осуществлялся с помощью лабораторного шейкера, с дополнением ультразвукового воздействия и с отмывкой полученного осадка через синтетическое сито с ячейкой 15 микрон. Коллекция палинологических препаратов хранится в отделе стратиграфии ФГУНПП «Геологоразведка», Санкт-Петербург.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученный органомацерат практически всех обработанных образцов содержит многочисленные микрофитофоссилии, среди которых присутствуют споры и пыльца наземных растений (здесь не рассматриваются) и обильный микрофитопланктон. Помимо таксономически разнообразных цист динофлагеллят в составе микрофитопланктона встречаются редкие прازیнофиты, акритархи и некоторые неопределимые представители зеленых водорослей. Выделенные палиноморфы имеют очень хорошую сохранность.

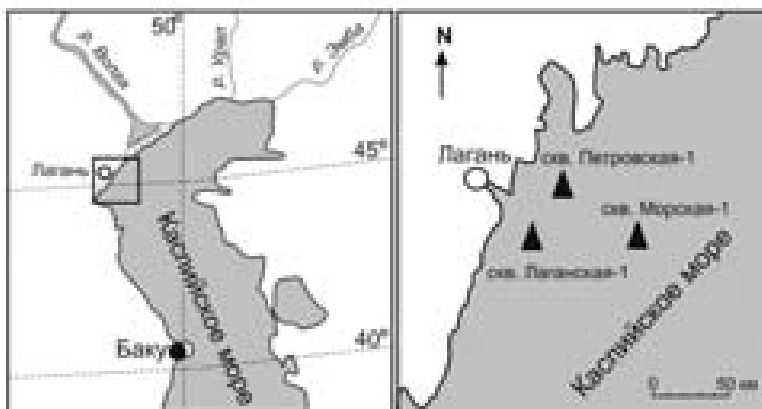


Рис. 1. Схема расположения изученных скважин.

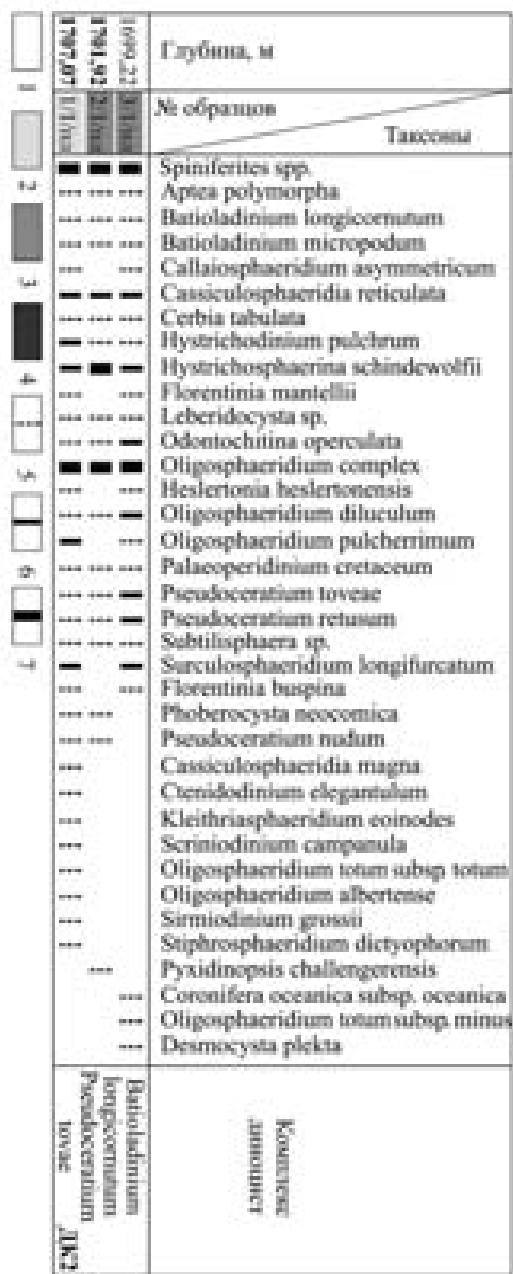


Рис. 2. Распространение характерных таксонов диноцист в образцах керна скважины Лаганская-1. Условные обозначения: 1 – шлам; 2 – песчаник; 3 – алевролит; 4 – аргиллит; количество экземпляров в препарате: 5 – 1–10; 6 – 11–50; 7 – более 50.

190

Распределение основных таксонов диноцист в изученных интервалах разрезов скважин отражено на рисунках 2–4. На основе анализа особенностей вертикального и латерального распространения диагностированных видов были установлены пять последовательных комплексов диноцист (рис. 5). Изображения стратиграфически значимых видов приведены в таблицах I и II.

Комплекс диноцист (ДК1) с *Odontochitina operculata*, *Muderongia simplex* обнаружен в одном образце керна скв. Морская-1 с глубины 1409.33 м и в четырех образцах шлама скважины Петровская-1 в интервале глубин 1485–1530 м. Он выделен по появлению *Odontochitina operculata* (Wetzel) Defl. et Cook. и ограничен уровнем появления *Pseudoceratium toveae* Nøhr-Hansen, *P. nudum* Gocht, *Cerbia tabulata* (Davey et Verdier) Below.

В его составе доминируют хоратные цисты, среди которых определены *Spiniferites* spp., *Oligosphaeridium* sp., *O. diluculum*, *O. complex* (White) Davey et Will., *Stiphrosphaeridium antophorum* (Cook. et Eisen.) Lent. et Will., *Hystriochosphaerina schindewolfii* Alb., *Kiokansium polypes* (Cook. et Eisen.) Below, *Tanyosphaeridium* spp., *Bourkidinium* sp.,

Глубина, м	№ образца		Таксоны
	7	8	
1246	476		<i>Spiniferites</i> spp. <i>Oligosphaeridium</i> complex <i>Aptea polymorpha</i> <i>Cauca parva</i> <i>Odontochitina operculata</i> <i>Palaeoperidinium cretaceum</i> <i>Vesperopsis</i> spp. <i>Leberidocysta</i> sp. <i>Hystriosphraerina schindewolfii</i> <i>Muderongia simplex</i> <i>Ovoidinium</i> sp. <i>Pierceites</i> sp. <i>Luxadinium</i> sp. <i>Coronifera oceanica</i> subsp. <i>oceanica</i> <i>Cassiculosphaeridia reticulata</i> <i>Muderongia</i> sp. <i>Phoberocysta neocomica</i> <i>Pseudoceratium madum</i> <i>Pseudoceratium pelliferum</i> <i>Subtilisphaera</i> sp. <i>Batioladinium longicornutum</i> <i>Pseudoceratium retusum</i> <i>Florentinia bursina</i> <i>Siriodinium grossii</i> <i>Gardodinium trabeculosum</i> <i>Seriodinium campanula</i> <i>Florentinia manelli</i> <i>Muderongia macwhaei</i> <i>Cerbia tabulata</i> <i>Oligosphaeridium pulcherrimum</i> <i>Pseudoceratium toveae</i> <i>Crenidodinium elegantulum</i> <i>Oligosphaeridium albertense</i> <i>Systematophora cretacea</i> <i>Circulodinium brevispinosum</i> <i>Coronifera oceanica</i> subsp. <i>hebspina</i> <i>Stiphosphraeridium dictyophorum</i> <i>Heslertonia heslertonensis</i> <i>Florentinia ferox</i> <i>Nexosipinum</i> sp. <i>Muderongia crucis</i>
1247	479		
1247	481		
1252	493		
1313	642		
1322	675		
1325	686		
1328	693		
1330	699		
1332	705		
1333	708		
1364	7		
1368	749		
1373	767		
1395	864		
1400	881		
1403	885		
1409	893		
		не обнаружено	
			<i>Valdoleidinium longicornutum</i> , <i>Pseudoceratium toveae</i>
			<i>Hystriosphraerina schindewolfii</i> , <i>Cerbia tabulata</i> , <i>Pseudoceratium madum</i>
			<i>Circulodinium brevispinosum</i> , <i>Vesperopsis mayi</i>
			<i>Coronifera</i> <i>dictyophora</i>
			<i>Odontochitina operculata</i> , <i>Muderongia simplex</i>

Рис. 3. Распространение характерных таксонов диноцист в образцах керна скважины Морская 1 (условные обозначения см. рис. 2).

Глубина, м										
№ образцов										
Таксоны										
100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110
110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120
120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130
130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140
140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150
150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160
160	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170
170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180
180	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190
190	191	192	193	194	195	196	197	198	199	200
200	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210
210	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220
220	221	222	223	224	225	226	227	228	229	230
230	231	232	233	234	235	236	237	238	239	240
240	241	242	243	244	245	246	247	248	249	250
250	251	252	253	254	255	256	257	258	259	260
260	261	262	263	264	265	266	267	268	269	270
270	271	272	273	274	275	276	277	278	279	280
280	281	282	283	284	285	286	287	288	289	290
290	291	292	293	294	295	296	297	298	299	300
300	301	302	303	304	305	306	307	308	309	310
310	311	312	313	314	315	316	317	318	319	320
320	321	322	323	324	325	326	327	328	329	330
330	331	332	333	334	335	336	337	338	339	340
340	341	342	343	344	345	346	347	348	349	350
350	351	352	353	354	355	356	357	358	359	360
360	361	362	363	364	365	366	367	368	369	370
370	371	372	373	374	375	376	377	378	379	380
380	381	382	383	384	385	386	387	388	389	390
390	391	392	393	394	395	396	397	398	399	400
400	401	402	403	404	405	406	407	408	409	410
410	411	412	413	414	415	416	417	418	419	420
420	421	422	423	424	425	426	427	428	429	430
430	431	432	433	434	435	436	437	438	439	440
440	441	442	443	444	445	446	447	448	449	450
450	451	452	453	454	455	456	457	458	459	460
460	461	462	463	464	465	466	467	468	469	470
470	471	472	473	474	475	476	477	478	479	480
480	481	482	483	484	485	486	487	488	489	490
490	491	492	493	494	495	496	497	498	499	500
500	501	502	503	504	505	506	507	508	509	510
510	511	512	513	514	515	516	517	518	519	520
520	521	522	523	524	525	526	527	528	529	530
530	531	532	533	534	535	536	537	538	539	540
540	541	542	543	544	545	546	547	548	549	550
550	551	552	553	554	555	556	557	558	559	560
560	561	562	563	564	565	566	567	568	569	570
570	571	572	573	574	575	576	577	578	579	580
580	581	582	583	584	585	586	587	588	589	590
590	591	592	593	594	595	596	597	598	599	600
600	601	602	603	604	605	606	607	608	609	610
610	611	612	613	614	615	616	617	618	619	620
620	621	622	623	624	625	626	627	628	629	630
630	631	632	633	634	635	636	637	638	639	640
640	641	642	643	644	645	646	647	648	649	650
650	651	652	653	654	655	656	657	658	659	660
660	661	662	663	664	665	666	667	668	669	670
670	671	672	673	674	675	676	677	678	679	680
680	681	682	683	684	685	686	687	688	689	690
690	691	692	693	694	695	696	697	698	699	700
700	701	702	703	704	705	706	707	708	709	710
710	711	712	713	714	715	716	717	718	719	720
720	721	722	723	724	725	726	727	728	729	730
730	731	732	733	734	735	736	737	738	739	740
740	741	742	743	744	745	746	747	748	749	750
750	751	752	753	754	755	756	757	758	759	760
760	761	762	763	764	765	766	767	768	769	770
770	771	772	773	774	775	776	777	778	779	780
780	781	782	783	784	785	786	787	788	789	790
790	791	792	793	794	795	796	797	798	799	800
800	801	802	803	804	805	806	807	808	809	810
810	811	812	813	814	815	816	817	818	819	820
820	821	822	823	824	825	826	827	828	829	830
830	831	832	833	834	835	836	837	838	839	840
840	841	842	843	844	845	846	847	848	849	850
850	851	852	853	854	855	856	857	858	859	860
860	861	862	863	864	865	866	867	868	869	870
870	871	872	873	874	875	876	877	878	879	880
880	881	882	883	884	885	886	887	888	889	890
890	891	892	893	894	895	896	897	898	899	900
900	901	902	903	904	905	906	907	908	909	910
910	911	912	913	914	915	916	917	918	919	920
920	921	922	923	924	925	926	927	928	929	930
930	931	932	933	934	935	936	937	938	939	940
940	941	942	943	944	945	946	947	948	949	950
950	951	952	953	954	955	956	957	958	959	960
960	961	962	963	964	965	966	967	968	969	970
970	971	972	973	974	975	976	977	978	979	980
980	981	982	983	984	985	986	987	988	989	990
990	991	992	993	994	995	996	997	998	999	1000
1000	1001	1002	1003	1004	1005	1006	1007	1008	1009	1010
1010	1011	1012	1013	1014	1015	1016	1017	1018	1019	1020
1020	1021	1022	1023	1024	1025	1026	1027	1028	1029	1030
1030	1031	1032	1033	1034	1035	1036	1037	1038	1039	1040
1040	1041	1042	1043	1044	1045	1046	1047	1048	1049	1050
1050	1051	1052	1053	1054	1055	1056	1057	1058	1059	1060
1060	1061	1062	1063	1064	1065	1066	1067	1068	1069	1070
1070	1071	1072	1073	1074	1075	1076	1077	1078	1079	1080
1080	1081	1082	1083	1084	1085	1086	1087	1088	1089	1090
1090	1091	1092	1093	1094	1095	1096	1097	1098	1099	1100
1100	1101	1102	1103	1104	1105	1106	1107	1108	1109	1110
1110	1111	1112	1113	1114	1115	1116	1117	1118	1119	1120
1120	1121	1122	1123	1124	1125	1126	1127	1128	1129	1130
1130	1131	1132	1133	1134	1135	1136	1137	1138	1139	1140
1140	1141	1142	1143	1144	1145	1146	1147	1148	1149	1150
1150	1151	1152	1153	1154	1155	1156	1157	1158	1159	1160
1160	1161	1162	1163	1164	1165	1166	1167	1168	1169	1170
1170	1171	1172	1173	1174	1175	1176	1177	1178	1179	1180
1180	1181	1182	1183	1184	1185	1186	1187	1188	1189	1190
1190	1191	1192	1193	1194	1195	1196	1197	1198	1199	1200
1200	1201	1202	1203	1204	1205	1206	1207	1208	1209	1210
1210	1211	1212	1213	1214	1215	1216	1217	1218	1219	1220
1220	1221	1222	1223	1224	1225	1226	1227	1228	1229	1230
1230	1231	1232	1233							



Рис. 5. Схема распространения характерных таксонов в установленных слоях с диноцистами в нижнемеловых отложениях Северного Каспия.

