

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**ПРОБЛЕМЫ
ЭКОЛОГИИ
ФАУНЫ И ФЛОРЫ
ДРЕВНИХ
БАССЕЙНОВ**



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА 1168

Том 194

ПРОБЛЕМЫ
ЭКОЛОГИИ
ФАУНЫ И ФЛОРЫ
ДРЕВНИХ
БАССЕЙНОВ

К I Международному конгрессу
по палеоэкологии. 1983 г.



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
Москва 1983

Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. К I Международному конгрессу по палеоэкологии. Труды Палеонтологического института АН СССР, т. 194. – М.: Наука, 1983.

Сборник посвящен проблемам изучения экологии древних организмов. Основное внимание уделено результатам палеоэкологического изучения древних бассейнов. Рассматриваются также общие вопросы методов палеоэкологического анализа, индикаторного значения организмов и др. Дан экологический анализ Беломорской вендской биоты, населения раннекембрийского, силурийского, девонских, карбоновых, мезозойских и кайнозойских морей разных частей территории СССР и внутриконтинентальных мезозойских бассейнов. Показано значение палеоэкологического анализа для геологической практики.

Книга рассчитана на широкий круг геологов и палеонтологов и на учащихся высшей школы.

Ответственный редактор
доктор биологических наук
профессор Л.А. НЕВЕССКАЯ

ПРЕДИСЛОВИЕ

В последние годы палеоэкология, или, как ее в настоящее время нередко называют (сосредоточивая все внимание только на одной из сторон этого раздела палеонтологии) — экзостратиграфия, все шире и шире входит в практику геологических исследований. Она открывает широкие перспективы дальнейшей детализации, и особенно рационализации стратиграфических исследований, резко повышая их палеогеографическую эффективность. Выпускаемый к I Международному (палеоэкологическому) конгрессу в г. Лионе сборник посвящен проблемам экологии древних организмов, начиная с позднего докембрия и до неоген-четвертичного времени. Он оттеняет характер и направления работ, проводимых в СССР, и освещает возможности, которые открывает палеоэкология в изучении палеогеографии бассейнов геологического прошлого и условий образования в них месторождений полезных ископаемых.

Попытки использования палеоэкологических данных в стратиграфии южнорусского неогена хорошо известны по работам Н.И. Андрусова. Несколько менее известны исследования по палеогеографии раннего ордовика В.В. Ламанского и работы А.Д. Архангельского по верхнему мелу, заложившие в России основы литологии и современную стратиграфию мела, так же как и работы М.Э. Ноинского по верхнему карбону Поволжья. Однако "второе рождение" и более широкое внедрение палеоэкологических исследований в практику геологических работ ряда геологических учреждений и организаций у нас в стране приходится на 30—40-е годы и связано с деятельностью Р.Ф. Геккера, работами которого заложены методические основы этого направления. За рубежом палеоэкологические исследования получили развитие в 50-х годах, когда Геологическим обществом Америки был опубликован большой коллективный труд "Paleoecology" в двухтомнике "Treatise on marine ecology and paleoecology".

Палеонтологией Р.Ф. Геккер заинтересовался еще в школьные годы, когда впервые увидел окаменелости в известняках ордовика в Эстляндии и потом собирал их в окрестностях Петербурга. В 1917 г. он поступил в Горный институт, а в 1920 г. также в Географический институт, который окончил в 1925 г. Еще до окончания института, в 1924 г., Р.Ф. начал работать в Геологическом музее Российской Академии наук; при разделении музея он вошел в организованный академиком А.А. Борисяком Палеозоологический (впоследствии Палеонтологический) институт Академии наук СССР, где работает и до настоящего времени.

Первой палеонтологической работой Р.Ф. Геккера была статья "Эхиносфериды русского силура" 1923 г., а в 1928 г. вышла его первая палеоэкологическая работа — "Палеобиологические наблюдения над нижнесилурийскими беспозвоночными". Его заинтересовали также следы жизни девонских беспозвоночных, описанные им в статье 1930 г.

Еще будучи студентом, Р.Ф. Геккер был привлечен профессором А.А. Борисяком и Д.В. Наливкиным к преподаванию, а с 1933 г. начал читать курс палеоэкологии в Горном институте. После переезда в Москву продолжал чтение этого курса в Московском государственном университете. В 40-х годах курс палеоэкологии был введен в учебные планы всех университетов страны.

В Палеозоологическом институте до переезда его в Москву Р.Ф. Геккер продолжал изучение ордовикских иглокожих и провел крупную работу по девону северо-запада Русской платформы. Группой сотрудников, в число которых входил Д.В. Обручев,

были выполнены экспедиционные исследования в восточной половине Главного девонского поля, на территории нынешних Ленинградской, Новгородской и Псковской областей. Для девонских отложений, заключающих разнообразные остатки фауны, здесь характерна сильная фациальная изменчивость, затрудняющая корреляцию удаленных разрезов. При полевых исследованиях 1929–1931 гг. была выявлена тесная связь различных донных организмов и биоценозов с определенными осадками и было освещено распределение по дну бассейна типов осадков и приуроченных к ним комплексов организмов, которое повторялось при неоднократных трансгрессиях. На этой основе Р.Ф. Геккером и Д.В. Обручевым была разработана стратиграфическая схема с выделением горизонтов (слоев), отвечающих естественным этапам развития бассейна. Обработку большого собранного палеонтологического материала кроме Р.Ф. Геккера и Д.В. Обручева вели еще 10 палеонтологов. Обобщая эти исследования в серии статей 1934, 1935 гг. и монографии "Фауна Главного девонского поля" [1941]¹, Р.Ф. Геккер дал не только разностороннюю характеристику отложений (стратиграфия, литология, фаунистика, флористика, палеогеография), но осветил также экологию представителей основных систематических групп животных и растений и их сообществ. Были составлены три профиля: стратиграфический, литологический и палеоэкологический, охватывающие отложения бассейна на протяжении 450 км. В 1932 и 1933 гг. Р.Ф. Геккер ознакомился с отложениями Центрального девонского поля (воронежский девон); в результате был составлен общий корреляционный и фациальный профиль протяженностью 1700 км и получены дополнительные данные по экологии фауны [Геккер, 1934, 1935, 1966].

Когда после окончания Великой Отечественной войны появилась возможность осмотреть разрезы западной (прибалтийской) половины Главного девонского поля, Р.Ф. Геккер [1954] составил 1) профиль через морские и лагунные отложения всего поля протяженностью в 1050 км и 2) ряды закономерно сменявших друг друга с СВ на ЮЗ (от берега в глубь бассейна) типов осадков и связанных с ними комплексов организмов. При этом еще более ясно выступили особенности экологии населения позднедевонского моря.

Опыт изучения осадков, фауны и флоры позднедевонского моря в пределах даже только восточной половины Главного поля позволил Р.Ф. Геккеру уже в 1933 г. разработать методическое пособие — инструкцию для исследований по палеоэкологии, в которой были освещены задачи палеоэкологии и биостратиграфии, даны определения главных понятий, обоснована необходимость организации систематических специальных полевых исследований и совместной работы палеонтологов и литологов. Метод сравнительного анализа фауны, флоры и осадков был рекомендован как основной для работ по палеоэкологии. Было подчеркнуто, что при исследованиях центр тяжести падает на детальные наблюдения в поле. Сюда относятся также наблюдения сохраняющихся в ископаемом состоянии свидетельств различных отношений между организмами (симбиоз, комменсализм, паразитизм). Обязательно изучение следов организмов (вопросы палеоихнологии). Была предложена программа для изучения некоторых общих и более частных вопросов экологии и эволюции для 16 групп беспозвоночных. В статье "Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного девонского поля" [1935б] описаны приспособительные особенности у многих донных организмов и явления комменсализма и мутуализма у брахиопод, кораллов и червей. В заключительной части этой работы дана обширная (не утратившая своего значения до настоящего времени) программа палеоэко- и синэкологических исследований. Отмечена необходимость сравнительного анализа большого числа биоценозов (существовавших одновременно и разновременно) и входивших в них представителей групп организмов для того, чтобы иметь возможность делать более широкие и верные выводы по ряду вопросов, которые при изучении одной группы фауны могут быть лишь намечены.

¹ Литературу см. в статьях В.С. Сорокина и А.И. Осиповой и других в настоящем сборнике.

В конце статьи Р.Ф. Геккер очертил круг вопросов, могущих быть охарактеризованными термином "эволюция биоценозов", отмечая, что эволюция органического мира проявилась и на составе сообществ (биоценозов). "Прослеживание шаг за шагом этой смены биоценозов, населявших отдельные биотопы, доведенное до настоящего времени и никем еще не предпринятое, даст нам в разрезе геологической истории: 1) новый материал для оценки условий жизни в одинаковых, но разновременных фациях (сходных биотопах), 2) новый материал для сравнительной оценки жизни в разных одновременных фациях (биотопах), 3) вскрыет фактический ход смены населения отдельных биотопов и подведет исторический фундамент под современные биотопы и их население" [Геккер, 1935б, с. 263].

Этим был обоснован принципиально новый подход к палеоэкологическим исследованиям, которые должны охватывать население и осадки древних бассейнов (или крупных их частей) на протяжении всего времени их существования. Развитие и смена морских фаун рассматриваются в связи с изменениями среды в течение ряда последовательных этапов, что открывает широкие возможности для сравнительного анализа донных сообществ во времени и пространстве, а также для контроля палеоэкологических выводов и дальнейшей детализации стратиграфии.

В дальнейшем Р.Ф. Геккер вместе с сотрудниками возглавлявшейся им Лаборатории палеоэкологии морских фаун изучил биоты ряда других древних бассейнов (юрское озеро в Южном Казахстане, неогеновое море Северного Кавказа, Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии, позднепермское и раннекаменноугольное море Русской платформы). При изучении этих бассейнов продолжал разрабатываться метод комплексных палеоэкологических и литологических исследований, выяснялись экология и взаимоотношения древних организмов, развитие отдельных филогенетических ветвей, реконструировалась среда обитания и факторы, определявшие специфику фаун и формообразование в них. В результате проведенных исследований Р.Ф. Геккер [1954, 1956] предложил новые, палеоэкологические методы корреляции разрезов: 1) на основании закономерной смены экологических комплексов форм в пространстве и 2) по палеоэкологическим и биостратиграфическим признакам, а также 3) метод выделения стратиграфических единиц и корреляции разрезов по смене экологических комплексов форм во времени.

Выход палеоэкологических исследований в практику не ограничивался только стратиграфией: большое внимание уделялось также восстановлению условий осадконакопления, генезису полезных ископаемых и палеогеографии. Наиболее полно весь комплекс исследований был осуществлен при изучении палеогена Ферганской депрессии — одного из нефтеносных бассейнов Средней Азии [Геккер, Осипова, Бельская, 1962].

В 50-х годах, когда интерес к вопросам палеоэкологии в нашей стране значительно возрос, Р.Ф. Геккер, исполняя решение Всесоюзного палеонтологического совещания о составлении руководств и наставлений, опубликовал "Наставление для исследований по палеоэкологии" [1954, 1955] и книгу "Введение в палеоэкологию" [1957]. Они явились первыми в мировой литературе руководствами по палеоэкологии. "Наставление..." было переведено во Франции (1955 г.) и в Польше (1965 г.), "Введение..." — в Китае (1959 г.), Японии (1959 г.), Франции (1960 г.) и США (1965 г.). Для чтения лекций по палеоэкологии Р.Ф. Геккер приглашался в Китай (1957—1958 гг.) и во Францию (1967 г.). С докладами палеоэкологического содержания он выступал в Польше (1963 г.), Венгрии (1964 г.), Англии (1967 г.) и в Чехословакии (1968 г.).

Для развития палеоэкологических исследований в нашей стране большое значение имели выездные палеоэколого-литологические сессии, проводившиеся Р.Ф. Геккером совместно с научными и производственными учреждениями Эстонии, Молдавии, Украины, Казахстана, Узбекистана, Башкирии и Уральского филиала АН СССР. Их участники — преподаватели вузов, научные работники, палеонтологи и геологи из производственных учреждений — знакомились с наиболее интересными местона-

хождениями фаун и флор ордовика, девона, юры, различными органогенными постройками и рифами разного возраста в Приуралье, Крыму и Молдавии. В результате сессий (1962–1968 гг.) были опубликованы сборники "Организм и среда в геологическом прошлом" [1966] и "Ископаемые рифы и методика их изучения" [1968]. Кроме того, — что особенно важно — определились группы инициативных исследователей, ведущих работы по палеоэкологической тематике не только в Москве, но и в Прибалтике (Институт геологии АН ЭССР), во Владивостоке, а также в Сибири (Институт геологии и геофизики СО АН СССР), где после перечисленных сессий начали систематически издаваться сборники под общим названием "Среда и жизнь в геологическом прошлом". В последние годы палеоэкологические исследования широкое развитие получили и в зарубежной практике, особенно в экостратиграфических работах по детализации стратиграфических шкал, существенно повысивших практическое значение палеонтологических исследований.

До недавнего времени было принято считать, что палеонтология приносит пользу геологии только через стратиграфию (биостратиграфию). Сейчас же мы вправе говорить, что палеонтология способна оказывать геологии помощь и непосредственно, освещая экологию вымерших организмов: через выяснение условий их жизни, которые в то же самое время являлись условиями, в которых происходило отложение осадков и накопление минеральных тел, во многих случаях представляющих полезные ископаемые.

Учитывая полученные результаты палеоэкологических работ, можно пожелать дальнейшего развития этого плодотворного направления и следует поблагодарить Лионский университет им. Клода Бернара, взявшего на себя нелегкий труд организации и созыва I Международного конгресса по палеоэкологии — этому молодому, но многообещающему разделу палеонтологических знаний.

*Академик В.В. Меннер,
доктор геол.-мин. наук
А.И. Осипова*

ВВЕДЕНИЕ

Палеоэкологические исследования в СССР в настоящее время ведутся в ряде научных учреждений и весьма различны по своему характеру. Наряду с комплексными, как правило, коллективными исследованиями синэкологического плана широко распространены аутопалеоэкологические работы, посвященные образу жизни и условиям обитания представителей какой-нибудь одной группы древних организмов. Эти разнообразные направления исследований освещены в книге А.И. Осиповой "Из истории отечественной палеоэкологии", опубликованной издательством "Наука" в 1980 г.

В небольшом сборнике нет возможности отразить сколько-нибудь полно все эти разнообразные типы работ. Поэтому основное внимание уделено исследованиям, посвященным населению целых бассейнов геологического прошлого или крупных их частей. Начало таким работам было уже давно положено в Палеонтологическом институте АН СССР, и долгое время они проводились только силами небольшого коллектива литологов и палеоэкологов ПИНа. Эти исследования прошли проверку временем: их результаты получили общее признание и широко используются при решении теоретических и практических вопросов геологии и биологии. В настоящее время признано, что возникла прямая потребность практики в детальном литологическом, геохимическом, а также экологическом изучении седиментационных бассейнов геологического прошлого. Советскими палеонтологами и литологами уже выполнены крупные исследования по экологии населения древних бассейнов разного геологического возраста — от докембрия до позднего кайнозоя — разных частей территории нашей страны. Большинство их посвящено изучению населения морских бассейнов геологического прошлого, но изучалась также экология населения лагун и внутриконтинентальных (озерных) бассейнов. Большая часть статей, составляющих настоящий сборник, представляет краткое изложение результатов таких крупных комплексных исследований, часть которых (работы по силуру Прибалтики и Подолии) выполняется в рамках международного проекта "Экостратиграфия". Включены в книгу и некоторые статьи общего характера, рассматривающие методы палеоэкологических исследований.

Палеоэкология — наука молодая и развивающаяся. Поэтому вполне естественно, что многие вопросы — в частности терминология — еще далеко не разработаны и не унифицированы. Многие термины исследователями понимаются по-разному, и в разных статьях настоящего сборника мы находим, например, и весьма широкое понимание термина "сообщество" (статья Е.А. Ивановой), и более узкое, соответствующее первоначальному значению термина в трудах В.Н. Сукачева. В некоторых случаях, по-видимому, правильнее было бы говорить о комплексах организмов, а не о сообществах, но редколлегия сочла нецелесообразным проводить строгую унификацию.

В открывающей сборник статье Е.А. Ивановой "Методы палеоэкологического анализа морских бентосных сообществ палеозоя" изложен ряд общих вопросов палеоэкологических исследований. Автор рассматривает сообщество как следующее после биоценоза подразделение системы организм—среда; сообщество обычно включает ряд биоценозов, объединяемых общими абиотическими факторами среды. При характеристике сообщества необходимо освещать адаптации доминирующих в нем ор-

ганизмов; обязательно также выявлять время существования конкретных сообществ. Методика установления состава древних сообществ и условий их обитания освещена на примере палеозойских морских бассейнов. Показано значение пионерных работ Р.Ф. Геккера и его школы в разработке палеоэкологического анализа.

В статье М.А. Федонкина "Экология докембрийских Metazoa беломорской биоты" рассматриваются вопросы экологии Metazoa докембрийских морей на основании материалов из местонахождений с побережья Белого моря. Охарактеризованы условия захоронения и степень сохранности, связанные с характером осадконакопления. Изучены как отпечатки бесскелетных организмов, так и следы жизнедеятельности. Подчеркивается разнообразие систематического и экологического состава фауны, среди которой отмечены представители всех основных экологических групп — сидячего и подвижного бентоса, нектона, планктона и плейстона; инфаунные организмы были очень редки. Во всех экологических группах резко преобладают кишечнополостные. Большинство представителей беломорской биоты было микрофагами, однако настоящие фильтраторы среди них пока не установлены. Наибольшая плотность бентоса была приурочена к мелководью. Предполагается, что крупные размеры некоторых наиболее примитивных Metazoa были обусловлены присутствием в их тканях эндосимбиотических водорослей.

История развития раннекембрийских органогенных построек, сложенных главным образом известковыми водорослями и археоциатами, рассмотрена в статье И.Т. Журавлевой с соавторами "Экология населения раннекембрийского бассейна Сибирской платформы на примере Агдабанского рифоида". Выявлен систематический состав организмов и слагаемых ими сообществ, приуроченных к различным участкам рифоида — внешней и внутренней водорослевым плитам и к биогермному массиву, а также к прилегающему мелководью. Намечены последовательные стадии существования рифоида — возникновение, становление и распад, и охарактеризованы изменения в составе и распределении сообществ, связанные с каждой из этих стадий.

В двух следующих статьях — Д.Л. Кальо, В.Я. Вийра, Э.Р. Клааманна, Р.П. Мяннийль, Т.И. Мярсс, В.В. Нестор, Х.Э. Нестора, М.П. Рубеля, Л.И. Сарва и Р.Э. Эйнасто "Экологическая модель силурийского бассейна Восточной Прибалтики" и Н.Н. Предтеченского, Т.Н. Корень, Т.Л. Модзалевской, О.И. Никифоровой, А.Я. Бергера и А.Ф. Абушик "Цикличность осадконакопления и смена экологических комплексов фауны в силуре Подолии", выполнявшихся в рамках международного проекта "Экостратиграфия", отражены некоторые результаты многолетних комплексных исследований силурийских бассейнов, выполнявшихся большими коллективами ученых. На основе изучения отложений этих бассейнов с отчетливо выраженной цикличностью осадконакопления дана реконструкция истории бассейнов и населявших их сообществ в пространстве и во времени. Выделены основные обстановки осадконакопления и жизни, а в статье эстонских исследователей впервые предложена экологическая модель для палеозойского бассейна.

Один из аспектов многолетних комплексных исследований автора представляет статья В.С. Сорокина "Экологические ряды организмов в франских бассейнах Главного девонского поля", рассматривающая экологические комплексы обитателей твердого дна и рыхлых грунтов и смена их как по направлению от берега бассейна в глубь эвапоритового залива (главный ряд), так и при выносе речными водами песчано-глинистого материала в море или залив (боковые ряды). Как показали исследования Сорокина, ряды эти были различны для трансгрессивных и регрессивных этапов развития бассейна.

В статье Л.И. Новицкой, В.Н. Талимаа и О.А. Лебедева "Бесчелюстные и рыбы в экосистемах девонских лагун Сибири и Русской платформы" дан анализ условий обитания этих групп позвоночных в обширных изолированных и полуизолированных мелководных водоемах девонского периода. Выявлен состав палеобиоценозов, в которые, наряду с рыбами и бесчелюстными, входили многие беспозвоночные, и показано место этих организмов в трофических цепях. Рассмотрены некоторые адаптации

бесчелюстных и сделан вывод об относительно широкой эвригалинности многих древних групп – гетеростраков, акантодов, некоторых артродир и кистеперых.

А.И. Осиповой, Т.Н. Бельской и Р.Ф. Геккером в статье "Изучение экологии и развития основных групп бентоса в каменноугольных морях Русской платформы" изложены некоторые результаты многолетних комплексных литолого-палеоэкологических исследований этих отложений. На материале каменноугольных отложений Московской синеклизы и девонских – Главного девонского поля – Р.Ф. Геккером еще в 30-е годы были разработаны методы палеоэкологических исследований. Комплексные исследования литологов и палеоэкологов дали возможность реконструировать основные обстановки осадконакопления и условия обитания фауны, выявить распространение основных групп бентосных организмов и приуроченность их к определенным местообитаниям. В свою очередь, это дело возможность выделить и охарактеризовать основные донные сообщества визейского и серпуховского морей и показать, как изменения условий обитания на границе визейского и серпуховского веков вызвали смену сообществ, наиболее отчетливо проявившуюся в мелководной зоне, и существенные эволюционные изменения в некоторых филогенетических ветвях кораллов и брахиопод. Рассмотрены также смена донных сообществ на границе раннего и среднего карбона и возможные причины этих изменений.

Статья В.Ф. Шульги и В.Я. Табояковой "Применение литолого-палеоэкологического анализа для детальных палеогеографических реконструкций и прогноза угленосности" показывает, как литолого-палеоэкологические исследования способствовали проведению крупномасштабного палеогеографического картирования и прогнозу угленосности на неразведанных площадях нижнекаменноугольной угленосной формации в Западном Донбассе.

В.А. Захаров в статье "Результаты комплексных литолого-палеоэкологических исследований юрских и нижнемеловых отложений на севере Сибири" показывает, как в результате комплексных литолого-палеоэкологических исследований детализирована стратиграфия, получены количественные характеристики температуры и солёности вод, выявлен состав разнообразных беспозвоночных, проведена их палеоэкологическая классификация и восстановлена картина распределения биомических зон отдельных организмов и биоценозов. Прослежены изменения биоценологических ассоциаций в течение времени и формирование бентосной фауны Арктического бассейна в юре и раннем мелу. Установлено, что дифференциация фауны в пределах изученного бассейна определялась климатическими факторами и степенью удаленности от суши.

Экологии населения внутриконтинентальных бассейнов посвящена статья А.Г. Пономаренко "Насекомые в мезозойских континентальных водоемах Северной Азии". Проанализированы специфические черты многочисленных озер, существовавших на этой территории, особенно в позднеюрскую и раннемеловую эпохи, определившие особенности существовавшей в них фауны, в составе которой значительную роль играли насекомые. Биомасса и продукция в этих озерах были весьма высокими, но население было сосредоточено только в прибрежной зоне и в поверхностном слое; в результате продукция использовалась лишь частично, и органическое вещество захоронялось в осадке. Несмотря на значительную изменчивость абиотических факторов и численности населения (при малом его разнообразии), тип озерных экосистем сохранялся в течение всей второй половины мезозоя.

Л.А. Невесской и Л.Б. Ильиной в статье "Двустворчатые и брюхоногие моллюски как показатели типов бассейнов (на примере позднекайнозойских морей юга СССР)" рассмотрены отличительные черты фауны бассейнов с отклоняющейся от нормальной морской солёностью, которые могут служить индикаторами для выявления древних бассейнов такого типа. Полуморские бассейны рассмотрены на примере миоценовых сарматского и раннемезотического бассейнов, а солоноватоводные – на примере позднемезотического и ряда плиоценовых и четвертичных водоемов юга СССР. Показано, что в стабильных условиях длительно существовавших морских бассей-

нов сообщества с одним и тем же видовым составом могли существовать не менее 100 тыс. лет, а параллельные сообщества (изопалеоценозы) с близким родовым составом — в течение нескольких десятков миллионов лет. Нарушение стабильности вызывало резкую смену биоценозов, что обычно происходило в бассейнах миксогалинного типа, причем создавались условия для интенсивного видообразования и появления новых более высоких таксонов, возникавших, по-видимому, симпатрическим путем.

Несколько особняком в сборнике стоит статья Е.В. Краснова "Экологическая дифференциация и интеграция мадрепоровых кораллов в ходе эволюции", рассматривающая историю развития мадрепоровых кораллов в Тетисе и в Тихоокеанском бассейне в мезозое и кайнозое. Показано, что все три экологические группы кораллов (агерматипные, простые герматипные и рифостроящие герматипные) существуют уже с мезозоя. Рассмотрены морфологические адаптации кораллов, связанные с условиями дифференциации, и показана приуроченность различных экологических группировок и жизненных форм кораллов к различным фациям. Прослежена история становления рифовой экосистемы, причем рифовый биогеоценоз рассматривается как исторически сложившееся сообщество коадаптированных организмов.

Палеоэкологические исследования древних рифов и других органогенных построек представляют особое направление в палеоэкологии [Осипова, 1980; и др.]. Изучение древних рифов в настоящее время привлекает все больше внимания ввиду практического значения этих образований, и палеоэкологический подход является необходимым условием для их обоснованного выделения и типизации.

Е.А. ИВАНОВА

МЕТОДЫ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА МОРСКИХ БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ ПАЛЕОЗОЯ

Вопросы экологии привлекают в последнее время пристальное внимание при изучении как современных, так и древних организмов. Не составляет исключения и морской бентос. Литература по характеристике и группировкам бентоса громадна; велико и разнообразие терминов и понятий, рассмотрение содержания которых, выяснение их приоритета, синонимии и пр. невозможно в рамках этой небольшой статьи. Но я все же считаю нужным пояснить, какие именно концепции мной принимаются.

Наиболее распространено понятие "сообщество". Но его содержание, объем и классификация являются предметом дискуссий. Некоторые авторы полагают, что био-сообщество "следует понимать широко и использовать для обозначения естественных группировок различного размера — от биоты древесного ствола до биоты бескрайнего леса или океана" [Одум, 1975, с. 181]. Другие считают возможным применять термин "сообщество" к какой-либо одной группе организмов, например к фораминиферам. Большинство же исследователей принимают сообщество как группу различных организмов, объединенных условиями обитания на небольшой территории. Положение сообщества в системе организм — среда определяется последовательной иерархией: особь → популяция → биоценоз → сообщество. Популяция — одновидовая группировка, члены которой (особи) связаны генетически и входят в один или несколько биоценозов. Биоценоз — первая политаксонная группировка — знаменует переход, помимо генетических связей внутри популяций, также к связям экологоэкологическим. Биоценоз объединяет представителей популяций разных групп организмов с взаимообусловленной структурой пищевых связей и метаболизма на основе единого биотопа и единства внешних факторов среды. Более сложным является биогеоценоз, объединяющий на определенной территории фитоценоз и зооценоз совокупно с прилегающими частями атмосферы, гидросферы, лито- и педосферы.

Изучение биоценозов, и особенно биогеоценозов, требует прежде всего глубокого проникновения в выяснение взаимосвязей всех его компонентов. Эти связи в значительной мере недоступны для обнаружения на палеонтологическом материале.

Хотя биоценоз — экологическое понятие, тем не менее оно иногда вообще не принимается в экологических работах, и для низшей экологической группировки употребляют термин сообщество (community, в меньшей мере — association). Многие считают биоценоз (биогеоценоз) и сообщество синонимами.

Принимая разработанные русской школой понятия биоценоз, и особенно биогеоценоз, мне кажется, их нельзя отождествлять с понятием сообщества. Сообщество — это следующая после биоценоза (биогеоценоза) ступень экологической классификации: оно занимает более крупное местообитание, населяющие его организмы имеют менее тесную взаимосвязь, чем в биоценозах, и объединяются в основном общими факторами среды, точнее индивидуальными реакциями на общие факторы или даже реакциями на отдельные факторы общих условий среды. В качестве примера биоценоза можно назвать устричную банку с различными населяющими ее организмами, а примером сообщества может служить отмель, на которой обитают как ус-

тричные биоценозы, так и промежуточные. Именно такое понимание сообщества находим мы в большинстве работ по древнему бентосу.

Выделение сообщества представляет ответственный этап экологических исследований. Возникает вопрос, как очертить контуры сообщества, почему именно собранные вместе формы относятся к одному сообществу? На современном материале исследователь интуитивно ограничивает себя участками наземного или подводного ландшафта, на которых визуально выделяются однородные поселения организмов. Эти особенности учитывает, например, Р. Паркер [Parker, 1976], предлагая общую классификацию сообществ на основе геоморфологии местообитаний и устанавливая иерархию по энергетическому уровню экосистемы. Но конкретное применение этих, в общем правильных, положений не всегда выдерживается, и сообщества он подразделяет либо по экологическим типам растительности, либо по условиям среды. Такой же упрек приложим и к более высоким экосистемным подразделениям, включающим различные независимые или частично связанные сообщества. Эти подразделения именуется не по организмам или по общим факторам среды, а по пространственным, биогеографическим признакам: провинция, регион, область, сфера [Valentine, 1973; Kauffman, Scott, 1976; и др.]. Эти примеры показывают, что общие принципы экологической классификации сообществ далеко еще не выработаны и в настоящее время общепринятой экосистемной классификации нет.

Учитывая сказанное, можно следующим образом охарактеризовать естественное сообщество. Сообщество — это начальное звено экосистемной классификации: оно политаксонно, включает ряд биоценозов, объединенных общими факторами внешних условий, распространенных на определенной территории. Поскольку состав сообщества обуславливается в первую очередь условиями среды, организмы, составляющие сообщество, объединяются прежде всего характером своих частных экологических адаптаций, благодаря которым они и занимают определенное место в сообществе. Поэтому классификацию сообществ, их наименование следует проводить не по таксономическому составу, а по характеру адаптаций доминирующих групп и факторам условий обитания.

Для характеристики современных бентосных морских сообществ еще Е.П. Турпавой разработан метод трофического анализа, который находит приложение и к древнему бентосу [Ziegler et al., 1968; Walker, 1972; West, 1976; Невеская, 1981; и др.]. Но о пищевых связях древнего бентоса можно только строить предположения, исходя из возможного способа питания бентосных организмов, поскольку основными продуцентами были, вероятно, как и сейчас, бесскелетные организмы.

Сообщества обычно называют по одному-двум доминирующим видам, по жизненным формам или видам-индикаторам. У современных организмов установление таких видов проводится на основании преобладания их биомассы и численности особей по сравнению с другими видами. Учитывая, что эти два параметра часто не совпадают по значимости, необходима, кроме того, оценка экологического положения выделенных доминантов в сообществе. Такой подход вполне приложим и к сообществам древнего бентоса. Но обычно у них выделение доминантов проводится только на основании численного преобладания собранных экземпляров данных видов, иногда без учета их размеров, т.е. собственно биомассы, по сравнению с другими видами. Часто не проводится также анализа их адаптаций, определяющих занимаемую ими нишу и положение в сообществе¹. Я не говорю здесь об установлении самого сообщества на основе характера захоронения, с чего надо начинать изучение ископаемого сообщества и о чем будет речь дальше.

В палеозойском бентосе доминировали преимущественно брахиоподы, по которым и дается наименование сообщества. Остальные компоненты сообщества обычно также учитываются с большей или меньшей детальностью, хотя иногда лишь перечисля-

¹ Например, характерные, интерградационные и убиквисты, как это делают по отношению к родам [Hickey, Younker, 1981].

ются. Что же касается определения условий обитания, необходимых для характеристики сообщества, то на это не всегда обращают должное внимание, ограничиваясь нередко только указанием на относительную удаленность от береговой линии.

Кроме организмов и среды их обитания имеется еще один параметр, который следует учитывать, особенно палеоэкологу, при изучении сообществ — это время. Если время жизни особи определяется годами и десятилетиями, популяции — сотнями лет, то выработка и существование сообщества исчисляются тысячами, а может быть, и миллионами лет, а для более крупных звеньев экосистем может длиться десятки и сотни миллионов лет.

Время существования сообщества от сотен, тысяч, а возможно, и до миллионов лет находится в зависимости от стабильности условий среды его обитания. При этом таксономический состав меняется, поскольку жизнь видов и даже родов более ограничена по сравнению с длительностью существования сообщества, так как их лимитируют более узкие факторы среды. Все это убедительно показано в работе Р. Веста [West, 1976] по отношению к сообществам инфузорных брахиопод и пелеципод в зоне морской литорали, прослеженных от ордовика до голоцена, которые он называет сообществами *Lingula*.

Изучение современных морских донных сообществ имеет длительную историю. Экологическое же изучение палеозойского морского бентоса (хотя применение его некоторых элементов насчитывает столетия — с работ М.В. Ломоносова) у нас в стране стало планомерно развиваться, по существу, с работ Р.Ф. Геккера с 30-х годов нашего столетия.

Познание образа жизни древнего организма, условий его жизни и даже одновременности существования особей составляет основную задачу палеоэкологии. В настоящее время разработаны методики палеоэкологического изучения бентоса рядом авторов у нас и за рубежом, нередко, естественно, перекрывающие одна другую¹. Мне бы хотелось подчеркнуть основную особенность направления Р.Ф. Геккера — комплексное палеоэколого-литологическое изучение. Такое направление диктует проводить совместно палеонтологам и литологам детальное изучение стратиграфии, разрезов, сбор остатков организмов и образцов пород. Личный сбор окаменелостей вместе с полевыми наблюдениями особенностей их распространения и захоронения — основа палеоэкологического изучения. От того, насколько внимательно были зафиксированы в поле разрез, особенности пород, характер захоронения отдельных форм, их количество, ориентировка, взаимное положение и пр., зависит документированность выводов, т.е. их научное обоснование.

Палеоэкологическое направление Р.Ф. Геккера отличалось с самого начала изучением тесной связи распределения организмов со средой. Очень показательна в этом отношении установленная им в отложениях верхнего девона Главного девонского поля закономерная смена пород и связанных с ними комплексов форм и биоценозов от берега моря в глубь водоема [Геккер, 1933, 1954]. В ряде работ этого палеоэкологического направления распространение организмов также рассматривалось в связи с условиями обитания [Иванова, 1949, 1958; Максимова, Осипова, 1950; и др.].

В этих работах по палеозойским² морям установлены закономерная смена осадков фациальных зон по мере удаления от берега, изменения глубины моря и других факторов среды; освещены связанные с зонами комплексы фауны, особенности их экологии, условия обитания и захоронения. Мной [Иванова, 1949, 1958] была разработана экологическая классификация брахиопод, а также методика экологического анализа комплексов фауны по фаціальным зонам моря (рис. 1) на основе от-

¹ Укажу ряд программ и инструкций для палеоэкологического анализа палеозойского бентоса: Геккер [1933–1980], Иванова [1949–1981], Циглер [Ziegler, 1965], Циглер и др. [Ziegler et al., 1974] и др. Из многочисленных работ каждого автора на эти темы ссылаюсь только на первую и наиболее позднюю, где дана библиография.

² Работы Р.Ф. Геккера по мезозою и кайнозою в настоящей статье не рассматриваются.

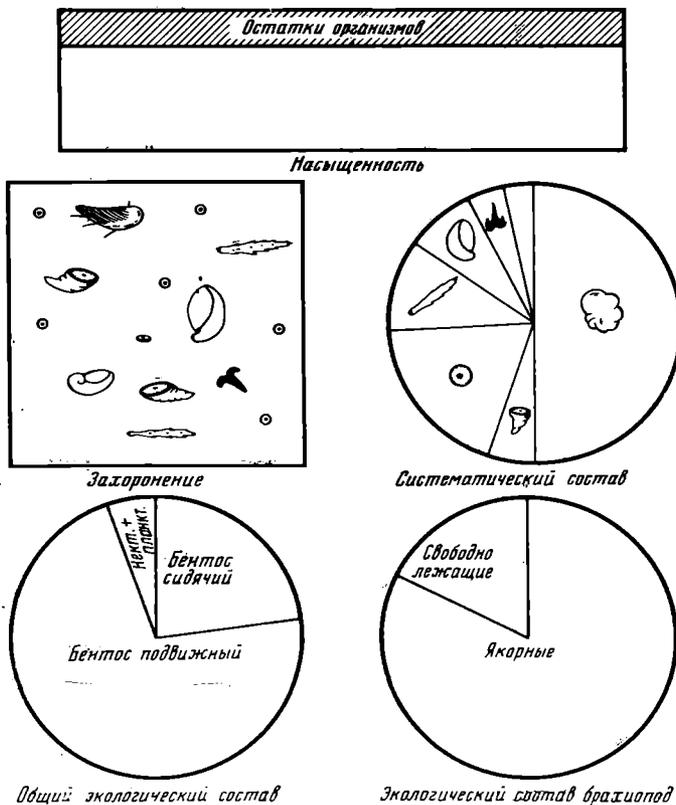


Рис. 1. Схема палеоэкологического анализа отложений зоны глубокого неритового моря среднего карбона Подмосковной котловины [по Ивановой, 1949, рис. 9]

носительного количественного учета распространения видов по площади средне- и позднекаменноугольных морей Русской платформы. Установленные закономерности прослежены позднее в ряде других морских бассейнов. Особенно наглядно показаны пространственная смена осадков в море и связанное с ними распределение комплексов организмов в работе Т.Н. Бельской [1960]¹ по девону Кузнецкого бассейна. Она составила семь литолого-палеогеографических карт от конца живецкого века до середины фаменского и восемь соответствующих им профилей. На рис. 2 и 3 приведено несколько примеров из этой работы.

В те же годы за рубежом в палеоэкологических работах выдвигали примат литологии и писали о палеоэкологии древних морей, а не их населения, считая эту дисциплину частью биостратиграфии [Treatise..., 1957]. Позднее [Approaches to paleoecology, 1964] палеоэкологию рассматривали как ветвь геологии, а экологию как ветвь биологии, хотя обе эти дисциплины посвящены отношениям организма и среды.

В последующем повсюду стали больше уделять внимания изучению группировок организмов, давая им различные наименования. В последнее время палеоэкологическое направление как бы заменилось экостратиграфическим. У некоторых авторов эти два понятия оказываются синонимичными. При этом не учитывается, что экостратиграфия всего лишь одна из областей применения сведений обширной дисциплины — палеоэкологии. Конечно, область эта очень важна, вернее необходима для прогресса биостратиграфии. Поэтому именно на внедрение палеоэкологических иссле-

¹ Термин сообщество автором не применялся.

дований в биостратиграфию и было направлено много усилий в деятельности Р.Ф. Геккера и его школы. В настоящее время при анализе древней морской фауны и флоры в равной или почти равной степени учитываются остатки организмов наряду с включающими их отложениями. Однако, как будет сказано далее, биологический анализ при этом проводится еще далеко не достаточно.

Изучая фауну раннего силура, А. Циглер [Ziegler, 1965; Ziegler et al., 1968] выделил пять сообществ, содержащих различные организмы. Он назвал их по доминирующим брахиоподам, распределив в последовательный ряд на основании удаленности от берега и углублении дна шельфа, начиная от прибрежного сообщества с *Lingula*. Однако не только эти общие условия определяют характер сообществ бентоса. Поэтому в многочисленных последующих работах разных зарубежных авторов (Anderson, Bretsky, Walker, West, Boucot и многих других) значительно больше внимания уделяется выяснению частных факторов среды обитания бентоса и делается вывод, что именно они обуславливают сообщества. Кроме того, Э. Андерсон [Anderson, in: Ziegler et al., 1974], сопоставив с выделенными Циглером пятью сообществами другие (иногда без номинативных видов), подчеркнул значение адаптаций брахиопод для характеристики сообщества, отметив, что для "сообщества *Eoscolia*" важна не столько эта маленькая форма, сколько крупные плоские брахиоподы, способные обитать на илистом дне.

При изучении палеозойского бентоса мы имеем дело в основном с шельфовыми отложениями. Среда обитания бентоса на нем обусловлена не только удаленностью от берега и увеличением глубины: большое значение также имеет величина и характер терригенного сноса, скорость накопления осадка, его консистенция, наличие турбулентности, соленость, газовый режим. Помимо этого, увеличение глубины по мере удаления от берега не всегда происходит постепенно. В ряде случаев за углублением дна в краевой зоне шельфа располагаются возвышения и даже отмели; нередко здесь возникают органигенные рифы — все это резко меняет обстановку. Имеет значение также геотектоническое положение морского бассейна: платформенное, предгорных впадин или геосинклинальное, так как условия осадконакопления у них различны, а следовательно, различны и условия обитания бентоса. Это хорошо видно на приведенных выше иллюстрациях из работы Т.Н. Бельской (рис. 2, 3).

Сложный характер условий местообитаний даже в пределах одного шельфа требует большой аналитической работы как для определения общих условий осадконакопления и выделения основных факторов среды (характер грунта, гидродинамическое воздействие и пр.), так и для выяснения состава и структур обитавших здесь сообществ.

В принципе, каждое скопление организмов на дне моря должно содержать представителей обитавшего на данном месте сообщества, состоявшего из сидячего бентоса, бентоса вагильного и инфавуны. К ним могут примешиваться остатки пелагических организмов, населявших толщу воды над дном, т.е. нектона и планктона. При этом для палеозойских организмов мы далеко не всегда можем установить нектонный (псевдопланктонный) или бентосный образ жизни некоторых из них. Обитатели пелагиали могли оказывать определенное влияние на жизнь бентоса, как источник пищи и как хищники. Выявление всех этих компонентов "скопления" — первый шаг в палеоэкологическом анализе.

Изучая палеозойский бентос, мы, естественно, обращаем внимание прежде всего на фоссилизированные остатки или даже только ими ограничиваемся. Но ведь громадная, вероятно, большая часть бентоса слагалась, как и ныне, бесскелетными организмами. Поэтому палеоэколог должен уделять большое внимание их выявлению по всевозможным признакам жизнедеятельности: следам ползания, зарывания, сверления, травмам; наличию пустот, обрастающих организмов и т.д. Их изучение должно проводиться не эпизодически, а планомерно. Детальная сводка следов жизнедеятельности организмов в отложениях каменноугольных морей Русской платформы, завер-

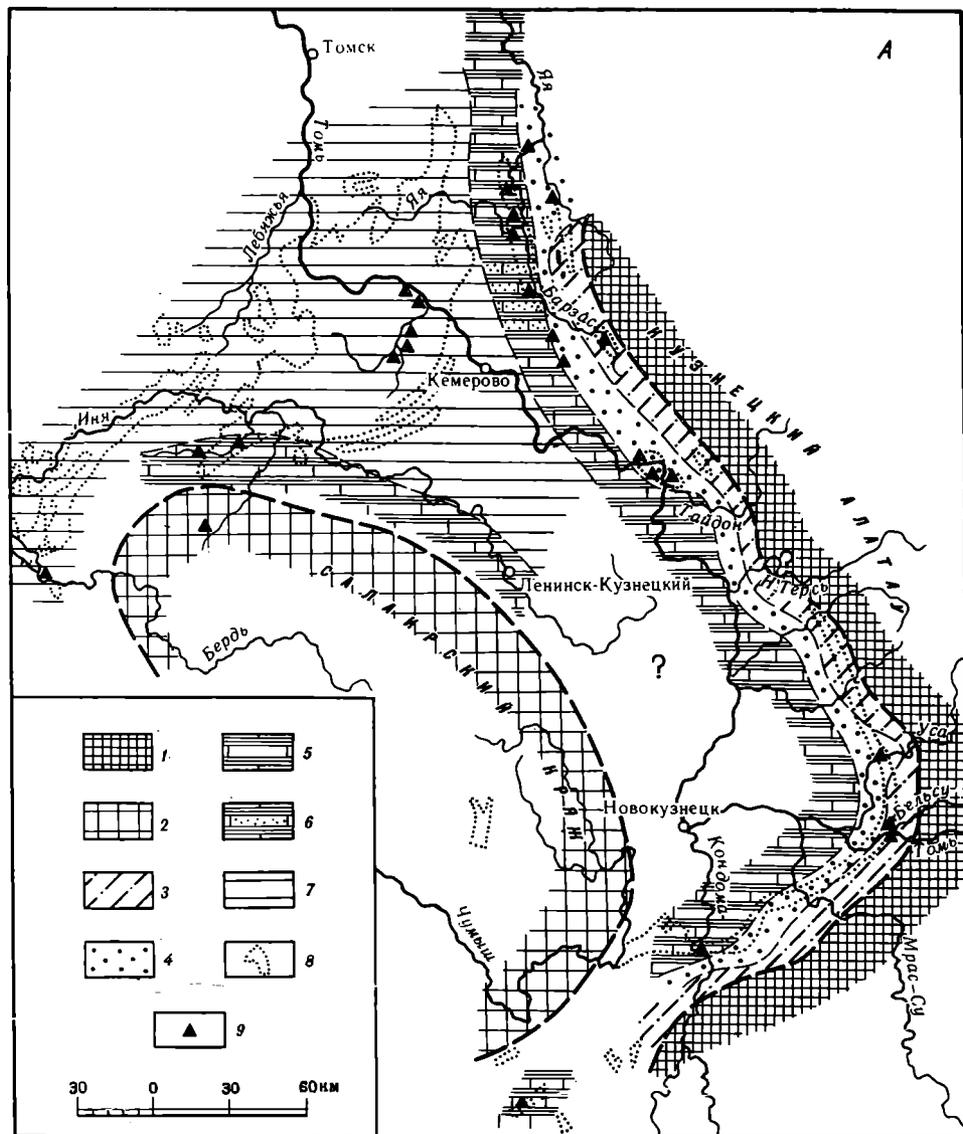
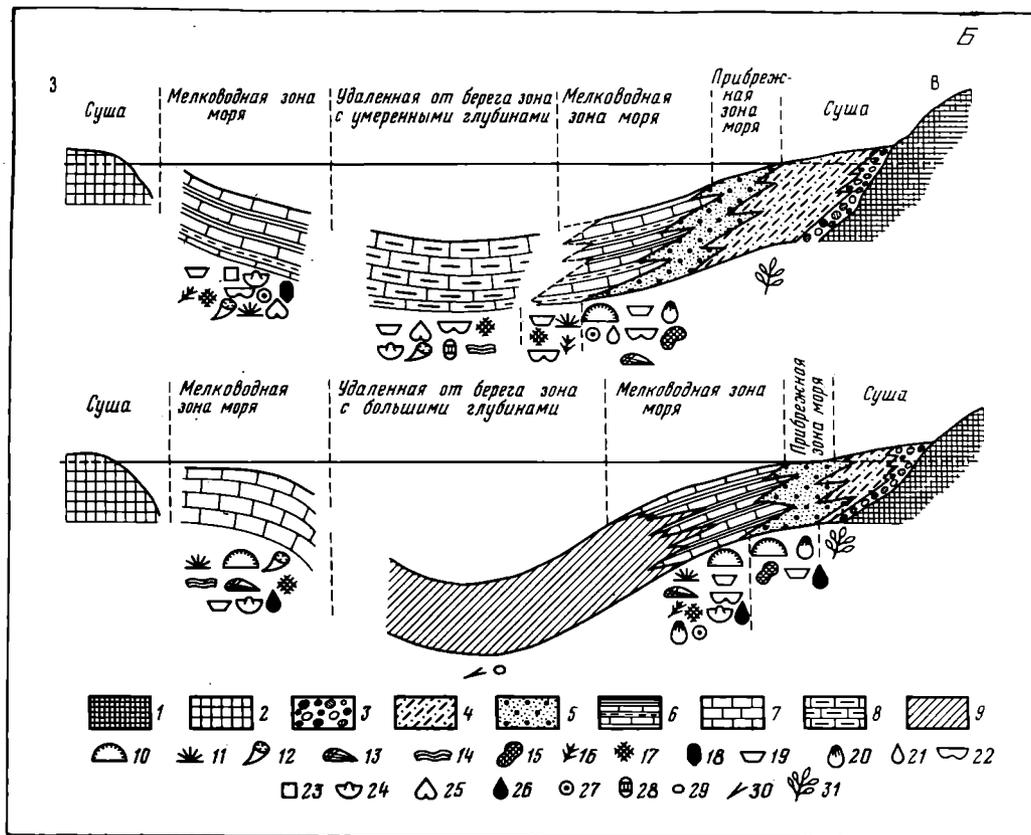


Рис. 2. Палеогеография Кузнецкой котловины во второй половине раннефранского времени (А) и схема соотношений морских и континентальных осадков и распределение остатков фауны и флоры в северной части Кузнецкой котловины во второй половине раннефранского времени (Б)

А: 1 – расчлененная суша со значительным сносом; 2 – низкая островная (?) суша; 3 – красноцветные континентальные и прибрежные осадки; 4 – прибрежно-морские галечники, пески и карбонатные осадки; 5 – алевриты, глинистые и известковые осадки, ракушечники, небольшие коралловые биогермы; 6 – то же с примесью грубого терригенного материала; 7 – относительно глубоководные глинистые и известково-глинистые осадки; 8 – выходы верхнедевонских отложений; 9 – точки наблюдений [по Бельской, 1960, рис. 44]

Б: I – начало времени отложения пожарищевского горизонта; II – конец времени отложения пожарищевского горизонта. 1 – расчлененная суша; 2 – низкая островная (?) суша; 3 – галечники; 4 – гравийники, пески и другие красноцветные терригенные осадки; 5 – прибрежно-морские гравийники; пески и известковые осадки с песком и гравием; 6 – алевриты, пески, глинистые и глинисто-известковые осадки, небольшие биогермы; 7 – известковые осадки мелководья с многочисленными биогермами; 8 – глинисто-известковые осадки; 9 – тонкие глинистые, реже известково-глинистые осадки; 10 – массивные колонии ругоз; 11 – ветвистые колонии ругоз, 12 – одиночные ругозы; 13 – табуляты; 14 – строматопороидеи; 15 – массивные мшанки; 16 – ветвистые мшанки; 17 – сетчатые мшанки; 18 – лингулы; 19 – спириферицы; 20 – атрипиды; 21 – атирисы; 22 – анатирисы; 23 – продуктиды; 24 – строфомениды; 25 – камаротехниды; 26 – ретции и ринхоспиры; 27 – морские лилии; 28 – трилобиты; 29 – остракоды; 30 – тентакулы; 31 – остатки наземных растений [по Бельской, 1960, рис. 45]



шенная недавно Р.Ф. Геккером [1980], открыла большие перспективы для познания древних сообществ (рис. 4).

Одним из основных постулатов, которым руководствуются сейчас многие палеонтологи при определении ископаемых сообществ, является допущение, что ископаемое сообщество вполне соответствует первоначальному, жившему на данном месте сообществу и даже может сохранять структуру последнего [Stanton, 1976, p. 107]. При этом принимается, что ископаемое сообщество отличается от первоначального только обеднением его состава вследствие отсутствия остатков организмов, не подверженных фоссилизации. Наряду с такими положениями другие авторы доказывают, что состав живущих сообществ значительно трансформируется при переходе в ископаемое состояние [Fürsich, 1978], и утверждают, что жившие сообщества, даже если в них доминировали скелетные организмы, не могут быть реконструированы по отмершей фауне [Bosepse, 1979]. Восстановлению первичного состава жившего сообщества может помочь только палеоэкологический анализ. Каждое захоронение остатков организмов в породе представляет собой ориктоценоз. Состав последнего зависит от трех основных факторов: 1) биоценотического (исходный состав организмов), 2) — биостратонического, обуславливающего первичную сохранность остатков организмов и выборочность захоронения, и 3) геохимического [Иванова, 1949, 1958]. Остатки организмов, собранные даже на небольшом участке одного слоя, не могут без доказательства приниматься за прямое отражение сообщества, существовавшего на данном месте, и не могут приравниваться к "выборке" при работе с современными организмами.

Для установления истинного состава сообщества, обитавшего на данном участке дна древнего бассейна, палеоэколог должен провести большую аналитическую работу 2.Зак. 554.

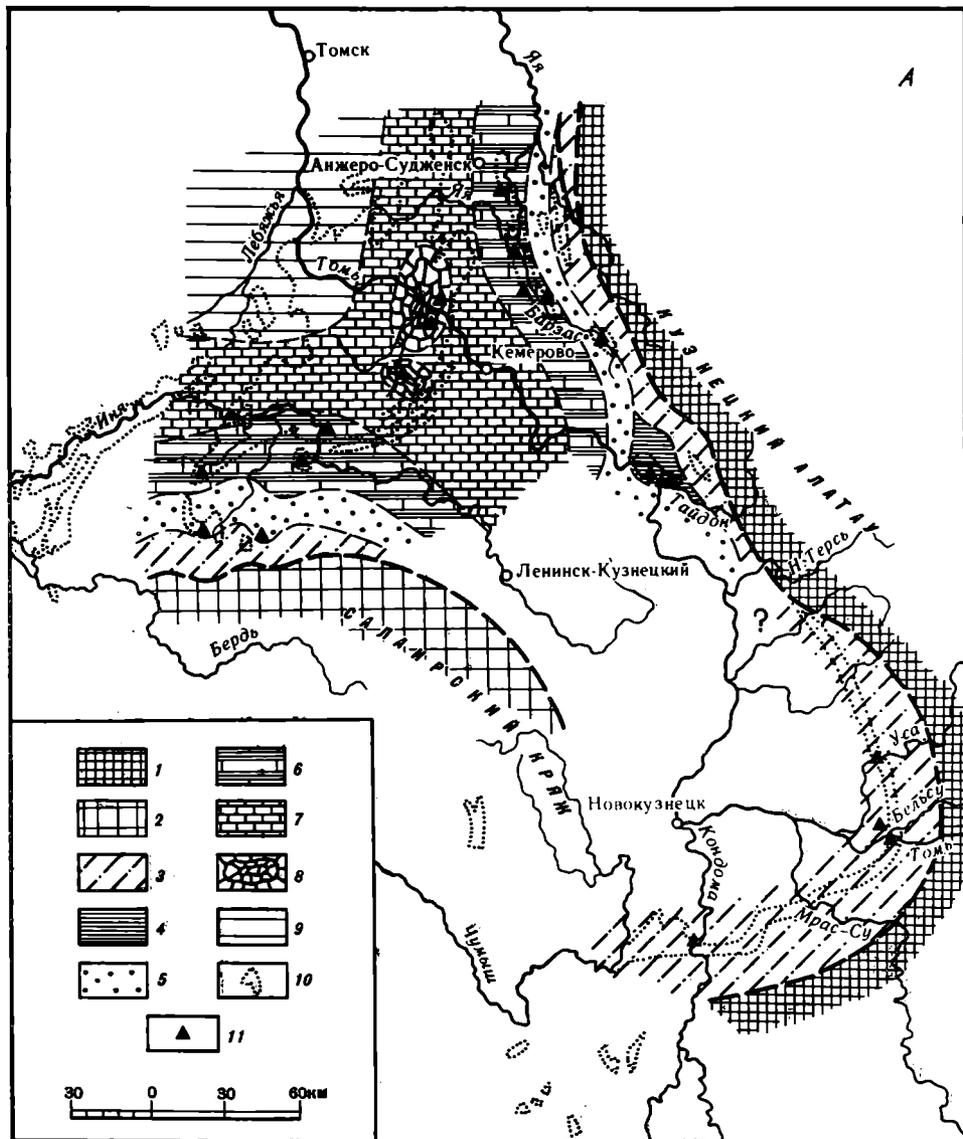
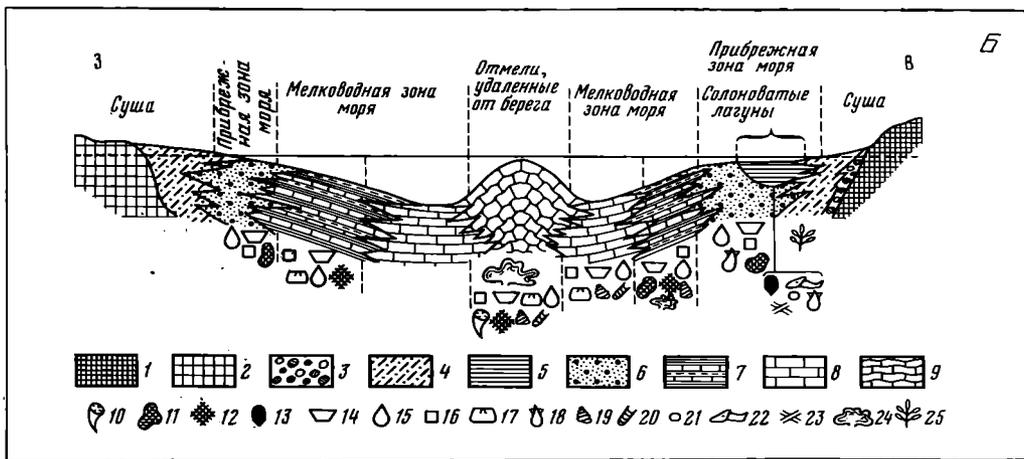


Рис. 3. Палеогеография Кузнецкой котловины в начале фаменского века (А) и схема соотношения морских и континентальных осадков и распределение остатков фауны и флоры в северной части Кузнецкой котловины в начале фаменского века (Б)

А: 1 — расчлененная приподнятая суша; 2 — более низкая суша; 3 — красноцветные континентальные и прибрежные терригенные осадки; 4 — солонатоводные лагуны; 5 — прибрежно-морские песчаные и песчано-известковые осадки; 6 — мелководные известковые, известково-глинистые и глинистые осадки, алевроиты, небольшие биогермы; 7 — известковые осадки открытой зоны моря; 8 — отмели с водорослевыми биогермами; 9 — предполагаемое распространение относительно глубоководных осадков; 10 — границы распространения верхнедевонских отложений; 11 — точки наблюдений [по Бельской, 1960, рис. 51]

Б: 1 — расчлененная приподнятая суша; 2 — более низкая, мало расчлененная суша; 3 — галечники; 4 — красноцветные пески, гравийники, песчано-глинистые и другие терригенные осадки; 5 — тонкие известково-глинистые и известково-алевритовые осадки; 6 — пески и известковые осадки с примесью гравия, песка и алевроита; 7 — известковые детритусовые и ракушечные осадки, известково-глинистые и алевролиты; 8 — тонкозернистые и мелкодетритусовые известняковые осадки; 9 — водорослевые биогермы; 10 — одиночные и ветвистые колониальные кораллы ругоза; 11 — массивные мшанки; 12 — сетчатые и ветвистые мшанки; 13 — лингулы; 14 — циркоспириферы; 15 — атирисы; 16 — пликатиферы; 17 — строфомениды; 18 — двустворчатые моллюски; 19 — гастроподы; 20 — наутилоиды; 21 — остракоды; 22 — рыбы (Bothriolepis); 23 — следы ползающих и илоядных червей (?); 24 — синезеленые водоросли; 25 — остатки наземных растений [по Бельской, 1960, рис. 52]



не только со всеми остатками организмов, собранными вместе, но и с включающей их породой.

Палеоэкологический анализ остатков организмов, собранных строго в одном слое или его части, начинается с распределения их по экологической принадлежности с количественным учетом. Затем каждая из экологических групп рассматривается с биостратономической стороны для выяснения, остатки каких организмов захоронены на месте жизни особей, а какие принесены из других местообитаний (рис. 5).

В палеозойских морских отложениях установить захоронение организмов в положении жизни удается лишь в редких случаях; чаще всего его можно наблюдать у прирастающих форм или защищенных соседними высокорастущими организмами в биогермах. Захоронение остатков сообщества без существенного изменения его состава возможно только при отсутствии гидродинамического и другого воздействия, перемещающего остатки, что могло быть на затишных участках дна как в мелководных, так и в глубоководных условиях. Но возможны и такие случаи, когда остатки захоронены в положении жизни особей, а обволакивающий их осадок синхроничен не жизни особей, а их гибели; это можно установить по несоответствию экологии организмов, остатки которых найдены, условиям образования данного осадка.

В результате воздействия различных агентов на захоронение членов сообщества как при его жизни, так и посмертно возникают затруднения при определении состава сообщества. При этом, в зависимости от силы гидродинамического воздействия, возможны различные ситуации. При слабых токах воды может выноситься тонкий ил, вследствие чего остатки с разных уровней от организмов, живших в разное время на данном участке дна, оказываются сгруженными вместе, как бы спроектированными, образующими тонкие прослойки — линзы. Сходные, но более значительные преобразования остатков сообществ могли возникать при более сильном, спорадическом, турбулентном гидродинамическом воздействии, например при штормах. Такой процесс мог приводить к гибели организмов: происходили расчленение, сортировка, перенос и перераспределение остатков по удельному весу и плавучести (рис. 6).

При длительном и относительно сильном гидродинамическом воздействии на бентос возникают при переходе в захоронение более сложные преобразования сообществ. Даже при жизни сообществ в таких случаях может произойти изменение в их составе за счет привноса остатков из других сообществ (рис. 7) или за счет выноса мелких, легких организмов, остатков отмерших и потерявших прикрепление, которые не попадут в захоронение данного сообщества. И чем мельче переносимые раковины, тем на большее расстояние возможен их перенос [Марковский, 1966, с. 133; табл. XVII, фиг. 1, 2].

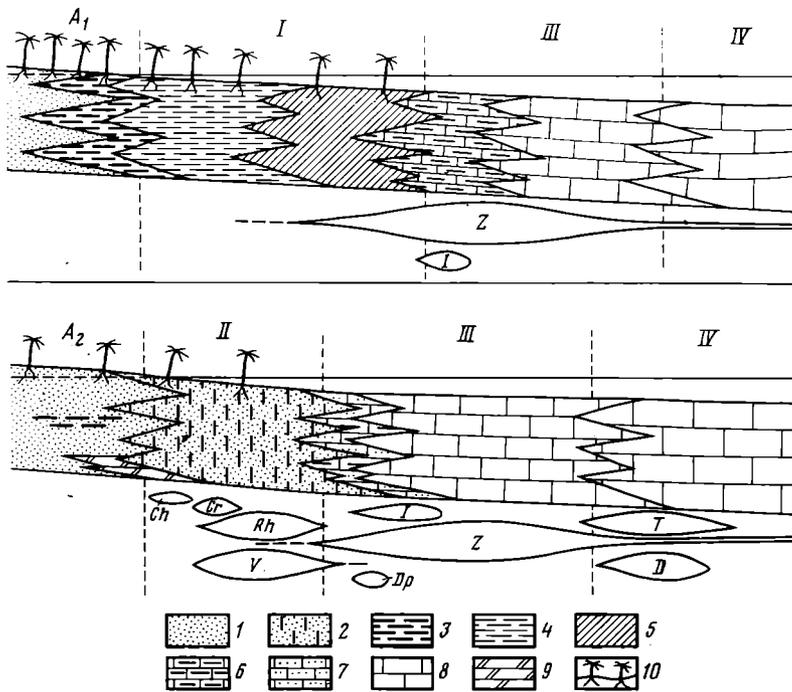


Рис. 4. Распределение следов беспозвоночных по фациальному профилю в раннекаменноугольном море северной части Московской синеклизы

A – аллювиальная равнина (*A*₁ – заболоченная; *A*₂ – незаболоченная); *I* – бухты и заливы краевой зоны; *II* – литораль у незаболоченного берега; *III* – прибрежное мелководье; *IV* – удаленная от берега часть мелководья. Отложения: 1 – пески и алевриты; 2 – пески и алевриты известковистые; 3 – глины углистые и угли; 4 – глины бескарбонатные; 5 – глины известковистые; 6 – известняки глинистые; 7 – известняки песчаные; 8 – известняки детритово-фораминиферовые; 9 – доломиты глинистые; 10 – растительность мангрового типа. Следы жизнедеятельности: *Cr* – *Cruziana*; *Rh* – *Rhizocorallium*; *V* – *Vermichnus*; *Ch* – *Chondrites*; *I* – *Ilmenichus*; *Dp* – *Diplocraterion*; *T* – *Teichichnus*; *D* – *Desmichnus*; *Z* – *Zoophycos* [Геккер, 1980, рис. 33]

В результате члены одного сообщества могут быть захоронены в разных местах, далеко от общего места обитания. Такие захоронения расчлененных компонентов одного сообщества могут быть приняты за разные сообщества, обитавшие в разных (“соответствующих”) условиях. Примером такого выборочного захоронения могут быть некоторые так называемые карликовые фауны (*dwarf fauna*). Другим, более обычным примером служат широко распространенные криноидные известняки, состоящие из скоплений разрозненных члеников или небольших обломков стеблей морских лилий. Криноидным сообществом можно назвать только то, остатки которого составляют целые скелеты морских лилий со стеблем и кроной, такие, как общеизвестные переплетения морских лилий мезозоя, или даже только их стеблей.

Если остатки, не имеющие следов переноса, располагаются на поверхности напластования, можно считать, что организмы жили более или менее одновременно и относились к одному сообществу. Но наличие рассредоточенных остатков на разных уровнях одного слоя безусловно указывает на одновременность жизни особей и неправомочность отнесения их к одному сообществу.

Сбор остатков организмов, распределенных последовательно в толще однородного слоя, после соответствующего, указанного выше палеоэкологического анализа может дать представление о сообществе бентоса на данном месте во время накопления данного слоя. Однако, поскольку мы не имеем возможности установить полную одновременность остатков сообщества, найденных на разных участках слоя, правиль-

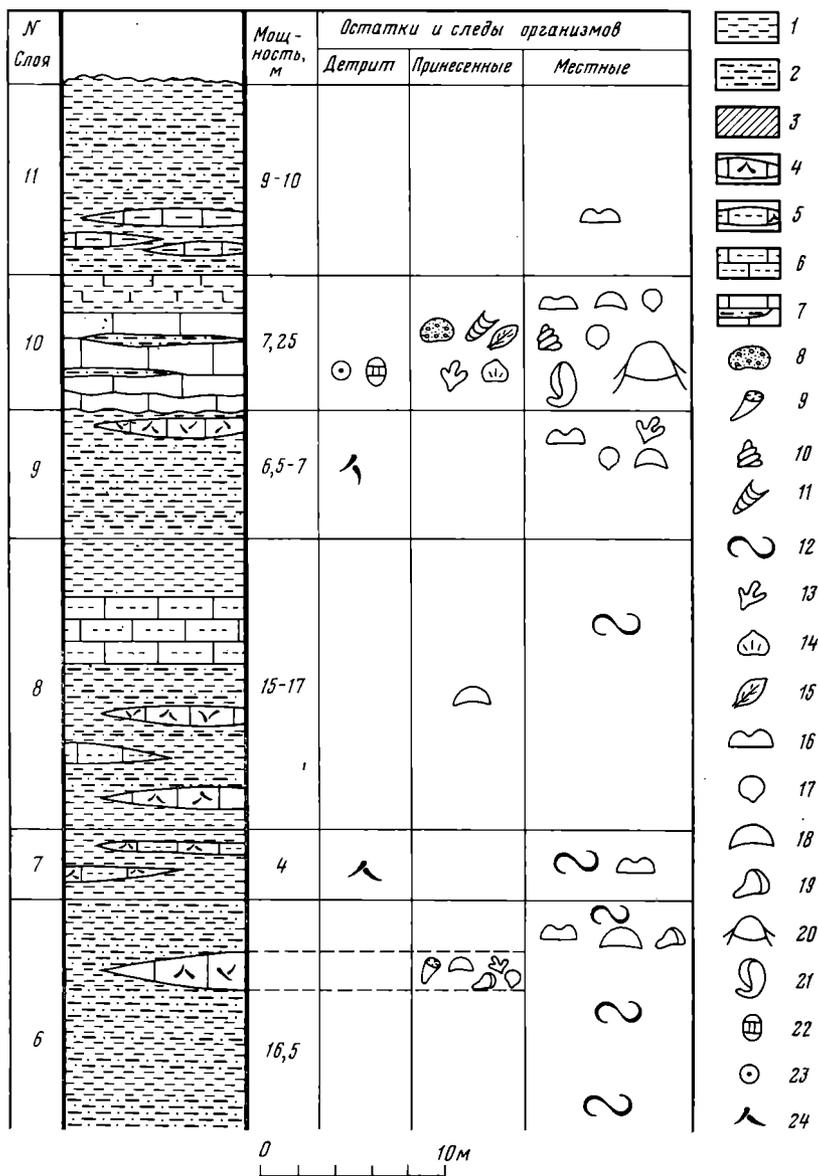


Рис. 5. Разрез силурийских отложений (S_1^1) по р. Кадый, Тува

1 – алевролиты мелкопесчаные; 2 – алевролиты глинистые; 3 – аргиллиты; 4 – детритовые известняки (линзы); 5 – детритово-алевролитовые известняки; 6 – алевритовые известняки; 7 – известняки мелкозернистые с детритом; 8 – гелиолитиды; 9 – ругозы одиночные; 10 – гастроподы; 11 – прямые наутилоидеи; 12 – следы роющих животных; 13 – мшанки ветвистые; 14 – мшанки массивные; 15 – мшанки листообразные; 16 – *Tuvaella rackovskii*; 17 – *Rhipidomella* и *Schizophoria*; 18 – *Stropheodonta* и *Leptaena*; 19 – *Stegerhynchella*; 20 – *Atrypa*; 21 – *Cyrtia* и *Pinguispirifer*; 22 – трилобиты; 23 – членики криноидей; 24 – неопределимый детрит [Иванова, Бельская, Чудинова, 1964, рис. 15]

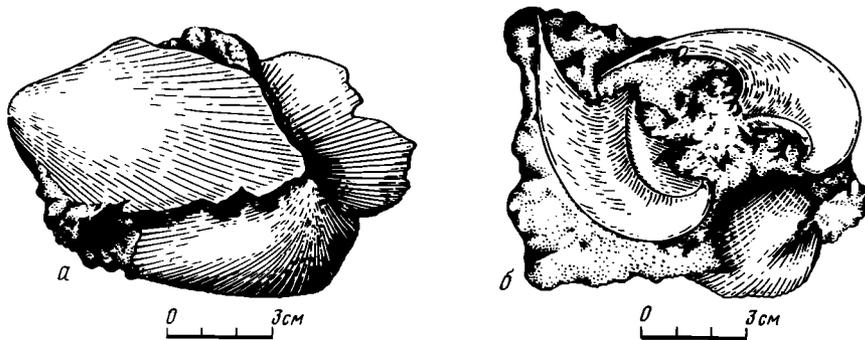


Рис. 6. Накаты изолированных и обломанных спинных (а) и брюшных (б) створок *Zdimir sibiricus* (Ržop.), образованные при перемывании осадков относительно глубоководной зоны моря. D_2^1 , Кузнецкий бассейн [по Ивановой, Бельской, Чудиновой, 1964, рис. 52]

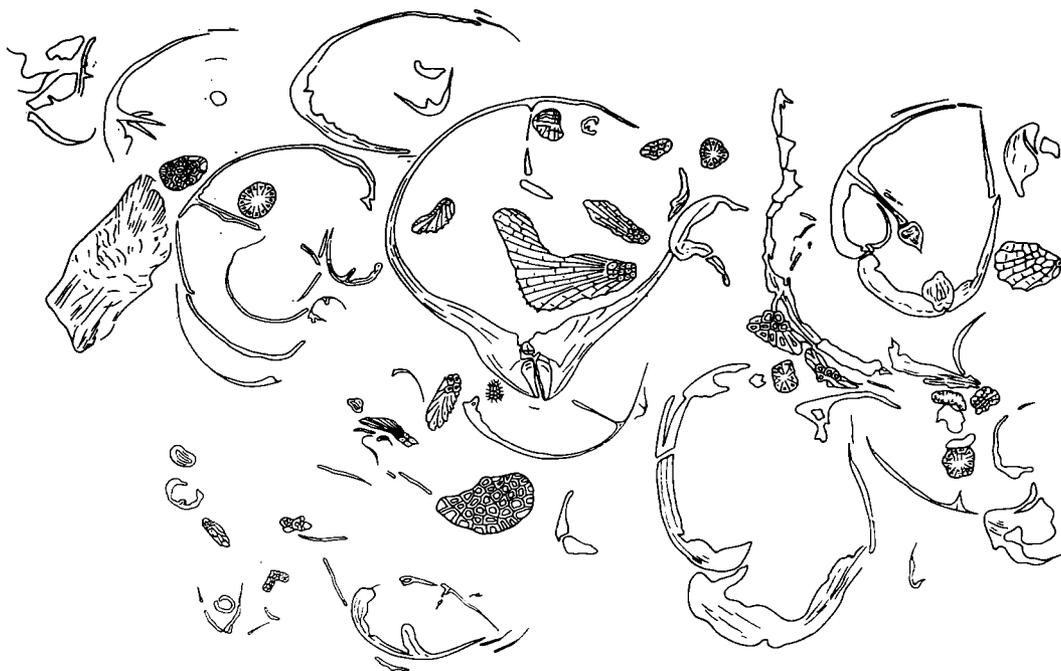


Рис. 7. Захоронение тонких раковин *Stringocephalus sibiricus* E. Ivan. почти на месте жизни и массивные, окатанные обломки табулат и ругоз, принесенные из другой зоны обитания. Отложения относительно глубоководной зоны моря. D_2^2 , Кузнецкий бассейн, с. Лебедянское [по Ивановой, 1962, рис. 6]

нее говорить не об одном сообществе, а о последовательности или серии (sege) сообществ, которым обычно в советской литературе соответствует термин "комплекс". Точнее — "фациальный комплекс организмов", поскольку он приурочен к определенным фациальным условиям формирования заключающего его осадка. При длительном сохранении одних и тех же условий, однородные осадки могли слагать не один, а пачки слоев, отвечающих времени нескольких геологических горизонтов. Приуроченные к таким слоям комплексы организмов сохраняют общий экологический состав, но у отдельных представителей могли проявляться эволюционные изменения. Одновременно с длительно существовавшими фациальными условиями на соседних

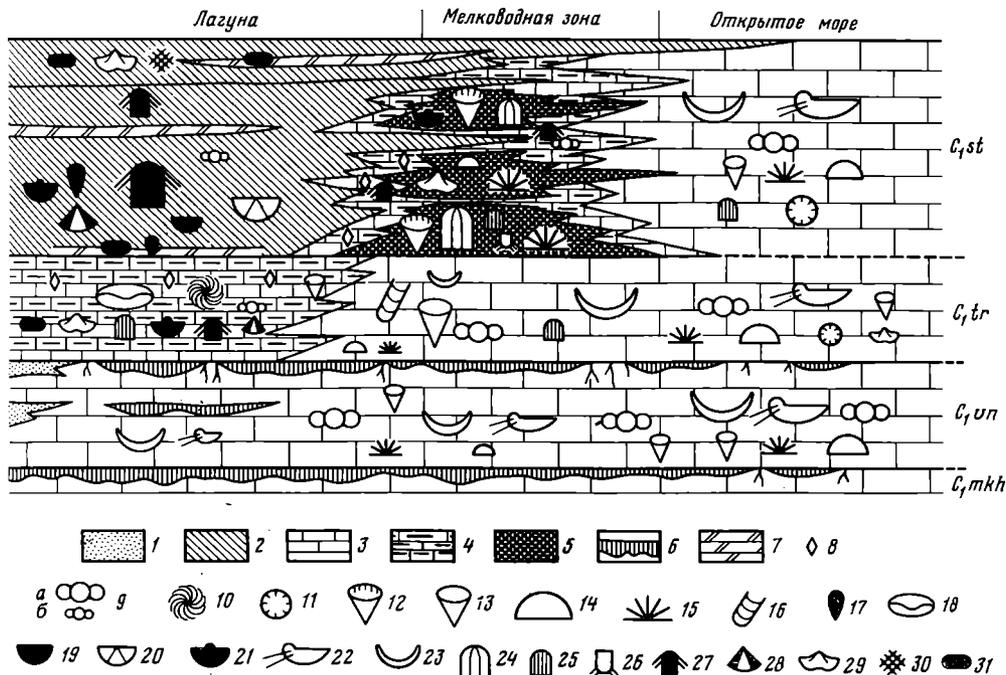


Рис. 8. Схема соотношения осадков и населения разных фациальных зон

1 — пески и алевриты; 2 — глинистые осадки; 3 — детрито-фораминиферовые осадки с *Calcifolium*; 4 — микрозернистые известковые и глинисто-известковые осадки с детритом; 5 — криноидные известковые осадки; 6 — микрозернистые известковые осадки с ризоидами стигмарий; 7 — доломитовые и глинисто-доломитовые осадки; 8 — примесь доломита в известковых осадках; 9 — фораминиферы: а — богатый комплекс, б — бедный комплекс; 10 — *Zoophycos* (*Taonurus*); 11 — хететиды; 12 — *Caninia okensis*; 13 — другие одиночные ругозы; 14 — массивно-колониальные кораллы (*Lonsdaleia*, *Corwenia*); 15 — ветвисто-колониальные кораллы (*Lithostrotion*, *Diphyphyllum*); 16 — наутиллоиды; 17 — *Lingula*; 18 — *Schizophoria resupinata*; 19 — *Schuchertella*; 20 — *Orthotetes hindi*; 21 — хонетиды; 22 — *Striatifera*; 23 — *Gigantoproductus*; 24 — *Antiquatonia hindi*; 25 — *A. khimenkovi*, *A. costata*; 26 — *Dictyooclostus*; 27 — *Eomarginifera*; 28 — "*Camarotoechia*" *pleurodon*; 29 — "*Spirifer*"; 30 — мшанки; 31 — остракоды. Размеры значков отражают относительное обилие форм; черными значками показаны наиболее эврибионтные организмы [Осипова, Геккер, Бельская, 1971, рис. 5]

участках могли возникать другие условия с присущими им другими комплексами фауны (рис. 8). И только палеоэкологический анализ может установить синхроничность разнофациальных осадков с разной фауной, как это и было сделано на каменноугольных отложениях Подмосковского бассейна [Осипова и др., 1971].

Факторы среды, отраженные в экологическом составе организмов сообщества и в характере осадка, — вот условия, которые лимитируют как ареал сообщества, так и длительность его существования. Последняя выражается в мощности однородных слоев, время отложения которых можно приблизительно рассчитать исходя из общей продолжительности данного геологического интервала и мощности его отложений в каждой геотектонической обстановке.

Экологическое освещение состава сообщества, условия его обитания, распространения и времени существования — такова должна быть экосистемная характеристика сообщества, как и любой экосистемной единицы.

Общая структура и закономерная пространственная смена сообществ морского бентоса диктуется закономерным расчленением шельфа. Давно установленная зональность шельфа — от литорали до батии — более или менее параллельная береговой линии, сформировалась в Мировом океане, очевидно, уже в начале палеозоя; мы можем выделить зоны более или менее достоверно в отложениях всех геологических

периодов фанерозоя. Поэтому и смена сообществ бентоса как бы повторяется в разные геологические периоды на разных территориях.

Задача дальнейших исследований состоит в выявлении конкретных выражений этих общих закономерностей смены сообществ бентоса, присущих отдельным регионам, открытым и полузамкнутым морям разных тектонических провинций и т.д., и своеобразия сообществ, их особенностей и закономерностей в разные геологические периоды на фоне общего эволюционного развития организмов и местных особенностей среды обитания.

ЛИТЕРАТУРА

- Бельская Т.Н.* Позднедевонское море Кузнецкой котловины; история его развития, население и осадки. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 185 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 82).
- Геккер Р.Ф.* Положения и инструкция для исследований по палеоэкологии. Л.: Сев.-зап. геол.-развед. трест ОНТИ, 1933. 40 с.
- Геккер Р.Ф.* Сопоставление разрезов восточной и западной половин Главного девонского поля и основные черты экологии его фауны и флоры. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1954, № 4, с. 75–100.
- Геккер Р.Ф.* Введение в палеоэкологию. М.: Госгеолтехиздат, 1957. 126 с.
- Геккер Р.Ф.* Следы беспозвоночных и стигмарины в морских отложениях нижнего карбона Московской синеклизы. М.: Наука, 1980. 84 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 178).
- Иванова Е.А.* Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосквонной котловины. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 152 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 21).
- Иванова Е.А.* Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря Русской платформы в связи с условиями существования. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 200 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 69).
- Иванова Е.А.* Экология и развитие брахиопод силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 150 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 88).
- Иванова Е.А.* Значение изучения экологии для биосистематики, познания эволюции органического мира и биосферы. — В кн.: Современное состояние и основные направления изучения брахиопод. М.: ВИНТИ, 1981, т. 2. с. 2–39. Ротапринт.
- Иванова Е.А., Бельская Т.Н., Чудинова И.И.* Условия обитания морской фауны силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов. М.: Наука, 1964. 226 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 102).
- Максимова С.В., Осипова А.И.* Опыт палеоэкологического исследования верхнепалеозойских терригенных толщ Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 148 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 30).
- Марковский Б.П.* Методы биофациального анализа. М.: Недра, 1966. 271 с.
- Невесская Л.А.* Принципы экологической классификации современного бентоса и возможности их приложения для интерпретации ископаемых сообществ. — В кн.: Современное состояние и основные направления изучения брахиопод, М.: ВИНТИ, 1981, т. 2, с. 40–65. Ротапринт.
- Одум Ю.* Основы экологии/Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Осипова А.И., Геккер Р.Ф., Бельская Т.Н.* Закономерности распространения и смены фауны в позднедевонском и раннеамюрском эпиконтинентальных морях Русской платформы. — В кн.: Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1971, с. 279–293. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 130).
- Approaches to paleoecology/Eds. F. Imbrie, N. Newell. N.Y.; L.: John Wiley and Sons, 1964. 432 p.
- Bosence D.W.J.* Live and dead faunas from coralline algal gravels, Co. Galway. — Palaeontology, 1979, vol. 22, N 2, p. 449–478.
- Fürsich F.T.* The influence of faunal condensation and mixing on the preservation of fossil benthic communities. — Lethaia, 1978, vol. 11, N 3, p. 243–250.
- Hickey D.R., Younker L.J.* Structure and composition of a Pennsylvanian benthic community. — J. Paleontol., 1981, vol. 55, N 1, p. 1–12.
- Kauffman E.G., Scott R.W.* Basic concepts of community ecology and paleoecology. — In: Structure and classification of paleocommunities. Stroudsburg, 1976, p. 1–28.
- Parker R.H.* Classification of communities based on geomorphology and energy levels in the ecosystem. — In: Structure and classification of paleocommunities, Stroudsburg, 1976, p. 67–68.
- Stanton R.J., jun.* Relationship of fossil communities to original communities of living organisms. — In: Structure and classification of paleocommunities, Stroudsburg, 1976, p. 107–112.
- Structure and classification of paleocommunities/Eds. R.W. Scott, R.R. West. Stroudsburg: Dowden, Hutchinson and Ross, 1976, 291 p.
- Treatise on marine ecology and paleoecology. Vol. 2. Paleoecology/Ed. H.S. Ladd. — Mem. Geol. Soc. Amer., 1957, N 67. X + 1077 p.
- Valentine J.W.* Evolutionary paleoecology of the marine biosphere. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall, Inc., 1973. 511 p.
- Walker R.R.* Trophic analysis: a method for studying the function of ancient communities. — J. Paleontol., 1972, vol. 46, N 1, p. 82–93.
- West R.R.* Comparison of seven lingulid com-

munities. — In: Structure and classification of paleocommunities. Stroudsburg, 1976, p. 171–192.

Ziegler A.M. Silurian marine communities and their environmental significance. — Nature, 1965, vol. 207, N 4994, p. 270–272.

Ziegler A.M., Cocks L.R.M., Bambach R.K.

The composition and structure of Lower Silurian marine communities. — Lethaia, 1968, vol. 1, N 1, p. 1–27.

Ziegler A.M., Walker R.R., Anderson E.F., et al. Principles of benthic community analysis. — Sedimenta IV. University of Miami, Comparative sedimentology labor. Miami, 1974. 181 p.

УДК 56.074.6:551

М.А. ФЕДОНКИН

ЭКОЛОГИЯ ДОКЕМБРИЙСКИХ METAZOA БЕЛОМОРСКОЙ БИОТЫ

До недавних пор палеонтологическая летопись Metazoa начиналась с кембрия. Возможность находок многоклеточных животных в докембрии казалась невероятной, и, может быть, поэтому первые найденные остатки докембрийских Metazoa сочли кембрийскими [Gürich, 1930, 1933; Sprigg, 1947, 1949]; лишь позже был доказан их более древний возраст. Последующие открытия новых местонахождений докембрийской фауны все отчетливее показывали, что Metazoa появились значительно раньше начала кембрийского периода. Постепенно вырисовывалось "биологическое лицо" венда — одного из самых своеобразных периодов в истории Земли, непосредственно предшествовавшего кембрию [Sokolov, 1973; Соколов, 1976].

