

УДК 551.46.062.1

О ГЕОХИМИЧЕСКИХ, БИОХИМИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ СЛЕДСТВИЯХ ЭВСТАТИЧЕСКИХ КОЛЕБАНИЙ

© 1996 г. Ю. О. Гаврилов*, Л. Ф. Копаевич**

* Геологический институт РАН, 109017 Москва, Пыжевский пер., 7, Россия

** Московский государственный университет, 119899 Москва, Университетская пл., 1, Россия

Поступила в редакцию 02.02.94 г., получена после доработки 16.08.94 г.

Короткопериодические флуктуации уровня моря, обуславливавшие развитие регрессий и последующих трансгрессий, создавали предпосылки к усилению выноса с суши в водоем повышенных количеств биофильных элементов, что приводило к резкому увеличению продуктивности планктона, и в особенности безраковинного фито- и бактериопланктона. Некоторые виды фито- и бактериопланктона в определенных условиях выделяли токсины, что часто обуславливало угнетение или гибель известковоотделительных форм организмов. Соответственно в осадках происходило увеличение содержания органического вещества и уменьшение их карбонатности. Накопление в обогащенных органическим веществом осадках многих токсичных элементов и диагенетическая генерация H_2S , в ряде случаев сопровождавшаяся сероводородным заражением наддонных вод, оказывали негативное влияние на бентосную фауну. Одновременное проявление в водоемах взаимосвязанных явлений, сопровождавшихся стрессовым воздействием на планктонные и бентосные организмы, могло обуславливать возникновение некоторых биотических кризисов.

Ключевые слова. Колебания уровня моря, регрессии, трансгрессии, сапропелиты, биотические события, сероводородное заражение.

Изменения морской биоты в фанерозойской истории Земли нередко совпадали с эвстатическими флуктуациями, которые тем или иным образом влияли на объем экологического пространства различных представителей биоты, на температуру и соленость морских вод, содержание в них кислорода, на систему циркулирующих течений и некоторые другие параметры среды (Кауффман, 1986 и др.).

Было установлено, что на состояние биоты весьма сильное воздействие оказывали аноксидные обстановки, возникавшие одновременно с накоплением отложений, обогащенных органическим веществом (ОВ). В частности, это влияние весьма рельефно проявляется при сопоставлении времени существования в водоемах аноксидных условий с распределением количества видов некоторых организмов в меловое время: с аноксидными эпизодами, в частности, совпадало существенное уменьшение видового разнообразия фораминифер, а их окончание, напротив, сопровождалось расцветом этих организмов, выражавшемся в заметном увеличении числа видов (рис. 1) (Горбачик, Копаевич, 1992). Во время подобных эпизодов устанавливались принципиально иные по сравнению с существовавшими до и после них геохимические условия седиментации. О геохимической и палеонтологической специфике образующихся при этом отложений можно судить по пограничным слоям сеномана и турона Крыма (разрез Аксу-дере, в районе г. Бах-

чисарай), в которых резко изменяется содержание планктонных и бентосных фораминифер, а также концентрация многих химических элементов (рис. 2). Схожая картина наблюдается в меловых отложениях и в других районах мира (Arthur et al., 1990; Brumsack, 1986 и др.). Подобные эпизоды характерны также для других временных интервалов фанерозоя (Jenkyns, 1988 и др.).

Для решения вопроса о природе таких резких в биотическом и геохимическом отношении аномалий следует выяснить, во-первых, причинно-следственную связь между ними и эвстатическими колебаниями и, во-вторых, рассмотреть каков был вероятный механизм обогащения осадков органическим веществом и каким образом это явление соотносилось с изменениями в биоте.

РЕГРЕССИИ И ТРАНСГРЕССИИ КАК ВОЗМОЖНАЯ ПРИЧИНА ОБРАЗОВАНИЯ ОБОГАЩЕННЫХ ОВ ГОРИЗОНТОВ

Связь эвстатических колебаний с возникновением некоторых геохимических аномалий в осадочных толщах, в частности в виде железорудных образований, была подмечена Б. Брокампом (Brookamp, 1942), Н.М. Страховым (Страхов, 1947). Э. Хеллем и М. Брэдшоу (Hallam, Bradshaw, 1979) пришли к выводу, что трансгрессии (обычно связанные с короткопериодными 3-го порядка эвстатическими флуктуациями) нередко

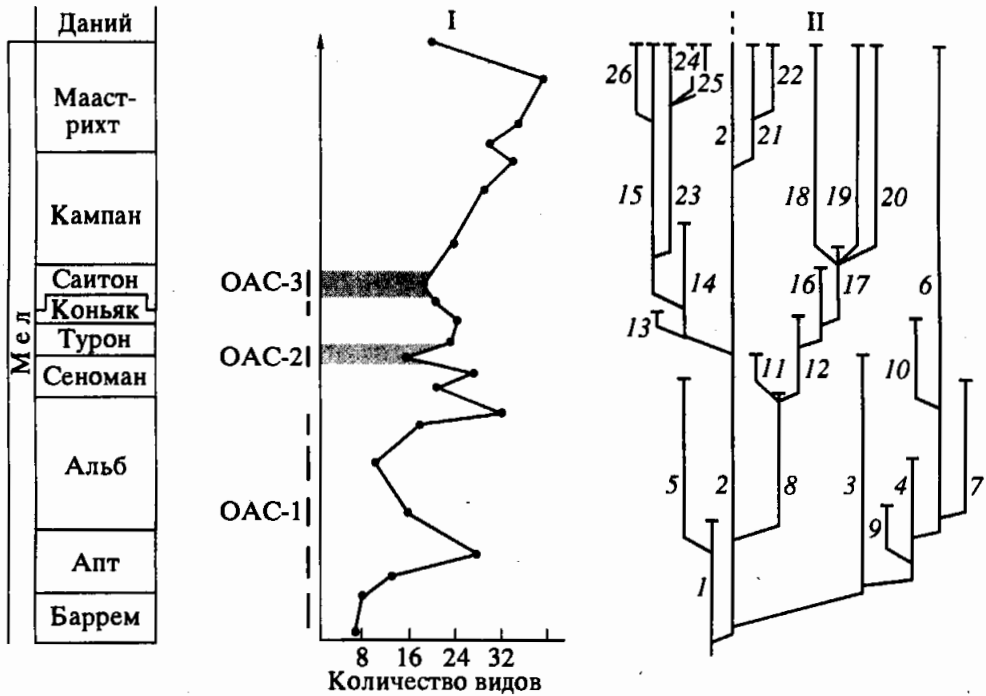


Рис. 1. Схемы таксономического разнообразия видов (I) и филогенетического развития родов (II) планктонных фораминифер в меловое время.

Океанические аноксидные события (ОАС): 1 – баррем-альбское, 2 – сеноман-туронское, 3 – коньяк-сантонское (?). Таксоны: 1 – *Globuligerina*, 2 – *Hedbergella*, 3 – *Clavihedbergella*, 4 – *Blowiella*, 5 – *Favusella*, 6 – *Globigerinelloides*, 7 – *Planomalina*, 8 – *Ticinella*, 9 – *Leopoldina*, 10 – *Hastigerinoides*, 11 – *Rotalipora*, 12 – *Praeglobotruncana*, 13 – *Helvetoglobotruncana*, 14 – *Whiteinella*, 15 – *Archeoglobigerina*, 16 – *Dicarinella*, 17 – *Marginotruncana*, 18 – *Globotruncanella*, 19 – *Contusotruncana*, 20 – *Globotruncana*, 21 – *Globotruncanella*, 22 – *Abathomphalus*, 23 – *Rugoglobigerina*, 24 – *Rugotruncana*, 25 – *Kuglerina*, 26 – *Bucherina*.