Prolixosphaeridium spp., *Cauca parva* (Alb.) Davey et Verd. и *Florentinia* sp. Преобладающую роль также играют некоторые проксиматные цисты, такие как *Odontochitina* sp., *O. operculata*. Подчиненное значение занимают цисты динофлагеллят, среди которых установлены *Apteodinium* sp., *Batioladinium jaegeri* (Alb.) Brid., *Batiacasphaera* sp., *Gonyaulacysta* sp., *Wrevittia helicoidea* (Eisen. et Cook.) Hel. et Luc.-Clark, *Cribroperidinium* sp. (встречены только оперкулумы), *Palaeoperidinium cretaceum* (Poc. 1962) Lent. et Will., *Wallodinium krutzschii* (Alb.) Habib, *Muderongia simplex* Alb., emend. Riding, *Leberidocysta* sp., *L. chlamydata* (Cook. et Eisen.) Stover and Evitt, *Ovoidinium* sp., *Luxadinium* aff. *primulum* Brid. et McInt., *Aptea polymorpha* Eisen., *Circulodinium distinctum* (Defl. et Cook.) Jans., *Pseudoceratium* sp., *Chlamydophorella* sp., *C. nyei* Cook. et Eisen. и *Pierceites* sp. Помимо перечисленных таксонов в комплексе присутствуют празинофиты *Pterospermella* sp., *Cymatiosphaera* sp. и акритархи *Veryhachium* spp., *Fromea amphora* Cook. et Eisen., *F. fragilis* (Cook. et Eisen.) Stov. et Evitt.

По специфическому набору таксонов комплекс ДК1 не обнаруживает близкого сходства ни с одним из известных по литературным данным раннемеловых комплексов диноцист. Однако присутствие видов, появляющихся (*O. operculata*, *C. parva*) и исчезающего (*M. simplex*) в раннем барреме (Nøhr-Hansen 1993) ограничивает возраст ДК1 снизу ранним барремом.

Комплекс диноцист (ДК2) с *Batioladinium longicornutum*, *Pseudoceratium toveae* установлен в пяти образцах керна скв. Морская-1 в интервале глубин 1367.7–1402.91 м, в двух образцах с глубин 1460 и 1466 м в скв. Петровская-1 и в трех образцах керна скважины Лаганская-1 в интервале глубин 1699.22–1707.07 м. Нижняя граница комплекса определяется уровнем появления *Pseudoceratium toveae*, *P. nudum*, *Cerbia tabulata*, а верхняя по исчезновению *Batioladinium longicornutum*. В комплексе присутствуют все перечисленные в описании комплекса ДК1 таксоны, кроме *Cauca parva*, *Muderongia simplex*, *Ovoidinium* sp., *Luxadinium* aff. *primulum* и *Pierceites* sp. Доминирующими, по-прежнему, являются хоратные цисты. Количество *Spiniferites* spp. резко возрастает. Появляются разнообразные хоратные и проксимохоратные *Coronifera oceanica* Cook. et Eisen. subsp. *oceanica*, *Achomosphaera* spp., *Hystrichodinium* sp., *H. pulchrum* Defl., *H. voigtii* (Alb.) Davey, *H. furcatum* Alb., *Kleithriasphaeridium* sp., *K. corrugatum* Davey, *K. eoinodes* (Eisen.) Davey, *Bourkidinium* sp., *Stiphrosphaeridium* sp., *Systematophora* cf. *areolata* Klement, *S. cretacea* Davey, *Callaiosphaeridium asymmetricum* (Defl. et Courtev.) Davey et Will., *Surculosphaeridium longifurcatum* (Firt.) Davey, *Florentinia laciniata* Davey et Verd., *F. mantellii* (Davey et Will.) Davey et Verd., *F. buspina* (Davey et Verd.) Duxb., *Protoellipsoidinium* sp., *Oligosphaeridium totum* Brid. subsp. minus (Brid.) Lent. et Will., *O. pulcherrimum* (Defl. et Cook.) Davey et Will., *O. albertense* (Poc.) Davey et Will., *O. porosum*, *O. perforatum*, *O. poculum*.

Общее количество проксиматных цист невелико (так же как и в ДК1), но их разнообразие существенно обогащается за счет появления новых форм: *Pseudoceratium toveae*, *P. nudum*, *P. pelliferum* Gocht, *P. retusum* Brid., *Sirmiodinium grossii* Alb., *Scriniodinium campanula* Gocht, *Ctenidodinium elegantulum* Millioud, *Batioladinium* sp., *B. micropodum* (Eisen. et Cook.) Brid., *B. longicornutum* (Alb.) Brid., *Muderongia macwhaei* Cook. et Eisen., *Odontochitina costata* Alb., *Cerbia tabulata*, *Cassiculosphaeridia reticulata* Davey, *C. tunicata* Hard., *Phoberocysta neocomica* (Gocht) Mill., *Operculodinium* sp., *Pyxidinospis challengerensis* Habib, *Subtilisphaera* sp., *Leptodinium* sp., *Occisucysta* sp., *Cribroperidinium* spp., *C. intricatum* Davey, *Impagidinium* sp., *Microdinium opacum* Brid., *Gardodinium trabeculosum* (Gocht) Alb., *Pilosidinium* sp., *Alterbidinium* sp., *Cantulodinium speciosum* Alb., *Dingodinium cerviculum* Cook. et Eisen., *Leberidocysta defloccata* (Davey et Verd.) Stover et Evitt, *Exochosphaeridium* spp., *Exiguosphaera plectilis* Duxb. Появляются акритархи *Micrhystridium* spp. и *Leiosphaeridia* sp.

Таксономический состав данного комплекса имеет чрезвычайно высокое сходство с комплексом диноцист верхней подзоны *Pseudoceratium toveae* зоны *Batioladinium longicornutum*, выделенной в верхнем барреме Северо-Восточной Гренландии (Nohr-Hanssen, 1993). На этом основании возраст описываемого комплекса и вмещающих его отложений может быть сопоставлен с поздним барремом. Хотя стоит обратить внимание, что в Гренландских разрезах *Batioladinium longicornutum* исчезает на уровне верхней границы одноименной зоны, в то время как в Северном Прикаспии этот вид известен и из более молодых отложений, охарактеризованных раннеаптской макрофауной (Федорова, 1980), то есть имеет, вероятно, более длительный диапазон существования.

Комплекс диноцист (ДК3) с *Hystrichosphaerina schindewolfii*, *Cerbia tabulata*, *Pseudoceratium nudum* выделен в восьми образцах керна скв. Морская-1 в интервале глубин 1251.52–1333.01 м и в одиннадцати образцах шлама скв. Петровская-1 в интервале глубин 1290–1424 м. Нижняя граница установлена по появлению *Vesperopsis* spp., *Stephodinium coronatum* Defl., *Coronifera oceanica* Cook. et Eisen. subsp. *hebspina* Yun Hyesu, а верхняя – по исчезновению видов индексов. Основной фон комплекса составляют проходящие снизу таксоны. Сохраняется доминирующее значение хоратных цист, среди которых появляются новые формы *Cymososphaeridium* sp., *Coronifera oceanica* subsp. *hebspina*, *Stiphrosphaeridium dictyophorum* (Cook. et Eisen.) Lent. et Will., *Florentinia ferox* (Defl.) Duxb., *Hystrichosphaeridium recurvatum* (White) Lejeune-Carpent. Разнообразие проксиматных цист обновляется за счет появления *Circulodinium brevispinosum* (Poc.) Jans., *Kallosphaeridium* sp., *Heslertonia heslertonensis* (Neale et Sarj.) Sarj., *Wallodinium luna* (Cook. et Eisen.) Lent. et Will. В то же время исчезает большое количество видов: *Cassiculosphaeridia tunicata*, *Cribroperidinium intricatum*, *Florentinia laciniata*,

F. mantellii, *Hystrichodinium voigtii*, *Sirmiodinium grossii*, *Cantulodinium speciosum*, *Dingodinium cerviculum*, *Scriniodinium campanula*, *Leberidocysta defloccata*, *Muderongia macwhaei*, *Oligosphaeridium totum* subsp. *minus*, *O. perforatum*, *O. porosum*, *O. poculum*, *O. albertense*, *Pseudoceratium toveae*, *Exiguisphaera plectilis*, *Systematophora cretacea*.

По общему составу проходящих таксонов сходство наблюдается с аптскими комплексами диноцист Северного Прикаспия (Федорова, 1980). Однако большее сходство ДК3 обнаруживается с комплексом зоны диноцист *Pseudoceratium nudum*, выделенной в нижней части нижнего апта Северо-Восточной Гренландии (Nohr-Hanssen, 1993). На основе анализа имеющихся данных возможно датирование комплекса ДК3 и вмещающих его отложений ранним аптом.

Комплекс диноцист (ДК4) с *Circulodinium brevispinosum*, *Vesperopsis mayi* установлен в трех образцах керна скв. Морская-1 в интервале глубин 1246.02–1247.32 м и в двух образцах керна скв. Петровская-1 (гл. 1267.7 и 1269.65 м).

Во всех образцах доминируют проксиматные цисты *Palaeoperidinium cretaceum*, *Odontochitina operculata*, *Vesperopsis mayi* Bint. Субдоминирующими таксонами являются проксиматные цисты *Circulodinium distinctum*, *C. brevispinosum*, *Vesperopsis longicornis* (Batt. et Lister) Hard. и неопределимые хоратные цисты. Единично встречаются *Apteodinium* sp., *Aptea polymorpha*, *Batioladinium jaegeri*, *B. micropodum*, *Cribroperidinium* sp., *Dingodinium* sp., *Leptodinium* sp., *Microdinium opacum*, *Pareodinia* sp., *Wallodinium luna*, *Occisucysta tentoria* Duxb., хоратные цисты *Spiniferites* spp., *Florentinia* sp., *Oligosphaeridium complex*, *O. sp.*, *Prolixosphaeridium* spp., *Stiphrosphaeridium antophorum*, *S. dictyophorum*, *Coronifera oceanica* subsp. *oceanica*, *Bourkidinium* sp., *Tanyosphaeridium* spp., *Cauca parva*, акритархи *Fromea amphora*, *Micrhystridium* spp., *Leiosphaeridia* sp., *Leiofusa* sp. и прازیнофиты *Pterospermella* spp.

В целом, несмотря на достаточно высокое количество микрофитопланктона в образцах, таксономическое разнообразие ДК4 заметно падает. Исчезает большинство характерных для подстилающих отложений таксонов. Виды, составляющие этот комплекс, характеризуются широким географическим и стратиграфическим распространением и высокой экологической толерантностью. В отличие от предыдущего комплекса в комплексе ДК4 появляется *Vesperopsis longicornis* и резко возрастает количество *Circulodinium brevispinosum* и *Vesperopsis mayi*. Чуть менее выразителен численный всплеск *Odontochitina operculata* и *Palaeoperidinium cretaceum*.

Снижение таксономического разнообразия, не затронувшее при этом эврибионтные формы, могло быть вызвано нарушением нормально морских условий, в частности, опреснением или возможным похолоданием поверхностных вод. Версию опреснения подтверждают присутствующие в значительном количестве цисты рода *Vesperopsis*, характерные для опресненных или солоновато-водных бассейнов (Разумкова, 2011). В поддержку

предположения о похолодании могут опосредованно свидетельствовать специфические ассоциации сопутствующих фораминифер, в которых присутствуют единичные мелкие (угнетенные) планктонные формы, тогда как апт-альбское время является временем глобального распространения (взрыва) планктонных фораминифер (Практическое руководство..., 1991).

Обедненная ассоциация диоцист с преобладанием *Vesperopsis mayi*, *Circulodinium brevispinosum*, *Odontochitina operculata* и *Palaeoperidinium cretaceum* описана из аптских отложений Центрального Дагестана (Александрова и др., 2008), где ее стратиграфическое положение определено автором в пределах верхней части нижнего апта. Однако для такого узкого возрастного ограничения в действительности нет оснований. Комплекс ДК4 уверенно сопоставляется с комплексами зоны *Circulodinium brevispinosum* верхней части нижнего апта – нижнего альба Северо-Восточной Гренландии (Nohr-Hansen, 1993). Небольшое отличие заключается в более низком таксономическом разнообразии комплекса ДК4. Кроме того, близкий по составу комплекс описан из нижнеальбских отложений Краснотеннинского свода Западной Сибири (Гогин, 2010), где он соотнесен со слоями с *Palaeoperidinium cretaceum* нижнего альба (Савченкова, 2004).

Таким образом, стратиграфическая принадлежность комплекса ДК4 и вмещающих его отложений может отвечать верхней части нижнего апта – нижнему альбу.

Комплекс диоцист (ДК5) с *Sentusidinium* sp., *Trithyrodinium* sp. установлен в девяти образцах шлама в скв. Петровская-1 в интервале глубин 1203–1266 м.

Основной фон комплекса составляют таксоны, характерные для комплексов ДК4 и ДК5. Исчезают *Circulodinium brevispinosum*, *Stiphrosphaeridium antophorum*, *Vesperopsis mayi*, *Protoellipsodinium* sp., *Leberidocysta* sp. Появляются *Microdinium* sp., *Sentusidinium* sp., *Trithyrodinium* sp.

Видовой состав и, прежде всего, набор доминирующих таксонов комплекса ДК5 определяют его сходство с раннемеловыми комплексами среднего и позднего апта Центрального Дагестана, датированными по сонахождению некоторых видов наннопланктона (Александрова и др., 2008). Однако, выявленный в этом разрезе перерыв в осадконакоплении, соответствующий раннему альбу, лишает возможности определения верхней границы распространения сравниваемых комплексов.

Комплекс ДК5 наиболее близок по общему составу проходящих видов, по исчезновению *Circulodinium brevispinosum*, по появлению разнообразных *Sentusidinium* sp. комплексу подзоны *Litosphaeridium arundum* зоны *Rhombodella paucispina*, выделенной в Северо-Восточной Гренландии (Nohr-Hansen, 1993) в отложениях нижнего(?)-среднего альба. На этом основании возраст комплекса ДК5 условно оценивается как предположительно ранне-среднеальбский.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Видовой состав описанных комплексов диноцист мало меняется по латерали в пределах изученной территории Северного Каспия. Установленная вертикальная последовательность комплексов позволила расчлнить продуктивную толщу неокома и скоррелировать удаленные друг от друга разрезы скважин.