Вендская фауна фактически является первой страницей в палеонтологической летописи многоклеточных животных. Вполне вероятно, что в ближайшие годы нам удастся обнаружить достоверные остатки Metazoa также в довендских отложениях. Однако, судя по тому что в венде и кембрии появилось две трети из 90 классов морских многоклеточных животных [Sepkoski, 1981], вряд ли следует ожидать очень глубоких корней метазоа в докембрии. По-видимому, вендская радиация метазоа действительно была одной из самых ранних.

Однако не только это вызывает огромный интерес к фауне венда. В отличие от скелетных беспозвоночных при изучении остатков бесскелетной фауны в виде отпечатков мягких тканей и органов есть возможность более широкого применения методов сравнительной анатомии. Кроме того, очень важным представляется то, что вендские бесскелетные животные, будучи погребенными под слоем осадка, имели приблизительно равные шансы сохраниться в ископаемом состоянии. В фанерозое скелетные организмы обладали в этом отношении несравненным преимуществом перед бесскелетными, хотя возможность сохранности бесскелетных определяется не только свойствами тканей, но в значительной степени экологией организмов и особенностями тафономии. Большой интерес проявляют к вендской фауне также и геологи-стратиграфы в связи с реальной возможностью использовать ее для расчленения и корреляции отложений верхнего докембрия. Первые шаги в этом направлении уже сделаны, и есть реальная возможность расширить хронологический диапазон применения классического палеозоологического метода биостратиграфии почти на 100 млн. лет [Соколов, 1976, 1980; Федонкин, 1978, 1981a].

Остатки докембрийских многоклеточных животных известны сейчас более чем из 20 мест на пяти континентах, однако крупных местонахождений пока немного. Наиболее представительными из них за пределами СССР являются районы Эдиакары в Южной Австралии [Sprigg, 1947, 1949; Glaessner, Wade, 1966], Намибия в Африке [Gürich, 1930, 1933; Germs, 1972, 1974] и юго-восточная часть о-ва Ньюфаундленд [Anderson, Misra, 1968].

В течение последнего десятилетия в СССР были открыты очень крупные местонахождения древнейших метазоа, в частности в Подольском Приднестровье, юго-восточном

Беломорье и недавно в Якутии, на Оленекском поднятии. Материалы, собранные в этих местонахождениях (основная часть их хранится и изучается в Палеонтологическом институте АН СССР), уже сейчас превышают по количеству и разнообразию все, что обнаружено в мире из остатков докембрийской фауны.

Наиболее интересным и перспективным регионом для постановки различных исследований, связанных с докембрийскими беспозвоночными, является юго-восточное Беломорье. Здесь открыто крупнейшее в СССР и в мире местонахождение вендской бесскелетной фауны на Зимнем берегу Белого моря [Федонкин, 1978, 1980, 1981а, б]. Однако и менее крупные местонахождения этого региона, такие, как на р. Сюзьме на Летнем берегу [Келлер и др., 1974; Келлер, Федонкин, 1976; Федонкин, 1976, 1981а] или в устье р. Лямцы на Онежском полуострове, а также участвовавшие находки в ядрах скважин [Соколов, 1972; Станковский и др., 1981] существенно дополняют данные о составе беломорской биоты венда, о стратиграфическом диапазоне распространения фауны и о спектре фаций, в котором встречаются эти необычные окаменелости.

Стратиграфия вендских отложений юго-восточного Беломорья с различной степенью детальности уже описывалась в ряде работ [Кальберг, 1940; Зоричева, 1956, 1963; Келлер, 1976; Станковский и др., 1977, 1981; Федонкин, 1978, 1981а; и др.]. Поэтому здесь мы ограничимся лишь краткой их характеристикой.

Алевролитово-аргиллитовые толщи венда суммарной мощностью более 1000 м в юго-восточном Беломорье залегают с глубоким размывом и несогласием на более древних осадочных толщах или непосредственно на кристаллическом фундаменте. Вендские отложения здесь образуют единый трансгрессивно-регрессивный цикл осадконакопления. Выделяются (снизу вверх) нятеневская и усть-пинежская свиты, составляющие редкинский горизонт, и любимская и решминская свиты, относящиеся к котлинскому горизонту венда. Более древние вулканогенно-осадочные и грубообломочные толщи соловьинской и ненюкской свит условно считают рифейскими, хотя не исключена возможность их корреляции с вильчанскими и волюнскими отложениями нижнего венда Вольно-Подолья [Стратиграфия. . . , 1979].

Для отложений редкинского горизонта характерно резкое преобладание глинистых разностей пород при подчиненном объеме алевролитов и песчаников. В базальной части залегают пачка конгломератов и песчаников. Окраска пород в основном зеленовато-серая с редкими шоколадно-коричневыми прослоями. Характерные пачки туфогенных монтмориллонитовых пород в составе усть-пинежской свиты дают возможность коррелировать ее на широких площадях. Отложения котлинского горизонта представлены преимущественно красноцветными терригенными отложениями (глины, алевролиты, песчаники), лишь в нижней части присутствуют зеленоцветные и пестроцветные разности.

В редкинском горизонте (усть-пинежская свита) встречено огромное количество остатков бесскелетной фауны и разнообразных следов жизнедеятельности бентосных беспозвоночных. Основная масса окаменелостей происходит из естественных обнажений на Зимнем берегу Белого моря и на Онежском полуострове (Летний берег, Лямца).

Исследование обнажений по берегам Белого моря показало существенную зависимость состава фаунистических ассоциаций от характера отложений, т.е. от фаций. Наиболее бедные ассоциации окаменелостей характерны для существенно глинистых толщ. Минимально количество окаменелостей в пелитовых темноцветных разностях пород, которые накапливались в относительно глубоководных условиях эниплатформенного моря, вероятно, ниже уровня воздействия штормовых волн. В таких толщах изредка встречаются однообразные следы *Palaeorascichnus* и мелкие седентарные формы медузоидного облика. Большое количество дисперсного органического вещества (скорее всего растительного происхождения), которое влияет даже на окраску породы, свидетельствует о том, что оно лишь в незначительной степени утилизировалось бентосом и пелагическими организмами.

Иная картина предстает перед нами, когда мы исследуем существенно глинистые, но относительно мелководные толщи с признаками подводного размыва и течений. В самих глинах, которые растрескиваются и рассыпаются в мелкую крошку или раз-

мокают под действием поверхностных и грунтовых вод, очень трудно обнаружить остатки бесскелетных или следы их жизнедеятельности. Но размачивание глин в дистиллированной воде иногда позволяет выделять из них тонкие палочковидные образования, сложенные более крупными алевритовыми частицами. Эти образования скорее всего являются фрагментами тонких ходов илоедов. В сухих плотных глинах относительно мелководного происхождения довольно часто встречаются тонкие пиритизированные ходы. Пирит, вероятно, развивался по органическому веществу, которым было обогащено заполнение норки (слизь, фекальный материал). Наибольшее число окаменелостей встречается на подошве алевритовых прослоев или маломощных линз, поскольку более плотный алевролит играет роль скульптурного материала. Как правило, это редкие пелагические организмы (медузы, мелкие членистоногие) и разнообразные следы жизнедеятельности. По мере усиления мелководности (что выражается в укрупнении зернистости осадка, уменьшении сортировки зерен и в характерных текстурах) в фаунистических ассоциациях все большую роль начинают играть крупные седентарные формы. Однако наиболее характерной особенностью этой зоны можно считать специфический облик ихноценоза.

Третий тип алевропелитовых толщ, характерный для усть-пинежской свиты юго-восточного Беломорья, представлен наиболее четко в нижней части обнажения по Зимнему берегу между ручьями Медвежий и Еловый, в 5 км к северу от Зимнегорского маяка [Федонкин, 1978, 1981, а, б]. Здесь в основании обнажения залегает пачка тончайшего переслаивания светлых зеленовато-серых глин и алевролитов (слой 1). Это наиболее "продуктивная" пачка местонахождения, изобилующая разнообразными отпечатками и следами жизнедеятельности бесскелетных организмов. Здесь обнаружено около 20 видов бесскелетных Metazoa и восемь форм следов, которые относятся к группам *Pascichnia* и *Repichnia*. Текстурные особенности пород свидетельствуют об относительно спокойном гидродинамическом режиме, при котором накапливалась эта алевропелитовая толща, поэтому вполне вероятно предположение, что изобилие отпечатков пелагических и седентарных бесскелетных отражает высокую плотность популяций и высокую биомассу беспозвоночных в этой зоне морского бассейна. Однако следует отметить также и другой аспект: толщи частого переслаивания тонкозернистых пород различного гранулометрического состава, как правило, сохраняют значительно больше отпечатков и следов по сравнению с гомогенными, неслоистыми отложениями. На плоскостях напластования, разделяющих прослой разного гранулометрического состава, запечатлеваются подчас тончайшие детали строения бесскелетных, причем "разрешающая способность" определяется размером зерна породы, в которой сохранился слепок или отпечаток животного. Эти же толщи наиболее благоприятны для фоссилизации следов жизнедеятельности. А если учесть, что подавляющее большинство вендских следов жизнедеятельности субгоризонтальны и не проникают в осадок на значительную глубину, то становится понятным, что именно толщи тонкого переслаивания, которые накапливались в относительно мелководных условиях, наиболее продуктивны и перспективны для поисков остатков бесскелетной фауны и ископаемых следов жизнедеятельности.

Мелководные существенно песчаные отложения, которые накапливались, по-видимому, в условиях высокой гидродинамической активности верхней сублиторали, представлены в верхней пачке разреза венда на Зимнем берегу (слой 11). Они содержат максимальное количество следов жизнедеятельности группы *Domichnia* и несколько форм из групп *Pascichnia* и *Repichnia*. Навысшая плотность популяций бентосных животных в этой зоне определяется не только плотностью норок *Domichnia* и других следов жизнедеятельности, но и большим количеством отпечатков бесскелетных животных. Однако последние представлены в основном пелагическими формами, которые могли переноситься на значительные расстояния. Крайне мелководье обычно служит ловушкой, в которую штормами и приливной волной приносятся остатки погибших и живые организмы, обитавшие в самых разных зонах морского бассейна. Конечно, в течение длительного переноса мягкие ткани организмов могут подвергаться бакте-

риальному разложению, механическим повреждениям, уничтожаться трупоедами. Судя по тому, что практически все отпечатки бесскелетных прекрасно сохранились, перенос не был длительным, так как большая часть организмов обитала в мелководье.

Надо заметить, что обширное эпиплатформенное море редкинского времени покрывало значительную часть Русской платформы, вплоть до ее южных окраин. Оно отличалось мелководными спокойными условиями накопления осадков. О беспрепятственной фаунистической связи севера и юга в это время свидетельствуют некоторые формы бесскелетной фауны (*Ediacaria*, *Dickinsonia*, *Tribrachidium*, *Pteridium* и другие), известные в венде юго-восточного Беломорья и обнаруженные автором в Подольском Приднестровье в основании валдайской серии [Федонкин, 1981 а].

Как и в других местонахождениях мира, вендская фауна Беломорской биоты представлена исключительно бесскелетными организмами. Какие-либо проявления минеральной скелетизации пока не обнаружены, хотя, судя по находкам сабеллидитид, примитивных членистоногих и хитиноидных сколекодонторморфных фрагментов в отложениях редкинского горизонта [Келлер, Федонкин, 1976; Соколов, 1977; Федонкин, 1981 а]; у некоторых вендских метазоа уже имелся скелет на склеропротеиновой основе.

Поразительной особенностью вендской фауны является гигантизм, который прежде всего проявляется в наиболее примитивных группах кишечнополостных, плоских червей, по-видимому, близких к турбелляриям, а также в группе петалонам, систематическое положение которой пока неясно. Некоторые медузовидные формы достигают в диаметре 30—40 см, а перистовидные колонии седентарных кишечнополостных могут иметь длину до метра.

Вендскую фауну в целом характеризует высокая морфологическая дифференциация, отражающая происшедшую ранее диверсификацию основных стволов метазоа. Среди представителей Беломорской биоты описаны разнообразные кишечнополостные, плоские черви, аннелиды, членистоногие, возможно, погонофоры, а также ряд специфических форм, систематическое положение которых пока остается неопределенным. Не исключено присутствие в вендских бентосных сообществах моллюсков — на это могут указывать некоторые следы ползания и выедания осадка, весьма напоминающие следы современных гастропод. Однако при значительной дифференциации вендских метазоа на уровне таксонов высокого ранга крайне бедным выглядит видовое разнообразие: в большинстве роды являются монотипическими. Лишь немногие роды наиболее примитивных кишечнополостных и плоских червей демонстрируют некоторое видовое разнообразие.

В составе вендской фауны Беломорья мы видим все основные экологические группы: сидячий и вагильный бентос, нектон, планктон и плейстон. Сидячий бентос представлен в основном разнообразными кишечнополостными, среди которых резко доминируют чашевидные или плоскоконические формы, подобные *Cyclomedusa* или *Ediacaria*. Эти организмы, обладавшие мощной мезоглеей, вряд ли были способны к активному хищничеству, как большинство современных кишечнополостных. Мы даже не знаем, имели они стрекательные клетки или нет. Вполне вероятно, способность к стреканию является относительно поздней инновацией *Radialia*, поскольку ничего подобного мы не наблюдаем ни у гребневиков, ни у представителей *Bilateria*. Первые достоверные следы активного хищничества седентарных кишечнополостных (их жертвами были трилобиты) известны пока лишь из нижнего кембрия [Alpert, Moore, 1975]. Плоскоконические полипы вендского моря просто лежали на илистом дне или прикреплялись с помощью короткого стебля (ножки), который неглубоко внедрялся в грунт. Эти организмы были сестонофагами. Они пассивно собирали на обширной оральной поверхности взвешенные в воде органические частицы, которые затем перемещались к центральному ротовому отверстию. Многие из организмов демонстрируют различные способы бесполого размножения, в частности продольное деление, почкование и столоничное размножение. Эта группа животных, широко распространенных в вендских отложениях мира, по-видимому, представляет собой особый класс кишечнополостных, вымерший в венде или в кембрии.

Популяции седентарных плоскоконических или чашевидных форм иногда достигали очень высокой плотности. Возможно, поэтому остатки именно этих организмов составляют основную массу в коллекциях вендских метазоа. Однако причина резкого преобладания кишечнополостных не только в высокой численности одиночных полипов в бентических сообществах вендского моря, но и в том, что эти организмы в прижизненном положении существенно нарушали текстуру грунта в приповерхностной зоне дна, и это фиксировалось в процессе литификации осадка. Кроме того, многие кишечнополостные, и прежде всего седентарные плоскоконические формы, имели очень крупные размеры, что тоже создавало большую вероятность запечатлеться в осадке по сравнению с мелкими формами.

Значительную долю среди прикрепленных организмов вендского моря составляли разнообразные перистые формы: колониальные кишечнополостные и петалонамы. Колониальные кишечнополостные прикреплялись ко дну с помощью прикрепительных дисков (*Charnia*, *Charniodiscus* и др.) или внедрялись в осадок базальной частью главного осевого полипа, которая имела колбасовидную или эллипсоидальную форму, как у ныне живущих морских червей *Pennatularia* (*Octocorallia*). Однако у нас нет полной уверенности в том, что указанные колонии действительно относятся к восьмилучевым кораллам, поскольку структура отдельного полипа неизвестна, а перистая форма колонии — явление чрезвычайно распространенное у кишечнополостных, в том числе и у гидроидных полипов. Интересно, что ни в одной колонии вендских кишечнополостных пока не отмечалось полиморфизма полипов, который свидетельствовал бы об их функциональной дифференциации.

Резкое преобладание кишечнополостных (полипов и медуз) в ассоциациях вендской фауны — интереснейшее явление, которое можно считать уникальным для палеонтологической летописи в целом. В качестве возможных причин этого явления можно предположить следующие. Крупные размеры многих особей и колоний кишечнополостных увеличивали вероятность их запечатлевания в осадке. Свойство стрекательных клеток сохранять свою функцию некоторое время после гибели организма защищало трупы от падальщиков. Последние довольствовались другими организмами и тем самым создавали диспропорцию в количественном отношении кишечнополостных и других групп метазоа.

Все ныне живущие кишечнополостные — хищники. Их докембрийские предки, особенно крупные седентарные формы, вероятно, также замыкали пищевые цепи, которые в венде вряд ли были длинными. Вендские хищники, по-видимому, были микрофагами, поэтому реакцией возможных жертв могло стать увеличение размеров тела. Однако гигантизм вендских кишечнополостных и некоторых других примитивных групп Metazoa можно истолковать и иначе. Известно, что ныне живущие кишечнополостные и представители других групп беспозвоночных имеют в тканях симбиотические водоросли, участвующие в кислородном обмене, а у некоторых форм покрывающие часть потребностей в пище. Возможно, что этот тип симбиоза является одним из наиболее древних и в венде был распространен значительно шире, чем ныне. Если это так, то широкая плоская форма, свойственная многим вендским Metazoa, обитавшим в мелководье, способствовала собиранию наибольшего количества света, который необходим для интенсивного метаболизма симбиотических водорослей. Так или иначе, но пока среди остатков вендских метазоа мы не знаем ни одного отпечатка поврежденного тела со следами деятельности хищника или трупоеда. Наконец, редкость инфауны в бентических сообществах венда способствовала тому, что погребенные организмы и структуры, образованные ими в осадке (слепки, отпечатки), оставались ненарушенными. Все перечисленные обстоятельства могли способствовать преимущественному захоронению и сохранности кишечнополостных. Поэтому не исключается возможность некоторого (может быть, и существенного!) завышения доли Radialia в ассоциациях ископаемой фауны по сравнению с реальной ситуацией, которая существовала в вендских морях.

Что касается петалонам, то их образ жизни и характер питания пока не вполне ясны.

Загнутость сегментов в сторону зоны роста у птеридинийд может свидетельствовать об анизотропии среды в направлении оси перистовидного тела. В обнажении усть-пинежской свиты венда по р. Сюзьме на Летнем берегу Белого моря обнаружено несколько образцов с концентрическими следами волочения тела птеридиниума по мягкому субстрату [Федонкин, 1976]. Эти следы могут указывать на то, что один конец тела был закреплен. В маломощном слое песчаника в том же местонахождении обнаружен один экземпляр Pteridinium в вертикальном положении, которое, по-видимому, было прижизненным [Федонкин, 1981a, табл. XXIX, фиг. 2]. Возможно, птеридиниды были секонофагами, и борозды между сегментами служили им в качестве питающих желобков, по которым уловленная из воды органическая взвесь перемещалась к осевой зоне, где располагались ротовые отверстия.

Интересно, что среди достаточно разнообразных вендских метазоа лишь кишечнополостные и петалонамы, т.е. наиболее примитивные группы, вели прикрепленный образ жизни. Единственным возможным исключением могли быть организмы, которые оставляли тонкие сужающиеся книзу наклонные норки (Skolithos), обнаруженные в крайне мелководных красноцветных отложениях верхней части разреза венда на Зимнем берегу Белого моря. Кажется более вероятным, что эти норки были оставлены червеобразными организмами, возможно, целоматами, однако это не очевидно. Известно, что даже кишечнополостные, например морские перья и некоторые актинии, способны довольно глубоко внедряться в мягкий грунт. Наклон норок Skolithos в одну сторону свидетельствует о реакции животных на движение воды, имеющее одно преобладающее направление. Характер слоистости и текстура песчаника позволяют говорить о высокой подвижности воды. Преобладание примитивных организмов в составе сессильного бентоса венда косвенно подтверждает идею о том, что седентарность у большинства групп метазоа является в торичной, приобретенной.

Существенную дополнительную информацию о вендском бентосе дает изучение следов жизнедеятельности беспозвоночных. По следам мы можем судить о способах передвижения, характере питания, некоторых особенностях поведения и морфологии животных. Исследование ископаемых следов предоставляет нам массу данных и об абиотических факторах среды.

Наиболее представительны и разнообразны ихнологических спектрах венда юго-восточного Беломорья следы группы Pascichnia. Их обычно отличают сложные траектории перемещения, систематически повторяемые однотипные движения и интенсивная переработка осадка по горизонтали. Как правило, животное не пересекало свой собственный след. К этой группе относятся следы в виде тесно меандрирующих приповерхностных норок, следов перемещения животных по поверхности осадка, которые также имеют меандрическую или синусоидальную форму. Судя по морфологии следов, они были оставлены различными организмами, которые использовали одну и ту же поведенческую программу — меандрирование. В толще осадка некоторые вендские животные передвигались с помощью перистальтических изменений формы тела, как ныне живущие немуртины, аннелиды и сипункулиды: они пропускали через пищеварительный тракт осадок, богатый органическим веществом или микроорганизмами.

Довольно часто встречаются цепочки фекальных пеллет Neonefites, которые свидетельствуют о том, что некоторые животные были грунтоедомы и заглатывали осадок.

Однако многие следы говорят о том, что некоторые животные не питались безвыборочно, а поглощали мелкие пищевые частицы или тонкозернистые илистые частицы, отбор которых мог происходить при помощи радулы или иных органов. Мелкие частицы, имеющие относительно большую поверхность аккумуляции органического вещества, оказываются энергетически выгодными для использования в пищу [Hickman, 1981]. Этот достаточно примитивный тип питания был характерен для тех вендских организмов, которые перемещались по поверхности осадка с помощью волн перистальтики, проходящих по вентральной части тела, как у ныне живущих планарий, хитонов и гастропод. Однако мы не можем с полной уверенностью думать, что это действительно были планарии или моллюски — однозначное систематическое соответствие здесь

исключается. Тем не менее можно утверждать, что среди вагильного бентоса вендского моря были высокоорганизованные формы беспозвоночных, близкие к аннелидам и моллюскам; все они были микрофагами.

Интересно, что следы группы *Pascichnia* в вендских ихноценозах не показывают очень строгой приуроченности к относительно глубоководным фациям. Некоторые из них мы встречаем в крайне мелководных отложениях, накапливавшихся в условиях высокой подвижности воды. Но именно здесь в тех случаях, когда на дне в небольших углублениях накапливался более тонкий осадок, животные активно выедали эти участки, обогащенные органическим детритом.

Значительно меньшую долю в ихнологических спектрах вендского моря составляют следы группы *Domichnia*. Однако низкое таксономическое разнообразие следов жизнедеятельности этого типа подчас компенсируется весьма высокой численностью, особенно в самых мелководных фациях: например тонкие наклонные норки *Skolithos* иногда встречаются в количестве до 20—30 на квадратный дециметр.

Следы группы *Repichnia* представляют в основном разнообразные способы перистальтического ползания. Следы ползания при помощи волнообразных изгибов тела или перемещения с участием придатков чрезвычайно редки. Перистальтический способ перемещения многоклеточных животных, по-видимому, одни из наиболее примитивных и древних. Среди разнообразных следов передвижения до сих пор не обнаружено форм, которые можно было бы интерпретировать как следы членистоногих. Артроподы, обнаруженные в венде к настоящему времени, обитали в пелагиали. Активная колонизация морского дна членистоногими началась позже, в начале кембрия [Федонкин, 1981а]. Возможно, что у некоторых вендских проартропод конечности еще не сформировались настолько, чтобы можно было использовать их для передвижения по дну.

Среди форм, которые можно было бы отнести к нектону, широко представлены разнообразные плоские черви. Среди них есть настоящие довольно крупные турбеллярии и гигантские листовидные сегментированные организмы семейства *Dickinsoniidae*. Последние, вероятно, активно плавали с помощью ундуляции краевых частей тела, а не ползали по дну. У нас пока нет данных, которые могли бы пролить свет на характер питания дикинсонид. О крайней примитивности этой группы билатеральных животных может говорить несовершенство их сегментации, примитивность распределительной системы и, вероятно, диффузный характер дыхания, о чем может свидетельствовать резкая ребристость дорсальной стороны, увеличивающая поверхность последней чуть ли не в два раза, и незначительная толщина этих организмов.

Подвижными пелагическими формами могли быть и разнообразные артикулята, близкие к аннелидам. Мелкие размеры одних и многочисленные придатки у других позволяли им держаться в толще воды. В то же время уплощенная форма тела многих артикулят заставляет думать, что они вели придонный образ жизни и использовали пищевые ресурсы поверхности дна, в первую очередь водорослевые и бактериальные маты.

Наиболее богатой и разнообразной группой пелагических животных Беломорской биоты венда были, конечно, кишечнополостные. Интересно, что многие представители этого типа, судя по их симметрии, уже в венде не имели в своем развитии полипоидной стадии. Это относится, в частности, к некоторым медузам с характерной трехлучевой симметрией, которые близки по организации к сцифоидным (*Alqumares* и др.). Однако характер симметрии, устойчивый у некоторых вендских форм, который в норме не встречается у современных *Radialia*, показывает, что мы имеем дело с совершенно особой группой кишечнополостных.

Достаточно разнообразно были представлены кишечнополостные и в плейстоцене вендского моря. В усть-пинежской свите Зимнего берега найдены тончайшие отпечатки *Ovatoscutum concentricum* Glaessner et Wade, которые интерпретируются как плоские билатерально-симметричные пневматофоры, близкие к подобным пневматофорам ныне живущих *Porpita*. Возможно, что к хондрофорам относится найденная там же *Eoporpita medusa* Wade. Сходство этих форм, обитавших в поверхностном слое воды, с современ-

ными хондрофорами, занимающими ту же экологическую нишу, весьма специфично. Можно предполагать, что хондрофоры еще в докембрии освоили поверхность моря как местообитание, богатое пищевыми ресурсами, и адаптировались к нему. Конкуренция и хищничество резко сократили разнообразие и численность этой группы в палеозое, но некоторые представители хондрофор (*Veella*, *Porpita*) сохраняют свое значение и в плейстоне современных морей.

Завершая экологическую характеристику докембрийских метазоа Беломорской биоты, хочется отметить, что она наиболее типично представляет животный мир вендского периода. Многие формы, обнаруженные в венде юго-восточного Беломорья, встречаются частью в западном полушарии, частью в восточном, но наибольшее количество общих видов венд русского севера имеет с Эдиакарской биотой Южной Австралии [Glaessner, Wade, 1966]. Этот факт стимулирует размышления по поводу фаунистических связей в докембрии, характера миграции беспозвоночных и палеогеографии океана и материков в докембрии. Проблемы эти находятся вне поля рассмотрения данной работы, но хотелось бы отметить следующее. Постгляциальная трансгрессия, приведшая к образованию гигантских эпиплатформенных морей, тем самым резко сократила площадь суши, которая могла бы служить барьером на пути распространения фауны [Чумаков, 1978; Harland, 1981]. Потепление, последовавшее за эпохой лапландского оледенения, выровнило климатическую дифференциацию на планете, что также способствовало беспрепятственной миграции фауны. После катастрофических событий лапландского оледенения (возможно, самого крупного в истории Земли), когда наверняка происходили массовое вымирание одних и быстрая эволюция других, пока неизвестных нам групп метазоа, наступила эпоха бурного расцвета, роста численности и разнообразия беспозвоночных, эпоха расселения метазоа по планете. Многие вендские метазоа, которые встречаются в широком стратиграфическом диапазоне и практически всесветно, указывают на развитие такого явления, как космополитизм. Высокая численность и космополитизм, по мнению А. Буко [1979], определено коррелируются с замедлением темпов филетической эволюции. Вендская фауна Беломорской биоты, по-видимому, отражает именно эту фазу в докембрийской истории многоклеточных.

ЛИТЕРАТУРА

- Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М.: Мир, 1979. 320 с.
- Зоричева А.И. К стратиграфии палеозойских отложений севера Русской платформы. — В кн.: Материалы по геологии европейской территории СССР. Н.с. Л.: Геосеолтехиздат, 1956, вып. 14, с. 153—168.
- Зоричева А.И. Север Русской платформы. — В кн.: Геология СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1963, т. II, ч. 1, с. 79.
- Кальберг Э.А. Геологическое описание Онежского полуострова. — Тр. Севгеолупр., 1940, вып. 5. 62 с.
- Келлер Б.М. Бесскелетные животные докембрия и их стратиграфическое значение. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976, № 8, с. 68—77.
- Келлер Б.М., Меннер В.В., Степанов В.А., Чумаков Н.М. Новые находки Metazoa в вендомии Русской платформы. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1974, № 12, с. 130—134.
- Келлер Б.М., Федонкин М.А. Новые находки окаменелостей в валдайской серии докембрия по р. Сюзьме. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976, № 3, с. 38—44.
- Соколов Б.С. Вендский этап в истории Земли. — В кн.: Палеонтология: Междунар. геол. конгр., XXIV сес. Докл. сов. геологов. Пробл. 7. М.: Наука, 1972, с. 114—124.
- Соколов Б.С. Metazoa докембрия и вендокембрийский рубеж. — Палеонтол. журн., 1976, № 1, с. 3—18.
- Соколов Б.С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации. В кн.: 250 лет Академии наук СССР. М.: Наука, 1977, с. 423—444.
- Соколов Б.С. Вендская система: предкембрийская геобиологическая среда. — В кн.: Палеонтология. Стратиграфия: Междунар. геол. конгр., XXVI сес. Докл. сов. геологов. М.: Наука, 1980, с. 9—21.
- Станковский А.Ф., Веричев Е.М., Константинов Ю.Г. и др. Первая находка эффузивов среди редкинских отложений венда на севере Русской платформы. — Докл. АН СССР, 1977, т. 243, № 3, с. 661—664.
- Станковский А.Ф., Веричев Е.М., Гриб В.П., Добейко И.П. Венд юго-восточного Беломорья. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1981, № 2, с. 78—87.
- Стратиграфия верхнекембрийских и кем-

брийских отложений запада Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1979. 236 с.

Федонкин М.А. Следы многоклеточных из валдайской серии. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976, № 4, с. 129–132.

Федонкин М.А. Новое местонахождение бескелетных Metazoa в венде Зимнего берега. — Докл. АН СССР, 1978, т. 239, № 6, с. 1423–1426.

Федонкин М.А. Новые представители докембрийских кишечнополостных на севере Русской платформы. — Палеонтол. журн., 1980а, № 2, с. 7–15.

Федонкин М.А. Вендская фауна севера Русской платформы. — В кн.: Палеонтология. Стратиграфия: Междунар. геол. конгр. XXVI сес. Докл. сов. геологов. М.: Наука, 1980б, с. 21–30.

Федонкин М.А. Беломорская биота венды (докембрийская бескелетная фауна севера Русской платформы). М.: Наука, 1981а. 100с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 342).

Федонкин М.А. Крупнейшее местонахождение докембрийской фауны. — Природа, 1981б, № 5, с. 94–102.

Чумаков Н.М. Докембрийские тиллиты и тиллоиды (проблемы докембрийских оледенений). М.: Наука, 1978. 202 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 308).

Alpert S.P., Moore J.N. Lower Cambrian trace fossil evidence for predation on trilobites. — *Lethaia*, 1975, vol. 8, N 3, p. 223–230.

Anderson M.M., Misra S.B. Fossils found in the Precambrian Conception Group of south-eastern Newfoundland. — *Nature*, 1968, vol. 220, p. 680–681.

Glaessner M.F., Wade M. The Late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia. — *Palaeontology*, 1966, N 9, pt 4, p. 599–628.

Germis G.J.B. Trace fossils from the Nama Group, South-West Africa. — *J. Paleontol.*, 1972, vol. 46, N 6, p. 864–870.

Germis G.J.B. The Nama group in South-West Africa and its relationship to the pan-African geosyncline. — *J. Geol.*, 1974, vol. 82, p. 301–317.

Gürich G. Die bislang ältesten Spuren von Organismen in Südafrika. — C.R. XV Intern. Geol. Congr., South Africa, 1929. Pretoria, 1930, p. 670–680.

Gürich G. Die Kuibus-Fossilien der Nama Formation von Südwestafrika. — *Paläontol. Zeitschr.*, 1933, Bd. 15, S. 137–154.

Harland W.B. Chronology of Earth's glacial and tectonic record. — *J. Geol. Soc. London*, 1981, vol. 138, pt. 2, p. 197–203.

Hickman C.S. Selective deposit feeding by the deep-sea archaeogastropod *Bathymbombix aeola*. — *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 1981, vol. 6, N 3, p. 339–342.

Sokolov B.S. [Соколов Б.С.] Vendian of northern Eurasia. — In: Proc. Sec. Symp. Arctic Geology. San Francisco, 1971. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem., 1973, N 19, p. 204–218.

Sepkoski J.J., jun. A factor analysis description of the Phanerozoic marine fossil record. — *Paleobiology*, 1981, vol. 7, p. 36–53.

Sprigg R.C. Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders Ranges, South Australia. — *Trans. Roy. Soc. S. Austral.*, 1947, vol. 71, pt 2, p. 212–224.

Sprigg R.C. Early Cambrian "jellyfishes" of Ediacara, South Australia and Mount John, Kimberley District, Western Australia. — *Trans. Roy. Soc. S. Austral.*, 1949, vol. 73, p. 72–99.

УДК 551.8:577.4 (571.5) + 551.732.2+56

И.Т. ЖУРАВЛЕВА, В.А. ЛУЧИНИНА, Н.П. МЕШКОВА, Ю.Л. ПЕЛЬМАН,
Л.Н. РЕПИНА, З.В. БОРОДАЕВСКАЯ

ЭКОЛОГИЯ НАСЕЛЕНИЯ РАННЕКЕМБРИЙСКОГО БАСЕЙНА СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ (на примере Атабанского рифонда)

В раннекембрийскую эпоху Сибирская платформа была покрыта обширным эпиконтинентальным бассейном. По В.Н. Киркинской [Киркинская и др., 1975], эта акватория подразделялась на несколько морей (рис. 1), причем отделение восточного и северных морей от южных происходило по широкой полосе, ориентированной с северо-запада на юго-восток и именуемой разными исследователями по-разному: седиментационным барьером [Хоментовский, Репина, 1965], зоной крайнего мелководья [Писарчик и др., 1967], Анабаро-Синским фациальным регионом — в соответствии с особенностями отлагавшихся здесь осадков [Кембрий . . . , 1972], и, наконец, Сахайской органогенной полосой [Журавлева, 1979].

К Сахайской полосе, отвечавшей зоне основного флексуорообразного перегиба платформы [Хоментовский, Репина, 1965; Варламов, Сундуков, 1979], было приурочено развитие органогенных построек, сооружавшихся известковыми синезелеными водо-

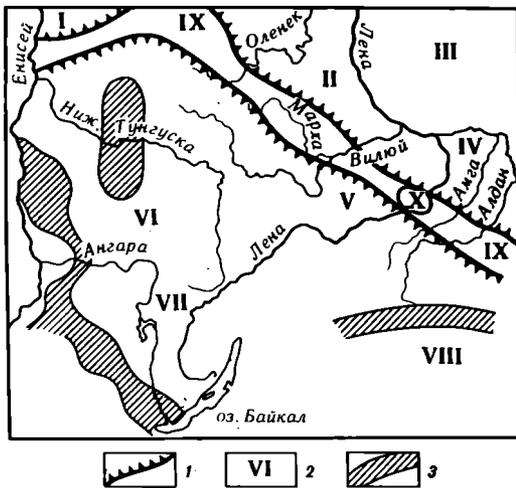


Рис. 1. Карта-схема эпиконтинентального бассейна Сибирской платформы. Первая половина раннего кембрия [по Писарчик и др., 1967; Киркинской и др., 1975].

Моря: I – Хатангское; II – Анабарское; III – Верхоянское; IV – Алданское; V – Березовское; VI – Тунгусское; VII – Иркутское; VIII – участки суши; IX – Сахайская органогенная полоса; X – местоположение Атдабанского рифоида в пределах Сахайской органогенной полосы

рослями и археоциатами. Ее протяженность с юго-востока на северо-запад достигала 2000 км, а ширина была свыше 100 км. Именно здесь проявила себя наиболее активно и разнообразно скелетная форма жизни.

Еще в дотоммотское время в этом регионе появились сабеллитиды, анабаритиды, конодонтморфы, хиолительминты, моноплакофоры (?) (хельционеллиды), а в начале томмотского века к ним добавились и широко расселились томмотиды, лапвортеллиды и другие проблематичные скелетные организмы, а также хиолиты, брахиоподы и гастроподы [Томмотский ярус... 1969; Журавлева и др., 1979; Савицкий и др. 1980; Журавлева и др., 1982]. Здесь же в атдабанском веке появилась и самая древняя ассоциация трилобитов [Репина, 1976].

В этом же регионе в атдабанский век и в начале ботомского было образовано и первое в истории Земли крупное, сложное по своей структуре органогенное сооружение – Атдабанский рифоид – с участием организмов нерастительного происхождения (археоциаты).

Мы остановимся на анализе сообществ раннекембрийского бассейна, приуроченных именно к региону Атдабанского рифоида.

Ширина Атдабанского рифоида, вскрытого долиной р. Лены в ее среднем течении вкост простирается Сахайской полосы (ручей Титириктээх – ручей Аччагыль-Кырыг-Тасс), достигала 100 км, мощность – свыше 200 м. В составе рифоида (с северо-востока на юго-запад) различались (рис. 2) участки, тяготеющие к открытому морскому бассейну (1); внешняя водорослевая плита (2); внутренняя водорослевая плита (3), в пределах которой достигал максимального развития Кокоулинский биогермный массив (4), называемый в работах других исследователей Оймуранским рифом [Савицкий, Асташкин, 1979; Варламов, Сундуков, 1979]; полуизолированный участок (5), для которого характерны были исключительно переменчивые как на площади, так и во времени фациальные обстановки; тыльная сторона рифоида (6), представленная мелководными фациями с обилием тафостромных водорослей; наконец, зарифоидный участок, где преобладали доломитовые осадки (7). Уже за пределами рифоида располагалась обширная часть мелководного бассейна, по-видимому, с повышенной соленостью воды (8).

Появлению Атдабанского рифоида предшествовало развитие отдельных, разрозненных по площади водорослево-археоциатовых холмов (= биогермов) в томмотском веке. В это время в пределах Сахайской органогенной полосы в условиях спокойного мелководья происходило преимущественно накопление тонкозернистого (глинистого) материала. К моменту существования кучугуйских и титириктээхских биогермов (томмотский век) намечалось постепенное обмеление моря.

Неоднократно отмечаются перерывы в осадконакоплении и внутриформационные размывы, к которым приурочены скопления глауконита. По графику интерполяции палеотемператур по глаукониту были определены температуры для томмотского века, пределы которых колеблются от 28 до 32° [Николаева, 1981].

Атдабанский рифонд с начала своего существования оказывал влияние на распределение осадков, дифференцируя их по площади. Отложения восточных участков рифонда (1), тяготеющих к открытому морю, в середине атдабанского века были представлены чередованием глинисто-известковых илов и илов с примесью органического детрита и водорослевых комочков. Такой характер изменения осадконакопления указывает на кратковременные углубления бассейна на этом участке и затем постепенное его обмеление. Присутствие органогенно-детритового материала в породах отмечает моменты некоторого нивелирования рифонда и сноса продуктов его разрушения в сторону открытого моря.

Та же закономерность в смене осадков наблюдается и на участках 2 и 3. Стадия консолидации рифонда совпала с моментом разрастания водорослевых лугов (бачыкский пласт и другие биостромы).

На участке, в пределах которого Кокоулинский биогермный массив достигал максимального размера (4), осаждались органогенные илы известнякового и доломитового состава. Рост каждого холма (биогерма), по-видимому, несколько опережал скорость осадконакопления между постройками, обломки которых мы находим в межкалиптровом пространстве. Отдельные холмы могли попадать в волноприбойную зону, о чем свидетельствуют находки обломков кубков археоциат и кустиков водорослей в известковых илах вне биогермов.

Во внутреннем полуизолированном участке (5) на начальной стадии развития рифонда (первая половина атдабанского века) шло накопление глинистых и алевритистых известняковых илов, которые постепенно замещались более плотными карбонатными илами, заселенными водорослями. В дальнейшем здесь отмечается появление органогенного детрита, но роль его в строении толщи осадков не столь значительна, как на участках 1–3. К юго-западу (по латерали) шло уменьшение размерности и количества детритового материала, что позволяет утверждать, что снос его в сторону открытого моря был значительно более интенсивным, чем в сторону участков 5–7.

На участках 6 и 7 отмечается появление в известковых илах обломков пород, обломков кустиков водорослей и известняковых брекчий взламывания. В породах наблюдаются косая слоистость, волнистые и бугорчатые поверхности напластования. Появляются комковатые илы, комочки которых были окружены кварцевыми зернами алевритовой размерности; повсеместно отмечаются оолиты вокруг комочков водорослей и микрообломков пород. Роль органогенного детрита незначительна. Все перечисленные признаки говорят об обстановке мелководья с более активным гидродинамическим режимом, чем на участках 1–5.

В заключительную фазу существования рифонда (конец атдабанского — начало ботомского века) продолжалось начавшееся обмеление всей акватории. Распределение осадков по участкам оставалось примерно таким же, как и ранее, но проявились некоторые специфические черты, связанные со стадией окончательного разрушения рифонда.

Автотрофные синезеленые известковые водоросли (цианобактерии) имели микроскопические размеры и были одними из первых организмов, улавливавших и связывавших осадок и строивших каркас Атдабанского рифонда. Только водоросли в раннекембрийское время, обладая способностью к фотосинтезу с выделением кислорода, могли фиксировать азот, ассимилировать органические вещества и таким образом создавать пищевые ресурсы для прочих обитателей рифонда. Именно эти существенные особенности определили их как непременные компоненты в сех органогенных построек фанерозоя.

Жизнедеятельность известковых водорослей в рифонде контролировалась количеством света, и массовое их развитие происходило, по-видимому, на небольших глубинах — порядка 0–5 м. Наиболее распространены они были на твердом субстрате; если таковой отсутствовал, то формы, подобные *Renalcis Vol.* и *Girvanella Nich. et Ether.*, сами цементировали рыхлые участки дна [Журавлева и др., 1979; Лучинина, 1981]. Небольшое количество илистого материала не приостанавливало роста водорослевых лугов и холмов. В раннекембрийском бассейне жизненные формы известковых синезеленых водо-

ростей немногочисленны. Представители наиболее широко распространенного рода *Eriphyton* Born., несомненно, были прикрепленными, однако органы, закреплявшие "кусты" на субстрате, в ископаемом состоянии не сохранились. Другие, не менее часто встречаемые роды — *Renalcis* Vol. и *Girvanella* Nich. et Ether. — образовывали колонии, свободно лежавшие на дне. Трубочатые водоросли *Proaulopora* Vol., *Subtifloria* Masl. и *Batenevia* Korde, по-видимому, часть жизни были прикрепленными, а затем дерновинами всплывали на поверхность, куда их поднимало волнами или многочисленными пузырьками кислорода, выделенными в процессе фотосинтеза.

Синезеленые известковые водоросли существовали во всех зонах Атабанского рифоида. На плотных карбонатных грунтах участка 1 и к западу от него сообщество *Eriphyton*—*Renalcis* образовывало вначале водорослевые калиптры, разраставшиеся затем в обширные водорослевые луга (будущие биостромы). При благоприятной обстановке, сохранявшейся длительное время, могли создаваться биостромные пласты и даже массивы. На том же участке, на рыхлых глинисто-известковистых илах (в том числе и между калиптрами), известковые водоросли отсутствовали. В случае смешанного водорослево-археоциатового сообщества возникали холмы (биогермы и биогермные массивы участков 4, 6). На участке 4, где более всего были развиты водорослево-археоциатовые холмы, в промежутках между небольшими холмами и "кочками" (калиптрами) также расселялись известковые водоросли, но они не участвовали в карскообразовании (*Batenevia* Vol. и др.).

На участках 6—8 среди известково-доломитовых глинистых илов в условиях максимального мелководья и активной динамики, по-видимому, необыкновенно синезеленые водоросли обволакивали минеральные частицы и образовывали микрофитолиты. Они обнаруживаются как в постройках, так и в межбиогермных осадках. В более



Рис. 2. Блок-диаграмма Атабанского рифоида

I — реконструкция дна бассейна в момент закладки рифоида, (начало времени *Retecoscinus zegebarti*—*Leptosocyathus polyseptus* по археоциатовой шкале или *Profallotaspis jakutensis* по трилобитовой); *II* — реконструкция дна бассейна в момент оптимального развития рифоида (время *Poroscyathus pinus*, или *Pagetiellus anabarus*); *III* — реконструкция дна бассейна в начале затухания рифоида (конец времени *Fansuocyathus lermontovae*, или *Judomia*). В вертикальных плоскостях показаны фациальные срезы; справа — геохронологическая шкала: *T* — томмотский век, *A* — атабанский; *B* — боготский; шкала по трилобитам: *P. jak.* — время *Profallotaspis jakutensis*; *F* — *Fallotaspis*; *P. an.* — *Pagetiellus anabarus*; *Ju* — *Judomia*; *B.m.-E.* — *Bergeroniellus micromaciformis*—*Erbiella*; шкала по археоциатам: *D.r.* — время *Dokidocyathus regularis*; *D.in.* — *Dokidocyathus lenaicus*; *R.z.*—*L.ps.* — *Retecoscinus zegebarti*—*Leptosocyathus polyseptus*; *P.p.* — *Poroscyathus pinus*; *N.kk.* — *Nochorocyathus kokoulini*; *F.lm.* — *Fansuocyathus lermontovae*; *P.sq.*—*B.z.* — *Poroscyathus squamosus*—*Botomocyathus zelenovi*

Фациальные профили: *1* — красные глинистые известняки пестроцветной свиты; *2* — зеленовато-серые глинистые известняки переходной свиты; *3* — водорослево-археоциатовые биогермы и биогермные массивы; *4* — водорослевые биостромы; *5* — вторичные доломиты; *6* — доломиты мухатинской толщи; *7* — чередование светлых желтоватых известняков и доломитов; *8* — светлые известняки; *9* — волнисто-слоистые известняки и доломиты (нохоройская пачка); *10* — оолитовые и микрофитолитовые известняки и доломиты; *11* — светлые органогенно-обломочные известняки и доломиты; *12* — водорослевые тафостромы; *13* — небольшие перерывы в осадконакоплении

Палеогеографические реконструкции: *14* — красные глинисто-карбонатные илы; *15* — светлые глинисто-доломитовые илы; *16* — светлые глинисто-доломитовые илы; *17* — водорослевые луга; *18* — водорослево-археоциатовые холмы; *19* — строматолитовые постройки; *20* — скопления дерновинок известковых трубочатых водорослей на дне; *21* — обломки карбонатных пород вблизи холмов

Организмы: *22-24* — брахиоподы: *22* — сообщество *Cryptotreta*, *23* — сообщество *Obolella*; *24* — сообщество *Lingulella*; *25-29* — сообщества трилобитов, обитавших в разных условиях: *25* — на мягких грунтах; *26* — на уплотненных детритовых грунтах; *27* — на твердых грунтах; *28* — в водах с несколько повышенной соленостью; *29* — в водах с сильно повышенной соленостью; *30-31* — сообщества хиолитов: *30* — обитавших на уплотненных грунтах, *31* — обитавших на мягких грунтах

1-8 — участки в пределах Атабанского рифоида (вкрест простираения Сахагской органогенной полосы вдоль долины р. Лены). *1* — участок, тяготеющий к открытому морскому бассейну (ручей Улахан-Кыры-Таас — ручей Ачгагый-Тарынг); *2* — внешняя водорослевая плита (2,8 км выше пос. Юдй — ручей Улахан-Тарынг); *3* — внутренняя водорослевая плита (ручей Бачык — р. Мухатта); *4* — Кокоулинский биогермный массив в пределах внутренней водорослевой плиты (устье р. Гостиной — 3,2 км выше устья р. Гостиной вдоль долины р. Лены); *5* — полужизолированный внутренний участок (р. Мухатта — Журицкий мыс); *6* — тыльная сторона рифоида (Журицкий мыс — ручей Ачгагый-Юрях); *7* — зарифоидный участок (ручей Ачгагый-Юрях — пос. Малыкан); *8* — участок за пределами рифоида (устье р. Толбы)

спокойной обстановке такие же водоросли разрастались в виде тонких корочек и давали начало небольшим строматолитовым постройкам, отмеченным в середине атдабанского века на участке 2. Повсеместно (участки 1-8) отмечается сообщество планктонных (?) известковых водорослей *Proaulopora* Vol. и *Batenevia* Korde, образовывавших тафостромы.

Следует особо обратить внимание на водоросли вида *Renalcis jacuticus* Korde, которые совместно с археоциатами слагали холмы (биогермы и биогермные массивы) в самом начале формирования Атдабанского рифоида (томмотский век). Вероятно, отсутствие *Eriphyton* Born и массовое развитие археоциат в это время обусловили преимущественное развитие именно холмов, а не водорослевых лугов.

Археоциаты, обитавшие в районе Атдабанского рифоида, были исключительно обильны и разнообразны как по жизненным формам, так и в систематическом отношении. В отдельные моменты, в особо благоприятных обстановках, число видов археоциат могло доходить до нескольких десятков.

Будучи донными неподвижными организмами, археоциаты принадлежали к фильтраторам низкого уровня [Журавлева и др., 1982]. Существование этих организмов с синезелеными водорослями говорит в пользу того, что археоциаты были кислородолюбивыми организмами: "симбиоз" археоциат и синезеленых водорослей очень типичен. В то же время в случае массового развития последних (водорослевые луга) археоциаты начинали испытывать угнетение: размеры и видовое разнообразие их уменьшались, однако темп эволюции группы не снижался [Журавлева, 1960, 1972]. Глубины, к которым были приурочены поселения археоциат, не превышали первых метров или как исключение первых десятков метров. Оптимальные температуры, характерные для развития археоциат, были достаточно высокими (см. выше). Археоциаты чутко реагировали на солевой режим: повышение количества Mg в водах бассейна сверх определенной величины вело к их гибели.

Сообщество археоциат, избирательно селившееся на мягких или уплотненных илистых грунтах участка, тяготевшего к открытому морю (1), где известковые синезеленые водоросли по каким-либо причинам отсутствовали или были заменены формами без обызвествленных слоевищ, было исключительно бедным по составу и угнетенным. Среди археоциат преобладали формы с простым строением пор обеих стенок - *Aldanocyathus* Voron., *Rotundocyathus* Voron., *Robustocyathus* Zhur., и др. Другое сообщество, существовавшее на этом же участке, избирательно расселялось только в зарослях водорослей (водорослевые луга биостромы), временами бывших очень обильными. В зависимости от состава водорослей и времени поселения археоциат состав сообщества мог быть различным [Журавлева и др., 1969], но характерные черты этого сообщества сохранялись: разнообразие жизненных форм было ограниченным; размеры кубков не всегда достигали оптимальных для вида величин; выросты кубков археоциат встречались очень редко. Вместе с тем в составе этого сообщества процветали такие формы, как *Lenocyathacea* с гребенчатыми днищами и сложными порами обеих стенок, кольцевые *Cyclocyathellidae* и др. Это было сообщество археоциат, не участвовавших активно в каркасостроении. Подобная характеристика биостромного сообщества археоциат может быть распространена и на другие участки Атдабанского рифоида с водорослевыми лугами (естественно, состав археоциат несколько менялся в зависимости от геологического времени).

Одним из наиболее многообразных по составу, форме и размерам было сообщество археоциат в водорослево-археоциатовых холмах (4-6).

Среди всего разнообразия археоциат этого сообщества (несколько десятков видов) ведущую роль в каркасостроении играли представители *Irregulares*, такие, как *Ataxiocyathus subartus* (Zhur.), *Protopharethra polymorpha* Born., *Sphinctocyathus oimuranicus* Zhur. и другие, т.е. формы, которым были присущи различные выросты с внешней стороны кубков - терсиевого, пластинчатого и других типов. Выросты способствовали закреплению построек. Многообразие видового состава археоциат в водорослево-археоциатовых холмах (кокоулинской биогермный массив), существовавших

длительное время, вело к резкой дифференциации сообщества. Здесь в середине атдабанского века в сообществе археоциат можно выделить четыре группы видов: 1) появившиеся ранее, чем на других участках бассейна; 2) существовавшие дольше чем в других местах; 3) эндемики, и, наконец, 4) "фациально не регламентированные" [Журавлева, 1972, 1975]. Вне водорослево-археоциатовых холмов археоциаты на участке 4 встречались значительно реже; кубки, как правило, не имели выростов, но по размерам могли быть достаточно большими.

В самом начале развития Атдабанского рифоида (томмотский век), когда водорослево-археоциатовые холмы были распространены на сотни километров в области Сахайской полосы (титириктээхские и куччугуйские биогермы), кубки археоциат были наиболее многообразными по форме и также имели многочисленные выросты (участки 6, 7). Редкие формы, селившиеся между холмами; имели цилиндрическую или, напротив, дисковидную форму (*Okulitchicyathus Zhur.*), препятствовавшую их погружению в полужидкий ил. Они составляли уже иное сообщество, по экотипу более близкое к сообществу *Rotundocyathus*.

В редких водорослево-археоциатовых холмах, распространявшихся на магнезиально-карбонатных илах на участке 6–7 (нохоройская пачка), приуроченных к тыльной стороне рифоида и зарифоидному участку бассейна, еще более преобладали представители неправильных археоциат (*Vicyathus Vol.*, *Protopharetra Born.* и др.). Состав археоциат был бедным, но устойчивым. Подавляющее большинство представителей *Irregulares* имели выросты. Наконец, на зарифоидном участке, примыкавшем к рифоиду с запада (7–8), где в атдабанском веке преобладали осолоненные воды, а глубина бассейна была минимальной, археоциаты почти не встречались, за исключением единичных мелких кубков в массовых скоплениях водорослевых известковых трубочек *Batenevia* и др. (тафостромы).

В конце времени существования Атдабанского рифоида на участке 3 наиболее четко проявило себя особое сообщество археоциат. Это были совместные поселения многочисленных археоциат, трилобитов, хиолитов, брахиопод и редких водорослей *Eriphyton* вблизи водорослево-археоциатовых холмов. Обстановка для развития всех организмов в составе сообщества, кроме известковых водорослей, была оптимальной. Однако именно в этих условиях археоциаты почему-то не проявили себя как каркасостроители. Здесь преобладали формы с усложненными обеими стенками (*Japhaniccyathus genurosus Korsh.*, *Thalamocyathus apprimus Zhur.*, *Ringifungia vavilovi Korsh.* и др.). Характерно, что в непосредственной близости (участок 4) другое сообщество археоциат выступало совместно с водорослями в качестве каркасостроителей.

Трилобиты Атдабанского рифоида довольно многочисленны и разнообразны. Являясь группой с широким спектром приспособления к разным абиотическим обстановкам, трилобиты заселяли все зоны Атдабанского рифоида и были по существу эврифациальными. Особенно широко они распространились в пределах рифоида со времени *Pagetiellus anabarus*. Трилобиты, населявшие район рифоида в рассматриваемое время, составляли единую анабаро-синскую ассоциацию [Репина, 1983]. Будучи подвижным бентосом, трилобиты чутко реагировали на характер субстрата и составляли определенные сообщества, населявшие биотопы с разным грунтом. Мы еще не знаем оформившихся сообществ трилобитов, обитавших на водорослево-археоциатовых холмах. Они крайне редки и однообразны на участках, покрытых водорослевыми лугами, и принадлежат к экотипу, характерному для населения твердого грунта. Это представители семейств *Dinesidae* и *Dorypygidae*. Они характеризовались выпуклым компактным сильно расчлененным орнаментированным панцирем и могли, по-видимому, активно передвигаться по твердому субстрату.

Являясь собирающими детритофагами, трилобиты были особенно многочисленны на участках дна, покрытых мягким илом, обогащенным питательным детритом. На биотопах с мягким грунтом обитали трилобиты двух экотипов. Первые — это в основном крупные оленеллидные бесшовные трилобиты, имевшие легкий широкий слабовыпуклый и слабо расчлененный панцирь. Окончания плевр у них, как правило, разраста-

лись, лимб на цефалоне широкий, щечные шипы имели значительную длину (роды *Nevadella* Raw., *Judomia* Lerm., частично *Profallotaspis* Rep.). Трилобиты этого экотипа вели малоподвижный образ жизни на поверхности рыхлого илистого дна. Трилобиты второго экотипа, также обитавшие на мягких грунтах, имели маленькие размеры, разновеликие цефалон и пигидий, небольшое количество туловищных сегментов (миомерные трилобиты родов *Pagetiellus* Lerm., *Hebediscus* Whit., *Triangullina* Rep.). Они, очевидно, могли сворачиваться и погружаться в поверхностный слой донного осадка. Трилобиты биотопа мягкого грунта в пределах рифоида в рассматриваемое время явно преобладали, особенно на восточных его участках (1–4).

Участки с уплотненным грунтом были заселены сообществами трилобитов, имевших иной облик и принадлежавших к другому экотипу. На западных участках рифоида (6, 7), где накапливались уплотненные известковые илы, трилобиты были представлены в основном формами с относительно выпуклым расчлененным панцирем с четкими спинными бороздами, что свидетельствует об их подвижном образе жизни (род *Archaeaspis* Rep., *Fallotaspis sibirica* Rep., частично *Profallotaspis* Rep., существовавшие в первую половину атдабанского века).

В целом трилобиты, по-видимому, могли переносить значительные колебания солености воды, но отдельные их сообщества являлись строго стеногалинными. Некоторые из них приспособились к обитанию в водах с повышенной соленостью. Для времени *Judomia* в западных районах рифоида (участки 5, 6), в условиях несколько повышенной солености воды, было характерным сообщество, состоявшее из представителей всего нескольких родов — *Uktaspis* (*Prouktaspis*) Rep. и *Metadoxides* Born. Они были малочисленны, как правило, монотипичны. На крайних участках рифоида обитали сообщества, приспособившиеся к жизни в водах с еще более повышенной соленостью (*Bulaiaspis* Lerm., *Malykania* Suv. и др.). Трилобиты этих сообществ редки, однообразны, не имели определенной специализации и часто представлены одним родом. Они характерны для части бассейна, расположенной западнее рассматриваемого района.

Беззамковые брахиоподы, обитавшие в районе Атдабанского рифоида, так же, как и современные формы, были морскими животными, прикреплявшимися ко дну или к растительным остаткам с помощью ножки, проходящей между створками или через отверстие в брюшной створке. По способу питания эти брахиоподы являлись фильтраторами низкого уровня, использовавшими в пищу органическую взвесь из толщи воды на границе осадок–вода [Пельман, 1977].

Брахиоподы составляли три крупных сообщества. Более раннее повременное сообщество брахиопод обитало на участках тыльной стороны рифоида (6), зарифоидном (7) и лишь частично — внутренней водорослевой плиты (3). Оно было представлено родами *Cryptotreta* Pel. и *Nochoroiella* Pel. *Cryptotreta* имели крупную хитиново-фосфатную раковину, до 10–12 мм в поперечнике, предпочитали биотопы с мягким карбонатно-глинистым илом (=пестроцветная свита), но могли существовать также на биотопе водорослевых лугов. Представители рода *Nochoroiella* имели карбонатные раковины, не превышавшие 3–5 мм в поперечнике. Оптимальными условиями для их существования были относительно плотные карбонатные илы без глинистой примеси, возможно, при несколько повышенной солености, на что указывает накопление доломитовых осадков. Внутрiformационные перемычки и оолитообразование свидетельствуют об активной гидродинамике и значительной мелководности этого биотопа.

В восточной части рифоида, со стороны открытого моря (участки 1, 2 и частично 3, 4), обитало сообщество оболеллид, представленное родами *Oboella* Bill. и *Sibiria* Gog. Представители этих родов имели относительно крупные известковые раковины, достигавшие 8–12 мм в поперечнике. Они предпочитали биотопы с карбонатно-глинистыми илами, хотя часто расселялись и на водорослевых лугах. На участке развития археоциатово-водорослевых холмов (кокоулинский биогермный массив, участок 4) брахиоподы обитали только на биотопах с органогенно-обломочными осадками между этими холмами. На участке внутренней водорослевой плиты (3) происходило смешение брахиопод обоих сообществ.

В самом конце существования Атабанского рифоида (начало ботомского века) на участке, тяготевшем к открытому морю (1), появилось еще одно сообщество брахиопод, состоявшее из представителей родов *Botsfordia* Mat., *Lingulella* Salter, *Linnarssonina* Walc., *Homotreta* Bell. Все они имели мелкие хитиново-фосфатные раковины размером 3–5 мм, и только у рода *Botsfordia* раковины достигали 8–10 мм в поперечнике. Представители этого сообщества предпочитали несколько более глубоководные карбонатно-глинистые и глинисто-карбонатные грунты, в различной степени обогащенные органическим веществом.

Хиолиты составляли существенную часть населения Атабанского рифоида. В исследуемый отрезок времени они были представлены 15 родами и 26 видами [Мешкова, 1974]. Исходя из морфологии раковины хиолитов – относительно большая толщина стенки, конусовидная или пирамидальная форма, наличие специального гидростатического аппарата у большинства видов (газовые камеры в макушечной части), наличие крышечки – можно предположить, что они большей частью являлись бентонектическими организмами, т.е. свободно лежавшими на дне, передвигавшимися по нему и более или менее долго плававшими (*Tetratheca* Sys., *Doliutus* Miss. et Sys., *Trapezovitus* Sys., *Dorsojugatus* Sys., *Angusticornus* Sys. и др.). Среди хиолитов было немало и пассивно плававших форм, которые могли иметь широкий диапазон распространения по вертикали, т.е. являлись эврибатными (*Conotheca* Miss., *Uniformithea* Sys., *Ovalithea* Sys., *Plicithea* Sys. и др.).

По-видимому, хиолитов по типу питания можно отнести к собирателям, питавшимся на границе осадок–вода, и к фильтраторам, получавшим пищу из толщи воды; они могли быть также грунтоедомы, т.е. группу в целом следует считать эврифагами.

Заметна избирательность разных видов хиолитов к биотопам с мягким и уплотненным грунтом. Крупные особи хиолитов были распространены преимущественно на восточных участках рифоида, тяготевших к открытому морскому бассейну; у хиолитов из биотопов с рыхлым дном (восточная часть участка 3) происходила некоторая нивелировка в размерах. Хиолиты могли обитать в условиях слабой заиленности, но они еще не приспособились к жизни на плотных водорослевых лугах. В условиях повышенной солености воды (западные участки рифоида) хиолиты были малочисленны и бедны по систематическому составу.

На восточных участках рифоида (1) хиолиты занимали биотопы с уплотненным грунтом. Здесь преобладали крупные формы с толстостенной раковиной – *Doliutus* Miss. et Sys., *Trapezovitus* Sys., *Oxytus* Sys.; часть сообщества была представлена особями средних размеров – *Lenathea* Miss., *Novitatus* Sys., *Obliquathea* Sys., отмечены и мелкие, пассивно плававшие формы – *Conotheca* Miss., *Plicithea* Sys. На участках, занятых водорослевыми лугами (участок 2 и западная часть участка 3) и водорослево-археоциатовыми холмами (4), хиолиты отсутствовали – здесь найдены лишь единичные крупные *Tetratheca* Sys.

В восточной части внутренней водорослевой плиты (3) на участках, лишенных водорослевых лугов, на хорошо прогреваемом мелководье, на биотопах с рыхлым грунтом хиолиты были наиболее многочисленны по видовому составу и в количественном отношении. В этом сообществе преобладали формы небольших размеров – *Plicithea* Sys., *Lenathea* Miss., *Obliquathea* Sys., *Novitatus* Sys., время *Judomia*), но было также немало крупных особей – *Doliutus* Miss. et Sys., *Tetratheca* Sys., *Angusticornus* Sys., *Dorsojugatus* Sys., *Firmicornus* Sys. (преимущественно время *P. anabarus*).

На западных участках рифоида (5–7) на биотопах с рыхлым грунтом, обогащенным органическим веществом (время *R. zegebarti*, нохоройская пачка), хиолиты были не столь многочисленны и разнообразны по таксономическому составу, как на восточных его участках, и количественно в их составе преобладали формы средних и малых размеров – *Obliquathea* Sys., *Uniformithea* Sys., *Eonovinatus* Sys. и более крупные *Dorsojugatus* Sys.. Родовой и видовой составы хиолитов восточного и западного участков рифоидного массива заметно отличаются. Так, *Uniformithea* Sys. и *Eonovitatus* Sys. на восточном участке рифоида (3) отсутствовали. На тыльной стороне рифоида

и в зоне внутренней водорослевой плиты хиолиты родов *Obliquathea* Sys. и *Dorsojugatus* Sys. были представлены разными видами. Хиолиты времени *Judomia*, по-видимому из-за повышенной солености воды (накопление доломитовых илов), были угнетены — находки их редки и малочисленны, известны лишь *Lenathea* Miss. и *Burithes* Miss.

В итоге Атдабанский рифоид может рассматриваться как первое в истории фанерозоя крупное органогенное сооружение, построенное при участии водорослей и организмов нерастительного происхождения — археоциат. Тем не менее водоросли в качестве каркасостроителей играли ведущую роль, а в ряде случаев были и единственными (при развитии водорослевых лугов — будущих биостромов). Археоциаты проявили себя как каркасостроители, только участвуя в сооружении холмов (биогермов и биогермных массивов); это было специфическое сообщество с преобладанием форм с выростами кубка.

В истории развития Атдабанского рифоида намечаются четыре последовательные стадии: простая совокупность многочисленных водорослево-археоциатовых холмов (томмотский век); единичные холмы и небольшие водорослевые луга (биогермы и биостромы, рис. 2, I); зрелый рифоид (рис. 2, II); редкие разобщенные холмы и небольшие луга (биостромы — рис. 2, III).

Как и вся Сахайская полоса, Атдабанский рифоид во время своего существования постепенно мигрировал в восточном направлении; соответственно фронт рифоида сменил свое положение от участка 4 (рис. 2, I) к участку 3–2 (рис. 2, II) и, наконец, к участку 1 (рис. 2, III, первая и вторая пачки переходной свиты).

Скорость роста рифоида несколько опережала скорость осадконакопления на прилегающих к нему участках. В моменты кратковременного выхода отдельных частей рифоида из-под уровня моря происходило его частичное разрушение и захоронение крупных обломков в известковом илу со значительным количеством доломитового компонента. Снос продуктов разрушения рифоида в сторону открытого моря (участки 1–3) был более сильным, чем в направлении его тыльной стороны (участки 6–7).

Если для сообщества каркасостроителей — известковых синезеленых водорослей (цианобактерий) и археоциат — рифоид был не только местом обитания, но также производным их существования и развития, то в отношении таких организмов, как трилобиты, хиолиты, брахиоподы и другие животные Атдабанский рифоид осуществлял только определенный экологический контроль. Водоросли и археоциаты были исключительно многообразны в составе отдельных элементов Атдабанского рифоида и очень бедны за пределами зоны его влияния. Сообщества трилобитов и хиолитов были достаточно многочисленными и разнообразными на востоке перед фронтом рифоида и почти исчезали в местах развития водорослево-археоциатовых построек. Что касается беззачемковых брахиопод, то контроль со стороны Атдабанского рифоида по отношению к ним был несколько ослабленным, что приводило к расселению последних на самых различных биотопах рифоида.

Атдабанский рифоид — великолепная модель, позволяющая проводить анализ структуры тех или иных сообществ организмов, существовавших в зоне его развития, с любой степенью детальности. Даже первая попытка воссоздать общую картину распределения сообществ на площади и во времени показывает, насколько богат, разнообразен и сложен был органический мир раннекембрийского моря Сибирской платформы.

ЛИТЕРАТУРА

Варламов А.И., Сундуков В.М. Отложения зарифовой отмели кембрийских рифовых систем Западной Якутии. — В кн.: Геология рифовых систем кембрия Западной Якутии. Новосибирск: СНИИГиМС, 1979, с. 31–49. (Тр. СНИИГиМС; Вып. 270).

Журавлева И.Т. Археоциаты Сибирской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 344 с.

Журавлева И.Т. Раннекембрийские фашиальные комплексы археоциат (р. Лена, среднее течение). — В кн.: Проблемы биостратиграфии и палеонтологии нижнего кембрия Сибири. М.: Наука, 1972, с. 31–109.

Журавлева И.Т. Особенности состава фауны в районе крупных органогенных построек (на примере археоциат). — В кн.: Палеобиология

донных беспозвоночных прибрежных зон моря. Владивосток: ДВНЦ, 1975, с. 167–174.

Журавлева И.Т. Сахалинская органогенная полова. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом: Вопр. экостратиграфии. Новосибирск: Наука, 1979, с. 128–154.

Журавлева И.Т., Мешкова Н.П., Лучинина В.А. Геологический профиль через среднее течение р. Лены (с каталогами окаменелостей). Новосибирск: Наука, 1969, 176 с.

Журавлева И.Т., Мешкова Н.П., Лучинина В.А., Кашина Л.Н. Биофашии Анабарского моря в позднем докембрии и раннем кембрии. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом: Вопросы экостратиграфии. Новосибирск: Наука, 1982, с. 74–103.

Журавлева И.Т., Мешкова Н.П., Лучинина В.А., Пельман Ю.Л. Этапность в развитии органического мира в начале фанерозоя. — В кн.: Биостратиграфия и палеонтология нижнего и среднего кембрия Сибири. Новосибирск: Наука, 1979, с. 3–24.

Кембрий Сибирской платформы. М.: Недра, 1972, 200 с. (Тр. СНИИГГиМС; Вып. 130).

Киркинская В.Н., Василевский А.Ф., Даченко В.А. и др. Палеогеография Сибирской платформы в раннем кембрии — амгинском веке среднего кембрия. — В кн.: Палеогеография позднепротерозойских и раннепалеозойских бассейнов Сибирской платформы. Л.: Недра, 1975, с. 61–84. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 373).

Лучинина В.А. Палеоальгологическая характеристика раннего кембрия юго-востока Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1975, 97 с.

Лучинина В.А. Древнейшие известковые водоросли. — В кн.: Тез. докл. на II Всесоюз. палеоальгол. совещ. Киев, 1981, с. 66–68.

Мешкова Н.П. Хиолиты нижнего кембрия

Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1974, 108 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 97).

Николаева И.В. Фашиальная зональность химического состава минералов группы глауконита и определяющие ее факторы. — В кн.: Минералогия и геохимия глауконита. Новосибирск: Наука, 1981, с. 4–40.

Пельман Ю.Л. Ранне- и среднекембрийские беззамковые брахиоподы Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1977, 167 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 316).

Писарчик Я.К., Минаева М.А., Русецкая Г.А. Палеогеография Сибирской платформы в кембрии. Л.: Недра, 1967, 195 с.

Репина Л.Н. Древнейшие трилобиты Сибири. — В кн.: Палеонтология и морская геология: Докл. сов. геологов к XXV сес. Междунар. геол. конгр. М.: Наука, 1976, с. 43–51.

Репина Л.Н. Фашиальные комплексы трилобитов раннего кембрия Сибирской платформы. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеобиогеография и палеоэкология. Новосибирск: Наука, 1983.

Савицкий В.Е., Асташкин В.А. Роль и масштабы рифообразования в кембрийской истории Сибирской платформы. — В кн.: Геология рифовых систем кембрия Западной Якутии. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1979, с. 5–18. (Тр. СНИИГГиМС; Вып. 270).

Савицкий В.Е., Журавлева И.Т., Кирьянов В.В. и др. Немакит-далдынский фашиостратотип границы докембрия и кембрия Сибири. — В кн.: Палеонтология. Стратиграфия: Междунар. геол. конгр. XXVI сес. Докл. сов. геологов. М.: Наука, 1980, с. 164–168.

Томмотский ярус. М.: Наука, 1969, 380 с.
Хоментовский В.В., Репина Л.Н. Нижний кембрий стратотипического разреза Сибири. М.: Наука, 1965, 196 с.

УДК 56.074.6:551.733.3 (474)

Д.Л. КАЛЬО, В.Я. ВИЙРА, Э.Р. КЛААМАНН, Р.П. МЯННИЛЬ, Т.И. МЯРСС,
В.В. НЕСТОР, Х.Э. НЕСТОР, М.П. РУБЕЛЬ, Л.И. САРВ, Р.Э. ЭЙНАСТО

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ СИЛУРИЙСКОГО БАССЕЙНА ВОСТОЧНОЙ ПРИБАЛТИКИ

Результаты многостороннего изучения силура Восточной Прибалтики, проводимого группой специалистов Института геологии АН ЭССР, освещены в ряде публикаций. Первый этап работ обобщен в монографии "Силур Эстонии" [1970]. По второму этапу, когда исследования охватили весь бассейн, издан ряд коллективных сборников: "Фаши и фауна силура Прибалтики" [1977], "Сообщества и биозоны в силуре Прибалтики" [1982], "Ecostratigraphy of the East Baltic Silurian" [1982] и др. В настоящее время продолжают исследования по экостратиграфии бассейна.

Результаты этих исследований, а также другие работы по изучению Палеобалтийского бассейна, показали главные закономерности распределения фаши и фауны в бассейне на площади и во времени. Установленные наиболее общие закономерности фашиального (и в то же время экологического) строения называются здесь экологической моделью бассейна (см. ниже и рис. 8). Ввиду ограниченного объема статьи факти-

ческий материал будет изложен ниже по шести стратиграфическим уровням, отражающим определенные специфические этапы развития бассейна и позволяющим в совокупности достаточно полно охарактеризовать модель, свойственную бассейну в течение всей его истории. Хотя детальный материал приводится только по северной половине силурийского Восточно-Прибалтийского залива, мы полагаем, что, благодаря известной симметрии в расположении фаций, предлагаемая модель в своих основных чертах действительна и для южной половины залива.

ХАРАКТЕРИСТИКА БАСЕЙНА

Силурийский Восточно-Прибалтийский залив представлял часть периконтинентального моря запада Восточно-Европейской платформы, связанного со Средне-Европейским геосинклинальным бассейном (океаном Палеотетис, по Г. Егеру) [Jaeger, 1976]. Обрамляющий залив Фенно-Сарматский континент был равнинным, сложенным в прибрежной полосе карбонатными породами ордовика. Лишь далеко на севере поднялись (с позднего лландовери) каледониды, служившие главным источником терригенного материала.

В течение всего силура залив располагался в пределах тропической аридной зоны, тогда как основные источники сноса в каледонидах находились, видимо, в гумидной зоне тропиков. Вместе с тем нельзя считать, что климат оставался в течение всего периода одинаковым. Наоборот, разные признаки показывают, что в начале силура Восточная Прибалтика была расположена ближе к поясу умеренного климата, а аридизация достигла максимума в позднем силуре [Сеславинский, 1978]. Соответственно в заливе господствовал карбонатный тип осадконакопления, и лишь в даунтонский век энергичное поступление терригенного материала изменило состав шельфовых отложений.

В Балтийском краевом море довольно четко выделялись три батиметрические области: 1) шельф с разнообразными карбонатными отложениями, 2) пологий материковый склон с иловыми карбонатно-терригенными отложениями и 3) срединная депрессия с илово-терригенными отложениями.

В трех макрофациальных зонах шельфа образовались: 1) седиментационные доломиты и домериты зоны лагун и приливной равнины со специфической ассоциацией организмов, в которой доминировали строматолиты, скорпиономорфы, меростоматы и единичные эврибионтные виды остракод, брахиопод, табулят, конодонтов, позвоночных; 2) разнообразные чистые зернистые известняки (биоморфные, биогермные, детритовые, сгустковые, обломочные) отмельно-баровой зоны, расположенной выше базиса волнения, с многочисленными остатками кораллов, строматопорат, так называемой раковинной фауны и известковых водорослей; 3) илисто-детритовые комковатые глинистые известняки открыто-шельфовой субтурбулентной зоны с наиболее богатым по видовому разнообразию комплексом органических остатков [Силур Эстонии, 1970; Кальо, Юргенсон, 1977; Нестор, Эйнасто, 1977]. В последовательности этих разнофациальных шельфовых отложений почти повсеместно проявляется цикличность разного порядка; степень естественной расчлененности разрезов высокая. В илистых отложениях приотмельной лагуны и открытого шельфа наблюдаются следы интенсивной биотурбации.

На склоне образовывались главным образом мергели, а в лландовери также афанитовые известняки. Первые в отложениях верхней части склона известковые с частыми комками и прослоями детритисто-илового глинистого известняка, в отложениях нижней части склона — глинистые, относительно однородные, с редкими горизонтальными более карбонатными линзами. Во внутренней полосе склона преобладали трилобиты, остракоды, брахиоподы и разные пелагические организмы (конодонтофориды, рыбы, хитинозои). Водоросли и строматопораты отсутствовали. Во внешней полосе бентос постепенно исчезал и увеличивалась роль граптолитов. Афанитовые известняки содержат почти такую же ассоциацию органических остатков, но количественно значи-

тельно более бедную. Максимальные мощности отложений в бассейне приурочены к склоновой фации.

Отложения центральной части бассейна представлены однородными черными или темно-серыми битуминозными горизонтально-микрослойчатыми аргиллитами и глинистыми мергелями с остатками граптолитов и редких других пелагических групп (хиолиты, некоторые брахиоподы и т.п.). Различные литологические и палеонтологические признаки позволяют считать, что эта фациальная зона бассейна относилась к глубокой части моря, переходной от подножия склона к ложу океана [Нестор, Эйнасто, 1977; Kaljo, 1978; Эйнасто, Котык, Юшкевич, 1980].

ИСТОРИЯ БАССЕЙНА

В развитии осадконакопления в бассейне проявляется этапность, вызванная сменой трансгрессий и регрессий моря. Кроме того, такие более общие процессы, как изменение климата, условий в области сноса, интенсивности приноса терригенного материала, а также соотношения тектонического погружения и скорости седиментации, обусловили смену характера (типов) осадконакопления.

Первый тип осадконакопления господствовал от раннего до середины позднего лландовери. Он характеризовался ограниченным приносом терригенного материала в бассейн и быстрым погружением краевой части платформы к батии, с образованием относительно глубоководной впадины в пределах Балтийской синеклизы. В результате на шельфе и склоне накапливались в основном чистые карбонатные отложения, а в погруженной части бассейна — вероятно в условиях некомпенсированного прогибания дна — черные битуминозные граптолитовые аргиллиты небольшой мощности. Распространение данного типа осадконакопления почти на весь лландоверийский век несколько условно. Он особенно характерен для райккюлаского времени, тогда как в раннем лландовери (юурусское время) обстановка больше сходна с обстановкой следующего этапа.

Второй тип осадконакопления, господствовавший от середины позднего лландовери до конца лудлова, отличался от предыдущего более интенсивным накоплением глинистого терригенного материала, в основном на пологом материковом склоне. Это привело к заполнению краевой части унаследованной впадины. В открыто-шельфовой зоне накапливались глинисто-карбонатные отложения с характерной волнисто-комковатой текстурой; на склоне — карбонатно-глинистые отложения (мергели и глинны). В депрессионной части бассейна образовались серые карбонатные глины и глинистые мергели с остатками граптолитов, по мощности близкие к шельфовым.

Третий тип осадконакопления характерен для даунтона и начала раннего девона, когда начался интенсивный принос терригенного материала с поднимавшихся каледонид. Терригенный материал в существенной мере подавил карбонатонакопление на шельфе и привел к постепенному заполнению всей остаточной впадины карбонатно-глинистыми осадками. Отложения максимальной мощности образовывались уже за пределами рассматриваемой в данной статье территории, в Северной Польше (свыше 2 км) [Tomczykowa, Tomczyk, 1979].

При преобладании определенного типа осадконакопления в течение этих трех стадий проявляется разнопорядковая цикличность. Она особенно хорошо выражена в разрезах шельфовых отложений, тогда как в более глубоководных отложениях она слабая или вовсе отсутствует.

Выделяются следующие главные циклы (см. табл., рис. 1).

Первый цикл начинается первой силурийской трансгрессией после значительной регрессии в конце ордовика, когда большая часть района стала сушей и море сохранялось лишь в Южно-Эстонском прогибе. Завершается цикл регрессией и перерывом в осадконакоплении на периферии залива (Средняя Эстония, венлок Латвии и Литвы) в конце среднего лландовери.

В течение первой половины цикла (юурусское время) были хорошо развиты отложе-

Международная шкала		Региональные горизонты	Тяги осадочного накопления	Циклы	Кривая регрессии-трансгрессии	Уровни карт
Даунтон	? <i>ultimus</i>	Оксаареский	III	IV		■ 6 ■ 5 ■ 4 ■ 3 ■ 2 ■ 1
		Каугатумаский				
Лудлов	<i>fortofofus</i> <i>nibssbni</i>	Курессаареский	II	III		
		Паадлаский				
Венлок	<i>ludensis</i> <i>passa</i> <i>riccattonensis</i> <i>murchisoni</i>	Ровтсикюлаский	II	II		
		Ягарахуский				
		Яаниский				
Лландовери	<i>stenuata</i> <i>sedgwickii</i> <i>cyprus</i> <i>vesiculatus</i>	Адавереский	I	I		
		Райккюлаский				
		Юрусский				

Рис. 1. Стратиграфическая схема Восточной Прибалтики и главные циклы развития бассейна. Приведены лишь важнейшие граптолитовые зоны, установленные в Прибалтике достаточно достоверно, остальные заменены стрелкой; вопросительный знак означает, что зона не установлена

ния отмельной зоны (пентамерусовая банка таммикуской пачки, хиллистеские биогермные известняки), открыто-шельфовые комковатые глинистые илисто-детритовые известняки (варболаская свита) и склоновые известковые мергели (ьхнеская свита) (см. ниже рис. 2), согласно основной фациальной модели силура Прибалтики [Нестор, Эйнасто, 1977]. В райккюлаское время в заливе почти на всей площади шельфа и частично на склоне началось интенсивное накопление тонких карбонатных илов (см. рис. 3).

Второй цикл начинается следующей трансгрессией, достигшей максимума в раннем венлоке, и завершается максимумом регрессии в конце венлока (по-видимому, уровень зон *passa* и *ludensis*), когда широкое распространение в Прибалтике получили лагунные доломиты (см. рис. 5).

Даже в наиболее восточных разрезах, в Латвии (скв. Алуксне, Балтинава), нижний венлок представлен глубоководными отложениями (мергелями с граптолитами), позволяющими предположить, что во время максимума этой трансгрессии море заходило значительно дальше на восток и, возможно, имело прямую связь с эпиконтинентальным морем Московской синеклизы. В пользу этого говорят и некоторые палеонтологические данные из последнего района [Аристова, Островский, 1975].

Третий цикл начинается раннелудловской трансгрессией, которая была значительно менее обширной, чем предыдущая. Она достигла максимума в конце паадлаского времени и завершилась регрессией в начале курессаареского. Как и во второй половине предыдущего цикла, в лудлове в Восточной Литве также широко развиты на отдельных уровнях лагунные доломиты и даже эвапориты.

Четвертый цикл начинается позднекурессаареской трансгрессией, достигшей максимума в позднекаугатумаское время (см. рис. 7). Завершается цикл регрессивной фазой, продолжавшейся в Южной Прибалтике и в начале девона (тильжеско—стоницкяйское время).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ БИОСА: ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Строматопораты. Фациальный диапазон распространения строматопорат был сравнительно узким. Они обитали в основном в отмельной и открыто-шельфовой фациальных зонах [Nestor, 1977], достигая наибольшего таксономического разнообразия на отмели, где нередко участвовали в образовании различных органогенных построек (в юрусское, райккюлаское, ягарахуское и паадлаское время). Число видов в отмельных сообществах достигало 12—15, в открыто-шельфовых — 5—6. Как правило, виды, присущие открытому шельфу, были многочисленны и в одновозрастных отмельных образованиях, что заставляет рассматривать строматопорат этих двух зон в каче-

стве единого сообщества, имевшего два варианта — разнообразное и обедненное. В переходной полосе от открытого шельфа к склоновой фациальной зоне, а также в другом направлении — от отмельной зоны к лагуне (или к отгороженному шельфу) — число строматопорат быстро уменьшалось, и они были представлены одним-двумя специфическими видами, нередко со сравнительно широким стратиграфическим диапазоном. Эти комплексы можно рассматривать как самостоятельные сообщества — глубоководное и сублагунное.

Пока что систематическое рассмотрение проведено лишь для строматопоратых сообществ венлока [Nestor, 1982]. По остальным эпохам данные довольно отрывочны.