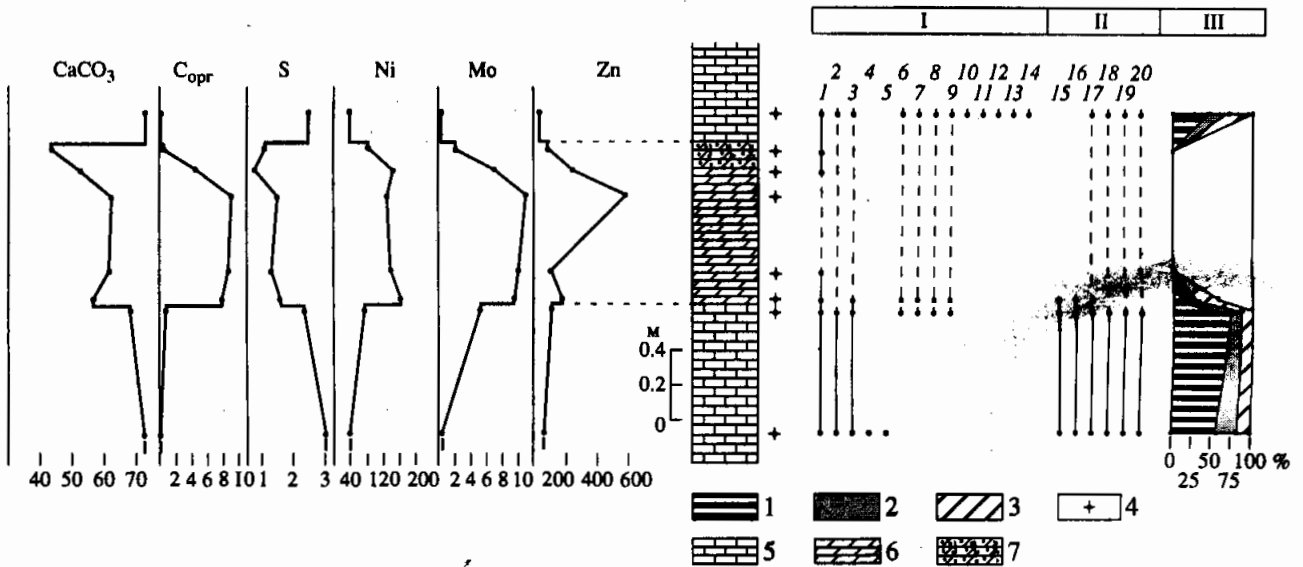


Рис. 2. Литологическая колонка пограничных слоев сеномана-турона (Крым, Аксу-дере) и распределение в них химических элементов и различных видов фораминифер.

Содержание CaCO_3 , $\text{C}_{\text{орг}}$, S – приведены в %, Ni, Mo, Zn – в $10^{-4}\%$ (в пересчете на бескарбонатное вещество). (I) планктонные фораминиферы: 1 – *Hedbergella* spp., 2 – *Dicarinella* cf. *algeriana*, 3 – *Whiteinella* *brittonensis*, 4 – *Rotalipora* *greenhornensis*, 5 – *R. cushmani/deeckeii*, 6 – *Whiteinella* *baltica*, 7 – *Wh. archeocretacea*, 8 – *Wh. aumalensis*, 9 – *Wh. holzli*, 10 – *Wh. paradubia*, 11 – *Dicarinella* *hagni*, 12 – *Praeglobotruncana* *oraviensis*, 13 – *Pr. imbricata*, 14 – *Pt. cf. praehelvetica*; (II) бентосные фораминиферы: 15 – *Gaudryina* *filiformis*, 16 – *Arenobulimina* spp., 17 – *Lenticulina* spp., 18 – *Brotzenella* *berthelini*, 19 – *Lingulogavelinella* *globosa*, 20 – *Gyroïdina* *turgida*; (III) отношение планктонных фораминифер к бентосным. 1, 2 – планктонные фораминиферы (1 – бескилевые таксоны, 2 – килеватые таксоны); 3 – бентосные фораминиферы; 4 – места отбора образцов; 5 – известняк; 6 – битуминозные мергели; 7 – мергели с примесью алевритового материала и следами биотурбации.

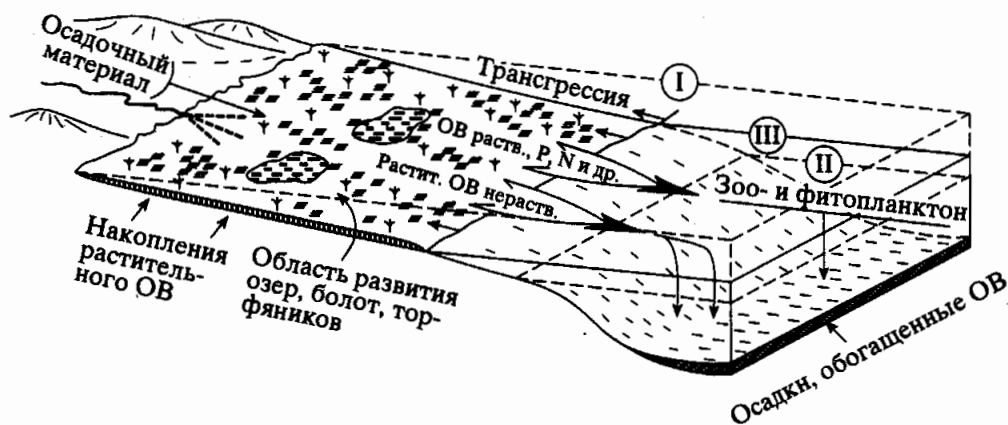


Рис. 3. Схема взаимодействия трансгрессирующего моря с прибрежными озерно-болотными ландшафтами (по Гаврилову, 1994).

I–III – положения уровня моря: I – до регрессии, II – при максимальном развитии регрессии, III – во время развивающейся трансгрессии.

сопровождались накоплением обогащенных ОВ осадков, но механизм этого явления ими детально не обсуждался.

Как свидетельствуют исследования состава органического вещества, в большинстве горизонтов черных сланцев мезозоя и кайнозоя наряду с морским ОВ (прежде всего планктоногенным) присутствует аллотигенное ОВ наземного происхождения (Simoneit, 1986 и др.). Это обстоятельство необходимо учитывать при решении вопроса о возможных причинах образования углеродистых отложений рассматриваемого типа.

Сопоставление кривой эвстатических колебаний для мезозоя–кайнозоя (Nag et al., 1987) с распространением обогащенных ОВ отложений показывает, что не все морские трансгрессии сопровождались образованием горизонтов черных сланцев. Очевидно, должны были соблюдаться некоторые условия, так или иначе регламентировавшие формирование осадков такого рода. Как правило, трансгрессиям, с которыми связано образование обогащенных ОВ горизонтов, предшествовали в большей или меньшей степени развитые регрессивные эпизоды, приводившие к возникновению специфических палеогеографических обстановок. В результате регрессии обнажались обширные участки морского дна в пределах относительно мелководных эпиконтинентальных морей или шельфов водоемов котловинного типа (рис. 3). Геоморфологически они представляли собой низинную, выровненную морской эрозией и осадконакоплением местность. В условиях прежде всего теплого и влажного климата эти обширные по площади новообразованные прибрежные равнины являлись наиболее благоприятным местом для развития озерно-болотных и смежных с ними лагунных ландшафтов. Формирование озерно-болотных ландшафтов могло происходить очень быстро: как показывают данные по

современному торфонакопленению – мощные многометровые торфяники образуются в течение сотен–первых тысяч лет (Blaine, 1989 и др.). Таким образом, регрессии, развивавшиеся вследствие эвстатических флуктуаций, обуславливали появление на поверхности Земли обширных территорий, на которых происходили процессы заболачивания. В результате возникала ситуация, когда морские водоемы в большей или меньшей степени оказывались оконтуренными прибрежными равнинами, на которых накапливались значительные количества растительного ОВ.

Однако регрессивный этап развития водоемов через некоторое время – в случае короткопериодных эвстатических флуктуаций обычно через несколько десятков тысяч лет – сменялся быстро развивавшейся трансгрессией, во время которой происходило активное взаимодействие наступающего моря с прибрежными озерно-болотными ландшафтами. Одним из видов этого взаимодействия был простой размыв образовавшихся накоплений растительного ОВ и вынос его в морской водоем. Но процессом механической эрозии взаимодействия морского и прибрежного ландшафтов не ограничивалось. В заболоченных водоемах помимо ОВ в твердой фазе содержится значительное количество растворенного ОВ, образующегося в результате распада постоянно возобновляемых запасов ОВ. Причем процесс накопления и перевода части ОВ в растворенное состояние шел постоянно в течение всего времени существования этих ландшафтов. Трансгрессирующее море непосредственно соприкасалось с заболоченными водоемами, что сокращало до минимума пути стока дренажных вод и существенно облегчало поступление растворенного ОВ в морской водоем. Судьба поступавшего в море ОВ была двойной: часть его могла захорониться в осадках, повышая в них содержание $C_{орг}$, другая

же – преимущественно, видимо, растворенное ОВ – вступала в новый биологический цикл, утилизируясь планктоном и тем самым способствуя увеличению его биопродуктивности (рис. 3).