Чтобы оценить биостратиграфическую значимость выделенных комплексов и выявить ключевые таксоны был проведен анализ отечественных и зарубежных публикаций, содержащих сведения о стратиграфическом распространении баррем-альбских диноцист в различных регионах Мира. Помимо рассмотренных выше работ по Прикаспийским регионам (Северный Прикаспий, Центральный Дагестан) и Северо-Восточной Гренландии, местонахождения баррем-альбских диноцист известны в России: в Западной Сибири (Савченкова, 2004; Пещевецкая, 2007; Гогин, 2010) и на Русской плите в Московском бассейне (Iosifova, 1996); в Европе: в Словакии (Skurpien, 2003), Германии (Harding, 1990; Alberti, 1961), Юго-Восточной Франции (Srivastava, 1984), Италии (Torricelli, 2000), Испании (Masure, 1988; Leereveld, 1997), а также в Северном море (Duxbury, 2001), Англии (Duxbury, 1983; Lister, Batten, 1988), на Шпицбергене (Thusu, 1978), в Канаде (Brideaux, 1971; Brideaux, McIntyre, 1975), в Атлантике (Habib, 1975), Южной Африке (Davey, 1978), Марокко (Below, 1981, 1982), Индии (Mehrota, Aswal, 2003), и Австралии (Brenner, 1992).

Большинство из этих работ касается более узких стратиграфических интервалов, например, только баррема или только апта. Тем не менее, можно сложить общее представление о таксономическом разнообразии и диапазонах существования баррем-альбских диноцист в целом. С установленными в Европейских разрезах последовательностями комплексов диноцист удалось сопоставить до 3 комплексов Северного Каспия. Определенное сходство видовых ассоциаций есть и с другими анализируемыми регионами. Наибольшее сходство (4 комплекса) выявилось при сравнении с комплексами Северо-Восточной Гренландии, что указывает на связь палеобассейнов рассматриваемых территорий и подкрепляет представление о существовании в раннем мелу системы проливов (Каспийский, Брестский, Польский, Североморский и Гренландский), соединявших Гренландию и Каспий через Северное море и Польшу (Барaboшкин, 2004).

Среди большого числа общих стратиграфически важных видов наиболее перспективными для корреляции следует считать: *Batioladinium longicornutum*, *Pseudoceratium nudum*, *P. toveae*, *Cerbia tabulata*. Практически во всех рассмотренных регионах эти таксоны характеризуются более или менее выдержанными диапазонами существования и ведут себя с удивительным постоянством. В связи с этим, им было дано предпочтение при

наименовании выделенных в изученном материале комплексов. А также учтено при выделении одноименных биостратонов в ранге слоев с диноцистами (рис. 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных микрофитологических исследований нижнемеловых отложений, вскрытых скважинами в акватории Северного Каспия, установлена последовательность пяти комплексов диноцист, позволивших расчленивать, датировать монотонную терригенную толщу и скоррелировать продуктивные горизонты неокома. Выдержанность таксономических характеристик установленных комплексов по латерали положена в основу выделения соответствующих биостратонов в ранге слоев с диноцистами, что является первым шагом в направлении разработки зональной биостратиграфии по диноцистам в Северном Каспии.

Полученные данные показали не только практическую значимость диноцист в решении конкретных биостратиграфических задач, но и высокую перспективность дальнейших исследований микрофитопланктона в этом все еще слабо изученном регионе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова Г.Н., Ярошенко О.П., Щербинина Е.А.* 2008. Стратиграфия и палеообстановки апт-альбского бассейна Центрального Дагестана (миоспоры, наннопланктон и диноцисты) / Палинология: стратиграфия и геоэкология. Ред. О.М. Прищепа, Д.А. Субетто, О.Ф. Дзюба. СПб.: ВНИГРИ. Т. 3. С. 109–114.
- Барабощкин Е.Ю.* 2004. Бореально-тетическая корреляция нижнемеловых аммонитовых шкал // Вестн. Моск. Ун-та. Сер. 4. Геология. № 6. С. 10–19.
- Гогин Я.И.* 2010. Новые данные о диноцистах ханты-мансийской свиты альба Березово-Тюменского района Западной Сибири / Меловая система России и Ближнего Зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Ред. Е.Ю. Барабощкин, И.В. Благовещенский. Ульяновск: Изд-во УГУ. С. 112–115.
- Куликова Н.К., Раевская Е.Г., Разумкова Е.С.* и др. 2011. Биостратиграфическое расчленение и корреляция среднеюрских – нижнемеловых отложений Северного Каспия / Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Ред. В.А. Захаров. СПб.: ЛЕМА. С. 121–123.
- Манцурова В.Н.* 2010. Стратиграфия апта и альба Северного Каспия / Меловая система России и Ближнего Зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Ред. Е.Ю. Барабощкин, И.В. Благовещенский. Ульяновск: изд-во УГУ. С. 232–238.
- Пецевичская Е.Б.* 2007. Биостратиграфия нижнего мела севера Сибири по диноцистам // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 15. № 6. С. 28–61.
- Практическое руководство по микрофауне СССР. 1991. Т. 5. Фораминиферы мезозоя / Ред. А.Я. Азбель, А.А. Григялис. Л.: ВНИГРИ. Недра. 373 с.

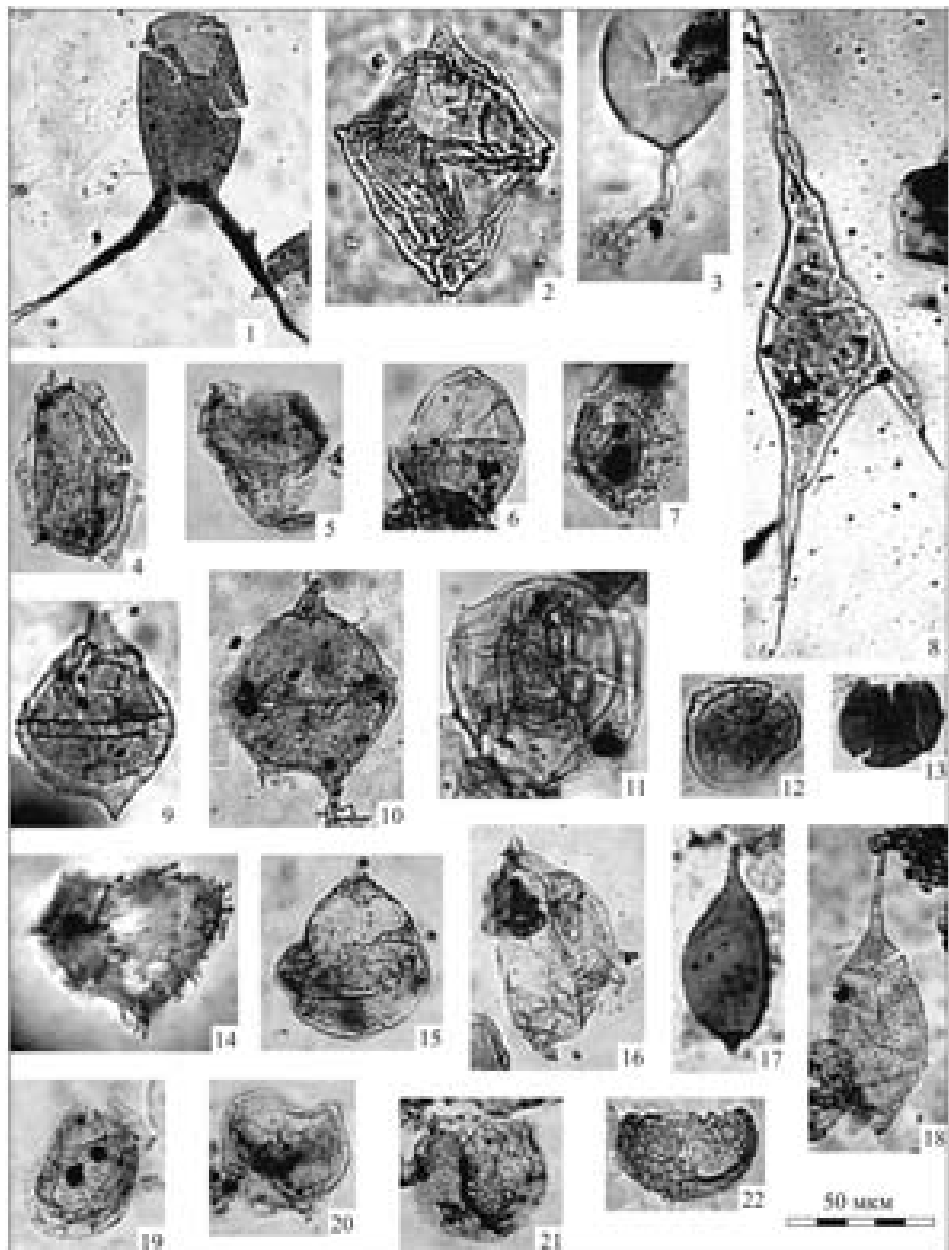
- Раевская Е.Г., Шурекова О.В.* 2011. Современные технологии и оборудование в обработке карбонатно-терригенных пород для палинологического анализа // Проблемы современной палинологии. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН. С. 103–107.
- Разумкова Е.С.* 2011. Диноцисты рода *Vesperopsis* Bint, 1986 и их роль в палеоэкологических реконструкциях меловых бореальных бассейнов / Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов. Ред. Б.Н. Шурыгин, Н.К. Лебедева, А.А. Горячева. Новосибирск: ИНГГ СО РАН. Т. 1. Мезозой. С. 242–244.
- Савченкова О.О.* 2004. Первая находка диноцист в альбских отложениях Западной Сибири // Новости палеонтологии и стратиграфии. Вып. 6–7. С. 183–189.
- Федорова А.А., Куликова Н.К., Раевская Е.Г.* и др. 2012. Биостратиграфическое расчленение нижнемеловых отложений Северного Каспия по результатам микропалеонтологических исследований / Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Ред. Е.Ю. Барабошкин, Н.А. Бондаренко, К.Е. Барабошкин. Краснодар: изд-во КубГУ. С. 296–299.
- Федорова В.А.* 1980. Роль органогенного микрофитопланктона при корреляции удаленных разрезов (на примере изучения аптских отложений Северного Прикаспия) / Микрофитофоссилии в нефтяной геологии. Ред. Н.А. Тимошина. Л.: Тр. ВНИГРИ. С. 60–78.
- Федорова-Шахмундес В.А.* 1976. Основные этапы изменений состава раннемелового микрофитопланктона Прикаспийской впадины // Биостратиграфия отложений мезозоя нефтегазоносных областей СССР. Л.: Тр. ВНИГРИ. Вып. 388. С. 130–138.
- Шахмундес В.А.* 1974. Микрофитопланктон раннего мела Северного прикаспия и его значение для стратиграфии и палеогеографии. Микрофоссилии СССР. Новосибирск: Наука. С. 70–85.
- Шурекова О.В.* 2013. Латеральное распространение раннемеловых диноцист Северного Каспия / Систематика организмов. Ее значение для биостратиграфии и палеобиографии. Ред. Т.Н. Богданова. СПб.: изд-во ВСЕГЕИ. С. 133–135
- Шурекова О.В., Куликова Н.К., Раевская Е.Г.* 2013. Роль диноцист в решении биостратиграфических задач (на примере изучения среднеюрских – нижнемеловых отложений Северного Каспия) / Водоросли в эволюции биосферы. Ред. Е.Г. Раевская, С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 154–158.
- Alberti G.* 1961. Zur Kenntnis mesozoischer und alttertiärer Dinoflagellaten und Hystriochosphaerideen von Nord- und Mitteldeutschland sowie einigen anderen europäischen Gebieten // *Palaeontographica*. Abt. A. V. 116. P. 1–58.
- Below R.* 1981. Dinoflagellaten-Zysten aus dem oberen Hauterive bis unteren Cenoman Slid-West-Marokkos // *Palaeontographica*. Abt. B. V. 176. P. 1–145.
- Below R.* 1982. Scolochorate Zysten der Gonyaulacaceae (Dinophyceae) aus der Unterkreide Marokkos // *Palaeontographica*. Abt. B. V. 182. P. 1–51.
- Brenner W.* 1992. Dinoflagellate cyst stratigraphy of the lower Cretaceous sequence at sites 762 and 763, Eymouth Plateau, Northwest Australia // Proc. ocean drilling program. Sci. res. № 122. P. 511–528.

- Brideaux W., McIntyre D.* 1975. Miospores and microplankton from Aptian-Albian rocks along Horton River, District of Mackenzie // *Geol. Surv. Can. Bull.* № 252. P. 1–85.
- Brideaux W.* 1971. Palynology of the Lower Colorado Group, central Alberta, Canada. I. Introductory remarks. *Geology and microplankton studies // Palaeontographica. Abt. B.* V. 135. № 3–6. P. 53–114.
- Davey R.* 1978. Marine Cretaceous palynology of Site 361, D.S.D.P. Leg 40, off southwestern Africa // *Deep sea drilling project. Init. rep.* V. 40. P. 883–913.
- Duxbury S.* 2001. A palynological zonation scheme for the Lower Cretaceous – United Kingdom sector, Central North Sea // *N. Jb. geol. paläont. Abh.* V. 219. № 1/2. P. 95–137.
- Duxbury S.* 1983. A study of dinoflagellate cysts and acritarchs from the Lower Greensand (Aptian to Lower Albian) of the Isle of Wight, southern England // *Palaeontographica. Abt. B.* V. 186. № 1–3. P. 18–80.
- Habib D.* 1975. Neocomian dinoflagellate zonation in the western North Atlantic // *Micropaleontology.* V. 21. № 4. P. 373–392.
- Harding I.* 1990. A dinocyst calibration of the European Boreal Barremian // *Palaeontographica. Abt. B.* V. 218. P. 1–76.
- Nøhr-Hansen H.* 1993. Dinoflagellate cyst stratigraphy of the Barremian to Albian, Lower Cretaceous, North-East Greenland // *Gronlands geol. under. Bull.* 166. 171 p.
- Iosifova K.* 1996. Dinocysts from Tchernaya Retchka (Ryazanian – Aptian, Lower Cretaceous) of Moscow Basin, Russia // *Rev. palaeobot. palynol.* V. 91. P. 187–240.
- Lister J., Batten D.* 1988. Stratigraphic and palaeoenvironmental distribution of Early Cretaceous dinoflagellate cysts in the Hurlands Farm Borehole, West Sussex, England // *Palaeontographica. Abt. B.* V. 210. P. 9–89.
- Leereveld H.* 1997. Hauterivian-Barremian (Lower Cretaceous) dinoflagellate cyst stratigraphy of the western Mediterranean // *Cretaceous res.* V. 18. № 3. P. 421–456.
- Masure E.* 1988. Berriasian to Aptian dinoflagellate cysts from the Galicia Margin, offshore Spain, Sites 638 and 639, ODP Leg 103 // *Ocean drilling program. Sci. res. proc.* V. 103. P. 433–444.
- Mehrotra N., Aswal H.* 2003. Atlas of Dinoflagellate Cyst from Mesozoic-Tertiary Sediments of Krishna-Godavari Basin. Vol. I. Late Jurassic – Cretaceous Dinoflagellate Cyst // *Paleontographica Indica.* № 7. 146 p.
- Torricelli S.* 2000. Lower Cretaceous dinoflagellate cyst and acritarch stratigraphy of the Cismon Apticore (southern Alps, Italy) // *Rev. palaeobot. palynol.* V. 108. P. 213–266.
- Skupien P.* 2003. Dinoflagellate study of the Lower Cretaceous deposits in the Pieniny Klippen Belt (Rochovica section, Slovak Western Carpathians) // *Bull. Czech geol. Surv.* V. 78. № 1. P. 67–82.
- Srivastava S.* 1984. Barremian dinoflagellate cysts from southeastern France // *Cahiers de micropaleontology.* № 2. P. 1–90.
- Thusu B.* 1978. Aptian to toarcian dinoflagellate cysts from Arctic Norway // *Distribution of biostratigraphically diagnostic dinoflagellate cysts and miospores from the Northwest European continental shelf and adjacent areas. Continental shelf Institute publ.* № 100. P. 61–95.