Т а б у л я т ы обитали во всех фациальных зонах (кроме депрессионной), причем оптимальными для них условия существования были на отмели. В этой фациальной зоне они обыкновенно вместе со строматопоратами строили различные биогермы и биостромы. В таком случае в массовом количестве были представлены только единичные "рифолобивые" виды (например, *Favosites mirandus* в раннеяагаракское время, *Thesia swindemiana* и *Laceripora cribrosa* соответственно в ранне- и позднепаадлаское время и т.д.). Наибольшее таксономическое разнообразие табуляты достигали во внутренней части открытого шельфа. Далее в направлении к открытому морю они встречались спорадически и были представлены специфическими илолюбивыми формами (в основном альвеолитидами, хализитидами, сирингопоридами и гелиолитоидеями), колонии которых имели толстую корковидную, пластинчатую, широкую лабиринтоидную или кустистую форму. В редких случаях могли также здесь образовываться коралловые постройки в виде маломощных пластообразных тел почти монотаксонного состава или небольших бугров и куполов.

В лагунной фаши, точнее в ее внешней полосе, примыкавшей к тыльной части отмели, обитали только единичные, узкоспециализированные виды табулят, представленные большим количеством колоний ветвистой или цилиндрической формы [Клааманн, 1972; Клааманн и др., 1980; Klaamann, Einasto, 1982].

Р у г о з ы были распространены на шельфе и в верхней части склоновой фациальной зоны. Наибольшее количество ругоз было связано с отмельной фашией; в сторону открытого моря их количество постепенно уменьшалось, а таксономический состав и преобладающие жизненные формы значительно менялись [Силтур Эстонии, 1970]. Это позволяет выделить сообщества, связанные с определенными фациальными условиями (см. ниже).

В распределении жизненных форм проявляется следующая закономерность: на карбонатно-песчаном и алевроитовом дне отмельной зоны встречались массивные колонии типа *Cyathophylloides*, *Spongophylloides*, на более глинистых околорифовых участках и на открытом шельфе распространялись ветвистые колонии типа *Palaeophyllum*, *Micropasma* и др. Во внешней части открытого шельфа и в зоне склона колониальные ругозы были очень редки. Что касается одиночных ругоз, то их максимум был связан с околорифовыми биогермными участками, и особенно с внутренней частью открытого шельфа. В районах развития тонких известковых илов (райккюлаское и паадлаское времена) распространялись почти только маленькие трохонидные формы, тогда как на карбонатно-терригенных илах кроме них встречались также специфические формы ругоз, которые, благодаря сильно расширенному основанию (*Schlotheimophyllum*) или пуговидеобразной форме (*Pogrites*), могли лежать на мягком дне. Наиболее крупные ругозы встречались в полосе их максимального распространения (в частности, в румбаской свите адавереского горизонта, а также в курессаареском и каугатумаском горизонтах). Нам кажется возможным связать увеличение роста лландоверийских ругоз не только с изменениями глубин, но также с потеплением климата после оледенения в конце ордовика.

Брахиоподы были распространены во всех фациальных зонах Восточно-Прибалтийского залива, но далеко не равномерно. Как известно, сообществам брахиопод посвящено довольно много работ [см.: Voucot, 1975, 1981]. Наиболее полный обзор распро-

странения силурийских брахиопод Прибалтики по сообществам опубликован недавно Д.Л. Кальо и М.П. Рубелем [1982].

Можно выделить весьма большое число возможных частных сообществ, отличающихся между собой доминирующими видами или повторяющимся таксономическим составом. Однако далеко не все эти мелкие сообщества пространственно столь выдержаны, чтобы их можно было уверенно увязать с теми или другими условиями (фашиями). Так, например, среди сообществ *Stricklandia*—*Zygospiraella* выделяются такие, в которых доминировали либо *Stricklandia*, либо *Zygospiraella*, либо *Hindella*. Однако все эти сообщества имели много общих видов (в том числе и доминантов) и пространственно перекрывающееся распространение. Поэтому такие мелкие вариации сообществ объединены в одно крупное, имеющее явную связь с определенными фашиальными зонами бассейна.

Сообщества, "увязанные" таким образом с фашиальными зонами, сохраняли единый облик также во времени. В рамках каждого сообщества происходили временные замены одних видов или даже родов другими, но система сообществ при этом оставалась более или менее одинаковой. Это особенно заметно в трех временных интервалах существования Балтийского силурийского бассейна: 1) от начала лландовери до первой половины позднего лландовери; 2) от второй половины лландовери до конца венложа и 3) от начала лудлова до конца даунтона.

О с т р а к о д ы были одной из самых распространенных групп организмов в силурийском заливе Восточной Прибалтики. Распространенные по всему бассейну, они были особенно многочисленны в отмельной и открыто-шельфовой фашиальных зонах и весьма редки в депрессионной. При переходе от мелководных фаший к глубоководным значительно менялся таксономический состав остракод [Гайлите, 1972]. Детальное изучение их сообществ еще предстоит, но уже сейчас можно отметить, что в более глубоководных частях бассейна обитали главным образом подокопиды, тогда как палеокопиды преобладали в шельфовых фашиях. Кроме того, можно отметить и различные фашиальные амплитуды у видов одного рода. Например, *Frostiella lebiensis* была распространена в глубоководных условиях, а *F. groenwalliana* — на мелководье.

Т р и л о б и т ы в целом отличались широкой фашиальной амплитудой распространения, начиная от биогермов отмели до внутренней части депрессионной зоны включительно. Наиболее богатые по видовому составу и численности особей сообщества встречались на мягких илистых грунтах относительно глубокой внешней части открыто-шельфовой и склоновой зон; в депрессионной зоне видовое разнообразие обычно уменьшалось, хотя частота встречаемости местами оставалась высокой. В области накопления граптолитовых илов трилобиты не жили.

Отдельные таксоны трилобитов весьма чутко реагировали на фашиальные условия и образовывали более или менее четкие сообщества. Их видовой состав и распространение в венлоке и позднем силуре Палеобалтики недавно рассмотрены Р.П. Мяннил [Männil, 1982].

К о н о д о н т ы установлены в отложениях всех фашиальных зон, но наиболее часты они в отмельной, открыто-шельфовой и склоновой фашиях; в первых двух они встречаются иногда в массовых количествах. Выделяются следующие сообщества: *Stenognathodus* в переходной полосе от лагунной фашии к отмельной (роетсикюлаское время), *Kockelella* в отмельной и открыто-шельфовой фашиях (яниское и ягарахуское времена), *Ozarkodina* в отмельной, открыто-шельфовой и склоновой фашиях позднего силура, *Pterospirifer* в депрессионной фашии и в переходной полосе к склоновой [Viira, 1982]. В силурийском бассейне Прибалтики преобладали мелководные шельфовые сообщества.

Г р а п т о л и т ы в большей части были связаны с глубоководной центральной частью бассейна [Kaljo, 1978]. В сторону суши их число и разнообразие быстро убывали — во внутренней полосе склоновой фашии они встречались спорадически, а в открыто-шельфовой лишь случайно. На фоне этой общей закономерности вызывает

интерес тот факт, что в среднем лландовери виды из группы *Coronograptus gregarius* и некоторые двурядные граптолоидеи (*Climacograptus*, *Paraclimacograptus* и др.) были довольно часты в открыто-шельфовых фациях. Еще недостаточно ясно, чем это обусловлено. В разное время (наиболее часто в райккюлаское) на шельфе спорадически встречались дендроидеи, тогда они образовывали здесь специфическое сообщество.

Х и т и н о з о и. Наибольшее число видов и особей было приурочено к относительно глубоководным участкам бассейна с карбонатно-глинистой седиментацией (открыто-шельфовая и склоновая фациальные зоны). В незначительном количестве они присутствовали и в депрессионной зоне в районе накопления граптолитовых илов. Под вопросом их присутствие в лагунах и на отмелях, поскольку пробы из соответствующих отложений оказывались практически пустыми. По латерали таксономический состав хитиной изменялся относительно мало, хотя в направлении к мелководью и к наиболее глубоководной депрессионной фациальной зоне их сообщества одинаково обеднялись. Для характеристики фациальных условий можно использовать представителей разных групп микробентоса, извлекаемых из породы вместе с хитинозойми. Количественное соотношение хитиной и микробентоса хорошо отражает изменение обстановок.

П о з в о н о ч н ы е (бесчелюстные и рыбы) обитали во всех частях силурийской Палеобалтики, за исключением депрессионной фациальной зоны [Мярсс, Эйнасто, 1978]. Среди них были наиболее широко распространенными сравнительно хорошие плывцы из рыб (*Acanthodei*, *Osteichthyes*) и некоторых групп бесчелюстных (*Anaspida*, *Thelodonti*). Придонный образ жизни вели остеоостраки, обитавшие главным образом в прибрежных фациях, тогда как гетеростраки выходили также в открытое море.

Позвоночные образовывали сообщества, замещавшие друг друга во времени. Отдельные виды этих сообществ были распространены от приливных равнин до пологого склона, образуя в разных условиях седиментации тафоценозы, отличающиеся по количеству скелетных элементов или по их цельности. Так, например, в турбулентных гидродинамических условиях отмели образовывались наиболее разнообразные по видовому составу, обогащенные скелетными элементами так называемые костеносные слои. Несколько меньше чешуи, шипиков, фрагментов и цельных щитов при таком же видовом составе встречается в отложениях лагун. В тафоценозах открытого шельфа встречаются скелетные элементы тех же видов, но в меньших количествах, а в отложениях склоновой фациальной зоны — более редкие чешуи агнат и рыб, принадлежащие лишь немногим видам. По нашему мнению, указанное уменьшение количества остатков позвоночных говорит больше о влиянии скорости накопления отложений (самая интенсивная на склоне), чем об экологии животных.

· РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БИОСА ПО МОДЕЛЬНЫМ УРОВНЯМ

Приведенные общие сведения о распространении остатков организмов ниже конкретизируются для четырех уровней, избранных для выявления закономерностей фациальной контрольной и развития бассейна (см. рис. 1). Стратиграфическое положение выбранных уровней охарактеризовано в тексте. Ископаемые организмы или их сообщества указываются только для лучше изученных групп (Стр — строматопораты; Таб — табуляты; Руг — ругозы; Бра — брахиоподы; Три — трилобиты; Ост — остракоды; Кон — конодонты; Поз — позвоночные, т.е. бесчелюстные и рыбы; Гра — граптолиты; Хит — хитинозои). В отдельных случаях приведена дополнительная информация по другим группам для большей полноты характеристики (Кри — криноидеи, Ско — скорпиономорфы, Вод — водоросли).

Уровень верхней части юрусского горизонта (=тамсалуская свита, верхи варболаской свиты в Средней Эстонии, верхи ьхнеской свиты, примерно уровень зоны *vesiculosus*) (рис. 2).

По фациальным зонам установлены следующие сообщества.

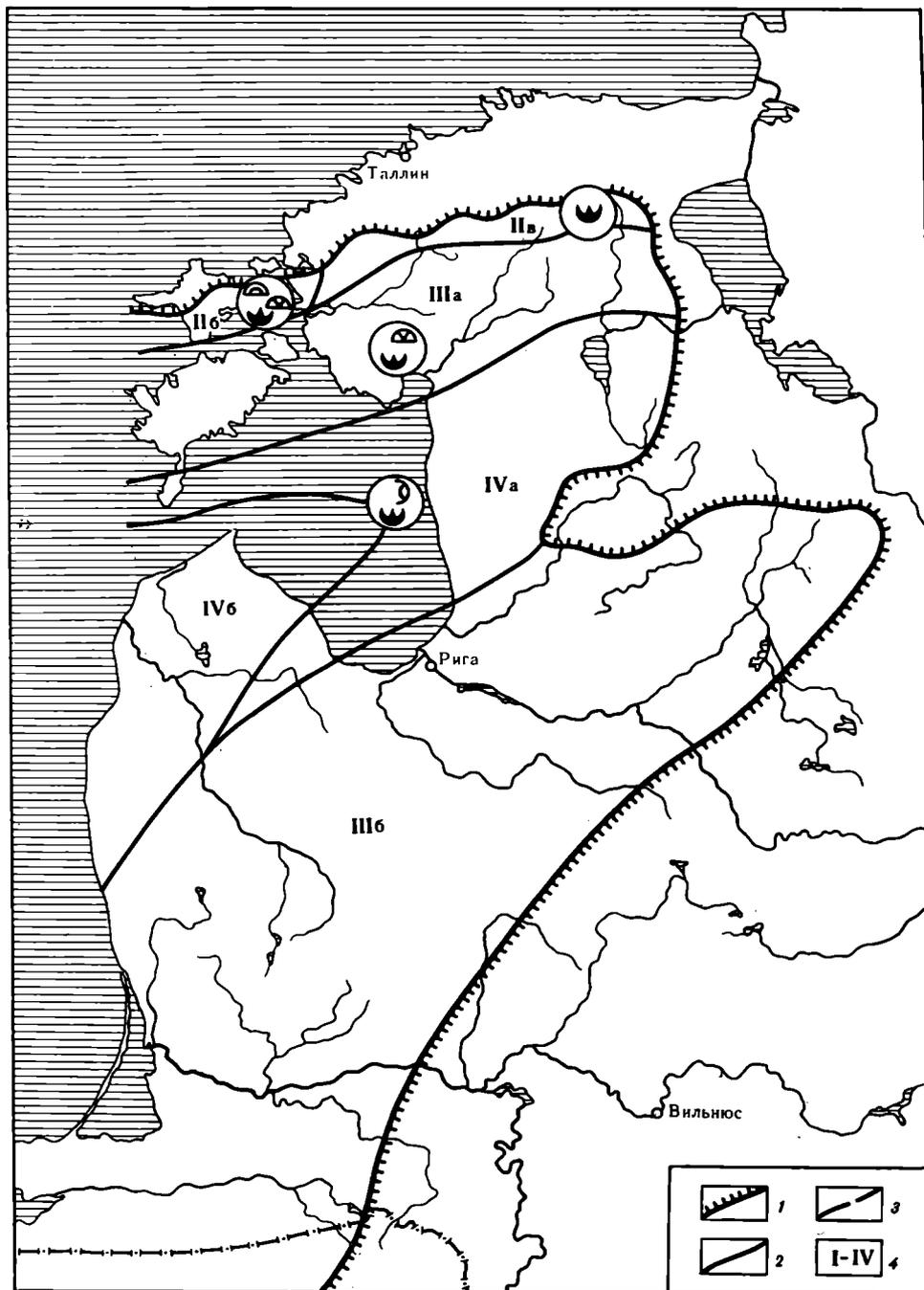


Рис. 2. Фациальная зональность и распространение ассоциаций главных групп организмов на уроне зоны *vesiculosus*

1 – граница современного распространения отложений; 2 – границы фациальных зон; 3 – предполагаемые границы фациальных зон; 4 – фациальные зоны: I – лагуна и приливная равнина (терригенно-известковые и доломитовые илы); II – отмель: а – раковинные илсски; б – биогермные и ракушечно-детритовые известковые осадки, в – ракушечники; 2 – сгустково-оолитовые пески; III – открытый шельф: а – раковинно-детритовые терригенно-известковые илы, б – известковые илы, в – раковинно-детритовые известково-терригенные илы; IV – склон: а – зеленые известково-терригенные илы; б – красные известково-терригенные илы; в – переслаивающиеся известковые и терригенные илы; V – депрессия: а – серые карбонатные илы; б – темные глины.

Условные обозначения организмов см. на рис. 8

Отмельная фация (*A* — биогермная микрофация, *B* — пентамерусовая банка): Стр: *Clathrodictyon boreale* — *Ecclimadictyon microvesiculosum* (в *A* большое таксономическое разнообразие, в *B* многочисленны только некоторые виды). Таб: *Catenipora approximata* (*A*), *Catenipora septosa* (*B*). Руг: *Syathophylloides kassariensis* — *Syathactis balticus* (*A*), в *B* — редкие. Бра: *Linoporella* (*A*), *Borealis borealis* (*B*). Три: редкие виды *Stenoporeia* sp., *Proetus planedorsatus* (*A*). Остр: *Bolbiprimitia tamsaluensis* — *Kiltsiella rosensteinae* (*A*).

Открыто-шельфовая фация: Стр: *Forolinia brevis* (внешняя часть). Таб: *Palaeofavosites balticus* — *P. paulus*. Руг: *Porfiriviella estonica*. Бра: *Stricklandia* — *Zygospiraella*. Три: виды *Fragiscutum kiltsiense*, *Calymene* sp. Остр: виды *Steusloffina eris*, *Longiscula smithii*. Хит: *Conochitina postrobusta* и разные виды *Syathochitina*. Микробентос доминирует.

Склоновая фация: Бра: *Clorinda*. Три: виды *Acernaspis estonica*, *Cheirusus* sp. малочисленные. Остр: виды *Silensis estonus*, *Neckajatia modesta*, *Longiscula smithii*. Кон: виды "Distomodus", sp., "Acodus" sp. и другие; редко. Хит: *Conochitina postrobusta* и разные виды *Syathochitina*, сравнительно многочисленные; они доминируют над микробентосом. Гра: *Dimorphograptus confertus*.

Уровень середины райккюлаского горизонта (=середина кулламааской свиты, иклаская и леммеская пачки саардеской свиты, часть добельской свиты; примерно уровень зоны *gregarius*) (рис. 3).

По фациальным зонам установлены следующие сообщества.

Лагунная фация: Остр: *Hermannina hisingeri*.

Отмельная фация: Стр: *Clathrodictyon clivosum*. Таб: *Parastriapora celebrata*. Руг: *Paliphyllum karinuensis*—*Strombodes*. Бра: *Linoporella*. Остр: *Hermannina hisingeri*.

Открыто-шельфовая фация: Руг: *Densiphyllum* sp.—*Rhegmaphyllum whittardi*. Бра: *Pentamerus* (виды *Borealis pumilus* и *B. borealis osloensis*) и *Stricklandia*. Три: единичные находки. Остр: редкие *Silensis estonus*, *Microcheilinella* sp. sp. Кон: единичные находки. Хит: *Conochitina edjelensis*. Гра: *Leveillites hartnageli*—*Rhadinograptus jurgensonae* (*B*), *Coronograptus* aff. *gregarius*—*Paraclimacograptus* (редко *A* и *B*).

Склоновая фация: Бра: *Clorinda*. Три: *Calymene latigenata*. Остр: виды *Bythocyproidea sarvi*, *Polyzygia estonica*, *Neckajatia modesta*. Хит: *Coronochitina maennili*—*Conochitina edjelensis*.

Гра: *Demirastrites triangulatus*, редко.

Депрессионная фация: Хит: *Coronochitina maennili*. Гра: *Coronograptus gregarius*.

Уровень нижней части яагарахуского горизонта (=вильсандиские слои яагарахуской свиты, верхи парамайской свиты, середина рижской свиты; примерно уровень верхов зоны *flexilis* и зоны *perneri*) (рис. 4).

По фациальным зонам установлены следующие сообщества.

Отмельная фация (*A* — в биогермах, *B* — в околорифовых отложениях): Стр: *Vikingia tenuis* (однообразное). Таб: *Favosites mirandus* (*A*), *Coenites juniperinus* (*B*). Руг: *Acervularia ananas* (*A*), *Microplasma schmidti*, *Kodonophyllum truncatum* (*B*). Бра: *Stegerhynchus*. Остр: *Hermannina phaseola* (редко). Три: *Arctinurus ornatus*. Кон: *Kockelella* (*K. ramuliformis*). Вод: Многочисленны разнообразные известковые водоросли.

Открыто-шельфовая фация (недостаточно изучена): Стр: *Densastroma rexismum* (во внешней полосе). Руг: *Phaulactis syathophylloides*. Три: *Encrinurus punctatus*. Кон: *Kockelella* (*K. ramuliformis*). Хит: *Conochitina claviformis* (обедненное).

Склоновая фация: Остр: виды *Clavofabella juvenca*, *Craspedobolbina insulicola*. Три: *Leonaspsis mutica* (во внутренней полосе), *Calymene orthomarginata*, *Encrinurus balticus* (во внешней полосе). Кон: *Kockelella* (*K. walliseri*). Хит: *Clathrochitina clathrata*, *Conochitina lagena*, *Conochitina subcyatha* (разновозрастные сообщества снизу вверх по разрезу). Гра: *Monograptus flemingi*.

Депрессионная фация: Три: *Calymene orthomarginata* (во внутренней полосе). Хит: *Conochitina* (обедненное). Гра: *Monograptus flexilis* — *Cyrtograptus perneri*.

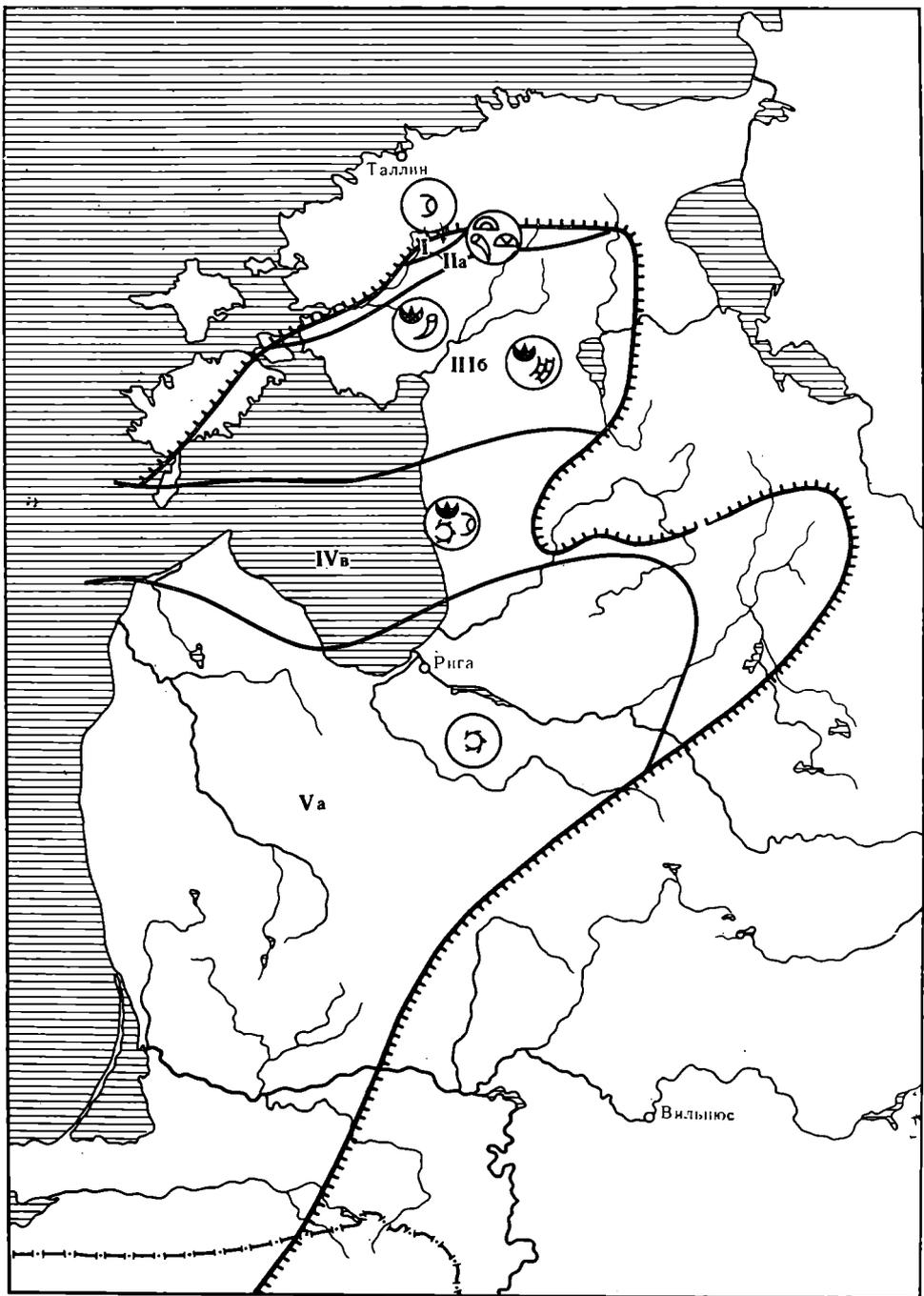


Рис. 3. Фациальная зональность и распространение ассоциаций главных групп организмов приблизительно на уровне зоны *gregarius*

Условные обозначения к этому рисунку и рис. 4, 5, 6, 7 см. на рис. 2 и 8

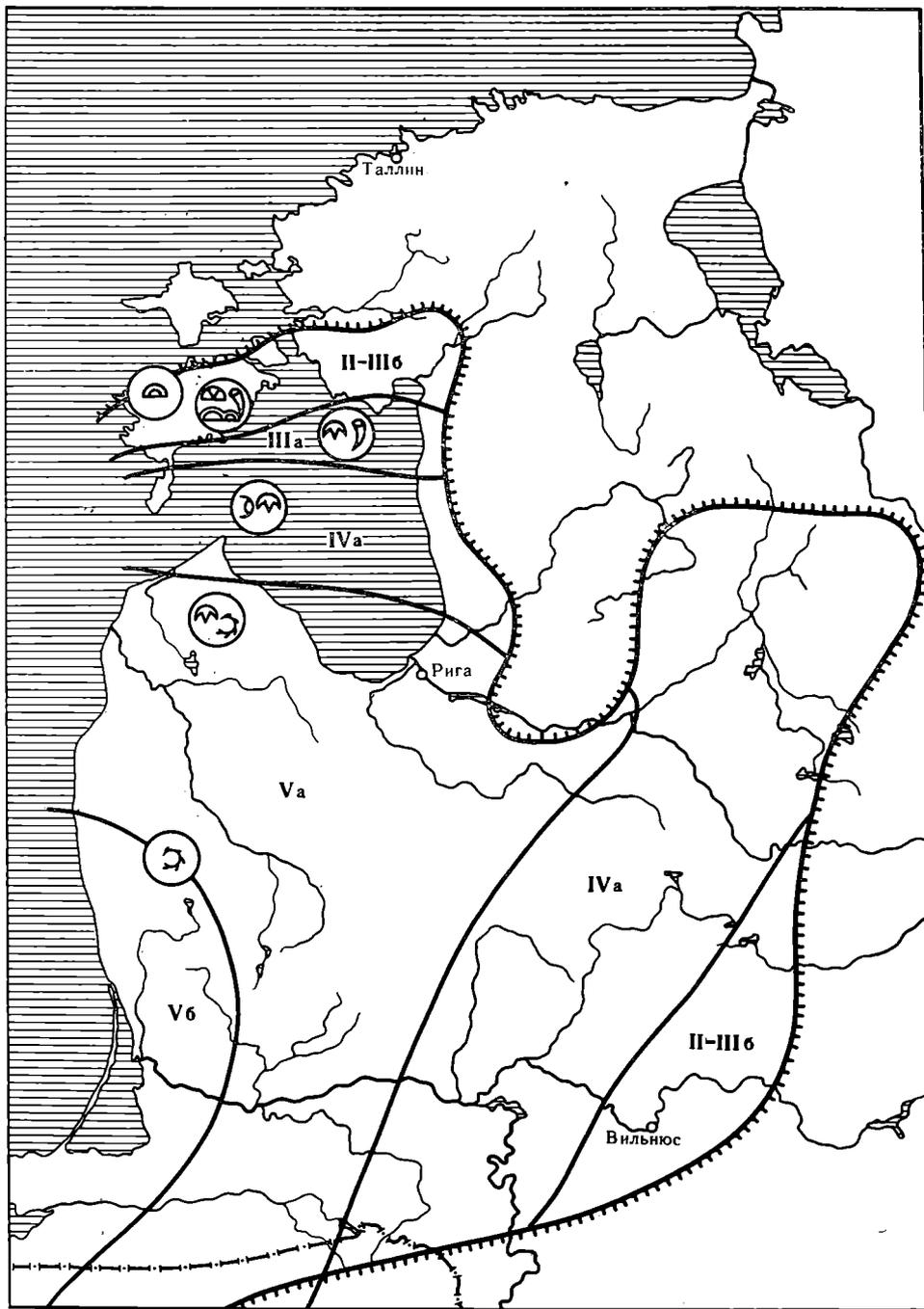


Рис. 4. Фациальная зональность и распространение ассоциаций главных групп организмов приблизительно на уровне верхов зоны flexilis и зоны reperti

Уровень нижней части роотсикюлаского горизонта (=вийтаские и куусныммеские слои роотсикюлаской свиты, верхи рижской свиты; примерно уровень зоны *passa*) (рис. 5).

По фаціальным зонам установлены следующие сообщества.

Лагунная фація (А — в полосе перехода к отмели): Стр: *Araneosustroma stelliparratum* (А). Таб: *Parastriatorpora commutabilis* (А). Бра: *Howellella cuniculi* (А) и *Pseudolingula nana*. Остр: *Herrmannina phaseola*. Ско: *Eurypterus*. Кон: *Stenognathodus purchisoni*. Поз: *Tremataspis schmidti* и эврифаціальное с *Logania martinsoni*. Вод: строматолиты.

Отмельная фація: Стр: *Parallelostroma tenellum*. Таб: *Palaeofavosites asper*. Бра: *Howellella cuniculi*. Остр: *Bingeria vesikuensis*, встречается также эврифаціальное *Beyrichia subornata*. Кон: *Stenognathodus purchisoni* и *Ozarkodina sagitta bohémica*. Поз: *Tremataspis schmidti* и эврифаціальное с *Logania martinsoni*.

Открыто-шельфовая фація: Стр: "*Rusnodictyon*" *densum* (внешняя полоса — по аналогии с о-вом Готланд). Таб: *Palaeofavosites asper* и *Halysites klintebergensis* (по аналогии с о-вом Готланд). Бра: *Whitfieldella*. Три: *Encrinurus punctatus* (редко). Остр: *Beyrichia subornata* с *Ohesaarina singularis*. Кон: *Ozarkodina sagitta bohémica*. Хит: *Sphaerochitina indecora*, *Gotlandochitina tabernaculifera*. Поз: *Logania martinsoni* и *Rhyncholepis oeselensis*.

Склоновая фація: Бра: *Dicoelosia* — *Skenidioides*. Три: *Warburgella stokesi calva* — *Calymene blumenbachii*, редкие. Остр: *Bollia amabilis* — *Craspedobolbina percurrens*. Хит: *Sphaerochitina indecora*, *Conochitina claviformis*. Гра: *Gothograptus nassa*.

Депрессионная фація: Хит: *Conochitina claviformis* (обедненное). Гра: *Gothograptus nassa*.

Уровень верхней части курессаареского горизонта (=кудьяпеские слои курессаареской свиты, верхняя половина вентспильских слоев; примерно уровень зоны *formosus*) (рис. 6).

По фаціальным зонам установлены следующие сообщества.

Лагунная фація: Поз: *Thelodus sculptilis*.

Отмельная фація: Стр: *Plexodictyon ?irregulare* — *Parallelopora ornata*. Таб: *Favosites effusus* — *F. pseudoforbesei*. Пур: *Entelophyllum articulatum*. Бра: *Atrypoides* и *Stegerhynchus*. Остр: *Plicibeyrichia numerosa* — *Beyrichia globifera*. Кон: *Ozarkodina* (*O. confluens*). Поз: *Thelodus sculptilis* — *T. admirabilis*.

Открыто-шельфовая фація: Стр: *Parallelostroma typicum* — *Densastroma himmetus*. Таб: *Favosites effusus* — *F. forbesi* и гелиолитоидеи. Пур: *Entelophyllum articulatum* — *Tryplasma loveni*. Бра: *Homoeospira*. Три: *Proetus kuressaarensis* (во внутренней полосе) и *Proetus signatus* (во внешней полосе). Остр: *Undulirete balticum* — *Neobeyrichia alia*. Кон: *Ozarkodina* (*O.s. eosteinhornensis*). Хит: *Conochitina granosa*, *Sphaerochitina sphaerocephala*. Поз: *Thelodus sculptilis*—*Poracanthodes porosus*.

Склоновая фація: Бра: *Dayia navicula*. Три: *Calymene latvica*. Остр: *Undulirete balticum* — *Neobeyrichia alia*. Кон: *Ozarkodina* (малочисленно). Хит: *Conochitina granosa*, *Sphaerochitina sphaerocephala*. Гра: *Monograptus* sp. sp. и *Pristiograptus ex gr. dubius* (редко). Поз: *Thelodus sculptilis* (малочисленно).

Депрессионная фація: Гра: *Monograptus formosus*.

Уровень верхней части каугатумаского горизонта (лыюские слои каугатумаской свиты, гирджайская пачка юраской свиты; уровень остракодовой зоны *Nodibeyrichia tuberculata*) (рис. 7).

По фаціальным зонам установлены следующие сообщества.

Лагунная фація: Поз: *Thelodus parvidens* — *Nostolepis gracilis*.

Отмельная фація: Таб: *Favosites effusus* — *Riphaeolites*. Пур: *Entelophyllum pseudodianthus*. Бра: *Stegerhynchus*. Кри: *Crotalocrinites rugosus*. Кон: *Ozarkodina* (*O. confluens*). Поз: *Thelodus parvidens* — *Nostolepis gracilis*.

Открыто-шельфовая фація: Таб: *Favosites effusus*. Пур: *Entelophyllum pseudodianthus*. Бра: *Homoeospira*. Три: *Acaste dayiana* (редко). Остр: *Nodibeyrichia tuberculata*.

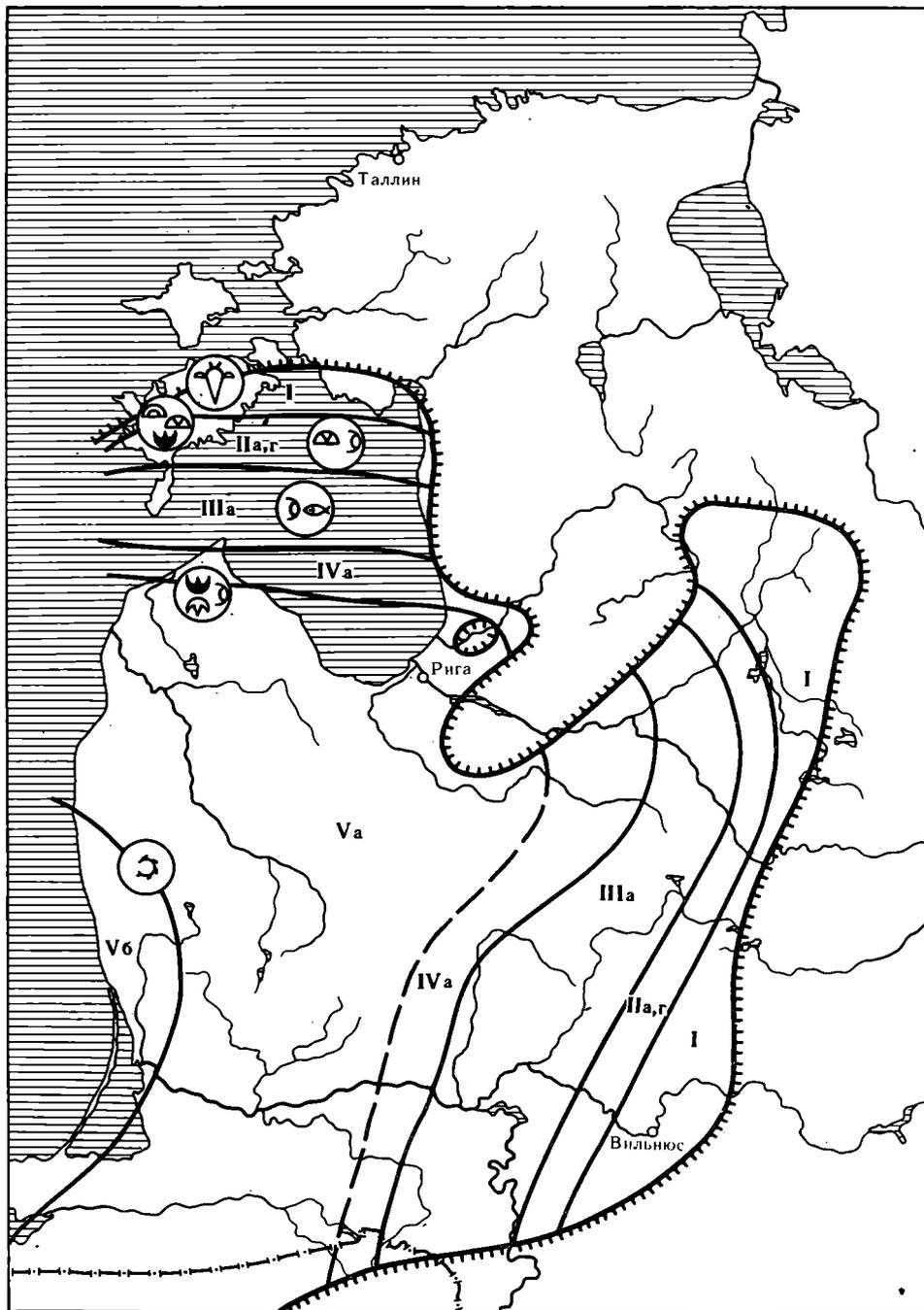


Рис. 5. Фациальная зональность и распространение ассоциаций главных групп организмов приблизительно на уровне зоны passa

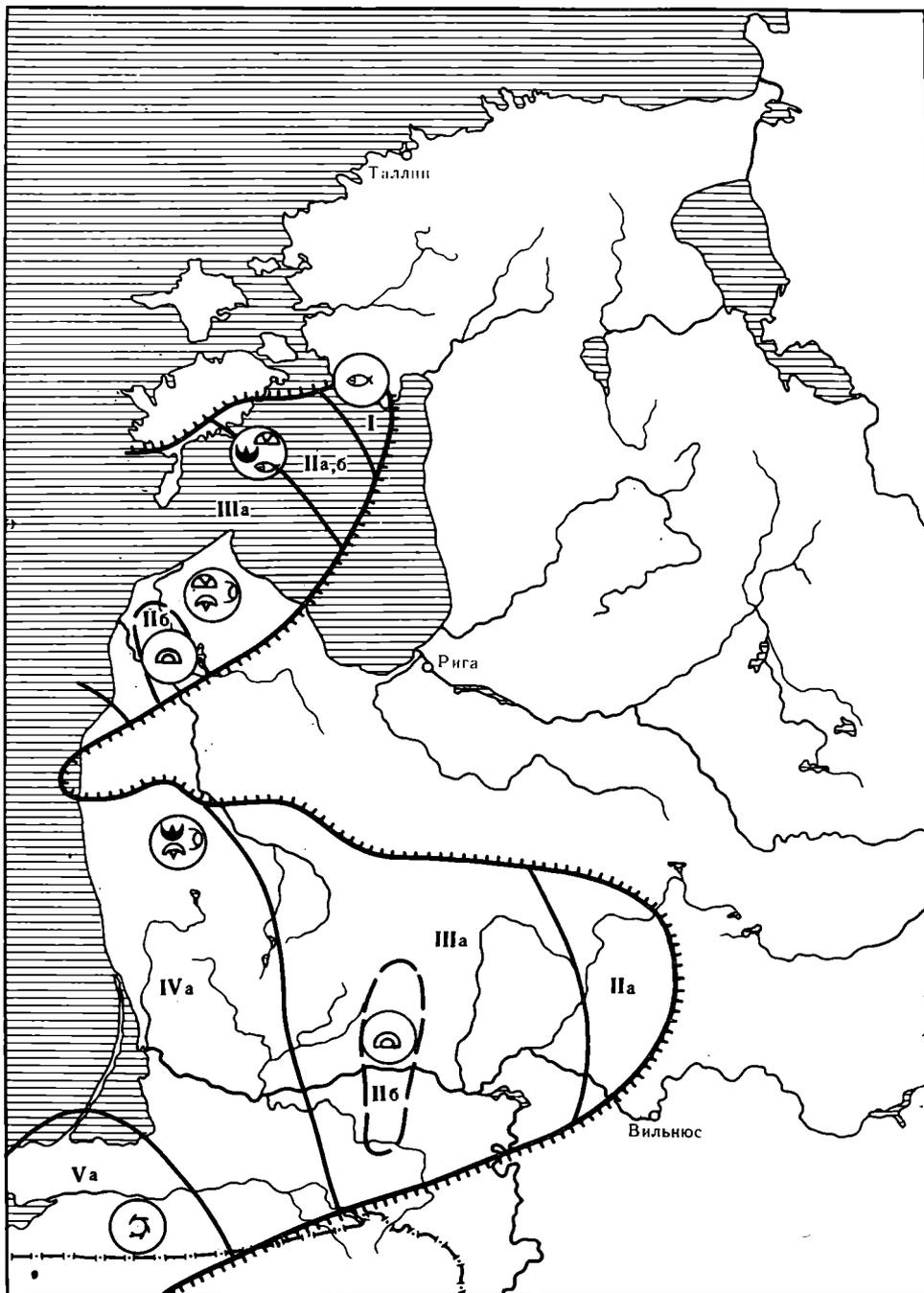


Рис. 6. Фациальная зональность и распространение ассоциаций главных групп организмов приблизительно на уровне зоны *formosus*

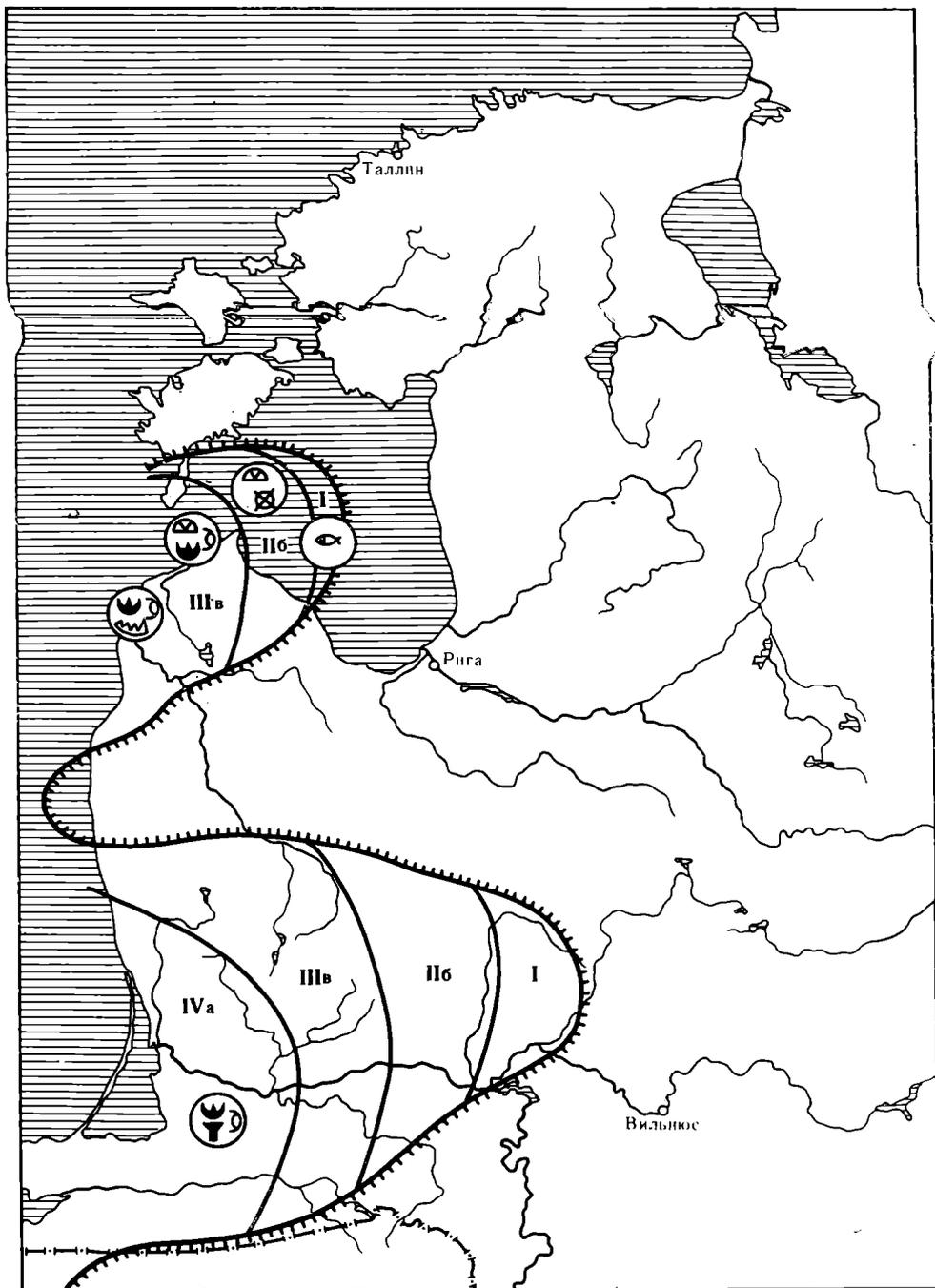


Рис. 7. Фациальная зональность и распространение ассоциаций главных групп организмов на уровне остракодовой зоны *Nodibeyrichia tuberculata*

Кон: Ozarkodina (O.s. eosteinhornensis). Хит: Eisenackitina filifera. Поз: Thelodus parvidens—Strosipherus indentatus—Nostolepis gracilis.

Склоновая фашия: Бра: Dayia. Три: Acaste dayiana (редко). Ост: Nodibeyrichia tuberculata. Кон: Ozarkodina (O.s. eosteinhornensis). Хит: Eisenackitina filifera. Поз: Thelodus parvidens—Nostolepis gracilis.

НЕКОТОРЫЕ ВЫВОДЫ

Приведенный список сообществ отражает закономерности распространения отдельных групп организмов, их отношение к определенным фашиальным условиям и соответствующее изменение таксономического состава сообществ. В результате экологического контроля каждая фашиальная зона имела свои специфические сообщества или, в более общем виде, свой групповой набор организмов. Поэтому целесообразно, наряду с сообществами (трактованными здесь как повторяющиеся совокупности организмов одной группы), выделять также характерные совокупности сообществ, свойственные определенной фашиальной зоне (биотопу) — ассоциации.

Состав ассоциаций различен, но сравнительно постоянен в одной фашии в течение довольно длительного времени. Кроме специфики фашиальных условий, большое влияние на них имеет эволюция отдельных групп, завоевание новых экологических ниш и т.п. Нельзя не забывать и кажущихся различий, обусловленных неодинаковой изученностью.

Отметим также, что при анализе условий жизни организмов и вытекающих из них закономерностей распространения важно отдельно рассматривать бентосные и планктонно-нектонные сообщества. Используемая нами для экологического анализа фашиальная модель бассейна характеризует в основном обстановку на дне и в придонном слое воды и лишь в общих чертах — остальную часть водной массы бассейна. Тем не менее она полезна для общей ориентировки и привязки данных по находимым в донных отложениях остаткам бентосных и пелагических организмов.

Бентосные ассоциации. В лагунной фашии они таксономически скудны — в среднем лландовери встречаются почти только остракоды (ассоциация *Neptanina hisingeri*), в позднем венлоке более разнообразная, но весьма специфическая ассоциация *Eurypterus* — *Tremataspis*, в которой доминировали хищные скорпиономорфы и заглатывающие остеоостраки. Характерны также крупные лепердитиды и лингулиды. В сторону отмели последняя ассоциация обогащалась рядом других групп, составлявших переходные ассоциации.

В отмельных ассоциациях можно выделить три разновидности: 1) "рифовую" — разнообразную, в которой ведущую роль играли кораллы (табуляты типа *Catenipora* и другие, ругозы типа *Syathophylloides* и другие), брахиоподы (*Linoporella* и другие), а также строматопораты, мшанки, остракоды и т.д.; 2) "рифово-банковую" — однообразную, в которой одна группа сильно превалировала (брахиоподы *Vogelalis* в раннем лландовери, строматопораты *Vikingia* в среднем венлоке); роль остальных групп, а также ассоциаций мала; 3) "внерифовую" — разнообразную, в которой среди многих групп организмов доминировали кораллы (табуляты типа *Coenites*, *Favosites* и другие, ругозы типа *Microplasma* и *Entelophyllum* и другие) и брахиоподы (*Stegerhynchus*, *Atrypoides* и другие). В даунтонских ассоциациях большую роль играли также криноиды и остракоды. Эволюционные изменения отмельных ассоциаций в первую очередь проявлялись в изменении таксономического состава доминантных групп, в меньшей мере — в совершенствовании состава сопутствующих групп. Так, в конце венлока в ассоциациях проявились остракодермы, в позднем силуре возрастала роль остракод.

Открыто-шельфовые ассоциации весьма разнообразны по составу и без резкого преобладания одной-двух групп. Среди преобладающих обыкновенны брахиоподы, кораллы, трилобиты (венлок, лудлов) и остракоды (лудлов, даунтон). Увеличение значения последних двух групп вызвано их эволюцией.

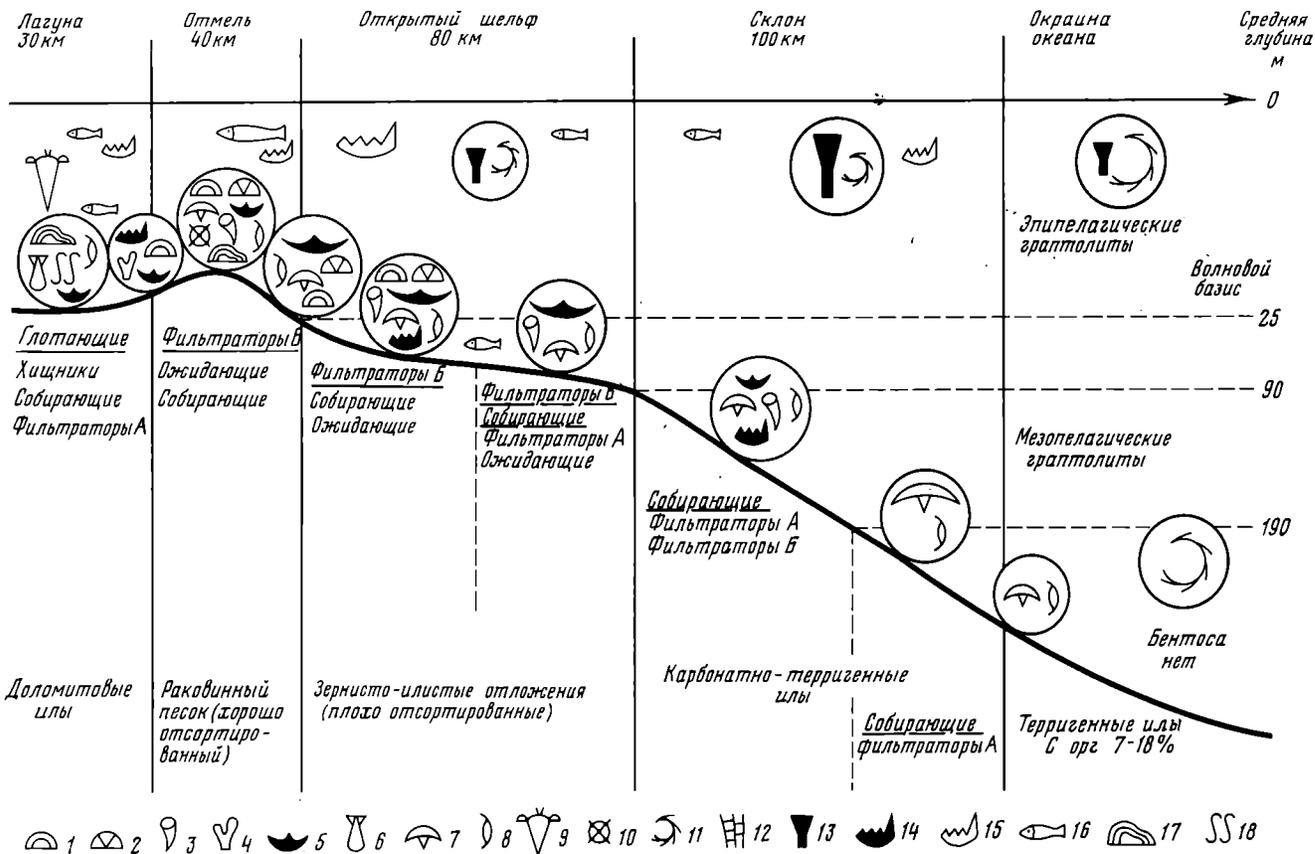


Рис. 8. Экологическая модель силурийского Палеобалтийского бассейна. Ширина фашиальных зон условная [по Кальо, Юргенсон, 1977]. Основные трофические группы бентоса указаны согласно классификации Е.П. Турпаевой [1954]. Доминирующие группы подчеркнуты

1 - строматопораты; 2 - табуляты; 3 - ругозы; 4 - мшанки; 5 - брахиоподы; 6 - двустворчатые моллюски; 7 - трилобиты; 8 - остракоды; 9 - скорпиономорфы; 10 - криноидеи; 11 - граптолиты; 12 - дендроидеи; 13 - хитинозои; 14 - сколекодонты; 15 - конодонты; 16 - агнаты и рыбы; 17 - водоросли; 18 - ходы илоедов

Для среднего лландовери установлены, кроме основных, два специфических варианта открыто-шельфовых ассоциаций: 1) брахиопово-ругозовая (*Bovealis pumilus*—*Densiphyllum*), обитавшая на карбонатно-илистых грунтах и 2) брахиопово-дендроидная (*Stricklandia*—*Leveillites*) — на терригенно-карбонатных.

Таксономическое разнообразие (на уровне группы) склоновых ассоциаций значительно меньше, чем шельфовых, — главную роль играли брахиоподы, остракоды и трилобиты, причем последние имели существенное значение лишь в венлоке и луддове. В венлоке трилобиты встречались также во внутренней полосе депрессионной фациальной зоны совместно с очень редкими брахиоподами и др. Центральная депрессионная фациальная зона бассейна была почти лишена бентоса.

Ассоциации планктонных и нектонных организмов в течение времени значительно обогатились. В лландовери выделяются две главные планктонные ассоциации: на открытом шельфе и склоне — хитинозойная, а в сравнительно глубокой части бассейна — граптолитовая. Их ареалы частично перекрываются.

В венлоке на склоне и в депрессии сохранялось прежнее положение, но на шельфе возросла роль конодонтоносителей, так что там можно выделить соответствующую ассоциацию. Последняя в конце венлока, когда появились первые многочисленные нектонные телодонты, стала уже конодонтово-телодонтовой (*Stenognathus*—*Logania* и *Ozarkodina*—*Logania* соответственно в прибрежных и открыто-шельфовых фациях).

В позднем силуре роль нектонных организмов еще увеличилась за счет появившихся многочисленных рыб (особенно в даунтоне). Несмотря на способность этих животных хорошо плавать, остатки позднесилурийских агнат и рыб не встречаются в депрессионных отложениях. Наверное, это можно связать с отсутствием или скудостью в депрессионной зоне подходящей пищи или, что также несомненно, — с растворением скелетных остатков на дне бассейна.

Таким образом, несмотря на широкое латеральное распространение многих представителей планктонных и нектонных организмов, в бассейне выделяются ассоциации трех различных типов — прибрежные, открыто-морские и глубоководные.

Описанная экологическая модель силурийского бассейна Восточной Прибалтики обобщенно изображена на рис. 8. В ней указаны и главнейшие трофические группы бентоса по схеме Е.П. Турпаевой [1954]. При этом из бентосных организмов часть двустворчатых моллюсков и брахиопод рассматривается как фильтраторы А, остальные брахиоподы, строматопораты, мшанки и криноидеи — как фильтраторы Б. К собирающим отнесены гастроподы, трилобиты, остракоды. Кораллы табулята и ругоза считаются ожидающими, а скорпиономорфы и головоногие — активными хищниками. Наконец, заглатывающими были придонные бесчелюстные, и, возможно, некоторые двустворки (?). Из планктонных организмов фильтраторами, несомненно, были граптолиты, а из нектонных — часть агнат. Другие же представители этой группы, как и акаюты, возможно, были хищниками.

Логическая связь распространения трофических групп с фациальной зональностью бассейна указывает на один из важнейших факторов механизма фациального контроля. Разумеется, значение имеют и абиотические (физические и химические) параметры среды.

Применение экологической модели бассейна позволяет оценивать палеонтологические и литологические данные для решения различных геологических проблем, в частности детальной стратиграфии, картирования и анализа развития седиментационных бассейнов.

ЛИТЕРАТУРА

Аристова К.Е., Островский М.И. Обоснование раннесилурийского возраста пород в Московской синеклизе в свете актуальных проблем ее тектонического развития и нефтегазоносности. — Докл. АН СССР, 1975, т. 225, № 5, с. 1143—1144.

Гайлите Л. Фациальные комплексы даунтонских остракод Прибалтики. — Изв. АН ЭССР. Химия, геология, 1972, т. 21, с. 351—357.

Кальо Д.Л., Юргенсон Э.А. Фациальная зональность силура Прибалтики. — В кн.: Фашии и

фауна силура Прибалтики. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1977, с. 122–148.

Кальо Д.Л., Рубель М.П. Связь сообществ брахиопод с фациальной зональностью в силуре Прибалтики. — В кн.: Сообщества и биозоны в силуре Прибалтики. Таллин: Валгус, 1982, с. 11–34.

Клааманн Э.Р. О сообществах табулят в силуре Прибалтики. — Изв. АН ЭССР. Химия, геология, 1972, т. 21, с. 78–82.

Клааманн Э.Р., Эйнасто Р.Э., Вийра В.Я., Мянниль Р.П. и др. Фациальные закономерности распределения фауны в верхнем лландоверни и венлоке Северной Прибалтики. — В кн.: Экостратиграфия и экологические системы геологического прошлого: Тр. XXII сес. ВПО. Л.: Наука, 1980, с. 38–47.

Мянниль Р.П. Сообщества трилобитов (венлок Прибалтики). — В кн.: Сообщества и биозоны в силуре Прибалтики. Таллин: Валгус, 1982, с. 51–62.

Мярсс Т., Эйнасто Р. Распределение вертебрат в разнофациальных отложениях силура Северной Прибалтики. — Изв. АН ЭССР. Геология, 1978, т. 27, с. 16–22.

Нестор Х.Э., Эйнасто Р.Э. Фациально-седиментологическая модель силурийского Палеобалтийского периконтинентального бассейна. — В кн.: Фашии и фауна силура Прибалтики. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1977, с. 89–121.

Сеславинский К.Б. Климаты и глобальные климатические пояса ордовика и силура. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1978, № 3, с. 98–112.

Силур Эстонии / Под ред. Д.Л. Кальо. Таллин: Валгус, 1970. 343 с.

Сообщества и биозоны в силуре Прибалтики / Под ред. Д.Л. Кальо, Э.Р. Клааманн. Таллин: Валгус, 1982, 139 с.

Турнаева Е.П. Типы морских донных биоценозов и зависимость их распределения от абiotических факторов среды. — Тр. ИО АН ЭССР, 1954, т. 11, с. 36–55.

Фашии и фауна силура Прибалтики / Под ред. Д.Л. Кальо. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1977. 286 с.

Эйнасто Р.Э., Котык В.А., Юшкевич В.И. Формационная зональность в силурийских краевых бассейнах запада Русской платформы. — В кн.: Типы осадочных формаций нефтегазоносных бассейнов. М.: Наука, 1980, с. 228–242.

Boucot A.J. Evolution and extinction rate controls. Amsterdam etc.: Elsevier, 1975. 427 p. Boucot A.J. Principles of benthic marine paleoecology. N.Y. etc.: Acad. press, 1981. 463 p.

Ecostratigraphy of the East Baltic Silurian / Eds. D.L. Kaljo, E.R. Klaamann. Tallinn: Valgus, 1982, 110 p.

Jaeger H. Das Silur und Unterdevon vom thüringischen Typ in Sardinien und seine regionalgeologische Bedeutung. — Nova acta Leopold., n. Folge, 1976, Bd. 45, N 224, S. 263–299. (Kossmat-Symp.).

Kaljo D.L. On the bathymetric distribution of graptolites. — Acta paleontol. pol., 1978, vol. 23, N 4, p. 523–531.

Klaamann E., Einasto R. Coral reefs of Baltic Silurian: structure, facies relations. — In: Ecostratigraphy of the East Baltic Silurian. Tallinn: Valgus, 1982, p. 35–41.

Männil R. Wenlock and Late Silurian trilobite associations of the East Baltic area and their stratigraphical value. — In: Ecostratigraphy of the East Baltic Silurian. Tallinn: Valgus, 1982, p. 63–70.

Nestor H. On the ecogenesis of the Paleozoic stromatoporoids. — Mém. Bur. Rech. géol. minières, 1977, N 89, p. 249–254.

Nestor H. The Baltic Middle Silurian stromatopoid succession. — In: Ecostratigraphy of the East Baltic Silurian. Tallinn: Valgus, 1982, p. 43–50.

Tomczykowa E., Tomczyk H. Stratigraphy of the Polish Silurian and Lower Devonian and development of the Proto-Tethys. — Acta palaeontol., pol., 1979, vol. 24, N 1, p. 165–183.

Viira V. Late Silurian shallow and deep water conodonts of the East Baltic. In: Ecostratigraphy of the East Baltic Silurian. Tallinn: Valgus, 1982, p. 79–88.

УДК 551.3.051+56.074.6/:551.733.3 (477)

Н.Н. ПРЕДТЕЧЕНСКИЙ, Т.Н. КОРЕНЬ, Т.Л. МОЛЗАЛЕВСКАЯ,
О.И. НИКИФОРОВА, А.Я. БЕРГЕР, А.Ф. АБУШИК

ЦИКЛИЧНОСТЬ ОСАДКОАКОПЛЕНИЯ И СМЕНА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ ФАУНЫ В СИЛУРЕ ПОДОЛИИ

Разрез силурийских и нижнедевонских отложений Приднестровья [Опорный разрез..., 1972], вскрытый в среднем течении Днестра и по его левым притокам, сложен разнообразными шельфовыми фашиями Подольского палеобассейна. Многочисленные и протяженные естественные выходы, дополняемые в необходимых случаях данными по скважинам, дают возможность анализа материала по соотношению и эволюции этих фаший во времени. Отложения прибрежных зон уничтожены послесилурийской эрозией, тогда как переход к относительно глубоководным осадкам внутренних частей

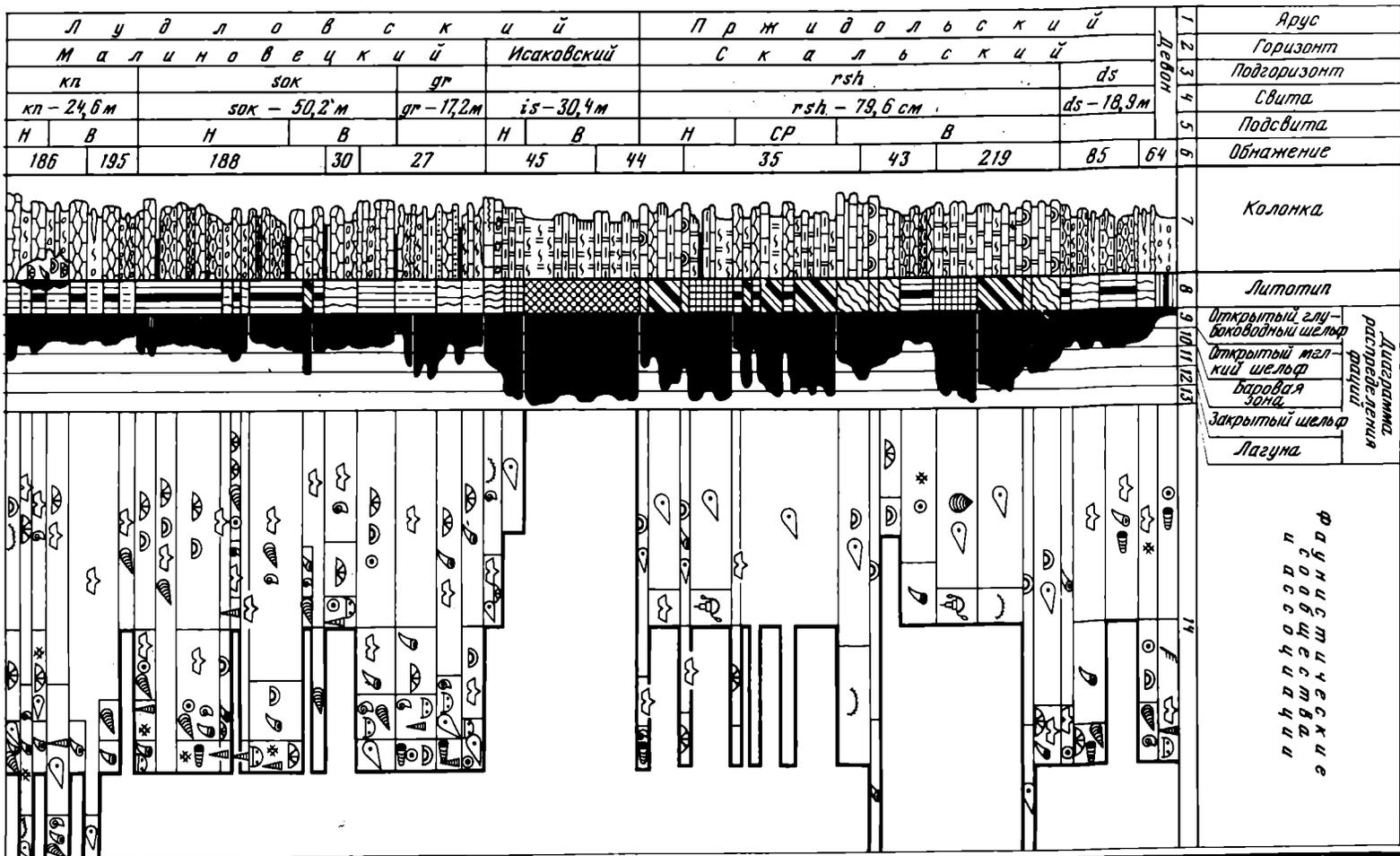


Диаграмма
распределения
фаций

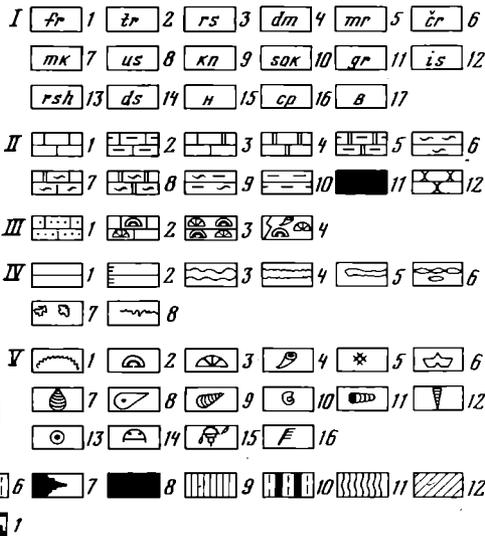
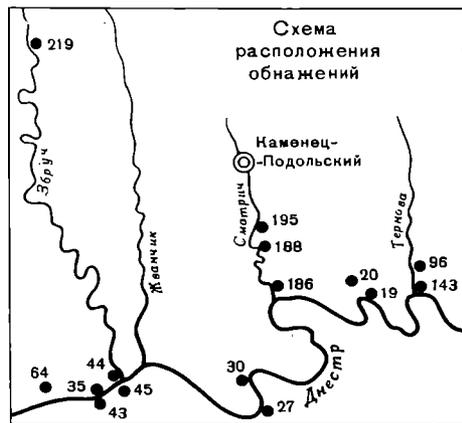
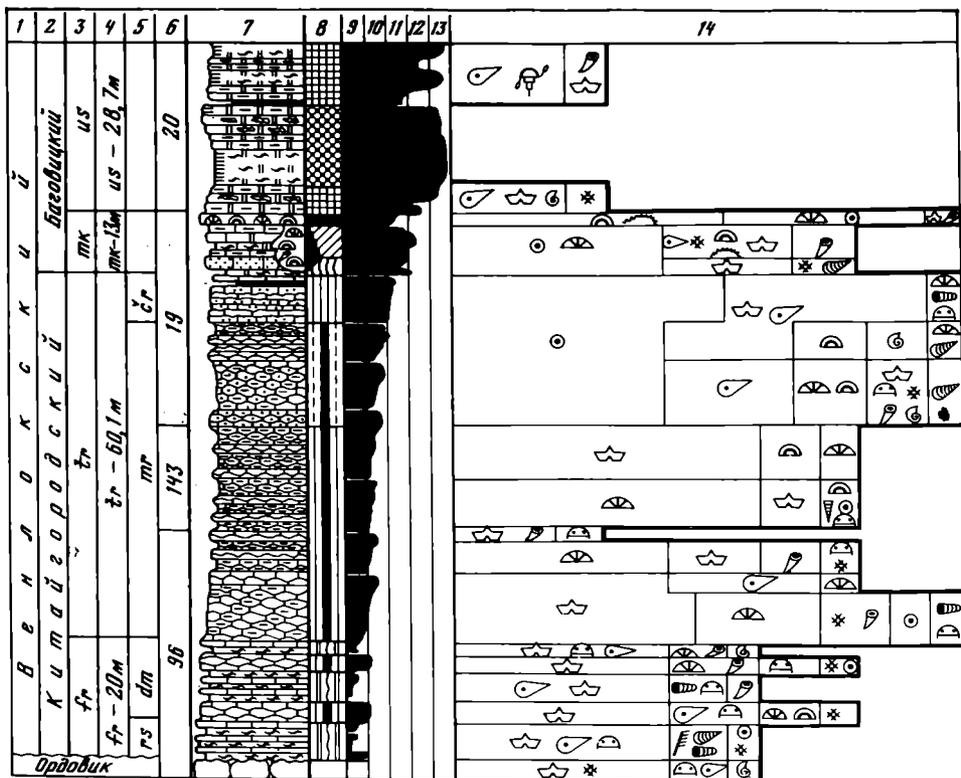


Рис. 1. Опорный разрез силурийских отложений Подолии

I — индексы подгоризонтов, свит и подсвит: 1 — фурмановский (ая), 2 — тернавский (ая), 3 — ретевская, 4 — демшинская, 5 — марьяновская, 6 — черченская, 7 — мукшинский (ая), 8 — устьевский (ая), 9 — коновский (ая), 10 — сокольский (ая), 11 — гринчукский (ая), 12 — isaковский (ая), 13 — рашковский (ая), 14 — дзвиногородский (ая), 15 — нижняя, 16 — средняя, 17 — верхняя.

II — петрографические типы пород: 1 — известняк; 2 — известняк глинистый; 3 — известняк доломитовый и доломитистый, доломит известковистый; 4 — доломит; 5 — доломит глинистый; 6 — мергель; 7 — мергель известково-доломитовый; 8 — мергель доломитовый; 9 — мергель глинистый; 10 — аргиллит, 11 — бентонит, 12 — песчаник известковистый

бассейна фиксируется в ряде глубоких скважин на территории Западной Украины и Белоруссии [Цегельнюк, 1976, 1980а, б]. Подольский бассейн представлял типичное периконтинентальное море, вытянутое в субмеридиональном направлении вдоль Средне-европейской геосинклинали, протяженностью более 800 км при ширине около 200 км.

На примере Подольского разреза хорошо прослеживается многопорядковая цикличность осадконакопления, которая иллюстрируется циклограммой, составленной Н.Н. Предтеченским и Р.Э. Эйнасто. Основной элементарной единицей являются циклиты первого порядка. Они состоят из неповторяющихся слоев с направленным изменением седиментационных признаков (состав, текстура), а также типов ориктоценозов. Границы циклитов обычно проводятся по рубежам наиболее резкой смены этих признаков — поверхностям диастем. Элементарные циклиты, как правило, не имеют эквивалентов в виде самостоятельных стратиграфических подразделений в схеме, а при расчленении разреза соответствуют слоям и пачкам. Циклиты второго порядка — мезоциклиты — образуются сочетанием элементарных циклитов с определенной тенденцией изменения состава и могут быть трансгрессивными, регрессивными или трансгрессивно-регрессивными. Их границы также устанавливаются по уровням наиболее резкой смены этих тенденций. В местной шкале один или сочетание нескольких близких по строению мезоциклитов используются для выделения подсвит и свит, а в региональной шкале — подгоризонтов и горизонтов. Циклиты третьего порядка — макроциклиты — объединяют ряд мезоциклитов с направленным изменением их состава и строения.

В силуре и нижнем девоне Подолии выделяются три макроциклита: 1) китайгородско-баговицкий, 2) малиновецко-исаковский и 3) скальско-днестровский, соотношение которых с общей шкалой еще должно быть уточнено (рис. 1). В первых двух преобладает регрессивная направленность, третий — трансгрессивный в скальско-борщовской части и заканчивается регрессией в днестровское время. В целом силурийские и нижнедевонские отложения Приднестровья могут рассматриваться как единый цикл более крупного порядка — мегациклит регрессивной направленности, в котором последовательно меняется соотношение открыто-морских и лагунных фаций во времени за счет увеличения последних. Девонская часть разреза в настоящей статье не рассматривается. Анализ цикличности является вспомогательным при выделении и прослеживании местных и региональных стратиграфических подразделений. Их границы проводятся по четкой смене состава отложений и соответственно фациальных обстановок осадконакопления и могут не совпадать с границами циклитов.

В настоящей статье эволюция осадконакопления и смена сообществ фауны и флоры рассматриваются на уровне мезоциклитов и более крупных единиц. Общая характеристика мезо- и макроциклитов приводится по фациальным обстановкам, которые достаточно достоверно устанавливаются согласно модели фациальной зональности,

Окончание подписи

III — структурные особенности пород: 1 — известняк детритовый, 2 — известняк биоморфный (значками обозначены преобладающие органические остатки), 3 — биостром, 4 — биогерм

IV — текстурные особенности пород: 1 — ровные поверхности наслоения, 2 — биогера массивная, 2 — горизонтальная слоистость, 3 — комковатая текстура, 4 — бугристое наслоение, 5 — линзы, 6 — желваковые прослои и отдельные желваки, 7 — каверны, 8 — стилолитовые швы

V — палеонтологическая характеристика: 1 — водоросли, 2 — строматопороиды, 3 — табуляты, 4 — ругозы, 5 — мишашки, 6 — замковые брахиоподы, 7 — беззамковые брахиоподы, 8 — остракоды, 9 — двустворчатые моллюски, 10 — гастроподы, 11 — наутилоиды, 12 — тентакулиитиды, 13 — криноиды, 14 — трилобиты, 15 — эвриптериды, 16 — граптолиты

VI — фации и литогенетические типы пород. Открытый глубоководный шельф: 1 — известняково-мергельно-аргиллитовые ритмиты, 2 — известняково-мергельные ритмиты. Открытый мелкий шельф: 3 — комковатые органогенно-детритовые известняки, 4 — комковатые известняки с линзами органогенных, 5 — желваковистые мергели, 6 — слоисто-комковатые известняки с детритом. Отмель: 7 — биогермы, 8 — биостромы, 9 — бугристо-наслоенные криноидно-детритовые известняки, 10 — комковатые криноидно-детритовые известняки, 11 — массивные и слоистые криноидно-детритовые известняки, 12 — водорослево-кораллово-строматопоровые известняки. Закрытый шельф: 13 — доломитовые известняки и известково-доломитовые мергели с эвригалинной фауной, 14 — микритовые известняки и известково-доломитовые мергели. Лагуна: 15 — доломиты и домериты угнетенной фауной, 16 — доломиты и домериты без фауны

VII — циклограмма: 1 — мезоциклиты и границы между ними

разработанной для Балтийского [Нестор, Эйнасто, 1977] и Подольского палеобассейнов [Предтеченский, 1973; Корень, 1974].

В результате изучения силурийского разреза Приднестровья сделана реконструкция обстановок, меняющихся во времени и соответствующих следующим зонам: открытый глубокий шельф, открытый мелкий шельф, отмель (бар), закрытый шельф (в тех случаях, когда эта зона занимает обширные пространства) и лагуна. В пределах каждой зоны отмечается широкий спектр различных осадков, более детальная фациальная интерпретация которых пока не проведена или затруднен подбор соответствующих палеогеоморфологических определений. В связи с этим вводится понятие литотип [Силур Сибирской платформы..., 1980], который рассматривается как парагенезис пород, объединенный общим для них набором первичных седиментационных признаков. Обстановке формирования каждого литотипа соответствует набор фаунистических ассоциаций определенного экологического типа, называемых обычно по доминантной группе фауны, или сочетание сообществ. Под сообществом авторы понимают естественную экологическую единицу, состоящую из популяций различных видов (родов), имеющих общие или перекрывающиеся ареалы распространения и принадлежащих одной группе организмов. Ассоциация определяется как совокупность сообществ, типичных для определенной фашии (рис. 2). Это могут быть ориктоценозы сходного (по доминантам и субдоминантам) состава, в которых отражаются прижизненные взаимоотношения между представителями различных групп фауны в конкретных экологических нишах.

В пределах китайгородско-баговицкого макроцикла¹ фашии относительно глубоководного шельфа устанавливаются в фурмановской свите, базальные слои которой, мощностью около 2 м, возможно, имеют позднепандеровийский возраст. В нижней — рестевской — части макроцикла выделяется литотип известняково-мергельных ритмитов, образующих два регрессивных мезоциклита. В демшинской части разреза ритмиты чередуются с комковатыми органогенно-детритовыми известняками, формировавшимися уже в условиях, близких к мелководно-шельфовым и выделяемых в самостоятельный литотип. Повторение этих литотипов образует три мезоциклита.

Относительно глубоководной шельфовой зоне (литотип — известняково-мергельные ритмиты) свойственна устойчивая остракодо-трилобито-брахиоподовая ассоциация. В ней преобладают формы с мелкими, тонкостенными и тонкоскульптированными раковинами и многочисленными представителями подвижного и свободнолежащего бентоса. Особенностью ориктоценозов этого литотипа является разнообразие планктонной и нектонной фауны (граптолиты, конодонты, наутилоидеи) и почти полное отсутствие кишечнополостных. С начала демшинского времени наблюдаются небольшие изменения в этой ассоциации. Они выражаются в изменении количественных соотношений подвижного и прикрепленного бентоса, к которому присоединяются и постепенно заселяют биотопы первые кишечнополостные — ругозы, табуляты, строматопороидеи². Брахиоподовые сообщества *Plagiorrhyncha analoga*—*Atrypa orbicularis*—*Dicoelosia biloba*, входящие в эту ассоциацию, образовывали поселения типа банок, отдельных гнезд или вели псевдопланктонный образ жизни. Они занимали экологические ниши, удаленные от берега на относительно глубоководных и тихо-водных участках нормально-морского бассейна. Остракодовые сообщества *Microcheilina*—*Bairdiosupris* были представлены подокопидами с гладкой выпуклой отбояемой раковиной, ведущими, по всей вероятности, довольно активный плавающий образ жизни. В литотипе комковатых органогенно-детритовых известняков количество и разнообразие фауны возрастает.

Условия формирования этих осадков были благоприятны для расселения брахиоподовых сообществ, в ассоциации с которыми находились остракоды и трилобиты.

¹ Использована стратиграфическая схема, разработанная в 1963–1972 гг. сотрудниками ВСЕГЕИ и ЛГУ и детализированная П.Д. Цегельщиком [1980а, б].

² По этим группам фауны использованы результаты полевых исследований, проводившихся совместно с В.А. Сытовой, Ю.И. Тесаковым, О.В. Богоявленской.

Фашиальная обстановка время	Лагуна	Закрытый шельф	Отмельная зона	Открытый мелкий шельф	Открытый глубокий шельф
Скальское					
Исаковское					
Малиновецкое					
Баговицкое					
Китайгородское					

Рис. 2. Фашиальная зональность и фаунистические ассоциации силура в Подольском бассейне
Условные обозначения см. на рис. 1 (V)

Разнообразные брахиоподы существовали на больших площадях мелководного шельфа, не встречая конкуренции со стороны других групп фауны. Они представлены в основном формами с толстостенными раковинами, относящимися к свободнолежащему экологическому типу (*Atrypa*, *Meristina*). Остракодовые сообщества сохраняют видовой состав, но более многочисленны по числу особей. Только в конце демшинского времени расселилось и стало доминирующим табулятовое сообщество *Syringolites kunthianus*—*Thecia minor* и *Favosites gothlandicus*.

Тернавские отложения формировались в условиях открытого шельфа и представлены литотипом комковатых органогенно-детритовых известняков и мергелей, чередующихся в верхах разреза с отмельными бугристо-наслоенными криноидно-детритовыми известняками, что является основанием для подразделения этой свиты на две подсвиты — марьяновскую и черченскую (см. рис. 1). Элементарные циклиты и мезоциклиты в этой толще устанавливаются по соотношению глинистого и известкового материала, направленности этих изменений и наличию диастем.

Фаунистическая ассоциация комковатых органогенно-детритовых известняков тернавской свиты по разнообразию аналогична описанной для этого литотипа в фурмановское время, но заметно беднее количественно. Существенное значение в ней имели роющие бескелетные организмы, следы жизнедеятельности которых особенно обильны во всех разностях комковатых известняков. Несмотря на продолжительность и кажущуюся стабильность осадконакопления, периодически усиливалась гидродинамика, а поступление в бассейн глинистого материала было пульсирующим. Это особенно сказывалось на составе фаунистических ассоциаций. Брахиоподы продолжали играть ведущую роль, но в моменты увеличения ила в осадке их место занимали табуляты, остракоды и криноидеи. Брахиоподовое сообщество по-прежнему было представлено небольшими двояковыпуклыми толстостенными формами, относящимися к якорному, свободнолежащему и понтонному типам (*Atrypa*, *Meristina* и др.). Совместно с ним существовало несколько табулятовых сообществ, сменяв-

ших друг друга во времени. Присутствие сверлений и редкое заиливание колоний указывает на значительную продолжительность их жизни, что говорит о благоприятных условиях обитания. Остракоды подокопидного сообщества были в основном свободноплавающими. Характерно видовое разнообразие микрохейлинелл (10 видов), флипсур (3 вида) и силенисов (3 вида).

Формирование литотипа бугристо-наслоенных детритовых известняков происходило в еще более мелководной и гидродинамически активной обстановке. Эти условия были оптимальными для развития морских лилий и широкого расселения кораллов в отмельной зоне, что способствовало стабильному существованию криноидно-табулятовой ассоциации. Входящее в ее состав табулятовое сообщество *Halysites catenularius*—*Favosites gothlandicus* продолжало существовать с конца марьяновского времени. Постоянная ассоциация табулят со строматопоратами свидетельствует о продолжавшемся обмелении бассейна. Сообщество брахиопод было менее разнообразно и объединяло в основном виды с крупными, утяжеленными раковинами. Поселения брахиопод имели вид гнезд и банок; поселения в виде гнезд, имевшие пятнистое распространение, создавала *Meristina incrassata*. Банки типичны для *Pentamerus gothlandicus*: они, вероятно, были приурочены к гряде, вытянутой в северо-западном направлении до 100 км и ограничивавшей зону мелководного шельфа. Сообщество остракод *Herrmannina balrica* представлено крупнораковинными лепердитикопидами, имевшими устройство для более плотного смыкания раковины и способными выносить значительные волнения воды. В его состав входили также бейрихииды *Lepthobolbina quadriscipidata*—*Craspedobolbina (Mitrobeyrichia) recurgens* с широким велярным ребром, препятствовавшим погружению в ил и дававшим возможность "парения" в водной толще или скольжения по поверхности воды в приливной зоне.

Формирование мукшинской свиты происходило в условиях отмельной зоны (см. рис. 1). Цикличность ее (два мезоцикла) связана с чередованием литотипов криноидно-детритовых известняков, массивных или с прослоями мергелей, биогермов, биостромов и густково-водорослевых, микритовых и доломитовых известняков, а также лептеновых мергелей.

Пестрота фациальной обстановки в мукшинское время обусловила значительное разнообразие фаунистических ассоциаций и сообществ. Соседние биотопы заселялись различными по составу и экологическому типу ассоциациями, что свидетельствует об отчетливой локальной дифференциации экологических ниш, многократно сменявших друг друга во времени и пространстве. Примером могут служить одновременно существовавшие криноидно-табулятовая ассоциация и водорослево-остракодовая, характеризующие соответственно литотипы криноидно-детритовых и доломитовых известняков, с прослоями известняково-доломитовых мергелей. Водорослево-строматопоратная ассоциация также сосуществовала с остракодовой; они были свойственны соответственно обстановкам формирования биостромов и доломитовых известняков. Такому разнообразию литотипов и фаунистических ассоциаций частично способствовало развитие мукшинских биогермов, возникновение которых меняло рельеф дна и в условиях крайнего мелководья приводило к нарушению солёности некоторых участков бассейна.