Анализ минералого-геохимических обстановок в современных болотных системах позволяет заключить, что процесс торфообразования создает условия, способствующие геохимической активности такого важного для биологического цикла элемента, как фосфор; болотный процесс в целом можно рассматривать как один из характерных типов проявления геохимической миграции фосфора в зоне гипергенеза (Ковалев, 1985). Следует отметить, что даже если по тем или иным причинам заболачивания территории не происходило, то в условиях гипергенного выветривания (особенно в областях тропического пояса) могли образовываться скопления (вплоть до месторождений) фосфатов. Так, например, фосфатный элювий является одним из распространенных образований на поверхностных выходах меловых карбонатных отложений Центральной России (Михайлов, 1986). Учитывая это обстоятельство, можно с большой долей вероятности предполагать, что в процессе взаимодействия моря и наземных прибрежных ландшафтов создавались предпосылки к выносу в водоем значительного количества соединений фосфора. Их поступление в море могло оказывать существенное влияние на увеличение биопродуктивности, что при определенных условиях приводило к обогащению осадков ОВ.

Агрессивная среда болотных систем обуславливала переработку осадочного материала, приносившегося в них реками, а также воздействовала на подстилающие их породы. При этом многие терригенные минералы, которые обычно рассматриваются как достаточно устойчивые к выветриванию, в среде торфяников растворялись, обогащая воды многими микроэлементами. Последние, попадая с дренажными водами в водоем, также включались в биологический цикл. Таким образом, торфяники являлись своего рода фильтром и системой по переработке осадочного материала, поступавшего с внутренних областей континентов. Следует также учитывать то, что прибрежные озерно-болотные ландшафты развивались прежде всего не на древних породах, а на слаболитифицированных или вовсе нелитифицированных отложениях, сравнительно незадолго до этого бывших донными осадками шельфа. Поэтому их переработка в агрессивной среде торфяников происходила особенно легко.

Таким образом, взаимодействие между наступающим морем и созданными в результате предшествующей регрессии на новообразованных прибрежных равнинах озерно-болотными ландшафтами являлось, как нам представляется, тем механизмом, который, с одной стороны, обуславливал поставку в водоем значительных масс рас-

створенного материала, а с другой – преимущественно в результате выноса растворенных биогенных элементов способствовал расцвету зоо- и фитопланктона (Гаврилов, 1994). Этот процесс создавал предпосылки к образованию обогащенных ОВ горизонтов, в которых в зависимости от условий осадконакопления и положения на площади бассейна преобладало ОВ растительного (наземного) или планктонного происхождения, но как правило, присутствовало и то, и другое.

Следует отметить, что озерно-болотные ландшафты, в частности торфяники, были весьма нестойкими системами и в результате волновой эрозии во время трансгрессий, как правило, полностью разрушались, почти не оставляя после себя следов в разрезах (за исключением районов активного угленакпления со специфическим тектоническим режимом). Поэтому прямые свидетельства рассмотренной схемы взаимодействия морских и континентальных прибрежных ландшафтов в разрезах древних толщ встречаются редко. Вместе с тем существуют некоторые косвенные свидетельства – в частности геохимические (Гаврилов, 1992), которые, как нам кажется, в целом подтверждают изложенную схему. В пользу реальности ее существования говорят также данные наблюдений над искусственными водоемами при их заполнении, и которые в этом случае являются как бы миниатюрной моделью развития трансгрессии. Так было отмечено, что в первые годы заполнения водохранилищ происходят чрезвычайно интенсивные вспышки биопродуктивности фитопланктона, связанные с ростом концентрации биогенных элементов, вымываемых из затопляемых почв (Петрова, 1990, Цееб, 1962). По своей сути это явление представляет собой аналог процессов, протекавших при развитии полномасштабных морских трансгрессий.

Следует, однако, учитывать, что взаимодействие морской трансгрессии с прибрежными ландшафтами, способствуя привносу биогенов и увеличению продуктивности водоемов, могло создавать только благоприятные предпосылки к формированию обогащенных ОВ осадков, его же реализация зависела от сочетания различных условий. Например, в водоемах с преобладанием биогенной карбонатной седиментации увеличение биопродуктивности при сохранении традиционных для него форм организмов могло привести к простому возрастанию скорости седиментации и каких-либо существенных изменений в характере осадочного материала в разрезах древних отложений при этом не наблюдается. Соответственно может создаться ошибочное впечатление об отсутствии влияния трансгрессии на осадконакопление. Иная картина возникала в тех случаях, когда всплеск биопродуктивности сопровождался в большей или меньшей степени выраженным изменением состава планктона и резким увеличением безраковинных форм (динофлагеллят, бакте-

риопланктона и др.), в результате чего осадки обогащались ОВ (при условии относительно небольших скоростей фоновой седиментации).

Рассмотрим, к каким следствиям могли привести подобные всплески биопродуктивности, сопровождавшиеся перестройкой структуры планктонного сообщества и накоплением в илах избыточных количеств ОВ.

СТРЕССОВОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА БИОТУ ГЕО- И БИОХИМИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Токсичные химические элементы. В результате накопления повышенных количеств ОВ в осадках развиваются интенсивные диагенетические процессы, определяющие геохимическую обстановку не только в илах, но и в большей или меньшей степени в наддонной воде. Обилие ОВ обуславливает и характер диагенеза – в основном анаэробного типа по всей мощности осадков. Отсутствие окислительной пленки в поверхностных слоях осадков способствует поступлению в них из наддонной воды значительного количества некоторых химических элементов и их соединений (Волков, 1980 и др.). В основном в результате этого процесса, а также достаточно высокой сорбционной активности тканей отмерших планктонных организмов на стадии седиментации, илы оказываются обогащенными многими тяжелыми металлами: Cu, Pb, Ni, Hg, Co, Mo, Ag, Cd, Zn, As и др. В соответствии с классификацией элементов по степени токсичности их можно подразделить на три группы (Wood, 1984): нетоксичные – Na, K, Mg, Ca, H, O, N, C, P, Fe, S, Cl, Br, F, Li, Rb, Sr, Ba, Al, Si; очень токсичные и относительно легкодоступные для организмов – Be, Co, Ni, Cu, Zn, Sn, As, Se, Te, Pd, Ag, Cd, Pt, Au, Hg, Tl, Pb, Sb, Bi; токсичные, но либо образующие труднорастворимые соединения, либо очень редко встречающиеся – Ti, Hf, Zr, W, Nb, Ta, Re, Ga, La, Os, Rh, Ir, Ru. Элементы, концентрирующиеся в обогащенных ОВ осадках в подавляющем своем большинстве относятся к группе высокотоксичных. Как показывают данные по геохимии толщ черных сланцев, для них вообще характерно высокое содержание токсичных элементов-примесей (Юдович, Кетрис, 1991). Степень токсичности металлов внутри выделенных групп различна, как между собой, так и по отношению к разным организмам. Е. Сомерс (Somers, 1959) сравнил относительную токсичность металлов по отношению к некоторым из них и вывел следующий порядок токсичности, который хорошо коррелируется со степенью электроотрицательности элементов: $Hg > Cu > Pb > Pd > Ni > Co > Be > Zn > Mn > Sr > Mg > Ca > Ba$. В сапропелитовых горизонтах часто отсутствует корреляция между пиритной серой и тяжелыми металлами, что позволяет предполагать их нахождение в осадках в иных – более подвижных, чем сульфидные, формах и соответственно

способных проявлять свои токсичные свойства. Диагенетическое (совместно с седиментационным и биогенным) обогащение илов токсичными тяжелыми металлами оказывало негативное влияние на бентосную и, в частности, зарывающуюся фауну.

Исследования по влиянию микроэлементов среды обитания на рост микроорганизмов (Летунова, Ковальский, 1978) показывают, что повышенные концентрации Co, Mo, Cu, V, U, Sc в большинстве случаев оказывают на них ингибирующее воздействие. Вместе с тем степень этого влияния заметно различается для сходных форм разных биохимических провинций. С.В. Летунова и В.В. Ковальский отмечают, что присутствие в популяции организмов, которые в разной степени приспособлены к геохимическим факторам среды, а также существование в ней организмов с наследственно закрепленной пороговой чувствительностью к различным концентрациям химических веществ, дает материал для естественного отбора, значительно обостряющегося в экстремальных условиях.