Объяснение таблицы I

- Фиг. 1. *Batioladinium longicornutum* (Alb.) Brid., скв. П-1, глуб. 1460 м.
Фиг. 2. *Scrinioidinium campanula* Gocht, скв. М-1, глуб. 1397 м.
Фиг. 3. *Desmocysta plekta* Duxb., скв. П-1, глуб. 1485 м.
Фиг. 4. *Carpodinium granulatum* Cook. et Eisen., скв. П-1, глуб. 1390 м.
Фиг. 5. *Ovoidinium* sp., скв. П-1, глуб. 1466 м.
Фиг. 6. *Luxadinium* aff. *primulum* Brid. et McInt., скв. П-1, глуб. 1424 м.
Фиг. 7. *Spinidinium* sp., глуб. 1140 м.
Фиг. 8. *Odontochitina operculata* (Wetz.) Defl. et Cook., скв. П-1, глуб. 1325 м.
Фиг. 9. *Subtilisphaera perlucida* (Alb.) Jain et Mill., скв. Л-1, глуб. 1699.2 м.
Фиг. 10. *Palaeoperidinium cretaceum* (Poc. ex Dav.) Lent. et Will., скв. П-1, глуб. 1460 м.
Фиг. 11. *Stephodinium coronatum* Defl., скв. П-1, глуб. 1370 м.
Фиг. 12. *Leberidocysta* sp., скв. М-1, глуб. 1397 м.
Фиг. 13. *Microdinium* sp., скв. М-1, глуб. 1397 м.
Фиг. 14. *Artea polymorpha* Eisen., скв. М-1, глуб. 1315 м.
Фиг. 15. *Pierceites* sp., скв. П-1, глуб. 1460 м.
Фиг. 16. *Cantulodinium speciosum* Alberti, скв. М-1, глуб. 1396.59 м.
Фиг. 17. *Batioladinium micropodum*, скв. М1, глуб. 1396.59 м.
Фиг. 18. *Batioladinium jaegeri* (Alberti) Brideaux, скв. М-1, глуб. 1410.98 м.
Фиг. 19. *Leberidocysta chlamydata* (Cooks. et Eis.) Stover et Evitt, скв. П-1, глуб. 1460 м.
Фиг. 20, 21. *Ovoidinium* sp., скв. П-1, глуб. 1485 м.
Фиг. 22. *Cassiculosphaeridia reticulata* Dav., скв. М-1, глуб. 1332 м.

Таблица I



Объяснение таблицы II

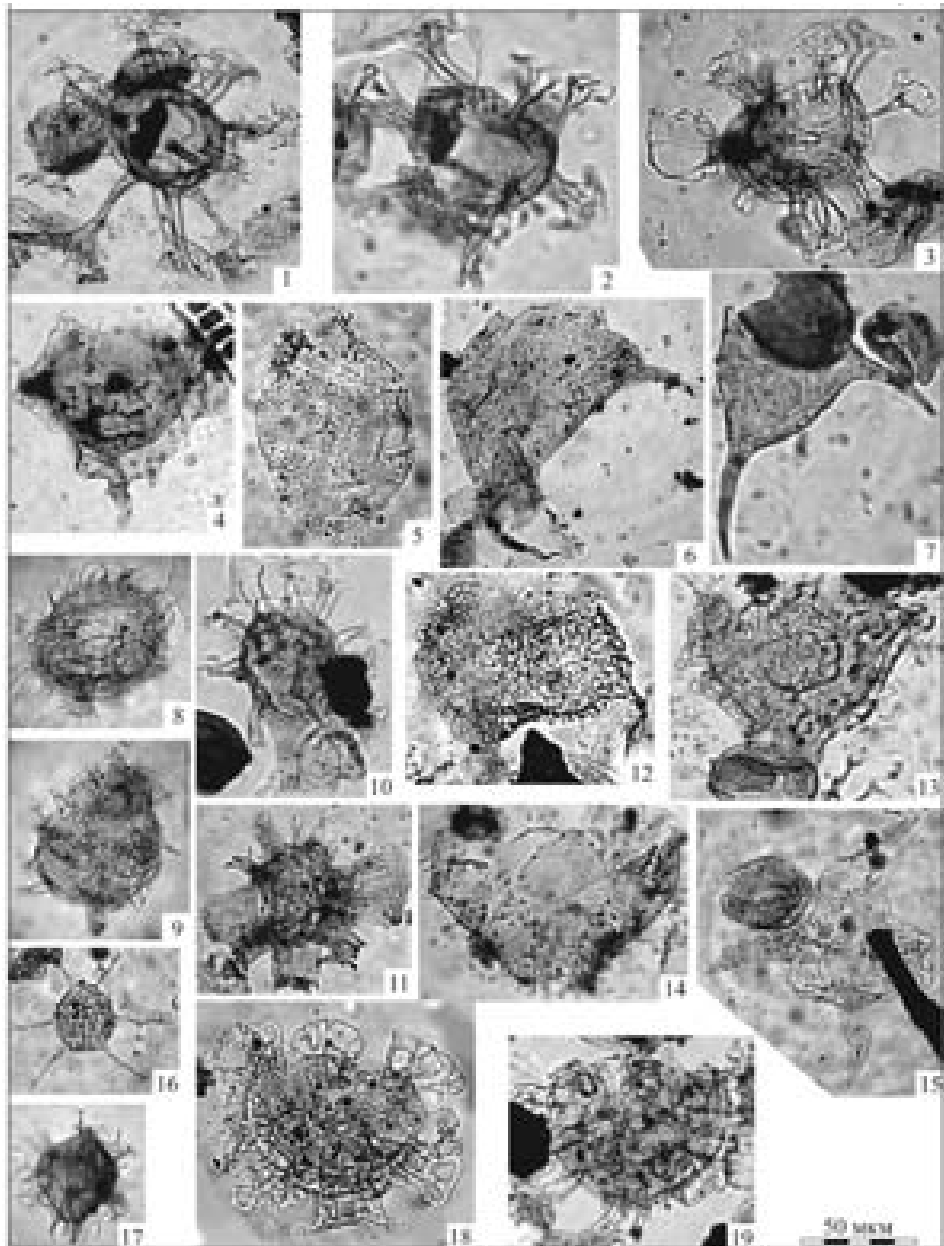
- Фиг. 1. *Oligosphaeridium pulcherrimum* (Defl. et Cook.) Davey and Will., скв. Л-1, глуб. 1702 м.
- Фиг. 2. *Stiphrosphaeridium dyctiophorum* (Alb.) Jain and Mill., скв. М-1, глуб. 1367 м.
- Фиг. 3. *Stiphrosphaeridium antophorum* Davey, скв. М-1, глуб. 1367 м.
- Фиг. 4. *Phoberocysta neocomica* (Gocht) Mill., скв. Л-1, глуб. 1707,1 м.
- Фиг. 5. *Circulodinium brevispinosum* (Poc.) Jans., скв. М-1, глуб. 1396.6 м.
- Фиг. 6. *Pseudoceratium nudum* Gocht, Л-1, глуб. 1707.1 м.
- Фиг. 7. *Pseudocertaum tovae* Nøhr-Hans., скв. Л-1, глуб. 1707.1 м.
- Фиг. 8. *Coronifera oceanica* Cook. et Eisen. subsp. *oceanica*, скв. М-1, глуб. 1331.6 м.
- Фиг. 9. *Coronifera oceanica* Cook. et Eisen., subsp. *hebospina* Yun Hyesu, 1331.6 м.
- Фиг. 10. *Florentinia mantellii* (Dav. et Will.) Dav. et Verd., скв. Л-1, глуб. 1699.2 м.
- Фиг. 11. *Florentinia buspina* (Dav. et Verd.) Duxb., скв. М-1, глуб. 1396.6 м.
- Фиг. 12. *Pseudoceratium pelliferum* Gocht, скв. М-1, глуб. 1396.6 м.
- Фиг. 13. *Pseudoceratium retusum* Brid., скв. Л-1, глуб. 1707.1 м.
- Фиг. 14. *Cerbia tabulata* (Davey et Verd.) Below, скв. Л-1, глуб. 1702 м.
- Фиг. 15. *Vesperopsis mayi* Bint, скв. М-1, глуб. 1411 м.
- Фиг. 16. *Cauca parva* (Alb.) Davey et Verd., скв. М-1, глуб. 1411 м.
- Фиг. 17. *Spiniferites* sp., скв. М-1, глуб. 1331.6 м.
- Фиг. 18. *Huyschiosphaerina schindewolfii* Alb., скв. М-1, глуб. 1396.6 м.
- Фиг. 19. *Systematophora cretacea* Davey, скв. П-1, глуб. 1370 м.

DINOCYSTS AND THEIR POTENTIAL FOR LOWER CRETACEOUS BIOSTRATIGRAPHY OF THE NORTHERN CASPIAN

O.V. Shurekova, N.K. Kulikova, E.G. Raevskaya, E.G. Razumkova

Five subsequent dinocyst assemblages have been distinguished within stratigraphically undivided lower Cretaceous sedimentary sequence drilled out by wells on the northern shelf of the Caspian Sea. These assemblages permitted to date and correlate the productive Neakomian horizons. Analysis of palaeogeographic and stratigraphic distribution of the discovered dinocyst taxa outside the studied area allowed identifying of the most important species: *Batioladinium longicornutum*, *Pseudoceratium nudum*, *P. tovae*, *Cerbia tabulate* which were used for designation of the Beds with dinocysts. Obtained data are useful for elaboration of prospective dinocyst zonation in the Lower Cretaceous of the Northern Caspian.

Таблица II



Водоросли в эволюции биосферы.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2014. С. 206–218.

<http://www.paleo.ru/institute/publications/geo/>

МИКУЛИНСКИЕ И ГОЛОЦЕНОВЫЕ ДИАТОМОВЫЕ КОМПЛЕКСЫ И ИХ АНАЛОГИ В СОВРЕМЕННЫХ ВОДОЕМАХ ЦЕНТРАЛЬНЫХ РАЙОНОВ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ

© 2014 г. Г.А. Анциферова¹, С.Л. Шевырев²

¹Воронежский государственный университет

g_antsiferova@mail.ru

²Дальневосточный геологический институт ДВО РАН,

Дальневосточный федеральный университет

shevirev@mail.ru

В центре Восточно-Европейской равнины изучен тип микулинских реликтовых флор, в состав которых входит группа вымерших позднеплиоцен-плейстоценовых форм. Они связаны с озерами, приуроченными к границам московского оледенения. Вне границ оледенений наиболее распространены озера речного происхождения. С ними связаны микулинские и голоценовые диатомовые комплексы, близкие по систематическому составу современным диатомовым флорам. Проточно-русловые озера долины р. Ворона (бассейн Среднего Дона) приурочены к территории, отличающейся особым геологическим и тектоническим строением. В них изучены современные аналоги межледниковых диатомовых флор.

История позднеплейстоценовой диатомовой флоры территории центральных районов Восточно-Европейской равнины начинается в позднемосковское время. В зависимости от территориальной приуроченности межледниковых микулинских водоемов выделены два типа ископаемых диатомовых флор. Первый тип так называемых микулинских реликтовых флор формировался в озерах, расположенных в пределах границ распространения ледникового покрова предшествующего московского оледенения, в которых осадконакопление происходило в течение межледниковья. Для подобных флор выявлены возрастные критерии, основанные на составе группы вымерших таксонов. Второй, и наиболее распространенный тип микулинских и голоценовых флор, отличает сходство с современными

ми диатомовыми флорами региона. Они типичны для водоемов, которые располагались вне границ московского и валдайского оледенений. В микулинское время, в голоцене и в современную эпоху, наиболее распространены озера речного происхождения, или водоемы, наследующие озерные котловины предыдущих эпох осадконакопления. В качестве современного аналога сообществ диатомовых водорослей, развивающихся в подобных условиях, выступают богатые в видовом отношении сообщества экологически благополучных проточно-русловых озер долины р. Ворона (бассейн Среднего Дона).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу работы положены многолетние исследования ископаемых и современных диатомовых водорослей центральных районов. Пробы на диатомовый анализ отбирались из обнажений и расчисток, керн скважин, пробуренных при изучении плейстоценовых отложений. Всего проанализировано около 1 500 образцов древнеозерных отложений, в т. ч. по разрезам микулинских отложений до 250. По современным водоемам региона изучено до 3 500 проб, из них по водоемам Хоперского и Воронинского заповедников до 2 000. Использовались общепринятые в диатомовом анализе методики отбора, технической обработки проб, их микроскопического исследования и определения таксономического состава (Голлербах, Полянский, 1951; Диатомовые водоросли СССР, 1974; Диатомовый анализ, 1949а, 1949б, 1950; Забелина и др., 1951). Наименование таксонов дается по классификации Шютта (Schütt et al., 1896) с использованием разработок филогенетической классификации для центрических диатомей в XX в. (Глезер, 1981; Диатомовые водоросли СССР, 1988, 1992; Николаев, 1984; Ross, 1973; Simonsen, 1979), поскольку это способствует проведению сопоставления видового и родового состава для ископаемых и современных диатомовых флор.

Микулинское межледниковье

Диатомовые водоросли микулинского (муравинского, мяркинского, земского, росс-вюрмского) межледниковья изучены во множестве разрезов древнеозерных отложений, как в центральных районах, так и на сопредельных территориях Восточно-Европейской равнины (Анциферова, 2001; Демидова, 2010).