Основной группой биогермостроителей являлись табуляты. Они селились скоплениями в виде банок и пятен, но чаще рассеянно, занимая центральные и осевые части постройки. Наиболее широко было распространено сообщество *Favosites (Calamopora)? alveolaris*, создававшее неправильно-желваковидные, комковидные либо уплощенновытянутые колонии, часто повторявшие неровности субстрата. Сообщество тешиид чаще занимало краевые части биогерма, образуя его каркас, причем некоторые из них — ветвистые *Thesia confluens* — приобретали плоское широкое основание. Строматопоровое сообщество *Ecclimadictyon macrotuberculatum*—*Labechia conferta* предпочитало селиться на поздней стадии развития биогерма.

В биостромной водорослево-строматопоровой ассоциации видовой состав строматопорат иной по сравнению с биогермами. Они представлены уплощенными стелющимися

Esclimadictyon nikiforovae, часто нараставшими друг на друга. Водорослевая микритуальная масса занимала пространство между колониями строматопорат, часто обволакивая скелетные обломки.

На относительно изолированных участках бассейна со слабо нарушенной соленостью существовали водорослево-остракодовая и остракодовая ассоциации. Первая включает онколиты, с которыми ассоциировались многочисленные остракоды. Однако сообщество остракод было монотаксонным, лепердитиидным, что также подтверждает специфику условий обитания. Вторая ассоциация — остракодовая — имела более разнообразный состав: она включала примитиопсид и некоторых подокопид. Присутствие только тонкостенных раковин мелких размеров свидетельствует о некоторой угнетенности. Максимальное разнообразие мукшинского сообщества остракод относится ко времени образования мергелей, приуроченных к нижним трансгрессивным частям циклитов. Оно включало до двух десятков видов примитиопсид, примитиид, бейрихиид, клодонелид и подокопид.

Брахиоподы редки в отмельных и закрыто-шельфовых обстановках, за исключением межбиогермных зон, где они образовывали немногочисленные поселения. Только в начале мукшинского времени распространилось и локально выдерживалось сообщество *Lerptaena*, приуроченное к неглубоким впадинам. Крупные тонкостенные раковины, иногда со шлейфами, могли существовать лишь в очень затишных и спокойных водах. Этому сообществу часто сопутствовали поселения тонкораковинных краспидоболбинидных остракод.

Граница мукшинской и устьевской свит проводится в верхней части второго мезоциклита по смене доломитовых известняков доломитами с угнетенной фауной (см. рис. 1). Устьевская свита представлена рядом элементарных циклитов. В трансгрессивных частях они состоят из литотипов кавернозных преобразованных доломитов с угнетенной морской фауной и водорослево-детритовых известняков; в регрессивных частях циклиты представлены домеритами и гипсоносными домеритами без органических остатков.

Устьевское время характеризовалось своеобразием состава осадков и фаунистических ассоциаций. Осадки формировались в условиях господствовавшей в то время мелководной обстановки с нарушенным солевым режимом. К середине устьевского времени эта часть бассейна была полностью изолирована, что проявилось в резком снижении разнообразия экологических комплексов фауны. Широко распространилась по площади обстановка формирования водорослево-детритовых известняков, для которых характерна водорослево-остракодовая ассоциация, сложившаяся еще в мукшинское время. Заселение дна лагуны происходило неравномерно (пульсационно) со смежных территорий. Такое контрастное изменение условий выдерживали только эврибионтные группы. Одной из доминант в ассоциации являлись представители прикрепленного бентоса — известковые водоросли, выделения которых обволакивали скелеты различных организмов — от крупных члеников криноидей до шаровидных и ветвистых табулят. Подвижный бентос был представлен главным образом остракодами — мелкими примитивными германнинами, местами образующими плотные поселения. К концу устьевского времени подвижный бентос стал почти единственным обитателем лагуны.

Эвриптеридно-остракодовая ассоциация (литотипы кавернозных доломитов и домеритов) была представлена плавающими и ползающими по дну организмами. Немногочисленное сообщество эвриптерид широко заселяло участки мягкого илистого дна. По-видимому, только эта группа донной фауны могла приспособиться к специфическим условиям резко нарушенного солевого режима. Остракодовое сообщество *Platybolbina*—*Beurichia*—*Hergmannina* однообразно; оно состояло из слабо расчлененных малоскульптурированных и совсем гладких форм.

Малиновецко-исаковский макроцикл (см. рис. 1) начался трансгрессией. На всей площади Подолии начало коновского времени характеризуется условиями открытого мелкого шельфа, преимущественно его отмельной зоны (литотипы бутристо-

наслоенных и комковатых органогенно-детритовых известняков). Существенная часть биомассы в этих осадках принадлежит водорослево-строматопоратовой ассоциации с крупными табулятами, нередко в симбиозе со строматопоратами. Особенно широкое развитие получило строматопоратовое сообщество *Parallelostroma ex gr. malipovzuensis*, характеризующееся большой плотностью поселений типа полей. Оно создавало небольшие сближенные биогермные постройки. Систематический состав коновских биогермостроителей разнообразен: встречаются строматопоратово-табулятные, криноидные с табулятами, табулято-ругозовые, ругозовые и ругозовые с табулятами постройки. В отличие от мукшинских биогермов, в коновское время строматопораты уступили место другим кишечнополостным. Колонии строматопорат располагались главным образом по периферии биогермов. Сообщество *Tuvaelites hemisphaericus*—*Favosites gothlandicus* образовывало два типа поселений. Характерной чертой первого типа является уплощенная форма колоний и их небольшие размеры; второй разновидности свойственны более крупные колонии фавозитид с вытянутыми вверх дополнительными выростами.

Вышележащая часть нижней подсвиты коновской свиты представлена чередованием литотипов комковатых и слоисто-комковатых известняков. С обстановками их формирования связаны фаунистические ассоциации, в которых преобладают различные сообщества брахиопод. Наиболее выдержано по площади сообщество *Atrypella linguata*, с которым часто ассоциируются остракоды, гастроподы, ругозы и образующие гнезда скопления двустворчатых моллюсков. Позднее на этих же биотопах распространилась гастроподово-брахиоподовая ассоциация, включавшая тонковетвистые колонии табулят (таксопоровые луга), реже остракод и мшанок, и табулято-брахиоподовая ассоциация, в состав которой входили также тентакулитиды и остракоды. С последней ассоциацией тесно связаны постройки *Zoophycos* и первые сменяющие друг друга моноксационные брахиоподовые сообщества *Atrypa reticularis* и *Protochonetes ludlowiensis*.

Верхняя подсвита коновской свиты характеризуется существенным изменением состава по простиранию (рис. 3). По р. Смотрич ниже с. Панивцы в ней преобладают слоистые известняки и мергели с комками известняка, чередующиеся с пластами комковатых известняков. Фаунистические ассоциации аналогичны вышеописанным, что приводит к выводу о том, что эти породы сформировались в пределах открытого мелкого шельфа, местами в отмельной его части. Выше по р. Смотрич и в районе с. Ковновка на Днестре эти отложения замещаются лагунными доломитово-известковыми мергелями, домеритами, местами пестроцветными, с трещинами усыхания. В них сохраняются лишь отдельные пласты слоисто-комковатых известняков. Для лагунных отложений свойственно отсутствие какой-либо прикрепленной бентосной фауны. Основным сообществом являлось остракодовое: *Tollitia*—*Amygdalella*—*Beurichia*, состоявшее из малочисленных мелких тонкораквинных примитиопсид и бейрихийд. Описанные особенности коновской свиты свидетельствуют в целом об ее общем регрессивном строении.

Сокольская свита состоит из трех мезоциклитов, из которых нижние два представлены открыто-шельфовыми и отмельными осадками, а верхний — только открыто-шельфовыми, что определяет общую регрессивную тенденцию (см. рис. 1).

Два нижних мезоциклита имеют регрессивную направленность, выражающуюся последовательным уменьшением количества открыто-шельфовых фаций (литотип комковатых известняков) и увеличением отмельных (литотип крупнокриноидно-детритовых известняков и коралло-строматопоровых биогермов). В верхней части нижнего мезоциклита в подольском разрезе развиты три фациальные разновидности, латерально замещающие друг друга с постепенными переходами. Литотип водорослевых и коллоидально-зернистых массивных известняков (севернее г. Каменец-Подольский) представляет фации закрытого шельфа или отмельной лагуны; литотип крупнодетритовых известняков и строматопорово-коралловых биогермов (г. Каменец-Подольский и ниже по р. Смотрич до с. Зубовка) формировался в отмельных фациях; лито-

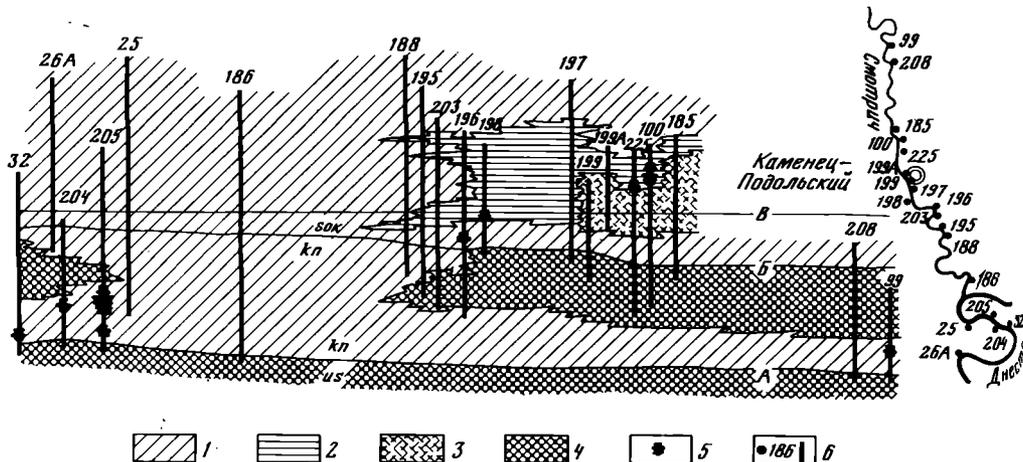


Рис. 3. Фациальный профиль коновской и низов сокольской свит по р. Смотрич

Масштаб горизонтальный 1:200 000, вертикальный 1:1000. 1 — открытый мелководный шельф, 2 — отмель, 3 — закрытый шельф, 4 — лагуна, 5 — биогермы, 6 — обнажения. Маркирующие горизонты: А — базальный пласт коновской свиты, Б — базальный пласт сокольской свиты, В — бентонит

тип комковатых известняков с подчиненным количеством криноидно-детритовых комковатых и массивных известняков с мелкими строматопорово-коралловыми биогермами (ниже по течению р. Смотрич и по р. Днепр) — преимущественно в открыто-шельфовых фациях (см. рис. 3). Литотипу комковатых известняков свойственны разнообразные ориктоценозы. Ритмичная смена мелко- и крупнокомковатых известняков слабо отражается на групповом составе фауны. Сохраняется только преобладание строматопорово-коралловой ассоциации, иногда с появлением в ней в виде доминант брахиопод и двустворчатых моллюсков. К ним относятся селившаяся группами двустворка *Ilionia prisca* и моноксонное сообщество *Atrypa ex gr. reticularis*. В сокольской строматопорово-коралловой ассоциации, в противоположность коновской строматопороиде *Plectostroma ex gr. malinovyzensis*, конкурентом оказались табуляты. Они в основном представлены стелющимися колониями, которые часто препятствовали росту строматопороидей. В этой ассоциации следует отметить поселения табулят типа зарослей, образованные колониями *Lacertipora scibrosa*. Постепенный переход во времени к отмельной фации фиксируется появлением устойчивой доминирующей брахиопод, которые селились в различных ассоциациях с гастроподами, рогозами и двустворками. В отмельной фации (литотип криноидно-детритовых известняков) встречаются раковины крупных размеров (до 4–5 см), очень типичные для сообщества *Megalomus sp.* и *Conchidium knighti*; конхидиумы образуют выдержанные и широко распространенные поселения. Периодичность их возникновения обуславливалась незначительными изменениями условий обитания, связанными с привносом терригенного материала. Отмельные участки бассейна местами представляли обширные криноидные луга. В фациях закрытого шельфа преобладало сообщество строматопорат *Parallelostroma* и *Lophostroma*, с которыми ассоциируются одиночные рогозы *Spongophylloides* и *Phaulactis*.

Верхний мезоциклит сокольской свиты характеризуется трансгрессивной последовательностью — это литотип слоисто-комковатых, реже комковатых известняков с прогрессивно увеличивающейся глинистостью вверх по разрезу. В конце сокольского времени появилась криноидно-строматопорово-коралловая ассоциация с брахиоподо-гастроподовой субдоминантой. Заметно уменьшилась роль брахиоподовых моноксонных сообществ. Более частыми стали снова поселения строматопорат и кораллов.

Строматопорово-коралловые биогермы сокольского времени характеризуются разнообразием систематического состава и крупными размерами биогермостроителей.

Доминировали строматопороидеи, табуляты, колониальные ругозы; несомненно участие водорослей. Биогермы нижнего мезоциклита имеют форму неправильных холмов более 25 м шириной и до 11 м высотой: биогермы верхнего мезоциклита меньше по размерам, но хорошо выдержаны по площади.

Гринчукская свита складывается двумя мезоциклитами, образование которых происходило в условиях открыто-шельфовой и отмельной зон. Элементарная цикличность обусловлена частым чередованием литотипов слоисто-комковатых известняков, комковатых органогенно-детритовых известняков и домеритов; последние формировались в условиях нарушенного солевого режима. Частое чередование во времени открыто-шельфовой и отмельной зон не способствовало устойчивости брахиоподовых сообществ: они замещались табулятово-ругозовой и ругозово-табулятовой ассоциациями, существовавшими до конца гринчукского времени. К ним относятся таксопоровые луга и заросли *Cystihalysites mirabilis*, образовывавшие разобщенные локальные поселения. Нарушение солевого режима резко сказалось на количественных соотношениях и качественном разнообразии отдельных групп фауны. Так, например, заметно обеднились табуляты, среди которых преобладали мелкие уплотненные колонии фавозитид; в то же время в большом количестве появились остракоды и строматопораты.

Исаковская свита, подразделенная на две подсвиты, представляет регрессивную часть второго макроцикла. Нижняя подсвита начинается отмельными фациями. Они представлены литотипами крупнодетритовых известняков, превращенных во вторичные доломиты, которые сменяются первичными доломитами и водорослевыми микритовыми известняками, по-видимому, образовавшимися в закрыто-шельфовой и лагунной обстановках. Наиболее адаптированными к этим условиям оказались остракоды сообщества *Herrmannina isakovtsyensis*. Переход к отмельным фациям в исаковское время привел к сокращению распространения морских бентосных сообществ. Первой появилась водорослево-гастроподовая ассоциация с незначительным количеством брахиопод, табулят и остракод. В позднеисаковское время сообщество *Herrmannina isakovtsyensis* сменилось сообществом *Tollitia-Limbinariella*, представленным угнетенными формами. Дальнейшее нарушение солевого режима (верхняя подсвита) привело к формированию домеритов и доломитов в условиях лагуны, лишенной фауны. Лишь в конце исаковского времени появление в разрезе прослоев раковинно-детритовых известняков с остатками брахиопод, двустворчатых моллюсков, остракод и других фиксирует первые, слабо выраженные признаки новой трансгрессии.

Скальский макроцикл начинается с трансгрессии и характеризуется наиболее четкой цикличностью второго и первого порядков, выраженной в чередовании осадков открытого мелкого шельфа, отмельной зоны, закрытого шельфа и лагуны при общем увеличении роли открыто-морских отложений снизу вверх по разрезу.

Рашковская свита состоит из трех мезоциклитов регрессивно-трансгрессивного строения. Ее верхняя граница проводится внутри четвертого — трансгрессивного — цикла по смене отмельных и закрыто-шельфовых отложений осадками открытого мелкого шельфа. К последним относится литотип органогенно-детритовых известняков; к отмельной зоне — строматопоровые известняки и строматопорово-водорослевые биогермы, часто подвергающиеся вторичной доломитизации; к закрытому шельфу — микритовые, водорослевые, остракодовые и доломитовые известняки; к лагунной зоне — седиментационные доломиты и домериты. Все эти литотипы связаны между собой постепенными переходами, и четкое их разграничение иногда затруднительно. Смена обстановок осадконакопления во времени была частой. Однако состав фаунистических ассоциаций для определенных обстановок формирования того или иного литотипа был все же достаточно устойчив. Исключение составляют остракодовые сообщества, сохраняющие свое доминантное положение во всех зонах обитания.

Закрыто-шельфовые осадки характеризуются только монотипическими остракодовыми ассоциациями сообществ *Tollitia podolica* и *Leperditia aff. schmidti*, многократно сменявшими друг друга, но иногда образовывавшими совместные поселения. С ними тесно связаны строматопорово-остракодовые и строматопорово-ругозо-остра-

кодовые ассоциации, переходящие в чисто строматопоровые, типичные для отмельной зоны. Сообщество *Parallelostroma* ex gr. *gukovensis* характеризуется различной формой колоний, иногда с крупными массивными ценостеумами с достаточно усложненным внутренним строением. Систематический состав беден (3 вида), что зависит от степени нарушения режима солености.

Остракодовые сообщества представлены лепердитидно-палеокопидными группировками. В наиболее благоприятные моменты быстро расселились сообщества *Tollitia-Gannibeyrichia* и *Ochesaarina*. Эти остракоды вели подвижный образ жизни, тогда как на илистых участках преобладали менее подвижные *Platybolbina* и *Signetopsis*.

С литотипом седиментационных доломитов и домеритов (лагунная зона), так же как в устьевское время, связаны эвриптеридо-лепердитидная и пелециподо-остракодовая (лепердитидная) ассоциации. Для этой зоны характерно также сообщество *Lingula*, обильные крупные, зарывающиеся в субстрат раковины которых указывают на мелководье. Кроме того, они были исключительно выносливыми организмами, способными противостоять пониженной солености.

С кратковременными возвратами зоны открытого мелкого шельфа (литотип комковатых известняков) распространяется доминирующее палеокопидно-подокопидное сообщество, с которым ассоциировались брахиоподы, мшанки, криноидеи, табуляты и ругозы. Их поселения рассеяны в виде изолированных колоний или образуют скопления. Наиболее ярким примером являются банки *Collarothyris canaliculata*, занимавшие большие площади и состоявшие из тесно расположенных особей всех стадий роста. На тех же биотопах с ними конкурирует сообщество *Atrypella* ex gr. *phoca*. Среди табулят совместные или монотаксонные поселения на участках с мягким илистым дном образуют *Favosites gothlandicus* и *Tuvaelites hemisphaericus*. Другие сообщества — *Syringopora fascicularis* — расселились в виде зарослей на больших пространствах. Их популяции состояли из полусферических, желваковидных или комковатых колоний с очень изменчивым диаметром кораллитов. Сообщества остракод многочисленны и разнообразны по родовому составу. В них присутствуют как малоподвижные палеокопиды (бейрихиаци и примитиопсацеи), так и подокопиды (бичереллиды и лонгискулиды), ведущие в основном свободноплавающий образ жизни.

Дзвиногородская свита формировалась в условиях мелкого открытого шельфа; она представлена литотипом глинистых комковатых известняков и мергелей. Конец скальского времени характеризуется стабилизацией нормальной морской обстановки, что обусловило максимальную насыщенность и разнообразие фаунистических ассоциаций. Литотипу комковатых известняков и мергелей, так же как в китайгородское и малиновецкое время, свойственны ориктоценозы, содержащие почти все группы фауны. Среди них брахиоподы, табуляты, ругозы и остракоды являются наиболее постоянными компонентами. Брахиоподы имели, как и раньше, преимущественное распространение по площади, занимали большую часть биотопов и конкурировали в определенные отрезки времени с ругозами, головоногими и мшанками. Сообщество *Delthyris magna-Davya navicula* характеризуется формами якорного типа с крупными раковинами; они образовывали рассеянные поселения в виде небольших гнезд. Сообщество колонийных ругоз *Holacanthia socialis* составляло каркас небольших органических построек, однако, его роль была заметно меньше, чем в малиновецкое время. Табулятовое сообщество *Favosites gothlandicus-Tuvaelites hemisphaericus* более устойчиво, чем в рашковское время. Сохранялся характер расселения в виде полей или разобщенных колоний разных видов и зарослей крупноячеистых кустистых синрингопорид.

К концу дзвиногородского времени произошла постепенная смена осадков мелкого шельфа отложениями глубокого шельфа, что выражается появлением в разрезе черных аргиллитов и микритовых известняков, обогащенных тонкодисперсной органикой. Вместе с новыми условиями распространилась отличная от ранее описанных фаунистическая ассоциация. В ней основную роль играло брахиоподовое сообщество *Dnestriana gutta-Zygospiraella sublepidia*, образовывавшее небольшие поселения. Оно характери-

зуется формами с тонкими, хрупкими маленькими раковинами, которые, по всей вероятности, прикреплялись к морским лилиям и к водорослям. В фаунистических ассоциациях этого времени почти отсутствовали кишечнополостные, но заметно повысилась роль трилобитов, головоногих и морских лилий. Трансгрессия достигла максимума на рубеже силура—девона, когда среди фаунистических ассоциаций появились раннедевонские монографиты.

ВЫВОДЫ

Подольский разрез включает почти весь набор фаций и экологических комплексов фауны, типичных для краевого бассейна. При общем сходстве состава осадков, фаунистических ассоциаций и последовательности изменения условий осадконакопления с расположенным севернее Палеобалтийским морем для Подольского моря характерна линейная вытянутость, относительно небольшая ширина и устойчивость фациальных зон во времени (миграция на расстояние 30—40 км) [Стратиграфия УССР, 1974]. В то же время в более близком к внутриконтинентальному Палеобалтийском бассейне наблюдается субширотная зональность и весьма широкая миграция фациальных зон до 150—200 км [Нестор, Эйнасто, 1977].

Установлено закономерное распределение фаунистических ассоциаций в пределах реконструируемых фациальных обстановок:

1) открытый глубокий шельф — остракодово-трилобитово-брахиоподовая ассоциация с граптолитовой субдоминантой (рестевское, конец дзвиногородского — начало боршовского времени);

2) открытый мелкий шельф — преобладают сообщества брахиопод, табулят и остракод, последовательно сменяющие друг друга во времени; при этом сохраняется групповое разнообразие ассоциаций и количественная характеристика каждой группы (демшинское, марьяновское, рашковское, дзвиногородское время);

3) отмельная зона — преобладают криноидеи (черченское время) и кишечнополостные, строящие биогермы и биостромы (мукшинское, коновское, сокольское, рашковское время);

4) закрытый шельф — водоросли, строматопороидеи и остракоды в различных ассоциациях (мукшинское, раннеисаковское и раннерашковское время);

5) лагуна — эвриптеридно-остракодовая ассоциация (устьевское и исаковское время).

На примере наиболее характерных литотипов силурийского разреза Подолии удалось выявить ряд закономерностей эволюции фаунистических ассоциаций в пределах сходных биотопов одной и той же фациальной зоны;

1) открытый мелкий шельф — литотип комковатых органогенно-детритовых известняков: в составе фаунистических ассоциаций начиная с марьяновского времени появляются и в конце малиновецкого времени достигают расцвета кораллы, тогда как групповой состав брахиопод, моллюсков и т.д. почти не меняется;

2) отмельная зона — биогермы: по сравнению с мукшинскими органогенными постройками малиновецкие имеют более крупные размеры и значительно более разнообразный состав каркасостроителей; в рашковское время на смену биогермам широко распространяются биостромы — показатели крайнего мелководья.

Изменение фаунистических ассоциаций, характеризующееся появлением табулят, а также увеличение роли доломита в осадках к началу позднего силура, свидетельствуют о постепенном обмелении бассейна и возможной некоторой аридизации климата. Этот процесс сохранял свою направленность почти до конца силура, когда отмельная зона все чаще замещалась закрыто-шельфовой и лагунной.

Корень Т.Н. Значение тафономического анализа для реконструкции фашиальных обстановок и детальной корреляции на примере силурийского разреза Подолии. — В кн.: Тафономия, ее экологические основы, следы жизни и их интерпретация: Тез. докл. XX сес. ВПО. Л., 1974, с. 21–22.

Нестор Х.Э., Эйнасто Р.Э. Фашиально-седиментологическая модель силурийского Палеобалтийского периконтинентального бассейна. — В кн.: Фашии и фауна силура Прибалтики. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1977, с. 89–121.

Опорный разрез силура и нижнего девона Подолии. Л.: Наука, 1972. 262 с.

Предтеченский Н.Н. Послойная корреляция и фашии карбонатных отложений платформенных областей. — В кн.: Фашии и геохимия карбонатных отложений: Тез. докл. II совещ. секции методов фашиальн. анализа и палеогеографии и секции геохимии осадочных пород. Ленинград; Таллин, 1973, с. 33–34.

Силур Сибирской платформы. Опорные разрезы северо-запада Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1980. 150 с.

Стратиграфия УССР: Силур. Киев: Наук. думка, 1974. Т. 4; Ч. 1. 214 с.

Цегельнюк П.Д. Стратиграфия отложений силура и нижнего девона Полесского погребенного массива и Брестской впадины. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы. Киев, 1976, с. 77–91.

Цегельнюк П.Д. Яругская и малиновка серии (нижний–верхний силур) Подолии и Вольши: Препринт 80–2. Киев: ИГН АН УССР, 1980а. 53 с.

Цегельнюк П.Д. Рукшинская и цыганские серии (верхний силур–нижний девон): Препринт 80–11. Киев: ИГН АН УССР, 1980б. 55 с.

УДК 56.074.6 : 551.734. (47–16)

В.С.СОРОКИН

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ ОРГАНИЗМОВ ВО ФРАНСКИХ БАСЕЙНАХ ГЛАВНОГО ДЕВОНСКОГО ПОЛЯ

Одна из важнейших задач биостратиграфических исследований седиментационных бассейнов геологического прошлого состоит в комплексном изучении периодически повторявшихся во времени закономерных последовательностей фашиальных типов отложений (осадков, пород) и приуроченных к ним сообществ организмов, образующих экологические ряды. Такие ряды зависят от изменений солёности, глубины и гидродинамической активности бассейна, характера его дна. Они различны не только в периконтинентальных бассейнах, но и в одних и тех же седиментационных бассейнах в разных стадиях их развития.

Первые экологические ряды были установлены Р.Ф.Геккером [1954] для франских бассейнов Главного девонского поля — обширной площади распространения девонских отложений на северо-западе Русской платформы. На обширном фактическом материале, полученном при послойном изучении дробных стратиграфических подразделений, выделенных в соответствии с этапностью развития позднедевонских бассейнов этого региона и населявшей их фауны и флоры, он показал, что с удалением от берега глубь бассейна и с изменением солёности закономерно меняются как типы осадков, так и экологические комплексы организмов [Геккер, 1935, 1941, 1954, 1960, 1982 и др.]. Впоследствии экологические ряды были установлены для Ферганского залива палеогенового моря [Геккер, Осипова, Бельская, 1962], визейского и раннеамюрского морей Русской платформы [Осипова, Бельская, 1967; Осипова, Геккер, Бельская, 1971].

Для ранне- и среднефранских бассейнов Главного девонского поля Р.Ф.Геккер [1954, 1957] описал два экологических ряда. Первый ряд типичен для всего периконтинентального бассейна аридной климатической зоны на стадии нарастания и наиболее широкого распространения трансгрессии, когда изменение солёности происходило главным образом вследствие интенсивного испарения (поля 4–7) и лишь в краевой части моря — в результате поступления пресных вод с суши (поля 1–3). Второй ряд основан на материале дубниковской регрессии. Он характерен только для внутренних впадин

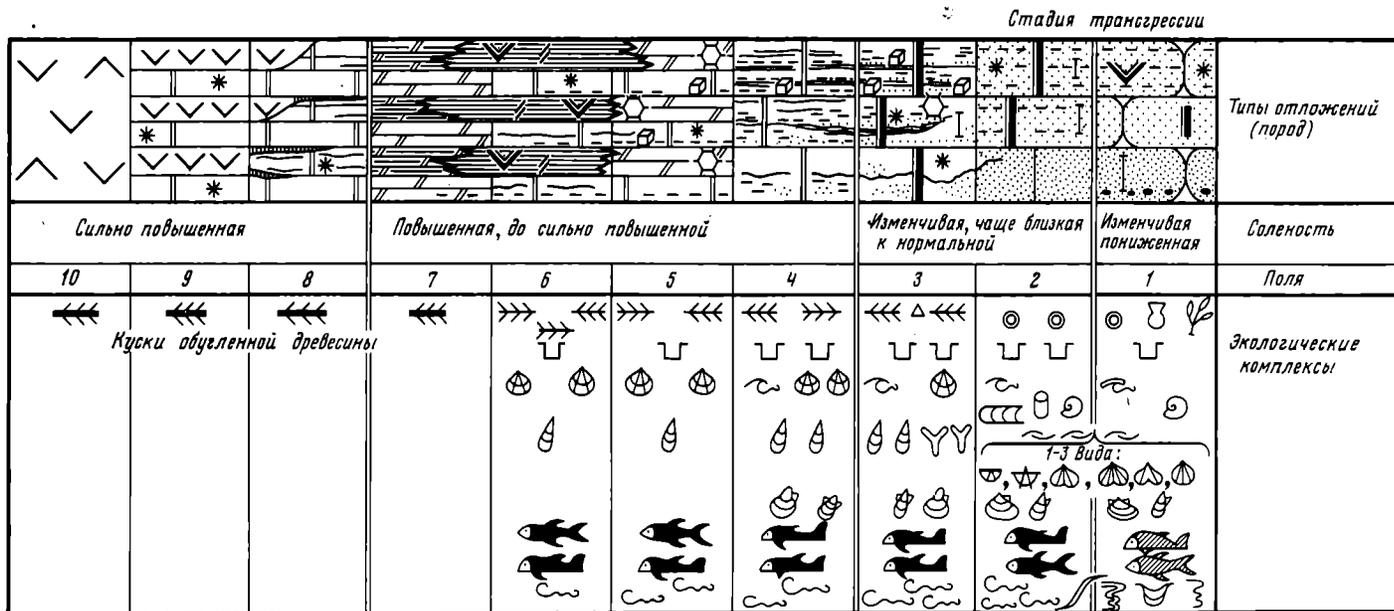


Рис. 2. Боковой ряд фациальных типов осадков (пород) и экологических комплексов организмов. Опреснение сильно осолоненного полузамкнутого эпиконтинентального бассейна аридной зоны на стадии трансгрессии

Условные обозначения см. на рис. 3

Стадия регрессии

Сильно повышенная		Изменчивая преимущественно сильно повышенная			Преимущественно повышенная		Резко изменчивая, то повышенная, то пониженная		Изменчивая, преимущественно пониженная	Типы отложений (поров)	
10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	Соленость	
№ полей		Экологические комплексы									
Куски облупленной древесины					Массовые захоронения примесных (?) трупов		Стаевокладус				

- 1 2 3 4 5 6a 6b 7 8 9 10a 10b 11 12 13
 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 mi/24 25 26
 27 28 29 30 31 ~ 32 33 34 35 36 37 38 39
 40 41 42 43 44 45 46 47a 47b 48 49 50
 51 52 53 54 55 56 57 58 59 60 61 62 63 64 65
 66 67 68 69 70 71a 71b 72 73 74 75 76 77 78 79
 80 81 82 83 84 85 86 87 88 89 90 91 92 93
 94 95 96 97

- a 1 2 3 4 5
 b 6 7 8 9 10
 11 12 13 14 * 15
 I 16a || 16b 16c 16d 16e 16f 16g 16h
 •• 17 18 19 20 21 22

Рис. 3. Боковой ряд фациальных типов осадков (пород) и экологических комплексов организмов. Опреснение сильно осолоненного полуизолированного эпиконтинентального бассейна аридной зоны на стадии регрессии

Остатки ископаемых организмов и следы жизнедеятельности (повторение знака на рисунке означает, что данная группа или вид образуют скопления) :

1 — обломки нематофиксусов; 2 — наземные растения, прапапоротники; 3 — трохилиски, сицидум; 4 — водоросли *Sphaetocladus*; 5 — микрофитолиты, проблематические микроонколиты; 6 — литифицированные постройки синезеленых водорослей: а — онколиты, б — строматолиты; 7 — умбеллы; 8 — смешаннослойные желваки синезеленых водорослей и строматопорат; 9 — строматопораты; 10 — губки с одноосными (а) и с трехосными (б) спикулами; 11 — мшанки; 12 — табуляты; 13 — четырехлучевые кораллы; 14 — морские лилии; 15 — прирастающие к гладкому каменному дну формы морских лилий; 16 — морские ежи; 17 — лепидодискусы; 18 — эвригалинные виды остракод; 19 — солоноватоводные и пресноводные (?) остракоды; 20 — разнообразные в видовом отношении остракоды (морской комплекс); 21 — конхостраки; 22 — эвриптериды; 23—30 — брюхоногие моллюски: 23 — без определения, 24 — мелкие гастроподы, 25 — беллерофон, 26 — платишма, 27 — натикопсис; 28 — "плеуротомария", 29 — "мурчисония", 30 — специфический комплекс брюхоногий — обитателей вод с повышенной соленостью: натикопсисы, "плеуротомария", "мурчисония", флемингии и др.; 31 — лингулиды; 32—68 — замковые брахиоподы: 32 — без определения, 33 — *Anatrypa heckeri* Nal., 34 — *An. micans* (Buch), 35 — *Atrypa velikaya* Nal., 36 — *Desquamatia tenuisulcata* (Wen.), 37 — *Atrypa koloschka* Nal., 38 — *A. svinordi* Nal., 39 — *A. uralica* Nal., 40 — *Ripidiorhynchys* (= "*Camarotoechia*") *livonica* (Buch), 41 — *R. aldoga* (Nal.), 42 — *R. pskovensis* (Nal.), 43 — *R. daugavicus* sp. nov., 44 — *R. strugi* (Nal.), 45 — *R. tschudovi* (Nal.), 46 — *R. biferus* (Phill.), 47 — *Ladogia meyenendorfi* (Vern.), а — форма *velikaya*, б — форма *syasica*, в — форма *daugavica*, 48 — *Schizophoria ex gr. striatula* (Schloth.), 49 — *Sch. tulliensis* (Van.), 50 — теодосии, 51 — *Irboskites fixatus* Bekk., 52 — *I. suchlovae* Nal., 53 — продуктеллы — обитатели илистого дна, 54 — прирастающие формы продуктид (некоторые продуктеллы, хонтипустулы), 55—59 — спирифериды — обитатели рыхлого морского дна: 55 — циртоспирифериды, 56 — *Cyrtospirifer chvalovi* sp. nov., 57 — *C. schelonicus* Nal. форма *curvata*, 58 — *C. disjunctus* (Sow.), 59 — *Lamellispirifer muralis* (Vern.), формы *typica* и *curvata*, 60—66 — спирифериды — обитатели твердого дна: 60 — *Tenticospirifer stolbovi* (Nal.), 61 — *T. tenticulum* (Vern.) и aff. *tenticulum* (Vern.), 62 — *Cyrtospirifer schelonicus* Nal. форма *tenticula*, 63 — *C. rudkinensis* Ljasch., 64 — *Lamellispirifer muralis* (Vern.) форма *tenticula*, 65 — *L. novosibiricus* (Toll), 66 — *L. tichomirovi* Ljasch., 67 — циртгны, 68 — *Elytha ex gr. fimbriata* (Conr.); 69—75 — двустворчатые моллюски: 69 — пресноводные (?) и солоноватоводные биссусные и зарывающиеся формы, 70 — пресноводные (?) и солоноватоводные зарывающиеся и, возможно, ползающие формы — обитатели песчаного дна, 71 — солоноватоводные (а) и нормально-морские (б) свободноразмещающиеся и зарывающиеся формы — обитатели глинистых илов, 72 — зарывающиеся равномускульные и равностворчатые, а также биссусные формы — обитатели известковых осадков, 73 — прирастающие и биссусные равностворчатые формы, 74 — прирастающие створкой моллюски (*Limanomia* sp.), 75 — биссусные и другие моллюски — обитатели бассейна с повышенной соленостью; 76 — наутилоидеи; 77 — тентакулиты; 78 — "трубочки" в строматолитах и др.; 79 — трубочки серпул; 80 — трубочки спириферисов; 81—91 — следы жизнедеятельности червей и других организмов: 81 — *Saccagriffes*, 82 — *Ilpenichnus*, 83 — вертикальные извилистые ходы роющих животных, обитавших в условиях пониженной солености (рис. 1, поля 1—3), 84 — вертикальные и петлевидные норки роющих животных, обитавших в условиях нормальной солености (рис. 1, поля 8—12), 85 — хондриты, 86 — ходы "гауйского" и "шабанского" типов, 87 — сверления *Trypanites* (= *Palaeosabella*), 88 — изогнутые сверления, близкие к *Trypanites*, 89 — округлые сверления, близкие к *Trypanites*, 90 — U-образные норки (рис. 1, поля 1—3 и 5), 91 — широкие норки зарывания беспозвоночных; 92 — конодонты; 93—97 — иктиофауна: 93 — морские рыбы *Pycnodon*, 94 — кистеперые, 95 — преимущественно пресноводные бесчелюстные и рыбы "гауйского" и "сыяского" комплексов, 96 — солоноватоводные и, по-видимому, нормально-морские (?) виды иктиофауны "аматского" и "ераского" комплексов, 97 — преимущественно эвригалинные рыбы "снетогорского" комплекса, обитавшие в бассейне с изменчивой повышенной соленостью.

Породы: 1 — пески (а) и песчаники (б) полевошпатово-кварцевые разномерные; 2 — пески (а) и песчаники (б) полевошпатово-кварцевые или преимущественно кварцевые тонкозернистые; 3 — алевроиты (а) и алевролиты (б) полевошпатово-кварцевые; 4 — глины; 5 — мергели: а — известняковые, б — известняковые сильноглинистые; 6 — мергели: а — доломитистые сильноглинистые, б — доломитовые; 7 — известняки глинистые; 8 — известняки; 9 — доломиты метасоматические (кварцитовидные, мраморовидные, песчанковидные); 10 — доломиты седиментационные (земляные, мелоподобные, фарфоровидные); 11 — глинистые доломиты; 12 — гипсодолмиты и доломитогипсы; 13 — слоистые гипсы и ангидриты; 14 — волокнистые гипсы; 15 — примесь магнезита и основных карбонатов магнезия; 16 — цемент песчаников и алевролитов: а — пойкилобластовый кальцитовый, б — базальный и контактовый доломитовый, в — пойкилобластовый гипсовый, г — глинисто-кальцитовый, д — глинисто-доломитовый, е — глинистый (и примесь глины в породе); 17 — гальки, обломки пород; 18 — железистые оолиты; 19 — глигноморфозы по галиту; 20 — трещины усыхания; 21 — ожелезненные поверхности гладкого твердого дна, в том числе покрытые царапинами (шрамами); 22 — поверхности неровного каменного дна

обширного залива, лишенных непосредственного водообмена с открытым морем. Изменение солености сильно осолоненной части залива по направлению к берегу произошло преимущественно вследствие смягчения ее пресными речными водами. В соответствии с этим второй ряд представляет боковую ветвь изменений, наложенных на главный ряд и продолжающих его в сторону бортов бассейна.

Анализ ритмичного строения разреза, послонных фашиальных изменений отложений с приуроченными к ним экологическими комплексами форм позволил в последние десятилетия уточнить палеогеографическую, литолого- и биофашиальную зональность позднедевонских бассейнов северо-запада Русской платформы на разных стадиях их развития, выявить палеотектонические структуры региона и на этой основе построить экологические ряды в зависимости от нескольких факторов [Сорокин, 1967, 1973, 1976, 1978]. Главнейшей переменной остаются изменения солености, определяющие состав хемогенных и биогенных осадков. Главный ряд (рис. 1, см. вкл., поля 5—19) отражает изменения солености, осадков и населения мелководного эпиконтинентального бассейна в направлении от открытого моря в глубь эвапоритового залива. Именно в этом направлении происходит последовательная смена известняков "магнезиальными" известняками (ныне преобразованными в метасоматические доломиты или смешанные известняково-доломитовые породы), затем — доломитами с примесью магнезита, основных карбонатов, сульфатов, хлоридов и гидратных соединений магния и, наконец, гипсами и ангидритами. Характер изменений солености, последовательности осадков и экологических комплексов форм в направлении краевых частей бассейна показывают боковые ряды (рис. 2, 3, а также рис. 1, см. вкл. поля 1—4). Эти изменения связаны с поступлением в различные по солености зоны бассейна пресных речных вод и вынесенного ими с окружающей суши алевритового и глинистого материала. Приведенными боковыми рядами не исчерпывается все их разнообразие, поскольку к каждому полю главного ряда примыкают свои боковые "ветви". Важно подчеркнуть, что боковые ряды, примыкающие к одному и тому же полю главного ряда, на стадиях трансгрессий и регрессий существенно различны (рис. 2 и 3). На стадиях трансгрессий сильно осолоненные воды эвапоритового залива смешивались с речными, возникла буферная зона близкой к нормальной морской солености (рис. 2, поля 2, 3). На стадиях регрессий такой зоны не отмечается, так как пресная вода скатывалась в глубь залива по более плотному слою сильно осолоненной воды. Соленость изменялась от поля к полю скачкообразно.

Систематический состав и видовое разнообразие экологических комплексов и морфологические особенности входящих в них организмов, как и гранулометрический состав осадков, зависят от гидродинамической активности бассейна и характера дна. С учетом этих факторов изменения экологических комплексов форм изображены параллельными рядами отдельно для рыхлого (илистого, песчаного) и для всех типов твердого дна (см. рис. 1). Показанные под одинаковыми номерами комплексы обитателей илистого и твердого дна представляют лишь крайние члены экологических рядов, отражающих гидродинамическую активность бассейна. Почти для каждого поля, характеризующего зону определенной солености, существует ряд переходов от илистых осадков к рыхлым песчано-алевритовым и мелкодетритовым, затем — к гравийно-галечным, валунно-галечным и биоморфным крупнообломочным осадкам и, наконец, — к разным типам твердого дна. Однако отразить все эти переходы на единой плоскостной диаграмме не представляется возможным.

ГЛАВНЫЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ РЯД

Главный ряд (см. рис. 1) представляет характерную для плавинских, даугавских и ститинайских бассейнов последовательность фашиальных типов осадков и приуроченных к ним экологических комплексов организмов в условиях солености, постепенно меняющейся от резко пониженной в прибрежной полосе открытого моря близ устьев рек до нормальной морской и затем, вследствие интенсивного испарения в аридной климатической зоне, до повышенной и резко повышенной. В верхней половине ряда показаны

комплексы обитателей рыхлого субстрата, в нижней — различных типов твердого дна, в средней части — гладкого абразионного каменного дна зоны устойчивых течений.

Ряд фациальных типов осадков, превращенных в песчано-глинистые, глинисто-карбонатные, известняково-доломитовые и карбонатно-сульфатные породы, проанализирован в работе автора 1978 г. Экологические комплексы со времени первого опубликования [1973] существенно уточнены и частично монографически переописаны.

1. В рыхлых, нередко красноцветных, песчано-глинистых пресноводных отложениях рек, временных потоков, озер, болот, лагун, дельт и прибрежной части моря обычны остатки пресноводных бесчелюстных и рыб из групп *Heterostraci*, *Antiarchi*, *Arthrodira*, а также *Crossopterygii* и *Dipnoi*, по-видимому, обитавших в море близ устьев рек, в опресненных лагунах и эстуариях, возникавших в результате подтопления эрозионных долин [Лярская, 1981]. Захоронениям рыб сопутствуют переотложенные остатки озерно-болотных и других наземных растений, в том числе обугленных стволов длиной до 1,5 м и до 20–25 см в поперечнике, с развитой корневой системой, а также скопления трикул умбелл и гиригонитов — трохилисков и сицидиумов, представляющих известковые оболочки оогоний древних харовых водорослей. В отложениях крупных дельт встречаются окремненные остатки стволов (?) *Nematophycus* длиной до 2 м. Нематофикусы, видимо, расселились в поймах рек и на переувлажненных низких берегах озер. Изредка наблюдаются раковины остракод, конхострак, лингул и двустворчатых моллюсков. На отдельных уровнях обильны следы ползания и ходы роющих животных [Геккер, 1983].

2–3. В "подводно-дельтовых" пестроцветных песках и алевритах прибрежной части моря, наряду с захоронением обильных остатков наземной флоры, трохилисков и умбелл, появляются поселения лингул, реже двустворчатых моллюсков. Многочисленными и разнообразными становятся следы ползания и постройки беспозвоночных животных, вероятно червей: *Spirophyton*, *Ilmenichnus*, *Laqueiichnus*, а в более мористых фашиях — хондриты.

Характерны скопления разрозненных костей и крупных фрагментов скелетов ихтиофауны. В нижнефранском подъярусе это бесчелюстные и рыбы гауйского комплекса в бассейне р. Гауи и аматского комплекса в Северной Латвии, в среднефранском подъярусе — порховско-ильменского комплекса р. Сяси, в верхнефранском подъярусе — огрского (надснежского) комплекса рек Ловати, Огре, Абавы и амумьского комплекса р. Амулы [Девон и карбон Прибалтики, 1981].

В придонных слоях опресненной морской воды в условиях достаточной аэрации обитали, по-видимому, почти все франские астеролепиды, некоторые ботриолепиды [*Bothriolepis prima* Gross, *B. obrutschewi* Gross, *B. panderi* Lahusen, *B. maxima* Gross, *Grossilepis spinosa* (Gross)], большинство псаммостеид, асидостеусы и некоторые другие гетеростраки, заплывали крупные хищные кистеперые. Отдельные участки, особенно с глинисто-алевритовым дном, изобиловали конхостраками (глиптоасмуссиями) и лингулидами, которые, так же как и принесенный детрит прапапоротников, могли служить пищей для гетеростраков и антиарх.

Комплексы обитателей твердого дна были беднее. На песчаниках селились редкие брюхоногие и двустворчатые моллюски, серпулы и сверлильщики. Поверхности бугристого каменного дна покрывались корками или неправильно-столбчатыми телами стромаголитов со скоплениями серпулид (?).

4. Комплексы ископаемых организмов в пестроцветных и серых бескарбонатных глинах скудны. Они представлены разнообразными, хотя порой многочисленными остракодами, конхостраками, лингулидами, двустворчатыми моллюсками с винтообразно изогнутой раковиной (*Schelonia*) или с шиповидными выростами одного из крыльев (*Pteria*), реже тентакулитами и конодонтами. Встречаются ходы роющих беспозвоночных, гиригониты сицидиумов и трикулы умбелл.

Из ихтиофауны преобладают остатки кистеперых, реже — гетеростраков, антиарх и дипной. К бескарбонатным пестрым и серым алевритистым глинам приурочено уникальное захоронение целых скелетов панцирных и кистеперых рыб гауйского комплекса в

карьеру Лоде в Латвии [Лярская, 1981]. Оно свидетельствует о том, что большие косы антиарх и кистеперых отстаивались в тиховодных впадинах, лагунах или эстуариях с глинисто-алевритовым дном и порой погибали здесь вследствие внезапного перекрытия горловины эстуария или лагуны оползнями, быстрого заиливания или заморов.

Комплексы обитателей твердого глинистого дна были еще беднее, чем на песчанниках. Отсутствовали синезеленые водоросли, плохо переносившие замутнение воды. Они обитали на отмелях и близ берегов на небольшой глубине в зоне прилива или в приливо-отливной полосе; хорошо переносили кратковременное осушение. Глины же в подобных условиях растрескивались, размокали и не могли служить прочным основанием.

5. В морских тонкозернистых песках и алевритах остатки организмов значительно разнообразнее и богаче. Впервые появляются замковые брахиоподы, представленные выпуклыми толстостенными, часто изометричными формами, такими, как килеватые ладогии, резкоскладчатые рипидиоринки, грубоскладчатые вздутые спирифериды. На раковинах селились спириорбисы и аулопоры.

Остатки ихтиофауны представлены аматскими (комплекс р. Даугавы) и раннепермскими (комплекс р. Сяси) формами. Среди них встречаются зубные пластины морской рыбы *Ptyctodus*. Брюхоногие и двустворчатые моллюски однообразны, но иногда многочисленны. Среди двустворок преобладали биссусные толстостенные формы с изометричной раковиной, лишенной шиповидных выростов. Реже встречались зарывавшиеся формы. Из брюхоногих присутствуют "*Pleurotomaria*" и *Naticopsis*. Иногда обильны следы ползания и ходы роющих организмов. Преобладают хондриты, впервые появились *Caulerprites*. На твердом дне поселялись губки, кораллы, строматопораты, морские лилии, замковые брахиоподы.

6. На глинистых илах в условиях нормальной морской солености обитали более разнообразные в видовом отношении, нередко представленные большим количеством особей замковые брахиоподы, брюхоногие и двустворчатые моллюски, тентакулиты, остракоды. Появлялись наутилоидеи. Среди ихтиофауны преобладали кистеперые, заплывали птиктодонтиды. Большинство видов бентосных организмов было хорошо приспособлено к жизни на быстро накапливавшихся вязких илах, в условиях слабой подвижности воды и замутненности ее придонных слоев.

Раковины брахиопод здесь тонкостенные, с выпуклой брюшной створкой, снабжены "остроконечиями"-ушками (спирифериды) или иглами (продуктеллы и хонетипустулы). Это способствовало их удержанию на поверхности ила. Многие виды имели резко выраженный синус, обеспечивавший приток свежей воды к раковине и разобщение токов воды, поступающей в раковину и удаляемой из нее (рипидиоринки, лиоринки, гипотиридины, ладогии, спирифериды). Для большинства видов, лежавших выпуклой створкой на субстрате или опиравшихся на него ушками и иглами, характерна плоская или умеренно вогнутая спинная створка. Слабого движения ее было достаточно для стягивания быстро накапливавшегося ила и удаления отбросов. Наибольшим "выталкивающим эффектом" обладали типичные обитатели рыхлого дна — атрипиды и шизофории, имевшие относительно плоскую раковину и слабо выраженный синус. Это позволяло им периодически освобождаться от попадавшего в полость раковины осадка.

Особое значение имели широкая вогнутая арча и нависающая, клювовидно загнутая макушка у широтспириферид и ламеллспириферид, характерные для экологической формы *curvata*. В сочетании с ушками они обеспечивали более надежную опору на илах, а при быстром затвердевании осадка или размыве появлялась возможность крепиться к субстрату не только ножкой, но и макушкой, прикрывавшей ножку и игравшей роль якоря.

Аналогичные приспособления имели двустворчатые моллюски [Мерклин, 1949, 1968; Наливкин, 1966; Захаров, 1966]. Среди них, наряду с биссусными, нередки были зарывающиеся формы: *Schizodus*, "*Leda*", *Schelonina*. Преобладали плоские или плоско-выпуклые формы, виды с винтообразно изогнутой раковиной, с развитым шиповидным передним крылом, как у *Pteria* (*Pskovia*) *rostrata* (Eichw.), или с сильно развитым шипом заднего крыла, подобно *Pteria* (*Leptodesma*) *spinigera* (Conr.).

Типы осадков (илы...)																			
Резко повышенная			Повышенная				Близкая к нормальной морской		Нормальная морская					Пониженная			Резко пониженная	Соленость	
19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	№ Полей
																			Комплексы обитателей илистого (выжлого) дна

На гладком дне																			
На неравном твердом дне																			
Резко повышенная			Повышенная				Близкая к нормальной морской		Нормальная морская					Пониженная			Резко пониженная	Соленость	
19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	Номера полей
																			Рифостроящие организмы
																			Организмы, образующие банки (прижизненные поселения, намытые скопления)
																			Свободно плавающие Сверлильщики, роющие организмы, следы жизнедеятельности

Рис. 1. Главный ряд типов осадков (пород) и экологических комплексов организмов, обитавших во франкских бассейнах северо-запада Русской платформы на рыхлом (илистом, песчанистом) и на различных типах твердого дна
Условные обозначения см. на рис. 3

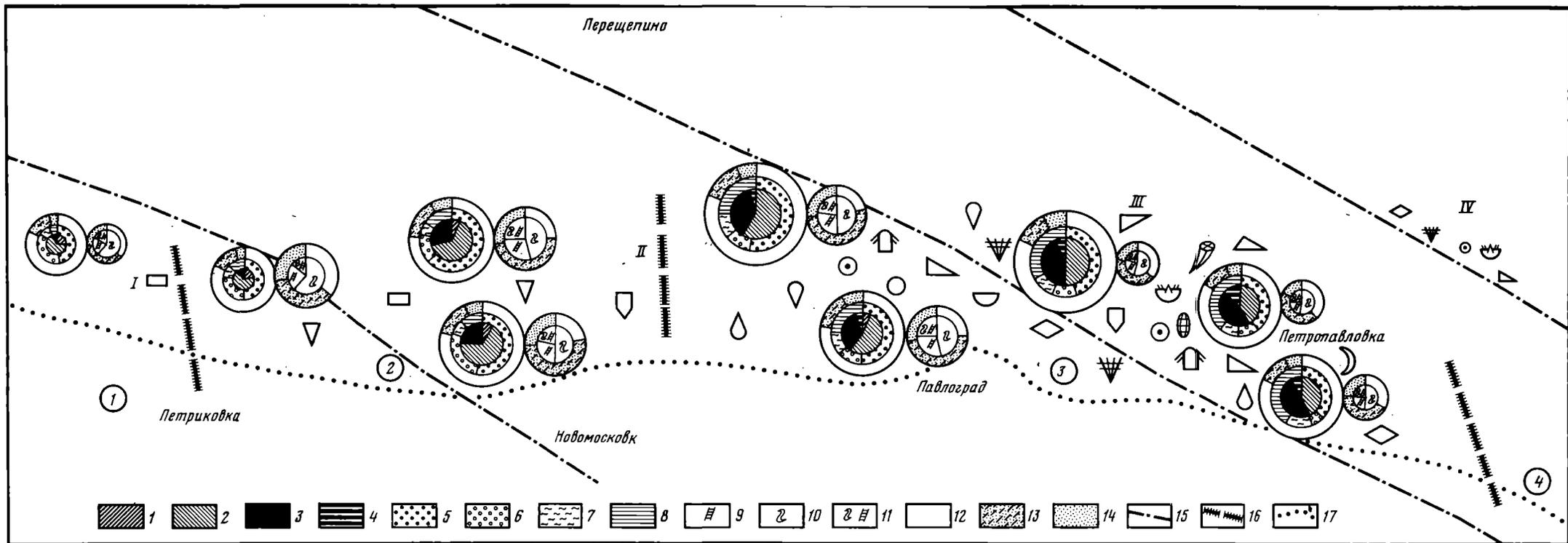


Рис. 3. Палеоэкологическая карта Западного Донбасса для времени отложения нижней части высокоугленосной формации

Зоны распространения фауны: I – немногочисленной мелководно-лагунной и озерной (пресноводной или выдерживающей сильное опреснение); II – многочисленной лагунной и лагунно-морской, со значительным процентом прибрежной мелководной морской; III – многочисленной мелководной морской (прибрежной и удаленной от берега); IV – малочисленной морской (относительно удаленной от берега).

Комплексы фауны (1–4): 1 – озерная, мелководно-лагунная, пресноводная или выдерживающая сильное опреснение, прикрепляющаяся и подвижная, 2 – лагунная, лагунно-морская (эвригалитная, зарывающаяся и прикрепляющаяся), многочисленные ходы илоедов и норки роющих животных, 3 –

прибрежная мелководно-морская (эвригалитная и стеногалитная, зарывающаяся и свободнолежащая), 4 – относительно удаленная от берега мелководно-морская (стеногалитная, свободнолежащая и подвижная).

Бентос (5–8): 5 – зарывающийся, 6 – прикрепляющийся, 7 – подвижный, 8 – свободнолежащий. 9 – норки роющих животных; 10 – ходы илоедов; 11–9 и 10 без разделения. Различными значками (см. рис. 2) показаны наиболее характерные обитатели зоны.

Осадки: 12 – глинистые, 13 – алевритово-глинистые, 14 – алевритовые, 15 – границы зон; 16 – границы угленосных районов (цифры в кружках): 1 – Петриковский, 2 – Новомосковский, 3 – Павлоградско-Петропавловский, 4 – Межевской; 17 – граница современного распространения полных разрезов нижней части высокоугленосной подформации

Остатки брюхоногих в глинах редки. Обычно они имели высококоническую раковину (мурчисонии и др.). Небольшие их скопления приурочены к поселениям замковых брахиопод и двустворчатых моллюсков.

К типичным обитателям глинистого, реже глинисто-карбонатного илистого дна в условиях нормальной солености принадлежали тентакулиты (кониконхии). В морских глинах многочисленны конодонты, разнообразны ходы роющих организмов.

На твердом глинистом дне, в особенности на усталом раковинами моллюсков и брахиопод, обитали морские лилии, некоторые свободнoleжащие и биссусные формы двустворок, более разнообразные, хотя по-прежнему редкие брюхоногие моллюски. Замковые брахиоподы были представлены формами с изометричной, утолщенной раковиной: рипидиоринхами, атрипидами, шизофориями, хонетипустулами, спириферидами с более широкой треугольной прямой ареей и менее нависающей макушкой (экологическая форма тура). На раковинах брахиопод селились серпулиды; их поселения иногда были массовыми.

7. Комплексы обитателей илистого и твердого известняково-глинистого дна близки к комплексам предыдущего типа. Однако в видовом отношении они более разнообразны. Увеличивается число видов замковых брахиопод, брюхоногих, и особенно двустворчатых моллюсков. Нередко они образуют банки. Наблюдаются массовые скопления умбелл (совместно с фораминиферами) и мелких брюхоногих, таких, как *Bellerophon petinensis* Nal., *Murchisonia* aff. *pusilla* Eishw. На твердом дне появляются сверления *Trypanites*, аулопоры.

8–9. На глинисто-известняковых илах обитали многочисленные и разнообразные морские животные, нередко образывавшие крупные поселения типа банок. Ведущую роль среди них играли двустворчатые и брюхоногие моллюски, замковые брахиоподы, остракоды и морские лилии. В отдельные промежутки времени породообразующее значение имели умбеллы и мелкие гастроподы. На отмелях в зонах течений и прибоя появлялись скопления конодонтов, однообразно ориентированных раковин тентакулитов и наутилоидей. В зонах приразломных уступов в даугавское время заметную роль играли кремневые губки.

Значительно снизилось число и разнообразие следов роющих организмов. Среди них на отдельных уровнях доминируют хондриты, на других — вертикальные петляющие норки диаметров до 1,5 см, с приостренным нижним концом и обильными спирально расположенными слепыми ответвлениями. Обычно они заполнены органогенным детритом, мелкими известняковыми галечками и песчинками.

С уменьшением глинистости илов уменьшалась роль криноидей и тентакулитов. Редкими стали лингулиды. Среди замковых брахиопод и двустворчатых моллюсков преобладали семейства и виды, легко приспосабливавшиеся к частым изменениям характера дна. Возрастало число особей и разнообразие видов брюхоногих моллюсков. Шире распространены зубы птиктодусов. На раковинах двустворок и брахиопод при жизни их хозяев обитали аулопоры и спирорбисы, реже серпулы, а в стенках раковин порой селились сверлильщики.

Большинство двустворчатых моллюсков, образывавших банки на глинисто-карбонатных илах, принадлежали к неравномускульным биссусным формам. Однако среди них были также зарывающиеся равномускульные и равностворчатые формы типа *Schizodus* и *Paracyclas*.

Замковые брахиоподы были представлены меньшим числом видов и не создавали столь крупных поселений как двустворки. Исключение составляли спирифериды группы *Cyrtospirifer schelonicus* Nal., продуктеллы и анатирисы в свинордское и ильменское время, рипидиоринки, *Lamellispirifer muralis* (Vern.), *Atrypa velikaya* Nal. и *Anatrypa micans* (Buch) в псковское и чудовское время.

Строматопораты, четырехлучевые кораллы и низшие водоросли группы *Porostromata* в глинистых известняках редки и обнаруживают явные признаки угнетения. Вместе с губками, разнообразными брюхоногими, приспособленными к обитанию на каменном дне брахиоподами и двустворками, они селились лишь в пределах крупных банок, где

илистое дно быстро покрывалось слоем раковин, а вода оставалась относительно прозрачной.

10. Участки накопления известковых илов на Главном поле тяготели к центральной, южной и юго-западной частям его восточной половины. Условия здесь отличались непостоянством. Отмели чередовались со впадинами, изменчив был гидродинамический режим, изменялась прозрачность воды. В плохо аэрируемых впадинах придонные слои воды периодически заражались сероводородом, ощущался дефицит кислорода. К западу и юго-западу постепенно нарастала соленость.

Соответственно этому комплексы организмов, обитавших на известковых илах и в придонных слоях воды, отличались крайней изменчивостью и перемежались с комплексами обитателей различных типов рыхлого и твердого известнякового дна: усеянного карбонатным детритом, известняковым песком и гравием, оолитами, микрооолитами; устланного створками и целыми раковинами, нередко собранными в волноприбойные вадки; покрытого скоплениями онколитов, перекатывавшихся по дну сферических строматопорат и "смешанослойных" строматопоро-водорослевых желваков, обломками ценостеумов строматопорат, построек табулят, ругоз и мшанок, гравием и галькой размытых подстилающих пород; наконец — каменного неровного и сложенного дна: Перечисленные четыре типа субстрата создают цепь переходов между илистыми осадками и каменным дном. Для каждого из них в определенных условиях солености характерны своеобразные сообщества, отдельные члены которых связывают их в единые ряды как по солености (горизонтальные ряды), так и по гидродинамической активности бассейна (вертикальные ряды) (на рис. 1 показаны лишь крайние их члены).

На рыхлом известковом субстрате почти отсутствовали остракоды, тентакулиты, умбеллы, не столь заметную роль играли двустворчатые моллюски и морские лилии. Зато существенно возросло разнообразие и количество особой замковых брахиопод и брюхоногих моллюсков. Многочисленными стали наутилоиды и губки, появились морские ежи. Брахиоподы были представлены формами, приспособленными к частым изменениям характера морского дна. К их числу принадлежали якорные формы циртоспириферид и ламеллиспириферид с невысокой изогнутой ареей, рипидиоринхи, продуктеллы и хонетиустулы, шухертеллы и теодосии. В меньшей мере сюда относились ладогии, гипотиридины, пугнаксы, атрипиды и анатрипы, шизофории и шухертеллы.

Большинство этих форм образовывало банки, в особенности на обширных, хорошо прогреваемых отмелях вдоль восточных склонов меридиональных валов и на широтной террасе к северу от Рижско-Псковско-Ильменского уступа. Раковины беспозвоночных накапливались на банках, устилали морское дно, создавая благоприятные условия для поселения биогермообразователей. К ним принадлежали низшие водоросли группы *Porostromata* и строматопораты, представленные как неподвижными, нараставшими на каменное дно цилиндрическими, коническими, грибовидными одиночными и групповыми биогермами, так и свободно перекатывавшимися по дну желваками, овоидами и шарами, обраставшими гальки, обломки ценостеумов строматопорат и построек кораллов, створки брахиопод, целые раковины гастропод. Многочисленны и разнообразны были табуляты, представленные стелющимися, кустистыми и изредка массивными формами. Редко и лишь на отдельных уровнях в девоне Главного поля встречаются четырехлучевые кораллы. Только на приразломных участках в даугавском горизонте наблюдаются скопления губок. В комплексах плявиньского горизонта заметную роль играли прираставшие к каменному дну морские лилии, а в комплексах альтовских, имульских и бауских слоев — мшанки.

Во многих случаях образовывались биогермы и биостромы (кораллово-строматопоровые, строматопоро-водорослевые, губково-мшанковые и т.д.). Они формировались почти всегда в зоне прибоя. Волны дробили и окатывали постройки строматопорат и кораллов, раковины брахиопод и моллюсков, сгребали их в валики и валы высотой 15—50 см и шириной 0,5—15 м, взмучивали ил и отбрасывали его на участки с более спокойным режимом. Создавались своеобразные типы твердого и рыхлого калькарена

тового морского дна, на котором могли существовать перекатывавшиеся по дну строматопораты и низшие водоросли группы *Porostromata*, образывавшие концентрически-слоистые желваки субсферической формы, а также брахиоподы, брюхоногие и двустворчатые моллюски, имевшие крепкую толстостенную раковину обтекаемой полусферической, треугольной или "килеватой" формы, порой прочно прикреплявшуюся или прираставшую ко дну. Среди замковых брахиопод такими качествами обладали ирбоскиты, тентикоспириферы, ламеллиспириферы с тентикулообразной раковиной, ширтины, хонетипустулы, *Schuchertella devonica* (Orb.), в меньшей степени — рипиодиоринхи, *Ladogia meendorfil* (Vern.) (экологические формы *daugavica* и *syasica*), *Elytha fimbriata* (Cong.), ильмени и теодосии.

На поверхностях гладкого каменного дна, а также на крупных плоских известняковых гальках, обломках кораллов и строматопорат, на известняковых "корках" строматолитов, густо источенных *Tруranites*, в условиях нормальной солености обитали прираставшие беспозвоночные. К ним принадлежали *Spirorbis omphalodes* Goldf., табуляты (в особенности аулопоры), морские лилии, редкие *Lepidodiscus*, двустворчатые моллюски *Limanomia* sp., беззамковые брахиоподы крании, замковые брахиоподы *Irboskites* и *Chonetipirifera*, *Schuchertella devonica* (Orb.), реже *Cyrtospirifer* (*Tenticospirifer*) и *Lamellispirifer* с тентикулообразной раковиной. Крайне редко к гладкому дну прирастали четырёхлучевые кораллы и строматопораты. Они предпочитали селиться на неровных поверхностях размыва или на валиках ракуши.

11—12. Комплексы организмов, обитавших на слабо магнезиальных известковых илах или на твердом карбонатном дне в условиях солености, близкой к нормальной морской, с преобладанием нескольких видов организмов одной или немногих систематических групп.

Среди обитателей рыхлого дна появляются скопления водорослей *Chaetocladus* и однообразных в видовом отношении брюхоногих из родов *Murchisonia*, *Platyschisma*, "*Pleurotomaria*" и *Naticopsis*. Крупные поселения образывали наиболее эвригалинные из замковых брахиопод. В них доминировали один—три вида. Особи всех других видов имеют явные признаки угнетения. В отдельные моменты породообразующую роль играли мелкие гастроподы, в порховское время — умбеллы. Новым элементом в комплексе 12, характерном для Западной Латвии и района г. Витебска [Цытленок, 1971], являются двустворчатые моллюски, представленные биссусными неравномускульными формами со слабо развитым зубным аппаратом, выраженным ушками и порой с шиповидными выростами одного из крыльев. По-видимому, они занимали ту же экологическую нишу, что и замковые брахиоподы в комплексах 10—11. Многочисленнее и значительно разнообразнее становятся следы ползания и ходы роющих организмов.

На каменном дне наблюдаются поселения строматопорат (поле 11) и водорослей группы *Porostromata*, представленных как покровными и подушкообразными прирастающими, так и перекатывающимися по дну сферическими формами. Широкое распространение приобрели сферические желваки, состоящие из чередования прослоек строматопорат и прослоек, образованных низшими водорослями. Появились мшанки. Исчезли морские лилии и табуляты (за исключением аулопор). Возросла роль сверлений камнеточев, но изменился их состав. Норки *Труranites* сделались редкостью. Их сменили тонкие извилистые и прямолинейные косые сверления с округлым сечением 0,5—1,2 мм и приостренным концом. Исчезли спирорбисы, но вновь появились поселения серпул. В строматолитах стали обычными клубки трубчатых гастропод, в брахиоподах и строматопоратах иногда встречаются сверления *Palaeosabella*. Низшие водоросли и строматопораты совместно с четырёхлучевыми кораллами, губками, мшанками, брюхоногими моллюсками и брахиоподами образывали длительно существовавшие органогенные сооружения типа банок, имевшие линзообразную и пластовую форму.

Комплексы организмов, обитавших на сильно магнезиальных известковых и на доломитовых (?) илах (13—16), а также на различных типах твердого дна в условиях повышенной солености сильно обеднены в видовом отношении и представлены преимущественно эвригалинными организмами. В них отсутствуют замковые брахиоподы, строма-

топораты, мшанки, губки, кораллы, иглокожие, тентакулиты и наутилоидеи, не встречаются зубные пластины *Prudodus*. Лишь отдельные виды брюхоногих и двустворчатых моллюсков, лингулид, конхострак и остракод были представлены огромным количеством особей.

13. В условиях накопления сильно магниезильных известковых илов, впоследствии полностью замещенных метасоматическими доломитами, существовали еще относительно разнообразные организмы.

На отмелях, приуроченных к древним валам и террасам, обитали эвригалинные виды брюхоногих моллюсков, преимущественно "плеуротомарий", мурчисоний, натикопсов и платишизм, а также остракоды и несколько видов двустворчатых моллюсков, представленных прираставшими и биссусными формами. Совместно с ними селились губки и низшие водоросли группы *Porostromata*: *Girvanella*, *Bevocastria*, *Coactillum* [Радионова, 1974, 1976]. Они обрастали раковины беспозвоночных, гальки, участки поверхности твердого дна. Во впадинах илистое дно покрывали заросли водорослей *Chaetocladus*. Осадки, особенно на участках поселения моллюсков, были густо изрыты илоедами ("простые петли", хондриты, ильменихнус).

14. На известково-магниезильных илах, впоследствии превратившихся в полосчато-разнозернистые песчаниковидные и искристые доломиты, обитали остракоды, конхостраки и лингулы. Иногда значительным количеством особей были представлены отдельные виды двустворок, микрогастропод, умбеллы и водоросли *Chaetocladus*. Роль брюхоногих уменьшалась: они встречаются лишь единичными экземплярами. Меньше стало и ходов роющих организмов.

Поверхности твердого неровного дна обрастали пластовыми и корковыми строматолитами, покрывались скоплениями мельчайших онколитов, водорослевых сгустков и оолитов. На сглаженном дне изобиловали угловатые косые сверления.

15. Среди обитателей сильно магниезильных известково-доломитовых илов, впоследствии преобразованных в доломиты с примесью магнезита, главную роль играли водоросли *Chaetocladus*, остракоды, умбеллы и однообразные, но еще обильные роющие организмы.

"Хондритовые" доломиты прослеживаются на тех же стратиграфических уровнях, на которых в предыдущем фациальном типе (поле 14) наблюдались почти одноядровые скопления раковин брюхоногих и двустворчатых моллюсков. К одному из таких прослоев приурочены находки *Eurypterus lanemani* Delle. В глинистых и алевролитистых доломитах встречаются раковины конхострак и лингулид. Неровное твердое дно обрастали строматолиты дугообразной и цилиндрической формы.

16. В землистых и мелоподобных доломитах с примесью магнезита остатки организмов единичны. Они представлены обугленными водорослями *Chaetocladus* и раковинами остракод. Иногда наблюдаются тонкие ходы роющих организмов.

17–19. Наконец в районах отложения высокомагниезильных карбонатов, ангидритов и гипса концентрация солей была настолько высокой, что всякая жизнь оказалась подавленной. Лишь изредка сюда попадали явно аллохтонные куски древесины, обрывки водорослей *Chaetocladus* и трупы рыб.

БОКОВЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ

Изучение переходов карбонатных и сульфатно-карбонатных пород к борту бассейна в песчано-глинистые "подводно-дельтовые", прибрежные и далее в континентальные аллювиальные и озерно-болотные отложения позволило уточнить и детализировать боковые ряды, установить их принципиальные отличия для открытого эпиконтинентального моря с нормальной соленостью (см. рис. 1, поля 1–4) и для полузамкнутого эвапоритового бассейна с повышенной соленостью (см. рис. 2 и 3).

Для открытого моря как главный, так и боковые ряды для стадий трансгрессии и регрессии одинаковы, ибо первая стадия вверх по разрезу толщи характеризуется последовательной сменой континентальных, прибрежно-морских и лагуно-морских биофлор.

циальных комплексов все более нормально-морскими, а вторая отличается обратной последовательностью.

В эвапоритовых эпиконтинентальных бассейнах аридных климатических областей, характеризовавшихся затрудненным водообменом и резко повышенной соленостью, фашиально-экологические ряды для стадий трансгрессии и регрессии существенно различны. На стадии трансгрессии в горловине залива и прибортовых его частях выражены зоны близкой к нормальной морской солености (см. рис. 2, поля 2 и 3). В горловине залива такая зона возникла в результате восстановления связи с открытым морем и общего повышения его уровня. По существу она являлась одним из звеньев главного ряда (см. рис. 1, поля 10–12). В прибортовых районах зона нормальной солености являлась следствием перемешивания сильно осолоненных вод залива с пресными, стекавшими с окружающей суши.

На стадии регрессии зона нормальной солености отсутствовала. Залив отделялся от открытого моря грядами отмелей и островов. Поступавшие с суши пресные воды не смешивались с аномально солеными лагунно-морскими. В приустьевых районах рек и временных потоков устанавливался режим резко изменчивой аномальной солености, скачкообразно то понижавшейся, то возрастающей (см. рис. 3, поля 2 и 3). Аналогичная зона со стороны залива примыкала к зоне нормальной солености и на стадии трансгрессии (см. рис. 2, поля 3–5). Для них характерен смешанный "аматско-снетогорский" комплекс ихтиофауны со свойственным ему совместным нахождением "аматских" *Asterolepis radiata* и *Bothriolepis obrutschewi* и "снетогорских" кистеперых, псаммостеид, *Bothriolepis cellulosa* и *Grossilepis tuberculata*. Вместе со специфическими комплексами двустворчатых моллюсков, лингул, конхострак, остракод, умбелл, водорослей *Chaetocladus* и найденных в последнее время в атзельских слоях карьера Дарзциемс эвриптерид такое сочетание типично для доломитово-глинисто-песчаных "ераских" фаций аматского-псковского подгоризонтов Северо-Западной Латвии и Северной Литвы.

"Снетогорский" комплекс ихтиофауны в сочетании с массовыми скоплениями конхострак, лингулид, водорослей *Chaetocladus* и иногда умбелл характерен для зон развития доломитовых мергелей (см. рис. 2, поля 5 и 6; рис. 3, поля 4 и 5). С увеличением глинистости осадков в нем возрастает роль кистеперых, карбонатности-ботриолепид, песчанности — астеролепид и псаммостеид.

Буферные зоны близкой к нормальной солености (см. рис. 2, поля 2 и 3) характеризуются сочетанием скоплений однообразных в видовом отношении замковых брахиопод, двустворчатых моллюсков, наутилоидей, морских лилий, мшанок, желваков синезеленых водорослей, умбелл с захоронениями ихтиофауны "аматского" комплекса (район г. Кулдига — пос. Ренда, селйские слои).

Для полей отложений, накапливавшихся в условиях пониженной солености (см. рис. 2, поле 1; рис. 3, поля 1–3), типично сочетание остатков эвригалинных, стеногалинных пресноводных и иногда морских организмов. Первые представлены лингулидами, остракодами и конхостраками. К пресноводным относятся не только трохилиски, умбеллы, наземные растения, но, по-видимому, и некоторые брюхоногие и двустворчатые моллюски, рыбы и рыбообразные "гауйского" и "сясьского" комплексов. Характерны также следы жизнедеятельности *Imenichnus*, *Spirophyton*, *Laqueiichnus* и, возможно, *Scolithos*.

ЛИТЕРАТУРА

- Геккер Р.Ф. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного поля. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 159–280. (Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, Т. 4).
- Геккер Р.Ф. Отложения, фауна и флора Главного девонского поля. — В кн.: Фауна Главного девонского поля. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, т. I, с. 17–84.
- Геккер Р.Ф. Сопоставление разрезов восточной и западной половин Главного девонского поля и основные черты экологии его фауны и флоры. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1954, № 4, с. 75–100.

Геккер Р.Ф. Введение в палеоэкологию. М.: Госгеолтехиздат, 1957. 126 с.

Геккер Р.Ф. Ископаемая фация гладкого каменного морского дна. — Тр. Ин-та геологии АН СССР, 1960, т. 5, с. 199–227.

Геккер Р.Ф. Тафономические и экологические особенности фауны и флоры Главного девонского поля. М.: Наука, 1983. 142 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 190).

Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии, его история, осадки, фауна, флора, условия их обитания и развитие. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Кн. 1. 335 с.; Кн. 2. 332 с.

Девон и карбон Прибалтики. Рига: Зинатне, 1981. 552 с.

Захаров В.А. Беспозвоночные, прижизненно захороненные в валанжинских песках Хатангской впадины. — В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966, с. 31–54.

Лярская Л.А. Панцирные рыбы девона Прибалтики (Asterolepididae). Рига, 1981. 192 с.

Мержлин Р.Л. Leda как показатель ископаемой среды. — В кн.: Памяти академика А.А.Борисяка. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 233–242. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 20).

Мержлин Р.Л. Жизненные формы и их значение для палеоэкологического анализа. — В кн.: Проблемы палеонтологии: Докл. сов. геологов к XXIII сес. Междунар. геол. конгр. М.: Наука, 1968, с. 18–26.

Наливкин Б.В. Экология некоторых двусторчатых моллюсков Русской платформы. — В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966, с. 172–180.

Осипова А.И., Геккер Р.Ф., Бельская Т.Н. За-

кономерности распространения и смены фауны в позднедевонском и раннеямурском эпиконтинентальных морях Русской платформы. — В кн.: Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1971, с. 279–293. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 130).

Радионова Э.П. Онколиты бассейна реки Велюкой. — В кн.: Региональная геология Прибалтики. Рига, 1974, с. 123–130.

Радионова Э.П. Микрофитолиты и другие проблематические образования палеозоя ряда районов Русской и Сибирской платформ. — В кн.: Водоросли и микрофитолиты палеозоя. М.: Наука, 1976, с. 86–218.

Сорокин В.С. Ильменские слои и их стратиграфические аналоги в западной части Главного девонского поля. — В кн.: Вопросы геологии среднего и верхнего палеозоя Прибалтики. Рига: Зинатне, 1967, с. 137–159.

Сорокин В.С. Ряды экологических комплексов организмов позднедевонских бассейнов Главного поля. — В кн.: Проблемы региональной геологии Прибалтики и Белоруссии. Рига: Зинатне, 1973, с. 149–175.

Сорокин В.С. Экологические ряды позднедевонских организмов Главного поля. — В кн.: Экостратиграфия и экологические системы геологического прошлого. Тез. докл. XXII сес. ВПО. Л., 1976, с. 68–70.

Сорокин В.С. Этапы развития северо-запада Русской платформы во франском веке. Рига: Зинатне, 1978. 282 с.

Цыгленок А.М. Позднедевонские пелециподы северо-востока Белоруссии. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия Прибалтики и Белоруссии. Вильнюс, 1971, с. 105–116.

УДК 56.074.6 : 551.734/567.43

Л.И.НОВИЦКАЯ, В.Н.ТАЛИМАА, О.А.ЛЕБЕДЕВ

БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ И РЫБЫ В ЭКОСИСТЕМАХ ДЕВОНСКИХ ЛАГУН СИБИРИ И РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Палеоэкологические исследования охватывают территорию СССР неравномерно. Если ограничиться отложениями девонского возраста, то следует отметить высокую степень изученности геологического строения и палеонтологических групп в ряде районов европейской части СССР, особенно на Главном девонском поле [Геккер, 1935а, б, 1966; Геккер, Филиппова, Бархатова, 1932; Геккер, Обручев, Филиппова, 1935; Обручев, Марк-Курик, 1965; Махлаев, 1966; и др.]. Менее изученной остается обширная территория Сибири, хотя в последние десятилетия все большая ее часть привлекает внимание производственных и научно-исследовательских организаций (НИИГА, ПИН АН СССР, ВСЕГЕИ, НКГРЭ, СНИИГТиМС и др.). Для ряда сибирских палеобассейнов реконструированы обстановки седиментации, но вместе с тем приходится отметить, что исследования по экологии ископаемых животных, особенно позвоночных, остаются пока единичными [Obrutschew, 1959; Novitskaya, 1971].

В 50–80-х годах стратиграфами, литологами и палеонтологами, в том числе авторами этой статьи, детально изучен ряд разрезов девонских отложений в Сибири и на Централь-

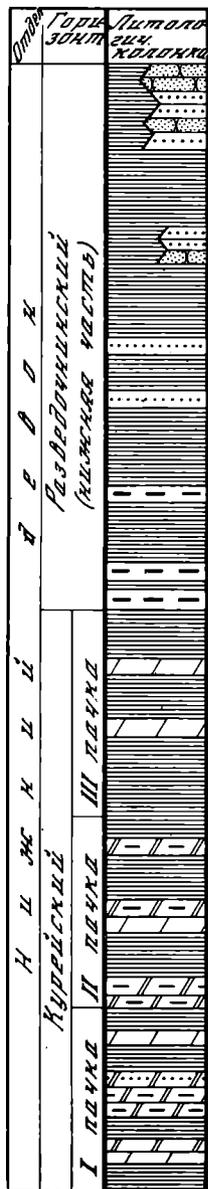
ном девонском поле. Результаты этих исследований кратко излагаются в настоящей статье. Основное внимание в ней уделено анализу экологических особенностей бесчелюстных и рыб, относящихся к числу наиболее распространенных групп в палеозойских фаунистических комплексах. В качестве примеров раннедевонских сообществ рассмотрена фауна лагун, существовавших на территории Сибири (п-ов Таймыр, северо-запад Сибирской платформы, о-в Октябрьской Революции архипелага Северная Земля). Позднедевонские биоценозы исследованы на Центральном девонском поле (Русская платформа).

Таймыр. Белокаменная лагуна. Реконструкция обстановки седиментации, выполненная на основе тарейского разреза, позволяет судить о белокаменском бассейне как о весьма мелководной лагуне с хорошо прогреваемой водой, насыщенной терригенной взвесью [Черкесова, Патрунов, Смирнова и др., 1968; Патрунов, 1968]. Лагуна, по-видимому, лишь ограниченно сообщавшаяся с открытым морем, имела повышенную соленость воды, сравнительно с нормальной морской. Населявшие ее беспозвоночные (брахиоподы, трилобиты, остракоды, гастроподы, двусторчатые моллюски, эвриптериды) принадлежат к группам в высокой степени эвригалинным, приспособленным к обитанию на мелководье и предпочитавшим илстые (карбонатные и глинистые) грунты. Данные по экологии этих групп хорошо согласуются с характеристикой бассейна, полученной в результате литологического анализа. Комплекс беспозвоночных включал животных зарывающихся, ползающих по дну и плавающих над дном, а также сидящих и свободно лежащих на грунте. По способу питания — это фильтраторы (многие двусторчатые моллюски и все брахиоподы), а также детритофаги (трилобиты, остракоды и часть других групп). Среди гастропод, по-видимому, имелись хищники. В связи с этим интересно отметить синхронное увеличение численности гастропод и остракод, образующих прослой остракодово-гастроподовых ракушечников. Пики в усилении плотности остракод, по-видимому, связаны с интенсивным развитием водорослей, документирующихся присутствием в разрезе водорослевых известняков.