Сероводородное заражение наддонных вод. Влияние на биоту токсичных малых элементов зачастую заслоняется действием другого продукта анаэробного диагенеза – сероводорода. Токсичные свойства H_2S и его воздействие на организмы хорошо известны. Сероводородное заражение водной толщи в бассейнах с более или менее постоянными аноксидными обстановками возникает в основном вследствие миграции H_2S из илов, обогащенных ОВ, в наддонную воду, как это, например, происходит в Черном море. Однако количество уходящего из илов H_2S зависит от ряда обстоятельств – как от интенсивности процесса восстановления сульфатов, так и от способности осадков к связыванию образующегося сероводорода, что в свою очередь определяется содержанием в илах реакционноспособных форм металлов и в первую очередь железа. До тех пор, пока в осадках имеется избыточное по отношению к H_2S реакционноспособное железо, возникающий сероводород полностью расходуется на образование сульфида Fe (Волков, 1984). Такой характер динамики процесса позволяет достаточно уверенно предполагать, что накопление обогащенных ОВ осадков на фоне либо терригенной, либо карбонатной седиментации (как крайних членов непрерывного ряда “глина–известняк”) поразному влияет на возникновение сероводородного заражения в водоеме. Действительно, сравнивая средние содержание Fe в глинах и известняках (Turekian, Wedepohl, 1961) можно видеть, что они различаются почти на порядок: соответственно 4.72% и 0.38%. Таким образом при прочих равных условиях, т.е. при сходном обогащении отложенной ОВ, глинистые осадки обладают гораздо более высоким связующим H_2S потенциалом, чем

карбонатные осадки. Следует, конечно, учитывать, что не все железо в осадках является реакционноспособным и расходуется на образование сульфидов, однако, это не меняет картину в целом.

В бассейнах с преобладанием терригенной седиментации обогащение илов ОВ может вообще не привести к сероводородному заражению. Только при существенном преобладании накопления ОВ над Fe этот процесс начинает развиваться, но, видимо, с запаздыванием по отношению ко времени начала обогащения илов ОВ (пока не будет израсходован запас реакционноспособного Fe). Напротив, обогащение органическим веществом карбонатных осадков с низким содержанием Fe может практически сразу привести к эвакуации диагенетического H_2S из илов и появлению в водоеме сероводородного заражения. Мощность охваченного им столба воды прежде всего контролируется интенсивностью диагенетических процессов в осадках, но в значительной степени зависит также и от гидродинамического режима бассейна, от стратификации вод.

В крымском разрезе пограничных слоев сеномана-турона (см. рис. 2)¹ в обогащенных ОВ породах наблюдается уменьшение содержания серы на 1.5–2% по сравнению с ниже- и вышележащими породами (т.е. почти в 2 раза). Такое распределение серы, как нам представляется, возникло в результате интенсивных редуцирующих процессов и удаления из илов значительной части образующегося H_2S . Сероводородное заражение вод бассейна было одним из ведущих факторов, обусловивших наблюдаемое в разрезе распределение организмов (рис. 2). Процессы сульфидообразования в этих, обогащенных ОВ отложениях, происходили, но в относительно небольших масштабах из-за низкого содержания в них железа.

¹ Уже после сдачи рукописи в печать была опубликована статья Д.П. Найдина и С.И. Кияшко (Найдин, Кияшко, 1994), в которой также содержатся данные по распределению ряда химических элементов в разрезе пограничных слоев сеномана/турона оврага Аксу-дере в Крыму и которые в отличие от приводимых нами (рис. 2) характеризуются значительным разбросом величин концентраций элементов внутри обогащенного ОВ пласта. Эти различия как нам представляется, обусловлены разным подходом к отбору образцов. Эти авторы отбирали, видимо, все разновидности пород, выделяющиеся в пределах пласта, в том числе и из светлых линзовидных прослоев, в которых содержание S_{org} и некоторых других элементов заметно понижается. По нашему мнению образование внутри пласта темных мергелей светлых линзовидных пятен связано с гипергенными процессами: окислением в процессе выветривания пород немногочисленных диагенетических пиритовых конкреций с образованием серной и сульфоновой кислот, которые в последующем взаимодействовали с породами пласта, что привело к их изменению, и в частности, к осветлению и уменьшению содержания $CaCO_3$ (см. А.И. Перельман "Геохимия элементов в зоне гипергенеза". М.: Недра, 1972. 288 с.). Нами же приводятся результаты анализов пород, в основном не затронутых гипергенными процессами.

Накопление в илах с повышенным содержанием ОВ токсичных элементов и образование сероводорода были ведущими факторами отрицательного воздействия прежде всего на бентосную фауну. Вместе с тем в осадках, накапливавшихся во время аноксидных событий, исчезают многие планктонные формы – в частности фораминиферы (рис. 2). Биологические циклы последних зачастую не связаны с погружением в сколько-нибудь глубокие горизонты водной толщи, которые могли быть заражены сероводородом (например, некоторые таксоны явно были подвержены воздействию стрессовых процессов, проходивших в верхних слоях воды; при этом наиболее выживаемыми являлись таксоны-космополиты (*Hedbergella*). До некоторой степени отсутствие карбонатных раковин в темных мергелях может быть обусловлено их диагенетическим растворением. Однако только этой причиной существующую картину распространения остатков фауны в разрезах объяснить трудно. Например, в пограничных отложениях сеномана-турона (рис. 2) в горизонте битуминозных мергелей происходит общее снижение карбонатности пород, что, видимо, является отражением седиментационного уменьшения накопления $CaCO_3$, вызванного в свою очередь падением в этот период продуктивности некоторых форм известковывающего планктона. Увеличение же содержания в осадках ОВ обусловлено расцветом иных – бескарбонатных представителей фитопланктона и, возможно, бактериальной массы. Действительно, если предположить, что образование обогащенного ОВ горизонта было связано не с перестройкой планктонного сообщества, а только с увеличением биопродуктивности водоема с сохранением прежней "структуры биоса", то в этом случае – как отмечалось выше – произошло бы простое возрастание скоростей седиментации без увеличения содержания ОВ в осадках и резкие литолого-геохимические различия слоев в разрезе отсутствовали бы.

О том, что в периоды аноксидных событий происходили существенные изменения в комплексах фитопланктона свидетельствуют, в частности, данные по распределению палиноморфных групп в нижнетюрских посидониевых сланцах, в которых некоторые формы фитопланктона исчезают, другие же появляются в большом количестве (Вилле, 1985; Riegel et al., 1986). Таким образом, одновременно с накоплением осадков, обогащенных ОВ, стрессовое воздействие на биоту происходило как в придонных, так и в верхних слоях водоемов. Причем крайне маловероятно, что этот стресс был связан с заражением вод H_2S в столь крупных – иногда почти глобальных масштабах.

Воздействие на биоту "красных приливов". Среди наиболее вероятных причин, с одной стороны, резкого увеличения биопродуктивности поверхностных слоев водоемов, а с другой – угне-

тенного состояния (если не полного исчезновения) в этой экосистеме многих существовавших здесь ранее планктонных форм – были вспышки цветения фитопланктона – явление, известное под названием “красных приливов”. Как показывают океанографические исследования красные приливы весьма широко распространены в природе: их появление отмечено у берегов практически всех континентов, а также во внутренних морях (Туманцева, 1985; Anderson et al., 1982; Bodeanu, Usurelu, 1979; Correto et al., 1986; Kat, 1983; Maclean, 1979; Murphy et al., 1975; Sukhanova et al., 1988; Watras et al., 1985 и др.). Существование этого явления в современную эпоху позволило некоторым исследователям привлечь его для объяснения ряда особенностей развития биоты в морях геологического прошлого; наиболее последовательной идеей о связи между позднемеловыми биотическими событиями и развитием “красных приливов” отстаивал Д.П. Найдин (Найдин, 1985, 1986; Найдин и др., 1986).