Важнейшие разрезы микулинских межледниковых отложений связаны с озерными котловинами экзарационно-аккумулятивного происхождения, которые приурочены к границам распространения московского оледенения. В качестве эталонного рассматривается разрез Смелый (скважина 1013), расположенный в 24 км от г. Красная Гора Брянской области. Озеро развивалось на поверхности морены в переуглублении погребенной речной долины. Описание, схема строения плейстоценовых

Таблица 1. Вымершие позднеплиоцен-плейстоценовые формы из межледниковых диатомовых флор центра Восточно-Европейской равнины.

Таксон	Стратиграфический диапазон распространения (по: Анциферова, 1991, 2001; Лосева, 1982; Хурсевич, 1977, 1989, 1992; Хурсевич, Логинова, 1980)		Максимальные оценки (в % – мучапские и микулинские флоры, 1-6 – по шестибальной шкале – неогеновые, лихвинские флоры, + – единичные находки)			
	По литературным данным	С учетом находок автора	Поздний плиоцен Прикарпья и Беларуси	Плейстоцен Q		
				Мучапское межледниковье	Лихвинское межледниковье	Микулинское межледниковье
ВЫМЕРШИЕ ПОЗДНЕПЛИОЦЕН-ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ ФОРМЫ						
Группа 1. Реликты позднего плиоцена, сохранившиеся в плейстоцене в составе мучапских, лихвинских и микулинских реликтовых флор						
<i>Cyclotella comta</i> var. <i>lichvinensis</i> (Jousé) Log.	N ₂ -Q _{II}	N ₂ -Q _{III}	6	23	6	0.6
<i>C. comta</i> var. <i>plioaenica</i> Krasske	N ₂ -Q _{II}	N ₂ -Q _{III}	6	32	+	0.4
<i>C. temperiana</i> (Log.) Log.	N ₂ -Q _{II}	N ₂ -Q _{III}	2	0.8	2	0.2
<i>Fragilaria brevistriata</i> var. <i>constricta</i> Loss.	N ₂	N ₂ -Q _{III}	4	2.2	-	1
<i>Navicula cari</i> var. <i>minuta</i> Loss.	N ₂	N ₂ -Q _{III}	4	0.2	4	0.2
<i>N. subglobosa</i> Gasse	N ₂	N ₂ -Q _{III}	5	+	-	0.6
<i>Amphora staurosira</i> Loss.	N ₂	N ₂ -Q _{III}	5	0.2	-	0.2
<i>Rhopalodia gracilis</i> O. Müll.	N ₂	N ₂ -Q _{III}	4	0.4	+	0.2
Споры видов рода <i>Cyclotella</i> : <i>C. comta</i>	N	N ₂ -Q _{III}	6	3.2	+	8.6
<i>Cyclotella</i> sp.	N ₂	N ₂ -Q _{III}	5	3,2	-	12.2
Группа 2. Раннеплейстоценовые диатомеи, сохранившиеся в плейстоцене в составе лихвинских и микулинских реликтовых флор						
<i>Stephanodiscus peculiaris</i> Khurs.	Q _{I-III}	Q _{I-III}	-	14.6	5	5.6
<i>Navicula variabilis</i> Khurs. et Log.	Q _I	Q _{I, III}	-	0.2		1.2
<i>Cyclotella reczickiae</i> Khurs. et Log.	Q _I	Q _{I-III}	-	46	+	3.6
<i>C. reczickiae</i> var. <i>diversa</i> Log.	Q _{I-II}	Q _{-III}	-	5.4	+	14
Споры видов рода <i>Cyclotella</i> : <i>C. cyclopuncta</i>	Q _I	Q _{I-III}	-	+	+	+
<i>C. krammeri</i>	Q _I	Q _{I, III}	-	8.4	-	32
Группа 3. Среднеплейстоценовые диатомеи, сохранившиеся в плейстоцене в составе микулинских реликтовых флор						
<i>Navicula mikolajskiensis</i> Log.	Q _{II}	Q _{II-III}	-	-	2	0.2

отложений и образцы принадлежат И.П. Бирюкову. Для данного разреза характерна микулинская спорово-пыльцевая диаграмма, составленная Я.К. Еловичевой (Шик, Писарева, 1998).

Разрез Смелый является для микулинского межледниковья чрезвычайно важным по полноте геологической летописи и по высокой степени его изученности. Данный разрез имеет большое значение при исследовании систематического состава комплекса диатомовых водорослей, включающих группу вымерших позднеплиоцен-плейстоценовых форм (таблица 1). Их состав позволил выделить тип так называемых реликтовых микулинских диатомовых флор.

Остатки диатомовых водорослей обнаружены в интервале глубин 10.8–33.8 м. Комплекс диатомей насчитывает 428 видов, разновидностей и форм, принадлежащих 39 родам (Анциферова, 2001).

Согласно экологическим показателям, известным для большинства таксонов диатомовых водорослей, среди групп диатомей по географическому распространению доминируют бореальные виды умеренного географического пояса, на их долю приходится 53 %. Виды космополиты, обитающие в пресных водоемах всех географических зон, составляют 36.2 %. Североальпийские диатомеи, характерные для северных и горных водоемов, достигают 10.8 %. В общем составе групп диатомей по местообитанию преобладают виды обрастатели – до 41 % и донные, которые достигают до 44.8 %. Планктонные диатомеи составляют до 14.2 %. В группе диатомей по отношению к галобности господствуют виды олигогалобы (пресноводные) – 98 %. Среди них доминируют виды индифференты – 85 %, предпочитающие минерализацию 0.2–0.3 ‰. Галофилы, процветающие при повышении минерализации до 0.4–0.5 ‰, составляют до 9.2 %. Галофобы, для которых оптимальной является минерализация 0.02 ‰, достигают 3.8 %. На долю мезогалобов (солонатоводных), предпочитающих минерализацию 0.5 ‰ и более, приходится 2 %. По отношению к pH преобладают виды алкалифилы, оптимальным для них является значение pH, равное 7 или более. Они составляют 50.6 %. Виды индифференты, развивающиеся при кислой и щелочной реакции водной среды, достигают 38.4 %. На долю алкалибионтов, предпочитающих pH более 7, приходится 8.2 %. Группа видов ацидофилов, для которых оптимально значение pH менее 7, составляет 2.8 %.

В развитии водоема выделяются три последовательных этапа, включающих отдельные фазы (рис. 1).

Первый (I) этап развития водоема выделяется в интервале глубин 22.5–33.8 м, фазы Ia – Ig. В начальные фазы (Ia, b, гл. 29.8–33.8 м, мергели) группа планктонных диатомей, обитающих в толще воды, составляет до 42 %. Среди них превалирует *Stephanodiscus hantzschii* Grun. – 58.4 %, вид *Stephanodiscus peculiaris* Khurs. имеет оценку обилия до 5 %. Эпифитные виды обрастатели достигают 44.6 %. Это, главным образом, виды рода

ледниковья, когда на водосборах произрастали широколиственные леса сложного состава с обильным подлеском, произошло углубление водоема. В озере установился стабильный гидрологический режим. В составе комплекса диатомей начинают доминировать планктонные виды (57.6–95.6 %). В отдельные фазы развития в комплексе преобладают представители родов *Cyclotella* (Kütz.) Bréb. (Ib, d, f): *C. cyclopuncta* Håkansson et Carter (морфотип 2) 35.2 %, *C. rossi* Håkansson 26.6 %, *C. michiganiana* Håkansson 2 %, группу вымерших таксонов представляют *C. comta* var. *lichvinensis* (Jousé) Log. 0.6 % et var. *plioacaenica* Krasske 0.4 % et var. *temperiana* (Log.) Log. 0.2 %, *C. reczickiae* Khurs. et Log. 0.8 % et var. *diversa* Log. 4.6 %, широко распространены споры рода *Cyclotella*: *C. comta*, *C. cyclopuncta*, *C. krammeri*, *C. sp.*; *Aulacoseira* Thw. (I c, e, g): *A. italica* var. *tenuissima* (Grun.) Sim. 56.4 %, *A. granulata* (Ehr.) Sim. 11.4 %, *A. ambigua* (Grun.) Sim. 9.2 %, *A. islandica* (O.Müll.) Sim. 6.2 %. Среди эпифитных видов (4.8–20.6 %) с невысокими оценками обилия доли процента – первые проценты распространены представители родов *Symbella* Ag., *Achnanthes* Bory, *Synedra* Ehr., *Gomphonema* Ag., *Cocconeis* Ehr. и др. Лишь виды рода *Fragilaria* Lyngb. достигают оценок до 10–15 %, встречена *Fragilaria brevistriata* var. *constricta* Loss. – 1 %. Донные диатомеи (1.2–8 %) имеют ограниченное распространение, оценки 0.2–0.4 %. Это виды родов *Navicula* Bory (среди них с невысокими оценками обилия *Navicula mikolajskiensis* Log. (0.2 %), *N. hungarica* var. *capitata* Cl., *N. pupula* Kütz., *N. radiosa* Kütz.), *Amphora* Ehr. (*Amphora ovalis* Kütz. с разновидностями) и многие другие.

Второй (II) этап развития водоема с фазами IIa – IIe выделяется в интервале глубин 19.3–22.5 м (гиттии). По сравнению с предыдущим этапом развития глубина водоема понизилась, он стал среднеглубоким, мезотрофным. Для него характерны многократные колебания уровня воды. Понижения сопровождались расширением зоны высшей водной растительности. Соответственно ведущее положение в фазы IIa, c, e занимают эпифитные виды обрастатели, составляя 50.4–85 %. В основном это представители рода *Fragilaria* Lyngb.: *F. construens* (Ehr.) Grun., *F. brevistriata* Grun., *F. pinnata* Ehr. Встречен вымерший вид *Rhopalodia gracilis* O. Müll. (0.2 %). При повышении уровня начинали преобладать планктонные диатомеи – 58.4–64 %. Среди них доминируют виды родов *Aulacoseira* Thw.: *A. italica* (Ehr.) Sim. 42 %, *A. granulata* (Ehr.) Sim. 10.6 % – фазы IIb, d. Донные диатомеи (2–6.8 %) чрезвычайно бедны в видовом отношении и имеют невысокие оценки обилия. На водосборных площадях распространились сосново-еловые леса с ограниченным участием хвойно-широколиственных формаций, с участием ольхи, березы.

Третий этап (III) развития водоема выделяется в интервале глубин 10.8–19.3 м в алевритах (10.8–16.5 м) и суглинках (16.5–19.3 м). Господствуют эпифитные виды обрастатели от 93.4 до 100 %. В основном это пред-

ставители рода *Fragilaria* Lyngb.: *F. construens* (Thw.) Grun. и *F. construens* var. *venter* (Ehr.) Grun. Планктонные диатомеи составляют не более 2 %. Среди них единичные *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *A. italica* (Ehr.) Sim., *A. islandica* (O. Müll.) Sim., *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz., *C. cyclopuncta* Håkansson et Carter, *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *S. rotula* (Kütz.) Hendeley. Донные диатомеи (0.2–10 %) довольно разнообразны. Они представлены в основном видами родов *Amphora* Ehr.: *A. ovalis* Kütz., *A. ovalis* var. *libyca* Ehr., *A. ovalis* var. *pediculus* Kütz., *A. staurosira* Loss., *Stauroneis* Ehr.: *S. acuta* W. Sm., *S. phoenicenteron* Ehr. Широко распространены виды рода *Navicula* Bory: *N. atomus* (Näg.) Grun., *N. binodis* Ehr., *N. menisculus* Schum., *N. meniscus* Schum., среди них вымершие *N. cari* var. *minuta* Loss., *N. subglobosa* Gasse, *N. variabilis* Khurs. et Log. Оценки обилия 0.2–1.6 %. Водоем на данном этапе развития был мелководным, макрофитным, эвтрофным. На водосборных площадях были распространены сосновые леса с елью и березой и ограниченным распространением широколиственных пород.

Изученный в разрезе Смелый комплекс микулинских диатомей однотипен по систематическому составу и составу группы вымерших диатомей с диатомовыми комплексами разрезов Храброво и Селявино в северном Подмосковье. Они расположены в бассейне р. Яхромы Дмитровского района Московской области, где осадконакопление происходило в рывтинах ледникового и подледного стока на площади расширенного участка р. Яхромы, начиная со времени деградации московского ледника (Еловичева и др., 1981).

Разрезы микулинских межледниковых отложений, расположенные вне границ московского оледенения, связаны с озерными котловинами, имеющими речное происхождение, или унаследованными от предыдущих эпох осадконакопления. В водоемах подобного типа накопление озерных и озерно-болотных осадков происходило на отдельных этапах межледниковья в неглубоких, заросших высшей водной растительностью водоемах. Для них характерны сообщества диатомовых водорослей, представленные плейстоценовыми видами, имеющими высокую степень адаптации и широкий стратиграфический диапазон распространения. Среди планктонных диатомей распространены *Stephanodiscus rotula* (Kütz.) Hendeley, *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round, *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz., *C. cyclopuncta* Håkansson et Carter, *C. krammeri* Håkansson, *C. ocellata* Pant., *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *A. italica* (Ehr.) Sim., *A. islandica* (O. Müll.) Sim., среди обрастателей наблюдаются *Opephora martyi* Herib., представители рода *Fragilaria* Lyngb.: *F. construens* (Ehr.) Grun. с разновидностями, *F. brevistriata* Grun. и др., в группе донных диатомей многочисленны виды рода *Navicula* Bory: *N. radiosa* Kütz., *N. oblonga* Kütz., *N. scutelloides* W. Sm., *Cymbella diluviana* Krasske, *Amphora ovalis* Ehr. с разновидностями и многие другие.

Возрастные и коррелятивные признаки, выработанные для микулинских реликтовых диатомовых флор, позволяют находить их элементы

в менее выраженных одновозрастных флорах. Они обнаруживаются в диатомовых комплексах, типичных для региона, расположенного вне пределов границ распространения московского оледенения. Подобные флоры изучены в бассейне Верхнего Дона в Воронежской области.

Разрез Шкурлат (участок III), описанный Л.Т. Шевыревым, расположен в северо-восточной стенке Павловского гранитного карьера (Раскатов и др., 1977). Остатки диатомовых водорослей изучены из алевритистых песков, накопление которых происходило в позднемикулинское время в среднеглубоком олиготрофно-мезотрофном водоеме. Комплекс диатомей насчитывает около 200 видов и внутривидовых таксонов, принадлежащих 32 родам. Выявлены вымершие плейстоценовые формы: *Stephanodiscus peculiaris* Khurs., *Cyclotella reczickiae* var. *diversa* Log., *Fragilaria brevistriata* var. *constricta* Loss. Найден редкий вид экзот *Fragilaria magocsyi* Lacsm., известный в современных водоемах Венгрии и Дальнего Востока, а в ископаемом состоянии описанный в разрезе Смелый.