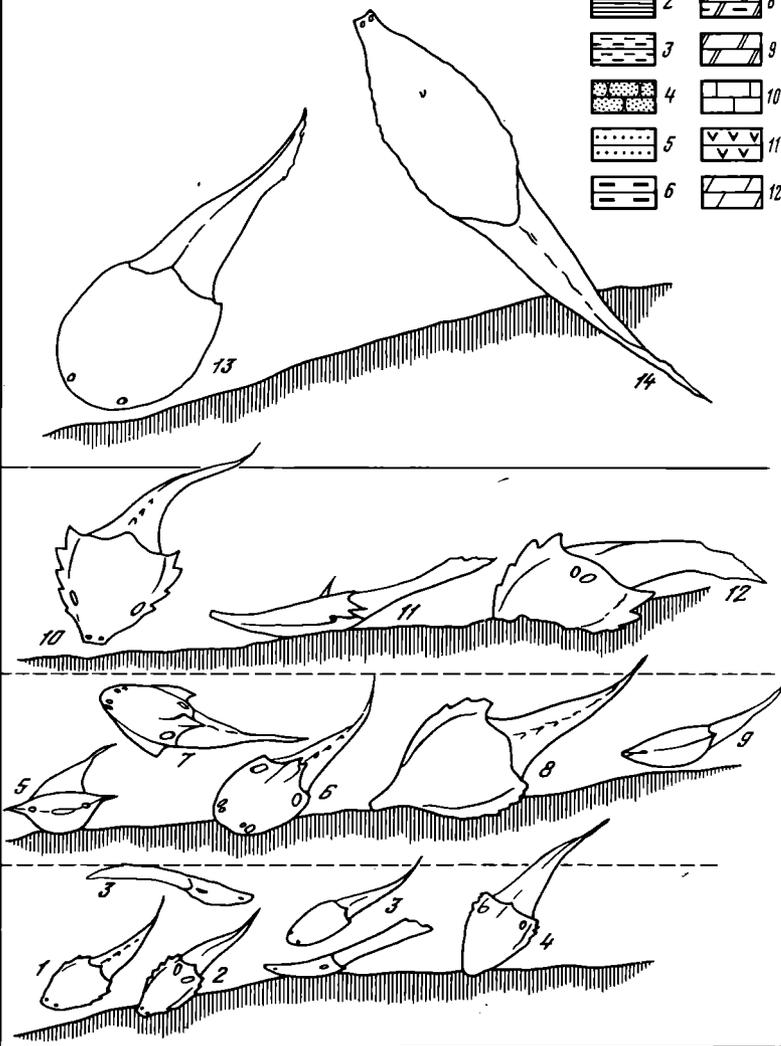
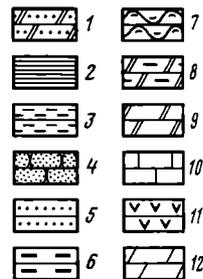
В фауне Белокаменского бассейна позвоночные (бесчелюстные) составляли сравнительно небольшую часть. Найденные остатки единичны (*Prosarctaspis taimyrica* Novitskaya) или редки (*Tareyasps venusta* Novitskaya, *Gunaspis orientalis* Bystrow, *Argyriaspis tcherkesovae* Novitskaya). Внешняя форма этих гетеростраков показана на рис. 1 и табл. II. Амфиаспиды принадлежали к экологическому типу донных животных [Obgutschew, 1959; Novitskaya, 1971], способных лишь к кратковременным перемещениям на небольшие расстояния. Плавая невысоко над дном очень неглубокого бассейна, они, по-видимому, могли также подниматься к его поверхности. На панцире некоторых из них развит высокий дорсальный гребень, выполнявший функцию стабилизатора направления движения. *Prosarctaspis taimyrica*, имевший резко уплощенный дорсальный панцирь, переходивший в плоскую боковую кайму с крупными зубцами, вел, вероятно, "более донный" образ жизни, проводя почти все время на выровненном, покрытом буграми водорослей дне лагуны, составлявшем основную жизненную зону для всей ее фауны. Находка полного панциря, принадлежащего этому виду, очень тонкого, с хрупкими боковыми зубцами, свидетельствует о несомненном захоронении на месте гибели, т.е. об очень спокойной гидродинамической обстановке.

Строение ротового аппарата амфиаспид и общий состав биоценоза дают основание предполагать, что пищей амфиаспидам служили мелкие безраковинные и тонкорачковинные донные беспозвоночные, а также растения. Значительный пищевой резерв составляли личинки беспозвоночных. Заметим, что все группы беспозвоночных, отмеченные в разрезе белокаменских отложений (брахиоподы, гастроподы, двусторчатые моллюски, трилобиты, остракоды), имели плавающих личинок.

Взрослых крупных амфиаспид, по-видимому, никто не преследовал; во всяком случае хищные рыбы отсюда неизвестны. Длина этих бесчелюстных достигала 40 см при длине панциря 18–20 см (*Argyriaspis tcherkesovae*, *Tareyasps venusta*). Однако для молоди амфиаспид несомненную опасность представляли эвриптериды, тем более что личинки амфиаспид, приобретавших панцирь только на взрослых стадиях, могли по-



Северо-запад Сибирской платформы



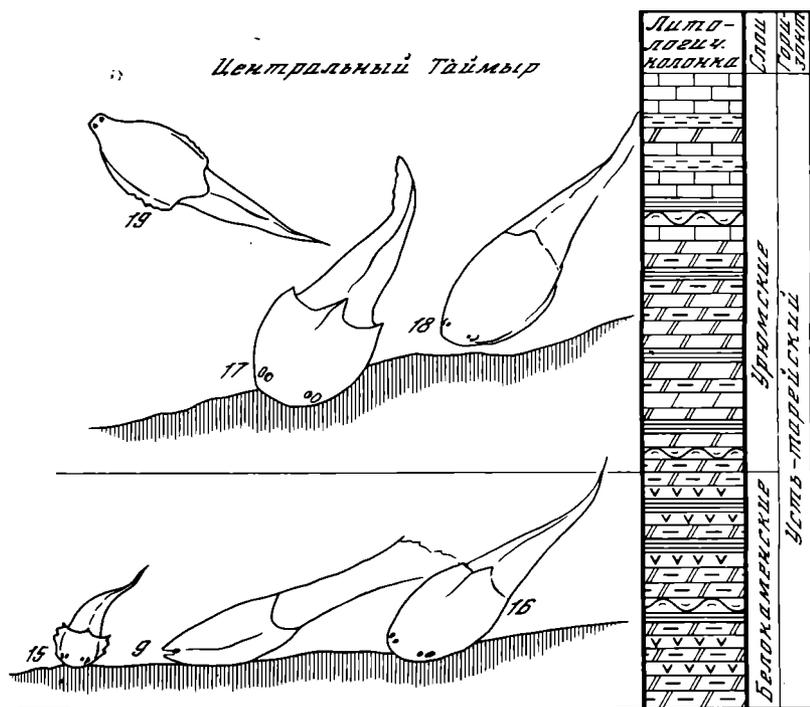
едаться даже сравнительно некрупными особями этих членистоногих. Характеризуя пищевые связи в экосистеме белокаменной лагуны (рис. 2), следует отметить, что почти каждая из обитавших здесь групп представляла несколько трофических уровней. Например, остракоды и бесчелюстные проявляли себя как первичные консументы, питаются растениями, как хищники (первичные хищники), питаются беспозвоночными и их личинками, и как деструкторы, поедающие погибших животных, в том числе и своего вида.

Краткий обзор прижизненных связей животных в Белокаменной лагуне показывает, что бесчелюстные позвоночные не испытывали недостатка в пище и в сущности не имели врагов, способных оказать серьезное влияние на их численность. Однако весьма ограниченный спектр адаптаций, направленных к освоению только одной экологической ниши (дна и придонных слоев воды), и очень небольшое число экземпляров бесчелюстных не

Рис. 1. Морфоэкологическая реконструкция амфиаспид

1 — *Aphataspis kiaeri*; 2 — *Kureykaspis salebrosa*; 3 — *Putoranaspis prima*; 4 — *Gerronaspis dentata*; 5 — *Siberiaspis plana*; 6 — *Olbiaspis coalescens*; 7 — *Angaraspis urvantzevi*; 8 — *Lecaniaspis lata*; 9 — *Argyriaspis tcherkesovae*; 10 — *Hibernaspis macrolepis*; 11 — *Eglonaspis rostrata*; 12 — *Edaphaspis bystrowi*; 13 — *Amphiaspis argos*; 14 — *Pelurgaspis macrorhincha*; 15 — *Prosarctaspis taimyrica*; 16 — *Tareyaspis venusta*; 17 — *Gabreyaspis tarda*; 18 — *Pelaspis teres*; 19 — *Empedaspis inermis*.

Породы: 1 — доломиты алевроитистые; 2 — аргиллиты; 3 — глинистые сланцы; 4 — песчаники; 5 — алевролиты; 6 — фосфориты; 7 — доломиты и известняки водорослевые; 8 — доломиты глинистые; 9 — доломиты; 10 — известняки; 11 — гипсы; 12 — мергели



свидетельствуют об их расцвете в белокаменское время. Возможно, этому препятствовала резко повышенная соленость воды в лагуне, но не исключено также, что их редкость объясняется малочисленностью первых иммигрантов, вселившихся в новый регион.

Урюмский бассейн. В урюмское время (ранний девон) обстановка постепенно меняется от лагунной к переходной лагунно-морской [Черкесова, Патрунов, Смирнова и др., 1968; Патрунов, 1968]. Продолжало сохраняться крайнее мелководье, но к концу урюмского времени бассейн несколько углубился, а гидродинамика стала более активной. Для первой половины урюмского времени были характерны разной степени отклонения солености воды от нормально-морской, в его второй половине эти отклонения становятся слабыми. Уменьшилась мутность воды, создаваемая терригенной

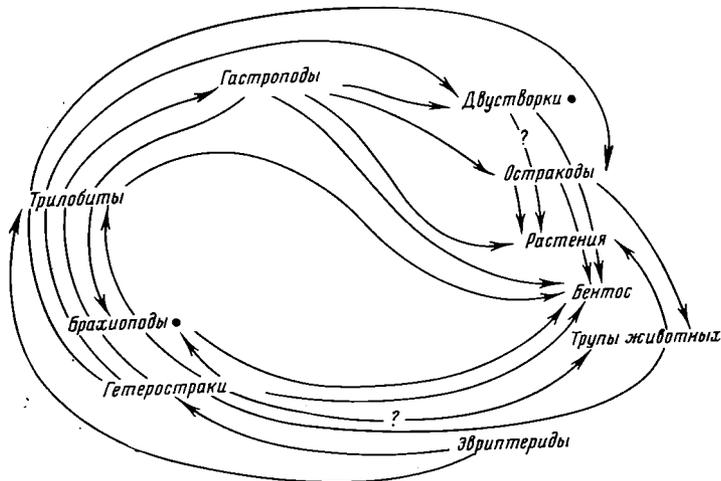


Рис. 2. Схема пищевых связей в экосистеме Белокаменной лагуны (ранний девон, Таймыр)
Стрелки направлены к объектам питания. Черными кружочками обозначены фильтраторы

взвесью. Постепенно умножаются случаи раздробления скелетных остатков и их сортировки. В верхней половине урюмских слоев отмечаются перевернутые колонии табулят.

В фауне начала урюмского времени преобладали остракоды, двустворки и гастроподы (их остатки образуют скопления детрита). Здесь же отмечаются обломки трубочек серпулид. Значительную роль играли водорослевые образования. Остатки рыб (*Tageyaspis*, *Argyriaspis*) приурочены главным образом к линзам известковых илов. Выше по разрезу, преимущественно в прослоях доломитовых аргиллитов, продолжают встречаться редкие лингулы, эвриптериды, двустворчатые моллюски, мелкие остракоды, рыбы. Состав фауны заметно изменяется с возрастанием в разрезе роли известняков. В них увеличивается количество остракод, составляющих до 50% породы; здесь же впервые появляются кораллы (табуляты). Вместе с ними распространены мшанки, брахиоподы, строматопораты, гастроподы, двустворки, криноидеи и остракоды. Отмечены остатки растений. Из бесчелюстных встречается главным образом *Argyriaspis tcherkesovae*. Приблизительно в начале второй половины урюмского времени расширяется таксономический состав амфиаспид, в числе которых, наряду с уже известными *Tageyaspis venusta* и *Argyriaspis tcherkesovae*, появляются *Pelaspis teres Novitskaya*, *Gabreyaspis tarda Novitskaya*, *Empedaspis inermis Novitskaya*, *Siberiaspis?* sp., *Litotaspis septentrionalis Novitskaya*. Их экологический тип остается тем же, что и в Белокаменной лагуне, но вместе с тем наблюдается некоторое расширение диапазона адаптаций. Примером могут служить амфиаспиды с ротовой грубкой (*Empedaspis inermis Novitskaya*), дававшей возможность более мощного втягивания ила и мелких организмов из толщи воды или из ее поверхностного слоя (см. рис. 1, 19). Трофические связи между группами животных, населявших Урюмский бассейн, оставались в основном теми же, что и в белокаменское время, но существенно новым элементом было появление хорошо вооруженных и сравнительно активных хищников. Они представлены кистеперыми рыбами рода *Rogolepis* (*R. taimyricus Vorobyeva*), чешуи которых найдены вместе с остатками гетеростраков. На панцирях некоторых амфиаспид (*Gabreyaspis tarda*) видны следы залеченных укусов.

В урюмское время на Таймыре сохранялись эвригалинные группы беспозвоночных (остракоды, эвриптериды, двустворчатые моллюски), но временами появлялась морская стеногалинная фауна, имевшая угнетенный облик (кораллы, мшанки и др.). Бесчелюстные позвоночные хотя и стали разнообразнее на родовом и семейственном уровнях, но таксоны по-прежнему были представлены сравнительно немногими особями. Их обитание в бассейне, испытывавшем резкие колебания солености, свидетельствует об

звргалинности гетеростраков. Вместе с тем возможно, что большие колебания солености явились одним из сдерживающих факторов в эволюции группы, а также в увеличении ее численности.

Северо-запад Сибирской платформы. В раннем девоне (зубовско-курейское время) седиментационная и экологическая обстановки здесь в основных чертах сходны с рассмотренными на Таймыре, но на платформе (бассейн Курейки) преобладали терригенные осадки. Соленость вод менялась от резко повышенной к нормально морской или опресненно-морской; сам курейский бассейн был крайне мелководным с обилием глинистых отмелей [Матухин, Меннер, 1974]. В платформенных палеоценозах представлены многие группы животных, распространенных также и на Таймыре.

Панцири бесчелюстных в массовом количестве появляются начиная с верхов нижней сероцветной или низов верхней пестроцветной части курейского горизонта. В исследованном разрезе на р. Курейке остатки амфиаспид приурочены главным образом к прослоям аргиллитов. Бассейн этого времени был населен небольшими донными амфиаспидами, имевшими панцирь длиной 6—8 см; полная длина животных в среднем составляла около 15 см. Таксономическое разнообразие их невелико. Основную массу представляют *Aphataspis kiaeri* Obruchev и *Putoranaspis prima* Obruchev; реже встречаются *Kureykaspis salebrosa* Novitskaya и *Gerronaspis dentata* (Obruchev) — более крупная форма (см. рис. 1, 4; табл. II). На поверхностях напластования нередки скопления панцирей, принадлежащих двум первым видам. Панцири обычно слабо разрушены или не разрушены, в их расположении не наблюдается какой-либо определенной ориентированности. Учитывая хрупкость панцирей, которая неизбежно привела бы к их разрушению при перекачивании по дну, эти захоронения следует признать автохтонными. Обилие остатков свидетельствует о значительной плотности популяций амфиаспид, населявших Курейский бассейн в это время. В известной мере здесь, по-видимому, можно говорить о первичных стаях, "протостаях", напоминающих поведение скопления головоастиков современных амфибий в небольших постепенно пересыхающих водоемах. Вместе с амфиаспидами в этой части курейского разреза встречаются остатки некрупных рако-скорпионов, особенно обильные в кернах из района Норильска. Видимо, как и на Таймыре, в платформенном бассейне ими уничтожался какой-то процент личинок амфиаспид. Есть остатки лингул, остракод, двустворок. В целом жизнь в Курейском бассейне этого времени была связана с поверхностью дна и верхними слоями его илистого осадка. Разнообразие в стереотипную этологию обитателей этих небольших замутненных водоемов вносили рако-скорпионы, охотившиеся в придонном слое, и амфиаспиды.

Обилие амфиаспид в части курейского горизонта, одновозрастной Белокаменским слоям, свидетельствует о том, что обстановка в платформенном бассейне была для них более благоприятной, чем в Белокаменской лагуне. Причины этого едва ли могут быть сейчас установлены достаточно определенно. Однако если отбросить некоторые сходные факторы — обилие пищи и относительно небольшое давление хищников в обоих бассейнах — можно предполагать, что одной из причин была уже упоминавшаяся соленость, по-видимому, более высокая на Таймыре в это время.

В части платформенного разреза, отвечающей второй половине курейского времени, начинают встречаться слои костных брекчий, что указывает на активизацию гидродинамики и появление условий приливо-отливной зоны. Костные брекчи состоят из фрагментов панцирей бесчелюстных, в различной степени раздробленных, и более редких костных остатков рыб. Комплекс бесчелюстных содержит виды, характерные для нижней пачки (кроме *Kureykaspis salebrosa*), но дополняется более крупными *Siberiaspis plana* Obruchev, *Olbiaspis coalescens* Obruchev, *Angaraspis urvantzevi* Obruchev, *Gunaspis orientalis* Bystrow, *Lecaniaspis lata* Novitskaya и *Argyriaspis tcherkesovae* Novitskaya. Присутствие *Argyriaspis tcherkesovae* и *Gunaspis orientalis*, распространенных также на Таймыре, доказывает, что в это время между Таймыром и платформенным бассейном установилась связь [Новицкая, 1976б]. Амфиаспиды по-прежнему имеют типично донные адаптации, но вместе с тем в морфологии многих из них отчетливо заметны признаки, указывающие на расширение экологической ниши. Возникновение новых адаптаций

обусловлено активизацией движения. Об этом говорит появление на панцире высоких дорсомедиальных гребней (*Olbiaspis*, *Angaraspis*) и расширение его боковой каймы, служившей поддерживающей плоскостью. Поддерживающая роль боковой каймы панциря могла проявляться двояко: при движении животного в воде и при его погружении в ил. Вполне вероятно, что последнее являлось защитным приспособлением: нижняя резко выпуклая часть тела, одетого в панцирь, легко входила в мягкий илистый осадок, при этом сильно уплощенная спина почти не выделялась над уровнем боковой каймы, удерживавшей животное на определенном уровне погружения. Поднимавшийся при работе хвоста и погружении панциря ил оседал на его выступающей спинной стороне, маскируя животное. У ряда амфиаспид, населявших Курейский бассейн, как и у таймырских форм, имелась ротовая трубка (см. рис. 1, 8, 11, 14). Ее образование сочеталось иногда с полной редукцией глаз (*Lecaniaspis lata*, *Eglonaspis rostrata*). Вероятно, в платформенном бассейне появление слепых форм было связано с приспособлением к добыванию пищи исключительно из донного илистого осадка. Этими особенностями пищевой специализации названные виды отличаются от таймырских эмпадасписов.

Пищевые связи в платформенном бассейне были сходны с пищевыми связями на Таймыре: лингулы, остракоды, гастроподы, личинки беспозвоночных и растения составляли достаточную кормовую базу для бесчелюстных. Кроме амфиаспид, последние представлены здесь исключительно редкими птераспидами: единичные ростры неопределимой систематической принадлежности найдены и на платформе, и на Таймыре. По мнению Д.В.Обручева [1973], возможно, среди бесчелюстных присутствовали также цефаласпиды, остатками которых он предположительно считал изолированные тессеры, иногда встречающиеся в отложениях курейского горизонта. Состав собственно рыб в Курейском бассейне включает кистеперых (*Pogolepis* sp.), акантод (*Onchus* sp.) и артродир (арктолепид). Все они, за исключением арктолепид, были более совершенными пловцами, чем гетеростраки, во всяком случае способными к более длительным и дальним перемещениям. Артродиры были, по-видимому, достаточно всеядными, кистеперые — явные хищники; среди акантод были различные формы, в том числе хищные. Часть бесчелюстных — главным образом их молодь — уничтожалась рыбами и эвриптеридами, однако кистеперые охотились также на взрослых особей.

Рассмотренное соотношение групп в основном сохраняется и в экосистеме позднекурейского времени, но среди амфиаспид происходит некоторое смещение акцентов: преобладали крупные резко уплощенные животные, приобрели очень широкую боковую кайму (*Eglonaspis rostrata* Обручев, *Hibernaspis macrolepis* Обручев, *Edaphaspis bystrowi* Novitskaya) и, по-видимому, лучше маскировавшиеся на дне (см. рис. 1, 10–12). Исчезли или заметно уменьшились в числе многие виды с более выпуклыми панцирями, вероятно более заметные на грунте и легче становившиеся добычей преследователей. Изменение в составе бесчелюстных и их вымирание в разведочинское время сопровождалось быстрым распространением челюстноротых рыб, среди которых основными по численности стали крупные артродиры.

Северная Земля. Североземельская лагуна. Состав ее палеобиоценоза существенно отличается от рассмотренных выше отсутствием амфиаспид и наличием групп бесчелюстных, достоверно неизвестных на Таймыре и Сибирской платформе. Однако экологические характеристики бесчелюстных (кроме анаспид) и их роль в ценозае Североземельской лагуны по существу были очень близки. Североземельская свита (основание нижнего девона, диттона) состоит из двух пачек — нижней песчаниковой и верхней глинисто-карбонатной [Меннер, Матухин, Курш и др., 1979]. В верхней части верхней пачки довольно много лепешковидных известняковых конкреций размером до 12–15 см в поперечнике или совсем мелких (2–3 см). Встречаются также тонкие слои темно-серого известняка и стяжения, сложенные перекристаллизованным известняком с текстурой "конус в конусе". Этот уровень обнаружен во всех изученных разрезах (реки Матусевича, Спокойная, Ушакова, Подъемная, бухта Советская) и служит хорошим маркирующим слоем в пределах распространения отложений нижнего девона в

Рис. 3. Вегетативные части харовых водорослей. Северная Земля, нижний девон

а — № 35—334. X2, р. Спокойная, обн. 41, слой 12; б — № 35—335, X2, р. Матусевича, обн. 1, слой 21

о-ве Октябрьской Революции. Аналоги верхов североземельской свиты (серые известняки и аргиллиты) установлены также на о-ве Комсомолец.

Почти все органические остатки в отложениях североземельской свиты обнаружены в конкрециях. Известны лишь две находки на поверхности прослоев с текстурой "конус в конусе". Беспозвоночные были представлены многочисленными эвриптеридами, филлокаридами и относительно редкими остракодами. В довольно большом количестве найдены "стебли" — вегетативные части харовых водорослей, однако гиригониты не обнаружены. Харовые водоросли сохранились в виде известковых трубочек—"стеблей" с мутовками (рис. 3). Есть фрагменты ветвей с пятью-шестью мутовками, отдельные мутовки, а также пропластки, состоящие из детрита известковых трубочек—"веточек". Нормально морские беспозвоночные на этом уровне не найдены.

Филлокариды принадлежат, по-видимому, к семейству Ceraticaridae (рис. 4). Щит состоит из двух створок. У некоторых экземпляров они сохранились в открытом положении. Поверхность створок гладкая. Удастся различить до пяти туловищных сегментов и тельсон, состоящий из длинной основной иглы и двух боковых, менее длинных. Длина щита от 6 до 45 мм.

Эвриптериды встречаются в большом количестве (рис. 5). В основном это очень мелкие формы, обладающие или длинной метасомой (общая длина до 45 мм), или короткой (длина до 25 мм). Мезосома умеренно широкая с хорошо выраженными боковыми углами, состоящая из трех сегментов. На спинной стенке поверхность сегментов покрыта более крупными и мелкими бугорками. Метасома состоит из восьми сегментов. Претельсон с боковыми отростками. Тельсон клиновидный, относительно короткий. От ходильных и плавательных ног сохранились лишь фрагменты.

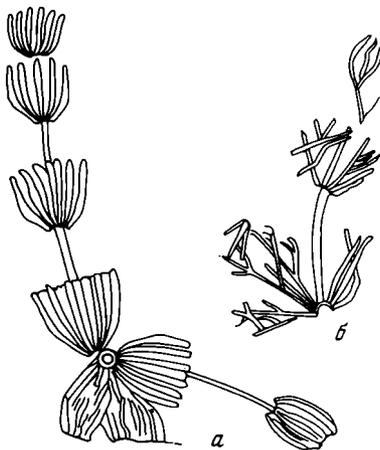
Кроме мелких эвриптерид водоем населяли также крупные формы. Найдено несколько сегментов плавательных ног длиной до 45 мм. Полная длина таких эвриптерид могла превышать 50 см.

Остатки позвоночных имеют хорошую сохранность. По общей форме и морфологическим особенностям тела они могут быть разделены на три группы.

1. Бентосные илоеды, широкие, с плоской вентральной и выпуклой дорсальной стенкой панциря, дорсальным положением глаз, возможно, зарывавшиеся в ил; к ним относятся остраки: *Hemicyclaspis*, *Ateleaspis*, *Cephalaspis*. Два последних рода представлены некрупными особями, длиной 10—15 см; гемицикласписы достигали 30 см.

2. Нектонтосные илоеды и сестонофаги, с уплощенным дорсовентрально умеренно широким телом и переднебоковым положением глаз (гетеростраки): *Corvaspis* cf. *kingi* Woodw., *Tesseraspis mosaica* Kar.-Tal. Тессерасписы достигали длины 12—15 см и по сравнению с *Corvaspis* (20—25 см) были более подвижными. Как и амфиаспиды, названные гетеростраки обитали у дна, но поднимались также в толщу воды, питались илом и планктоном.

3. Нектонные (эунектонные) сестонофаги и хищники с веретеновидным, сжатым с боков телом, покрытым дискретной чешуей (анаспиды и акантоды). Североземельские анаспиды известны пока по единственному экземпляру, который напоминает *Pterygolepis nitidus* (Kjaer) из даунтона Норвегии. Морфология плавников у анаспид позволяет предполагать, что они были обитателями спокойных лагун, где держались в толще воды, а отсутствие зубов свидетельствует о том, что они не были хищниками.



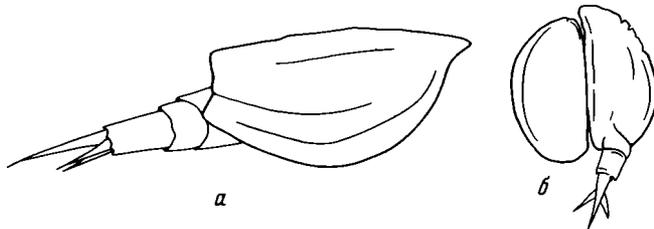


Рис. 4. Ceratiocaridae. Северная Земля, нижний девон

a — целый экземпляр, № 35—372, р. Матусевича, обн. 1, слой 21; *б* — экземпляр с открытыми створками, № 35—374, р. Спокойная, обн. 41, слой 12. Все фиг. X2

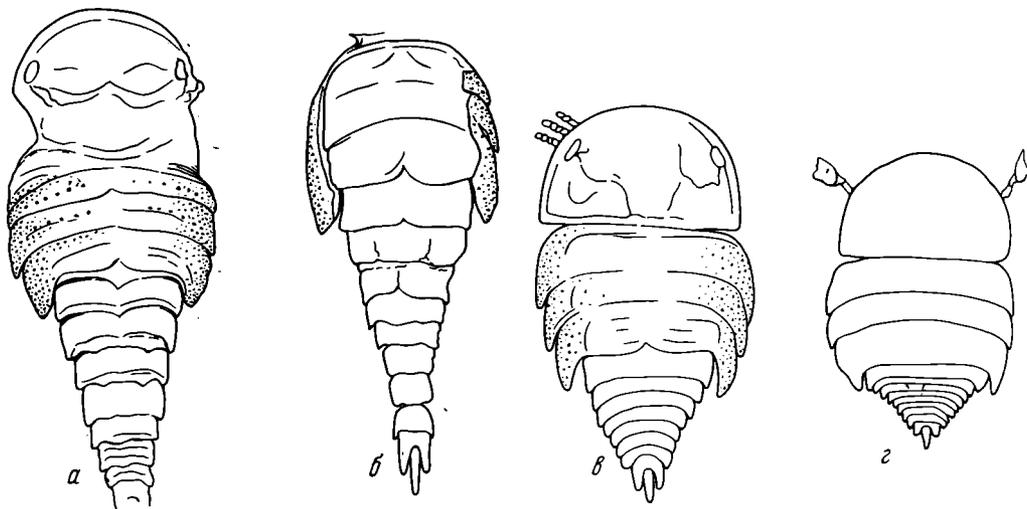


Рис. 5. Eurypteridae. Северная Земля, нижний девон

a — отпечаток спинной стороны. Метасома длинная, № 35—324; *б* — брюшная сторона, метасома длинная; *в* — отпечаток спинной стороны экземпляра с метасомой средней длины. № 35—336; *г* — ядро (со спинной стороны) экземпляра с наименее длинной (втянутой) метасомой. № 35—331. Все фиг. X2, р. Подъемная, обн. 67, слой 12

Среди акантод встречаются крупные формы длиной до 20 см, с хорошим озублением относительно крупными скульптированными чешуями, но особенно многочисленны были мелкие акантоды, длиной до 3 см, покрытые очень мелкой гладкой чешуей. Крупные акантоды были, несомненно, хорошими пловцами и сильными хищниками, а мелкие, вероятно, питались растениями и личинками беспозвоночных.

Исходя из имеющихся литологических и палеонтологических данных, североземельскую лагуну можно охарактеризовать как неглубокий водоем довольно большой площади, соединявшийся проливом с морским бассейном. Полное отсутствие нормальной морской фауны говорит о пониженной солености. Захоронение остатков животных, происходило, по-видимому, в некотором отдалении от берега в очень спокойных гидродинамических условиях. В процессе диагенеза вокруг этих остатков образовывались конкреции. Можно предположить наличие обильной органики и зараженность сероводородом на более погруженных участках дна бассейна. В пользу этого свидетельствуют мелкие кристаллы пирита, образующие присыпки и скопления по плоскостям наложения в конкрециях. Большое число акантод в североземельской лагуне, видимо, объясняется постоянной связью с морским бассейном через пролив. Исходя из этого, следует предположить большую эвригалинность раннедевонских акантод по сравнению с силурийскими. Это относится также к раннедевонским гетеростракам.

Центральное девонское поле. На Русской платформе (Рыбницкий разрез) условия осадконакопления в орловско-сабуровское время (поздний девон, фаменский век) характеризовались активным сносом и отложением грубообломочного терригенного материала. Разрез Рыбницкого карьера в Орловской обл. сложен чередующимися песками, глинами и песчаниками, в различной степени сцементированными. Цемент преимущественно карбонатный. В верхней части преобладают песчанистые известняки.

Основываясь на обедненности состава морских беспозвоночных, В.Г.Махлаев [1966] высказал мнение, что данково-лебедянский бассейн Центрального девонского поля отличался повышенной соленостью. По мнению этого же автора, в орловско-сабуровское время происходило некоторое опреснение бассейна, снижавшее соленость до нормально морского уровня. В связи с этим значительный интерес представляет отсутствие морских беспозвоночных в Рыбницком карьере. Указанный факт, а также грубозернистость осадков и отсутствие в тех слоях, откуда известны остатки рыб, хемогенных пород (доломитов), частое чередование слоев и их незначительная мощность позволяют предположить, что это местонахождение формировалось в дельтовых условиях, при частой смене гидродинамической обстановки и непостоянном солевом составе воды, менявшемся преимущественно в сторону опреснения.

Остатки рыб приурочены в основном к прослоям песков и песчаников нижней части разреза. Бесчелюстные, представлявшие ведущие группы позвоночных в нижнедевонских отложениях Сибири, здесь отсутствуют. Степень сохранности остатков рыб различна. Щитки крупных антиарх (*Bothriolepis ornata* Eichw.) преимущественно цельные, слабodeформированные. Пластинки панцирей артродир *Chelyophorus verneuilii* Ag. также имеют хорошую сохранность, хотя они всегда разрознены. Остатки кистеперых рыб — *Holoptychius cf. nobilissimus*, Ag., *Chrysolepis orlensis* Lebedev, *Panderichthys bystrowi* Gross представлены массой разнообразных чешуй и редкими сильно деформированными краниальными фрагментами. Двоякодышащие *Dipterus* известны по массовым находкам зубных пластинок, *Orlovichthys limnatis* Krupina — по краниальным фрагментам. Сочлененных костей черепа или сочлененных чешуй не обнаружено, что свидетельствует о разрушении трупов бентосными организмами и некотором переносе их частей перед захоронением.

В пищевых цепях устанавливаются первичные, вторичные и, возможно, третичные консументы (рис. 6), хотя, как это показано на схеме, можно предполагать присутствие в цепях растений и, конечно, детрита, служившего кормом для *Bothriolepis*. Внизу трофической пирамиды, если опираться только на остатки известных групп, находятся плакодермы *Bothriolepis* и *Chelyophorus*, а также двоякодышащие диптерус и орловихтис. По всей вероятности, они были детрито- или фитофагами, возможно склерофагами. Средних размеров кистеперая рыба хризолепис была, по-видимому, подвижным, активным хищником, нападавшим на дипной и молодых плакодерм, охотившимся во всей толще воды. Пандерихтис, имевший уплощенный череп щуковидной формы с удлинненным этmoidным отделом и дорсально расположенные глаза, был придонным хищником-засадчиком. Наконец, голоптихиус был самым крупным хищником, венчавшим трофическую пирамиду. Возможно, что молодые особи *Holoptychius* питались донными беспозвоночными, выплывая их из мягкого осадка при помощи парасимфизных зубов. По мере общего роста рыбы абсолютный размер парасимфизных зубов, видимо, оставался почти неизменным. Их функция у взрослых особей неясна. Возможно, что на поздних стадиях онтогенеза парасимфизная спираль становилась рудиментом, однако это не препятствовало переходу к питанию крупной подвижной добычей.

Для всех трех хищников нельзя исключить возможность питания также своей собственной молодью, хотя чаще всего каннибализм в современных экосистемах наблюдается в случае отсутствия достаточной кормовой базы.

Местонахождение "Воин-1", недалеко от Мценска. По Махлаеву [1966], тургеневско-кудеярское время (поздний девон, фамен) характеризовалось значительным осолонением бассейна. В карьере "Воин-1" отложения указанного возраста представлены доломитизированными известняками с прослойками плитчатых глин и

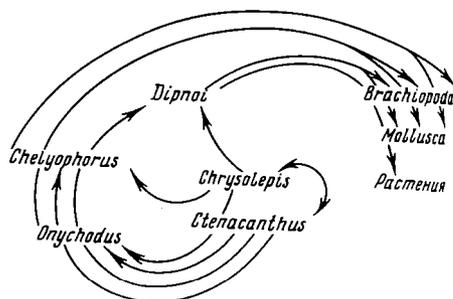
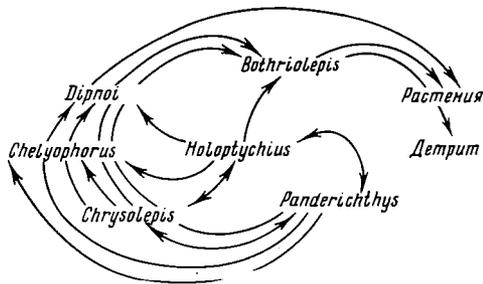


Рис. 6. Схема пищевых связей в экосистеме орловско-сабуровского времени (поздний фамей, Центральное девонское поле; Рыбницкий карьер). Стрелки направлены к объектам питания

Рис. 7. Схема пищевых связей в экосистеме тургеневско-кудейровского времени (поздний фамей, Центральное девонское поле; карьер "Воин-1"). Стрелки направлены к объектам питания

глинистых мергелей, известковистых песчаников и водорослевых известняков. Известняки часто кавернозные, содержат в пустотах друзы кальцита. Комплекс рыб местонахождения "Воин-1" обеднен по сравнению с комплексом Рыбницкого карьера. Заслуживает внимания тот факт, что там, где отсутствуют остатки *Holoptychius* и *Panderichthys*, нет также находок *Bothriolepis*. По-видимому, исчезновение этих трех форм, обычных для орловско-сабуровских слоев Рыбницкого карьера, находится в зависимости от абиотических факторов. Ими могли быть резкие изменения солености бассейна или его глубины. Следует отметить трудно объяснимую находку единственной чешуи *Holoptychius* sp. прекрасной сохранности и достаточно тонкой; последнее делает маловероятным ее длительную транспортировку или переотложение. В местонахождении встречены ихтиодорулиты *Stenacanthus* sp.

Плакодермы представлены только разрозненными костями *Chelyophorus*. Кистеперые рыбы известны по краниальным остаткам и чешуям *Chrysolepis*, а также по парасимфизным зубам *Onychodus* sp. В местонахождении встречается масса зубных пластинок двоякодышащих *Dipterus radiatus*, *D. keyserlingii* и небольшое количество фрагментов черепов *Orlovichthys limnatis*.

Из остатков беспозвоночных животных присутствуют лингулы, замковые брахиоподы, гастроподы. Найдены также отпечатки растений.

Пищевые связи внутри комплекса животных, населявших этот бассейн, являвшийся, по-видимому, лагуной, изображены на рис. 7. Склерофаги *Chelyophorus* и *Onychodus* питались моллюсками. Мы предполагаем, что *Onychodus*, подобно молодым голоптыхиусам, мог выпаживать из грунта зарывающихся и полужарывающихся беспозвоночных, причем эта способность не исчезала у ониходусов и во взрослом состоянии, так как относительные размеры зубов парасимфизной спирали у них значительны. Двоякодышащие были типичными склерофагами и, вероятно, в какой-то мере фитофагами. Вершину трофической пирамиды составляли хищники *Chrysolepis* и *Stenacanthus*.

Рассмотренный материал дает основания для следующих выводов:

Многие древние группы рыб и бесчелюстных (гетеростраки, акантоды, некоторые артродиры и кистеперые) были в значительной мере эврибионтными, в том числе эвриалинными животными. Вместе с тем солевой режим являлся, видимо, одним из важных факторов, влиявших на их численность (так, амфиаспиды многочисленны в опресненном Курейском бассейне и редки в более соленом Белокаменском).

Часть древних рыб была стеногалинными формами. Например, *Bothriolepis*, *Holoptychius* и *Panderichthys* отсутствуют в отложениях осолоненных водоемов ("Воин-1"), но обильны в отложениях опресненных (Рыбница).

Обширные мелководные бассейны, изолированные или слабо связанные между собой, составляли одну из характерных черт раннедевонского ландшафта. Подтверждением тому являются многочисленные эндемичные фауны бесчелюстных, в частности фауна амфиаспид Сибири.

- Геккер Р.Ф.* Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного поля. Л.: Изд-во АН СССР, 1935а, с. 159–200. (Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР; Т. 4).
- Геккер Р.Ф.* Жизнь в девонском море. Палеоэкология девона Ленинградской области: Путеводитель по выставке. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935б. 68 с.
- Геккер Р.Ф.* О прижизненных связях организмов геологического прошлого. — В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966, с. 14–30.
- Геккер Р.Ф., Обручев Д.В., Филиппова М.Ф.* Отложения Главного девонского поля. V–VII. Л.; М.: ОНТИ, 1935. 82 с. (Тр. Ленингр. геол.-гидро-геодез. треста; Вып. 9).
- Геккер Р.Ф., Филиппова М.Ф., Бархатова В.П.* Отложения Главного девонского поля. I–IV. Л.; М.: ОНТИ, 1932. 68 с. (Тр. Ленингр. геол.-развед. треста; Вып. 2).
- Каратаютю-Талимаа В.Н.* Гетеростраки нижне-го девона Северной Земли и их корреляционное значение. — В кн.: Проблемы современной ихтиологии. М.: Наука, 1983, с. 20–28.
- Лебедев О.А.* Новая кистеперая рыба с территории Центрального девонского поля. — Палеонтол. журн., 1983, № 4, с.
- Матухин Р.Г., Меннер В.Вл.* Девон и нижний карбон северо-запада Сибирской платформы. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1974. 130 с.
- Махлаев В.Г.* К вопросу о связи организмов со средой в данково-лебедянском бассейне. — В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966, с. 154–171.
- Меннер В.Вл., Матухин Р.Г., Курш В.М.* и др. Литолого-фациальные особенности силурийско-девонских отложений Северной Земли и северо-запада Сибирской платформы. Новосибирск, 1979, с. 39–55. (Тр. СНИИГГиМС; Вып. 269).
- Мярсс Т., Эйнасто Р.* Распределение вертебрат в разнофациальных отложениях силура Северной Прибалтики. — Изв. АН ЭССР. Геология, 1978, т. 27, № 1, с. 16–22.
- Новицкая Л.И.* О палеоэкологических предпосылках формирования фаун амфиаспид в Сибири. — В кн.: Палеонтология. Морская геология. Докл. сов. геологов к XXV сес. Междунар. геол. конгр. М.: Наука, 1976а, с. 95–103.
- Новицкая Л.И.* О расчленении курейской свиты по бесчелюстным. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976б, № 1, с. 47–55.
- Обручев Д.В.* К стратиграфии среднего девона Ленинградской области. — Зап. Всерос. минерал. о-ва, 1933, ч. 62, вып. 2, с. 405–420.
- Обручев Д.В.* Подкласс Anaspida (Birkeniae). Беспанцирные. — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюстные. Рыбы. М.: Наука, 1964, с. 108–115.
- Обручев Д.В.* Значение позвоночных для корреляции силурийских и нижне-, среднедевонских отложений СССР. — В кн.: Стратиграфия нижне-го и среднего девона: Тр. III Междунар. симпоз. по границе силура и девона и стратиграфии нижне-го и среднего девона (Ленинград, 1968); Л.: Наука, 1973, т. 2, с. 189–197.
- Обручев Д.В., Марк-Курик Э.Ю.* Псаммостеиды (Agnatha, Psammosteidae) девона СССР. Таллин: Ин-т геологии АН ЭССР, 1965, с. 5–34.
- Патрунов Д.К.* Литологическое обоснование стратиграфического расчленения нижнедевонских отложений в тарейском опорном разрезе. — Учен. зап. НИИГА. Палеонтология и биостратиграфия, 1968, вып. 22, с. 36–43.
- Пианка Э.Р.* Эволюционная экология/ Пер. с англ. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Черкесова С.В., Патрунов Д.К., Смирнова М.А.* и др. Тарейский нижнедевонский опорный разрез (Центральный Таймыр). — Учен. зап. НИИГА. Палеонтология и биостратиграфия, 1968, вып. 22, с. 5–35.
- Chlupač J.* Die Gattung Montecaris Lux (Crustacea, Phyllocarida) im älteren Paläozoikum der Tschechoslovakei. — Geologie, 1960, Bd. 9, N. 6, S. 638–649.
- Denison R.H.* A review of the habitat of the earliest vertebrates. — Fieldiana: Geol., 1956, vol. 11, N 8, p. 357–457.
- Obrutschew D.* [Обручев Д.В.]. Body-form, fins and mode of life of earliest vertebrates. — In: XV-th Intern. Congr. Zool., sect. V., 1959, pap. 10, p. 1–2.
- Novitskaya L.* [Новицкая Л.И.]. Les amphiaspides (Heterostraci) du Dévonien de la Sibérie. P.: CNRS, 1971. 127 p.

ИЗУЧЕНИЕ ЭКОЛОГИИ И РАЗВИТИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП БЕНТОСА В КАМЕННОУГОЛЬНЫХ МОРЯХ РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Морские отложения карбона Русской платформы лучше изучены в центральной ее части — в Московской синеклизе. В результате работ, проведенных в 20-е годы нашего столетия, основы современной стратиграфии были заложены М.С. Швецовым (С₁) и А.П. Ивановым (С₂ и С₃). Эти исследователи привлекли к изучению каменноугольных брахиопод Е.А. Иванову, Т.Г. Сарычеву, А.Н. Сокольскую, С.В. Семихатову, а к изучению кораллов и мшанок — Т.А. Добролюбову и М.И. Шульга-Нестеренко. Перед ними была поставлена большая задача: выявить развитие каменноугольной фауны в течение длительного времени (визе — конец карбона). Осуществить такое изучение стало возможным в Палеонтологическом институте АН СССР, сотрудниками которого большинство перечисленных палеонтологов стало в 1936 г.

К этому времени в ПИНе уже сложилось палеоэкологическое направление. Р.Ф. Геккер на основе детального полевого изучения отложений позднедевонского бассейна (Главное девонское поле) и комплексов донных организмов составил первое методическое пособие для исследований по палеоэкологии, дал широкую их программу [1933, 1935] и начал палеоэкологическое изучение раннекаменноугольной фауны и флоры северо-западной части Московской синеклизы. Работа проводилась в сотрудничестве с В.Н. Железковой, специалистом по брахиоподам. Значительное время было уделено вопросам детальной стратиграфии, в результате чего был разработан метод детальной корреляции разрезов по палеоэкологическим и биостратомическим признакам [Геккер, 1938а, 1955]. Были составлены детальные профили (стратиграфический, литологический и палеоэкологический), отразившие строение отложений и распределение бентоса в окраинной части бассейна на протяжении 400 км, где происходили многократные миграции фацций и связанных с ними комплексов донных организмов [Геккер, 1938а, 1940]. В.Н. Железкова [1938] особенно подробно рассмотрела большие изменения в составе комплексов брахиопод и некоторых сопутствующих организмов (кораллы, двустворки, гастроподы, губки, трилобиты) одного горизонта известняков, прослеженного на протяжении около 600 км (р. Андома — р. Мста — оз. Волго). Различия в составе комплексов объяснялись изменениями фациальных условий (глубины, удаленности от береговой полосы, разной подвижностью вод). Были освещены условия произрастания прибрежной наземной флоры, среда обитания кораллов, червей, брахиопод, моллюсков, трилобитов, остракод и морских лилий; установлены различные биоценозы и танатоценозы и расшифрованы многие проблематические образования [Геккер, 1980].

С 1938 г. в ПИНе были поставлены совместные исследования палеонтологов и литологов; по нижнему карбону основная работа велась Т.Г. Сарычевой и М.С. Швецовым, по среднему и верхнему карбону — Е.А. Ивановой и И.В. Хворовой. А.А. Борисяк придавал большое значение этим исследованиям и связывал их с изучением конкретных филогенезов, приспособлений и изменчивости. В докладе, посвященном 80-летию юбилею книги Ч. Дарвина "Происхождение видов", в декабре 1939 г. он подчеркнул, что нужно брать весь материал по изучаемой группе в его динамике, в течение всего времени существования бассейна, через ряд эпох и периодов, вместе с данными по эволюции физико-географических условий бассейна и его биоценозов [Борисяк, 1973а]. В противоположность многим ученым, считавшим основной целью палеоэкологических исследований восстановление обстановок накопления осадков, Борисяк указывал на необходимость изучения среды как фактора формообразования [Борисяк, 1973б]. Этим и определялась направленность работ палеоэкологов и литологов.

Успешно начатые комплексные исследования в 1941 г. были прерваны войной, но изучение отдельных групп продолжалось; результаты исследований были опубликованы уже после войны. Е.А. Иванова [1946, 1947, 1949] и Т.Г. Саргычева [1949] сочетали изучение морфологии брахиопод с морфофункциональным анализом и выяснением филогенетических отношений при учете стратиграфической и фациальной приуроченности видов в пределах больших частей древних морей. Ивановой впервые была дана классификация экологических типов брахиопод, получившая широкое признание. В первые послевоенные годы Е.А. Иванова возобновила совместные исследования с И.В. Хворовой, которые должны были осветить условия существования организмов в море Московской синеклизы, их изменения во времени и дать основу для выяснения связи организма и среды в процессе филогенетического развития кораллов ругоза, мшанок и брахиопод. Изучением этих групп в ПИНе занимались Т.А. Добролюбова, Н.В. Кабакович, М.И. Шульга-Нестеренко и Е.А. Иванова. Результаты многолетней работы Е.А. Ивановой и И.В. Хворовой опубликованы в трех книгах. В первой из них детально описаны основные разрезы среднего и верхнего карбона, дана полная палеонтологическая и литологическая характеристика стратона, обсуждены принципы выделения стратиграфических единиц и обоснование принятой стратиграфической схемы [1955]. Во второй книге охарактеризованы типы пород, воссозданы условия образования осадков и среда обитания бентоса, палеогеография и история развития бассейна [Хворова, 1953]. Наконец, в третьей книге [Иванова, 1958] разносторонне освещены экология и развитие фауны, населявшей средне- и поднекаменноугольное море Московской синеклизы.

Обобщив данные палеонтологов, монографически изучивших отдельные группы организмов, Е.А. Иванова установила приуроченность фораминифер, губок, кораллов, мшанок, брахиопод, иглокожих, моллюсков, трилобитов и водорослей к определенным местообитаниям и выявила особенности морфологии, обусловленные спецификой среды. Изменения экологии видов, происходившие при освоении ими новых местообитаний, убедительно показаны при изучении некоторых брахиопод, кораллов, мшанок и иглокожих. Подробно описаны развитие и смена комплексов фауны для 16 моментов геологического времени и рассмотрены закономерности распределения и развития фауны как следствие изменения среды обитания в течение средне- и позднекаменноугольных эпох. Особый интерес представляет установление связи видообразования у брахиопод (*Choristites*, *Meekella*, *Protoguliferina*) и кораллов (*Bothrophyllum*, *Petalaxis*, *Timania*) с изменениями среды, а также выделение трех комплексов факторов формообразования, различающихся по интенсивности воздействия.

Монография Е.А. Ивановой, в которой детальный конкретный анализ развития многих представителей бентоса и палеоэкологический синтез сочетаются с теоретическими обобщениями, вызвала большой интерес у советских и зарубежных исследователей; книга была переведена и издана во Франции [Ivanova, 1960].

ВИЗЕЙСКО-СЕРПУХОВСКИЙ БАССЕЙН. ЭВОЛЮЦИЯ ОБСТАНОВОК И ФОРМООБРАЗОВАНИЕ

Для вопросов, рассматриваемых сейчас нами, весьма интересен вывод Е.А. Ивановой о том, что в течение средне- и позднекаменноугольных эпох не происходило крупных и резких изменений в развитии фауны, хотя общий режим бассейна существенно менялся. Иные тенденции были установлены при изучении визейской и серпуховской фауны Московской синеклизы. Значительное усиление темпов эволюции в серпуховский век было выявлено у спириферид, некоторых продуктид, хонетид и строфоменид [Семихатова, 1941, 1966; Саргычева, 1949; Сокольская, 1950, 1954], у кораллов, мшанок и остракод [Добролюбова, 1948; Познер, 1951; Шульга-Нестеренко, 1955; Самойлова, 1965]. Появление новых элементов среди фораминифер отмечалось крайне редко [Раузер-Черноусова, 1948; Розовская, 1963], что дало основание для выделения серпуховской фазы замедленной эволюции фораминифер [Рейтлингер, 1965], или

стадии зрелой экосистемы с элементами старения [Раузер-Черноусова, Рейтлингер, 1977].

Палеонтологами были установлены также большие различия в комплексах донных организмов, населявших разные части единого бассейна, и разная длительность существования одних и тех же видов на юге и северо-западе бассейна. Эти явления пытались объяснить изменениями глубин или разной подвижностью вод, но вскоре стала очевидной недостаточность прежних объяснений и многие исследователи указывали на необходимость проведения палеоэкологических и литологических исследований. Такие исследования и были организованы в Палеонтологическом институте АН СССР под руководством Р.Ф. Геккера. Они проводились сначала А.И. Осиповой при участии С.Е. Розовской, изучавшей фораминифер, а затем и Т.Н. Бельской. Углубленным изучением кораллов ругоза занимались Т.А. Добролюбова и Н.В. Кабакович; определение брахиопод было выполнено в основном Т.Г. Сарычевой, А.Н. Сокольской и Г.А. Афанасьевой, головоногих — В.Е. Руженцевым и В.Н. Шиманским, иглокожих — Ю.А. Арентом, рыб — Д.В. Обручевым, табулят — И.И. Чудиновой, двусторчатых моллюсков — К.А. Астафьевой-Урбайтис, остракод — Р.Б. Самойловой, фораминифер — Е.В. Фоминой. Следы беспозвоночных монографически описал Р.Ф. Геккер [1980].

Материал, изученный ранее палеонтологами, был получен в основном из двух частей Московской синеклизы, где нижнекаменноугольные отложения хорошо обнажены или вскрыты горными выработками: из южной части (районы Тулы, Калуги, Алексина, Серпухова, Венева и Михайлова) и из северо-западной части (районы Боровичей, Тихвина и Вытегры). На значительном пространстве (около 500 км) между этими районами выходы нижнекаменноугольных пород редки; наиболее крупные из них находятся в 200–240 км к югу от г. Боровичи, в Верхнем Поволжье (оз. Волго, Стешевский и Бенский пороги на Волге), откуда также была описана фауна.

Стратиграфическая схема была разработана М.С. Швецовым при изучении нижнекаменноугольных отложений южной части Московской синеклизы и затем распространена на огромную территорию, но корреляция удаленных разрезов не была осуществлена с достаточной точностью. Вследствие этого в таких основополагающих работах, как "Определитель палеозойских брахиопод Подмосковной котловины" Т.Г. Сарычевой и А.Н. Сокольской [1952], переведенный на французский язык, и в монографиях М.И. Шульга-Нестеренко [1955] и Т.А. Добролюбовой [1958] стратиграфическое распределение видов в отложениях южной части синеклизы давалось по схеме М.С. Швецова, а на северо-западе — по местной схеме, с подразделением на толщи $a_1 - a_8$, b , c , d .

Согласно унифицированной схеме, рассматриваемые морские отложения, залегающие на угленосной толще среднего виле, относятся к верхнему виле (окский надгоризонт, алексинский, михайловский и веневский горизонты) и к серпуховскому ярусу, включающему тарусский, стешевский и протвинский горизонты [Решение... , 1978]. Они представлены преимущественно карбонатными породами, содержащими остатки разнообразных организмов, и являются хорошим объектом для палеоэкологического изучения.

При проведении полевых исследований нами изучено 240 обнажений и более 100 скважин с детальным литологическим описанием, биостратомическими наблюдениями, послышными сборами палеонтологических и литологических образцов. В первую очередь изучались стратотипические разрезы и наиболее полные обнажения, а затем керны скважин. Мы стремились выявить состав комплексов организмов, свойственных каждому литологическому типу пород, и охарактеризовать смену комплексов в осадочных циклах низшего порядка. Особое внимание обращалось на палеонтологические различия карбонатных пород, казавшихся весьма сходными литологически и по химическому составу, а также на постседиментационные изменения, иногда сильно искажающие состав и облик исходных осадков.

Обработка большого нового фактического материала дала возможность уточнить границы горизонтов и ярусов (визейского и серпуховского), стратиграфическое распространение многих видов и провести корреляцию разрезов северной и южной частей

Московской синеклизы [Осипова, Бельская, 1965б, 1969, 1975] (рис. 1). На основе детальной корреляции для каждого из семи изученных горизонтов восстановлена закономерная смена осадков и приуроченных к ним донных организмов, происходившая при удалении от берега (латеральные ряды или "гаммы") [Осипова, Бельская, 1967; Osipova, Belskaya, 1970; и др.]. Воссоздание таких экологических рядов является обязательной частью комплексных палеоэкологических исследований; ранее они были составлены для позднедевонских бассейнов и для палеогенового моря [Геккер, 1954, 1957; Бельская, 1960; Геккер, Осипова, Бельская, 1962; Сорокин, 1973].

Фациальное распределение осадков и характерных представителей бентоса по дну моря в разные моменты раннекаменноугольной эпохи было отражено и на схематических картах [Осипова, Бельская, 1965а, 1967; Hecker, Osipova, 1970; Осипова и др., 1971, 1972]. Более подробно осадки и население показаны на шести литолого-палеоэкологических картах в масштабе 1:3 000 000 в "Атласе литолого-палеогеографических карт СССР" [Осипова, Бельская, 1969].

Особенностью этих карт, охватывающих очень большую акваторию (750 X 900 км), является то, что на них при использовании 60 значков показано распространение основных представителей разнообразного бентоса, а цветом значков выделены организмы, отличавшиеся по степени эврибионтности, и организмы-индикаторы различной солености и подвижности вод, течений и др.

Принципиально новыми построениями являются профили, приложенные к картам, на которых отражены изменения осадков и связанных с ними комплексов донных организмов, происходившие на протяжении 1300 км (со списками видов и выделением форм, наиболее характерных для данного времени). Весьма наглядно выступают различия в групповом и видовом составе донных комплексов от самых прибрежных обстановок через мелководье и зоны течений до относительно глубокого открытого моря. Такие различия, определявшиеся особенностями условий существования в разных зонах моря, временами оказывались столь значительными, что в населении крайних членов рассматриваемого ряда не было ни одного общего вида; поэтому их сопоставление может осуществляться только через отложения промежуточных зон. Профили подобного типа могут быть названы экостратиграфическими.

В визейском веке Русское море находилось в области тропического климата. В его отложениях представлены следующие зоны: краевых бухт, лагун и заливов, примыкавших к заболоченному берегу с зарослями лепидофитов; литорали у незаболоченного берега; прибрежного мелководья; мелководья, удаленного от суши; удаленных от берега отмелей с лагунами на них, с зарослями лепидофитов; открытого, относительно глубокого моря [Осипова и др., 1975, 1980] (см. также ниже рис. 3). Последовательность этих зон, отражающая спектр основных местообитаний, и закономерная латеральная смена донных комплексов наблюдались в отложениях четырех горизонтов (тульский—веневский) и подробно описаны в ряде статей [Осипова, Бельская, 1967, 1971; Hecker, Osipova, 1970; Osipova, Belskaya, 1970; Осипова, Геккер, Бельская, 1971; Осипова, Бельская, Фомина, 1972]. После обширных периодических обмелений последовательность зон и комплексов бентоса быстро восстанавливались; это позволяет считать выявленную зональность характерной для эпиконтинентальных каменноугольных морей тропического пояса.

В начале серпуховского века (тарусское время), и особенно в его середине (стешевское время), произошли существенные изменения в составе отложений: исчезли слои угля и известняки с остатками корневой системы лепидофитов, на юге значительную площадь заняли глины и появились пластовые доломиты. Еще более заметно изменилось донное население: в южной части моря местами почти исчезли крупные брахиоподы (гигантопродуктусы) и кораллы, обеднились комплексы фораминифер, но большое развитие получили мелкие брахиоподы (зомаргиниферы, хонетиды, антикватонии и др.), возросла численность спириферид, мшанок и остракод.

Для выяснения причин происшедших изменений породы изучались в шлифах; были также сделаны химические анализы, изучен минеральный состав глин и использованы

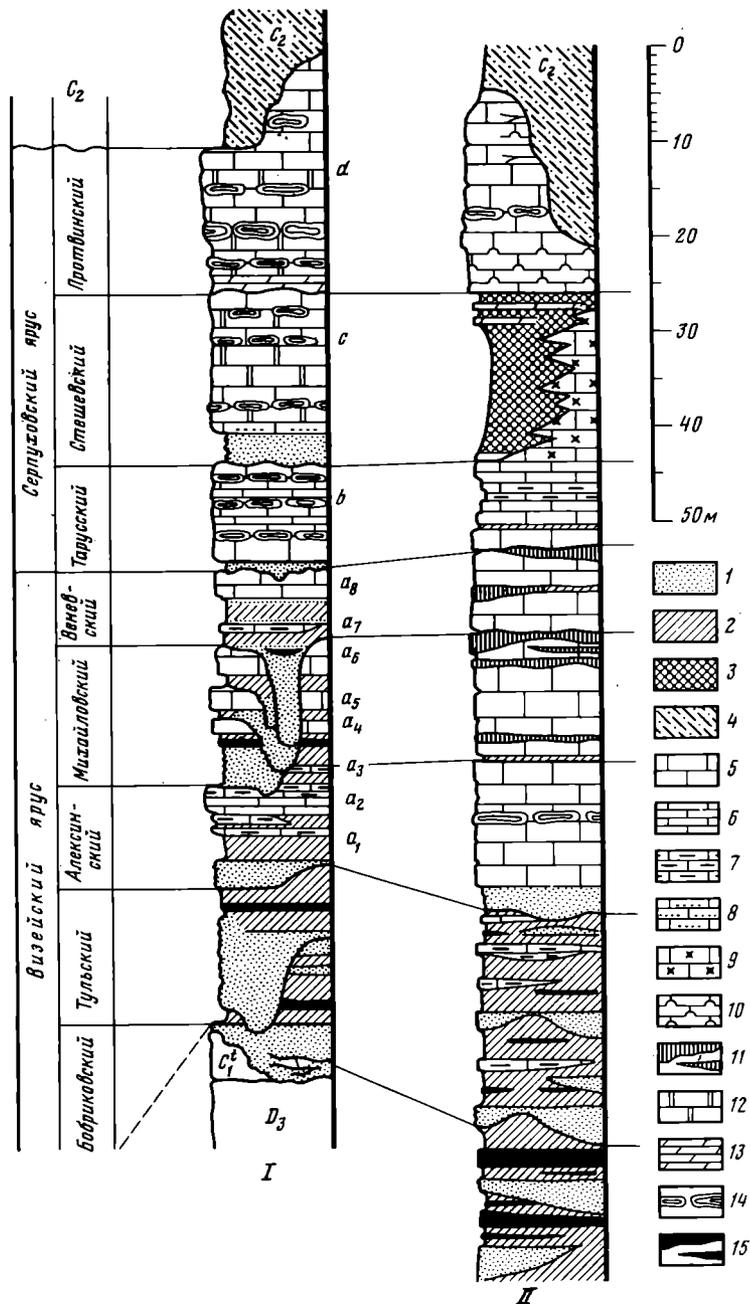


Рис. 1. Строение визейских и серпуховских отложений московский синеклизы

I – северо-западное крыло (р. Мста); *II* – южное крыло (сводный разрез); 1 – пески и алеарнты; 2 – глины неморские и прибрежно-морские; 3 – глины лагунные с палыгорскитом; 4 – красочетные песчано-глинистые породы C_2 ; 5 – известняки детритовые и фораминиферовые; 6 – известняки мелкозернистые; 7 – известняки глинистые; 8 – известняки песчаные; 9 – известняки криноидные; 10 – известняки водорослевые; 11 – известняки тонкозернистые с ризоидами стигмарий; 12 – известняки доломитизированные и доломиты замещения; 13 – доломиты седиментационные; 14 – кремни; 15 – угли

данные по минералогии и геохимии пород, опубликованные другими исследователями. Установлено, что в визейских известняках MgO составляет только 0,6–0,7%. Такие же чистые известняки есть и в тарусском горизонте, но наряду с ними появляются разности, содержащие до 2% MgO , что отвечает 9% доломита. В стешевское и протвинское время в краевых лагунах накопились пласты седиментационных доломитов, в которых содержание MgO достигает 20% [Осипова, Бельская, 1970].

Весьма показательны также данные по составу глинистых минералов, полученные М.Ф. Викуловой при изучении отобранных нами образцов. Ею было определено процентное содержание четырех минералов: каолинита (К), гидрослюда (Г), монтмориллонита (М) и палыгорскита (П). Состав глин выражен буквенными обозначениями и цифрами, определяющими процентное содержание. В глинах из угленосных отложений (бобриковский и тульский горизонты) доминирует каолинит, присутствует гидрослюда ($K_{70}G_{30}$).

Близкий состав имеют морские прибрежно-мелководные глины алексинского и михайловского горизонтов ($K_{80}G_{20}$; $K_{70}G_{30}$). В веневском горизонте появляется монтмориллонит ($K_{30}G_{60}M_{10}$), а в морских глинах тарусского горизонта он присутствует уже в значительных количествах ($G_{60}M_{40}$). В лагунных глинах стешевского горизонта доминирует палыгорскит ($P_{90}G_{10}$; $P_{95}G_5$) — магнезиальный силикат, обычно ассоциирующийся с доломитом в отложениях водоемов аридной зоны [Страхов, 1962; Ратеев, 1964].

Как следствие аридизации климата мы рассматриваем также постепенное возрастание содержания полевых шпатов в терригенных породах: в кварцевых песках тульского и алексинского возраста полевые шпаты составляют не более 1,2%, в песках михайловского и веневского горизонтов северо-западной части бассейна — 3–6%, в тарусском горизонте — 7%, в стешевском — 9–12% и в протвинском — 25%. С тарусского времени значительно увеличивается и содержание минералов, мало устойчивых по отношению к выветриванию [Вишняков, 1958].

Опираясь на выявленную геохимиками закономерную связь периодических изменений в содержании Al_2O_3 , SiO_2 и TiO_2 со сменой климатических условий [Ронов, Мигдисов, 1960], мы установили, что глины тульского–веневского горизонтов характеризуются высокими содержаниями Al_2O_3 (в среднем 28%) и TiO_2 (в среднем 1,53%), свойственными гумидным эпохам, тогда как глины тарусского и стешевского горизонтов по этим показателям должны считаться типично аридными: Al_2O_3 — 14,74–15,02% и TiO_2 — 0,35–0,45%.

Все приведенные данные однозначно свидетельствуют о начале аридизации климата в тарусское время и ее ярком проявлении в стешевское время. Синтез разнообразных данных показал, что одновременно с аридизацией климата происходило усиление восходящих тектонических движений. В совокупности это привело к изменениям солевого состава вод, поступающих с суши, и концентрации малых элементов в водах бассейна, а также к усложнению рельефа дна и к отчленению лагуны с повышенной соленостью вод на юге синеклизы. Особо важное значение для населявшей бассейн фауны имело почти полное исчезновение растительности мангрового типа (лепидофиты) на морских побережьях и отмелях, так как резкое сокращение продуцированной ими органики должно было повлечь за собой перестройку пищевых связей, изменить скорость миграции разных элементов и т.д.

Возрастание темпов эволюции, о котором говорилось выше, было особенно значительно именно в стешевское время, когда изменения в режиме бассейна проявились наиболее ярко. При этом ускорение эволюции было весьма интенсивно у ряда представителей бентоса, населявших ту часть мелководной зоны, где происходило неоднократное изменение условий обитания от близких к лагунным (воды с повышенной соленостью, мутные, плохо аэрированные; илистые грунты) до морских (воды полносоленые, сильно подвижные хорошо аэрированные; плотные грунты). Именно в этой части мелководной зоны моря Московской синеклизы возникли и широко распространились многочисленные новые виды антикватоний [Сарычева, 1949], ортотетин [Со-

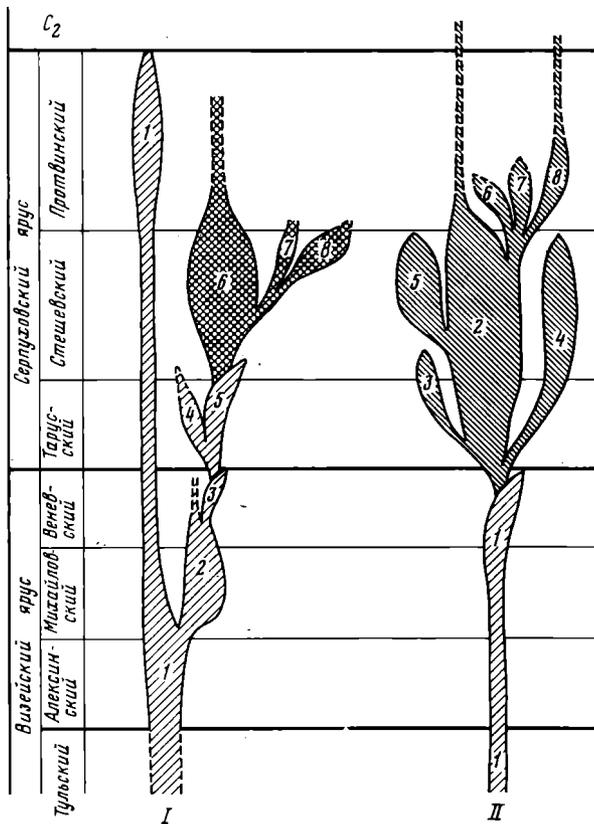


Рис. 2. Развитие некоторых филогенетических ветвей кораллов Rugosa (I) и брахиопод (II) в раннекаменноугольном бассейне Московской синеклизы.

I — *Dibunophyllum bipartitum* и *Turbinatocania* [по Т.А. Добролюбовой, 1948, 1970; и др.]: 1 — *D. bipartitum bipartitum*, 2 — *D. bipartitum tenue*, 3 — *D. bipartitum irregulare*, 4 — *D. bipartitum konincki*, 5 — *D. bipartitum craigianum*; 6 — *Turbinatocania okensis*, 7 — *T. besputensis*, 8 — *T. toropovensis*. II — род *Antiquatonia* [по Сарычевой, 1949, с изменениями]: 1 — *A. serenensis*, 2 — *A. khiminkovi*, 3 — *A. koflukovi*, 4 — *A. prikschiaia*, 5 — *A. gracilis*, 6 — *A. tadenkensis*, 7 — *A. kremenskensis*, 8 — *A. abrami*. Стратиграфические горизонты показаны пропорционально их мощности, ширина ветвей пропорциональна количественному обилию видов и подвидов.

кольская, 1954], некоторых мшанок [Шульга-Нестеренко, 1955] и др. Чрезвычайно быстро шло здесь и развитие кораллов рода *Dibunophyllum*.

Т.А. Добролюбова [1948, 1970] детально изучила один из видов этого рода — *Dibunophyllum bipartitum* (McCoy), широко распространенный в средневизейское время и в начале серпуховского века (алексинский—тарусский горизонты).

Она выделила пять подвидов, проследила их развитие и смену во времени (рис. 2, I). Добролюбова установила, что в стешевское время, когда изменчивость дибунофиллид резко возросла, как последовательный член этого филогенетического ряда возник новый род *Turbinatocania* с тремя видами: *T. okensis*, *T. besputensis* и *T. toropovensis*. Они населяли южную часть бассейна, преимущественно зону течений на стыке лагунных и морских фаций, где особенно высокой была численность *T. okensis* (рис. 3, Б). За пределами этого типа местообитаний, в условиях открытого моря, продолжали существовать представители *Dibunophyllum bipartitum bipartitum* и некоторых других подвидов; однако по численности они значительно уступали кораллам вновь возникшего рода *Turbinatocania*.

В других частях серпуховского моря (на юге Воронежской антеклизы и в Донбассе) *Turbinatocania* не обнаружены, но новый вид *T. dobrolyubovae* описан из серпуховских отложений Северного Урала [Саютина, 1973]. В шельфовой карбонатной фации миссисипия США У. Сандо [Sando, 1980] отметил присутствие *Turbinatocania*(?) в восьми местообитаниях.

На примере одной из ветвей рода *Antiquatonia*, изученной Т.Г. Сарычевой. [1949], можно видеть, что интенсивное видообразование у этих брахиопод также происходило в серпуховском веке (рис. 2, II). Наиболее многочисленным был один вид — *A. khiminkovi*, который широко расселился и был обилен также в протвинском море Северного Урала, где отмечено, кроме того, присутствие *A. abrami* [Калашников, 1974]. Оба эти вида известны также в отложениях башкирского яруса; они рассматриваются как представители доживающих раннекаменноугольных брахиопод [Семихатова, 1971; Губарева, 1971].

Но особый интерес представляет то, что в серпуховский век, вследствие ускорения эволюционного процесса, по-видимому, произошло обособление новых филогенети-

ческих ветвей, получивших большое развитие в среднекарбонную эпоху. К ним относятся роды *Choristites* и *Brachythyrina*, предками которых были спирифериды стешевского времени [Семихатова, 1941, 1966; Иванова, 1947], представители рода *Orthotetes*, а также мшанки *Polypora*, *Fenestella* и др. Эти генетические связи были установлены уже давно, но возникновению новых ветвей именно в стешевское время не придавали экологического значения. Мы предполагаем, что в раннюю стадию аридизации климата у многих донных форм начали вырабатываться приспособления к обитанию в мелководных морских водоемах аридной зоны. Об этом свидетельствует то, что среди вновь возникших видов были спирифериды, антикватонии мшанки, которые в стешевское время заселили местообитания с сильно доломитовыми осадками, где соленость вод была повышена. В дальнейшем это обеспечило их потомкам широкое распространение в среднекарбонных морях Московской синеклизы, которые, как известно, находились в зоне с ярко выраженными признаками аридного климата.

ДОННЫЕ СООБЩЕСТВА ПОЗДНЕВИЗЕЙСКИХ И СЕРПУХОВСКИХ МОРЕЙ РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Восстановление распределения осадков и приуроченных к ним комплексов донных организмов на картах и профилях (см. выше) позволило перейти к более высоким ступеням экологического анализа — к выделению донных сообществ.

В эпиконтинентальном бассейне были многочисленны отмели и острова, что ограничивало перенос скелетных остатков и способствовало сохранению ассоциаций, отражающих (хотя и с неизбежными потерями) состав сообществ организмов, имевших скелеты. Гидродинамическая активность была высокой преимущественно в зонах течений, а волнения достигали разрушительной силы только во время штормов, связанных с эпизодическими моретрясениями. При этом скелетные остатки смещивались, разламывались и иногда перемещались волнами на значительные расстояния. О таких событиях свидетельствуют пласты своеобразных интракластовых известняков [Вишняков, 1962; Осипова, Бельская, 1967]. Мы не считали возможным выделять сообщества по остаткам, захороненным в породах такого генезиса, хотя в работах зарубежных исследователей ракушечники, образовавшиеся при явном воздействии штормовых волн, сложенные в разной степени раздробленными и абрадированными раковинами, рассматриваются как надежная основа для восстановления сообществ [Bowen, Rhoads, McAlester, 1974; Byers, Gavlin, 1979]. Для оценки состава реконструируемых сообществ применяются даже компьютерные методы [Macdonald, 1975], но математический анализ смешанных и перемещенных остатков не может дать правильного представления о существовавших сообществах.

В изученных нами отложениях наилучше сохранились остатки брахиопод, остракод, фораминифер и кораллов; они обычно захоронялись на месте обитания или вблизи него. Легко перемещались плавучие раковины беллерофонтид, зуомфалид, наutilus-идей и др. Они часто прибывали волнами к берегам, а также концентрировались в зонах течений [Осипова, Бельская, 1965а]. Эти тафономические особенности не учитываются многими авторами, которые не только выделяют по остаткам беллерофонтид особые донные сообщества, но и рассматривают их постоянное нахождение в прибрежных отложениях как показатель высокой стабильности структуры прибрежного сообщества [Bretsky, 1969; Donahue et al., 1972; Bowen et al., 1974].

В имеющемся у нас материале наиболее полно представлены остатки брахиопод и кораллов. При анализе распределения многих тысяч экземпляров, в захоронении которых не обнаружено следов значительного гидродинамического воздействия, были выявлены ассоциации родов и видов, повторявшиеся во времени в сходных сочетаниях и количественных соотношениях и связанные с определенными местообитаниями. Эти естественные группировки мы называем сообществами.

Среди донных организмов, населявших визейский бассейн Московской синеклизы, выделено 12 сообществ брахиопод: 1) *Lingula* (табл. II, фиг. 1); 2) "*Camarotoechia*"

Основные сообщества брахиопод визейских морей Русской платформы и условия их обитания
[по Осиповой и др., 1980]

	Сообщество	Главные экологические типы	Грунт*	Подвижность воды	Мутность воды	Количество органического вещества	Газовый режим	Солевой режим	Типы местобитаний
1	Lingula	Зарывающийся	Сапропелевые глины, глинистые алевроиты	Очень слабая	Высокая	Очень большое и большое	Сильно нарушенный	Сильное опреснение	I
2	"Camarotoechia" pleurodon	Якорный (основной подтип)	Глины, алевроитовые глины	Слабая	"	Большое	Нарушенный	То же	I
3	Productus redesdallensis	Свободнолежащий (понтонный подтип)	То же	"	"	"	"	Слабое опреснение	I, реже IIIa
4	Fluctuaria	Свободнолежащий	Глины, доломитовые мергели	"	"	"	Несколько нарушенный	Слабое опреснение, слабое осолонение	I, IIIa
5	Schizophoria resupinata	Якорный (основной подтип)	Глины известковые, известняки глинистые	Слабая, временами умеренная	"	"	То же	Слабое опреснение	I, II
6	Chonetidae (мелкие)	Свободнолежащий	Глины известковые, мергели	Слабая	"	Большое, реже небольшое	"	То же	I
7	Semiplanus-Pugilis-Megachonetes	Свободнолежащий (основной и понтонный)	Глины известковые, мергели, известняки глинистые	Умеренная	Небольшая	Небольшое	Нормальный	Близкий к нормальному морскому	II

8	Gigantoproductus	Свободнолежащий	Пески и алевроиты известковые, известняки детритовые	Сильная и переменная	"	"	"	Нормальный морской	Ia, III, IIIa, IV
9	Gigantoproductus–Striatifera	"	Глинисто-детритовые известняки	Умеренная и переменная	"	Временами большое	"	То же	II
10	Striatifera–Gigantoproductus–Spiriferida	Свободнолежащий и якорный	Известняки детритовые, ракушники	Переменная и сильная	Ничтожная	Ничтожное	"	"	III
11	Striatifera	Свободнолежащий	То же	Умеренная и переменная	"	"	"	"	IV
11	Delepinea–Striatifera	"	"	Сильная	"	"	"	"	IV

* Указаны породы, к которым приурочены находки остатков данных сообществ: сапропелевые глины, глины, алевроитовые глины – мягкий илистый грунт; мергели, доломитовые мергели, глинистые известняки – мягкий карбонатный грунт; пески и алевроиты – более плотный терригенный, а детритовые известняки и ракушники – плотный известковый.

pleurodon; 3) *Productus redesdalensis*; 4) *Fluctuaria*; 5) *Schizophoria resupinata*; 6) мелких хонетид; 7) *Semiplanus-Pugilis-Megachonetes*; 8) *Gigantoproductus*; 9) *Gigantoproductus-Striatifera*; 10) *Striatifera-Gigantoproductus*-спирифериды; 11) *Str.atifera*; 12) *Delepinea-Striatifera*, а также пять сообществ кораллов: 1) *Enniskillenia*; 2) *Lithostrotion-Enniskillenia*; 3) *Dibunophyllum-Lithostrotion*; 4) *Dibunophyllum-Lithostrotion-Palaeosmilia*; 5) *Palaeosmilia-Lonsdaleia-Gangamophyllum*, и одно сообщество двустворчатых моллюсков (*Anthraconauta*), характерное для определенных условий [Осипова и др., 1975, 1980]. Распространение следов жизнедеятельности беспозвоночных и приуроченность их к определенным зонам раннекаменноугольного моря рассмотрены в работе Р.Ф.Геккера [1980, рис. 33].

В таблице приведены перечень сообществ брахиопод, данные об экологических типах основных форм (согласно классификации Е.А. Ивановой) и об условиях обитания (грунт, подвижность воды, мутность, содержание органического вещества, газовый режим, соленость), реконструированных по комплексу литологических, тафономических и фациальных особенностей. Приуроченность сообществ брахиопод к разным местообитаниям показана в последней графе таблицы, а всех сообществ — на рис. 3, где видно, что сообщества брахиопод были распространены во всем спектре местообитаний.

Однако состав, разнообразие и структура этих сообществ значительно менялись по мере удаления от берега. Так, для местообитаний краевой зоны, где условия отклонялись от нормальных морских и были подвержены значительным колебаниям, характерны олигомикстные сообщества с преобладанием одного или немногих видов (см. таблицу, сообщества 1–5). Общей экологической особенностью олигомикстных сообществ было то, что они не образовывали длительно существовавших поселений. Обычно их остатки приурочены к тонким слоям или плоским линзам, отделенным одна от другой породами, почти не содержащими ископаемых. Это указывает на частые истребления популяций, происходившие из-за значительного поступления терригенного материала, речных вод или из-за резких колебаний других факторов среды. Новые поселения возникали при восстановлении условий, подходящих для выживания личинок, которые поступали из сообществ, находившихся дальше от берега. Таким было, например, сообщество мелких хонетид, в которое в небольшом количестве входили представители всех прибрежных сообществ, за исключением лингул.

Наиболее многокомпонентные сообщества брахиопод (см. таблицу, № 7–10) населяли мелководную зону; их состав и разнообразие заметно изменялись в зависимости от приноса терригенного материала, характера грунта, подвижности и мутности воды.

В зоне открытого моря снижалось общее разнообразие брахиопод и возрастала роль сообщества *Striatifera*. На участках с умеренной подвижностью воды они селились банками (олигомикстное сообщество — см. таблицу, 11; табл. I, фиг. 1). При большой подвижности воды в банках доминировали *Delepinea comoides* с прочными толсто-стенными раковинами, а стриаиферы имели подчиненное значение (см. таблицу, № 12).

Среди кораллов *Rugosa* выделено пять сообществ: 1) *Enniskillenia*, 2) *Lithostrotion - Enniskillenia*, 3) *Dibunophyllum-Lithostrotion*, 4) *Dibunophyllum-Lithostrotion-Palaeosmilia* и 5) *Palaeosmilia-Lonsdaleia-Gangamophyllum*. Первое из них, состоявшее только из немногих представителей рода *Enniskillenia*, обитало в слабопресненых заливах на глинистых и глинисто-известковых грунтах (рис. 3, А, Г). В зоне прибрежного мелководья селились уже более разнообразные по составу сообщества с доминированием *Lithostrotion*. На мелководье, удаленном от суши, куда доносились мало глинистого материала, в комплексе кораллов заметно возрастала роль *Palaeosmilia*, что дает основание для выделения сообщества *Dibunophyllum-Lithostrotion-Palaeosmilia*. На склонах отмелей, удаленных от берега, и в открытом море существовало наиболее разнообразное сообщество *Palaeosmilia-Lonsdaleia-Gangamophyllum*, в которое как второстепенные компоненты входили *Dibunophyllum*, *Lithostrotion*, *Corwenia*, а также представители рода *Kizilia*, характерного для Уральского каменноугольного моря.

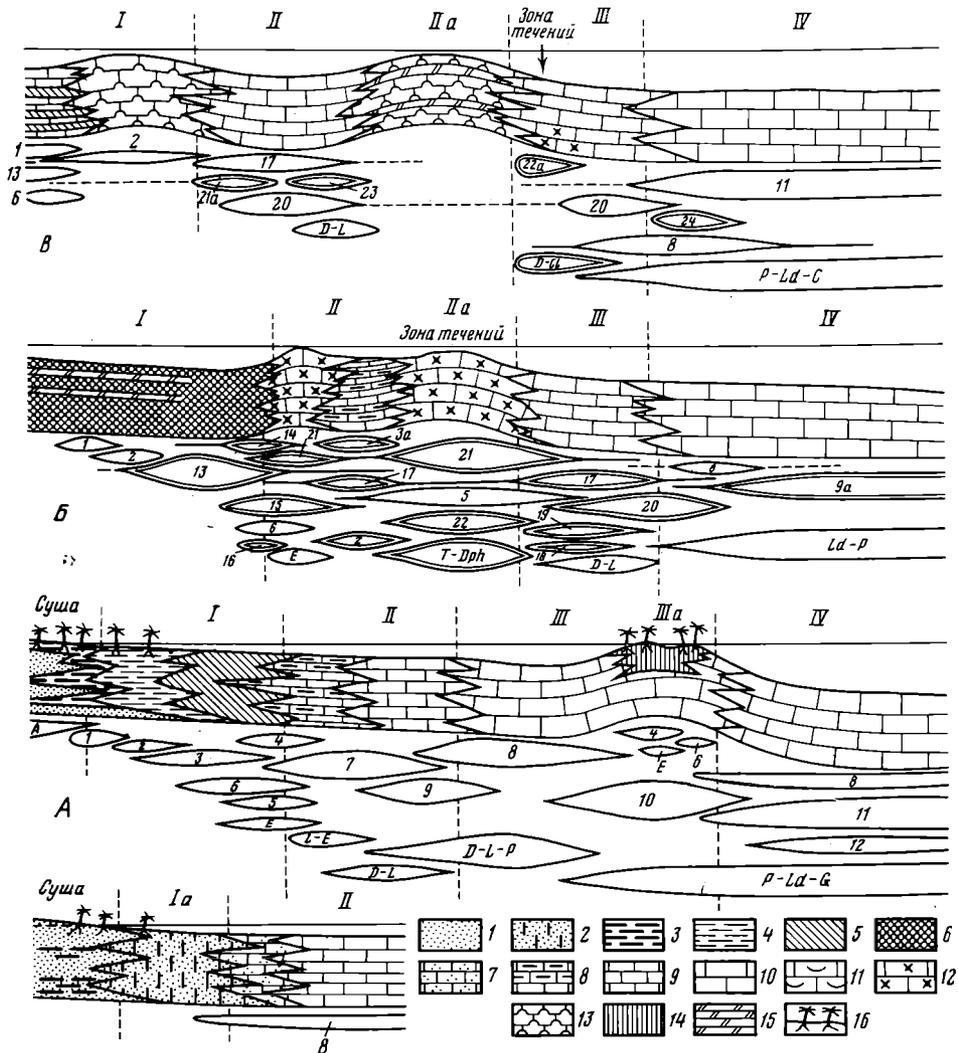


Рис. 3. Распределение сообществ по типам местообитаний в визейских и серпуховских морях Московской синеклизы

А — поздневизейское время [по Осиповой и др., 1980]; Б — стешевское время; В — протвинское время; I — краевые бухты, заливы и лагуны; Ia — литораль у незаболоченного берега; II — прибрежное мелководье, в серпуховское время с отмелями (IIa); III — удаленное от берега мелководье; IIIa — удаленные от берега отмели и лагуны на них; IV — открытое море. Сообщества: а — двусторчатых моллюсков; А — *Anthracopauta*; б — брахиопод: 1 — *Lingula*, 2 — "*Camarotoechia*" pleurodon, 3 — *Productus redesdalensis*, 3a — *P. concinnus* и *P. productus*, 4 — *Fluctuaria*, 5 — *Schizophoria resupinata*, 6 — мелких хонетид, 7 — *Semiplanus-Pugilis-Megachonetes*, 8 — *Gigantoproductus-Striatifera*, 9a — *Striatifera-Gigantoproductus*, 10 — *Striatifera-Gigantoproductus-Spiriferida*, 11 — *Striatifera*, 12 — *Delepinea-Striarifera*, 13 — *Eomarginifera*, 14 — *Composita ambigua*, 15 — *Orthotetes*, 16 — *Isogramma pachti*, 17 — *Antiquatonia khimenkovi*, 18 — *Ovatia tenuistriata*, 19 — *Schuchertella rovensis*, 20 — *Latiproductus-Gigantoproductus*, 21 — "*Anthracospirifer*", 21a — "*Spirifer*" lujaensis, 22 — *Antiquatonia hindi-Dictyoclostus*, 22a — *A. costata-Dictyoclostus*, 23 — *Brachythyryna pinguisiformis*, 24 — *Davidsonina*; в — кораллов *Rugosa*: E — *Enniskillenia*, L-E — *Lithostrotion-Enniskillenia*, D-L — *Dibunophyllum-Lithostrotion*, D-L-P — *Dibunophyllum-Lithostrotion-Palaeosmia*, P-Ld-G — *Palaeosmia-Lonsdaleia-Gangamophyllum*, Z — *Zaphrentes*, T — *Dph-Turbinatocania* — *Diphyphyllum*, P-Ld-C — *Palaeosmia-Lonsdaleia-Corwenia*, D-CI : *Dibunophyllum-Clisiophyllum*.