Воздействие красных приливов на экологическую обстановку бывает крайне негативным (Dale, Yentsch, 1978; Ray, Aldrich, 1965; White, 1981 и др.). Так, имевший место красный прилив в мае 1968 г. у восточных берегов Англии привел к гибели моллюсков, угрей, морских птиц (преимущественно бакланов) (Adams et al., 1968); пострадало также около 80 человек, потреблявших моллюсков в пищу. Развитие этого красного прилива было связано прежде всего с вспышкой цветения динофлагеллят и, в частности *Gonyaulax tamarensis* Lebour (Robinson, 1968). При этом зона распространения токсичных динофлагеллят протягивалась вдоль побережья почти на 500 км при ширине более 10 км (Indham et al., 1968). Разлоžené отмершей массы водорослей было причиной понижения в воде содержания кислорода, что оказало дополнительное стрессовое воздействие на экосистему.

Массовая гибель морской фауны, в том числе большого количества рыб, периодически отмечается в районах действия океанского апвеллинга. Причиной этого явления могут являться дефицит кислорода и образование сероводорода (Copenhagen, 1953); вместе с тем в районе Уолфиш Бэй было установлено, что гибель рыб почти всегда совпадает с “красными приливами”; причем одним из четырех видов динофлагеллят, доминирующих во время этих событий, является *Gonyaulax tamarensis* Lebour (Pieterse, Van der Post, 1967).

“Красные приливы” возникают вследствие цветения как нетоксичных, так и токсичных водорослей. Известны токсичные представители диатомей, значительное количество токсичных форм представлено динофлагеллятами – до 200 видов (Зернова, 1992; Abbott, White, 1979; Loeblich, Loeblich, 1979; Shimizu, 1978; Steidinger, Baden, 1984); могут вырабатывать токсины (нейро-, гепато- и, видимо, дерматотоксины) также синезеленые во-

доросли (Петрова, Чернаенко, 1993; Jackim, Gentile, 1968), бактерии. Следует отметить, что образование в определенных условиях некоторыми видами фитопланктона токсинов является частным случаем более широкого явления – взаимодействия растений в сообществах, которое происходит путем образования и выделения в окружающую среду различных химических соединений (Гродзинский, 1965; Райс, 1978; Хайлов, 1971; Lucas, 1947; Sounders, 1957; Whittaker, Feeny, 1971 и др.); для фитопланктона такое взаимодействие было подтверждено многочисленными экспериментальными исследованиями (Райс, 1978 и др.).

Важно подчеркнуть, что некоторые формы фитопланктона токсичны по своей природе, в то время как другие начинают выделять токсины в неблагоприятных условиях (например, при уменьшении в среде их обитания биофильных элементов, при нарушении баланса этих элементов). Как показали наблюдения за развитием одного из “красных приливов” у восточных берегов Северного моря в 1989 г. (обзорная работа Зерновой, 1992), его возникновение явилось следствием сочетания таких условий, когда произошел снос с континента в море избыточных количеств фосфора и азота. При этом было установлено, что определенный вид фитопланктона (жгутиковая водоросль *Chrysochromulina polylepis*), ответственный за появление “красного прилива”, при низком содержании фосфора и высоком азота, уже на ранних стадиях массового развития, вырабатывал токсин, который на некотором этапе его накопления в среде приводил к гибели других форм планктона. Были отмечены также случаи гибели крупных рыб. После того, как запасы питательных веществ были исчерпаны, рост популяции фитопланктона прекратился, а после ее гибели вся эта биомасса опустилась на дно, что в итоге привело к существенному изменению геохимической обстановки в придонных водах и повлияло на условия обитания бентосной фауны и некоторых видов рыб. Примеры подобных воздействий “красных приливов” на окружающую среду можно было бы многократно умножить (Aubert, 1990; Brongersma-Sanders, 1957 и др.).

Если описанная ситуация была создана в общем в результате совпадения некоторых климатических особенностей Европы в 1989 г., обусловивших снос с континента в море значительных количеств фосфорных и азотных соединений (а также отчасти в результате постоянной антропогенной эвтрофикации), то в геологическом прошлом сходные по результатам обстановки могли возникать в периоды быстрых флуктуаций уровня моря, когда трансгрессии сопровождались выносом с суши в морские водоемы избыточных количеств биофильных элементов. Это приводило к вспышкам биопродуктивности планктона и, в частности, токсичного фитопланктона. По отмечаемой во многих горизонтах, обогащенных ОВ,

тонкой слоистости можно судить о циклическом характере этих всплесков цветения. С большой долей вероятности можно предполагать, что в эти периоды создавались благоприятные условия для развития явления, аналогичного современным токсичным "красным приливам". Следствием расцвета фитопланктона было существенное увеличение биомассы, а соответственно обогащение илов органическим веществом, угнетение или гибель ранее обитавших в водоемах форм планктона и игравших ведущую роль (в том числе зоопланктона с карбонатными раковинами). Ежегодное бурное цветение фитопланктона продолжалось до тех пор пока в избытке поступали фосфор, азот и др. С окончанием трансгрессии этот процесс постепенно затухал, падала биопродуктивность фитопланктона, и те формы организмов, которые сумели выжить и "переждать" этот дискомфортный для них период в более благоприятных условиях, возвратились в места своего прежнего обитания (например, рис. 2).

"Красные приливы" в геологическом прошлом. Возможность существенного влияния на биоту "красных приливов" в геологическом прошлом обсуждалась исследователями при анализе причин, приведших к образованию "рыбных кладбищ" в олигоценовых отложениях Предкавказья (Мстиславский, Коченов, 1960). В нижнемеловых отложениях Дании отмечаются скопления двустворчатых моллюсков, массовая гибель которых связывается со вспышкой цветения токсичных динофлагеллят (Noe-Nygaard et al., 1987).

Однако в древних разрезах подобные виды массовой гибели морской фауны (рыб, моллюсков и т.д.) встречаются нечасто, тогда как явление "красного прилива", по всей видимости, было распространено достаточно широко. В настоящее время отсутствуют прямые свидетельства токсичных "красных приливов", основанные на непосредственном установлении присутствия в отложениях токсинов, что можно сделать при изучении современных форм, ответственных за "цветение" водоемов (Кармайкл и др., 1993 и др.); кроме того пока неясна принципиальная возможность сохранения токсинов в древних отложениях, прошедших хотя бы только стадию диагенеза. Не исключено также, что в процессе эволюции менялась восприимчивость организмов к токсинам и те вещества, которые раньше были для них ядовитыми, сейчас таковыми не являются. В связи с этим, для того чтобы установить связь между образованием тех или иных слоев с токсичными красными приливами, следует опираться на некоторые косвенные признаки этого явления. В частности к таким признакам может относиться резкая, внезапная смена традиционных для водоема форм организмов на другие или, по крайней мере, существенные количественные изменения в их соотношении. Вспышки цветения динофлагеллят или синезеленых водорослей (возможно,

бактерий) приводят к обогащению осадков ОВ, сопровождающееся заметными изменениями геохимической характеристики отложений. По особому, очевидно, запечатлеваются в осадках вспышки цветения токсичных форм диатомовых.

В мезозойских и кайнозойских отложениях юга России и смежных регионов на разных стратиграфических уровнях выделяются слои, различающиеся по мощности и по распространению на площади, образование которых может быть связано с явлением красных приливов.

В среднеэоценовых мергелистых отложениях кумской свиты Предкавказья отмечается более высокий фон содержания $S_{орг}$, чем в ниже- и вышележащих отложениях. Для свиты характерно отсутствие бентосной фауны, что, очевидно, связано с H_2S -заражением придонных вод, но планктонные формы, в том числе фораминиферы, распространены очень широко и являются одними из пороодообразующих организмов. В этих отложениях встречаются прослой мощности от долей — до первых сантиметров, в которых происходит существенное увеличение содержания $S_{орг}$ и одновременное уменьшение количества $CaCO_3$, что хорошо видно из сопоставления данных химических анализов пар образцов, отобранных из этих прослоев (таблица, обр. 18/2, 26) и на некотором — первые дециметры — расстоянии от них (обр. 18/1, 25); среди них особенно выделяется прослой (обр. 18/2), в котором содержание $S_{орг}$ возрастает с 0.5 до 10%, а количество $CaCO_3$ падает с 74 до 8%. В этих прослоях наблюдается резкое снижение числа или полное в них исчезновение фораминифер; одновременно, как видно из таблицы, существенно менялся геохимический облик отложений. Причем отсутствие фораминифер не связано с их растворением, т.к. в тех же прослоях наблюдается большое количество кокколлитов хорошей сохранности без следов их растворения. Образование подобных прослоев, сопровождавшееся существенной перестройкой в экосистеме верхней части водной толщи, по нашему мнению, было обусловлено вспышкой цветения токсичного фитопланктона, угнетающе действовавшего на другие формы планктона, и в частности, на фораминиферы. Поскольку периоды развития "красных приливов" в кумское время были относительно непродолжительными и, видимо, относительно ограниченными по площади, после их окончания традиционный для водоема планктон занимал прежнее место своего обитания.