В разрезе у хутора Ямань в северной части Кривоборского обрыва в цоколе второй надпойменной террасы р. Дон вскрыты озерные мергели. Комплекс диатомей насчитывает 240 видов и внутривидовых таксонов, принадлежащих 31 роду. Вымерших форм и плейстоценовых реликтов не наблюдается. Доминирующий комплекс диатомей представлен видами обрастателями и донными родов *Fragilaria* Lyngb., *Opephora* Petit., *Epithemia* Bréb., *Cymbella* Ag., *Gyrosigma* Hass., *Navicula* Boyu, *Amphora* Ehr. По систематическому и экологическому составу изученного диатомового комплекса восстанавливаются условия мелководного эвтрофного старичного водоема. По данным спорово-пыльцевого анализа, проведенного Т.Ф. Трегуб, озерные мергели формировались в начальную стадию миккулинского межледниковья (Анциферова и др., 1982).

Голоцен и современность

Озера, расположенные вне границ распространения валдайского оледенения имеют речное происхождение. Голоценовые и современные диатомовые комплексы изучены в речных озерах бассейнов Верхнего и Среднего Дона. Вблизи поселка Шкурлат (описание разрезов и отбор проб выполнены Шевыревым) изучены два разреза голоценовых отложений.

В разрезе Гаврило-86 диатомовые водоросли выделены из отложений бореального времени голоцена. В алевритах с прослойками глин и торфа наблюдаются растительные остатки и раковинный детрит. Диатомовый комплекс представлен 346 видами и внутривидовыми таксонами, принадлежащими 36 родам. Сообщества диатомовых водорослей развивались в пресноводном мелководном, слабопроточном эвтрофном водоеме.

Среди доминирующих эпифитных видов обрастателей (74–91.4 %), связанных с зарослями высшей водной растительности, распространены виды родов *Epithemia* Bréb.: *E. zebra* (Ehr.) Kütz. (до 42 %), *E. turgida* (Ehr.) Kütz.

(до 48 %), *E. intermedia* Fricke, *E. mülleri* Fricke, *Cocconeis* Ehr.: *C. placentula* Ehr. с разновидностями, *C. pediculus* Ehr., *Fragilaria brevistriata* Grun. Донные диатомеи составляют 8–20 %. Это *Amphora ovalis* var. *pediculus* Kütz., *Navicula oblonga* Kütz., *N. radiosa* Kütz. Среди планктонных диатомей (0.2–8 %) наблюдаются *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *Stephanodiscus rotula* (Kütz.) Hendeby, *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round.

В разрезе Шкурлат-ГК-6 из осадков суббореального времени изучены диатомовые водоросли, насчитывающие 320 видов и внутривидовых таксонов, принадлежащих 36 родам. Доминируют эпифитные виды обрастатели (52–91.4 %), связанные с зарослями высшей водной растительности. Это определяет большое сходство систематического состава комплекса диатомовых водорослей, с изученным в разрезе Гаврило-86. Особенностью диатомовой флоры данного разреза является то, что наряду с преобладающими видами индифферентами, предпочитающими воды с минерализацией 0.2–0.3 ‰ и галофильными видами (1.6–12 ‰), обычные в пресной воде, но для развития которых оптимальна минерализация 0.4–0.5 ‰, широко представлена группа эвригалинных мезогалобных (солонатоводных) видов, способных переносить изменения минерализации в широких пределах. В группе мезогалобов (0.5–9 ‰), например, наблюдаются *Synedra tabulata* (Ag.) Kütz. et var. *fasciculata* (Kütz.) Grun., *Cocconeis pediculus* var. *minutissima* Poretzky, *Mastogloia smithii* Thw. var. *smithii*, *Diploneis interrupta* (Kütz.) Cl. var. *interrupta*, *Navicula halophila* (Grun.) Cl., *N. pygmaea* Kütz., *Gyrosigma strigile* (W. Sm.) Cl., *Amphora coffeaeformis* Ag. et var. *acuminatum* (Kütz.) Hust. и др. В составе комплекса диатомей присутствуют виды эндемики, в настоящее время встречающиеся в оз. Байкал и оз. Духовом (Забайкалье). Это *Fragilaria lacus Baikali* Skv., *Navicula skabitschewskyi* (Skabitsch.) Zabelina, *Pinnularia abnormis* Skv.

Диатомовые водоросли развивались в пресноводном мелководном, слабопроточном водоеме. Несколько повышенная минерализация вод может быть объяснена повышенным испарением в условиях аридизации климата.

Современная диатомовая флора из водоемов и водотоков региона исследовалась повсеместно. Установлено, что для водных экосистем, которые существуют в условиях постоянной и направленной антропогенной нагрузки, характерно низкое видовое разнообразие сообществ диатомовых водорослей. Общее число таксонов составляет менее 40. При этом характерно доминирование одного-двух видов, создающих высокие показатели численности, при единичном развитии других.

Более разнообразными представляются сообщества диатомовых водорослей пойменных мелководных старичных водоемов. Типичными являются озера Хоперского государственного природного заповедника, изучение которых показывает, что отдел диатомовых водорослей представлен 306 видами и внутривидовыми таксонами, принадлежащими 41 роду.

Чрезвычайный научный интерес вызывают речные водоемы проточно-руслового типа. Они наблюдаются в среднем течении р. Ворона, в пределах государственного природного заповедника «Воронинский». На данной территории прослежена связь между происхождением озеровидных расширений русла реки и особенностями геологического и тектонического строения.

Детальные построения произведены на основе использования космифотоснимков ГЦ «Природа» (космифотопланы масштаба 1:500 000, информация 1970-х, 1980-х гг.) и Landsat (информация 2000-х гг.), были применены автоматизированные геоинформационные системы (ГИС). Проведенный мониторинг показал наличие на исследованном участке долины р. Ворона зоны проявления активизации тектонических положительных движений, которые формируют локальные участки снижения базиса эрозии (Анциферова и др., 2012). Это приводит к некоторому подтоплению бортов долины, которое усугубляется в половодья. Возникают условия, когда моренные отложения, слагающие основание крутого правобережья реки высотой 30–40 м, выступают в качестве подстилающего субстрата при смещении масс грунтов вниз по склону.

Примером подобных водных экосистем являются эвтрофные озера Рамза и Кипец. Их уникальность определяется проточно-русловым гидродинамическим режимом и многообразием биотопов, в т. ч. в пределах хорошо прогреваемых мелководий. Широко развитые заросли высшей водной и водно-погруженной растительности выступают как биологические фильтры, способствующие формированию высокоэффективных процессов самоочищения водной среды. Экологическое благополучие сложившихся озерных местообитаний определяет чрезвычайное видовое богатство сообществ диатомовых водорослей, которое сопоставимо с флорами из межледниковых водоемов ледниковых областей Европы. По уточненным нами на 2012 г. данным инвентаризации, отдел диатомовых водорослей представлен 444 видами и внутривидовыми таксонами, принадлежащими 45 родам.

В водоемах заповедника «Воронинский» в составе групп диатомей по географическому распространению преобладают виды космополиты, обитающие в пресных водах всех географических поясов, и бореальные – виды водоемов умеренного географического пояса. Их соотношение может зависеть от глубины и режима трофности водоема. Холодноводные (североальпийские) виды, характерные для северных и горных водоемов, связаны с питанием водоемов подземными водами и наблюдаются повсеместно, но составляют небольшую долю от общего состава диатомей. Активная реакция водной среды (рН) слабощелочная – щелочная. Об этом свидетельствует преобладание в составе диатомей видов алкалифилов, развивающихся при рН, равном 7, но для которых оптимальным является рН более 7 (35–92 %), и алкалибионтов, предпочитающих рН более 7 (24 %, максимально до 55 %). Ацидофилы, для которых благоприятно рН менее 7, немногочисленны (0,2–1 %). Виды индифференты, развивающиеся при кислой и щелочной реакции

среды, составляют от 0.6 до 53 %. В процессе фотосинтеза высшие водные растения в летний период могут увеличивать значение pH, активно потребляя углекислый газ. При этом возможно также осаждение известковых солей. Подобные процессы отмечены в июле 2012 г., когда в заливе Мохов Угол озера Кипец на рдестах и роголистнике наблюдались известковые корочки как следствие выпадения кальция при повышенных значениях pH вод.

В фитопланктоне распространены *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *S. rotula* (Kütz.) Hendeby, *Aulacoseira alpigena* (Grun.) Krammer, *A. italica* (Ehr.) Grun. et var. *tenuissima* (Grun.) Sim., *A. granulata* (Ehr.) Sim., *A. islandica* ssp. *helvetica* (O. Müll.) Sim., *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round, *Melosira varians* Ag. В сообществах микрофитобентоса преобладают представители родов *Fragilaria* Lyngb., *Synedra* Ehr., *Navicula* Bory, *Gomphonema* Ehr., *Epithemia* Bréb., *Cymbella* Ehr., *Cocconeis* Ehr., *Amphora* Ehr.

В составе изученных сообществ встречены таксоны, ранее в водоемах региона не известные. Например, это *Neidium dubium* var. *constricta* Hust., *Caloneis ignorata* Skv., *Amphora costulata* Skv., *Gomphonema ventricosum* f. *curta* Skv. и ряд других форм, известных из озера Байкал; *Diatoma elongatum* var. *capitellata* Poretzky – Телецкое озеро; *Pinnularia rangoonensis* Grun., *Stauroneis wislouchii* f. *parva* Poretzky et Anissimova – солоноватые водоемы Соликамска и Старой Руссы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование диатомовых флор микулинского межледниковья, а также голоценовых и современных, показало, что их систематический и экологический состав определяются условиями обитания. Климато-ландшафтные перестройки, геологическое и тектоническое строение территорий определяют особенности происхождения и развития водоемов. В пределах ледниковых областей Восточно-Европейской равнины значительную роль играет приуроченность озерных котловин к границам распространения предшествующего оледенения, или расположение вне этих границ. В составе диатомовых флор, формирующихся в межледниковых озерах, имеющих экзарационно-аккумулятивное заложение, входит обширная группа позднеплиоцен-плейстоценовых вымерших форм. Микулинские озера речного происхождения существуют до заполнения котловин осадками. В составе развивающихся в них диатомовых комплексов могут наблюдаться или отсутствовать вымершие формы. В целом диатомовые комплексы разновозрастных пресноводных водоемов представляют виды широкого возрастного и экологического распространения. В проточно-руслowych озерах заповедника «Воронинский» сохраняется генофонд низших водорослей. При благоприятных условиях они могут выступить как экологические коридоры и способствовать формированию процессов естественного восстановления качества поверхностных вод.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анциферова Г.А.* 1991. Возрастные и коррелятивные критерии флоры диатомей нижнеплейстоценовых межледниковых (мучкапских) отложений // Альгология. Киев. Т. 2. № 3. С. 35–42.
- Анциферова Г.А.* 2001. Эволюция диатомовой флоры и межледникового осадконакопления центра Восточно-Европейской равнины // Тр. НИИ Геологии Воронеж. ун-та. Вып. 2. 198 с.
- Анциферова Г.А., Глушков Б.В., Дорофеев П.И.* и др. 1982. Об озерном мергеле у х. Ямань на Верхнем Дону. М.: ВИНТИ. № 472–82. 18 с.
- Анциферова Г.А., Шевырев С.Л., Калашиников А.О.* 2012. Происхождение межледниковых и современных озерных котловин бассейнов Верхнего и Среднего Дона // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. География. Геоэкология. № 1. С. 42–49.
- Глезер З.И.* 1981. К разработке новой классификации диатомовых водорослей // Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований. Тез. докл. 2 Всес. палеоальгол. совещ. Киев. С. 108–110.
- Голлербах М.М., Полянский В.И.* 1951. Пресноводные водоросли и их изучение. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 1). М.: Сов. наука. 199 с.
- Демидова С.В.* 2010. Диатомовая флора муравинских отложений плейстоцена Беларуси. Автореф. дис. ... к.г.-м.н. Минск. 24 с.
- Диатомовые водоросли СССР (Ископаемые и современные). 1974. Л.: Наука. Т. I. 403 с.; 1988. Т. II. Вып. 1. 116 с.; СПб.: Наука, 1992. Т. II. Вып. 2. 125 с.
- Диатомовый анализ. 1949. Л.: Госгеоиздат. Кн. 1. 239 с.; 1949б. Кн. 2. 238 с.; 1950. Кн. 3. 398 с.
- Еловичева Я.К., Величкевич Ф.Ю., Носов А.А.* 1981. Материалы к геологической истории среднего и верхнего плейстоцена Северного Подмосковья // Геологические исследования кайнозоя Белоруссии. Минск: Наука и техника. С. 91–108.
- Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С.* 1951. Диатомовые водоросли (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4). М.: Сов. наука. 619 с.
- Лосева Э.И.* 1982. Атлас позднеплиоценовых диатомей Прикамья. Л.: Наука. 204 с.
- Николаев В.А.* 1984. К построению системы центрических диатомовых водорослей (Bacillariophyta) // Ботан. журн. Т. 69. № 11. С. 1468–1474.
- Раскатов Г.И., Шевырев Л.Т., Анциферова Г.А., Алексеева Л.А.* 1977. Новое местонахождение фауны крупных млекопитающих в бассейне Верхнего Дона // Литология и стратиграфия осадочного чехла Воронежской антеклизы. Воронеж: изд-во Воронеж ун-та. Вып. 4. С. 83–90.
- Хурсевич Г.К.* 1977. Первые данные о неогеновой диатомовой флоре Белорусского Понеманья. О границе между неогеном и антропогеном. Минск: Наука и техника. С. 197–220.
- Хурсевич Г.К.* 1989. Атлас видов *Stephanodiscus* и *Cyclostephanos* (Bacillariophyta) из верхнекайнозойских отложений СССР. Минск: Наука и техника. 167 с.

- Хурсевич Г.К.* 1992. Диатомовые водоросли класса Centrorhysae пресноводных кайнозойских водоемов Северного полушария (морфология, систематика, эволюция, филогения и распространение). Автореф. дис. ... д.б.н. Киев. 47 с.
- Хурсевич Г.К., Логинова Л.П.* 1980. Ископаемая диатомовая флора Белоруссии (Систематический обзор). Минск: Наука и техника. 122 с.
- Шук С.М., Писарева В.В.* 1998. Основные закономерности распространения плейстоценовых озер на Восточно-Европейской равнине. Хроностратиграфические подразделения плейстоцена. История плейстоценовых озер Восточно-Европейской равнины. Л.: Наука. С. 8–23.
- Ross R.P., Sims P.A.* 1973. Observations on family and generic limits in the Centrales // *Nova Hedwigia*. Bech. 45. P. 97–121.
- Schütt F., Engler A., Prantl K.* 1896. Bacillariales (Diatomea) // *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig. Bd 1. Abt. 1b. S. 31–150.
- Simonsen R.* 1979. The diatom system ideas on phylogeny // *Bacillaria*. Braun. Schweig. V. 2. P. 9–71.