Отложения: 1 — пески и алевриты; 2 — пески и алевриты известковистые; 3 — глины с большим количеством органического вещества, угли; 4 — глины бескарбонатные; 5 — глины известковистые; 6 — глины с палыгорскитом; 7-14 — известняки: 7 — известняки; 8 — глинистые; 9 — мелкозернистые; 10 — детритовые и фораминиферовые; 11 — ракушечники; 12 — криноидные; 13 — водорослевые; 14 — микрозернистые стигмариевые; 15 — доломиты; 16 — растения мангрового типа

Крайне бедным было население в лагунах на отмелях (рис. 3, А, IIIa), где обычно существовали только остракоды и угнетенные гастроподы, но иногда появлялись сообщества *Fluctuaria* или мелких хонетид и редкие *Enniskillenia*.

Зона открытого моря всегда характеризовалась накоплением очень чистых известковых осадков, большим разнообразием фораминифер (до 90 видов) и обилием кишечнополостных [Осипова, Бельская, 1967; Necker, Osipova, 1970]. Здесь отмечена большая плотность поселений стенофациальных фораминифер, свидетельствующая об оптимальных условиях жизни: нормальной морской солёности, хорошей аэрации, умеренной подвижности воды и достаточном количестве пищи [Фомина, 1969]. Однако сообщества брахиопод в этой зоне не были разнообразными. Это нельзя объяснить значительным углублением, поскольку здесь обитали сифонниковые водоросли *Calcifolium okense*. Преобладание стриаифер связано, может быть, с тем, что они были фильтраторами более высокого уровня, чем многие другие брахиоподы, населявшие более близкие к берегу и богатые пищей местообитания.

Ранее, при рассмотрении зависимости распределения основных представителей бентоса от разных условий существования [Осипова, Бельская, 1965a, 1967; Осипова и др., 1971, 1980], было показано, что распространение отдельных форм и сообществ контролировалось комплексом факторов среды: удаленностью от берега, солёностью, аэрацией придонных вод, их мутностью, подвижностью, характером субстрата и обилием органического вещества, продуцируемого наземными растениями. Воздействие последнего фактора, отсутствовавшего в морях раннего палеозоя, особенно сказывалось на сообществах краевой зоны (см. таблицу, № 1–6), где большое поступление органического вещества приводило к нарушениям газового режима.

Были выделены организмы, наиболее чувствительные к приносу терригенного материала, затрудненной аэрации и отклонениям солёности: колониальные кораллы (особенно *Lonsdaleia*, *Corwenia*), хететиды, сирингопориды, большинство фораминифер и др.

Сходные выводы об отношении кишечнополостных и фораминифер к отклонениям солёности и газового режима были сделаны при изучении бентоса, населявшего каменноугольные бассейны Северной Англии [Ramsbottom, 1978] и западной части США [Sando, 1980].

Сообщества визейского моря Московской синеклизы сохраняли устойчивость в течение длительного времени, отвечавшего отложению четырех горизонтов (тульский-веневский). В первой половине серпуховского века произошла значительная перестройка сообществ брахиопод. Она особенно ярко проявилась в стешевское время, когда в южной части бассейна образовалась обширная лагуна со слабоподвижными, местами застойными, водами и повышенной солёностью. В ней накоплялись тонкие глинистые илы, а временами и хемогенный доломит. Из брахиопод, населявших визейские лагуны и заливы с пониженной солёностью вод, в стешевскую лагуну перешли сообщества, образованные представителями наиболее эвригалинных родов — *Lingula*¹ и "*Samarotoechia*" (табл. II, фиг. 2), а также мелких *Chonetidae*. Из лагуны на мелководье переместились сообщества *Productus* и *Schizophoria* (рис. 3, Б), но в ней появились четыре новых олигомикстных сообщества: *Eomarginifera* (13) (табл. II, фиг. 1), *Orthotetes* (15), *Composita ambigua* (14) и *Isogramma pachtii* (16). Первое из них было наиболее распространенным и образовывало массовые поселения.

В пределах прибрежного мелководья отлагались известковые осадки, то весьма тонкозернистые, несколько глинистые, с примесью доломита, то крупнодетритовые, в основном криноидные. В криноидной фации обильны остатки форм, приспособлен-

¹ Если в краевой зоне визейских морей *Lingula squamiformis* обитала при пониженной солёности, то в стешевской лагуне *L. elliptica* существовала при повышенной солёности вод, на что указывает ее нахождение в породах, обогащенных доломитом. Это свидетельствует о высокой эвригалиности древних лингулид, свойственной и современным представителям группы, которые могут существовать при солёности 13–60‰, но при небольших колебаниях температуры [Plaziat et al., 1978].

ных к обитанию в сильно подвижной среде: одиночные кораллы с большими рубцами прирастания, массивные колонии ругоз, обрастающие мшанки и табуляты, специфические формы криноидей, губок и бластоидей, якорные брахиоподы и др. Эти экологические особенности и многие другие факты, рассмотренные ранее [Осипова, Бельская, 1965а; Осипова и др., 1971], позволяют предполагать, что здесь находилась полоса отмелей, отделявшая лагуну. С мористой стороны отмелей шло течение, проникавшее в бассейн с юга [Осипова, Бельская, Фомина, 1975]. Об этом свидетельствует присутствие брахиопод, переселявшихся из других морей [Сарычева, 1949]; они входили в сообщество *Antiquatonia hind*—*Dictyoclostus* (22), ограниченное криноидной фауной.

Большое распространение в тарусское и стешевское время приобрели два сообщества, прошедшие сходный путь развития, — это сообщество спириферид из группы "*Spirifer trigonalis*" ("*Anthracospirifer*" (21)¹ и сообщество *Antiquatonia* с преобладанием *A. khimenkovi* (17). В визейских морях немногие представители этих родов существовали в зоне прибрежного мелководья, а в серпуховских морях они образовали большие поселения. Спирифериды селились преимущественно в зоне течений; иногда проникали и в лагуны, а антикватоний заняли различные местообитания — от лагун до открытого моря, но предпочитали относительно тиховодные участки. Они, а также вновь появившееся сообщество *Latiproductus*—*Gigantoproductus* (20; табл. I, фиг. 2) как бы заместили визейское сообщество *Semiplanus*—*Pugilis*—*Megachonetes*.

В очень тиховодных условиях жили два новых сообщества — *Ovatia tenuistriata* (18) и *Schuchertella rovnensis* (19), имевшие ограниченное распространение.

Сообщество *Gigantoproductus* (8) перешло из поздневизейского моря с изменением видового состава (появились *G. giganteiformis*, *G. superbus*, *G. superior* и др.). Сообществами спириферид и антикватоний оно было оттеснено в зону открытого моря, где продолжало существовать также сообщество *Striatifera*—*Gigantoproductus* (9а), дополнившееся новым видом — *S. tenuistriata*.

Среди сообществ кораллов сохранились три ранее существовавших: *Enniskillenella* (E), *Dibunophyllum*—*Lithostrotion* (D—L) и *Lonsdaleia*—*Palaeosmia* (Ld—P); последнее широко распространилось в северо-западной части бассейна, и его разнообразие возросло за счет хететид. Новыми были сообщество *Zaphrentites* (Z), селившееся на глинисто-карбонатных осадках мелководья, и сообщество *Turbinatocaninia*—*Diphyphyllum* (T—Dph), в котором доминировали представители рода, возникшего в стешевское время. Это сообщество обитало в зоне течений, где в малом числе появлялись также кораллы, проникавшие из других бассейнов — *Michelinia* sp. и др.

В конце стешевского времени произошло обмеление бассейна, местами сопровождавшееся небольшими размывами. Самые ранние отложения протвинского бассейна на северо-западе представлены лагунными доломитами, а на юге — крайне мелководными морскими известняками микрозернистыми, глинистыми, водорослевыми или онколитовыми (с *Sculponea protvinica* E. Rad.). Мощность этих отложений обычно не более 2—4 м; выше лежат известняки с фауной, свидетельствующей о развитии трансгрессии. Этому времени и отвечает предлагаемая схема распределения сообществ (рис. 3, B).

Из-за размыва, происшедшего на рубеже раннего и среднего карбона, отложения краевой зоны протвинского моря в южной части Московской синеклизы сохранились только местами. Они представлены глинами и глинистыми известняками, заключающими *Lingula*, "*Camaratoechia*" *pleurodon*, *Fluctuaria*, *Schizophoria resupinata*, мелких хонетид (*Rugosochonetes serpuhovensis*, *R. praecarboniferus*), *Eomarginifera*, редких спириферид, антикватоний, мшанок и др. Такой состав брахиопод позволяет считать, что здесь продолжали существовать сообщества, близкие к населявшим заливы и лагуны визейского бассейна (см. таблицу, № 1—2, 4—6), а также сообщество *Eomarginifera*.

¹ Следуя М. Легран-Блэн (Legrand-Blain, 1982), мы условно относим эту группу к "*Anthracospirifer*".

На коротком расстоянии глинисто-известковые отложения замещаются фарфоровидными и "узорчатыми" известняками, сложенными остатками синезеленых водорослей. По-видимому, они селились на отмели, где существовали лишь немногие наиболее выносливые организмы: остракоды, единичные мшанки и брахиоподы *Samatotoechia pleurodon*. Другая полоса отмелей с поселениями водорослей находилась дальше от берега (рис. 3, В, Па), но здесь рост водорослей часто прерывался осушениями, мелкими размывами и отложениями микрозернистых доломитовых илов [Осипова, Бельская, 1967]. Между отмелями, в зоне прибрежного мелководья с умеренной подвижностью воды, на известковых илисто-детритовых и фораминиферовых осадках селились сообщества *Antiquatonia* и *Latiproductus-Gigantoproductus* (рис. 3, В, 20), унаследованные от стешевского времени, но с измененным видовым составом. Новыми здесь были два небольшие, но очень характерные сообщества спириферид — *Brachythyris pinguisiformis* (23) и "*Spirifer*" *lujaensis* (21a).

Массовые поселения "*Anthracospirifer*", подобные широко распространенным в стешевском море, в протвинском бассейне не обнаружены. Возможно, что содержащиеся их отложения были уничтожены размывом, особенно глубоким в южной части Московской синеклизы. Однако и здесь местами сохранились криноидные известняки, мощностью до 1 м, с разнообразными брахиоподами и кораллами, фациально сходные с отложениями зоны течений в стешевском море и также содержащие виды, переселявшиеся из других бассейнов. Среди них отмечены *Antiquatonia costata* и *Dictyoclostus pinguis* (22a) — вероятный аналог стешевского сообщества *Antiquatonia hindidictyoclostus*. Здесь же ранее всего появились *Gigantoproductus edelburgensis*¹; позже они продвинулись в северо-западную часть бассейна, где отлагались чистые известково-детритовые и фораминиферовые осадки открытого моря и продолжали существовать сообщества *Gigantoproductus* (8) и *Striatifera* (11); они часто создавали поселения типа банок. Здесь же было распространено новое сообщество *Davidsonina* (24); эти брахиоподы проникли в море Московской синеклизы с севера [Осипова и др., 1975]. В сходных условиях стриагиферы и давидсоины жили в каменноугольных морях Урала [Калашников, 1967, 1974; Донакова, 1980]. Среди кораллов доминировало сообщество *Palaeosmia-Lonsdaleia-Corwenia* (P-Ld-C), которое вместе с хететидами населяло зону открытого моря. В прибрежном мелководье ограниченное распространение имело сообщество *Lithostrotion-Dibunophyllum* (L-D), а в зоне течений — сообщество *Dibunophyllum-Clisiophyllum* (D-Cf).

Для выяснения общего характера протвинского бассейна существенно, что в нем появились брахиоподы, широко распространенные в морях всего мира — *Gigantoproductus edelburgensis*, *Striatifera magna* и др. Их расселение на большой площади протвинского моря свидетельствует о хорошем сообщении с соседними бассейнами и о нарастании нисходящих движений в середине протвинского времени. Нахождение *Latiproductus latissimus* и *Gigantoproductus irregularis* (особенно характерных для протвинского горизонта) в каменноугольных отложениях Северной Африки и французских Пиренеев [Legrand-Blain, 1982; Delvolvé, 1981] указывает на обширную позднесерпуховскую трансгрессию.

Сравнение выделенных нами сообществ с описанными из других бассейнов осложняется тем, что экология бентоса визейских и серпуховских морей еще слабо известна. Все же можно отметить, что, например, последовательность появления *Lingula*, *Samatotoechia* и *Productus* в пределах детально изученного слоя известковистой глины в карбоне Шотландии [Craig, 1955] соответствует распределению одноименных сообществ в море Московской синеклизы (см. таблицу, № 1–3) и их приуроченности к прибрежным отложениям.

Из визе Англии описано сообщество с преобладанием *Gigantoproductus* и *Semiplanus* [Ramsbottom, 1978], сходное с широко распространенным в визейских морях

¹ Т.Г. Сарычева и М. Лэгран-Блэн [1977] предполагают, что этот вид следует относить к роду *Latiproductus*.

Русской платформы и Урала (см. таблицу, № 8). Однако реконструкция прижизненного положения этих брахиопод — макушкой вниз, данная В. Рамсботтомом, совершенно неверна, так как наблюдениями в поле давно установлено, что гигантопродуктусы лежали на брюшной створке и относились к экологическому типу свободнoleжащих брахиопод [Иванова, 1949].

Среди многих сообществ, охарактеризованных Рамсботтомом, отсутствует сообщество *Striatifera*, хотя массовые поселения этого вида известны из карбонатных толщ, относимых к нижней зоне *Dibunophyllum* [Morris, 1969].

Разнообразные по составу сообщества известны из среднемиссисипских отложений штата Индиана [Ausich et al., 1979], но из-за специфики условий существования вблизи большой дельты они сильно отличались от сообществ визейского моря Русской платформы; только сообщество с многочисленными *Rugosochonetes*, населявшее илы между рукавами дельты, сходно с сообществом хонетид (см. таблицу, № 6).

Стешевское сообщество *Composita* (14) сходно с сообществом *Composita*, описанным Рамсботтомом [Ramsbottom, 1978, с. 154], по данным которого оно обитало в теплых мелких водах с несколько повышенной соленостью.

Из позднемиссисипских отложений штата Джорджия (США) описаны пять сообществ: 1) *Lingula*, 2) *Bivalvia-Spiriferida-Productidina*, 3) *Fenestellidae*, 4) *Pentremites-Spiriferida-Fenestellidae* и 5) *Michelinia-Rugosa* [Broadhead, 1976]. Первое сообщество, населявшее песчано-алевритовые и алевритово-глинистые осадки вблизи дельты, сходно с описанным нами в визейском море Московской синеклизы. Четвертое сообщество, приуроченное к известковисто-глинистым и известковым осадкам открытого залива с хорошей циркуляцией вод и состоящее из разнообразных стеногалинных организмов (бластоидеи *Pentremites*, спирифериды, кораллы, мшанки), сходно со стешевским сообществом из зоны течений (рис. 3, Б; 21 и 22).

Из слоя позднемиссисипского сланца Шотландии (мощностью 2,8 м) описаны четыре комплекса, сменяющиеся по вертикали: 1) *Lingula squamiformis* и *Streblopteria ornata*, 2) *Crurithyris urei* и *L. squamiformis*, 3) *Schizophoria resupinata* и *Eomarginifera longispina* и 4) *E. longispina*, кораллы и мшанки. Последовательность этих комплексов, существовавших в мелких водах, возможно с пониженной соленостью [Ferguson, 1962], близка к выявленной нами смене сообществ в краевых зонах визейского и серпуховского веков.

Отмели протвинского бассейна, на которых массами селились водоросли (рис. 3, В), весьма сходны со строматолитовыми известняками, описанными Рамсботтомом [1978] как сообщество А приливной зоны.

О СМЕНЕ СООБЩЕСТВ БРАХИОПОД НА ГРАНИЦЕ РАННЕГО И СРЕДНЕГО КАРБОНА

Из-за отсутствия в Московской синеклизе пограничных отложений нижнего и среднего карбона мы для выяснения наиболее интересного вопроса о смене сообществ на этом рубеже ознакомились с некоторыми разрезами на западном склоне Северного и Южного Урала и выбрали один из наиболее полных — разрез в бассейне р. Юрюзани, по ручью Бердяш у дер. Яхья. Этот разрез находится в стратотипической местности башкирского яруса на Южном Урале и был описан А. Петренко и Л. Кипарисовой [1937]; позже его полная характеристика со списками фораминифер и брахиопод была дана О.Л. Эйнором [1958]. Верхи серпуховского яруса представлены здесь серыми мелкодетритовыми известняками, мощностью более 50 м. Они включают многочисленные остатки брахиопод, среди которых доминируют *Striatifera striata*, присутствуют разные виды гигантопродуктусов, в том числе *Gigantoproductus irregularis*, а также *Schizophoria resupinata*, атириды и др.

По преобладанию стриаифер и по характеру известняков, не содержащих терригенной примеси и доломита, эти отложения близки к отложениям открытого моря в Московской синеклизе, но отличаются от них малой численностью и однообразием

кишечнополостных, среди которых довольно часты хететиды, но редки колониальные и одиночные ругозы, столь характерные для сообществ протвинского моря.

Поселения стриаифер в море Южного Урала в разной степени переработаны движениями воды, но в некоторых слоях, где преобладают раковины, сохранившиеся в прижизненном положении, видно, что стриаиферы образовывали банки. К такому типу относится слой мощностью до 1,5 м, венчающий серпуховские отложения [Петренко, Кипарисова, 1937, верх стриаигусового горизонта; Эйно́р, 1958, слой 25]. Выше этого слоя макрофауна резко беднеет, хотя разрез представлен также известняками, тонкозернистыми и мелкодетритовыми; они то лишены макрофауны, то заключают редкие остатки одиночных ругоз и брахиопод, единичные двустворки, небольшие колонии сирингопорид и криноидный детрит.

В этой пачке известняков мощностью 9,5 м О.Л. Эйно́р не обнаружил определенных брахиопод и на основании данных по фораминиферам почти всю ее (кроме нижних 1,5 м) отнес к башкирскому ярусу (низы яхьинского горизонта). Первые *Choristites* появляются в известняках, покрывающих эту пачку (в слоях 30–33 Эйно́ра), но они не многочисленны, находятся вместе с раннекаменноугольными брахиоподами (*Productus concinnus*, *Schizophoria resupinata* и др.) и некоторыми новыми видами и как здесь, так и выше по разрезу не образуют определенной, повторяющейся во времени ассоциации. Хорошо выраженные сообщества брахиопод появились позже (на 25 м выше последнего слоя со *Striatifera* – слой 36 Эйно́ра). Здесь они представлены многочисленными *Martinia*, банки которых часто встречаются в раннебашкирских отложениях Урала.

Из приведенных данных видно, что в этом полном разрезе нельзя проследить последовательно перестройку сообществ, а приходится констатировать геологически мгновенное исчезновение сообществ *Striatifera* и *Gigantoproductus*, широко распространенных в серпуховских морях и длительно существовавших.

При микроскопическом изучении пород яхьинского разреза нами не обнаружены изменения в минералогическом составе карбонатов. В пачке башкирских известняков, лежащих над стриаиферовой банкой, чаще встречаются тонкозернистые известняки и появляются микрообломочные (интракластовые) и псевдоолитовые известняки. Эти различия не существенны и не дают возможности судить о событиях, вызвавших коренные изменения в составе бентосных сообществ.

Исчезновение стриаифер и наличие пачки известняков, залегающих выше и не содержащих *Choristites*, отмечалось и в других разрезах западного склона Урала. Например, мощность такой пачки в разрезах бассейна р. Зилим составляет 30 м [Теодорович, 1954], а на р. Чусовой не менее 23 м [Шестакова, 1979], но существенных изменений в составе пород на границе серпуховского и башкирского ярусов не фиксируется.

Весьма показательны данные Т.А. Козыревой [1978], изучавшей развитие каменноугольных кораллов в открытом море (южный склон Воронежской антеклизы), где в раннебашкирское время сохранялись оптимальные условия для обитания кораллов, но произошли быстрое вымирание раннекаменноугольных кораллов и глубокие эволюционные изменения [Василук, 1974].

Крупные изменения в органическом мире на рубеже раннего и среднего карбона обсуждались на VIII Международном конгрессе по стратиграфии и геологии карбона, происходившем в 1975 г. в Москве. В докладах освещались данные по основным группам фауны и флоры и было показано, что наиболее отчетливый перелом в филогенезе ряда групп примерно совпадает с границей серпуховского и башкирского веков – со временем преобладания поднятий и господством геократического режима на разных материках.

В это время происходило большое вымирание [Эйно́р и др., 1982] и одна из глубоких тектонических перестроек в истории фанерозоя [Эйно́р, и др., 1978].

На Русской платформе следы этих событий выражены не только перерывами и процессами карстообразования. В Московский синеклизе местами сохранилась кора выветривания мощностью до 3 м, представленная белыми или красными глинами

с кусками подстилающих известняков. Она была выделена М.С. Швецовым [1938] под названием "высоковской толщи" с индексом С₁-С₂. Эти глины содержат большое количество Al₂O₃ — 24,7–28,49%, тогда как в глинах серпуховского яруса содержание Al₂O₃ не превышает 15%. Такое увеличение содержания окиси алюминия определенно свидетельствует о гумидизации климата в послепротвинское время. С этим хорошо согласуются и данные геологов, которые показали, что в протвинские и ниже лежащие известняки врезана речная долина, глубиной до 140 м и шириной до 12 км. Она заполнена песчаными отложениями башкирского яруса (азовская свита) и прослежена на протяжении 450 км. На бортах долины бурением обнаружены крупные погребенные оползни [Путеводитель . . ., 1975; Яблоков, 1973; Шик и др., 1979].

Интересно отметить, что в штате Иллинойс (США) описаны речные долины, связанные по времени с миссисипско-пенсильванским несогласием и врезанные в чертерские отложения. Длина долин до 240 км, при ширине до 8 км и глубине до 90 м; по бортам происходило сильное оползание пород. Эти долины образовались в условиях гумидного климата [Bristol, Howard, 1974; Ховард, Смит, 1975], и трудно предполагать, что более крупная река на Русской платформе могла существовать в зоне субаридного климата. По-видимому, следует признать, что на рубеже серпуховского и башкирского веков произошло изменение климата в сторону гумидизации, но в начале московского века (верейские и каширские отложения) климат вновь был уже аридным.

При обсуждении предложений по созданию международной стратиграфической шкалы карбона большое внимание было уделено глобальным палеогеографическим и климатическим изменениям, отвечающим по времени границе между серпуховским и башкирским веками и границе между миссисипием и пенсильвaniem. Отмечалось, что эти изменения могли быть связаны с единственным в своем роде охлаждением климата, происходившим во время гондванского оледенения [Bourotz et al., 1978].

В настоящее время Рамсботтом выделил три стратиграфические уровня, на которых происходили значительные изменения фауны (гониятитовые зоны Н₁, Е_{2с} и Н_{2с}), и связал их с понижениями уровня моря. Он полагает, что моря полностью уходили с шельфа и оставались только в пределах бассейновых площадей, где стресс среды приводил к глубоким эволюционным изменениям. Там развивались новые фауны, которые распространялись во время последующего подъема уровня моря и трансгрессии [Ramsbottom, 1982].

Имеющиеся у нас данные по Русской платформе, указывающие на быстрые изменения климата от субаридного в серпуховском веке к гумидному и затем вновь к ариднему (московский век), согласуются с предположением о воздействии на органический мир климатических изменений [Bourotz, Einor et al., 1978]. Для выяснения этой важной проблемы необходимо в дальнейшем сочетать палеонтологические исследования с изучением литологии и геохимии континентальных отложений на Русской платформе и морских терригенных и карбонатных пород в других регионах. Особое внимание должно быть обращено на ту часть разреза, где исчезли сообщества стратифер и тигантопродуктусов и еще не появились сообщества *Choristites*. Эти отложения отвечают времени уничтожения раннекаменноугольных сообществ брахиопод и кораллов, переживших в серпуховском веке значительную перестройку, а ранее (в среднем и позднем визе) — длительное стабильное существование.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас литолого-палеогеографических карт СССР: Девонский, каменноугольный и пермский периоды. М.: ВАГТ, 1969. Т. 2.

Бельская Т.Н. Позднедевонское море Кузнецкой котловины, история его развития, население и осадки. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 185 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 82).

Борисяк А.А. Палеонтология и дарвинизм (1940). — Избр. тр. М.: Наука, 1973а, с. 80–92.

Борисяк А.А. Основные задачи эволюционной палеонтологии (1945). М.: Наука, 1973б, с. 95–99.

Василюк Н.П. Развитие кораллов на рубеже

раннего и среднего карбона. — Палеонтол. журн., 1974, № 4, с. 3–10.

Вишняков С.Г. Область сноса обломочного материала, послужившего для накопления палеозойских отложений северо-западной окраины Подмосковной синеклизы. — Тр. Воронеж. гос. ун-та, 1958, т. 48, с. 15–27.

Вишняков С.Г. Конгломерато-брекчиевые известняки взмучивания (брекчиевидные известняки). — Изв. вузов. Геология и разведка, 1962, № 6, с. 36–49.

Геккер Р.Ф. Положения и инструкция для исследований по палеозоологии. Л.: Сев.-зап. геол.-развед. трест. ОНТИ, 1933. 40 с.

Геккер Р.Ф. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного поля. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 159–280. (Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР; Т. 4).

Геккер Р.Ф. К постановке палеозоологического изучения нижнего карбона Ленинградской области. — В кн.: Материалы по региональной и прикладной геологии Ленинградской области и Карельской АССР. Л.; М.: ГОНТИ, 1938а, сб. 2, с. 3–15.

Геккер Р.Ф. Разрез "толщи переслаивания (а)" окской свиты нижнего карбона на р. Мсте. Л.; М.: ГОНТИ, 1938б, сб. 2, с. 15–21.

Геккер Р.Ф. Палеозоология нижнего карбона: Работы карбоновой палеозоологической экспедиции 1934–1936 гг. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 105–118. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 9. Вып. 4).

Геккер Р.Ф. Сопоставление разрезов восточной и западной половин Главного девонского поля и основные черты экологии его фауны и флоры. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1954, № 4, с. 75–100.

Геккер Р.Ф. Наставление для исследований по палеозоологии. 2-е изд. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 39 с.

Геккер Р.Ф. Введение в палеозоологию. М.: Госгеолтехиздат, 1957. 85 с.

Геккер Р.Ф. Следы беспозвоночных и стигмариин в морских отложениях нижнего карбона Московской синеклизы. М.: Наука, 1980. 84 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 178).

Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии, его история, осадки, фауна, флора, условия их обитания и развитие. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Кн. 1. 335 с.; Кн. 2. 332 с.

Губарева В.С. Стратиграфия среднего карбона Кировской области и Удмуртской АССР (по брахиоподам). — В кн.: Биостратиграфия отложений башкирского яруса Волго-Уральской области. М., 1971, с. 96–111. (Тр. ВНИГНИ; Вып. 108).

Добролюбова Т.А. Изменчивость кораллов филогенетического ряда *Dibunophyllum bipartitum* (McCooy) — *Caninia okensis* Stuck. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, № 2, с. 149–169.

Добролюбова Т.А. Нижнекаменноугольные колониальные четырехлучевые кораллы Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 226 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 70).

Добролюбова Т.А. Новые одиночные ругозы из нижнего карбона Русской платформы. — В кн.: Новые виды палеозойских мишанок и кораллов. М.: Наука, 1970, с. 121–134.

Донакова Л.М. Экологические особенности раннекаменноугольных брахиопод восточного склона Южного Урала. — Ежегодник ВПО, 1980, т. 23, с. 186–197.

Железкова В.Н. К вопросу о фауне брахиопод и стратиграфическом положении толщи "б" нижнекаменноугольных отложений в пределах Ленинградской области. — В кн.: Материалы по региональной и прикладной геологии Ленинградской области и Карельской АССР. Л.; М.: ГОНТИ, 1938, сб. 2, с. 23–31.

Иванова Е.А. Об этологии некоторых каменноугольных брахиопод. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1946, № 6, с. 707–713.

Иванова Е.А. Биостратиграфия среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. М.: Изд-во АН СССР, 1947. 56 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 12, Вып. 1).

Иванова Е.А. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 143 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 21).

Иванова Е.А. Развитие фауны в связи с условиями существования: Развитие фауны среднего и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. М.: Изд-во АН СССР, 1958. Кн. 3. 303 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 69).

Иванова Е.А., Хворова И.В. Стратиграфия среднего и верхнего карбона западной части Московской синеклизы. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 283 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 53).

Калашиников Н.В. Экология фауны и биомическое районирование каменноугольного моря Северного Урала. Л.: Наука, 1967. 55 с.

Калашиников Н.В. Раннекаменноугольные брахиоподы Печорского Урала. Л.: Наука, 1974. 220 с.

Козырева Т.А. Об этапности развития нижнекаменноугольных кораллов южного склона Воронежской антеклизы. — В кн.: Проблемы этапности развития органического мира. Тр. XVIII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1978, с. 81–88.

Осипова А.И., Бельская Т.Н. О фациях и палеогеографии серпуховского времени в Подмосковном бассейне. Литология и полез. ископаемые, 1965а, № 5, с. 3–17.

Осипова А.И., Бельская Т.Н. О венецком горизонте южного крыла Подмосковного бассейна. — Изв. вузов. Геология и разведка, 1965б, № 11, с. 33–44.

Осипова А.И., Бельская Т.Н. Опыт литолого-палеозоологического изучения визе-намиюрских отложений Московской синеклизы. — Литология и полез. ископаемые, 1967, № 5, с. 118–142.

Осипова А.И., Бельская Т.Н. Литолого-палеозоологические карты Московской синеклизы в визейском и намиюрском веках. — В кн.: Атлас литолого-палеогеографических карт СССР. М.: ВАГТ, 1969, т. 2, л. 48–53.

Осипова А.И., Бельская Т.Н. Палеоэкологические критерии для выявления эпитенетических изменений карбонатных пород. — Литология и полез. ископаемые, 1970, № 2, с. 107–129.

Осипова А.И., Бельская Т.Н. Применение комплексного палеоэкологического и литологического изучения к анализу фауны и процесса осадконакопления (на примере визейского моря Русской платформы). — В кн.: Осадконакопление и генезис углей карбона СССР. М.: Наука, 1971, с. 20–34.

Осипова А.И., Бельская Т.Н. Верхневизейский подъярус. Намюрский ярус. — В кн.: Путеводитель экскурсии по разрезам карбона Подмосковского бассейна. М.: Наука, 1975, с. 19–27.

Осипова А.И., Бельская Т.Н., Кабакович Н.В. Опыт реконструкции донных сообществ в морях карбона. — Бюл. МОИП, Отд. геол., 1978, т. 53, вып. 3, с. 150.

Осипова А.И., Бельская Т.Н., Фомина Е.В. Новые данные о палеогеографии и фаунах визе-намюрского бассейна Московской синеклизы. — В кн.: Литология и палеогеография палеозойских отложений Русской платформы. М.: Наука, 1972, с. 141–161.

Осипова А.И., Бельская Т.Н., Фомина Е.В. Палеоэкология бентоса в раннекаменноугольных морях Московской синеклизы. — В кн.: Палеогеография СССР. М.: Недра, 1975, т. 2, с. 104–108.

Осипова А.И., Геккер Р.Ф., Бельская Т.Н. Закономерности распространения и смены фауны в поздневизейском и ранненамюрском эпиконтинентальных морях Русской платформы. — В кн.: Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1971, с. 279–293. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 130).

Осипова А.И., Геккер Р.Ф., Бельская Т.Н., Кабакович Н.В. Типы местообитаний и донные сообщества в визейских морях Русской платформы. — В кн.: Тез. докл. VIII Междунар. конгр. по стратиграфии и геологии карбона. М.: Наука, 1975, с. 241–242.

Осипова А.И., Геккер Р.Ф., Бельская Т.Н., Кабакович Н.В. Типы местообитаний и донные сообщества в визейских морях Русской платформы. — В кн.: Литология и тектоника каменноугольных отложений. М.: Наука, 1980, с. 128–134. (Тр. VIII Междунар. конгр. по стратиграфии и геологии карбона; Т. 6).

Петренко А., Кипарисова Л. Очерки по стратиграфии каменноугольных отложений западного склона Южного Урала: Стратиграфия каменноугольных отложений окрестностей с. Яхья. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1937, т. 15, вып. 2, с. 124–148.

Познер В.М. Остракоды нижнего карбона западного крыла Подмосковной котловины. — В кн.: Стратиграфия и микрофауна нижнего карбона западного крыла Подмосковной котловины. Л.; М.: Гостехиздат, 1951, с. 5–108. (Тр. ВНИГРИ, Н. с.; Вып. 56).

Путеводитель экскурсии по разрезам карбона Подмосковского бассейна, М.: Наука, 1975. 176 с.

Ратеев М.А. Закономерности размещения и генезис глинистых минералов в современных и древних морских бассейнах. М.: Наука, 1964. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 112).

Раузер-Черноусова Д.М. Стратиграфия визейского яруса южного крыла Подмосковного бассейна по фауне фораминифер. Фораминиферы и стратиграфия визейского и намюрского ярусов центральной части Русской платформы и Приуралья. — В кн.: Стратиграфия и фораминиферы нижнего карбона Русской платформы и Приуралья. М.: Изд-во АН СССР, 1948, с. 3–40, 102–142. (Тр. Ин-та геол. наук АН СССР. Сер. геол.; Вып. 62. № 19).

Раузер-Черноусова Д.М., Рейтлингер Е.А. К применению экосистемного анализа в решении стратиграфических вопросов каменноугольной системы. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1977, вып. 19, с. 3–15.

Рейтлингер Е.А. Биостратиграфия нижнекаменноугольных отложений по фауне фораминифер. — В кн.: Геология угленосных формаций и стратиграфия карбона СССР. М.: Наука, 1965, с. 141–153.

Решение II пленума Комиссии МСК по каменноугольной системе. — В кн.: Вопросы стратиграфии палеозоя: Тр. Межд. стратигр. ком. СССР. Л.: Наука, 1978, т. 6, с. 273–277.

Розовская С.Е. Древнейшие представители фузулинид и их предки. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 128 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 97).

Ронов А.Б., Мигдисов А.А. Соотношение кларковых и рудных концентраций алюминия в осадочном цикле. — В кн.: Геохимические циклы: Докл. сов. геологов на XXI сес. Междунар. геол. конгр. Пробл. 1. М.: Госгеолтехиздат, 1960, с. 157–177.

Самойлова Р.Б. Стратиграфия серпуховского подъяруса Московской синеклизы по фауне остракод. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1965, т. 40, вып. 6, с. 151–152.

Сарычева Т.Г. Морфология, экология и эволюция подмосковных каменноугольных продуктид (роды Dictyoclostus, Pugilis, Antiquatonia). М.: Изд-во АН СССР, 1949. 306 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 18).

Сарычева Т.Г., Легран-Блэн М. Семейство Semiplanidae (Brachiopoda), его состав и развитие. — Палеонтол. журн., 1977, № 2, с. 70–82.

Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н. Определитель палеозойских брахиопод Подмосковной котловины. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 307 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 38).

Саютина Т.А. Нижнекаменноугольные кораллы Северного Урала: Подотряд Astorphyllina. М.: Наука, 1973. 168 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 140).

Семихатова С.В. "Группа Spirifer trigonalis Martin" в надугленосных слоях нижнего карбона Подмосковного бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1941. 175 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 12. Вып. 3).

Семихатова С.В. Этапы развития брахиопод и вопросы стратиграфии намюра. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1966, т. 41, вып. 4, с. 73–101.

Семихатова С.В. Башкирский этап развития брахиопод в Горной Башкирии. — В кн.: Био-

стратиграфия отложений башкирского яруса Волго-Уральской области. М., 1971, с. 55–76. (Тр. ВНИГНИ; Вып. 107).

Сокольская А.Н. Chonetidae Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 108 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 26).

Сокольская А.Н. Строфомениды Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 191 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 51).

Сорокин В.С. Ряды экологических комплексов организмов позднедевонских бассейнов Главного поля. — В кн.: Проблемы региональной геологии Прибалтики и Белоруссии. Рига: Зинатне, 1973, с. 149–176.

Страхов Н.М. Основы теории литогенеза. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 3. 550 с.

Теодорович Г.И. О башкирском и намюрском ярусах европейской части СССР. — Тр. Ин-та нефти АН СССР, 1954, т. 3, с. 44–88.

Фомина Е.В. Особенности сообщества фораминифер разнофациальных отложений тарусского и стешевского морей Московской синеклизы. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1969, вып. 11, с. 18–34.

Хворова И.В. История развития средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 220 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 43).

Ховард Р.Х., Смит В.Х. Дрекирушде системы, связанные с миссисипио-пенсильванским несогласием и накоплением угля в бассейне Иллинойса. — В кн.: Тез. докл. VIII Междунар. конгр. по стратиграфии и геологии карбона. М.: Наука, 1975, с. 339–340.

Шаев М.С. История Московского каменноугольного бассейна в диантскую эпоху. — Тр. МГРИ, 1938, т. 12, с. 3–111.

Шестакова М.Ф. Башкирские отложения бассейна р. Чусовой в районе пос. Староуткинска. — Тр. Ин-та геологии и геохимии. УИИ АН СССР, 1979, вып. 141, с. 41–47.

Шик Е.М., Геништа Е.Н., Лаврович О.Н., Жаке Т.Ю. Позднебашкирские и раннемосковские континентальные отложения южного крыла Московской синеклизы. — В кн.: Стратиграфия, палеонтология и палеогеография карбона Московской синеклизы. М.: Геол. фонд РСФСР, 1979, с. 4–20.

Шульга-Нестеренко М.И. Каменноугольные мшанки Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 207 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 57).

Эйно О.Л. Исследования по стратиграфии карбона восточной окраины Урало-Волжской области (Горная Башкирия). Л.: Гостоптехиздат, 1958. 193 с.

Эйно О.Л., Бражникова Е.Н., Васильюк Н.П. и др. Граница нижнего и среднего карбона. — В кн.: Общие проблемы стратиграфии каменноугольных отложений. (Тр. VIII Междунар. конгр. по стратиграфии и геологии карбона). М.: Наука, 1978; т. 1, с. 92–101.

Эйно О.Л., Румянцева З.С., Рейтлингер Е.А. и др. Серпуховский ярус и граница нижнего и среднего карбона. — В кн.: Шка-

ла каменноугольной системы в свете современных данных. М.: Наука, 1982, с. 37–57.

Яблоков В.С. Перерывы в морском осадко-накоплении и палеореки (в рифее—палеозое Русской платформы). М.: Наука, 1973, 216 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 248).

Ausich W.I., Kammer Th.W., Lane N.G. Fossil communities of the Borden (Mississippian) delta in Indiana and northern Kentucky. — J. Paleontol., 1979, vol. 53, N 5, p. 1182–1196.

Bouroz A., Einor O.L., Gordon M. et al. Proposals for an international chronostratigraphic classification of the Carboniferous. — В кн.: Общие проблемы стратиграфии каменноугольных отложений. (Тр. VIII Междунар. конгр. по стратиграфии и геологии карбона). М.: Наука, т. 1, с. 36–70.

Bowen E.P., Rhoads D.C., McAlester A.I. Marine benthic communities in the Upper Devonian of New York. — Lethaia, 1974, vol. 7, N 2, p. 93–120.

Bretsky P.W. Evolution of Paleozoic benthic marine communities. — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1969, vol. 6, N 1, p. 45–59.

Bristol H.M., Howard R.H. Sub-Pennsylvanian valleys in the Chesterian surface of the Illinois Basin and related Chesterian slump blocks. — In: Carboniferous of the Southeastern United States. — Geol. Soc. Amer., spec. pap., 1974, N 148, p. 315–335.

Broadhead Th.W. Depositional systems and marine benthic communities in the Floyd Shale, Upper Mississippian, Northwest Georgia. — In: Structure and classification of paleocommunities. Stroudsburg: Dowden, Hutchinson and Ross, 1976, p. 263–278.

Byers Ch.W., Gavlin S. Two contemporaneous equilibrium communities in the Ordovician of Wisconsin. — Lethaia, 1979, vol. 12, N 4, p. 297–305.

Craig G.Y. The paleoecology of the Top Hosiase Shale (Lower Carboniferous) at a locality near Kilsyth. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1955, vol. 110, p. 103–119.

Delvolvé J.J. Arguments en faveur de l'âge namurien du Culm des Pyrénées Centrales françaises. — C.r. Acad. sci., P., 1981, sér. 2, t. 293, N 3, p. 219–222.

Donahue J., Rollins H.B., Shaak G.D. Asymmetrical community succession in a transgressive-regressive sequence. — In: Intern. Geol. Congr., XXIV sess., sect. 7, Paleontology. Montreal, 1972, p. 74–81.

Ferguson J. The paleoecology of a Lower Carboniferous marine transgression. — J. Paleontol., 1962, vol. 36, N 5, p. 1090–1107.

Hecker R.Th., Osipova A.I. [Геккер Р.Ф., Осипова А.И.] Regularities in distribution and changes of fauna in Viséan and Namurian seas of the Russian platform. — C.r. VI Congr. intern. stratigr. géol. Carbonifère. Sheffield, 1967, vol. III. Maastricht, 1970, p. 913–922.

Ivanova E.A. [Иванова Е.А.] Développement de la faune marine du Carbonifère moyen et supérieur dans la partie occidentale du synclis de Moscou, en relation avec son histoire géologi-

que. Liv. 3. — Ann. Serv. inform. géol., Fr. trad. № 2573. P: Bureau Recherches géol. minières, 1960, III + 266 p.

Legrand-Blain M. Les Gigantoproductides (Brachiopodes) du Sahara Algerien. III. Semiplanidae viséens et namuriens. — Bull. Soc. hist. natur. Afr. Nord, 1980, t. 69, № 12, 85 p.

Legrand-Blain M. Brachiopod (Productid — Spiriferid) distribution in the Algerian Sahara near the Mid-Carboniferous boundary. — In: Biostratigraphic data for a Mid-Carboniferous boundary. Leeds, 1982, p. 77—88.

Macdonald K.B. Quantitative community analysis: Recurrent group and cluster techniques applied to the fauna of the Upper Devonian Soneya group, New York. — J. Geol., 1975, vol. 83, № 4, p. 473—499.

Morris P.G. An occurrence of the productid brachiopod *Striatifera striata* (Fischer) in the Carboniferous limestone of north Staffordshire. — Merican Geol., 1969, vol. 3, N 2, p. 147—150.

Осипова А.И., Бельская Т.Н. [Осипова А.И.,

Бельская Т.Н.] Use of combined palaeoecologic and lithologic investigations for the analysis of facies and the process of sedimentation. — C. r. VI Congr. intern. stratigr. géol. Carbonifère, Sheffield, 1967, vol. III. Maastricht, 1970, p. 1293—1303.

Plaziat J.C., Pajaud D., Emig C., Gall J.C. Environments et distribution bathymétrique des *Lingules* actuelles; conséquences pour les interprétations paléogéographiques. — Bull. Soc. géol. France, 1978, t. 20, № 3, p. 309—314.

Ramsbottom W.H.C. Carboniferous. — In: The ecology of fossils. L.: Duchworth and Co, 1978, p. 146—183.

Ramsbottom W.H.C. The causes of faunal change in the Mid-Carboniferous. — In: Biostratigraphic data for a Mid-Carboniferous boundary. Leeds, 1982, p. 95—100.

Sando W.J. The palaeoecology of Mississippian corals in the western conterminous United States. — Acta palaeontol. pol., 1980, vol. 25, № 3—4, p. 619—631.

УДК 56.076.6:551.735.1

В.Ф. ШУЛЬГА, В.Я. ТАБОЯКОВА

ПРИМЕНЕНИЕ ЛИТОЛОГО-ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ДЛЯ ДЕТАЛЬНЫХ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ И ПРОГНОЗА УГЛЕННОСТИ

В СССР литолого-палеоэкологические исследования широко и успешно используются при изучении различных по возрасту и генезису осадочных толщ [Осипова, 1980]. Однако несмотря на положительный опыт применения таких исследований в ряде угольных бассейнов [Погоревич, 1956; Бетехтина, 1961; Александри-Садова, 1965; Македонов, 1965; Иванова Н.В., 1973], литолого-палеоэкологический анализ в угольной геологии еще не получил достаточного развития. В то же время широкое распространение генетического направления в изучении угленосных формаций и присутствие во многих из них в значительных количествах остатков фауны и биогенных текстур являются предпосылкой для широкого применения литолого-палеоэкологических исследований при изучении угольных месторождений. Намечаются два основных аспекта использования палеоэкологических наблюдений: для корреляции угленосных разрезов и для палеогеографических реконструкций и прогноза угленосности.

Рассмотрим эти вопросы на примере изучения поздневизейско-раннесерпуховской угленосной формации Донбасса, развитой на западном продолжении бассейна в пределах южного борта Днепровско-Донецкого прогиба (ДДП) и северного склона Украинского щита (УШ). Нижняя граница этой формации проводится по смене карбонатных отложений угленосными терригенными, а верхняя — по кровле выдержанного известняка D_1^{2b} [Шульга, 1981]. Ее мощность возрастает к северо-востоку от 250—300 м на склоне Украинского щита до 1400—1600 м в приосевой части Днепровско-Донецкого прогиба, где угленосные отложения замещаются обломочной (глинисто-алевритовой) морской формацией. Разрез угленосных отложений имеет ясно выраженный циклический характер и представлен переслаиванием песчаников, алевритов и аргиллитов. Подчиненное развитие имеют пласты углей и известняков. Весьма разнообразен фациальный состав формации. Наиболее распространены морские и переходные (в основном лагунные) отложения. Широко развиты также осадки заболоченных приморских низменностей. При переходе от восточной части Западного Донбасса (Межевской,

Павлоградско-Петропавловский, Западно-Павлоградский районы) к западной (Новомосковский, Петриковский районы) в разрезе отмечается заметное сокращение морских отложений и увеличение континентальных. Из-за слияния угольных пластов и седиментационных циклов в этом направлении происходят также существенные изменения в строении и литологическом составе угленосных отложений. Значительная литологическая изменчивость и отсутствие выдержанных маркирующих горизонтов затрудняют корреляцию угленосных отложений в пределах слабо разведанных угленосных площадей, а недостаточная изученность фациального состава угленосной формации препятствует детальному выявлению обстановок накопления угленосных осадков и научно обоснованному прогнозу угленосности. Для решения этих важных вопросов был осуществлен формационный анализ угленосных отложений нижнего карбона Донбасса, составной частью которого явилось их литолого-палеоэкологическое изучение.

Изучение проводилось в соответствии с общими установками, изложенными в работах Р.Ф. Геккера и его сотрудников [Осипова, 1955; Геккер, 1957; Геккер, Осипова, Бельская, 1962; Геккер, Осипова, 1965], Е.А. Ивановой [1958] и др. Ввиду отсутствия обнажений наблюдения проводились по керну скважин. Было описано 180 разрезов (более 70 000 погонных метров), равномерно расположенных на площади. Керн описывался с детальностью, исключающей пропуски как литогенетических типов, так и слоев, содержащих органические остатки. Были отобраны все образцы с макрофауной, независимо от ее сохранности. При этом одинаковое внимание уделялось как скелетным остаткам, так и следам жизнедеятельности организмов, которые тщательно изучались. В лабораторных условиях сборы были определены, а полевые наблюдения, характеризующие условия и образ жизни и характер захоронения организмов, были в значительной степени дополнены и откорректированы. По всем описанным разрезам были составлены литологические, литогенетические и фациальные колонки м-ба 1:200. В дальнейшем были построены фациально-палеоэкологические профили, увязавшие между собой все разрезы как вкрест, так и по простиранию угленосных отложений. Они явились основой для составления палеоэкологических карт. Результаты определения фауны, детальное описание содержащей органические остатки породы, предварительно установленный в поле ее генезис, стратиграфическое положение и местоположение в седиментационном цикле I порядка по каждому изученному образцу были систематизированы. При этом основное внимание было направлено на решение вопросов сопоставления и увязки разрезов угленосной формации и выяснение генезиса отложений.

При сборе фактического материала, а также в дальнейшем при его лабораторной обработке было установлено, что макрофауна в основном встречается в аргиллитах; различная степень сохранности связана преимущественно с раздавливанием раковин организмов в местах их обитания и захоронения, а не с переносом. В преобладающем большинстве случаев сохранность фауны такова, что позволяет сделать определение до вида. Эти два обстоятельства дают основание полагать, что комплексы обнаруженной и изученной в том или ином слое фауны в значительной степени соответствуют существовавшим ранее сообществам. Для получения достоверных данных о распределении фауны и биогенных текстур количество скелетных остатков и следов жизнедеятельности организмов учитывалось только в полных разрезах угленосной формации, расположенных в пределах детально разведанных частей территории, где достигнута весьма точная корреляция разрезов и отдельных угольных пластов. Оценка содержания в слоях брахиопод, двусторчатых моллюсков, кораллов, трилобитов и гастропод определялась фактическим количеством раковин, ядер или отпечатков. Содержания же мшанок, криноидей, рыб и цефалопод определялось по числу слоев (каждый из которых является отдельным литогенетическим типом), в которых они были обнаружены. Различный подход при количественном определении органических остатков заключенных в разрезе, объясняется невозможностью подсчета истинного количества особей по обрывкам мшанок, членикам стеблей криноидей и др. По этой же причине

степень развития биогенных текстур также определялась числом слоев, в которых они были встречены.

Вертикальное распространение скелетных остатков и следов жизнедеятельности организмов определялось построением графиков, на которых показывалось процентное содержание организмов, а также слоев со следами жизни в седиментационных циклах II порядка, имеющих среднюю мощность 25–30 м, или встречаемость органических остатков, определяемая числом слоев, содержащих фауну и биогенные текстуры, на 25 м вертикального разреза.

Данные наблюдений над органическими остатками с литолого-палеоэкологических профилей переносились на крупномасштабные палеогеографические карты, построенные для времени формирования регрессивной (подугольной) и трансгрессивной (надугольной) частей седиментационных циклов I порядка, имеющих мощность 3–5 м. Благодаря этому были выявлены закономерности распределения систематических и экологических групп организмов на площади и связь их с определенными палеогеографическими обстановками. Вместе с тем органические остатки и следы жизни являлись одним из основных критериев при определении фациального типа осадков. Таким образом, литолого-палеоэкологический анализ и палеогеографическое картирование проводились в неразрывной связи, при взаимном уточнении, дополнении и корректировании. Сведения о количественном подсчете фауны и следов жизни обрабатывались по систематическому, экологическому, фациальному и территориальному признакам, а результаты исследований изображались в виде круговых диаграмм и схем. На основании этих данных для периодов накопления отдельных частей угленосной формации (подформаций) были составлены крупномасштабные (1:100 000) палеоэкологические карты (см. рис. 3), на которых показывался систематический состав фауны (сообщества), следы жизни, степень их развития, грунты, палеоэкологические зоны. Палеоэкологические карты представляют существенное дополнение к палеогеографическим картам. Их построение явилось значительным элементом палеогеографического картирования, синтезирующим данные всех полевых и камеральных исследований. Именно на этом этапе работ предварительно установленные литогенетические типы и фации получили окончательную интерпретацию, а палеогеографические обстановки и многие важные генетические признаки угленосной формации — площадное изображение.

В результате литолого-палеоэкологического анализа установлен весьма разнообразный систематический и экологический состав фауны нижнекарбоновой угленосной формации Донбасса. Наиболее распространены в ней брахиоподы и двусторчатые моллюски, составляющие соответственно около 50 и 30% всей макрофауны. Большая часть (около 30%) макрофауны представлена неподвижным бентосом. Подчиненное значение имеет зарывающийся (25%) и прикрепляющийся бентос (25%). Еще менее развит подвижный бентос (около 15–18%). Нектонные организмы составляют всего 2–3% макрофаунистических остатков. Для угленосной формации характерно значительное развитие беззамковых брахиопод (около 35% общего числа), представленных лингулами и в меньшей степени орбикулоидеями. Более широко распространены замковые брахиоподы (примерно 65%). Разнообразен также экологический состав. Наибольшее развитие имеют свободнoleжащие брахиоподы — 45% (*Eomarginifera*, *Schuchertella*, *Schellwienella*, *Pustula* и *Gigantoproductus*, другие продуктиды, хонетиды); далее следуют зарывающиеся — 30% (*Lingula*), якорные — 20% (*Camarotoechia*, *Spiriferidae*) и прикрепляющиеся — 5% (*Orbiculoidea*). Наиболее эвригалинные брахиоподы (*Lingula*, *Camarotoechia*, *Eomarginifera*, *Schuchertella* и *Schellwienella*) в основном встречаются в осадках, непосредственно покрывающих угольные пласты. Остальные более стенобионтные брахиоподы имеют гораздо больший диапазон вертикального распространения относительно угольных пластов.

Двусторчатые моллюски представлены как неморскими, так и морскими формами. Первые составляют примерно 3–5% двусторков и представлены пресноводно-олоноватоводными *Anthraconauta*, *Najadites*, *Carbonicola* и *Anthraconaja*. Представи-

тели первых двух родов вели прикрепленный образ жизни, остальные являлись подвижным бентосом [Иванова Н.В., 1973]. В угленосной формации антракозиды встречаются в аргиллитах, залегающих непосредственно в кровле угольных пластов или подстилающих болотные осадки почвы углей. Иногда совместно с неморскими двустворками встречаются мелкие лингулы. Морские двустворчатые моллюски по сравнению с неморскими распространены гораздо шире. Среди них наиболее развиты представители родов *Anthraconeilo*, *Nuculavus* и *Polidevcia*, составляющие примерно 60% всех двустворок. В отличие от неморских форм они встречаются в разрезе на большем вертикальном удалении от угольных пластов. Наиболее распространены подвижные двустворки — около 55% (*Anthraconeilo*, *Parallelodon*, *Sanguinolites*), затем следуют зарывающиеся (более 35%) — *Nuculavus*, *Polidevcia* и свободнолежащие — 8% (*Aviculorecten*).

Макрофауна представлена также брюхоногими (*Bellerophon*, *Euphemites*) и головоногими (*Orthoceratida*) моллюсками, трилобитами (*Phillipsia*, *Griffithides*), мшанками — в основном сетчатыми (*Fenestella*, *Septopora*, *Goniocladia*) и в меньшей степени ветвистыми (*Rhombopora*, *Rhabdomeson*, *Eridotrypella*), морскими лилиями (в основном членики *Cyclocyclus*, реже *Synphocrinus*, *Decadocrinus*), рыбами (в основном *Crossopterygii* и *Actinopterygii*, реже *Stenacanthi* и *Bradyodonti*). Известняки содержат богатый и разнообразный комплекс фораминифер, среди которых наиболее характерны *Loeblichia*, *Plectogyra*, *Globoendothyra*, *Archaeodiscus*, *Eostaffella* и др.

Кроме скелетных остатков, в угленосной формации широко распространены "следы жизни", в основном представленные ходами илоедов и норками роющих животных. Среди первых различаются короткие, мелкие (диаметр 1–2 мм), округлые в поперечном сечении ходы, заполненные светло-серым алевритовым материалом. Обычно они располагаются по плоскостям наслонения в аргиллитах, содержащих алевритовый и углистый материал. Норки роющих животных встречаются в более грубозернистых (песчано-алевритовых) осадках и отличаются более значительными размерами — до 10 см в длину и в поперечном сечении 2 см. Они имеют неправильные очертания и преимущественно ориентированы перпендикулярно к наслонению пород. Реже встречаются следы ползания организмов на поверхностях слоев. Ходы илоедов и норки роющих животных имеют примерно равное распространение, составляя по 40% всей ихнофауны. В 20% случаев эти следы жизни обнаружены совместно. Биогенные текстуры чаще встречаются в подошве угольных пластов, чем в их кровле.

В результате детального литолого-фациального количественного палеоэкологического изучения нижнекарбонных угленосных отложений Донбасса были выявлены тесные связи между организмами и средой их обитания. Они выражаются прежде всего в том, что определенным фациальным типам осадков соответствуют определенные экологические комплексы фауны (сообщества). В направлении от суши к морю вместе с закономерной сменой литогенетических типов и фаций происходит закономерное изменение содержащихся в них фаунистических остатков (рис. 1, 2). При переходе от мелких водоемов к более глубоким выделяются четыре сменяющих друг друга сообщества бентосной фауны.

Первое сообщество — озерная, мелководно-лагунная, пресноводная или выдерживающая сильное опреснение, преимущественно прикрепляющаяся и подвижная фауна. Неморских двустворок здесь 95–98%, мелких лингул — 2–5%. Грунты преимущественно глинистые (> 80%). Второе сообщество — лагунная и лагунно-морская, преимущественно эвригалинная зарывающаяся и прикрепляющаяся фауна. Мелких лингул — 35–60%, средних — 15–20%, крупных — 10–12%, эвригалинных замковых брахиопод — 10–20%, неморских двустворок — до 5% и морских — 5–10%. Грунты преимущественно глинистые (65–75%), а также глинисто-алевритовые (25–35%). Многочисленны ходы илоедов и норки роющих животных. Третье сообщество — прибрежная мелководноморская, эвригалинная и частично стеногалинная, преимущественно зарывающаяся и свободнолежащая фауна. Средних лингул — 10–15%, крупных — 8–10%, эвригалинных замковых брахиопод — 10–15%, стеногалинных — 25–35%.

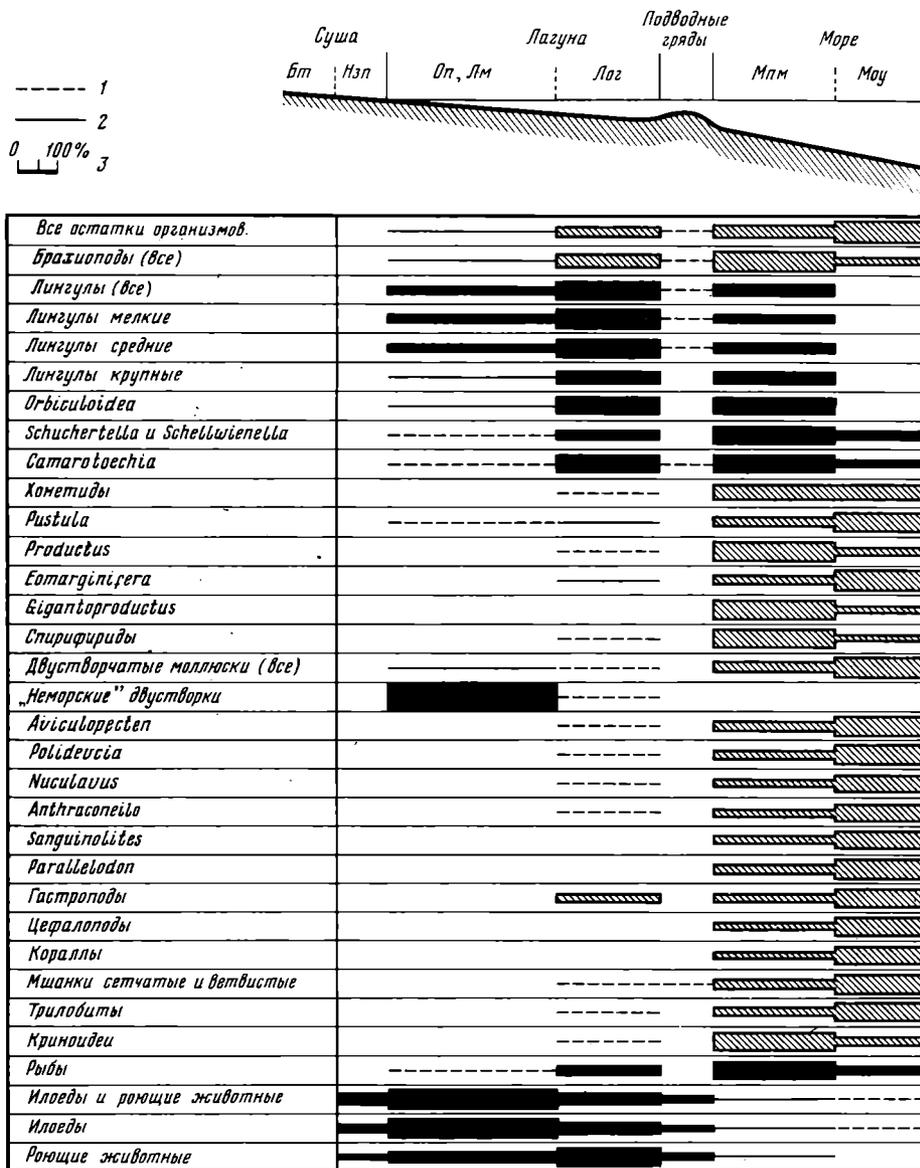


Рис. 1. Сводная схема распространения фауны в поздневизейских—раннесерпуховских водоемах Донбасса

Палеогеографические области: Бт—болота торфяные; Низп — низменность заболоченная приморская; Оп — озера приморские, лагуны сильно опресненные; Лм — лагуны мелкие; Лог — лагуны относительно глубокие; Млм — море прибрежное мелкое; Моу — море относительно удаленное от берега, мелкое. 1—3 — содержание фауны: 1 — до 5%, 2 — 5—10%. Черным цветом показаны наиболее эвригаллинные формы, косой штриховкой — более нормально-морские

30%, морских двустворок — 15—20%. Многочисленны мшанки и криноидеи. Грунты преимущественно глинистые (80—85%), в меньшей степени глинисто-алевритовые (15—20%). Четвертое сообщество — относительно удаленная от берега мелководно-морская, преимущественно стеногаллинная, свободнолежачая и подвижная фауна. Стеногаллинных брахиопод — 15—20%, двустворчатых моллюсков — 35—40%. Грунты глинистые. В наиболее удаленных от берега зонах моря с преимущественно терриген-

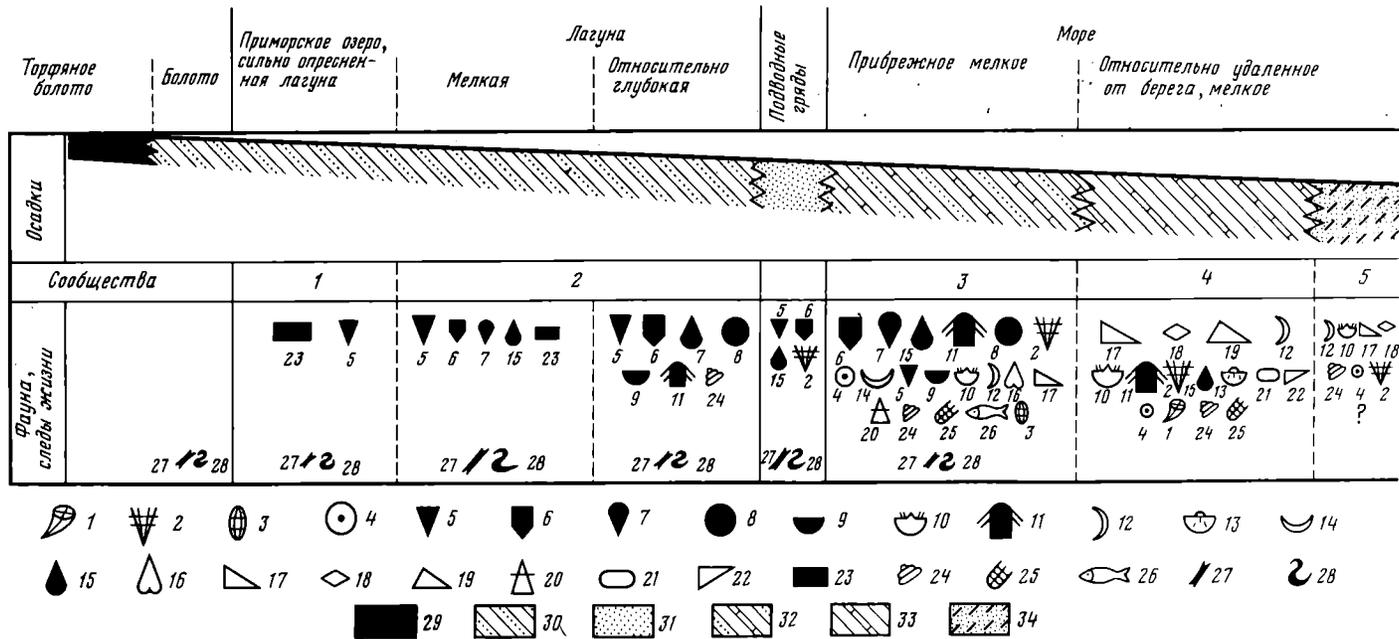


Рис. 2. Схема распределения осадков и сообществ фауны в период накопления нижнекарбоневой угленосной формации по направлению от суши к центральной части моря

Фауна: 1 — кораллы; 2 — мшанки сетчатые; 3 — трилобиты; 4 — криноидеи; 5–16 — брахиоподы: 5 — лингулы мелкие, 6 — лингулы средние, 7 — лингулы крупные, 8 — Orbiculoidea, 9 — Schuchertella и Schellwienella, 10 — хонетиды, 11 — Eomarginifera, 12 — Productus, 13 — Pustula, 14 — Gigantoproductus, 15 — Samarotoechia, 16 — спирифериды; 17–23 — двустворчатые моллюски: 17 — Anthraconeilo, 18 — Nuculavus, 19 — Polidevcia, 20 — Aviculopecten, 21 — Parallelodon, 22 — Sanguinolites, 23 — неморские двустворки (Anthraconauta, Carbonicola, Najadites); 24 — гастроподы; 25 — цефалоподы; 26 — рыбы. Следы жизнедеятельности: 27 — норки роющих животных; 28 — ходы илоедов.

Осадки: 29 — уголь; 30 — аргиллиты, алевролиты; 31 — алевролиты, печаники; 32 — аргиллиты, алевролиты с редкими прослоями известняков; 33 — аргиллиты с пластами известняков; 34 — алевролиты с прослоями аргиллитов. Черным цветом показаны наиболее эвригалинные формы, размерами значков — относительное обилие тех или иных организмов

ной седиментацией в небольшом количестве встречаются стеногалинные брахиоподы, двустворки, гастроподы, криноидеи, мшанки, которые, возможно, образуют пятое сообщество. Сообщества, установленные нами в поздневизейско-раннесерпуховской угленосной формации Донбасса, весьма сходны с сообществами, выделенными А.И. Осиповой, Р.Ф. Геккером и Т.Н. Бельской в 1971 г. в визейских угленосных отложениях Подмосковского бассейна.

Состав и обилие скелетных остатков и биогенных текстур закономерно изменяются к северо-востоку, при переходе от склона Украинского щита к центральной части ДДП. На рис. 3 (см. вкл.) обилие фауны и основные экологические типы показаны на диаграммах, размеры которых определяются частотой встречаемости фауны. Наименьший размер соответствует одному-двум слоям с фауной на 50 м вертикального разреза, средний — трем-четырем и наибольший — более четырех слоев с фауной на 50 м разреза. Как видно на схеме, вначале происходит постепенное увеличение количества скелетных остатков и биогенных текстур, а затем уменьшение. В этом же направлении происходит направленное изменение сообществ. Степень развития лагунной и лагунно-морской фауны (первое и второе сообщества) уменьшается, а доля участия морской фауны (третье и четвертое сообщества) увеличивается. В соответствии с указанными изменениями выделяются четыре биономические зоны. В Петриковском и западной части Новомосковского районов находится зона распространения бедной лагунной, мелководно-лагунной (65–70%), а также озерной пресноводной или выдерживающей сильное опреснение фауны (I зона). Наиболее характерными обитателями ее являются антракозииды и мелкие лингулы. Северо-восточнее — в Новомосковском и западной части Павлодарско-Петропавловского районов — располагается II зона с преимущественным распространением многочисленной лагунной и лагунно-морской (55–65%) и значительным процентом прибрежной мелководноморской (25–35%) фауны. Широко развиты следы жизнедеятельности организмов. В западной части этой зоны наиболее распространены мелкие и средние лингулы, *Samarotoechia*, а в восточной — крупные лингулы, *Eomarginifera*, *Orbiculoidea*, *Schuchertella*, *Crinoidea*, *Bryozoa*, а из двустворок — *Anthraconeilo* и *Nuculavus*. Северо-восточнее расположена III зона, характеризующая распространением многочисленной, преимущественно мелководноморской (главным образом прибрежной) фауны и небольшим развитием следов жизни. Представители третьего и четвертого сообществ составляют здесь более 50% органических остатков. Наряду со средними и крупными лингулами распространены *Samarotoechia*, *Eomarginifera* и другие продуктиды, хонетиды, а также кораллы, криноидеи, мшанки, двустворки *Anthraconeilo*, *Nuculavus*, *Sanguinolites*, *Polidevcsia* и др. На крайнем северо-востоке Западного Донбасса условно выделена IV зона, соответствующая области накопления преимущественно терригенных пород с малочисленной морской фауной.

Изменения на площади следов жизнедеятельности организмов выражены менее четко. В пределах I биономической зоны весьма широко развиты ходы илоедов. К северо-востоку, во II зоне, относительное содержание их уменьшается, а число норок животных увеличивается; несколько более грубым становится состав вмещающих пород. Далее к северо-востоку, в пределах III зоны, вновь увеличивается относительное количество ходов илоедов, а осадки, заключающие биогенные текстуры, становятся более тонкими.

Результаты проведенных исследований широко использовались при решении обоих вопросов, упомянутых в начале статьи — т.е. для корреляции разрезов и для палеогеографических реконструкций и прогноза угленосности. При детальном литолого-палеоэкологическом анализе было установлено неравномерное распределение скелетных остатков организмов в разрезе самарской свиты (рис. 4) — наиболее важной в промышленном отношении части рассматриваемой угленосной формации. Наибольшее количество остатков содержится в низах и верхах свиты, наименьшее — в интервале, отвечающем угольному пласту c_4^1 . На этом общем фоне выделяются более мелкие чередующиеся максимумы и минимумы количества и качественного разнообразия фауны. Так, максимумы количества и разнообразия отмечены между угольными пла-

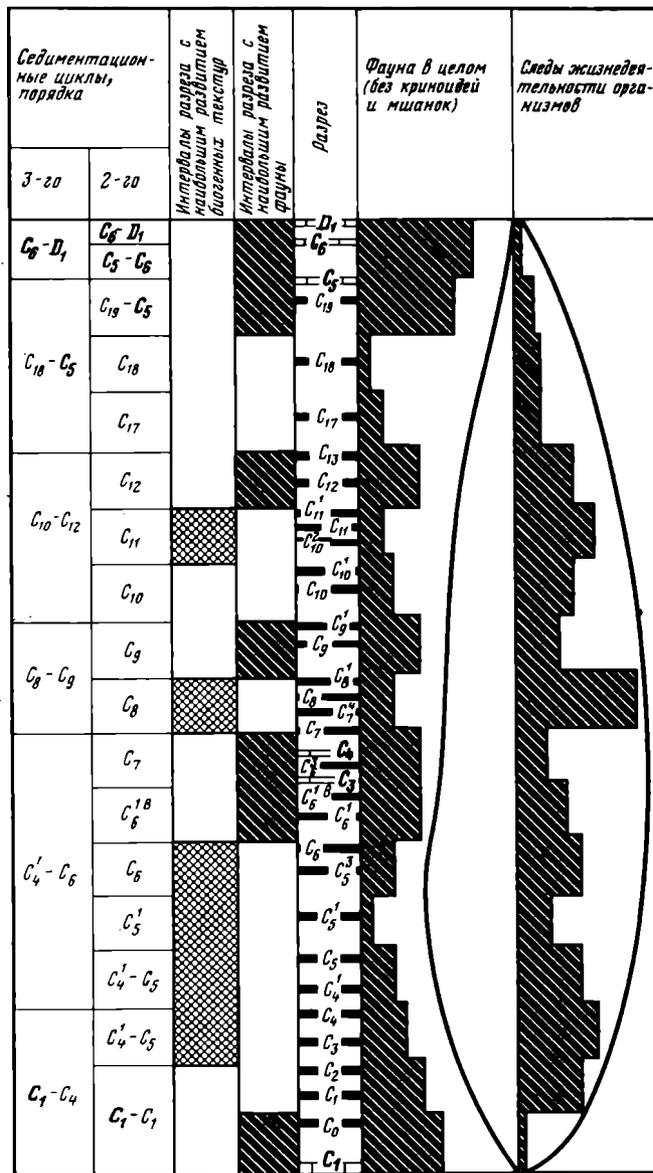


Рис. 4. Вертикальное распределение фауны и следов жизнедеятельности организмов в самарской свите Западного Донбасса

тами $C_6^1 - C_7$, $C_9 - C_9^1$ и $C_{12} - C_{13}$, а также между пластом угля C_{18} и известняком D_1 . Минимумы скелетных остатков наблюдаются между угольными пластами $C_4^1 - C_6$, $C_4^1 - C_4$, $C_{10} - C_{11}^1$, $C_{17} - C_{18}$. Неравномерность распространения скелетных остатков наблюдается как для общего их количества, так и для обилия остатков отдельных групп (брахиоподы, двустворчатые моллюски) и представителей отдельных родов (см. рис. 4).

Как видно на рис. 4, распределение по разрезу следов жизнедеятельности также неравномерно. Наиболее редко биогенные текстуры наблюдаются в самой нижней (от известняка C_1 до пласта угля C_0) и в верхней (между известняками C_5 и D_1) частях свиты. Максимальное их распространение приходится на интервал между уголь-

ными пластами $c_7^4 - c_8^1$. На этом общем фоне также отмечаются более мелкие максимумы и минимумы, причем кривые обилия остатков скелетной фауны и следов жизнедеятельности разнонаправлены. В слоях с минимальным содержанием скелетных остатков биогенные текстуры наиболее обильны (например, в интервале $c_7^4 - c_8^1$). На основании этих закономерностей может быть сделан вывод, что условия, благоприятные для массовых поселений роющих бесскелетных организмов, были мало подходящими для обитания (и захоронения) брахиопод, двустворок и других, преимущественно морских организмов.

Как известно, для массового развития роющих организмов (и захоронения следов их жизнедеятельности) наиболее благоприятны мелководные обстановки с умеренно подвижной водой и обилием приносимых с суши питательных частиц [Геккер, 1954, 1980; Геккер, Ушаков, 1962; Michaelis, Dixon, 1969]. Как показали детальные литолого-палеоэкологические наблюдения, в изученной формации интервалы разреза с наибольшим развитием ходов илоедов и норок зарывающихся организмов соответствуют широкому распространению осадков мелководных лагун. Наоборот, значительное содержание скелетных остатков при ограниченном распространении биогенных текстур характерно для относительно глубоководных частей разреза, сложенных преимущественно глинистыми осадками — отложениями глубоких лагун и моря, с небольшим содержанием углистого материала и вообще органического вещества.

Выявленные особенности распространения фауны, установленные в пределах детально изученных шахтных полей, были использованы (в комплексе с другими корреляционными методами) для расчленения и увязки разрезов угленосных отложений на площадях, еще не разведанных, но перспективных в отношении промышленной угленосности [Шульга, 1971]. При этом на территории Павлоградско-Петропавловского и Западно-Павлоградского районов, располагавшихся в раннесерпуховское время ближе к морю, принимались во внимание максимумы и минимумы распространения в основном скелетных остатков. В то же время для Новомосковского и отчасти для Петриковского районов, где осадки имеют более мелководный характер и распространение скелетных остатков фауны ограничено, при сопоставлении разрезов учитывались особенности распределения биогенных текстур. Установленные при литолого-палеоэкологическом анализе раннесерпуховской угленосной формации соотношения распространения скелетной фауны и следов жизнедеятельности организмов подтверждают справедливость вывода Р.Ф. Геккера [1954], что при сопоставлении одновозрастных отложений с сильной фациальной изменчивостью особое значение имеет не столько сходство органических остатков, сколько их различие.

Установленные в результате проведенных исследований сообщества организмов явились основой для крупномасштабного палеоэкологического районирования территории Западного Донбасса. Во многом это способствовало выявлению основных черт палеогеографии рассматриваемой территории в поздневизейское—раннесерпуховское время (местоположение области сноса, аккумулятивной низменности и моря; их общая характеристика и др.), определяющих генетический тип крупных частей угленосной формации (подформаций), а именно высокоугленосный болотно-лагунный в средней части формации и слабоугленосный болотно-морской — в верхней и нижней ее частях.

Таким образом, литолого-палеоэкологические исследования способствовали реальной оценке общей и промышленной угленосности различных частей разреза формации, что имеет важное значение для поисков новых угольных месторождений. Литолого-палеоэкологический анализ сыграл важную роль также при детальной реконструкции палеогеографических обстановок накопления угленосных осадков. В первую очередь это относится к выделению литогенетических типов, а также фаций и подфаций осадков переходной группы от континентальной к морской. Благодаря наблюдениям над фаунистическими остатками и биогенными текстурами представилась возможность подробно охарактеризовать лагунные образования, столь широко распространенные в угленосной формации, и подразделить их на отложения приморских озер и сильно

опресненных лагун (с мелкими лингулами и неморскими двустворками), мелководных лагун (с широким распространением биогенных текстур, мелкими лингулами, неморскими двустворками) и относительно глубоких лагун (с мелкими и средними лингулами и камаротехиями). Литолого-палеоэкологические исследования, в сочетании с другими методами изучения угленосных отложений, сыграли решающую роль в выделении обычно трудно диагностируемых по керну скважин отложений прибрежных аккумулятивных форм, представленных в нижнекарбоневой угленосной формации Донбасса песчано-алевритовыми осадками подводных гряд.

Для этих образований характерно присутствие разнообразных, преимущественно переотложенных остатков фауны, носящих следы интенсивной механической обработки. В основном это несортированные по размерам членики криноидей, а также раковины мелких ребристых камаротехий. Встречаются также раковины мелких лингул, обломки раковин двустворок и гастропод, панцирей трилобитов, обломки кораллов, колоний мшанок (фенестелл и др.) и чешуи рыб (палеонисцид). Такой своеобразный смешанный состав фауны, в котором, наряду с эврибионтными лингулами и камаротехиями, присутствуют явно переотложенные остатки трилобитов, кораллов, цефалопод и других стеногалинных морских организмов, указывает на то, что последние забрасывались в область прибрежных аккумулятивных гряд волнами со стороны моря. Интересно отметить, что среди непереотложенных остатков брахиопод присутствуют представители только двух экологических типов — зарывающиеся мелкие лингулы (40%) и якорные мелкие камаротехии (60%), более приспособленные к обитанию в подвижной воде, чем свободнoleжащие формы.

Существенна роль литолого-палеоэкологических наблюдений также в разделении морских отложений на прибрежные и более удаленные от берега. Подобная детализация фациального состава угленосных отложений позволила осуществить крупномасштабное палеогеографическое картирование Западного Донбасса. Для раннесерпуховского времени было составлено более 100 крупномасштабных карт, отражающих палеогеографические обстановки в течение сравнительно коротких (10–12 тыс. лет) отрезков времени. Отражая результаты картирования угольных пластов, а также обстановки накопления вмещающих угли отложений, эти карты позволили осуществить прогноз развития отдельных пластов угля на неразведанных площадях. Тем самым результаты детального литолого-палеоэкологического анализа нашли применение для решения важных практических вопросов.

Широкое использование литолого-палеоэкологических наблюдений при изучении угленосных формаций (особенно паралических и бассейновых) будет способствовать решению обширного круга научных, методических и практических задач угольной геологии, повысит качество и эффективность поисковых и разведочных работ.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова-Садова Т.А.* Пластинчатожаберные из каменноугольных отложений Карагандинского бассейна. М.; Л.: Наука, 1965. 59 с.
- Бетехтина О.А.* Опыт построения палеофаунистических карт Кузбасса. — Докл. АН СССР, 1961, т. 141, № 2, с. 425–428.
- Геккер Р.Ф.* Сопоставление разрезов восточной и западной половин Главного девонского поля и основные черты экологии его фауны и флоры. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1954, № 4, с. 75–100.
- Геккер Р.Ф.* Введение в палеоэкологию. М.: Гостеолтехиздат, 1957. 83 с.
- Геккер Р.Ф.* Следы беспозвоночных и стигмарины в морских отложениях нижнего карбона Московской синеклизы. М.: Наука, 1980. 76 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 176).
- Геккер Р.Ф., Осипова А.И.* О соотношении палеогеографических и палеобиогеографических карт. — В кн.: Палеогеография Урала. Свердловск, 1965, с. 17–26.
- Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н.* Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии, его история, осадки, фауна и флора, условия их обитания и развитие. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Кн. 1. 335 с.; Кн. 2. 332 с.
- Геккер Р.Ф., Ушаков Б.В.* Vermes. Черви. — В кн.: Основы палеонтологии: Губки, архециаты, кишечнополостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 435–464.
- Иванова Е.А.* Развитие фауны в связи с условиями существования. Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его

историей. М.: Изд-во АН СССР, 1958. Кн. 3. 303 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 69).

Иванова Н.В. Двустворчатые моллюски и условия осадконакопления. М.: Наука, 1973. 164 с.

Македонов А.В. Угленосная формация и ее основные признаки. — В кн.: История угле-накопления в Печорском бассейне. М.; Л.: Наука, 1965, с. 47–135.

Осипова А.И. Палеоэколого-литологический анализ осадочных толщ как основа детальной стратиграфии. — В кн.: Вопросы геологии Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1955, т. 2, с. 845–864.

Осипова А.И. Из истории отечественной палеоэкологии. М.: Наука, 1980. 65 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 185).

Осипова А.И., Геккер Р.Ф., Бельская Т.Н. Закономерности распространения и смены фауны в позднелизвийском и раннеамюрском

эпиконтинентальных морях Русской платфор-мы. — В кн.: Современные проблемы палеонтологий. М.: Наука, 1971, с. 279–293. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 130).

Погоревич В.В. Опыт биофациального изучения воркутской свиты северо-восточной части Печорского бассейна. — Тр. Лаб. геологии угля АН СССР, 1956, вып. 5, с. 227–238.

Шульга В.Ф. Следы жизнедеятельности организмов и их значение для корреляции угленосных отложений Западного Донбасса. — Докл. АН СССР, 1971, т. 201, № 5, с. 1191–1194.

Шульга В.Ф. Нижнекарбоновая угленосная формация Донецкого бассейна. М.: Наука, 1981. 176 с.