В связи с рассматриваемым вопросом представляет интерес верхнепалеоэоценовый сапропелитовый горизонт, прослеживающийся на значительной территории — от Кавказа до Средней Азии (Музылев и др., 1989), образование которого происходило на фоне относительно кратковременной быстрой трансгрессии. На Северном Кавказе (Кабардино-Балкария) в основании неодно-

Содержание химических компонентов в прослоях, в различной степени обогащенных органическим веществом*

| № обр. | C _{орг} | CaCO ₃ | Fe | Mn | Ti | P | Cr | Ni | V | Cu | Co | Pb | Mo | Ag | Стратиграфическое и географическое место отбора образцов |
|--------|------------------|-------------------|------|------|------|------|-----|-----|------|-----|----|----|------|------|--|
| 18/1 | 0.5 | 74.1 | 0.89 | 0.04 | 0.15 | 0.05 | 40 | 20 | 60 | 47 | 12 | 10 | 1.8 | 0.05 | Кумская свита (бартон), р. Рубасчай (Дагестан) |
| 18/2 | 10.6 | 7.9 | 3.66 | 0.02 | 0.45 | 0.13 | 210 | 105 | 400 | 220 | 30 | 30 | 8.8 | 2.35 | » |
| 25 | 1.53 | 88.3 | 3.91 | 1.46 | 0.25 | 0.20 | 76 | 21 | 48 | 28 | 5 | 5 | 2.4 | 0.27 | Кумская свита, р. Хеу (Кабардино-Балкария) |
| 26 | 7.50 | 54.0 | 3.25 | 0.36 | 0.30 | 0.27 | 240 | 102 | 1600 | 220 | 10 | 14 | 14 | 0.19 | » |
| 9 | Следы | 13.6 | 3.89 | 0.30 | 0.51 | 0.06 | 141 | 112 | 162 | 79 | 38 | 30 | 2.3 | 0.08 | Верхний палеоцен, р. Хеу |
| 11а | 8.0 | Следы | 5.95 | 0.16 | 0.41 | 0.31 | 740 | 338 | 1100 | 172 | 53 | 69 | 23.1 | 6.50 | » |
| 116 | 7.2 | 12.9 | 6.69 | 0.16 | 0.38 | 0.30 | 270 | 356 | 1700 | 122 | 52 | 32 | 73 | 2.70 | » |

* Содержание C_{орг}, CaCO₃, Fe, Mn, Ti, P – в %, остальные – 10⁻⁴%.

родного по строению сапропелитового пласта (~0.40–0.45 м) выделяется слей (4–5 см), содержащий C_{орг} до 8% при полном отсутствии CaCO₃ (таблица, обр. 11а), в котором нет остатков известково выделяющего планктона; в средней части горизонта они появляются и карбонатность отложений возрастает (таблица, обр. 11б) (Гаврилов, Музылев, 1991), при этом содержание C_{орг} остается достаточно высоким. Близкое содержание C_{орг} в разных прослоях сапропелитового горизонта, в одном из которых известковые раковинки сохранились, а в другом нет, свидетельствует о том, что различия в степени диагенетической переработки осадков не были основной причиной такого распределения остатков раковин, а возникли на стадии седиментогенеза. Нам представляется вполне возможным связать образование прослоя из основания сапропелитового пласта также с цветением токсичного фитопланктона, что привело к отсутствию в осадках скелетов кокколитофорид и фораминифер; в дальнейшем – во время накопления остальной части горизонта, видимо, в связи с несколько изменившейся обстановкой в водоеме – цветение фитопланктона перестало сопровождаться выделением токсинов и иные формы планктона (в том числе и зоопланктон) вернулись в эту часть водоема и внесли свой вклад в формирование сапропелитовых осадков. Интенсивное цветение фитопланктона, происходившее в конце позднего палеоцена на фоне быстрой глобальной трансгрессии, было, видимо, одной из форм реакции биоты водоемов на менявшееся состояние окружающей среды; в других регионах этот эпизод мог проявиться и запечатлеться в осадках иначе. Но, очевидно, в большинстве мест результатом его было сильное стрессовое воздействие на экосистему морей. В этой связи обращает на себя внимание то, что непосредственно внутри сапропелитового пласта, согласно данным Н.Г. Музылева (Гаврилов, Музылев, 1991), проходит граница между подзонами по наннопланктону.

Анализ меловой фауны показывает, что сеноман-туронское аноксидное событие, с которым во многих местах связано образование отложений, обогащенных C_{орг}, сопровождалось вымиранием высокоспециализированных, так называемых “глубоководных таксонов”. Для завершения жизненного цикла им необходимо погружение в более низкие слои водной толщи. Сероводородное заражение нижней части толщи воды вызывало резкое сокращение репродукционных процессов, проходивших в эвфотической зоне. Однако в ряде случаев прослеживается исчезновение из разрезов и “мелководных таксонов”, жизненный цикл которых проходит в пределах эвфотической зоны. Для них характерен и другой тип отбора – с многочисленным быстро созревающим потомством и высокой степенью конкуренции между молодыми и взрослыми особями (г-отбор). Для этой группы ископаемых организмов регулирующая роль принадлежала, по-видимому, процессам, происходившим непосредственно в области эвфотической зоны. Схема, предложенная П. Лигри и др. (Leary et al., 1989), весьма привлекательна, но вряд ли всегда справедлива в своей второй части (С, D и E). По-видимому, вымирание планктонных фораминифер родов *Hedbergella*, *Whiteinella* обуславливалось действием стрессовых явлений в поверхностных слоях воды. При этом наиболее устойчивыми являлись мелкие формы таксонов-космополитов с небольшой раковиной и шарообразными камерами (типа *Hedbergella*). Олиготаксонный период в развитии планктонных фораминифер семейства *Globotruncanidae* совпадал с периодом максимально высокого стояния уровня Мирового океана. Изменения океанографических параметров – возникновение дефицита O₂ в придонных слоях толщи воды часто сопровождавшееся образованием H₂S и одновременное появление значительного количества токсических веществ в пределах эвфотической зоны в основном в результате цветения бактерио- или фитопланктона

являлись, видимо, мощным регулятором филогенетического развития фораминифер. Эти явления не только "уничтожали" высокоспециализированные морфотипы родов *Rotalipora*-*Thalmanipella*, но и приводили к появлению новых морфологических признаков, способствовавших более высокой степени специализации организмов (рис. 1).

В связи с рассматриваемым вопросом представляет интерес граница мела и палеогена. В одних районах на границе маастрихта и дания отмечается небольшой по объему перерыв, в других — к ней приурочен маломощный (первые дециметры) глинистый слой, часто бурого цвета, ниже и выше которого, как правило, залегают карбонатные породы. Следует отметить, что в некоторых местах пограничные мел-палеогеновые отложения формировались в аноксидных обстановках (Kajiwaga, Kaiho, 1992). Флуктуации уровня моря, возникновение аноксидных обстановок, резкое сокращение продуктивности известьевыделяющего планктона — совокупность этих явлений сопровождала также сеноман-туронское и позднепалеоценовое события, о которых говорилось выше. Вполне вероятно, что во время пограничного маастрихт-датского события известковый планктон испытал сильное стрессовое воздействие в результате развития в ряде районов Мирового океана токсичных "красных приливов", которые в определенной степени могли повлиять на возникновение кризиса биоты. Предположение о том, что "красные приливы" были одной из причин пограничного мел-палеогенового биотического кризиса неоднократно высказывал Д.П. Найдин (Найдин, 1985, 1986; Найдин и др., 1986).