MIKULIN AND HOLOCENE DIATOM COMPLEXES AND THEIR ANALOGIES OF RECENT PONDS IN THE CENTER OF EAST-EUROPEAN PLAIN

G.A. Antsiferova, S.L. Shevyrev

In the center of the East European Plain the type of Mikulino relict flora, which include a group of extinct Pleistocene forms, is studied. These extinct forms are associated with lakes, confined to the borders of Moscow glaciation. Outside the boundaries of glaciations, lakes are commonly originated from rivers. They are associated with Mikulinsky and Holocene diatom assemblages, similar in systematic composition to modern diatom flora. Flowing river-bed lakes of Vorona River (Middle Don's basin) are confined to the territory with a distinct geological and tectonic structure. There are studied modern analogies of interglacial diatom flora.

Key words: holocene, diatom flora, mikulino interglaciation, lake, contem-poraneity.

УДК 556.555.6:581.132

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ПИГМЕНТЫ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ КАК ПОКАЗАТЕЛИ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА В КРУПНОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Л.Е. Сигарева, Н.А. Тимофеева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок
sigareva@ibiw.yaroslavl.ru; timof@ibiw.yaroslavl.ru

Рассмотрен вопрос о соотношении между пигментными показателями водорослей в верхнем слое донных отложений и первичной продукцией планктона в большом неглубоком водохранилище. Обсуждается роль горизонтальной дифференциации биотопов в варьировании сравниваемых показателей. В многолетнем аспекте изучены изменения отношения условной биомассы водорослей в среднегодовом слое донных отложений, рассчитанной по концентрации хлорофилла *a* с феопигментами, к первичной продукции фитопланктона. Рассмотрено значение полученных результатов для палеоальгологии.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время чрезмерно сильная изменчивость климата затрудняет оценку температурного тренда, так что вопрос о глобальном потеплении или похолодании остается открытым. В расшифровке направленности климатических флуктуаций полезны методы палеонтологии, на основе которых воссоздаются экологические события, охватывающие изменения биоты и условий жизнедеятельности организмов в прошлом. Особый интерес представляет стратиграфия показателей структуры и функционирования первичных продуцентов органического вещества в донных отложениях разнотипных водоемов, поскольку это – уникальный источник сведений об эволюции биосферы.

Теоретической посылкой, обуславливающей индикаторную значимость показателей первичной продукции, является основополагающая роль новообразования органического вещества в структурно-функциональной

организации экосистем. Растительные организмы создают органическое вещество, используемое другими звеньями трофической цепи, и результатом закономерных взаимосвязей в экосистеме являются определенные соотношения между первичной и всеми видами вторичной продукции (Винберг, 1960; Алимов, 2004). Однако в функционировании некоторых водных экосистем прослеживается гетеротрофная направленность метаболизма, характеризующаяся преобладанием интенсивности деструкционных процессов над первичной продукцией (Копылов, Косолапов, 2011). Такие нестандартные водоемы представляют особый интерес для палеонтологии, поскольку неясно, как «гетеротрофность» отражается на концентрации биомаркеров в донных отложениях. В изучении характера метаболизма в водоемах особое место занимают растительные пигменты, которые широко применяются в палеоальгологических работах (Swain, 1985; Punning, Leeben, 2003; Szymczak-Żyła, Kowalewska, 2009; Reuss et al., 2010).

Цель работы: на основе изучения растительных пигментов оценить степень сходства информации, получаемой о продуктивности фитопланктона по данным непосредственных измерений в водной толще и по остаткам водорослей в донных отложениях в водоеме с гетеротрофной направленностью метаболизма на примере Рыбинского водохранилища.

Рыбинское водохранилище (четвертое в каскаде водохранилищ на Волге, начало наполнения – 1941 г., площадь при НПУ – 4550 км², объем – 25.4 км³, средняя глубина – 5.6 м, водообмен – 2 раза в год) – один из немногих крупных водоемов, на которых проводится экологический мониторинг. Для водохранилища характерны значительные колебания уровня воды, что приводит к возрастанию градиента абиотических условий. Интенсивная гидродинамическая активность препятствует продолжительной температурной стратификации. В водохранилище выражена горизонтальная неоднородность осадконакопления в глубоководной части. С начала заполнения водохранилища происходит снижение темпов накопления осадков: 9.2–2.9 мм/год (Законнов, 2007). Среднее содержание органического вещества в местах илонакопления варьирует от 6.5 до 27.7 % сухой массы грунта (Сигарева и др., 2013).

Первичная продукция водохранилища создается преимущественно за счет фитопланктона. В основной акватории – озеровидном Главном плесе (при прозрачности воды от 1.0 до 1.7 м) средняя за безледный период регулярных наблюдений концентрация хлорофилла *a* варьировала в пределах величин, типичных для мезотрофных (3.4 мкг/л) и эвтрофных вод (19.2 мкг/л). Рассчитанная по математической модели интенсивность первичной продукции фитопланктона с 1969 по 1995 гг. изменялась от 187 до 414 г O₂/(м²год) (Пырина и др., 2006). Судя по концентрации хлорофилла в последние годы (2004–2010), первичная продукция фитопланктона не превышает известные для водохранилища величины (Литвинов и др., 2012).

Сглаживание средних за безледный период величин с семилетним периодом осреднения показало наличие цикличности, как в многолетней динамике содержания хлорофилла, так и первичной продукции фитопланктона (Пырина и др., 2006). Гетеротрофность метаболизма в водохранилище поддерживается за счет активизации «микробной петли» в планктонных сообществах и поступления аллохтонного органического вещества (Копылов, Косолапов, 2011).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использованы полученные ранее материалы (в 1993, 2008–2010 гг.), а также вновь собранные (в 2011 и 2012 гг.). Пробы донных отложений отбирали стратометром или дночерпателем на 6 постоянных станциях в глубокой части Рыбинского водохранилища. Две станции (1, 2) расположены в речном Волжском плесе, остальные (3–6) – в озеровидном Главном (рис. 1). Средние за годы наблюдений глубины на станциях 1, 2,



Рис. 1. Схема расположения станций в Рыбинском водохранилище. 1, 2 – станции в речном Волжском плесе (I), 3, 4, 5, 6 – в озеровидном Главном плесе (II). III – Моложский, IV – Шекснинский плесы.

3, 4, 5, 6 составили 11.8, 13.2, 7.5, 6.5, 11.3, 12 м, соответственно. Преобладающие типы отложений на ст. 1, 2 и 6 – глинистый и песчанистый илы, ст. 5 – торфогенный ил, ст. 3 и 4 – песок, илистый песок. Анализировали верхние слои (0–2.5 и 2.5–5 см) донных отложений. Растительные пигменты определяли стандартным спектрофотометрическим методом в общем экстракте, принятым для фитопланктона, с некоторыми модификациями для донных отложений (Сигарева, 2012). Влажность определяли общепринятым методом, воздушно-сухую объемную массу грунтов – по уравнению (Сигарева, Тимофеева, 2004). Среднюю скорость осадконакопления на ст. 1, 2, 5, 6 принимали за 6.6 мм/год, на ст. 3 и 4 – 2.2 мм/год, согласно интенсивности седиментации, оцененной непосредственным зондированием донных отложений, на отдельных глубинах (Законнов, 2002).

Исходя из концентрации хлорофилла с феопигментами в среднегодовом слое осадконакопления, рассчитывали условную биомассу водорослей. Для пересчета биомассы в углерод принимали: содержание хлорофилла в сырой биомассе водорослей – 0.25 % (Елизарова, 1993), содержание сухого вещества в сыром – 25.6 %, органического углерода – 33.5 % сухой массы водорослей (Behrendt, 1990). Рассчитанную биомассу водорослей в отложениях сравнивали с минимальной, максимальной и средней величинами первичной продукции фитопланктона. Интенсивность первичной продукции в кислородных единицах пересчитывали в углерод, используя коэффициент 0.30 мг С/мг O₂ (Бульон, 1983).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Критерием идентичности палеоинформации реальным природным процессам считаются закономерные связи между компонентами экосистемы, между показателями первичной продукции водоема и всеми видами вторичной продукции, а также между концентрациями биомаркеров в водной толще и донных отложениях. Для Рыбинского водохранилища, как и для других водоемов, было показано, что в целом между концентрациями пигментов в донных отложениях и показателями продуктивности фитопланктона существует положительная зависимость, но сравниваемые характеристики существенно различаются в пространственно-временном аспекте. Концентрации хлорофилла в водной толще варьируют в основном за счет временной (сезонной) динамики водорослей, а в донных отложениях – за счет неоднородности условий по акватории для седиментации взвеси (Сигарева, 2010; Сигарева, Тимофеева, 2012). Продолжение многолетнего мониторинга позволило подтвердить, что неоднородность распределения пигментов в отложениях водохранилища, отмеченная ранее – не случайное, а характерное явление, повторяющееся в разные годы (рис. 2). Так, концентрации осадочного хлорофилла, представленного в основном дериватами, на станциях с глубинами 6–14 м различаются более

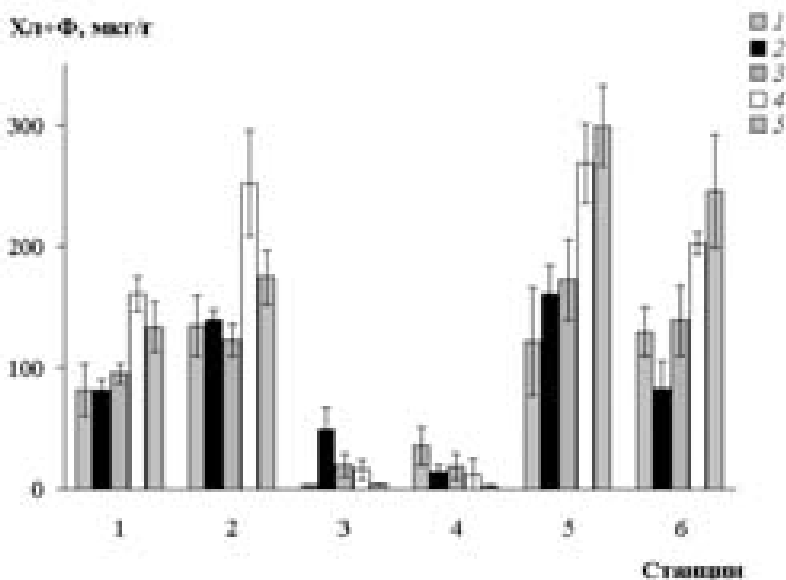


Рис. 2. Многолетняя динамика содержания хлорофилла с феопигментами (Xл+Ф, мкг/г сухого грунта) в верхнем слое донных отложений (0–2,5 см) в Рыбинском водохранилище на постоянных глубоководных станциях с различными типами грунтов (илистыми на ст. 1, 2, 5, 6, песчаными на ст. 3 и 4). 1 – 2008, 2 – 2009, 3 – 2010, 4 – 2011, 5 – 2012 гг.

чем в 100 раз и зависят от типа грунта: минимальное содержание пигментов характерно для станций с преимущественным отложением песчаных грунтов, максимальное – илистых (рис. 2). Наличие в глубоководных зонах водохранилища донных отложений, обедненных растительными пигментами (ст. 3 и 4), вероятно, обусловлено интенсивной гидродинамической активностью и ветровым перемешиванием водных масс, которые препятствуют аккумуляции органического вещества. Связь пигментов с типом грунта подтверждается высокими значениями коэффициента корреляции их концентраций с типологическими свойствами донных отложений – содержанием органического вещества и влажностью (Сигарева, 2012; Сигарева, Тимофеева, 2011; Сигарева и др., 2013). В зонах илонакопления достаточно четко прослеживается заметное увеличение концентрации растительных пигментов в аномально теплые годы, причем в речных участках изменения не совпадают с таковыми в озеровидных. Например, в 2012 г., в речном Волжском плесе отмечен спад концентрации пигментов в отложениях по сравнению с предыдущим годом, тогда как в озеровидном Главном – увеличение концентрации (рис. 2).

Характер вертикального распределения хлорофилла с феопигментами в кернах обычно имеет тенденцию к увеличению от нижних слоев к верхним, что было отмечено на колонках, возраст которых соответствует возрасту водохранилища (от наполнения в 1941 г. до 2009 г.) (Сигарева и

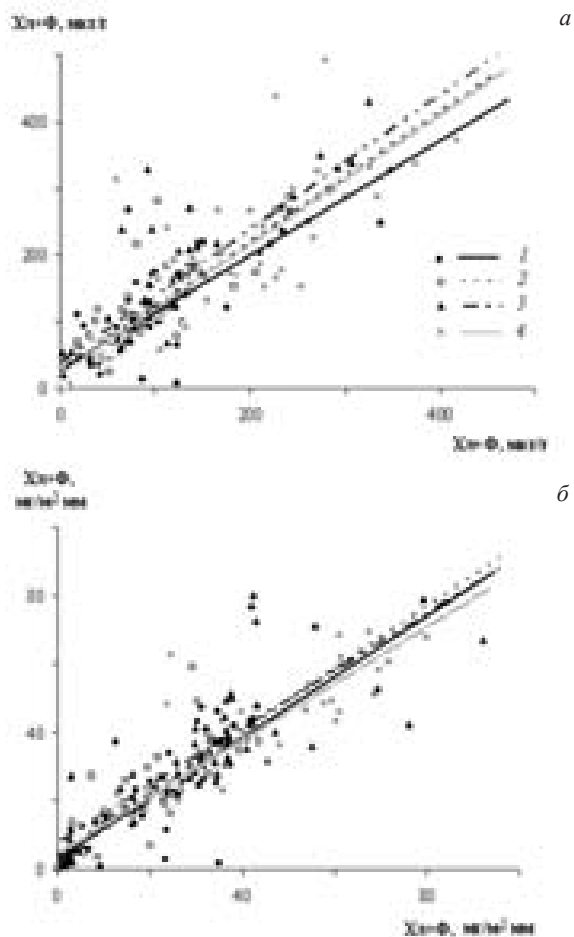


Рис. 3. Связь между содержанием растительных пигментов в верхних слоях донных отложений на 6 станциях Рыбинского водохранилища в разные годы: 1 – 2009, 2 – 2010, 3 – 2011, 4 – 2012. По оси ординат – хлорофилл в сумме с феопигментами (*a* – мкг/г сухого грунта, *б* – мг/м²мм) в слое 0–2,5 см, по оси абсцисс – то же в слое 2,5–5 см. Коэффициенты детерминации (R^2): *a* – 0,47, 0,74, 0,80, 0,75, *б* – 0,56, 0,70, 0,70, 0,85 для 2009–2012 гг., соответственно.