Michaelis E.R., Dixon G. Interpretation of depositional processes from sedimentary structures in the Cardium Sand. — Bull. Canad. Petrol. Geol., 1969, vol. 17, N 4, p. 102–123.

УДК 551.762/763 (571.1/5) + 552.5 + 551.8:577.4

В.А. ЗАХАРОВ

РЕЗУЛЬТАТЫ КОМПЛЕКСНЫХ ЛИТОЛОГО-ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЮРСКИХ И НИЖНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ НА СЕВЕРЕ СИБИРИ

Комплексные стратиграфические, литолого-палеоэкологические и геохимические исследования морских юрских и нижнемеловых отложений на севере Сибири были начаты в 1961 г. группой палеонтологов, стратиграфов, литологов и геохимиков Института геологии и геофизики СО АН СССР, Севморгео (НИИГА) и ВНИГРИ под общим руководством В.Н. Сакса. Эти исследования имели целью воссоздание геологической истории эпиконтинентальных седиментационных бассейнов: Северо-Сибирского и Западно-Сибирского в течение всего времени их существования.

Одновременно с детальным (послойным) изучением систематического состава фауны и пород проводились тафономические, седиментологические и палеоэкологические наблюдения, в соответствии с методологией и методами, разработанными Р.Ф. Геккером и его сотрудниками [Геккер, 1933, 1954, 1957; Осипова, 1955; Геккер, Осипова, Бельская, 1962].

СТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ ОСНОВА

Основными объектами комплексных исследований явились естественные выходы юрских и нижнемеловых отложений на севере Сибири: в бассейнах рек Хеты (р. Хета, Боярка, Романиха, Маймеча), Попигая, Анабара; на побережье моря Лаптевых, на Северном, Центральном и Северо-Восточном Таймыре; на восточном склоне Приполярного Урала (бассейн р. Северной Сосьвы), а также керны скважин на Западно-Сибирской равнине.

Интенсивное литолого-палеонтологическое изучение перечисленных разрезов позволило в короткие сроки разработать надежную стратиграфическую основу для юрских и нижнемеловых отложений [Опорный разрез..., 1969, 1972; Граница юры и мела..., 1972; Стратиграфия..., 1976; и др.]. Наиболее важным стратиграфическим результатом этих работ было создание зональной биостратиграфической шкалы по аммонитам и двустворкам [Сакс и др., 1980]. Биостратиграфическая корреляция разнофациальных отложений, осуществленная на зональном уровне, позволила поставить сравнитель-

ные литолого-палеоэкологические исследования как на площади, так и по разрезу юрских и нижнемеловых отложений. Инфразональная (послойная) корреляция в пределах монофациальных отложений проводилась на основе комплексных литологических и биостратомических наблюдений на обнажениях [Захаров, Юдовный, 1967, 1974; Захаров и др., 1974].

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА

В отложениях юры и неокома заключены остатки разнообразных беспозвоночных животных и некоторых позвоночных: ихтиозавров, плезиозавров и рыб, а также водорослей: синезеленых, диатомей, кокколитофорид. Наиболее многочисленны моллюски, систематический состав которых известен по ряду публикаций: аммониты [Опорный разрез..., 1969; Граница юры и мела..., 1972; Меледина, 1973, 1977; Захаров, Месежников, 1974; Стратиграфия..., 1976], белемниты [Сакс, Нальняева, 1964, 1966, 1970, 1975; и др.], двусторчатые моллюски [Захаров, 1966б, 1970, 1981; Захаров, Месежников, 1974; Захаров, Шурьгин, 1978; Санин, 1976; и др.], гастроподы [Бейзель, 1978, и др.]. Из других макроокаменелостей монографически описаны брахиоподы [Дагис, 1968]. Хорошо изучены фораминиферы [Герке, 1961; Опорный разрез..., 1969; Фораминиферы..., 1972; Граница юры и мела..., 1972; Иванова, 1973; Лутова, 1981; и др.], отчасти радиолярии [Стратиграфия..., 1976], следы жизнедеятельности животных [Захаров, 1972], мшанки [Захаров, 1966а], морские лилии [Кликушин, 1979]. Однако до сих пор монографически не описаны часто встречающиеся ракообразные (остракоды и высшие раки), черви (полихеты), некоторые редко встречающиеся иглокожие: офиуры, морские ежи, голотурии (склеры).

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В пределах Северной и Западной Сибири юрские и неокомские отложения представлены преимущественно терригенными осадками, основной объем которых приходится на пески, алевроиты и глины. Более крупные разности, гравелиты и конгломераты, встречаются реже. Хемогенные образования представлены обычно конкрециями, составляющими не более 5% от общего объема пород. Среди глинистых разновидностей на некоторых стратиграфических уровнях распространены битуминозные сланцы.

Литология и геохимия осадков достаточно хорошо изучены и результаты изложены как в общегеологических, так и специальных публикациях [Сакс, Ронкина, 1957; Сакс и др., 1959; Бочарникова, 1959; Калинин, 1959; Воронов, 1961; Ронкина, 1965; Каплан, 1976; и др.].

В пределах седиментационных бассейнов выделяются по крайней мере два типа разрезов, одновременно формировавшихся в различных структурно-фациальных зонах — прибрежно-морской и центральной, относительно глубоководной. Установлены также промежуточные типы разрезов. Это позволило сравнить условия существования и осадконакопления в разных зонах палеобассейнов. Циклично построенные разрезы прибрежной мелководноморской зоны привлекались для выяснения условий существования сообществ в разное время как в сходных, так и в отличающихся обстановках. Большое внимание уделялось поискам палеоэкологических и геохимических критериев различия гомологичных фаций глин.

Как неоднократно подчеркивал Р.Ф. Геккер, особенностью изучения геологического разреза в поле с палеоэкологических позиций является детальность и тщательность наблюдений, поскольку полевые наблюдения поставляют более половины информации. В полевых условиях на геологических разрезах проводились биостратомические исследования. Они включали послойные тафономические характеристики типов захоронений, ориентировки и сортировки окаменелостей, степени окатанности, разрушения скелетов и их диагенетических преобразований и полуколичественную оценку частоты встречаемости каждого таксона в пределах единого ориктоценоза по семибалльной шка-

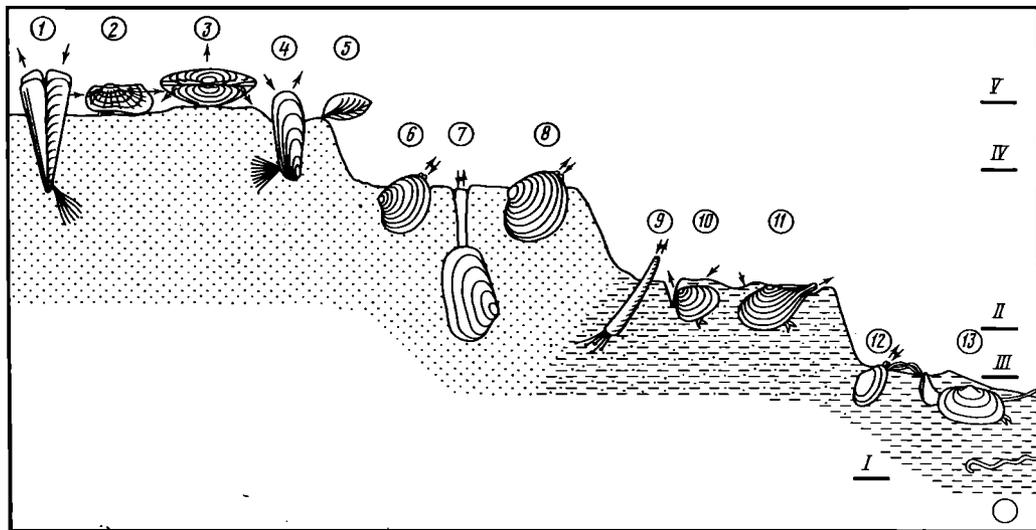


Рис. 1. Трофическая структура и распределение по уровням питания (римские цифры) главных групп бентоса в юрском и раннемеловом морях на севере Сибири

Фильтраторы высокого уровня: 1 – Pinna, 2 – Grammatodon, 3 – Boreionectes, 4 – "Musculus", 5 – Terebratulidae; фильтраторы низкого уровня: 6 – Astarte, 7 – Pleuromya, 8 – Arctica; собиратели низкого уровня: 9 – Dentalium, 10 – Nuculoma, 11 – Dasypomys; собиратели высокого уровня: 12 – Nuculana, 13 – Malletia; безвыборочные глотальщики: 14 – черви-илюеды (?) (по Захарову и Шурыгину, 1978)

ле, с использованием следующих категорий: изобилие (сотни экземпляров – 100), очень много (многие десятки экземпляров – 30), много (первые десятки экземпляров – 7), очень часто (11–15 экз. – 5), часто (6–10 экз. – 3), редко (3–5 экз. – 2), очень редко (1–2 экз. – 1). Важной особенностью предлагаемой нами шкалы является введение показателя частоты встречаемости (цифры – 100, 30, 9, 5, 3, 2, 1), показывающего условную долю каждой категории в ориктоценозе. Показатель частоты встречаемости необходим для построения кривых встречаемости таксона (и жизненной формы) по разрезу и в дальнейшем для суждения о коррелятивных связях с другими таксонами и конкретными факторами среды [Захаров, 1981].

Литологические наблюдения включали определения типов пород, особенностей последовательности напластования (цикличности), типов слоистости, контактов слоев, конкретных включений, цвета и мощности отложений. Проводится также отбор образцов на лабораторные литологические, геохимические и биогеохимические анализы [Захаров, Юдовный, 1974].

Наболее ответственной операцией на лабораторной стадии является палеоэкологическая классификация организмов. Единицей классификации служит жизненная форма. Она объединяет группы видов или родов со сходным образом жизни: способом питания, эволюцией, отношением к абиотическим факторам среды. Таким образом, жизненная форма – это функциональная, а не филогенетическая единица [Геккер, 1968; Мерклин, 1968]. Принадлежность таксона к определенной экологической категории определялась разными способами: морфо-функциональным анализом, сравнительно-актуалистическим методом или исходя из тафономических наблюдений. Морские юрские и раннемеловые бореальные беспозвоночные были классифицированы по уровням и способу питания (трофические группировки, рис. 1), по их поведению на субстрате (экологические), по отношению к кислороду, гидродинамике, температуре и солености воды, по предпочтению определенного типа грунта (эдафические группировки), по глубинности (батиметрические) и, наконец, по размеру и толщине раковин (морфологические) [Захаров, Шурыгин, 1978; Захаров, Сакс, 1979; Захаров, 1981].

Для крупных выборок видов строились размерно-частотные кривые. Наряду с поле-

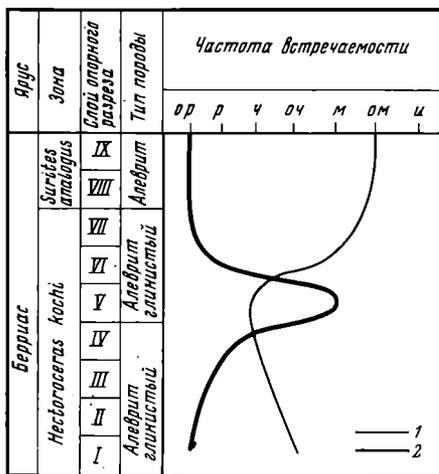
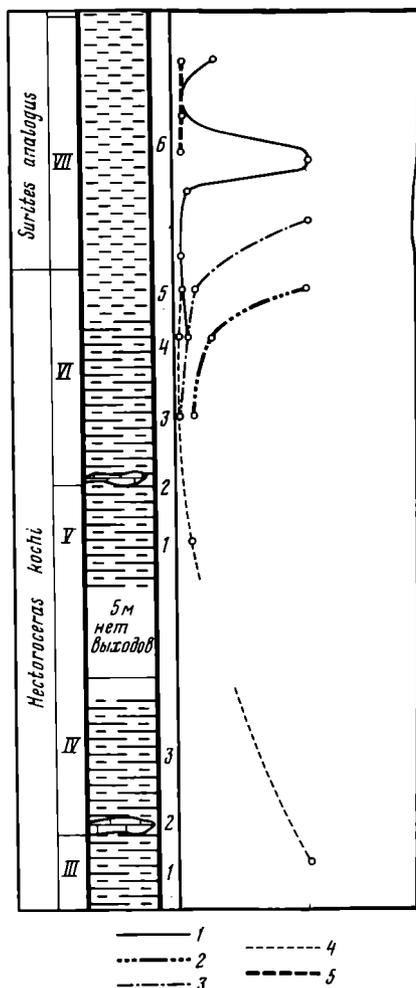


Рис. 2. Кривые, отражающие биотопическое исключение экологически близких жизненных форм бухий (1) и иноцерамов (2) в берриасе в условиях средней сублиторали на р. Боярке; Хатангская впадина, север Сибири [по Захарову, Турбиной, 1979]

ор – очень редко; р – редко; ч – часто; оч – очень часто; м – много; ом – очень много; и – изобилие. Слои опорного разреза даны по Захарову [1970]

Рис. 3. Кривые частоты встречаемости бухий, демонстрирующие правило биотопического взаимоисключения близкородственных видов: *Buchia unshensis* (1), *B. okensis* (2), *B. jaskovi* (3), *B. volgensis* (4), *B. tolmatschowi* (5) в берриасе. Север Сибири, р. Боярка. Римские цифры – номера слоев в опорном разрезе неокома [Захаров, 1970]; арабскими обозначены номера слоев в обнажениях [по Захарову, 1981]



выми тафономическими и седиментационными данными, они привлекались для суждения о прижизненных биоценологических ассоциациях видов, к которым относились автохтонные элементы ориктоценозов [Захаров, 1974, 1975]. Реконструированные палеобиоценозы служили наиболее надежной основой для разнообразных палеоэкологических построений: анализа взаимоотношений совместно существовавших видов, относившихся к одной жизненной форме (рис. 2), близкородственных видов (рис. 3), структуры донных сообществ, их сукцессий (рис. 4) и воссоздания катены бентоса на различных этапах развития палеобассейнов (рис. 5), а также для суждения об основных факторах абиотической среды на конкретных участках.

Лабораторные литолого-геохимические исследования включали фракционный и петрографический гранулометрический анализы, определение минерального состава и тяжелой фракции. Минеральный состав глин изучался во фракции < 0,001 мм с помощью рентгеноструктурного, электронно-микроскопического и термического методов, окрашивания органическими красителями и определения оптических констант в ориентированных агрегатах [Каплан, 1976; Каплан и др., 1973]. В комплексе геохимических исследований определялось содержание поглощенных катионов, органического углерода, форм железа, бора [Захаров, Юдовный, 1974].

Проводились также изотопные, биохимические и биогеохимические исследования

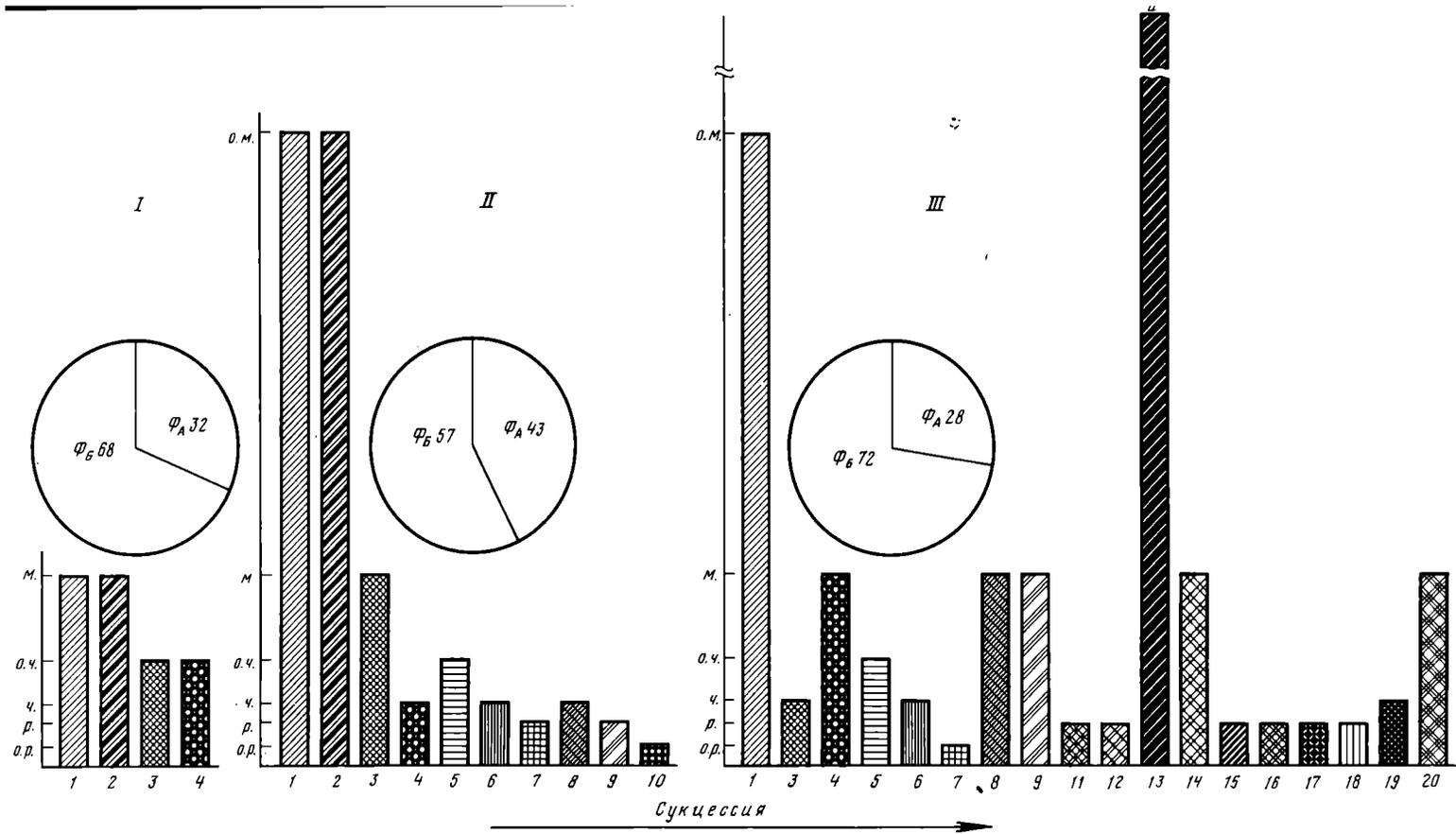


Рис. 4. Таксономическая (столбчатые графики) и трофическая (циклограммы) структура развивающихся во времени мелководных донных сообществ

I – пионерное сообщество: выровненное, с низким таксономическим разнообразием, слабой дифференцировкой по уровням питания, отсутствием резко доминирующего звена таксонов; *II* – промежуточное сообщество: выровненность нарушена, возросло таксономическое разнообразие, доминируют два таксона (астарте и устрицы), возросла дифференцировка по уровням питания; *III* – зрелое сообщество: слабая выровненность, высокое таксономическое разнообразие, резкое доминирование одного таксона (арктотис) на *V* трофическом уровне, значительная дифференцировка по уровням питания. Реконструкция по ориктоценозам: Северный Таймыр, бассейны рек Ленинградская Каменная, Надежда. Средневолжский подъярус, возможно, основание верхневолжского подъяруса; по оси абсцисс – показатель частоты встречаемости (обозначение оценок встречаемости см. на рис. 2); по оси ординат – роды беспозвоночных: *1* – *Astarte*, *2* – устрицы, *3* – *Buchia*, *4* – теребратулиды, *5* – *Pleurotoma*, *6* – "Musculus", *7* – *Isognomon*, *8* – *Arctica*, *9* – *Boreiopectes*, *10* – *Boreioxutoma*, *11* – *Pseudolimea*, *Limea*, *12* – *Aguilerella*, *13* – *Arctotis*, *14* – *Entolium*, *15* – *Modiolus*, *16* – *Grammatodon*, *17, 18* – два рода ринхонеллид, *19* – лингулиды, *20* – пескожилы; Φ_А – фильтраторы низкого уровня, Φ_Б – фильтраторы высокого уровня [по Захарову, 1981]

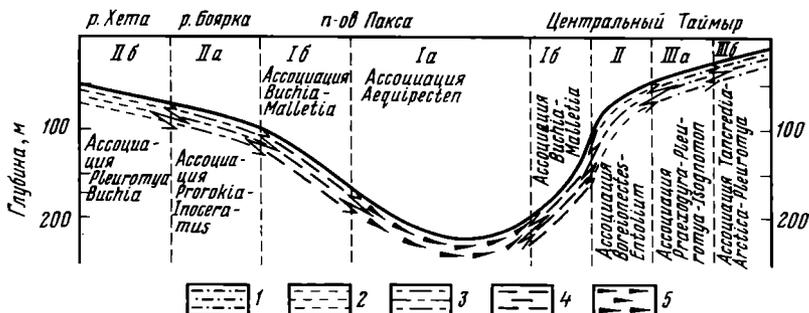


Рис. 5. Катена бентоса поздневожского (поздняя юра) Хатангского моря на севере Сибири

Римскими цифрами показаны биономические зоны; 1 – алеврит песчаный; 2 – алеврит, 3 – глина алевролитовая, 4 – глина, 5 – битуминозная глина

карбоната раковин моллюсков с целью определения абсолютных значений палеотемпературы, палеосолености и влияния фаций на биохимический состав раковин [Тейс, Найдин, Сакс, 1968; Берлин и др., 1970; Берлин, Хабаков, 1970; Захаров, Радостев, 1975; Захаров, Радостев, Базавлук, 1976; Нальняева, Радостев, 1979; Захаров, 1981].

Совместный анализ данных, полученных на полевой и лабораторной стадии исследования биогенной и абиогенной составляющих, проводился с целью определения основных гидрологических и гидробиологических характеристик палеобассейнов: их контуров и площади, профилей дна и батиметрии, придонных и поверхностных течений, температуры, солености, подвижности вод и газового режима на разных участках, типов грунтов и их размещения на площади, рН придонного слоя воды и осадка; реконструкции биономических зон бассейнов по особенностям размещения бентоса, нектона и планктона, воссоздания спектров фаций и катен сообществ, с ними связанных, взаимоотношений видов и родов в биоценозах, структуры сообществ и особенностей их эволюции.

СЕДИМЕНТАЦИОННЫЕ БАСЕЙНЫ, ИХ БИОТА И ЕЕ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПО БИОНОМИЧЕСКИМ ЗОНАМ

В течение юрского периода и в начале раннего мела на севере Сибири в разное время существовали три крупных седиментационных бассейна: Западно-Сибирский (с начала поздней юры и до готерива), Северо-Сибирский (с начала ранней юры и до начала готерива), Лено-Вилуйский (с середины ранней юры и до келловоя). Главной палеогеографической особенностью этих бассейнов было то, что все они широко открывались на север, где свободно соединялись с Центральным Арктическим бассейном, были замкнуты с юга, где граничили с крупными массивами суши и имели затрудненную связь с морями на западе и востоке.

Основными источниками сноса в эти бассейны служили крупные массивы суши: Североказахстанская, Сибирская и Таймырская [Сакс, Ронкина, 1979]. На юге в пределах областей сноса господствовал субтропический семиаридный климат, на севере – субтропический семигумидный [Гольберт и др., 1968].

Бассейны были населены фауной морских беспозвоночных так называемого бореального типа, существенную часть которой нередко составляли арктические элементы. Наиболее характерными представителями аммоноидей были роды *Amaltheus*, *Zugodactylites*, *Pseudolioceras*, *Arkelloceras*, *Boreiocephalites*, *Cranoccephalites*, *Arctoccephalites*, *Arcticoceras*, *Cadoceras*, разнообразные *Cardiocerataidae*, *Dorsoplanitidae*, *Craspeditidae*, *Polyptychitidae*; среди белемнитов – подсемейства *Passaloteuthinae* и *Nannobelinae*, семейство *Cylindroteuthidae*; из двустворок – роды *Otapiria*, *Praebuchia*, *Buchia*, *Mytiloceramus*, *Inoceramus*, *Picatulata* (Награх), *Arctotis*, *Camptonectes* (*Maclearnia*), *Boreioxytoma*; из брахиопод – семейство *Boreiothyridae*; из гастропод – род *Chetaella*, се-

мейство (?) Calyptraeidae; среди фораминифер в средне- и позднеюрское время господствовал арктический нодозариидово-аммонидисцитовый тип фауны. Наряду с бореальными в морях на севере Сибири обитали космополитные группы животных и водорослей [Сакс и др., 1971; Басов, 1974]. Временами также проникали тетические и тихоокеанские моллюски [Месежников, Сакс, Шульгина, 1971]. Остатки наземных растений представлены главным образом пыльцой Classopollis, продуцировавшей теплолюбивыми хвойными, а также гинкговыми, древними сосновыми, папоротникообразными (диксо-ниевыми, осмундовыми, слагаинелловыми и др.) [Сакс и др., 1973].

В настоящее время твердо установлено, что распределение практически всех групп организмов в морях юрского и раннемелового времени контролировалось фациями. Наиболее четкий контроль устанавливается для бентоса, закономерное размещение которого позволяет выделить в каждом палеобассейне ряд биономических зон, простиравшихся, в общем, субпараллельно палеоберегу [Захаров, Юдовный, 1974; Захаров, Шурыгин, 1979; Санин 1979; Шурыгин, 1979; Лутова, 1981]. В качестве интегрирующего фактора, объясняющего поясное размещение бентоса, обычно указывают глубину. Действительно с глубиной связаны такие важные характеристики среды, как подвижность вод, газовый режим, крупность зерна субстрата, свет (для продуцентов и животных с симбиотными одноклеточными водорослями). Перечисленные факторы прямо влияют на пищевую базу бентоса. Таким образом, с глубиной в первом приближении можно связать упорядоченное размещение бентоса. На этом допущении основаны почти все батиметрические модели в палеоэкологии. Однако было бы опрометчиво в каждом конкретном случае связывать удаленность от палеоберега с углублением биотопа. Далеко не всегда равноуглубленные биотопы (например, прибрежный и удаленный от берега) населены одними и теми же организмами. Закономерное размещение бентоса на дне бассейнов правильнее было бы связывать с "эффектом берега": с удалением от берега в сторону моря меняются практически все факторы среды, включая глубину [Захаров, 1981].

Как показало изучение раннемелового Хатангского моря, с удалением от берега изменяются основные характеристики фаций: исчезает циклическое строение осадков, сокращается разнообразие текстур, падает размерность зерна и возрастает его сортировка, исчезают волнистые контакты между слоями, возрастает содержание конкреций, меняется их строение и состав, меняется количественное отношение минералов в алевритовой и глинистой фракциях, значительно меняются геохимические характеристики (содержание поглощенных катионов Na, K, Ca + Mg; $C_{O_{2r}}$ /Fe пирит), возрастает представительность немногих родов и видов, увеличивается количество детритофагов, возрастает частота встречаемости планктонных и nektonных организмов, уменьшаются размеры и толщина раковин моллюсков и брахиопод, меняются типы следов жизнедеятельности беспозвоночных (от прямых вертикальных к сложным горизонтальным), исчезают симбиотические явления в палеобиоценозах, меняется тафномия — преимущественно аллохтонные захоронения сменяются преимущественно автохтонными [Захаров, Юдовный, 1974].

Схемы размещения фаций в пределах бассейна и батиметрические профили построены на основе изучения различных по строению разрезов на площади (рис. 6). При этом суждение об одновозрастности разных типов фаций было получено на основе зонального расчленения и позонной корреляции отложений, формировавшихся в прибрежных и центральных (удаленных от палеосуши) частях бассейнов седиментации.

Модель лагунно-морских обстановок была воссоздана на основе изучения чередования типов фаций в единых разрезах, главным образом на р. Боярке. При этом в результате тафономических и седиментологических наблюдений были воссозданы биоценотические ассоциации и реконструирована катена прибрежно-морского бентоса, с помощью которой сделаны выводы о примерных глубинах обитания беспозвоночных (рис. 7).

Сравнительный анализ элементарных фаций в разрезе и на площади распространения прибрежно-морских осадков позволил выделить их комплексы: лагунный, включающий песчаные, алевритовые и глинистые фации открытых лагун, глинистые фации за-

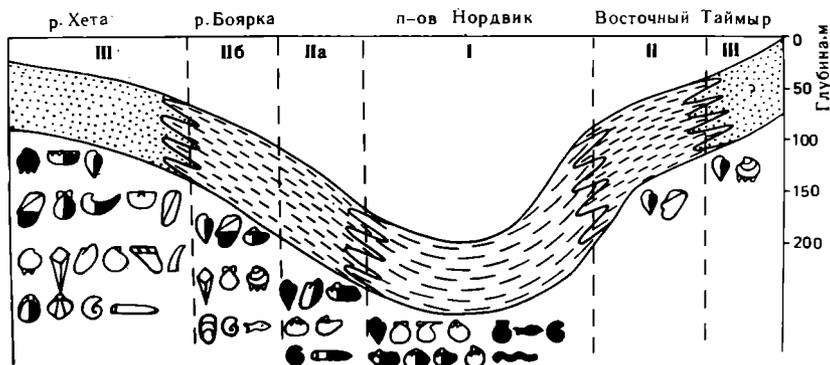
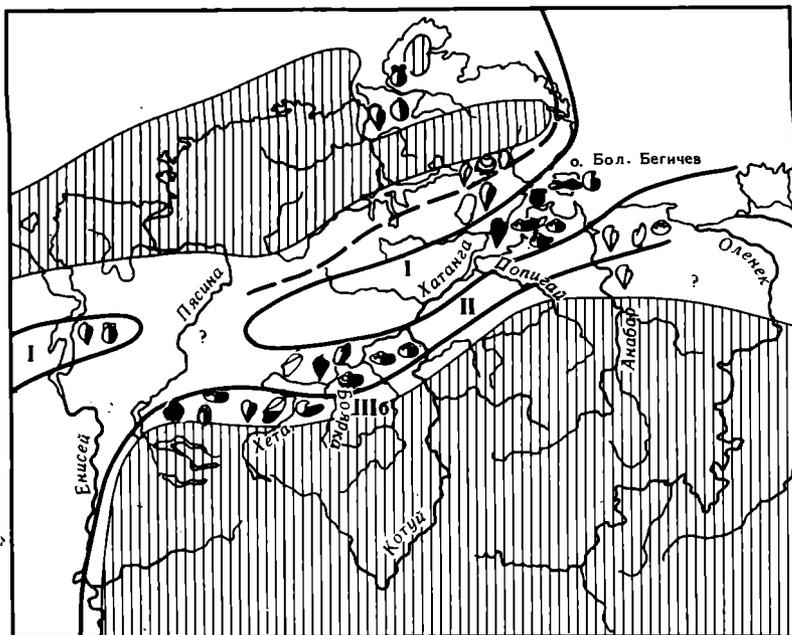


Рис. 6. Схема фаций, батиметрический профиль и сообщества бентоса раннеберриасского Хатангского моря на севере Сибири [по Захарову, 1981]
 Условные обозначения см. на рис. 7

крытых лагун; лагунно-морской (подводных песчаных валов), морского мелководья и умеренных глубин с песчаными, алевритовыми и алевритово-глинистыми грунтами. В центральной (осевой) удаленной от берега части бассейна выделены фации относительно глубоководные, как это показано на рис. 6 и 7 [см. также Захаров, Юдовный, 1974].

Результаты биогеохимического и биохимического изучения раковин устриц и ростров белемнитов, происходящих из указанных фаций, в основном подтвердили правильность классификации. Так, для лагунных обстановок по результатам исследования раковин устриц соленость вод составляла 31‰ , для лагунно-морских — 32‰ , прибрежно-морских мелководных — $32,5\text{‰}$, умеренно глубоководных — 35‰ [Захаров, Радостев, 1975] (см. рис. 7 данной статьи). Изменение индекса карбонатности (т.е. отношения содержания карбоната раковины к сумме органо-металлического комплекса) раковин устриц и ростров белемнитов также хорошо коррелируется с обстановками Хатангского раннемелового моря [Захаров, Радостев, Базавлук, 1976].

Наиболее глубоководным бассейном в конце юры (волжский век) и в начале мела

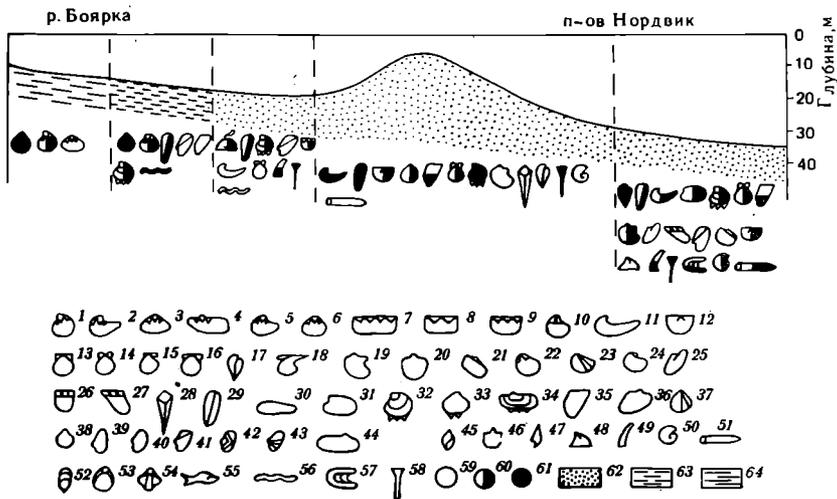
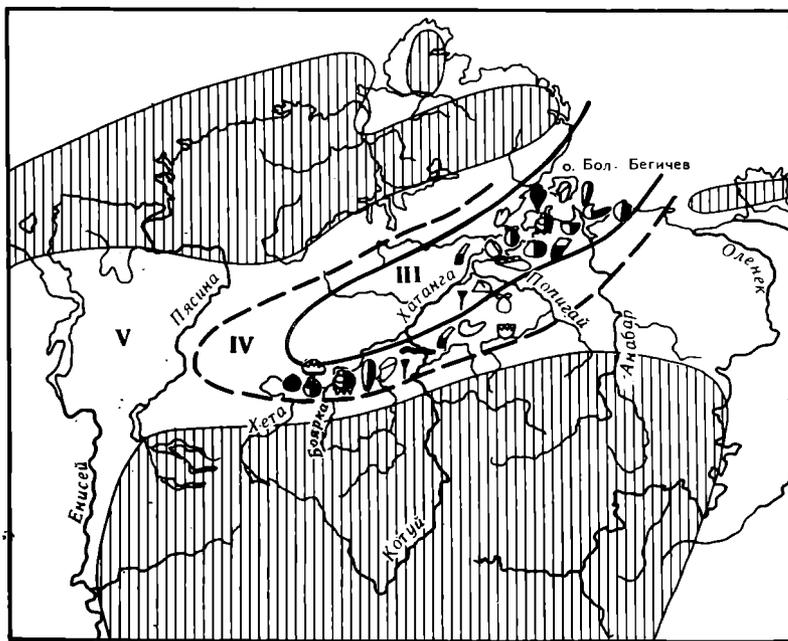


Рис. 7. Схема фаций, модель лагунно-морских обстановок и сообщества бентоса раннеготеривского Хатангского моря на севере Сибири [по Захарову, 1981]

Заштрихована суша; сплошные и пунктирные линии – границы фациальных и биоимических зон: I – относительно глубоководная, II – умеренно глубоководная, III – мелководная; а – относительно удаленная от берега, б – приближенная к берегу. 1 – *Nuculoma-Palaeonucula*; 2 – *Dacryomya*; 3 – *Malletia*; 4 – *Taimyrodon*; 5 – *Jupiteria*; 6 – *Sarepta*; 7 – *Grammatodon*; 8 – *Cosmetodon*; 9 – *Cucullaea*; 10 – *Liostrea*; 11 – *Praeexogyra*; 12 – *Boreionectes*; 13 – *Camptonectes*; 14 – *Entolium*; 15 – *Aequipecten*; 16 – *Pseudamussium*; 17 – *Buchia*; 18 – *Oxytoma*; 19 – *Arctotis*; 20 – *Meleagrinella*; 21 – *Limatula*; 22 – *Limea*; 23 – *Pseudolimea*; 24 – *Plagiostoma*; 25 – *Inoceramus*; 26 – *Isognomon*; 27 – *Aguilerella*; 28 – *Pinna*; 29 – *Musculus*; 30 – *Modiolus*; 31 – *Arctica*; 32 – *Astarte*; 33 – *Neocrassina*; 34 – *Prorokia*; 35 – *Tancredia*; 36 – *Thracia*; 37 – *Protocardia*; 38 – *Lucina*; 39 – *Gresslya*; 40 – *Pleuromya*; 41 – *Homomya*; 42 – *Goniomya*; 43 – *Pholadomya*; 44 – *Panopea*; 45 – *Sulcoacteon*; 46 – *Chetaella*; 47 – *Hudlestonella*; 48 – *Calyptraeidae*; 49 – скафопады (денталиум); 50 – аммониты; 51 – белемниты; 52 – лингулиды; 53 – теребратулиды; 54 – ринхонеллиды; 55 – рыбы; 56 – следы илтоедов; 57 – *Rhizosorallium*; 58 – *Arctichnus*; 59 – редко, часто; 60 – очень часто, много; 61 – очень много, изобилие; 62 – песок; 63 – ил; 64 – глина

(берриас) был Западно-Сибирский [Гольберт и др., 1968; Геология нефти и газа Западной Сибири, 1975; Атлас и объяснительная записка . . . , 1976; Палеобиофауны . . . , 1978]. В его центральной части предполагаются псевдоабиссальные глубины (до 500 м) на основании широкого развития битуминозных сланцев (баженовская свита), заключающих остатки преимущественно пелагических организмов (рыб-микрофагов, аммонитов, теутид, белемнитов, радиолярий, кокколитофорид) и только двух родов бентосных двустворок: бухий и иноцерамов. Как показал биогеографический анализ, эти роды были представлены в баженовском море видами преимущественно арктического происхождения. Это позволило сделать вывод о низких придонных температурах вод глубоководного баженовского моря.

ПРИЧИНЫ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПРИБРЕЖНОЙ МЕЛКОВОДНО-МОРСКОЙ ФАУНЫ

При анализе особенностей распространения разновозрастной юрской и раннемеловой мелководно-морской фауны легко устанавливается ее неравномерное распределение в морях на севере Сибири. Так, раннеюрская фауна беспозвоночных морей западного сектора Арктики таксономически беднее разновозрастной из восточносибирских морей, а позднеюрская и раннемеловая, наоборот, были богаче в морях западного сектора по сравнению с восточным. Среднеюрская эпоха в целом характеризуется более обедненной фауной по сравнению с другими двумя.

Такую картину принято объяснять широкими связями в ранней юре восточносибир-



Рис. 8. Палеогеографическая схема борейального бассейна в тоарском веке (средняя юра)
Условные обозначения см. на рис. 9

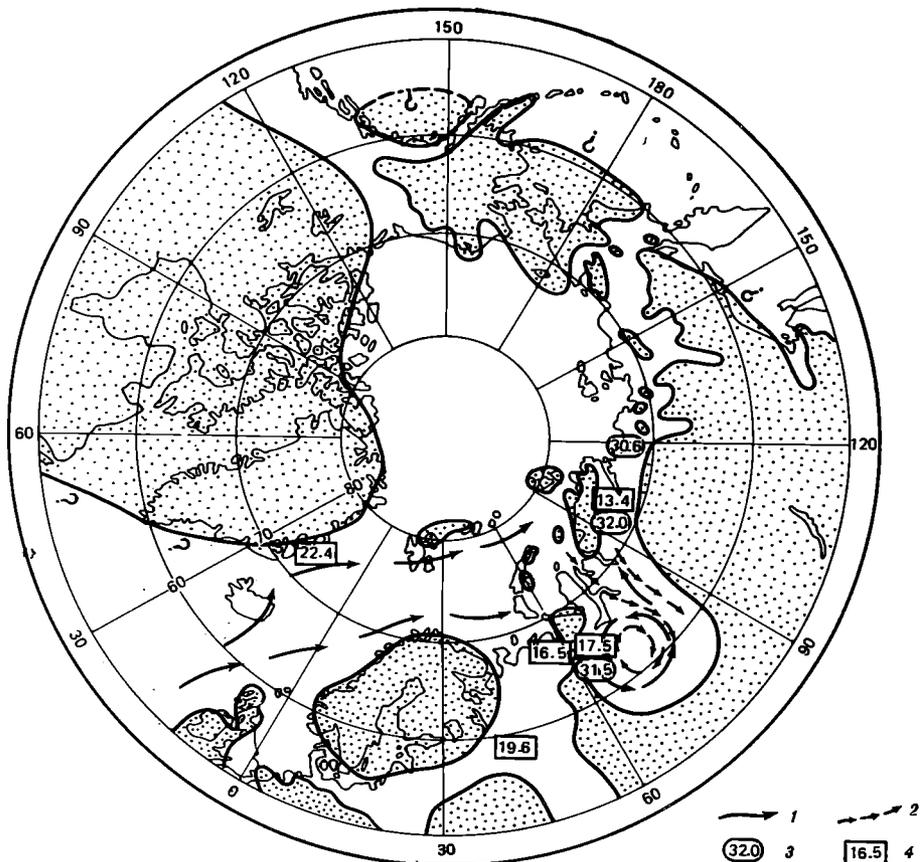


Рис. 9. Палеогеографическая схема бореального бассейна в средневожское время (поздняя юра)

Точками обозначена суша. 1 — теплые поверхностные течения; 2 — холодные придонные течения; 3 — палеосоленость в промилле; 4 — палеотемпература, °С [по данным Боуэна, 1969; Берлин и др., 1970; Захарова, 1981]

ских морей с Северной Пацификой и затрудненными связями с Северной Атлантикой. Эти связи, несмотря на близость упомянутых морей и Северному полюсу, стабилизировали главные факторы среды: температуру и соленость вод, которые в направлении к западу, вероятно, подвергались значительным колебаниям (например, во внутреннем позднелетасовом Лено-Вилуйском море, рис. 8).

В средней юре глубоководные связи Арктического бассейна с Мировым океаном особенно затруднились, что привело к аномалии главных факторов и способствовало процветанию немногих типично арктических таксонов бентоса (*Mytilocerasmus*, *Arctotis*).

В поздней юре открылись связи с морями на севере Атлантики и одновременно затруднились связи с Северной Пацификой. В связи с этим, видимо, понизились температуры вод в восточном секторе Арктики, вблизи палеополюса. Не исключено также, что в море западного сектора проникали теплые течения с запада. Для средневожского времени существование такого течения подтверждается данными палеотермометрии. Результаты изучения соотношения изотопов кислорода O_{18}/O_{16} дают среднегодовую температуру вод у берегов Восточной Гренландии равную $22,4^{\circ}$, в бассейне р. Печоры — $16,5^{\circ}$, на Урале — $17,5^{\circ}$, на Таймыре — $13,4^{\circ}$ (рис. 9).

Теплое течение, следовавшее с севера в Западно-Сибирский бассейн, хорошо объясняет довольно парадоксальную особенность размещения мелководного бентоса в вожском веке на севере Сибири. На Приполярном Урале бентос исключительно богат и разно-

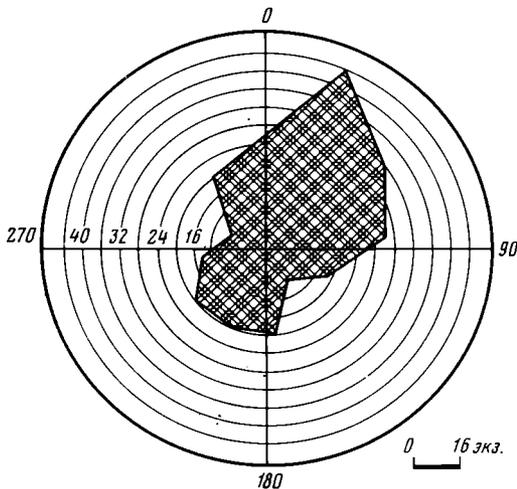


Рис. 10. Ориентировка ростров белемнитов в берриасских отложениях р. Ятрии (обн. 1, слой 2). Замеры проведены Е.Г. Юдовным [из кн. "Граница юры и мела", 1972, рис. 7]

образен (40 родов), а вблизи Сибирской суши (противоположный борт западно-сибирского моря) бентос беден (около 10 космополитных родов). Несмотря на наличие "сплошного зеркала" воды между Приполярно-Уральским и Хатангским морями, их фауна значительно отличается по таксономическому составу, но не разнообразию [Захаров, 1966, 1970]. В особенности удивителен факт исключительной бедности прибрежно-морских мелководных сообществ Приполярно-Уральского моря бухиями, обильно пред-

ставленными в соседних морях (Тимано-Печорском и Хатангском).

Описанные особенности легко объяснимы при допущении теплого течения, шедшего с запада, вдоль глубокого баренцевоморского шельфа, а затем берега Западносибирского моря. Такое направление течений устанавливается здесь по "розам" ориентировки ростров белемнитов в берриасских отложениях [Граница юры и мела . . . , 1972] (рис. 10). При дальнейшем продвижении к югу течение меняло направление на восточное и переходило к циклоническому. Приповерхностным теплым течениям соответствовали холодные придонные противотечения из Центральной Арктики. Бухии не любили теплые воды, а процветали в придонных холодных. Теплые течения не достигали широкого и мелкого восточного шельфа, воды которого к тому же могли периодически распресняться, что отразилось на бедном составе донной фауны. Глубокое широкое Западносибирское море и система циклонических течений в нем препятствовали обмену фауной Приполярно-Уральского и Хатангского морей [Захаров, Сакс, 1980].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из изложенного вытекает, что комплексные литолого-палеоэкологические исследования юрских и нижнемеловых отложений, осуществляемые на севере Сибири, дают многоплановые выводы в геологии и палеонтологии. За двадцатилетний период работ большого межведомственного коллектива геологов и палеонтологов были созданы наиболее детальные для территории СССР зональные стратиграфические шкалы по моллюскам и фораминиферам, значительно усовершенствована и сильно детализирована местная стратиграфия; выявлены особенности строения осадочных толщ, установлены типы терригенных пород, минеральный состав источника сноса и особенности седиментации в разных фациальных зонах палеобассейнов, описаны остатки разнообразных беспозвоночных, дана их палеоэкологическая классификация и доказано существование нескольких крупных биономических зон в пределах бассейнов.

Усовершенствована методика полевых тафономических наблюдений, разработана полуколичественная шкала встречаемости таксонов. На основе анализа биоценологических ассоциаций воссозданы катены бентоса для веков и подвеков и показана сукцессия биоценозов; установлено биотопическое исключение совместно существовавших экологически близких жизненных форм. По биохимическим данным получены количественные характеристики температуры и солености вод.

Установлены общие закономерности развития Арктического бассейна в целом. Показано, что формирование морской фауны проходило в три этапа: в ранней юре — под влия-

нием выходцев из Северной Пацифики, в средней юре развивались преимущественно автохтонные элементы, в поздней юре и неокоме постепенно усиливалось влияние фауны Северной Атлантики.

Дифференциация морской фауны в пределах Арктического бассейна объясняется влиянием климатического фактора и контролем расселения бентоса удаленностью от суши ("эффект берега"). Образование битуминозных сланцев баженовской свиты связывается с развитием в центральных частях бассейнов глубоководных условий (псевдоабиссаль), удаленностью от берега, недокомпенсацией прогибания осадками и активным накоплением остатков пелагических организмов. Для отдельных интервалов юрского и раннемелового времени реконструированы течения в западном и восточном секторе Арктики.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас и объяснительная записка к Атласу литолого-палеогеографических карт юрского и мелового периода Западно-Сибирской равнины в масштабе 1:5 000 000. Новосибирск, 1976, 85 с. (Тр. Зап. СибНИГНИ; Вып. 93).
- Басов В.А. О некоторых особенностях географического распространения фораминифер в юрском периоде. — В кн.: Палеобиогеография севера Евразии в мезозое. М.: Наука, 1974, с. 63–77. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 80).
- Бейзель А.Л. Позднеюрские и раннемеловые гастроподы Севера Средней Сибири: Автореф. дис. . . канд. геол.-минерал. наук. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1978. 16 с.
- Берлин Т.С., Киприкова Е.Л., Полякова И.Д. и др. Некоторые проблемы палеотемпературного анализа. — Геология и геофизика, 1970, т. 4, с. 36–43.
- Берлин Т.С., Хабаров А.В. Минеральный состав вещества ростров юрских и раннемеловых белемнитов. — Геохимия, 1970, № 12, с. 971–978.
- Боуэн Р. Палеотемпературный анализ. Л.: Недра, 1969. 207 с.
- Бочарникова А.И. Литология и фации меловых отложений северной части Анабаро-Хатангского междуречья. Л.: Госгеолтехиздат, 1959, с. 79–106. (Тр. НИИГА; Т. 98).
- Воронов П.С. Стратиграфия, литология и перспективы нефтеносности юго-восточного побережья Хатангского залива. Л.: Госгеолтехиздат, 1961. 194 с. (Тр. НИИГА; Т. 116).
- Геккер Р.Ф. Положения и инструкция для исследований по палеоэкологии. Л.: Сев.-Зап. геол.-развед. трест. ОНТИ, 1933. 40 с.
- Геккер Р.Ф. Наставление для исследований по палеоэкологии. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 37 с.
- Геккер Р.Ф. Введение в палеоэкологию. М.: Госгеолтехиздат, 1957. 126 с.
- Геккер Р.Ф. Экологический аспект в палеонтологии и экологическая систематика. — В кн.: Проблемы палеонтологии. Докл. сов. геологов на XXIII сес. Междунар. геол. конгр. М.: Наука, 1968, с. 7–17.
- Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии, его история, осадки, фауна, флора, условия их обитания и развитие. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Кн. 2. 332 с.
- Геология нефти и газа Западной Сибири. М.: Недра, 1975. 679 с.
- Герке А.А. Фораминиферы пермских, триасовых и лейасовых отложений нефтеносных районов севера Центральной Сибири. Л.: Недра, 1964. 520 с. (Тр. НИИГА; Т. 120).
- Гольберт А.В., Маркова Л.Г., Полякова И.Д. и др. Палеоландшафты Западной Сибири в юре, мелу и палеогене. М.: Наука, 1968. 150 с.
- Граница юры и мела и берриасский ярус в boreальной поясе. Новосибирск: Наука, 1972. 370 с.
- Дагис А.С. Юрские и раннемеловые брахиоподы севера Сибири. М.: Наука, 1968. 167 с.
- Захаров В.А. Беспозвоночные, прижизненно захороненные в валанджиских песках Хатангской впадины. — В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966а, с. 31–54.
- Захаров В.А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования (отряд Anisomyaria). М.: Наука, 1966б. 189 с.
- Захаров В.А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования. (Семейство Astartidae). М.: Наука, 1970. 143 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 113).
- Захаров В.А. Arctichnus — новый "след жизни" из отложений неокома на севере Сибири. — В кн.: Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии. Новосибирск: Наука, 1972, с. 78–89. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 112).
- Захаров В.А. Значение полевых литолого-палеоэкологических наблюдений для исследований по систематике. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. М.: Наука, 1974, с. 8–15. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 84).
- Захаров В.А. Понятие популяции в палеонтологии морских беспозвоночных. — Биология моря, 1975, т. 3, с. 3–12.
- Захаров В.А. Бухиды и биостратиграфия boreальной верхней юры и неокома. М.: Наука, 1981. 300 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 458).

Захаров В.А., Месежников М.С. Волжский ярус Приполярного Урала. Новосибирск: Наука, 1974. 214 с.

Захаров В.А., Радостев И.Н. Соленость раннемелового моря на севере Сибири по палеобиогеохимическим данным. — Геология и геофизика, 1975, № 2, с. 37–43.

Захаров В.А., Радостев И.Н., Базавлук И.М. Палеопротейны в раковинах моллюсков как показатели фаций в раннемеловых морях на севере Средней Сибири. — Геология и геофизика, 1976, № 10, с. 17–24.

Захаров В.А., Сакс В.Н. Предисловие. — В кн.: Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. Новосибирск: Наука, 1979, с. 3–8. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 411).

Захаров В.А., Сакс В.Н. Палеоэкология арктического бассейна в юре и неокоме. — В кн.: Палеонтология. Стратиграфия. М.: Наука, 1980, с. 126–132.

Захаров В.А., Санин В.Я., Спири Н.С. и др. Зональное расчленение, литолого-геохимическая, палеоэкологическая характеристика нижнемеловых отложений северной части п-ова Пакса, Анабарский залив (север Средней Сибири). — В кн.: Биостратиграфия бореального мезозоя. Новосибирск: Наука, 1974, с. 121–134.

Захаров В.А., Турбина А.С. Раннеокомские иноцерамиды Северной Сибири и их роль в донных сообществах. — В кн.: Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. Новосибирск: Наука, 1979, с. 23–36.

Захаров В.А., Шурыгин Б.Н. Биогеография, фации и стратиграфия средней юры Советской Арктики (по двустворчаткам моллюсков). Новосибирск: Наука, 1978. 340 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 352).

Захаров В.А., Шурыгин Б.Н. Юрское море на севере Средней Сибири (по данным анализа сообществ двустворчатых моллюсков). — В кн.: Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. Новосибирск: Наука, 1979, с. 56–81. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 411).

Захаров В.А., Юдовный Е.Г. Принципы сплошной корреляции разрезов ритмичных терригенных толщ. — В кн.: Проблемы палеонтологического обоснования детальной стратиграфии мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Л.: Наука, 1967, с. 28–40.

Захаров В.А., Юдовный Е.Г. Условия осадконакопления и существования фауны в раннемеловом море Хатангской впадины. — В кн.: Палеобиогеография севера Евразии в мезозое. Новосибирск: Наука, 1974, с. 127–174.

Иванова Е.Ф. Фораминиферы волжского века бореальных бассейнов СССР. Новосибирск: Наука, 1973. 140 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 171).

Калинко М.К. История геологического развития и перспективы нефтегазоносности Хатангской впадины. Л.: Гостехиздат, 1959. 218 с.

Каплан М.Е. Литология морских мезозой-

ских отложений севера Восточной Сибири. Л.: Недра, 1976. 430 с.

Каплан М.Е., Юдовный Е.Г., Захаров В.А. и др. Условия накопления морских отложений п-ова Пакса, переходных между юрой и мелом (Анабарский залив). — Докл. АН СССР, 1973, т. 209, № 3, с. 691–694.

Кликушин В.Г. О систематическом составе и образе жизни мезозойских криноидей севера Сибири. — В кн.: Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. Новосибирск: Наука, 1979, с. 37–55. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 411).

Лутова З.В. Стратиграфия и фораминиферы келловоя севера Средней Сибири. М.: Наука, 1981. 137 с.

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия байоса–бата Сибири. М.: Наука, 1973. 152 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 153).

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия келловоя Сибири. М.: Наука, 1977, 280 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 356).

Мерклин Р.Л. Жизненные формы и их значение для палеоэкологического анализа. — В кн.: Проблемы палеонтологии: Докл. сов. геологов на XXIII сес. Междунар. геол. конгр. М.: Наука, 1968, с. 18–26.

Месежников М.С., Сакс В.Н., Шульгина Н.И. О влиянии средиземноморских и тихоокеанских фаун на формирование позднеюрских комплексов головоногих моллюсков Арктики. — Ann. Inst. geol. publ., Hungar., 1971, vol. 54, f. 2, p. 557–565.

Нальняева Т.И., Радостев И.Н. Определение палеосолености вод позднеюрских и раннемеловых морей Северной Сибири по рострам белемнитов. — В кн.: Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. Новосибирск: Наука, 1979, с. 110–118. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 411).

Опорный разрез верхнеюрских отложений бассейна р. Хеты (Хатангская впадина). Л.: Наука, 1969. 207 с.

Осипова А.И. Палеоэколого-литологический анализ осадочных толщ как основа детальной стратиграфии. — В кн.: Вопросы геологии Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1955, т. 2, с. 845–864.

Палеобиофации нефтегазоносных волжских и неокомских отложений Западно-Сибирской плиты. М.: Недра, 1978. 86 с.

Ронкина З.З. Вещественный состав и условия образования юрских и меловых отложений севера Центральной Сибири. Л.: Недра, 1965. 163 с. (Тр. НИИГА; Вып. 146).

Сакс В.Н. Палеогеография Арктики в юрском и меловом периодах. — В кн.: Доклады на ежегодных чтениях памяти В.А. Обручева. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 20–48.

Сакс В.Н. Некоторые аспекты геологического развития севера Евразии в мезозое (в связи с плитной тектоникой). — Геология и геофизика, 1976, № 3, с. 3–11.

Сакс В.Н., Басов В.А., Дагис А.А. и др. Палеогеография морей Бореального пояса в юре и неогэме. — В кн.: Проблемы общей и

региональной геологии. Новосибирск.: Наука, 1971, с. 179–211.

Сакс В.Н., Грамберг И.С., Ронкина З.З., Аллонова Э.Н. Мезозойские отложения Хатангской впадины. Л.: Госгеолтехиздат, 1959. 223 с. (Тр. НИИГА; Т. 99).

Сакс В.Н., Захаров В.А., Меледина С.В. и др. Современные представления о развитии фауны и зональной стратиграфии юры и неокома борейского пояса. — Геология и геофизика, 1980, № 1, с. 9–25.

Сакс В.Н., Ильина В.И., Кулькова И.А., Хлонова А.Ф. Палинология и палеогеография. — В кн.: Проблемы палинологии. М.: Наука, 1973, с. 35–43.

Сакс В.Н., Нальняева Т.И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты севера СССР. Роды *Cylindrotheuthis* и *Lagöibelus*. Л.: Наука, 1964. 166 с.

Сакс В.Н., Нальняева Т.И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты севера СССР. Роды *Pachytheuthis* и *Acrotheuthis*. М.: Наука, 1966. 259 с.

Сакс В.Н., Нальняева Т.И. Ранне- и среднеюрские белемниты севера СССР. *Nannobelinae*, *Passalothaethinae* и *Nastitidae*. Л.: Наука, 1970. 226 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 110).

Сакс В.Н., Нальняева Т.И. Ранне- и среднеюрские белемниты Севера СССР. *Megatheuthinae* и *Pseudodicoelithinae*. М.: Наука, 1975. 190 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 239).

Сакс В.Н., Ронкина З.З. Юрские и меловые отложения Усть-Енисейской впадины. М.: Госгеолтехиздат, 1957. 229 с. (Тр. НИИГА; Т. 90).

Сакс В.Н., Ронкина З.З. Новые данные о развитии рельефа Сибири на протяжении мезозойской эры. — Геология и геофизика, 1979, № 10, с. 3–16.

Санин В.Я. Раннемеловые ктенодонтиды (*Bivalvia*) севера Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 70 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 310).

Санин В.Я. Палеоэкологическая характеристика и условия существования фауны в раннемеловом море Анабарского района (север Сибири). — В кн.: Условия существования мезозойских морских борейальных фаун. Новосибирск: Наука, 1979, с. 91–109. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 411).

Стратиграфия юрской системы Севера СССР. М.: Наука, 1976. 436 с.

Тейс Р.В., Найдин Д.П., Сакс В.Н. Определение позднеюрских и раннемеловых палеотемператур по изотопному составу кислорода в рострах белемнитов. — В кн.: Мезозойские морские фауны Севера и Дальнего Востока СССР и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1968, с. 51–72.

Фораминиферы верхнеюрских отложений Западной Сибири. Л.: Недра, 1972. 272 с. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 317).

Шурыгин Б.Н. Двустворчатые моллюски и биофауны в позднешинсбахском море Анабарского района. — В кн.: Условия существования мезозойских морских борейальных фаун. Новосибирск: Наука, 1979, с. 82–90. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 411).

УДК 565.7:551.739. (–925)

А.Г. ПОНОМАРЕНКО

НАСЕКОМЫЕ В МЕЗОЗОЙСКИХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМАХ СЕВЕРНОЙ АЗИИ

Одной из наименее изученных областей палеонтологии остается восстановление конкретных природных обстановок геологического прошлого, познание распространения в ландшафте и экологической роли различных групп животных и растений. Отсутствие сведений о реальной палеоэкологической обстановке мешает плодотворному использованию палеонтологических данных как для стратиграфии, так и для построения достаточно полной эволюционной теории. Необходим интегративный [Гиляров, 1981] уровень исследований — изучение достаточно целостных экологических систем. Самым удобным объектом такого исследования нам представляются континентальные водоемы, особенно озера. В наземных экосистемах места образования танато- и тафоценозов удалены от исходных биоценозов и тафономические искажения очень велики. Морские экосистемы обычно представлены только бентосными сообществами, по которым трудно восстановить экосистему в целом: мы почти ничего не можем узнать о низших трофических уровнях древних экосистем моря, об их продуцентах и консументах первых порядков. Кроме того, большие участки экосистем могут иметь незначительный уровень замкнутости, в них высок латеральный перенос биогенов и органического вещества, и далеко в море могут существовать экосистемы, утилизирующие органическое вещество, поступающее с континента.

Напротив, озера — это относительно замкнутые экологические системы. Значительная часть органического вещества продуцируется в них самих, снос с окружающей суши может быть оценен по захороненным остаткам наземных животных и растений. Особенно интересны постоянно стратифицированные меромиктические озера теплых зон. В таких озерах близ дна существует бескислородная зона, донные осадки не перерабатываются илоедами, и в них хорошо сохраняются захороненные остатки организмов самого озера и его окрестностей. Представители самых разных таксономических групп, играющих различные экологические роли на всех основных тафономических уровнях, могут быть изучены весьма полно.

Подобные озера были широко распространены в мезозое. Наиболее древнее озеро с гипнолимнионом и тонкослойчатой толщей донных осадков, богатых органическими остатками, известно из верхнего триаса Северной Америки [Olsen et al., 1978]. Особенно много осадков таких озер встречается в юрских и меловых отложениях Восточной Азии — в Забайкалье, Монголии, Китае, на Корейском полуострове, в Японии. Мезозойские континентальные водоемы в последние годы активно изучались палеознтомологами Палеонтологического института АН СССР. Были изучены насекомые из почти 200 местонахождений на территории Сибири и Монголии. Собранные коллекции включают несколько десятков тысяч остатков насекомых и встречавшихся вместе с ними организмов — растений, ракообразных, рыб, моллюсков. На этой основе были предприняты комплексные исследования биоты древних водоемов вместе с изучением их осадков. Тем самым была продолжена традиция изучения мезозойских озер, заложенная в СССР Р.Ф. Геккером [Ископаемое юрское озеро . . . , 1948]. Результаты комплексного исследования раннемелового озера в Юго-Восточной Монголии в районе сомона Манлай уже опубликованы [Раннемеловое озеро Манлай, 1980]. В настоящее время завершается изучение ряда юрских континентальных водоемов Сибири и Западной Монголии, затем будет проведено изучение разнообразных типов континентальных водоемов Забайкалья и Монголии. Однако уже сейчас могут быть сообщены весьма интересные предварительные результаты.

Отложения, образованные донными осадками мезозойских озер, обычно представляют собой ритмические флишеподобные толщи, составленные чередованиями мелкозернистых и более грубых осадков. Наиболее тонкозернистая (пелитовая) часть ритма, как правило, мелкослойчатая. Эта мелкая правильная слойчатость осадков могла сохраниться только при отсутствии на дне водоемов инфауны, перерабатывавшей осадки. Богатство хорошо сохранившихся остатков наземных и водных организмов, в том числе и таких легкоразрушимых, как насекомые, также однозначно свидетельствует об отсутствии донных организмов. Следовательно, относительно глубокие и удаленные от источников сноса части водоемов, где отлагались наиболее тонкозернистые осадки, не имели донного населения. В то же время численность донной фауны в осадках прибрежных частей водоемов и отложений аванделъта была весьма высокой. Здесь обычны следы червей, а раковины моллюсков, конхострак и остракод часто столь многочисленны, что образуют настоящие ракушечники. Отложения обоих этих типов часто относятся к разным частям одного и того же водоема, так что представляется более вероятным, что отсутствие донной фауны связано не с какими-то особенностями всей водной массы озера, а лишь с ее свойствами именно в местах образования наиболее мелкозернистых глубоководных осадков. Такой особенностью, скорее всего, был постоянный гипнолимнион, неблагоприятный для существования большинства организмов. Жизнь в озерах этого типа была сосредоточена в прибрежных участках и довольно тонком эпилимнионе над слоем температурного скачка.

Данные о водных насекомых раннего мела подтверждают изложенные выше представления о раннемеловых озерах. Среди них практически отсутствуют такие насекомые, которые, несомненно, являются донными; подавляющее большинство — это или перипнейстонные или нектические формы. Даже личинки поденок, стрекоз или жуков обитали, насколько можно судить по их строению, в толще воды. Среди рыб тоже нет типичных бентофагов.

Вторая особенность изученных озер — это резкие колебания в них физических, химических и биотических условий. Характер ритмичности осадков свидетельствует о частом изменении площади водоема, тонкая слоистость — о колебаниях стока и сноса, изменение состава осадков — об изменении химизма воды, наличие слоек, по-разному обогащенных органикой, — о значительных колебаниях биомассы и продуктивности водоемов и тем самым о неравномерности поступления в водоем биогенов. Представляется, что эта неравномерность условий, очень характерная для мезозойских водоемов, была связана в первую очередь с особенностями мезофитной растительности [Пономаренко, Калутина, 1980].

Растительность мезофита, представленная споровыми и голосеменными растениями, в гораздо меньшей степени могла предупреждать водную и ветровую эрозию почвы, чем современная растительность, основным компонентом которой являются покрытосеменные. Конечно, и сейчас существуют площади, заросшие голосеменными или споровыми, однако они занимают или горизонтальные поверхности, или сильно наклонные, даже вертикальные, но в таком случае твердые субстраты. Наклонные и мягкие, легко размываемые субстраты почти всегда в первую очередь зарастают покрытосеменными. Возможно, что именно значительно большая активность зарастания однолетними и очень разнообразными покрытосеменными была их основным преимуществом при смене мезофита жайнофитом. Именно на легче всего размываемых местах голосеменные и споровые растения оказываются наименее эффективными и, следовательно, они мало способны предупреждать эрозию. Ныне значительная эрозия свойственна лишь засушливым зонам, в гумидных зонах эрозионная активность большего количества воды уравнивается большей защитной деятельностью растительности, аккумуляцией воды в почве и верховых болотах. В мезозое последних факторов могло быть недостаточно для предупреждения эрозии также и в гумидных зонах, поэтому эродированные ландшафты могли быть распространены гораздо шире. В таких ландшафтах не обеспечено равномерное перераспределение осадков от мест их выпадения до конечных водоемов стока. Неравномерность стока, приводит к резкому увеличению объема пролювия, что толкуется при палеогеографических построениях как свидетельство аридности ландшафта и ведет к значительному преувеличению размеров аридных зон.

Рассмотрим, как влияла на ландшафт повышенная эрозия в мезозое, и особенно в палеозое. Ландшафт был резко контрастным. Крутые возвышенные выходы скальных пород и почти горизонтальные поверхности в зоне аккумуляции продуктов их разрушения; отсутствие хорошо выработанной постоянной речной сети и, наоборот, широкое распространение временных водотоков и соответственно пролювиальных отложений; плоские, блюдцеобразные чаши озер с крайне изменчивой береговой линией и значительными изменениями площади водоемов при незначительных колебаниях их водной массы; озерные котловины дренируются крупными медленными, сильно меандрирующими реками, часто выходящими из своих низких берегов и вызывающими плащевое покрытие водой значительных территорий. Короткий путь воды до конечных водоемов стока приводил к тому, что они отличались значительной мутностью. Высокая постоянная мутность воды должна была иметь весьма значительные последствия. Мутная вода мало проницаема для света и нагревается только в самых верхних слоях, так что глубина эпиплимниона уменьшается. Мутность привязывает продуцентов к самым верхним слоям воды: там же концентрируется выделение кислорода при фотосинтезе, что затрудняет окисление опускающейся мертвой органики. Неорганическая взвесь, затрудняя жизнедеятельность продуцентов, в еще большей степени затрудняет жизнедеятельность первичных консументов-фильтраторов, не позволяя им переработать значительную часть синтезированного органического вещества, которое захороняется в осадках в неокисленном виде. Широкое распространение водоемов подобного типа в поздней юре и раннем мелу должно было вести к отклонению от равновесного соотношения кислорода и углекислого газа в атмосфере в сторону преимущественного накопления кислорода. Именно такое соотношение и было недавно описано [Будыко, 1981].

Неравномерность поступления воды и растворенных в ней биогенов приводила к

резким колебаниям площади водоемов, что препятствовало возникновению значительных зарослей погруженных прикрепленных макрофитов. Показано, что такие заросли не выживают, например, в питающих водохранилищах гидростанций из-за колебания в них уровня воды. Эта же неравномерность в поступлении биогенов, с другой стороны, вместе с отсутствием буферного эффекта значительной биомассы макрофитов не могла не привести к резким колебаниям продуктивности и фитомассы в водоеме. Значительные колебания фитомассы одноклеточных водорослей и цианобактерий, как правило, приводят к заморам, отравлению животных продуктами распада растений и захоронению органического вещества в донных осадках. Одновременно с изменениями биомассы менялся и химизм воды. При росте биомассы кислотность воды падала из-за извлечения из нее углекислоты, так что могло начаться осаждение доломита. При распаде же биомассы кислотность среды, наборот, значительно увеличивалась.

Плоские, покрытые илистыми осадками берега водоемов были заняты амфибиотическими биоценозами, приспособленными к заливанью и осушению. Возникали марши, которые часто могли засоляться. При достаточной регулярности выпадения атмосферных осадков эти сообщества могли приобретать значительное сходство с манграми. Заросли хвощей обычно произрастали у берегов водоемов с более постоянной береговой линией, у речных заводей и стариц. Оказывающиеся на берегах при колебаниях воды остатки растений и водных животных привлекали сюда разнообразных насекомых-детритофагов (главным образом мицетофилоидных двукрылых), падалеядов и хищников (преимущественно жуков-стафилинид, сальфид, жужелиц и клопов). Предлагаемая модель объясняет присутствие гигрофильных двукрылых в ландшафтах, интерпретируемых как аридные. Это противоречие отмечалось при анализе классической фауны насекомых юрского озера Каратау.

Озера, осадки которых были изучены по нижнемеловым отложениям Монголии, принадлежат в основном к трем типам. Это большие озера — конечные водоемы стока или проточные, относительно небольшие приречные озера аллювиальных равнин и еще меньшие водоемы, окаймлявшие пролювиальные конусы выноса. Во многих случаях осадки водоемов разного типа сменяли друг друга.

Рассмотрим сначала крупные озера, наиболее сложно построенные в экологическом отношении и подразделяющиеся на достаточно отчетливые зоны жизни (см. рисунок). Существовали два типа береговой зоны. При значительных неравномерных колебаниях уровня воды она представляла собой широкую периодически заливаемую полосу. Если размах изменений был велик, а сами изменения нерегулярны, то такая полоса или вовсе не зарастала, или на ней могли существовать только всплывающие растения типа описанного из Манлая беннеттита с плавающими листьями, снабженными азренхимой [Красилов, 1980]. При регулярных, хотя и значительных, колебаниях уровня полоса зарастала тем или иным типом амфибиотической растительности [Krassilov, 1981]. Второй тип береговой полосы существовал при относительной стабильности уровня водоемов, когда ниже уреза воды возникали характерные пресноводные биогермы, построенные сине-зелеными водорослями [Сочава, 1977; Корге, 1977]. На этих биогермах обитали обскребывавшие водоросли гастроподы и личинки ручейников. Раковины гастропод и покинутые домики ручейников (описанные как трубки червей) многочисленны и могут составлять значительную часть объема биогерма, в которой они вмурованы (табл. 1, фиг. 1, 2).

Кроме оформленных биогермов встречается и другой тип прибрежных отложений. Это мергели, переполненные раковинами гастропод или гастроподами, конхостраками и остракодами. Представляется, что карбонатный цемент этих мергелей также биохемогенного происхождения.

Следующая зона озера занимала сравнительно небольшие глубины, азрирование которых еще обеспечивалось ветровым перемешиванием. Пересыхание здесь происходило редко. В этой зоне произрастали единственные крупные растения мезозойских озер — харовые водоросли. Основными продуцентами, по-видимому, все же оставались одноклеточные зеленые водоросли и цианобактерии, которые образовывали на поверх-

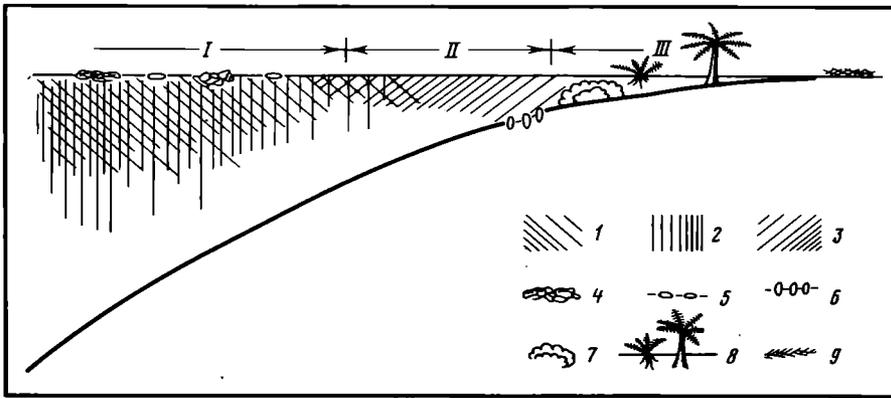


Схема основных зон жизни в мезозойском меромиктическом озере

1 — распространение личинок *Siptoclaava*; 2 — распространение личинок *Chironomaptera*; 3 — распространение личинок *Ephemeroptera*; 4 — плавающие водоросли; 5 — перитнейстонные организмы; 6 — бентос; 7 — биогерм; 8 — прибрежная растительность; 9 — выбросы. Обозначения характера отложений стандартные. Вертикальный масштаб много крупнее горизонтального

ности клубки, плававшие за счет пузырьков выделяющегося кислорода. Достаточно стабильные условия позволяли существовать в этой зоне организмам, дышащим растворенным в воде кислородом. Здесь встречались двусторчатые моллюски (правда, не очень многочисленные), многочисленные черви, личинки комаров-звонцов (*Chironomidae*), хищные личинки жуков *Cretotaenia*, личинки вислокрылки *Cretochaulus*. На дне и в толще воды обитали личинки гигантской поденки *Ephemeroptera* и личинки стрекоз *Nemegoscopus* и *Samatuga*. Личинки поденок и стрекоз имели приспособления к активному плаванию и явно были лучшими пловцами по сравнению с их современными родственниками. В этой зоне обитало и большинство рыб. Особенно богаты органической жизнью были участки вблизи авандельт временных и постоянных рек, впадавших в озеро и несших воду, богатую кислородом и биогенами, а также органику. Здесь особенно многочисленны ходы червей, двусторчки и остатки комаров-звонцов. Осадки этой зоны слишком грубы, чтобы в них сохранялись остатки насекомых (за исключением домиков ручейников), поэтому судить приходится по остаткам, захороненным на соседних, более мелкозернистых участках. По наблюдениям на местонахождении Манлай, наибольшая плотность личинок поденок наблюдается в самых близких к берегу осадках, где их еще можно различить; с продвижением в глубь водоема они становятся все более редкими. Остатки конхострак также приурочены к наиболее крупнозернистым, близким к берегу отложениям. Насекомые, обитавшие в этой зоне, изображены на табл. II.

Осадки следующей зоны, основной акватории озера — это тонкослойчатые ритмические толщи без следов переработки донной фауной. Они, по-видимому, образовались в анаэробных условиях гипolimниона. Осадки здесь содержат большое количество органики и бывают битуминозными. Жизнь в этой зоне существовала в эпиплимнионе, над термоклином. Обильное захоронение органики, образовалось ли оно за счет сапропеля или копропеля, свидетельствует о довольно высокой продуктивности экосистемы в этой зоне. Продуцентами были одноклеточные и нитчатые зеленые и синезеленые водоросли, свободно плававшие в верхних слоях воды, прикреплявшиеся к поверхностной пленке или образывавшие плавающие клубки. Водоросли потреблялись неизвестными нам консументами первого порядка: простейшими, коловратками, низшими ракообразными, а также взрослыми жуками-водолюбями и личинками ручейников. В этих клубках возможно жили хищные личинки водолюбов. В областях, более близких к берегу, обитали относительно оксифильные жабродышащие фитофаги — личинки поденки *Ephemeroptera*. Основными обитавшими в этой зоне насекомыми были хищники — ли-

чинки близких к коретре комаров *Chironomaptera* и жуков *Coptoclava* (табл. I, фиг. 3). Они дышали атмосферным воздухом и были хорошо приспособлены к обитанию в среде с недостатком кислорода. Современные коретры даже прячутся в зараженные сероводородом зоны озер от рыб. Оба эти вида были хорошо приспособлены к обитанию в пелагиали водоемов, они имели совершенный гидростатический аппарат, позволявший им совершать перемещения по вертикали. Мощные гребные ноги личинок *Coptoclava* делали их лучшими пловцами среди всех личинок жуков. *Chironomaptera*, несомненно, окукливались прямо в воде; возможно, что и *Coptoclava* могли это делать: встречаются личинчные шкурки личинок *Coptoclava* старшего возраста, а часть остатков, по-видимому, принадлежит куколкам. Подсчет соотношения личинок поденок *Ephemeroptera* и *Coptoclava*, сделанный на местонахождении Манлай, показал, что их обилие антикоррелирует: обилие поденок падает, а жуков растет при удалении от берега. Личинки *Chironomaptera* питались мелкой добычей — простейшими, низшими ракообразными и сами были основной добычей коптоклав. Личинки коптоклав могли нападать на любую добычу, в первую очередь на *Chironomaptera*, а крупные даже на рыб.

Как уже говорилось, в мезозойских озерах было особенно много обитателей поверхностной пленки. Вертячки были не менее многочисленны в мезозое, но все же не занимали первого места. Доминантами были коптоклавицы, которые с самых ранних ступеней их эволюции обнаруживали приспособления к обитанию на поверхностной пленке. Наиболее древние, раннеюрские коптоклавицы, еще очень примитивные по строению ног — основных органов передвижения в воде, уже имели глаза, разделенные на верхние и нижние отдельные органы: одна половина находилась над поверхностью воды, вторая смотрела в воду. Это сочетание очень примитивных, почти ходильных, ног с высокоспециализированными глазами представляется очень странным. В мезозое коптоклавицы были более распространенной группой, чем вертячки, хотя последние, по-видимому, быстрее превратились в совершенных пловцов. Личинки вертячек — это оксифильные жабродышащие донные формы; в мезозойских меромиктических озерах они не могли конкурировать с нектическими личинками коптоклавид, дышавшими атмосферным воздухом. Коптоклавицы были в мезозое одними из наиболее многочисленных водных насекомых; основной пищей для взрослых жуков, как и для личинок, были хирономаптеры — куколки и вылетающие имаго, как живые, так в еще большей степени мертвые, плававшие на поверхности воды после спаривания и откладки яиц. Нападали коптоклавицы и на других водных насекомых.

Вершину экологической пирамиды раннемеловых озер образовывали рыбы и водные рептилии хампсозавры, похожие на некрупных крокодилов. Мелкие насекомоядные рыбы — это костные ганоиды и примитивные костистые рыбы. Судя по верхнему положению рта, они кормились в основном у поверхности воды. Обычно в отложениях одного водоема встречается один единственный вид таких рыб. Эти рыбы были очень многочисленными и часто захоранивались в огромных количествах, так что их остатки могли сплошь покрывать поверхности напластования. Крупным водным хищником был хрящевой ганоид *Stychopterus*, достигавший в длину более полуметра; копролиты этой рыбы оказались весьма удобными для изучения, так как в них хорошо сохранились остатки съеденной добычи. В озерах с многочисленными мелкими рыбами *Stychopterus* питался преимущественно ими, тогда как в озерах, где мелких рыб не было, копролиты переполнены хитином насекомых, причем именно тех форм, остатки которых наиболее многочисленны в захоронениях.

Здесь попутно удалось пролить свет и на вопрос о том, действительно ли формы, остатки которых наиболее многочисленны в тафоценозах, были самыми массовыми формами также и в соответствующих биоценозах. Их многочисленность в рыбьих копролитах свидетельствует в пользу того, что доминанты тафоценозов доминировали и в биоценозах. Если же предположить, что эти формы были в биоценозах редки, то как объяснить факт выбора их же рыбами в качестве основной пищи? Случайное совпадение здесь представляется совершенно невероятным. Наиболее обычной пищей рыб были личинки поденок, но в тех озерах, где поденок почти не было, но были многочисленны мелкие

клопы-кориксиды, даже крупные рыбы питались этими насекомыми. Костные остатки хампсозавров немногочисленны, но в отложениях некоторых водоемов в огромных количествах встречаются копролиты с отпечатками спирального клапана, содержащие остатки рыб. Эти копролиты почти наверняка принадлежали хампсозаврам. Многочисленность представителей высших трофических уровней еще раз доказывает высокую продуктивность мезозойских водоемов: ведь с каждым следующим трофическим уровнем биомасса падает не менее чем на порядок, и сохранение большой биомассы на верхних ступенях пирамиды хорошо показывает ширину ее основания. По продуктивности эти водоемы явно не уступали современным эвтрофным озерам.

Многочисленность остатков рыб явно свидетельствует об их одновременной внезапной гибели. М. Вальдман [Waldman, 1971] для мелового озера в Австралии предположил, что причиной гибели были зимние подледные заморы; но для раннего мела Восточной Азии совершенно нельзя предполагать замерзания озер. По-видимому, заморные условия имели иную причину и скорее всего были связаны или с исчерпанием кислорода при массовом цветении воды, или с катастрофическим распространением сероводорода из гипоплимниона при необычно сильном ветровом перемешивании. Во всяком случае довольно часто значительная часть популяции рыб и других жабродышащих организмов, а возможно и вся популяция, особенно в небольших озерах, гибла и потом восстанавливалась за счет миграции из других водоемов в моменты широких плашевых наводнений.

В отличие от современной ситуации население небольших озер аллювиальных равнин, стариц, а возможно, и заводей рек в сущности мало отличалось от населения больших озер, особенно по списочному составу. Фактически здесь мы находим просто прибрежный ценоз больших озер. Береговые биогермы встречаются здесь чаще, чем в больших озерах; по-видимому, береговая линия озер этого типа была менее изменчивой. Наиболее распространенными здесь насекомыми были поденки *Ephemeroptera* и крупные растительноядные клопы *Baissocorixa*, а также личинки ручейников. В начале и в конце седиментационного цикла преобладают двустворчатые моллюски и ракообразные: конхостраки и остракоды; и те и другие часто имели колоссальную численность. Ручейники в этих водоемах часто строили свои домики не из песчинок, а из раковин остракод или обрывков раковин конхостраков. Ближе к средней части седиментационного цикла особенно многочисленными становятся остатки личинок поденок, причем они особенно обильны в первой половине цикла. Личинки *Coptoclava* и *Chironomaptera* в водоемах этого типа были относительно немногочисленны — их остатки изредка встречаются в средних частях циклов. Остатки личинок стрекоз в этих отложениях не найдены. Остатки рыб встречаются в отложениях таких водоемов неравномерно: в одних седиментационных циклах они есть, в других их нет. По-видимому, в этих небольших водоемах они часто вымирали и заново восстанавливались при очередных разливах рек. Несмотря на небольшие размеры водоемов, осадки их центральных частей тонкослойчатые, а донная фауна и здесь встречалась только у берегов.

Последний тип водоемов — это небольшие временные озера у вершин конусов выноса. Их осадки небольшой мощности, обычно не более метра, они непосредственно перекрывают пролювиальные конгломераты и залегают между их пластами. Ценоз этих водоемов включал очень мало компонентов, условия здесь были особенно неустойчивыми. Сюда попадала вода, обогащенная минеральными солями, в том числе и биогенами, неглубокие водоемы хорошо прогревались, и продукция водорослей здесь была наверняка очень высокой, хотя из-за небольшой глубины и хорошей аэрированности захоронения органического углерода в осадках здесь не происходило. Консументов в этих водоемах всего три: остракоды, конхостраки (почти исключительно из рода *Estherites*) и клопы-кориксиды (из подсемейства *Stenocorixinae* и *Diaprepacorixinae*). Численность этих животных была очень высокой: раковины и линные шкурки клопов часто сплошь покрывают поверхности напластования. Захоронения остракод и конхостраков приурочены в основном к началу и концу седиментационных циклов, а насекомых — к средней тонкозернистой и слойчатой части.