Оппонентами идеи существенного влияния на биоту "красных приливов" приводится, как правило, тот факт, что современные "красные приливы" локальны и кратковременны и, следовательно, не могут быть причиной глобальных событий. Однако следует учитывать, что обстановки прошлых геологических эпох могли значительно отличаться от современных. В частности, меловой океан был так называемым "вялым океаном" (sluggish Ocean) с крайне слабой циркуляцией, лишенным активных контурных течений. В таком океане на фоне развивающейся трансгрессии "красные приливы" могли охватывать огромные площади и, однажды возникнув, продолжаться довольно длительное время, и, соответственно, служить причиной исчезновения некоторых специализированных групп организмов и впоследствии быстрого расселения других.

Проблема возникновения "красных приливов" в геологическом прошлом, их влияние на биоту и выявление критериев их распознавания пока недостаточно разработана. Однако это явление реально существует в настоящее время и вряд ли можно сомневаться в том, что оно, возможно, несколько в иных формах, существовало в древнос-

ти. Поэтому нам представляется необходимым рассматривать "красные приливы" или сходные с ними явления в ряду факторов наиболее сильного стрессового воздействия на биоту как в морских, так и пресноводных водоемах, которые следует учитывать при палеоэкологических и литологических реконструкциях.

ВЫВОДЫ

Резюмируя изложенное выше, схему воздействия на биоту факторов, сопровождавших накопление горизонтов "черных сланцев", можно представить следующим образом. Быстрые флуктуации уровня моря создавали предпосылки к усилению поступления с суши в водоем повышенных количеств биофильных элементов, что вызывало резкий всплеск продуктивности планктона и в особенности безраковинного фитопланктона. В определенных условиях, например, при возникновении дисбаланса питательных веществ, некоторые виды фитопланктона выделяли токсины, что приводило к угнетению или даже гибели других форм организмов, и в частности, карбонатвыделяющего планктона. На процессе седиментации это отражалось таким образом, что в осадках существенно возрастало содержание ОВ за счет безраковинных водорослей и организмов при одновременном уменьшении количества CaCO_3 из-за сокращения в осадках доли фораминифер, кокколитофорид и др.

Обилие в илах ОВ обуславливало интенсивное течение диагенетических процессов, которые: а) в значительной мере были ответственны за накопление в илах многих токсичных тяжелых металлов, б) генерировали большое количество H_2S ; токсичные элементы и H_2S оказывали негативное воздействие на донные организмы. В условиях анаэробного диагенеза миграция из илов в наддонию воду H_2S в значительной мере регламентировалась интенсивностью процессов диагенетического сульфидообразования. Соответственно, при прочих равных условиях в водоемах, в которых накапливались осадки с низким содержанием Fe, создавались более благоприятные условия для появления сероводородного заражения, чем при накоплении осадков, относительно обогащенных Fe. Так как в карбонатных илах содержание Fe, как правило, гораздо ниже, чем в глинистых, на фоне карбонатного осадконакопления сероводородное заражение вод бассейна развивалось, видимо, интенсивнее, чем на фоне терригенной седиментации.

Таким образом, во время накопления горизонтов, обогащенных ОВ, разные факторы, в том числе гео- и биохимические, воздействовали на биоту, как на бентоносную, так и на планктонную. Механизмы этих стрессовых воздействий различались, но результаты были схожими: во всей системе водоема — в его придонных и припо-

верхностных частях более или менее синхронно могли возникать неблагоприятные для существования организмов условия. Такое комплексное стрессовое воздействие на биоту рассмотренных факторов вкуче с некоторыми другими, сопровождавшими резкие колебания уровня океана (изменение площади водоемов, солености (?), температуры, усиление стратификации вод и т.д.) играло, очевидно, весьма существенную роль в ее перестройке – вымирании старых и расцвете новых форм.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вилле В.* Палинология битуминозных сланцев верхнего лейаса // Циклическая и событийная седиментация / Ред. Эйнзеле Г., Зейлахер А. М.: Мир, 1985. С. 457–458.
- Волков И.И.* Геохимия серы в осадках океана. М.: Наука, 1984. 271 с.
- Волков И.И.* Перераспределение химических элементов в диагенезе осадков // Геохимия диагенеза осадков Тихого океана (трансокеанский профиль). М.: Наука, 1980. С. 144–168.
- Гаврилов Ю.О.* К геохимии терригенных отложений в связи с эвстатическими колебаниями уровня моря (нижняя и средняя юра, Северный Кавказ) // Литология и полезн. ископ. 1992. № 2. С. 57–70.
- Гаврилов Ю.О.* О возможных причинах накопления отложений, обогащенных органическим веществом, в связи с эвстатическими колебаниями уровня моря // Проблемы эволюции биосферы. М.: Недра, 1994. С. 305–311.
- Гаврилов Ю.О., Музылев Н.Г.* К геохимии сапропелитовых прослоев в палеогеновых отложениях Центрального Кавказа // Литология и полезн. ископ. 1991. № 6. С. 84–98.
- Гродзинский А.М.* Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев: Наукова думка, 1965. 200 с.
- Горбачик Т.Н., Копяевич Л.Ф.* Влияние меловых событий на эволюцию глобигеринид // Геологическая история Арктики в мезозое и кайнозое. Кн. 1. С.-Пб.: ВНИИОкеанология, 1992. С. 17–31.
- Зернова В.В.* Океан обороняется физиологическим оружием // Природа. 1992. № 5. С. 38–41.
- Кармайкл В.В., Чернаенко В.М., Эванс В.* Циклические пептидные гепатотоксины из пресноводных цианобактерий (синезеленых водорослей), собранных в цветущих водоемах Украины и Европейской части России // Докл. РАН. 1993. Т. 330. № 5. С. 661–663.
- Кауффман Э.Д.* Структура вымираний морских биот в меловом периоде // Катастрофы и история Земли. М.: Мир, 1986. С. 156–254.
- Ковалев В.А.* Болотные минералого-геохимические системы. Минск: Наука и техника, 1985. 327 с.
- Летунова С.В., Ковальский В.В.* Геохимическая экология микроорганизмов. М.: Наука, 1978. 147 с.
- Михайлов Б.М.* Рудоносные коры выветривания. Л.: Недра, 1986. 238 с.
- Мстиславский М.М., Коченов А.В.* Майкопские костные брекчии и гибель рыб в “красных водах” // Докл. АН СССР. 1960. Т. 134. № 5. С. 1169–1172.
- Музылев Н.Г., Беньямовский В.Н., Табачникова И.П.* Сапропелевые прослои в нижнепалеогеновых отложениях Юга СССР // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1989. № 11. С. 117–119.
- Найдин Д.П.* Граница мела и палеогена: стратиграфические аспекты // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1985. Т. 60. Вып. 5. С. 71–85.
- Найдин Д.П.* Граница мела и палеогена на Мангышлаке и предполагаемые события на рубеже маастрихта и дания // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1986. № 9. С. 3–13.
- Найдин Д.П., Похиялайнен В.П., Кац Ю.И., Красилов В.А.* Меловой период. Палеогеография и палеоокеанология. М.: Наука, 1986. 262 с.
- Найдин Д.П., Кияшко С.И.* Геохимическая характеристика пограничных отложений сеноман/турон Горного Крыма. Статья 1. Литологический состав, содержание органического углерода и некоторых элементов // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1994. Т. 69. Вып. 1. С. 28–42.
- Петрова Н.А.* Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л.: Наука, 1990. 199 с.
- Петрова Н.А., Чернаенко В.М.* Синезеленые водоросли в пресных водоемах // Природа. 1993. № 8. С. 3–9.
- Райс Э.* Аллелопатия. М.: Мир, 1978. 392 с.
- Страхов Н.М.* Железорудные фации и их аналоги в истории Земли (опыт историко-геологического анализа процесса осадкообразования). М.: Изд-во АН СССР, 1947. 268 с.
- Туманцева Н.И.* “Красный прилив” в Черном море // Океанология. 1985. Т. 25. Вып. 1. С. 130–132.
- Хайлов К.М.* Экологический метаболизм в море. Киев: Наукова думка, 1971. 252 с.
- Цееб Я.Я.* О некоторых общих закономерностях формирования гидробиологического режима Каховского водохранилища // Тр. зонального совещания по типологическому и биологическому обоснованию рыбохозяйственного использования водоемов южной зоны СССР. Кишинев, 1962. С. 204–210.
- Юдович Я.Э., Кетрис М.П.* Геохимия и рудогенез токсичных элементов-примесей (Cd, Hg, As, Sb, Se) в черных сланцах. Сыктывкар, 1991. 80 с.
- Abbot B., White A.* Toxigenesis in dinoflagellates // Toxic Dinoflagellate blooms / Taylor D.L., Seliger H.H. (eds). North Holland; New York: Elsevier, 1979. P. 494–496.
- Adams J.A., Seaton D.D., Buchanan J.B., Longbottom M.R.* Biological observation associated with the toxic phytoplankton bloom off the East Coast // Nature. 1968. V. 220. № 5162. P. 24–25.
- Anderson D.M., Kulis D.M., Orphanos J.A., Ceurvels A.R.* Distribution of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis* in the Southern New England region // Estuarine, Coastal Shelf Sci. 1982. V. 14. P. 447–458.
- Arthur M.A., Jenkyns H.C., Brumsack H.J., Schlanger S.O.* Stratigraphy, geochemistry and paleoceanography of organic carbon-rich Cretaceous sequences // Greatceous resources, events and rhythms / Ginsburg R.N., Beaudoin B. (eds). NATO ASI series. Series C. V. 304. Dordrecht; Boston; London: Klywer Academic Publishers. 1990. P. 75–119.
- Aubert M.* La proliferation estivale du plancton toxique // La recherche. 1990. V. 21. № 223. P. 916–919.