др., 2013). Более детальное сравнение концентраций пигментов в верхних слоях (0–2,5 и 2,5–5,0 см) за ряд лет показало, что, как правило, максимум приурочен к самому верхнему слою. Между концентрациями пигментов в этих слоях (выше и ниже расположенных) отмечена достаточно сильная связь, характеризующаяся высокими коэффициентами детерминации (рис. 3). Немного ниже коэффициенты детерминации, рассчитанные для станций, сгруппированных по биотопам (табл. 1).

Превышение концентрации пигментов в верхнем слое над таковой в ниже расположенном повторяется ежегодно, но характеризуется различ-

Таблица 1. Коэффициенты детерминации, характеризующие прямую связь между содержанием растительных пигментов в верхних слоях донных отложений (0–2.5 и 2.5–5 см) на постоянных станциях Рыбинского водохранилища в 2009–2012 гг.

Станции	Коэффициенты детерминации (R^2)	
	I	II
Ст.1, 2	0.53	0.63
Ст. 3, 4	0.59	0.45
Ст. 5, 6	0.59	0.45

Примечание: I – для концентрации хлорофилла в сумме с феопигментами в мкг/г сухого грунта, II – то же в мг/м²мм.

ными количественными признаками. При сходных условиях осадконакопления в разные годы (2009–2012) отношение концентраций хлорофилла с феопигментами составляло 1.13–1.85 в речном плесе и 1.03–1.94 в озеровидном. И только в местах, подверженных взмучиванию, этот показатель варьировал в более широких пределах (0.63–4.86). Фактически постоянное (за редким исключением) превышение концентрации пигментов в самом верхнем слое отложений свидетельствует о продолжающемся разрушении остающегося растительного органического вещества в толще донных отложений.

В местах, благоприятных для илонакопления, выявлено сходство изменений концентрации осадочных пигментов и продуктивности фитопланктона: во-первых, в распределении пигментов по вертикальному профилю кернов отмечен циклический характер, как и в многолетней динамике среднегодовых концентраций хлорофилла *a* в планктоне; во-вторых, концентрации осадочных пигментов в кернах относятся ко всей трофической шкале, но, как и в планктоне, преобладают величины мезо- и эвтрофной категории (Винберг, 1960; Пырина и др., 2006; Сигарева и др., 2013).

Один из факторов связи между характеристиками водного и донного ярусов – скорость осадконакопления, но подтвердить это количественно на водоеме с сильной вариабельностью абиотических условий, к которым относится Рыбинское водохранилище, не просто. Соотношение между концентрациями хлорофилла в воде и отложениях варьирует в широком диапазоне величин. Однако отношение средней за безледный период концентрации пигментов в воде к таковой в среднегодовом слое донных отложений сопоставимо со средней скоростью осадконакопления, установленной по результатам грунтовых съемок (Законнов, 2007; Сигарева, 2010, 2012).

Концентрация условной биомассы водорослей, выраженная в единицах углерода и соответствующая содержанию пигментов, в верхнем слое донных отложений (в расчете на среднегодовую толщину осадка) в Рыбинском

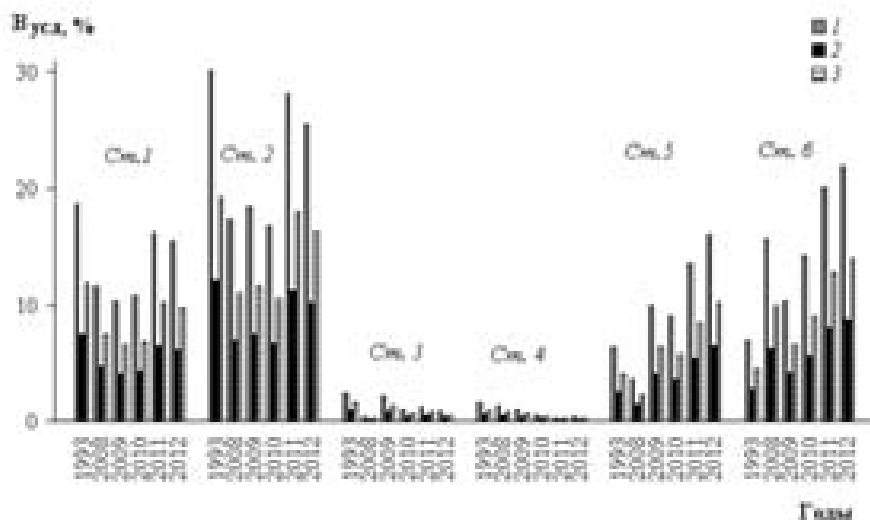


Рис. 4. Условная биомасса водорослей в среднегодовом слое донных отложений, выраженная в процентах от минимальной (1), максимальной (2) и средней величин (3) первичной продукции фитопланктона в Рыбинском водохранилище.

водохранилище варьирует от 0.1 до 31.8 % первичной продукции фитопланктона (рис. 4). Чтобы охватить возможные варианты, сделаны расчеты относительно минимальной, максимальной и средней величин первичной продукции (рис. 4). Все варианты расчета показали, что на участках с песчаными отложениями (ст. 3 и 4) относительный вклад условной биомассы водорослей гораздо ниже, чем на станциях с илистыми грунтами (ст. 1, 2, 5, 6). Причина – низкая скорость осадконакопления в местах залегания песчаных отложений и сравнительно небольшая концентрация пигментов в них (Законнов, 2002; Sigareva, Timofeeva, 2011). Данные последней грунтовой съемки, учитывающие только участки илонакопления, тоже подтверждают, что пределы биомассы варьируют от 2 до 24 % первичной продукции (табл. 2).

Среднее для водохранилища соотношение между осадочными пигментами и первичной продукцией, рассчитанное с учетом площадей грунтов разного типа, составляет 0.5 %. Значения этого показателя для других волжских водохранилищ не превышают 1 % (Сigareva, 2012). Экологический смысл этих величин можно интерпретировать следующим образом. Содержание сохраняющихся в донных отложениях растительных пигментов соответствует сравнительно небольшому количеству органического вещества водорослей, которое образовалось в планктоне при фотосинтезе. Преобладание дериватов хлорофилла в отложениях (до 90–95 %) свидетельствует о высокой степени трансформации пигментов и, следовательно, об эффективном использовании первичной продукции в водоемах. Выбывающее из биотического круговорота органическое вещество растительно-

Таблица 2. Пределы отношения условной биомассы водорослей (Вусл) в среднегодовом слое донных отложений в процентах к первичной продукции (ПП) фитопланктона Рыбинского водохранилища.

Станция	В _{усл} /ПП, %		
	1	2	3
1	7.3–13.3	3.0–5.3	4.7–8.4
2	13.4–24.2	5.4–9.8	8.5–15.4
5	5.0–8.9	2.0–3.6	3.0–5.7
6	6.4–13.6	2.6–5.5	4.1–8.7

Примечание: расчет биомассы выполнен для среднегодовой скорости илонакопления, оцененной по данным непосредственного зондирования донных отложений на конкретных станциях В.В. Законновым в 2009 г. (по: Сигарева и др., 2013); 1, 2, 3 – варианты расчета биомассы от минимальной, максимальной и средней величин первичной продукции, соответственно (по: Пырина и др., 2006).

го происхождения, остающееся в отложениях, можно считать одним из видов конечной продукции экосистемы, которая отчуждается естественным способом (Сигарева, 2012).

Значения исследуемого соотношения ниже коэффициента фоссилизации, который характеризует отношение общего органического вещества в годовом слое донных отложений к первичной продукции в пресноводных водоемах, но весьма близки к средней величине для Мирового океана, а также для биосферы в целом (Максимова, 2004; Романкевич и др., 2009; Мартынова, 2010). Причины различий – в геоморфологических особенностях водных экосистем, а также в составе, концентрации и происхождении органического вещества, поступающего в донные отложения.

Таким образом, в водоеме с гетеротрофной направленностью метаболизма выявляются те же, что и в автотрофных водоемах, связи между продукционными характеристиками водорослей в водной толще и верхнем слое донных отложений (Сигарева, 2012). Отличительной чертой «гетеротрофных» водоемов можно считать более высокий вклад песчаных отложений в грунтовом комплексе и соответственно более низкие концентрации растительных пигментов в расчете на сухой грунт, что продемонстрировано на природных и искусственных волжских водоемах (Сигарева, 2012). Отсутствие тесной корреляции между показателями продукционных свойств водного и донного ярусов экосистемы можно рассматривать как свидетельство принципа неполноты стратиграфической летописи, который начинает проявляться уже в самых верхних слоях отложений в водоеме.

Палеонтологический аспект идентичности показателей функционирования первичного звена и остатков органического вещества в донных отложениях состоит в том, что на единственной станции (как обычно принято в работах такого плана) осадочные растительные пигменты далеко

не всегда могут с достаточной надежностью характеризовать межгодовую динамику продуктивности альгоценозов и соответственно климатические изменения. Для прогностических целей недостатки пигментных показателей (низкая концентрация пигментов, небольшая их доля от первичной продукции и сильное варьирование по площади дна) могут быть сглажены путем распространения наблюдений на разнотипные биотопы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф.* 2004. Продукционная гидробиология и функционирование экосистем / Ред. М.Е. Виноградов, С.С. Лаппо. Новые идеи в океанологии. Т. 1. Физика. Химия. Биология. М.: Наука. С. 264–279.
- Винберг Г.Г.* 1960. Первичная продукция водоемов. Минск: изд-во АН БССР. 329 с.
- Бульон В.В.* 1983. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука. 150 с.
- Елизарова В.А.* 1993. Хлорофилл как показатель биомассы фитопланктона / Ред. И.Л. Пырина. Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат. С. 126–131.
- Законнов В.В.* 2002. Пространственно-временная трансформация грунтов Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Т. 1. Вып. 2. Мат-лы конф. Ярославль: ВВО РЭА. С. 186–190.
- Законнов В.В.* 2007. Осадкообразование в водохранилищах волжского каскада. Автореф. дисс. ... д.геогр.н. М.: Институт географии РАН. 42 с.
- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В.* и др. 2012. Изменение термического режима и продуктивности фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Мат-лы докл. Всерос. конф. ИБВВ РАН, Борок, 22–26 октября 2012 г. Ижевск: издатель С.А. Пермьяков. С. 167–169.
- Максимова М.П.* 2004. Сравнительная гидрохимия морей // Новые идеи в океанологии. М.: Наука. Т. 1. Физика. Химия. Биология. С. 168–189.
- Мартынова М.В.* 2010. Донные отложения как составляющая лимнических экосистем. М.: Наука. 243 с.
- Пырина И.Л., Литвинов А.С., Кучай Л.А.* и др. 2006. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона Рыбинского водохранилища в связи с действием климатических факторов / Ред. А.Ф. Алимов, В.В. Бульон. Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М.: КМК. С. 36–46.
- Романкевич Е.А., Ветров А.А., Пересыпкин В.И.* 2009. Органическое вещество Мирового океана // Геология и геофизика. Т. 50. № 4. С. 401–411.
- Сigareва Л.Е.* 2010. Содержание хлорофилла в воде и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. № 3. С. 38–46.
- Сigareва Л.Е.* 2012. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. М.: КМК. 217 с.

- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А.* 2004. Содержание растительных пигментов в литоральных отложениях Рыбинского водохранилища в различные по водности годы // Биология внутренних вод. № 1. С. 25–35.
- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А.* 2011. Межгодовая динамика содержания хлорофилла *a* в донных отложениях Рыбинского водохранилища (Россия) // Альгология. Т. 21. № 2. С. 190–201.
- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А.* 2012. Содержание растительных пигментов в отложениях Рыбинского водохранилища в год с экстремально жарким летом (2010) // Поволжский экологический журн. № 4. С. 416–425.
- Сигарева Л.Е., Законнов В.В., Тимофеева Н.А., Касьянова В.В.* 2013. Осадочные пигменты и скорость илонакопления как показатели трофического состояния Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. Т. 40. № 1. С. 62–69.
- Behrendt H.* 1990. The chemical composition of phytoplankton and zooplankton in an eutrophic shallow lake // *Ach. Hydrobiol.* V. 118. № 2. P. 129–145.
- Punning J.-M., Leeben A.* 2003. A comparison of sediment and monitoring data: implications for paleomonitoring a small lake // *Environmental monitoring and assessment.* V. 89. P. 1–13.
- Reuss N., Leavitt P.R., Hall R.I. et al.* 2010. Development and application of sedimentary pigments for assessing effects of climatic and environmental changes on subarctic lakes in northern Sweden // *J. paleolimnol.* V. 43. P. 149–169.
- Sigareva L.E., Timofeeva N.A.* 2011. Sedimentary chlorophyll and pheopigments for monitoring of reservoir characterized by exclusively high dynamism of abiotic conditions. Chapter V / Eds H. Le, E. Salcedo. *Chlorophyll: structure, production and medicinal uses.* N.Y.: nov. sci. publ. P. 151–176.
- Swain E.B.* 1985. Measurement and interpretation of sedimentary pigments // *Freshwat. biol.* V. 15. P. 53–75.
- Szymczak-Żyła M., Kowalewska G.* 2009. Chloropigments *a* in sediments of the Gulf of Gdansk deposited during the last 4000 years as indicators of eutrophication and climate change // *Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol.* V. 284. P. 283–294.

PLANT PIGMENTS IN BOTTOM SEDIMENTS AS INDICATORS OF PHYTOPLANKTON PRIMARY PRODUCTION IN THE LARGE RESERVOIR

L.E. Sigareva, N.A. Timofeeva

The relationship between content of algal pigments in the surface sediments and plankton primary production in a large shallow reservoir was has been considered. The role of spatial differentiation of biotopes in variation of compared indicators was is discussed. The long-term changes of the ratio of assumed algal biomass (calculated from the sum of chlorophyll *a* and pheopigments) in bottom sediment layer accumulated for a year to primary phytoplankton production were have been studied. The importance of the results for paleoalgology was-is considered.

Научное издание

Водоросли в эволюции биосферы

Серия «Гео-биологические системы в прошлом»

ПИН РАН, 2014 г.

Ответственный редактор: С.В. Рожнов

Компьютерная верстка: М.К. Емельянова

Обложка: А.А. Ермаков

Издание подготовлено при поддержке программы Президиума РАН
«Проблемы происхождения жизни и становления биосферы»
и научно-образовательных центров
Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН
и Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН

Подписано в печать 20 февраля 2014 г.
Формат 60х90/16. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная.
Уч.-изд. л. 14. Усл. п. л. 16. Тираж 300 экз.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН)
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в «Типографии офсетной печати»
Москва, ул. Дербеневская, д. 20, стр. 8

Заказ № 114