- Blaine C.C.* Modern analogs of coal formations // U. S. Geol. Surv. Yearb., Fiscal Year 1988. Denver (Colo). 1989. P. 81–84.
- Brockamp B.* Zur Entstehung Deutscher Eisenerzlagertstätten // Archiv Lagerstättenforschung. Berlin, 1942. H. 75. S. 7–86.
- Brongersma-Sanders M.* Mass mortality in the sea // Treatise on ecology and paleoecology. V. 2. Geol. Soc. Amer. Mem. 1957. V. 67. P. 941–1010.
- Bodeanu N., Usurelu M.* Dinoflagellate blooms in Rumanian Black Sea coastal waters // Toxic Dinoflagellate blooms / Taylor D.L., Seliger H.H. (eds). North-Holland; New York: Elsevier, 1979. P. 151–154.
- Brumsack H.-J.* Trace metal accumulation in black shales from Cenomanian/Turonian boundary event // Global bio-events. Lecture Notes in Earth Sciences. V. 8 / Walliser O. (ed). Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1986. P. 337–343.
- Copenhagen W.J.* The periodic mortality of fish in the Walvis region // Invest. Rep. Div. Fish. S. Afr. 1953. V. 14. P. 1–35.
- Correto J., Benavides H., Negri R., Glorioso P.* Toxic red-tide Argentine sea. Phytoplankton dinoflagellate *Gonyaulax excavata* in a frontal area // J. Plankton Res. 1986. V. 8. P. 15–28.
- Dale B., Yentsch C.M.* Red tide and paralytic shellfish poisoning // Oceanus. 1978. V. 21. P. 41–49.
- Hallam A., Bradshaw M.I.* Bituminous shales and oolitic ironstones as indicators of transgressions and regressions // J. Geol. Sci. 1979. V. 136. Pt. 2. P. 157–164.
- Haq B.U., Hardenbol J., Vail P.R.* Chronology of fluctuating sea levels since Triassic // Science. 1987. № 4793. P. 1156–1167.
- Ingham H.R., Mason J., Wood P.C.* Distribution of toxin in molluscan shellfish following the occurrence of mussel toxicity in North-East England // Nature. 1968. V. 220. № 5162. P. 25–27.
- Jackim E., Gentile J.* Toxins of a blue-green algae: Similarity to saxitoxin // Science. 1968. V. 162. P. 915–916.
- Jenkyns H.C.* The early Toarcian (Jurassic) anoxic event; stratigraphic, sedimentary and geochemical evidence // Amer. J. Sci. 1988. V. 288. P. 101–151.
- Kajiwara Y., Kaiho K.* Oceanic anoxia at the Cretaceous/Tertiary boundary supported by the sulfur isotope record // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 1992. V. 99. P. 151–162.
- Kat M.* Dinophysis acuminata blooms in the Dutch coastal area related to diarrhetic mussel poisoning in the Dutch Waddensea // Sarsia. 1983. V. 68. P. 81–84.
- Leary P.N., Carson G.A., Cooper M.K.E. et al.* The biotic response to the late Cenomanian oceanic anoxic event; integrated evidence from Dover, SE England // J. Geol. Soc. 1989. V. 146. Pt. 2. P. 311–317.
- Loeblich A.R. III, Loeblich L.A.* The systematics of *Gonyaulax* with special reference to toxic species // Toxic Dinoflagellate blooms / Taylor D.L., Seliger H.H. (eds). North Holland; New York: Elsevier, 1979. P. 41–46.
- Lucas C.E.* The ecological effects of external metabolites // Biological rev. 1947. V. 22. № 3. P. 270–295.
- Maclean J.L.* Indo-Pacific red tide // Toxic Dinoflagellate blooms / Taylor D.C., Seliger H.H. (eds). North-Holland; New York: Elsevier, 1979. P. 173–178.
- Murphy E.B., Steidinger K.A., Roberts B.S. et al.* An explanation for the Florida east coast *Gymnodinium breve* red tide of November, 1972 // Limnol. Oceanogr. 1975. V. 20. P. 481–486.
- Noe-Nygaard N., Surlyk F., Piasecki S.* Bivalve mass mortality caused by toxic dinoflagellate blooms in a berriasian – valanginian lagoon, Bornholm, Denmark // Palaios. 1987. V. 2. № 3. P. 263–273.
- Pieterse F., Van der Post D.C.* Oceanographical conditions associated with red tides and fish mortalities in the Walvis Bay region // Invest. Rep. Mar. Res. Lab. S. W. Afr. 1967. V. 14. P. 1–125.
- Ray S.M., Aldrich D.V.* *Gymnodinium breve*: induction of shellfish poisoning in chicks // Science. 1965. V. 148. P. 1748–1749.
- Riegel W., Loh H., Maul B., Prauss M.* Effects and causes in a black shale event. The toarcian posidonia shale of NW Germany // Global bio-events. Lecture Notes in Earth Sciences. V. 8 / Walliser O. (ed.). Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1986. P. 267–276.
- Robinson G.A.* Distribution of *Gonyaulax tamarensis* Lebour in the Western North Sea in April, May and June 1968 // Nature. 1968. V. 220. № 5162. P. 22–23.
- Shimizu Y.* Dinoflagellate toxins // Marine natural products / Scheuer P.J. (ed.). New York: Academic Press, 1978. V. 1. P. 1–43.
- Simoneit B.R.T.* Organic geochemistry of black shales from the deep sea drilling project, a summary of occurrences from the Pleistocene to the Jurassic // Mitt. Geol-Paläont. Inst. Univ. Hamburg. 1986. H. 60. S. 275–309.
- Somers E.* Fungitoxicity of metal ions // Nature. 1959. V. 184. № 4684. P. 475–476.
- Sounders G.W.* Interrelations of dissolved organic matter and phytoplankton // Bot. Rev. 1957. V. XXIII. P. 389–409.
- Steidinger K.A., Baden D.G.* Toxic marine dinoflagellates // Dinoflagellates / Spector D.L. New York: Academic Press Inc., 1984. P. 201–261.
- Sukhanova I.N., Flint M.V., Hibaum G. et al.* Exuviaella cordata red tide in Bulgaria coastal waters (May to June 1986) // Marine Biology. 1988. V. 99. № 1. P. 1–8.
- Turekian K.K., Wedepohl K.H.* Distribution of elements in some major units of the earth's crust // Bull. Geol. Soc. Amer. 1961. V. 72. № 2. P. 175–192.
- Watras C., Garcon V., Olson R. et al.* The effect of zooplankton grazing on estuarine blooms on the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis* // J. Plankton Res. 1985. V. 7. P. 891–908.
- White A.W.* Marine zooplankton can accumulate and retain dinoflagellate toxins and cause fish kills // Limnol. Oceanogr. 1981. V. 26. P. 103–109.
- Whittaker R.H., Feeny P.P.* Allelochemicals: Chemical interactions between species // Science. 1971. V. 171. № 3973. P. 757–770.
- Wood J.M.* Metabolic cycles for toxic elements in the environment // Science. 1984. P. 1049–1052.

Рецензент А.С. Алексеев