В континентальных водоемах в течение весьма длительного времени, с позднего

триаса до конца раннего мела, существовали однотипные экосистемы. Несмотря на крайнюю изменчивость абиотических и биотических условий, состав организмов и их отношения изменялись очень мало. Эти экосистемы оказались устойчивыми, несмотря на очень низкое разнообразие составляющих их организмов, во всяком случае на высших трофических уровнях. Популяции всех доступных для изучения видов организмов имели высокую и очень изменчивую численность, были изолированы друг от друга и контакты между популяциями были неравномерными и прерывистыми. Одни и те же виды были распространены на значительных территориях с весьма разными природными условиями.

Рассмотрим теперь, как эти особенности гидробиоценозов мезозоя Азии соотносятся с экологическими, экогенетическими и эволюционными представлениями. Основой современных представлений о функционировании экосистем является гипотеза о тесной связи устойчивости экосистем с разнообразием их компонентов и равномерностью поступления в них ресурсов. Мнение о повышенной устойчивости разнообразных экосистем является традиционным и восходит к А. Уоллесу, но в наше время оно подвергается как теоретическому переосмыслению, так и экспериментальным проверкам [Камшилов, 1974]. Самый существенный современный вклад в эту проблему был сделан Мак Артуром и его последователями [McArthur, 1972; Pianka, 1974], связавшими видовое разнообразие с разнообразием ресурсов, и особенно с равномерностью их поступления. В экосистемах с равномерным поступлением ресурсов разнообразие высоко и склонно нарастать, а сами эти экосистемы оказываются неустойчивыми во времени. Именно такую картину можно видеть в весьма разнообразных экосистемах Восточной Азии в течение раннего мела, где шла подготовка к крупнейшему биоценологическому изменению, происшедшему в середине мела. Появляются группы, характерные для позднего мела и кайнозоя, — покрытосеменные растения и многие группы насекомых, плацентарные млекопитающие, птицы. В континентальных водоемах, напротив, сложилось малоразнообразное сообщество, существующее в крайне изменчивой среде. Именно это сообщество, просуществовав почти без изменений всю раннемеловую эпоху, оказалось весьма устойчивым во времени. Комплексы насекомых, характерные для водоемов позднего мела, имели мало общего с раннемеловыми — они сложились в принципиально новых экосистемах, возникших после крупнейшей среднемеловой экологической перестройки.

Способы формирования экосистем с высоким разнообразием продолжают оставаться предметом оживленных дискуссий. П. Бретский и Д. Лоренц [Bretsky, Lorentz, 1970] считают, что береговые морские сообщества, живущие в нестабильных условиях, морфологически и генетически весьма вариабельны, но сохраняют свой состав и структуру долгое время, тогда как разнообразные глубинные сообщества активно эволюируют в стабильных условиях. Возражая им, Н. Элдридж [Eldridge, 1974] утверждал, что высокое разнообразие глубинных сообществ формируется за счет эмиграции из неустойчивых береговых сообществ, где новые виды возникают в сильно изменчивых условиях. Изученные экосистемы континентальных мезозойских водоемов недвусмысленно свидетельствуют в пользу первой точки зрения. Несмотря на сильную изменчивость условий, их обитатели демонстрируют необычайно низкие темпы видообразования. А. Буко [Boucot, 1978] утверждал, что время существенных перестроек сообществ в континентальных условиях занимает миллионы лет, тогда как в морских — десятки миллионов. В мезозое в сущности одни и те же сообщества сохранялись десятки миллионов лет.

Мак Артуру принадлежит важнейшая концепция в современных представлениях об экогенезе — существовании двух разных типов отбора в сообществах с разным характером поступления ресурсов. В экосистемах с высоким и неравномерным темпом поступления ресурсов под действием r -отбора появляются полиморфные виды, хорошо приспособленные к резким колебаниям численности; они имеют высокую плодовитость, численность их лишь в малой степени регулируется механизмами, зависящими от плотности популяции. В полном соответствии с этими взглядами оказались результаты изу-

чения экосистем мезозойских озер. О неравномерности условий существования в них уже писалось выше. Их биоценозы были сложены немногими полиморфными видами с необычайно длительным сроком существования. Такие виды, как *Ephemeropsis trisetalis*, *Chironomaptera gregarea*, *Нemeroscopus baissicus*, *Coptoclava longipoda*, существовали не менее 30 млн. лет — в течение почти всего раннего мела. Насколько можно понять по захоронениям, их численность резко и неправильно колебалась. Плотность их популяции, а скорее всего, их плодovitость были весьма высокими. Совсем иной характер имели раннемеловые наземные насекомые. Виды насекомых раннемеловых лесов, обитавших в несравненно более стабильных условиях весьма разнообразных ценозов, существовали гораздо меньшее время, чем виды насекомых пресноводных. Во многих их группах происходила активная эволюция, появлялись новые формы, все более близкие к позднемеловым, в сущности кайнозойским.

Наконец, если ориентироваться на предсказания теории микроэволюции, то наивысшие ее темпы должны быть у видов с быстрой сменой поколений, высокой непостоянной численностью, неравномерно расселенных по значительному ареалу и имеющих популяции с высокой степенью изоляции. Именно такие виды и составляли по большей части пресноводные экосистемы раннего мела. Однако их темпы эволюции были крайне низки, они были заметно ниже, чем даже в среднем для насекомых. Указанные особенности видов определяют, таким образом, лишь максимально возможные, но не реальные темпы эволюции [Жерихин, Расницын, 1980]. Реальные же темпы эволюционных изменений обычно намного ниже максимально возможных и определяются характером денотических связей данных форм.

ЛИТЕРАТУРА

- Будыко М.И. Изменения окружающей среды и формирование последовательных фаун. — Палеонтол. журн., 1981, № 4, с. 3–11.
- Гиляров А.М. Методологические проблемы современной экологии. Смена ведущих концепций. — Природа, 1981, № 9, с. 96–102.
- Жерихин В.В., Расницын А.П. Биоценотическая регуляция макроэволюционных процессов. — В кн.: Микро- и макроэволюция: Материалы симпозиума. Тарту, 1980, с. 77–84.
- Ископаемое юрское озеро в хребте Каратау. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 110 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 15. Вып. 1).
- Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Красилов В.А. Ископаемые растения Манлай. — В кн.: Раннемеловое озеро Манлай. М.: Наука, 1980, с. 40–42. (Тр. ССМПЭ; Вып. 13).
- Корде К.Б. Нижнемеловые водоросли Монголии. — В кн.: Фауна, флора и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1977, с. 161–162. (Тр. ССМПЭ; Вып. 4).
- Пономаренко А.Г., Калугина Н.С. Общая характеристика насекомых местонахождения Манлай. — В кн.: Раннемеловое озеро Манлай. М.: Наука, 1980, с. 68–81. (Тр. ССМПЭ; Вып. 13).
- Пономаренко А.Г., Попов Ю.А. О палеобиоценозах раннемеловых озер Монголии. — Палеонтол. журн., 1980, № 3, с. 3–13.
- Раннемеловое озеро Манлай. М.: Наука, 1980. 91 с. (Тр. ССМПЭ; Вып. 13).
- Сочава А.В. Раннемеловые строматолиты Монголии. — В кн.: Фауна, флора и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1977, с. 145–160. (Тр. ССМПЭ; Вып. 4).
- Bowcot A.J. Community evolution and rates of cladogenesis. — *Evol. Biol.*, 1978, vol. 11, 578–633.
- Bretsky P.W., Lorentz D.W. An essay on genetic adaptive strategies and mass extinction. — *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1970, vol. 81, p. 2449–2456.
- Eldredge N. Stability, diversity and speciation in Paleozoic epeiric seas. — *J. Paleontol.*, 1974, vol. 48, N 3, p. 540–548.
- Krassilov V.A. [Красилов В.А.]. Changes of Mesozoic vegetation and the extinction of dinosaurs — *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1981, vol. 34, p. 207–224.
- McArthur R.H. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. N.Y.: Harper and Row, 1972. 268 p.
- Olsen P.E., Remington Ch.L., Cornet B., Thomson K.S. Cyclic changes in Late Triassic lacustrine communities. — *Science*, 1978, vol. 201, N 4357, p. 729–733.
- Pianka E.R. Evolutionary ecology. N.Y.: Harper and Row, 1974. 399 p.
- Waldman M. Fish from the freshwater Lower Cretaceous of Victoria, Australia, with comments on the paleoenvironment. L., *Paleontol. Assoc.*, 1971. 124 p.

Л.А. НЕВЕССКАЯ, Л.Б. ИЛЬИНА

ДВУСТВОРЧАТЫЕ И БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ КАК ПОКАЗАТЕЛИ ТИПОВ БАССЕЙНОВ (на примере позднекайнозойских морей юга СССР)

Двустворчатые и брюхоногие моллюски начиная с мезозоя являются основными компонентами бентосной фауны океанов, морей, озер, рек и других водоемов. Большинство их принадлежит к малоподвижным животным, приспособленным к определенному комплексу условий среды: типу грунта, температуре, солености, степени подвижности воды, влиянию солнечной радиации, содержанию кислорода и органического вещества как в грунте, так и в придонном слое воды и пр.

Для восстановления типов древних водоемов необходимо выявить отношение к абиотическим факторам среды видов, встречаемых в отложениях этих водоемов, а также выяснить их этологическую и трофологическую характеристики. Согласно этологической классификации [Кудрин, 1957, 1966; Thorson, 1957,; Pégès, 1961; Stanley, 1970; Кожумдgieva, 1976a; Невесская, 1981], бентосные формы подразделяются на: 1) эпибионтные неподвижно прикрепленные (устрицы, хамиды, верметиды и др.); 2) эпибионтные подвижно прикрепленные (митилиды, дрейссениды и др.); 3) эпибионтные свободные (пектиниды, нукулиды и подавляющее большинство гастропод); 4) эндобионтные зарывающиеся (нукулиды, люциниды, мииды, солениды, кардииды, мактриды, туррителлиды, апорраиды и др.) и 5) эндобионтные сверлящие (фолаиды, терединиды и др.). Распределение различных этологических типов определяется главным образом характером субстрата. На твердых субстратах (скалах, камнях, крупных раковинах, растениях) обычно преобладают эпибионтные неподвижно и подвижно прикрепленные и эндобионтные сверлящие, реже свободно, но медленно передвигающиеся (пателлиды, фиссуреллиды и др.), на уплотненных грунтах — эпибионтные свободно лежащие или ползающие формы; к мягким рыхлым осадкам приурочены эндобионтные зарывающиеся формы, встречаются здесь и эпибионтные свободно лежащие с приспособлениями, препятствующими погружению в осадок.

По типу питания и характеру пищи бентосные животные разделены на неподвижных и подвижных сестонофагов, сортирующих (собирающих) и несортирующих (глотающих) детритофагов, плотоядных и растительноядных [Турпаева, 1948; Савилов, 1957, 1961; Кузнецов, 1976, 1977].

Среди двустворчатых моллюсков из этих групп отсутствуют несортирующие детритофаги и растительноядные, а плотоядные представлены небольшой группой септибранхных форм. Среди гастропод также нет несортирующих детритофагов, сравнительно мало сестонофагов и особенно неподвижных (верметиды), очень много растительноядных и плотоядных (среди которых можно выделить хищников, падальядов и паразитов).

Экологические характеристики отдельных вымерших видов могут быть выявлены двумя путями: 1) сравнением с современными представителями тех же или близких видов животных и растений и 2) сравнительно-морфологическим анализом с применением палеоэкологических наблюдений над характером захоронения, типом осадков и т.д. Первый метод наиболее применим к новейшим кайнозойским фаунам, содержащим виды, существующие ныне, или близкие к ним, а второй — к более древним фаунам, в которые входят главным образом вымершие формы. Наиболее ценные результаты получаются при сочетании этих методов, при их взаимной проверке.

Распределив согласно полученным характеристикам виды по отдельным группам, мы получим возможность по их комплексу судить о прежних условиях обитания бентоса. Для неогеновых и четвертичных бассейнов таким методом широко пользуются, начиная с Н.И. Андрусова, для выявления характера древних водоемов, существовавших на юге СССР. Для этой области была характерна периодичность геологического развития,

условившая неоднократную смену физико-географической обстановки и чередование иссийнов различного типа.

Эта цикличность, впервые четко установленная Н.И. Андрусовым [1918], затем изучалась многими исследователями: В.П. Колесниковым, Л.Ш. Давиташвили, Б.П. Жижико, Р.Л. Мерклиным и др. Было показано, что начало каждого из циклов связано с становлением соединения с открытым морем и характеризовалось существованием носительно разнообразной, более или менее полигалинной морской фауны. Затем нарушением связи с океаном происходило постепенное вымирание полигалинных орм, а пережившие эвригалинные виды обычно становились очень изменчивыми и исто давали начало новым видам и даже более высоким таксонам. Одновременно могло идти постепенное переселение в опреснявшиеся водоемы солоноватоводных и пресноводных форм из дельтовых участков и устьев рек, которое также нередко сопровождалось вспышкой формообразования. В результате конец каждого цикла характеризовался обеднением родового и семейственного состава фауны и преобладанием солоноватоводных и пресноводных форм над морскими.

При этом следует подчеркнуть, что биономический характер периодически возникающих полузамкнутых и замкнутых водоемов во многом зависел от специфики физико-химических условий и в первую очередь от солевого режима. Так, в полностью изолированных бассейнах, кроме общего понижения солености, происходило заметное изменение ионного состава: относительное увеличение содержания сульфатов и катионов Ca^{++} и Mg^{++} при уменьшении одновалентных ионов (главным образом K^+ и Cl^-) [Книпович, 1938], что оказывало очень резкое влияние на состав фауны, среди которой господствовали солоноватоводные элементы (типа каспийских).

Детальное изучение отдельных циклов показало, что систематический состав фауны замкнутых и полузамкнутых бассейнов характеризуется определенными отличительными признаками, которые могут служить индикаторами для выявления древних водоемов миксогалинного типа [Невесская, 1971; Ильина и др., 1976]. К таким признакам относятся следующие.

1. Небольшое число семейств и родов по сравнению с их числом в близких по времени существования открытых морских бассейнах. Так, для раннесарматского полуморского бассейна количество родов двустворчатых моллюсков составляло 20% по отношению к количеству родов среднемиоценовых морских бассейнов, для раннемэотического полуморского бассейна — 16% по двустворкам и 11% по гастроподам, для современных Черного и Азовского морей — соответственно 30 и 10% по двустворчатым моллюскам.

2. Преобладание среди морских видов представителей эвригалинных морских семейств. Из двустворчатых моллюсков к таким семействам относятся: *Cardiidae*, *Scrobilariidae*, *Mytilidae*, *Veneridae*, *Mesodesmatidae*, *Macluridae*, *Lucinidae*, *Ostreidae* и ряд других (Jaekel, 1965; Невесская, 1971). Из гастропод — *Rissoiidae*, *Cerithiidae*, *Potamididae*, *ittidae*, *Nassariidae* и др. [Ильина, 1966].

3. Наличие солоноватоводных форм, преобладающих в солоноватоводных водоемах редких в полуморских бассейнах. Так, процент солоноватоводных видов двустворчатых моллюсков в раннемэотическом бассейне был 10, в позднемэотическом — 50, в новозэксинском черноморском водоеме — 100, в витязевском — 20, в каламитском — меньше 1, в современном Черном море — 0, в плейстоценовом Каспийском море — 100. Процент солоноватоводных видов гастропод в раннемэотическом море был около 23, в позднемэотическом — 74, в новозэксинском черноморском бассейне — 100, в витязевском — около 0, в каламитском — меньше 1, в современном Черном море — 0, в плейстоценовом Каспийском море — почти 100 [Невесская, 1965; Ильина 1966; Ильина и др., 1976].

4. Большое число видов по отношению к числу родов вследствие интенсивного видообразования у немногих родов в замкнутых солоноватоводных и полуморских бассейнах. Так, если для среднемиоценовых почти нормально морских бассейнов Паратетиса отношение числа видов к числу родов было лишь несколько больше 1, то для сарматских двустворчатых моллюсков оно изменялось от 2,8 в начале существования сармат-

ского моря до 6,2 во время расцвета сарматской фауны (средний сармат), для позднемезоэотических гастропод достигало 3,4, и т.д. [Ильина и др., 1976].

5. Большое число специфических и эндемичных видов и даже родов в замкнутых солоноватоводных и полуморских бассейнах. Так, в морских ранне- и среднемиоценовых бассейнах Восточного Паратетиса с соленостью, близкой к нормальной, процент эндемичных видов был 10–20, тогда как в сарматском и раннемезоэотическом бассейнах он был значительно выше; в плиоценовых же солоноватоводных водоемах Паратетиса не только виды, но и роды были почти целиком эндемичными.

6. Большая индивидуальная и групповая изменчивость видов, особенно для солоноватоводных бассейнов. Для ряда эвригалинных видов морского происхождения отчетливо заметна зависимость степени варибельности от солености: чем более отклонялась (понижалась) соленость водоема от привычной для вида (не выходя за пределы его экологического спектра), тем более повышалась его изменчивость [Ильина, 1966; Невеская, 1971].

7. Уменьшение абсолютных размеров представителей более или менее полигалинных морских родов (*Ostrea*, *Triflora*, *Scala*, *Calyptraea* и др.) и иногда некоторое увеличение размеров наиболее эвригалинных форм (*Mytilaster*, *Abra*, *Bittium*, *Hydrobia*, *Retusa* и др.) для полузамкнутых полуморских бассейнов [Невеская, 1965; Ильина, 1966; Ильина и др., 1976]; увеличение размеров представителей специфических видов по сравнению с видами тех же родов или семейств в морских бассейнах (*Cardiidae*, *Macluridae* и др.) – для замкнутых солоноватоводных и полуморских водоемов.

8. Интенсивное формо- и видообразование в замыкавшихся и опреснявшихся бассейнах происходило в основном симпатрическим путем. Как в опреснявшихся полуморских, так и в солоноватоводных бассейнах этот процесс шел главным образом благодаря освобождению в этих водоемах многих экологических ниш, занятых в морских обстановках разнообразными полигалинными формами. Пережившие опреснение немногие морские виды и пришедшие в такие бассейны солоноватоводные и пресноводные элементы в этих условиях давали начало многочисленным новым таксонам [Невеская, 1965; Мерклин, 1966; Ильина и др., 1976; Ильина, 1979].

Перечисленные особенности систематического состава фаун водоемов с отклоняющейся соленостью в каждом конкретном бассейне могли быть выражены в различной степени в зависимости от истории и длительности существования бассейна, степени замкнутости и соответственно степени опреснения и изменения ионного состава вод и др.

Специфика систематического состава сказывается и на составе и распределении биоценозов. Они имеют определенную структуру и, как правило, сложены видами, принадлежащими к различным трофическим типам, причем в них достаточно стабильно выделяется соподчинение представленных в биоценозе трофических групп, т.е. структура определяется принципом наименьших конкурентных отношений [Турпаева, 1949, 1957; Воробьев, 1949]. Одна из трофических групп, входящих в биоценоз, обычно преобладает, и поэтому можно говорить о биоценозах различных трофических или – более правильно – эволюционно-трофических типов. В свою очередь, донные биоценозы одного трофического типа слагают более крупные системы – трофические зоны [Соколова, 1954; Нейман, 1963; Кузнецов, 1964, 1976].

В эпиконтинентальных морях – мелководных шельфовых, с нормальной соленостью и газовым режимом – от мелководья к глубинам обычно наблюдается следующая последовательность трофических зон: неподвижные сестонофаги – подвижные сестонофаги – собирающие (сортирующие) детритофаги – несортирующие детритофаги (группы).

В более глубоководных акваториях, в том числе в котловинных окраинных и внутриконтинентальных морях, наблюдаются повторные наборы зон: после зон детритофагов на континентальном склоне вновь развивается зона сестонофагов, а затем – детритофагов, причем А.П. Кузнецовым [1974а, б; 1975, 1976] было показано, что во внутриконтинентальных бассейнах, вследствие своеобразного гидрохимического режима и дефицита

га кислорода, на глубинах не развита зона несортирующих детритофагов, которые не могут существовать в этих условиях.

При изучении ископаемых комплексов палеонтолог имеет дело не с биоценозами, а лишь с их частью, представленной скелетными организмами. Для таких комплексов применяется термин ископаемое сообщество. Рассмотрение характера и распределения сообществ и трофических зон дает дополнительные критерии для характеристики древних бассейнов. Так, выявляются еще две отличительные особенности полузамкнутых и замкнутых бассейнов: образование эндемичных сообществ и специфическое распределение трофических зон.

Наиболее детально в этом отношении были исследованы сарматский и мэотический бассейны, а затем проведено их сравнение с нормально соленым среднемиоценовым баденским морем. В раннесарматском водоеме, по данным Н.П. Парамоновой [Ильина и др., 1976], на песчаных, илисто-песчаных и ракушечно-детритовых грунтах мелководий было широко распространено сообщество эндобионтных сестонофагов *Ervilia pusilla dissita*—*Maetra eichwaldi*—*Cerastoderma obsoletum*. Локальное распространение имело сообщество такого же типа *Paphia*—*Maetra*. На биогермных массивах и грядах, образованных серпулами, мшанками, реже известковыми водорослями, было развито специфическое сообщество с рүководящим *Cerastoderma kaundense volhynicum* (Grischk.) и характерными *Mytilaster* и *Musculus*. В нем преобладали эпибионтные сестонофаги; к ним, по-видимому, относился и *Cerastoderma kaundense volhynicum*, который мог прикрепляться биссусом подобно современным *Parvicardium exiguum* (Gm. in L.). На возможность такого образа жизни некоторых *Cerastoderma* из биогермных сарматских построек указывала К.Г. Багдасарян [1978].

На известковых илах более глубоководных участков отмечалось сообщество эндобионтных сестонофагов *Ervilia pusilla andrussovi*—*Cerastoderma obsoletum*. Илистые грунты более глубоких частей бассейна в начале раннего сармата были заняты сообществом *Abra reflexa*, в котором господствовали детритофаги, а сопутствующими формами были эндобионтные сестонофаги *Maetra eichwaldi* Lask. и *Cerastoderma obsoletum ruthenicum* (Hilb.). К концу раннего сармата их место заняли сообщества *Maetra andrussovi*—*Cryptomactra pseudotellina* и *Cerastoderma pium*—*Ervilia pusilla andrussovi*, состоявшие только из эндобионтных сестонофагов.

В среднесарматское время песчаные, илисто-песчаные и ракушечно-детритовые грунты мелководий заняло сообщество эндобионтных сестонофагов *Cerastoderma obsoletum*—*Maetra vitaliana*—*Paphia ponderosa*. Для органоненных построек было характерно сообщество *Cerastoderma obliquoobsoletum*—*Mytilaster incrassatus*—*Musculus sarmaticus*, в котором присутствовали также многочисленные другие виды *Cerastoderma*, *Maetra* и других родов. Как и в раннесарматском сообществе биогермов, здесь господствовали эпибионтные сестонофаги: *Mytilaster*, *Musculus* и некоторые виды *Cerastoderma*, а эндобионтные сестонофаги играли подчиненную роль. На известковых илах более глубоководных участков было распространено сообщество *Paphia naviculata*—*Cerastoderma pium*, а на илистых грунтах глубоководных районов — сообщество *Cryptomactra pesansensis* с характерными *Cerastoderma pium* (Zhizh.), *Paphia naviculata* (R. Hoern.), *Cerastoderma barboti* (R. Ноем.) и др. Оба последних сообщества состояли только из эндобионтных сестонофагов.

Позднесарматский водоем был населен очень однообразным комплексом моллюсков, двустворки фактически были представлены видами лишь одного рода *Maetra*. Видовой состав сообществ мелководных и более глубоководных зон моря отличался, но все сообщества были сложены только эндобионтными сестонофагами. На илистых биотопах глубоководных участков моллюски почти полностью отсутствовали.

В раннемэотическом бассейне [Ильина и др., 1976] на ракушечно-детритовых и илисто-ракушечных грунтах мелководной зоны было распространено сообщество *Mytilaster*—*Paphia abichi*—*Dosinia maeotica*—*Rissoa subinflata*—*Pirenella disjuncta disjunctoides*, в котором господствовали эпибионтные сестонофаги *Mytilaster incrassatus* (Orb.), прикреплявшиеся биссусом к твердому субстрату и, вероятно, образывавшие банки, эпибионтные *Rissoa*

subinflata (Andrus.) — растительный вид, живший на водорослях, *Pirenella disjuncta disjunctoides* (Sinz.) и эндобионтные сестонофаги *Paphia abichi* (Andrus.) и *Dosinia maeotica* Andrus. Более ограниченное распространение на такого же типа грунтах имело сообщество *Loripes pseudoniveus*—*Bittium acutum*, по-видимому, приуроченное к участкам с богатой водной растительностью и, возможно, с пониженной соленостью. На песчаных грунтах с примесью раковинного детрита и ила, где водная растительность была бедна, существовало сообщество *Paphia abichi*—*Abra tellinoides*—*Dosinia maeotica*—*Pirenella disjuncta disjunctoides*; в этом сообществе массовое развитие получили детритофаги *Abra*. На песчаных, илесто-песчаных и ракушечно-детритовых с примесью песка грунтах обычно развивалось сообщество *Ervilia pusilla minuta*—*Bittium reticulatum*, в котором господствовали эндобионтные подвижные сестонофаги (*Ervilia*) и эпибионтные растительные формы (*Bittium*). На илистых грунтах более глубоководных участков было распространено сообщество *Abra tellinoides*—*Hydrobia ventrosa*, сложенное эндобионтными (*Abra*) и эпибионтными (*Hydrobia*) детритофагами.

С фацией твердого дна были связаны два сообщества: устричное и сообщество коры мшанковых биогермов. В устричном сообществе господствовали эпибионтные неподвижно прикрепленные сестонофаги (*Ostrea edulis maeotica* David.), эпибионтные подвижно прикрепленные сестонофаги [*Mytilaster incrassatus* (Orb.) и *Modiolus maeoticus* Nevevsk.], жившие в углублениях устричника, эндобионтные сестонофаги (*Paphia abichi* Andrus.) и эпибионтные фитофаги (*Bittium acutum* Osaul.). В сообществе мшанковых биогермов преобладали эпибионтные подвижно прикрепленные сестонофаги (*Mytilaster incrassatus*), эндобионтные сестонофаги, жившие в углублениях биогермов [*Sphenia anatina timmeria* (Andrus.)], и эпибионтные фитофаги [*Mohrensternia nasyrica* L. Ilyina, *Alvania pseudalvania* (Andrus.), реже *Gibbula maeotica* (Andrus.) и *Cerithium comperei maeoticum* Karl.]. Кроме них, здесь жили эндобионтные сестонофаги *Dosinia maeotica* Andrus. и *Cerastoderma arcella mithridatis* (Andrus.) и детритофаги *Abra* и *Hydrobia*, которые использовали рыхлый грунт, заполнявший углубления на поверхности биогермов. По-видимому, на месте развития этого сообщества условия были благоприятны и для жизни других организмов, кроме мшанок и моллюсков, например полихет и губок, которыми могли питаться присутствовавшие в этом сообществе паразитические гастроподы — *Odostomia insculpta* (Mtg.) и *O. pallida minima* L. Ilyina. Глубины, на которых развивалось это сообщество, были, по-видимому, очень небольшими, а местами часть биогермов либо слабо была прикрыта водой, либо выдавалась над ее поверхностью — здесь была ниша обитания встреченных в этом сообществе в заметных количествах фитофагов *Littorina* [Ильина и др., 1976].

Сравнение сообществ и трофических зон. полуморских миоценовых бассейнов — ранне- и среднесарматского и раннемэотического, где господствовала морская, но очень обедненная фауна, представленная немногочисленными родами, — с сообществами и трофическими зонами нормально соленого баденского моря выявило большие различия этих бассейнов. Для полуморских водоемов были характерны эндемичные сообщества и в том числе формирование эндемичной глубоководной фауны. В раннем и среднем сармате на мелководье вместо сообществ среднемиоценового нормально соленого моря, в которых преобладали виды родов *Chione*, *Venus*, *Pitar*, *Pecten*, *Chlamys*, *Anadara*, *Cardita*, *Ostrea* [Kojumdgieva, 1976b] и другие, возникают сообщества, состоявшие из видов родов *Ervilia*, *Mastra*, *Donax*, *Paphia*, *Cerastoderma* и *Mytilaster*, т.е. тех родов, представители которых не были массовыми на открытом мелководье моря с нормальной соленостью. То же относится и к раннемэотическим мелководным сообществам, в которые входили в основном представители родов *Dosinia*, *Paphia*, *Mytilaster*, *Ervilia* и *Cerastoderma*. Эта эндемичность сообществ только таксономического плана: преобладали одни и те же этолого-трофические формы — эндобионтные и эпибионтные сестонофаги — т.е. те же группы, что и в сублиторали нормально соленых морей. На больших глубинах на илистых грунтах и в раннесарматском, и в раннемэотическом бассейнах, как и в современном Средиземном море, было развито сообщество детритофагов *Abra* (*A. reflexa* — в сармате, *A. tellinoides* — в мэотисе и *A. longicalis* — в современном Средиземном море),

В среднем сармате в наиболее глубоких местах на илистых грунтах было развито уже вполне эндемичное сообщество, которое состояло только из эндобионтных сестонофагов: эндемичного рода *Suctorastrea* и немногих видов родов *Cerastodonta*, *Mastra* и *Raphia*, т.е. родов, характерных для мелководья открытых морских бассейнов. Зона детритофагов была весьма ограничена, и детритофаги здесь были представлены только родом *Abra*, а в позднесарматское время вообще отсутствовали [Ильина и др., 1976].

В длительно существовавших замкнутых водоемах обычно развивалась совершенно своеобразная, вполне эндемичная, но очень разнообразная фауна моллюсков. Выпадение в этих водоемах некоторых экологических типов (сверлильщики, эпибионтные свободные живущие на поверхности грунта двустворки), представленных в морских бассейнах достаточно полигайнными видами, приводило к появлению конвергентно сходных с ними видов и даже родов, предки которых не имели подобных адаптаций.

В качестве таких примеров можно привести караганских (среднемиоценовых) фолатид, которые от сверления в плотных субстратах перешли к жизни на поверхности грунта или в его самом верхнем слое, и, наоборот, солоноватоводных кардиид, адаптировавшихся в плиоценовых морях Паратетиса к сверлению в плотных глинистых породах, и т.д. При этом ярко проявлялись морфологические ограничения, или "запреты", что приводило к возникновению форм, сходных морфологически, но происшедших от очень далеких генетически видов.

В этих случаях изопалеоценозы различных замкнутых бассейнов, т.е. параллельные сообщества древних организмов, характерные для определенных биотопов и содержащие определенный набор жизненных форм [Мерклин, 1968, 1969], имели совершенно разный систематический состав.

В качестве примера замкнутых солоноватоводных бассейнов были изучены позднемэотический (позднемиоценовый) и ряд плиоценовых и четвертичных водоемов юга СССР. Эндемизм сообществ в этих бассейнах был выражен весьма резко — на родовом и даже семейственном уровне. Так, в позднемэотическом бассейне последовательно существовали сообщества *Congeria panticapaea* — *Caspiohydrobia tamanensis* — *Pontohydrobia ossovinarum*, а затем *Congeria amygdaloides navicula* — *Theodoxus stefanescui* — *Pseudamnicola* (Staja) *striata* — *Turricaspia sinzowi*. Оба эти сообщества были распространены на всех типах грунтов, по-видимому, не только в мелководных участках, но и на значительных глубинах (до 200–250 м). В последнем случае из сообществ выпадали более мелководные растительоядные *Theodoxus*. Двустворчатые моллюски, господствовавшие в этих сообществах, относились только к эпибионтным подвижно прикреплявшимся сестонофагам (*Congeria*). Гастроподы, скорее всего, относившиеся к детритофагам (*Hydrobia*, *Caspiohydrobia*, *Turricaspia*), давали значительно меньшую биомассу, так что, по-видимому, в бассейне была развита только зона неподвижных сестонофагов.

В плиоценовых солоноватоводных бассейнах Понто-Каспийской области систематический состав моллюсков был более разнообразен, но среди них (во всяком случае среди двустворок) отсутствовали детритофаги, так что зоны собирающих детритофагов, сложенной моллюсками, в этих бассейнах не было [Невесская, 1971].

Отсюда следует, что трофическая зональность в замкнутых солоноватоводных бассейнах была резко нарушена и здесь обычно отсутствовала зона детритофагов, представленных двустворчатыми моллюсками. Это дополняет данные А.П. Кузнецова [1976] о том, что во внутриконтинентальных морях с пониженной соленостью почти полностью отсутствует зона безвыборочно заглатывающих детритофагов. Нашими исследованиями было показано, что, кроме этого, в такого типа бассейнах зона собирающих детритофагов имеет значительно более бедный систематический состав, так как в ней отсутствуют двустворчатые моллюски, обычные для этой зоны в полносоленых бассейнах. Это еще более увеличивает степень эвтрофикации замкнутых водоемов, поскольку уменьшается число форм, употребляющих детрит в пищу.

Следует подчеркнуть, что рассмотренные случаи изменения состава и распределения двустворчатых и брюхоногих моллюсков в неогеновых бассейнах юга СССР были обусловлены в основном колебаниями солености, вызванными палеогеографическими изме-

нениями. В какой-то степени при этом происходило изменение содержания кислорода, а именно в полузамкнутых и замкнутых бассейнах возникал его дефицит на глубинах.

В других случаях фактором, обуславливающим изменение фауны в пределах всего бассейна, могла быть температура, изменение которой вызвалось глобальными изменениями климата либо локальными изменениями гидрологии (например, изменение направления теплых или холодных течений). Примеры этому можно найти при исследовании фауны дальневосточных морей. Однако хотя существенное изменение температур должно вызвать достаточно резкие изменения систематического состава моллюсков, его обеднение или обогащение, преобладание теплолюбивых или холоднолюбивых родов и семейств, возможно, большую изменчивость эвритермных видов при похолодании, изменение размеров тех же или близких видов одного рода, оно вряд ли, ввиду отсутствия изоляции, приведет к усиленному видообразованию и возникновению многочисленных эндемичных видов. Систематический состав биоценозов при этом должен измениться, но распределение трофических зон не изменится.

К сожалению, таких работ для краевых морей Дальнего Востока пока в полном объеме не проводилось.

Изучение распределения сообществ показывает также необходимость палеоэкологических ("экостратиграфических") исследований для проведения корреляции синхронных разнофациальных отложений. Как мы видим, разновозрастные мелководные и глубоководные отложения, осадки открытого моря и опресненных придельтовых участков и т.д. содержат совершенно различные по систематическому составу сообщества. Так, среднесарматские сообщества: *Cerastoderma obsoletum*—*Macra vitaliana*—*Paphia ponderosa*, характерное для мелководной зоны, глубоководное сообщество *Cryptomacra pesanseris* и сообщество *Congeria moldavica*, ограниченное опресненными придельтовыми участками, почти не имели общих видов. Почти лишены были общих видов и мелководное раннеэоценовое сообщество *Mytilaster*—*Paphia abichi*—*Dosinia* и одновременное глубоководное сообщество *Abra tellinoides*, а также мелководные понтические сообщества с преобладанием видов родов *Didacna*, *Plagiadacna*, *Prosodacna* и других и синхронное глубоководное сообщество *Paradacna abichi*. Только детальное прослеживание смены сообществ от берегов к глубинам, от открытого моря к придельтовым участкам, от одного типа грунтов к другому и т.д. может обеспечить правильную синхронизацию отложений.

Весьма важно для разработки биоэстратиграфических схем также выявление степени устойчивости сообществ. Рассмотрение этого вопроса показало, что в стабильных условиях длительно существовавших морских бассейнов бентосные сообщества отличались достаточно высокой устойчивостью [Невеская, 1980]. Сообщества с одним и тем же видовым составом могли существовать в течение примерно 100 тыс. лет, а параллельные сообщества, или изопалеоценозы, с близким родовым составом прослеживаются в течение нескольких десятков миллионов лет. Примером первого типа может служить мелководное сообщество *Chione gallina* с характерными видами *Acanthocardia tuberculata* (L.), *Donax venustus* (Poli), *D. trunculus* L., *Angulus tenuis* (Costa), *Spisula subtruncata* (Costa), *Macra corallina* (L.). Это сообщество было характерно для песчаных грунтов карангатского Черноморского бассейна (80–100 тыс. лет назад) и распространено ныне на таких же грунтах, на глубинах до 25–30 м на сублиторали Средиземного моря.

В качестве изопалеоценоза можно рассматривать сообщества птероподового ила, отмечаемые для отложений от нижнего олигоцена до среднего миоцена (верхний баден), т.е. в течение более 20 млн. лет. Сообщества, составлявшие этот изопалеоценоз, были распространены на карбонатных илах шельфа открытого моря на глубинах 150–200 м или несколько больше. В состав их входили эпибионтные, большей частью неподвижные сестонофаги из семейств *Pectinidae* (*Lentipecten*, *Chlamys*), *Arcidae* (*Batycara*, *Arcopsis*), *Mytilidae* (*Modiolus*, *Dacrydium*), *Anomiidae* (*Anomia*), *Ostreidae* (*Neopercnodonte*) и *Limidae* (*Lima*), эндобионтные сестонофаги из семейств *Lucinidae* (*Lucina*), *Thyasiridae* (*Thyasira*), *Corbulidae* (*Corbula*), *Hiatellidae* (*Hiatella*) и *Cultellidae* (*Cultel-*

lus), эндобионтные детритофаги (*Nucula*, *Nuculana*, *Abra*), эндобионтные плотоядные двустворки из септибранхий (*Cuspidaria*, *Cardiomya*) и хищные гастроподы (*Polinices* и др.). Другим примером изопалеоценоза являются сообщества песчаных грунтов мелководья баденского моря (средний миоцен), в котором преобладали эндобионтные сестонофаги из родов *Venus* и *Chione* (семейство *Veneridae*), а также плейстоценовое средиземноморское и черноморское сообщество *Chione gallina*. Продолжительность существования этого изопалеоценоза около 15 млн лет.

В таких устойчивых морских донных сообществах (биоценозах) видообразование и образование более высоких таксонов вряд ли могли идти быстро. В противоположность этому при нарушении стабильности морских условий в полузамкнутых и замкнутых внутриконтинентальных морях, как уже говорилось, происходила резкая смена биоценозов и возникали новые сообщества, нередко сменявшие друг друга по мере изменения гидрологической обстановки, что создавало условия для быстрой эволюции и возникновения новых эндемичных таксонов не только видового, но и более высокого ранга. Однако эти эндемичные формы обычно довольно скоро заканчивали свое существование — при новом изменении гидрологического режима бассейна.

ЛИТЕРАТУРА

Андрусов Н.И. Взаимоотношение эвксинского и каспийского бассейнов в неогеновую эпоху. — Изв. АН. Сер. 6, 1918. т. 12, № 8, с. 749–760. (См.: Избр. тр., т. II, 1963, с. 291–298).

Багдасарян К.Г. Кардииды миоцена Юга СССР. Тбилиси: Мецниереба, 1978. 106 с.

Воробьев В.П. Бентос Азовского моря. Симферополь: Крымиздат, 1949. 193 с. (Тр. Азово-Черномор. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии; Вып. 13).

Ильина Л.Б. История гастропод Черного моря. М.: Наука, 1966. 228 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 110).

Ильина Л.Б. Особенности развития гастропод в опресненных миоценовых бассейнах Восточного Паратетиса. — Палеонтол. журн., 1979, № 3, с. 33–41.

Ильина Л.Б., Невеская Л.А., Парамонова Н.П. Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии. М.: Наука, 1976. 286 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 155).

Книпович Н.М. Гидрология морей и солоноватых вод (в применении к промышленному делу). М.; Л.: Пищепромиздат, 1938. 513 с.

Кудрин Л.Н. О палеоэкологических исследованиях отложений нижнего горизонта нижнего тортона юго-западной окраины Русской платформы. — Геол. сб. Львов. геол. о-ва, 1957, № 4, с. 277–294.

Кудрин Л.Н. Стратиграфия, фации и экологический анализ фауны палеогеновых и неогеновых отложений Предкарпатья. Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1966. 174 с.

Кузнецов А.П. Распределение донной фауны западной части Берингова моря по трофическим зонам и некоторые общие вопросы трофической зональности. — Тр. ИО АН СССР, 1964, т. 69, с. 98–177.

Кузнецов А.П. Трофическая структура морской донной фауны как индикатор физико-химического режима в море. — В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и уме-

ренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974а, с. 33–34.

Кузнецов А.П. О стабильности трофической структуры морской донной фауны в условиях, вызывающих ее изменение. — В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974б, с. 35–36.

Кузнецов А.П. Трофическая структура морской донной фауны на примере краевых и внутренних морей Советского Союза: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ИОАН СССР, 1975. 29 с.

Кузнецов А.П. Трофическая структура морской донной фауны как система экологической организации. — В кн.: Донная фауна краевых морей СССР. М.: Наука, 1976, с. 6–31.

Кузнецов А.П. Система трофической структуры морского бентоса. — В кн.: I Всесоюз. конф. по мор. биологии: Тез. докл. Владивосток, 1977.

Мерклин Р.Л. О некоторых особенностях изменения состава родов и видообразования у двустворчатых моллюсков в связи с колебанием солёности в третичных морях Юга СССР. — В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966, с. 181–189.

Мерклин Р.Л. Жизненные формы и их значение для палеоэкологического анализа. — В кн.: Проблемы палеонтологии: Докл. сов. геологов на XXIII сес. Междунар. геол. конгр. М.: Наука, 1968, с. 18–26.

Мерклин Р.Л. О методе палеосинэкологического исследования геосинклинальных толщ. — В кн.: Биостратиграфия, фауна и флора кайнозоя северо-западной части Тихоокеанского подвижного пояса. М.: Наука, 1969, с. 140–149.

Невеская Л.А. Позднетретичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. М.: Наука, 1965. 390 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 105).

Невеская Л.А. К классификации древних

замкнутых и полужамкнутых водоемов на основании характера их фаун. — В кн.: Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1971, с. 258–278. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 130).

Невесская Л.А. Двустворчатые моллюски в биоценозах морей прошлого. — В кн.: Палеонтология. Стратиграфия: Докл. сов. геологов на XXVI сес. Междунар. геол. конгр. М.: Наука, 1980, с. 80–88.

Невесская Л.А. Принципы экологической классификации современного бентоса и возможности их приложения для интерпретации ископаемых сообществ. — В кн.: Современное состояние и основные направления изучения брахиопод. М.: ВИНТИ, 1981, т. 2, с. 40–65. Ротапринт.

Нейман А.А. О закономерностях состава морских донных биоценозов. — Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 4, с. 618–621.

Савилов А.И. Биологический облик группировок донной фауны северной части Охотского моря. — Тр. ИОАН СССР, 1957, т. 20, с. 86–170.

Савилов А.И. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря. — Тр. ИОАН СССР, 1967, т. 46, с. 3–84.

Соколова М.Н. Питание и пищевые группировки глубоководного бентоса дальневосточных морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОАН СССР, 1954.

Турнаева Е.П. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцева моря. — Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 6.

Турнаева Е.П. Пищевые группировки и их значение в донных биоценозах Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.; ИОАН СССР, 1949.

Турнаева Е.П. Пищевые взаимоотношения между конкурирующими видами в морских донных биоценозах. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 171–185. (Тр. ИОАН СССР; Т. 20).

Jaeckel S.G.A. Über die Herausbildung von Brackwasserformen bei Mollusken. — Zool. Anz., 1965, Bd. 174, № 2, S. 119–125.

Kojumdgieva E. Paléocologie des communautés des mollusques du Miocène en Bulgarie du Nord-Ouest. I. Méthodes et généralités. — Geol. Balcan, 1976a, t. 6, № 1, p. 31–52.

Kojumdgieva E. Paléocologie des communautés mollusques du Miocène en Bulgarie du Nord-Ouest. II. Communautés des Mollusques du Badenien (Miocène moyen) en Bulgarie du Nord-Ouest. — Géol. Balcan, 1976b, t. 6, N 2, p. 63–94.

Péres J.M. Océanographie biologique et biologie marine. P.: Press. Univ. France, 1961, t. 1. La vie benthique. 541 p.

Stanley S.M. Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). — Mem. Geol. Soc. Amer., 1970, vol. 125. 496 p.

Thorson G. Bottom communities. (sublittoral or shallow shelf). — In: Treatise on marine ecology and paleoecology. Vol. 1. Ecology. — Mem. Geol. Soc. Amer., 1957, vol. 67, p. 461–534.

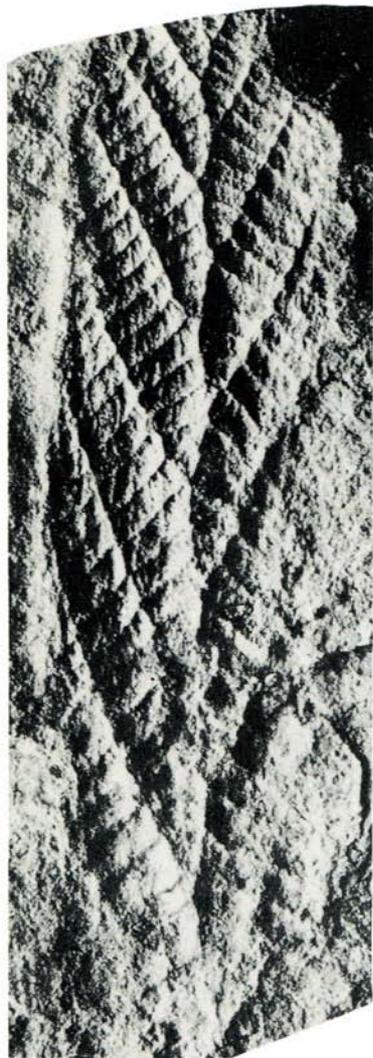
УДК 56.074.6:551,351.5

Е.В. КРАСНОВ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ИНТЕГРАЦИЯ МАДРЕПОРОВЫХ КОРАЛЛОВ В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИИ

Разработка экологической систематики организмов геологического прошлого, настоятельную необходимость которой обосновал Р.Ф. Геккер (1935, 1968 и др.), была предпринята автором в связи с изучением эволюции мадрепоровых кораллов. До недавнего времени процессы эволюции кораллов анализировались без учета адаптивных изменений, вызванных симбиотическими водорослями-зооксантеллами, не учитывалась дифференциация и интеграция рифообразующих и агерматипных сообществ коралловых полипов. И это не случайно. На палеонтологическом материале далеко не всегда удается проследить во времени смену экологических особенностей исследуемой группы и выявить ее экогенез — процесс развития отношений между различными организмами и средой их обитания.

Обсуждаемые в настоящем сообщении процессы экогенеза мадрепоровых кораллов представляют попытку дальнейшей разработки систематики их адаптаций в связи с дифференциацией на герматипные и агерматипные группы [Vaughan, Wells, 1943; Wells, 1956; Рейман, 1965; и др.] и интеграцией герматипных кораллов в экосистеме кораллового рифа. Статья написана на основании многолетних сравнительно-экологических исследований коралловых фаун мезозоя и кайнозоя СССР [Краснов, 1965, 1975, 1979] и современных коралловых сообществ Тихого океана [Голиков и др., 1973; Краснов, 1979].



1



2



3



5



4



1



2



8



3



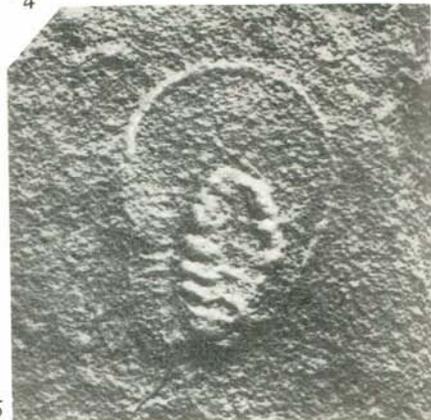
7



4



6



5



2



3

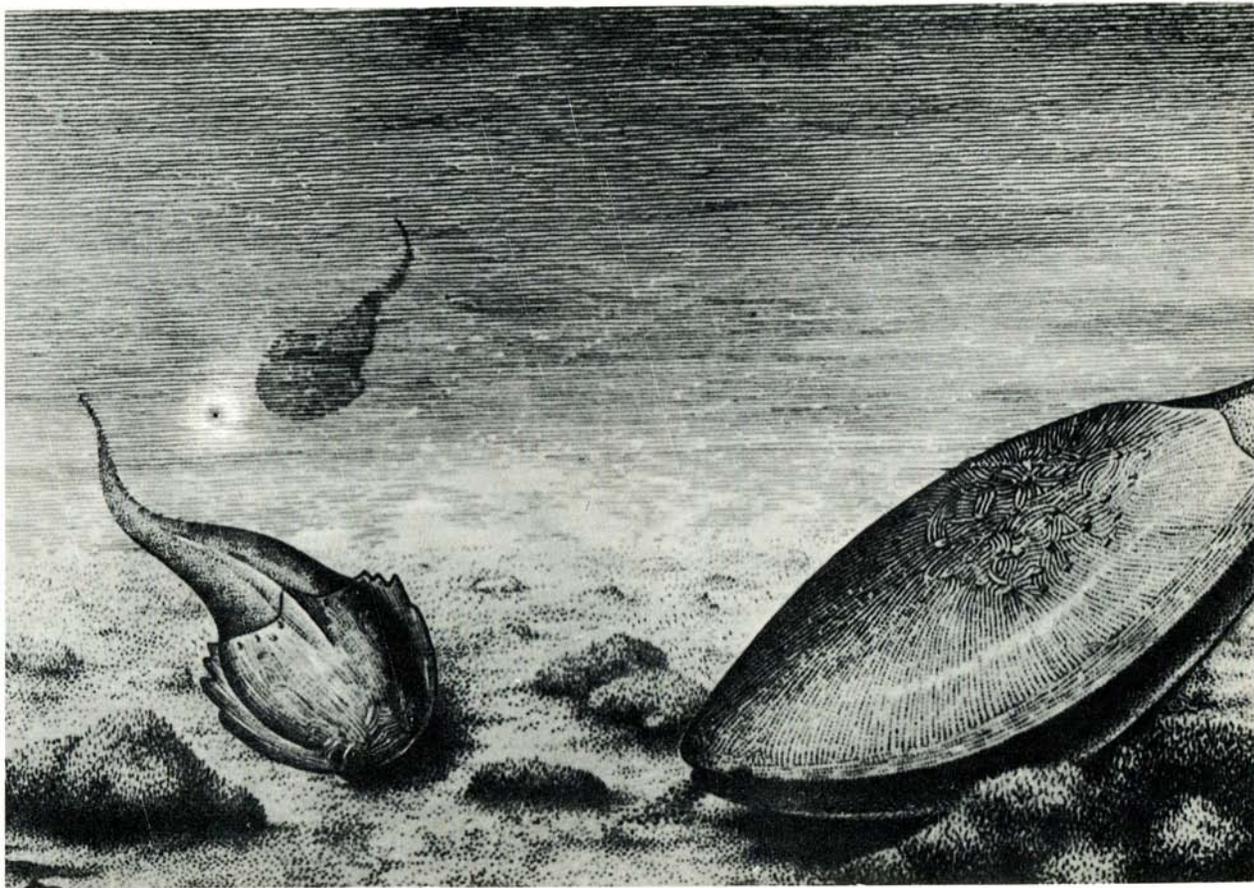
4



1

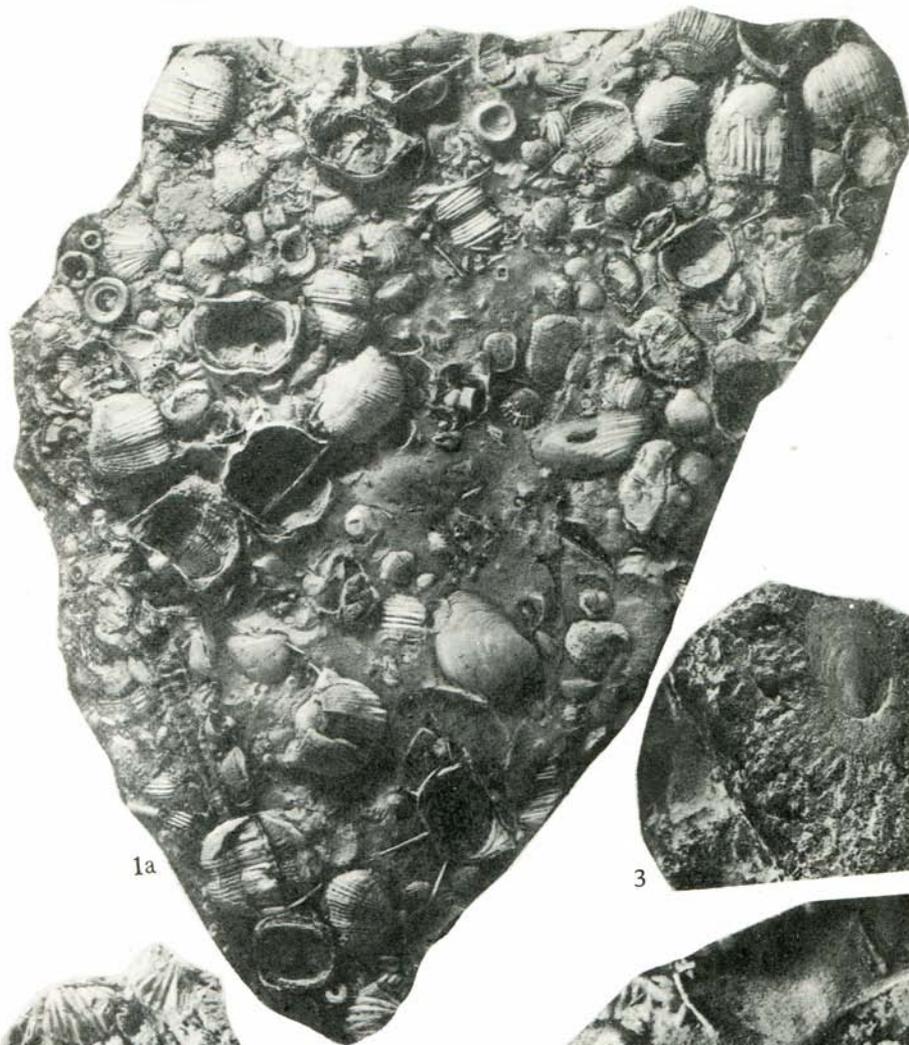


2



3





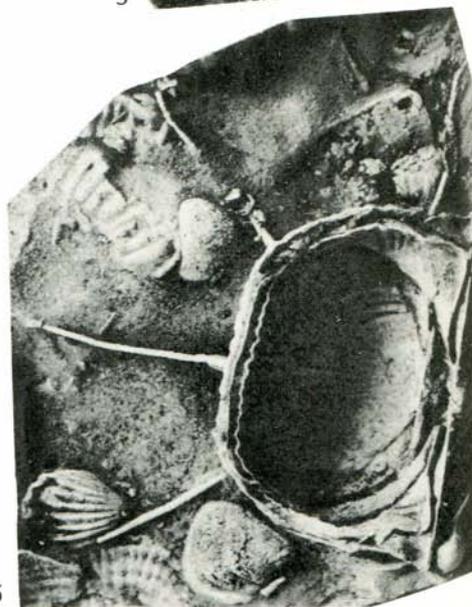
1a



3



2



16



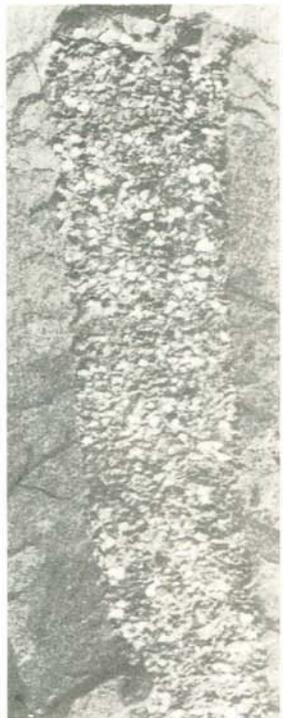
1



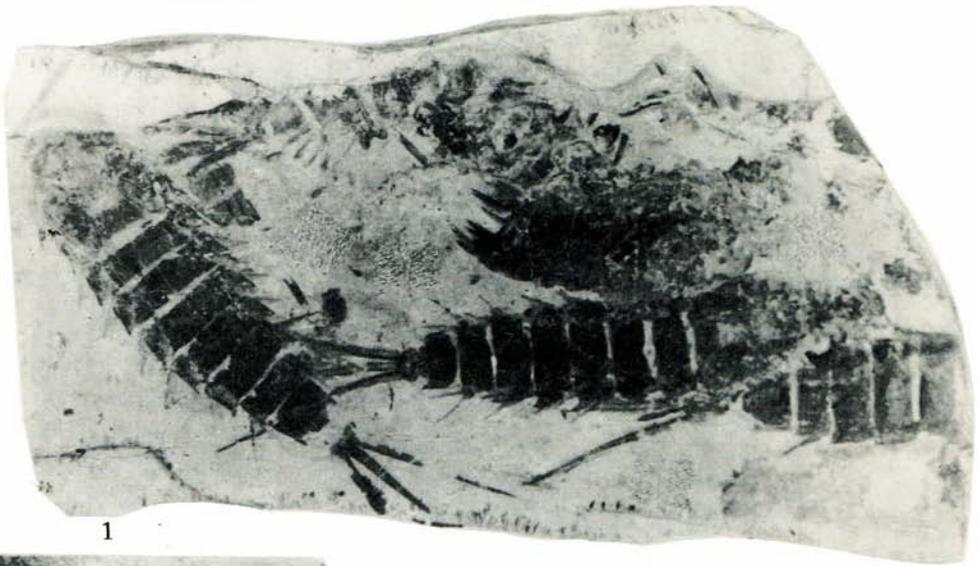
2



3



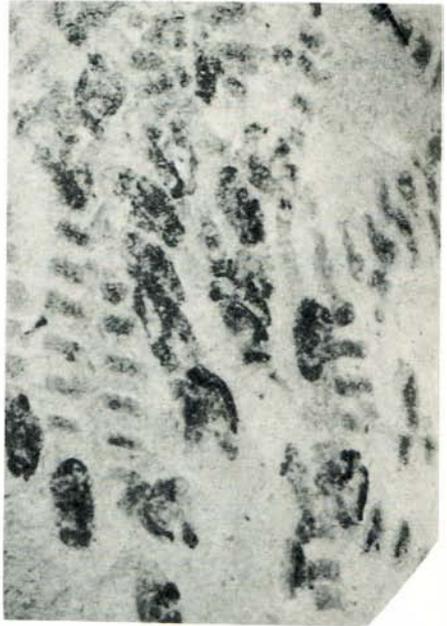
4



1



2



3



4

Благодаря участию мезозойских кораллов в образовании органогенных построек почти в каждой публикации о них можно встретить утверждения о том, что эти организмы жили лишь на очень небольшой глубине (не свыше 90 м), что для них, так же как и для современных кораллов, были губительными мутная вода и илы, что они обитали в тропической или субтропической зонах и т.п.

Некоторые из этих абиотических факторов среды действительно обусловили распространение кораллов триасового и юрского периодов. Колониальные и одиночные: *Archaeosaxinea*, *Astraeoidea*, *Fungiida* в различных частях Тетиса (Северный Кавказ, Карпаты, Дальний Восток) представлены исключительно мелководными теплолюбивыми формами, которые в сообществе с известковыми водорослями, гидроидными полипами, губками, мшанками участвовали в создании простых органогенных построек, реже настоящих рифов.

Раннеюрские мелководные мадрепорарии акваторий Тетиса экологически близки к триасовым и вместе с ними объединяются в группу герматипных кораллов. Под этим названием, следуя за Воганом и Уэллсом [Vaughan, Wells, 1943], рассматриваются рифостроящие и рифолюбивые формы, жизнедеятельность которых находится в прямой зависимости от проникновения солнечных лучей в толщу морской воды. Помимо тесного экзосимбиоза с водорослями, гидроидными полипами и другими организмами, населявшими биогермы и биостромы, для герматипных форм мезозоя уже был характерен эндосимбиоз с зооксантеллами — одноклеточными водорослями, многократно ускорявшими темпы роста полипов и содействовавшими абсолютному увеличению размеров их колоний благодаря поставлению гормонов роста, необходимых кораллам.

Начало эндосимбиоза кораллов и водорослей *Zooxanthellae*, вероятно, следует отнести к концу триасового периода, когда появились первые постройки с их участием в районах Северного Кавказа, Памира и Сихотэ-Алиня. Герматипные кораллы карния-рэта приурочены главным образом к простым органогенным постройкам с незначительной морфолого-экологической дифференциацией — биогермам и биостромам. Количество семейств рифообразующих и рифолюбивых кораллов резко увеличилось в байосе (Памир, Тянь-Шань), а в позднеюрскую эпоху коралловые рифы исключительно широко распространились в районах Молдавии, Карпат, Крыма, Кавказа, Средней Азии, Памира, Сахалина. Планетарные вспышки развития коралловых построек отмечаются для многих веков средней и поздней юры.

Обнаружение остатков триасовых и раннеюрских одиночных *Montlivaltiidae* в глинистых сланцах и в тонкозернистых аргиллитах (осадки батинального типа) свидетельствует, что группа агерматипных нерифостроящих и лишенных зооксантелл кораллов также существовала начиная с мезозоя. В СССР их местонахождения открыты в Карпатах, Северном Кавказе, Памире, Сихотэ-Алине. Итак, мезозой — эра экологической дифференциации кораллов на герматипную и агерматипную группы, развитие которых пошло совершенно различными путями. Если первая из этих групп характерна для мелководных тропических и субтропических морей и включает разнообразные колониальные и одиночные формы, то вторая представлена почти исключительно одиночными полипами, не способными строить рифы.

Некоторые исследователи [Wells, 1956; Рейман, 1965] полагали, что агерматипные кораллы появились лишь в середине мелового периода и связывали этот процесс с величайшей мезозойской трансгрессией, захватившей обширные части континентов, и появлением глубоководных прогибов, в которые, якобы, устремились кораллы, ранее обитавшие на шельфе.

Материалы по юрским мадрепоровым кораллам СССР указывают на обособление агерматипных и герматипных *Montlivaltiidae* в конце ранней — начале средней юры (в аалене-байосе). В конце юры агерматипные кораллы уже весьма разнообразны по составу (*Saryophylliina*, *Astraeoidea*, *Fungiida*). Остатки их известны не только в районах Тетиса, но также и в Бореальной области (Подмосковье). В меловом периоде

дифференциация кораллов становится еще более значительной (появляются глубоководные *Sagrophyllina*).

В общем виде экологическую дифференциацию мадрепорарий можно представить следующим образом: герматипные кораллы подразделяются по способности строить органогенные постройки на простые (средний триас—поздняя юра) и рифовые (поздняя юра). Агерматипные полипы в ранней и средней юре освоили значительные глубины моря — от литорали по батиналь включительно. Герматипные рифовые группы позднеюрских кораллов обитали в фациях прибрежного рифового мелководья, рифовой лагуны, зарифа, собственно рифа, предрифа и передового рифового мелководья. Начавшись в юрском периоде, процесс экологической дифференциации мадрепоровых кораллов оказался необратимым в ходе всей последовавшей геологической истории.

ОБ АДАПТИВНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СКЕЛЕТА МАДРЕПОРОВЫХ КОРАЛЛОВ В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ИХ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ

Кораллы, обитая на рифовых биотопах, приобрели исключительную морфологическую изменчивость и представлены самыми различными жизненными формами. Они быстро отзываются на малейшие изменения в подвижности воды, осадконакоплении, притоке пищевых частиц и многих других причин вариациями своей морфологии. Это часто приводило даже ведущих специалистов к ошибкам в определении родов и видов.

Исследования морфологических признаков современных кораллов показывают, что для выделения родов и видов у них почти полностью неприемлемы такие, казалось бы, важные признаки, как форма роста колоний и одиночных кораллов, форма чашек и кораллитов, размеры отдельных особей. Указанные признаки часто непостоянны даже в пределах одной и той же колонии и отражают адаптивную изменчивость. Особенный интерес представляют данные о реотропизме кораллов (принудительной ориентации по отношению к течениям) и связанных с ним изменениях в общей форме скелетов, прикреплении к субстрату и строении чашки.

Большое значение в морфофункциональном анализе скелетных частей мадрепорарий имеет изучение жизненных форм. У герматипных кораллов понятия "жизненная форма" соответствуют в основном различные изменения габитуса колоний, проявляющиеся в зависимости от факторов среды (тихой и бурной воды, наличия или отсутствия терригенных частиц, плотности поселений и т.д.). Напротив, жизненные формы агерматипных кораллов представлены вариациями геометрии одиночных полипов и в значительно меньшей степени колониальных полипников.

Так, у юрских и меловых агерматипных *Pleurosmilia*, *Epistreptophyllum*, *Latiphyllia* чашки в разной мере наклонены по отношению к вертикальному направлению роста кораллитов. У *Axosmilia truncata* Kobu с боковым прикреплением необходимость такого наклона чашек исчезает: при прикреплении коралл ориентирован таким образом, чтобы чашки и устье его направлялись в сторону максимального притока пищевых частиц. Отклонение чашек от горизонтального положения в сторону притока пищи иногда коренным образом изменяло морфологию особей, росших первоначально вертикально, а затем согнувшись. Примером таких форм среди описанных нами титонских кораллов Крыма [Краснов, 1965] служат колониальные *Latiphyllia suevicaformis* Krasn., облеченные общей стенкой.

Интересны также наблюдения над колониями, которые не прикреплялись непосредственно к грунту, а обволакивали вертикально росшие на морском дне предметы (слоевидца известковых водорослей, отмершие одиночные кораллы и др.). Прижизненное положение колоний средне- и позднеюрских *Ovalastreaea*, *Suathophora*, *Cryptosoenia* (Крым, Кавказ, Памир) обеспечивало равный доступ пищевых частиц всем членам кораллового сообщества, поэтому лучше всего такому способу соответствовало расселение животных на вертикальных предметах. Замечательно в таких колониях и то, что кораллиты, расположенные на боковых частях, почти не выдаются над общей поверхностью, тогда как верхушечные вытягиваются, возвышаясь над остальными. Токи

воды, обогащенные пищевыми частицами, беспрепятственно достигали глоток лишь тех полипов, которые находились на боковых частях колоний, тогда как верхушечным особям для добывания пищи приходилось вытягиваться.

Увеличение осадконакопления относится к основным причинам, вызывающим гибель мадрепорарий. В раннем и среднем мезозое они были приурочены к фациям с различным характером седиментации, но наилучшие условия для жизнедеятельности кораллов, несомненно, существовали в условиях чистой, лишенной мути воды. Рифостроящие формы достигали в фациях собственно рифа огромной высоты, а в прибрежных зонах и в межрифовых лагунах представлены мелкими колониями, что связывается со значительным поступлением терригенного материала. Так, высота колоний кораллов *Sclerophyllia*, *Thecosmilia* в юрских рифовых массивах Кавказа, Крыма, Тянь-Шаня и Памира достигала 7–10 м, а в прибрежных зонах и заиленных лагунах — всего 15–20 см. Взвеси, приносимые с берега, были неблагоприятными для кораллов не только сами по себе, но также и потому, что загрязняли воду, насыщенную растворенными органическими веществами, столь необходимыми для их жизнедеятельности. Таким образом, приток пищи и осадконакопление оказывались двумя взаимосвязанными факторами, влияющими на морфологию мадрепорарий в процессе их топической дифференциации. Чашки одиночных полипов и колоний разворачивались в сторону водных струй, лишенных осадков, несущих со стороны открытого моря пищевой детрит и растворенные органические соединения. В то же время, хотя с берега шел интенсивный приток взмученных вод, богатых пищей, чашки полипов отворачивались от них. Кораллы из глинисто-мергельной фации оксфорда — кимериджа Кавказа и Крыма обладали высокими кораллитами и мелкими чашками, что также предотвращало засыпание их осадками.

Для фации предрифа в титоне Карпат и Крыма характерны шаровидные и полусферические колонии *Mugiophyllia*, *Plasogura* и другие, найденные в положении роста среди известняковых брекчий. В перитеке кораллов — обитателей предрифовых зон — развились вставные ребра. Для того чтобы выжить в подобных условиях с наветренной стороны рифа, кораллу было необходимо иметь не кустовидно-ветвистую колонию, при которой кораллиты постоянной обламывались, а именно массивную шаровидную, шаровидно-эллиптическую или полусферическую. Кораллиты их совершенно не возвышались над поверхностью колоний, а вставные ребра способствовали прочному устойчивому соединению зооидов в колонии. Возможно, также в силу необходимости увеличения механической прочности, отдельные кораллы *Meandrotia* сливались в извитисто-вытягивающиеся субпараллельные ряды.

Фации прибрежий мезозойского Тетиса заселялись колониями тамнастероидных кораллов грибовидной и уплощенной формы, амфиастреоидными неправильно массивными колониями с многоугольными кораллитами и относительно слабо развитым септальным аппаратом, массивными со звездчатыми мелкими чашками, разветвленно-кустовидными колониями с плохо изолированными кораллитами, объединенными общей стенкой, и др.

Прибрежно-мелководные зоны триасовых и юрских бассейнов были наиболее благоприятными для одиночных кораллов: высоких, цилиндрических, иногда рогообразно-согнутых, редко низких с широким основанием форм с узкими и очень широкими, иногда сжатыми чашками и заостренными суженными основаниями.

Следует заметить, что в зоне мелководных прибрежий коралловых морей мезозоя известны моменты почти полной смены экологических группировок кораллов за относительно короткое время. Так, во многих местонахождениях в Горном Крыму встречаются чередующиеся друг с другом верхнеюрские отложения, то переполненные разнообразными кораллами, то лишенные их или сплошь состоящие из однообразных одиночных либо очень немногих колониальных форм, относящихся к одному-двум видам. Значительную независимость у кораллов, обитавших на рифовых биотопах, от внешней формы и факторов среды обнаруживают строение септального аппарата мадрепорарий и характер упаковки кораллитов в колонии, подчиняющиеся универсальным законам теории симметрии П. Кюри и отражающие в большой степени генотипическую составля-

ющую их жизненных форм. Анализ закономерностей симметрии скелетных структур кораллов при изучении их жизненных форм представляет поэтому актуальную задачу для систематиков.

В гидробиологических и палеонтологических работах [Мерклин, 1968] к жизненным формам приравнивают общие экологические типы приспособления организмов к среде обитания. К примеру, к одной и той же массивной жизненной форме относят, независимо от систематического положения, известковые водоросли, кораллы, строматопоридеи, а также выделяют "жизненные формы" по характеру питания (травоядные), способу защиты от врагов (рогатые), особенностям движения (планктонные, nektonные) и т.д. Таким образом, возникло явное противоречие между морфофункциональным понятием "жизненная форма" и тем общеэкологическим смыслом, который подчас в него вкладывается. Выход из создавшегося положения состоит в разработке систематики адаптаций, в которой найдут свое место как морфофункциональные, так и общеприспособительные изменения организмов в связи с дифференциацией среды обитания. Экологические типы можно объединить в адаптивные таксоны меньшего ранга, и лишь для самых нижних частей подобных классификаций уместно говорить о жизненных формах, не вступая в противоречие с исходным определением А. Гумбольдта, которое сохраняет свое значение и в наши дни как понятие, отражающее приспособления организмов к среде обитания по особенностям их внешнего облика. Примеры жизненных форм у рифовых кораллов видны в различных типах их скелетных структур — сферических, ветвистых, стелющихся и других, развивающихся у одних и тех же и разных видов и родов в зависимости от степени подвижности воды, осадконакопления, освещенности, поступления пищевых частиц и других факторов.

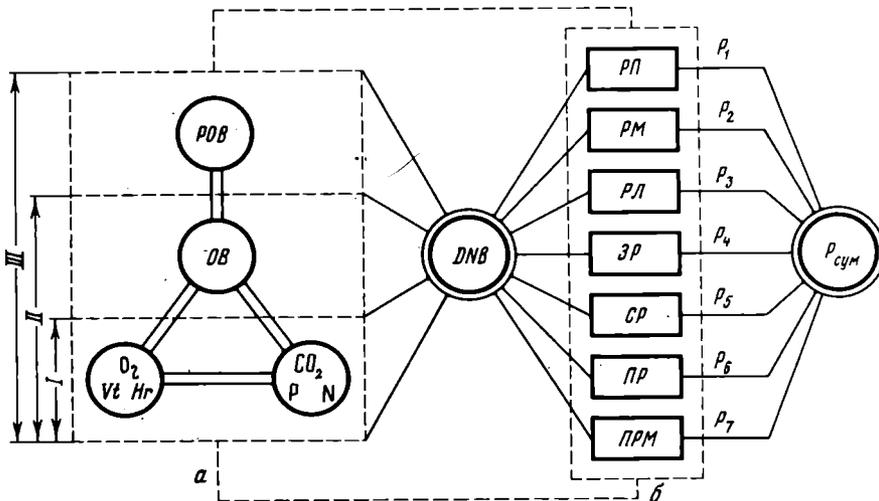
Первостепенное значение анализа жизненных форм древних рифостроящих, рифолюбивых и агерматипных кораллов состоит в возможности судить по скелетным образованиям об условиях их существования в прошлом. Классификация жизненных форм, несомненно, должна способствовать и правильной оценке адаптивной роли морфологических признаков, а через нее и познанию филогении. При этом целесообразно опираться на актуалистический метод, ибо морфологически коралловые полипы, по существу, мало изменились за последние 500 млн. лет. Палеоэкологу так или иначе приходится полагаться на конкретную форму роста, в которой отражаются морфофункциональные приспособления организма к условиям былой среды.

Для семейств триасовых и юрских кораллов автором [Краснов, 1975] предложена классификация форм роста, построенная по матричному типу, но учитывающая также и общеприспособительную дифференциацию. В этой классификации выделен ряд экологических таксонов: герматипный и агерматипный типы, а в составе первого из них классы активных и пассивных рифостроителей, а также рифолюбов. Каждый из экологических таксонов объединяет группу свойственных ему семейств кораллов, характеризующихся типичным набором жизненных форм. Дальнейшая разработка экологической классификации мадрепорарий во все возрастающей степени призвана раскрыть закономерности их дифференциации в ходе геологической истории.

ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ИНТЕГРАЦИИ КОРАЛЛОВ

Наряду с дифференциацией кораллов в мезозое произошло становление одной из самых удивительных экологических систем Мирового океана — кораллового рифа. Коралловый риф отвечает определению биогеоценоза как конкретная совокупность факторов биотического и абиотического происхождения, однородно взаимодействующих на известном протяжении морского дна и находящейся над ним толщи воды [Сукачев, 1964].

Структура рифовых сообществ кораллов в ходе их геолого-исторического развития претерпела весьма существенные изменения. Сравнительно-экологическими исследованиями еще предстоит в деталях выяснить механизмы интеграции, сукцессий животных и растений самого различного происхождения, приведших в конечном



Модель экосистемы кораллового рифа

а – консорции: *I* – уровень полип-зооксантелла, *II* – уровень инквилинистов (моллюски, черви, губки и др.), *III* – уровень эпibiонтов (обрастающие водоросли, губки, мшанки, подвижные бентофаги, активно плавающие рыбы и др.); *Vt* – витамины, *Hr* – гормоны, *OB* – органическое вещество; *б* – синузии: *PP* – рифовое прибрежье, *PM* – рифовое мелководье, *PL* – рифовая лагуна, *ЗР* – зариф, *CP* – собственно риф, *ПР* – предриф, *ПРМ* – передовое рифовое мелководье; P_1 – P_7 – биологическая продукция, $P_{сум}$ – суммарная биологическая продукция, *D* – видовое разнообразие, *N* – численность, *B* – биомасса

счете к появлению столь совершенных сооружений, какими ныне являются Большой барьерный риф Австралии или атоллы Тихого океана. Но в общих чертах возможно считать коралловые рифы сложными биогеоценозами, состоящими из двух основных подсистем – консорций и синузий. Под консорцией, по Л.Г. Раменскому [1952], обычно понимают совокупность разнородных организмов, взаимосвязанных в своей жизнедеятельности. Совокупность фаций рифового биогеоценоза, характеризующаяся особым составом или свойствами взаимодействующих компонентов, может рассматриваться в качестве синузии. В.В. Мазинг [1966], установив, что центральным видом биогеоценоза может быть только автотрофное и не эпифитное растение, очевидно, прав и для случая коралловых рифов, которые не смогли бы образоваться без зооксантелл – эндосимбионтов кораллов. Работами Горо [Gogean T., Gogean N., 1959] и других экспериментально доказана тесная зависимость роста скелетных частей герматипных кораллов от зооксантелл, действующих в качестве метаболитических катализаторов жизнедеятельности полипов, ускоряющих темпы их роста.

Появление коралловых рифов как самостоятельных биогеоценозов, на наш взгляд, связано с развитием в начале мезозоя взаимодействия на уровне зооксантелла–полип (консорция I типа) (см. рисунок), фиксирующегося в ископаемом материале увеличением пористых скелетных структур кораллов – строителей биогермов и биостромов. Моллюски-камнеточцы, нитчатые сверлящие водоросли, губки, черви и другие инквилинисты, паразитирующие на герматипных кораллах или сотрапезничавшие с ними, входят во второй уровень взаимодействия организмов (консорция II типа). С мезозоя развитие биотических связей этого уровня происходило в направлении от паразитизма через комменсализм к симбиозу. Наконец, эпифитные растения и эпифауна вошли в третий уровень связей (консорция III типа), самый поздний по времени своего возникновения и поэтому, возможно, наиболее слабый [Краснов, 1979].

Стабильность подсистемы консорций обеспечивалась тесными трофическими и метаболическими связями, которые формировали функциональные особенности видов, участвующих в потоке энергии, проходящем через всю систему. По существу, в консорциях видно усложнение энергетической структуры рифового биогеоценоза, начало

которому было положено возникновением симбиоза зооксантелл и мадрепорарий. В настоящее время этот симбиоз стал настолько тесным, что существование одного симбионта без другого кажется невозможным.

Учитывая необходимость установления в экологических классификациях герматипных кораллов ранга и места фаций и ценотических группировок организмов, обитающих вместе с рифостроящими полипняками, целесообразно выделить подсистемы синузий. Согласно В.Н. Сукачеву [1964], каждая синузия характеризуется особым составом или свойствами составляющих его компонентов и их особыми внутренними взаимодействиями, при сохранении все же единства биогеоценоза, общности взаимодействия его компонентов и обмена веществом и энергией между ними и его окружением.

Синузиальная структура кораллового рифа в наиболее полном виде может быть рассмотрена на примере атоллов. От центрального острова по направлению к открытому океану на атоллах выделяются синузии рифового побережья, рифовой лагуны, зарифа, собственно рифа, предрифа и передового рифового мелководья.

Заканчивая разбор консорциальной и синузальной подсистем биогеоценоза кораллового рифа, подчеркнем, что обе они управляемы по принципу обратной связи. И.И. Шмальгаузен [1968] показал, что биогеоценоз по отношению ко всем составляющим его популяциям видов выступает как управляющее устройство, действующее через естественный отбор или дифференциальное участие особей в воспроизведении следующего поколения. Поэтому эволюция герматипных кораллов не может более рассматриваться лишь с помощью морфологических или хотя бы даже генетических данных, но требует для своего распознавания учета всей системы интеграции кораллов с другими животными и растениями в условиях кораллового рифа. Выдающееся значение в этом процессе появления симбиоза кораллов с зооксантеллами подчеркивается для крупных таксонов мадрепорарий одновременностью возникновения у их представителей септальных пор. Среди Fungiida уже в триасе существовали формы с пористым скелетом. Развитие *Astraeoïna* привело к появлению пористых кораллов начиная с юрского периода, а у *Archaeoscaeniina* — лишь с кайнозоя.

Взгляд на структуру рифового биогеоценоза как на исторически сложившееся сообщество организмов, коадаптированных друг к другу [Голиков и др., 1973], подтверждается исследованиями распределения рыб, обитающих среди кораллов Большого барьерного рифа у берегов Австралии. От 38 до 60% видов рыб, собранных в местах их наиболее широкого обитания, встречается только в одной фациальной зоне и лишь 15% видов встречено во всех зонах рифа [Talbot, Goldman, 1972].

Нельзя не отметить, впрочем, что в других работах видовое разнообразие организмов, оккупирующих поверхность и внутреннее пространство рифовых кораллов, обсуждается с позиций случайной колонизации и смертности. Так, утверждается, что любое колебание физической или биотической среды, благоприятствующее одному виду больше, чем другому, приведет к сдвигу индекса видового разнообразия на биотопе и что дальнейшие случайные колебания в окружающих условиях могут вернуть структуру биоценоза к ее первоначальному положению [Sale, Dybdahl, 1975]. Если первоначальные зоны, занимаемые тем или иным видом на рифе, достаточно широки, то допускается значительная инертность в изменении видового состава сообществ, которая дает, якобы, неверное представление о стабильности его структуры. Все же увеличивающиеся сведения о коадаптациях кораллов с организмами различного систематического положения и о довольно жестких связях кораллобионтов с видом коралла-хозяина [Краснов, 1979] свидетельствуют в пользу концепции симбиогенеза.

Помимо чисто геологического интереса, синтез материалов по экологической дифференциации и интеграции мадрепоровых кораллов может дать основу для сравнения и классификации современных коралловых рифов в целях изыскания путей управления их функционированием как особенно важных производителей биологической продукции Мирового океана. В качестве продуцентов колоссального количества органического вещества древние коралловые сообщества привлекают все больший интерес в связи с нефтегазоносностью рифогенного комплекса фаций всего фанерозоя.

ЛИТЕРАТУРА

- Геккер Р.Ф.* Явление прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного девонского поля. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 159–280. (Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР; Т. 4).
- Геккер Р.Ф.* Экологический аспект в палеонтологии и экологическая систематика. — В кн.: Проблемы палеонтологии: Докл. сов. геологов на XXIII сес. Междунар. геол. конгр. М.: Наука, 1968, с. 7–17.
- Голиков А.И., Краснов Е.В., Москалев Л.И., Наумов Д.В.* Сравнительно-экологический анализ некоторых отделов островных шельфов в тропических водах западной части Тихого океана. — Океанология, 1973, т. 13, вып. 1, с. 58–72.
- Краснов Е.В.* Об экологических особенностях титонских склерактиний Крыма и их генетических связях. — В кн.: Склерактинии мезозоя СССР, М.: Наука, 1965, с. 25–34.
- Краснов Е.В.* Экологические классификации склерактиний. — В кн.: Древние *Spidaria*. Новосибирск: Наука, 1975, с. 48–53. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Т. 2. Вып. 202).
- Краснов Е.В.* Симбиоз и коадаптации в эволюции рифовых склерактиний. — В кн.: Эволюционные исследования. Владивосток, 1979, с. 103–109. (Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР; Т. 52 (155)).
- Краснов Е.В., Бабаев Р.Г., Бендукидзе Н.С., Старостина Э.А.* Распространение и экологическая дифференциация юрских мадрепоровых кораллов на территории СССР. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом: Фации и организмы. Новосибирск: Наука, 1972, с. 149–162. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 302).
- Мазинг В.В.* Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов. — Тр.МОИП. Отд. биологии, секц. бот., 1966, т. 27, с. 117–127.
- Мерклин Р.Л.* Жизненные формы и их значение для палеоэкологического анализа. — В кн.: Проблемы палеонтологии: Докл. сов. геологов на XXIII сес. Междунар. геол. конгр. М.: Наука, 1968, с. 18–25.
- Раменский Л.Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — Ботан. журн., 1952, т. 37, № 2, с. 181–201.
- Рейман В.М.* Герматипные и агерматипные кораллы. — В кн.: Склерактинии мезозоя СССР. М.: Наука, 1965, с. 14–19. (Тр. I Всесоюз. симпозиум по изучению ископаемых кораллов; Вып. 4).
- Сукачев В.Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964, с. 5–49.
- Шмальгаузен И.И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 223 с.
- Goreau T.F., Goreau N.I.* The physiology of skeleton formation in corals. II. Calcium depositions by hermatypic corals under various conditions in the reef. — Biol. bull. mar. biol. Labs, Woods Hole, 1959, vol. 117, p. 239–250.
- Sale P.F., Dybdahl R.* Determinants of community structure for coral reef fishes in an experimental habitat. — Ecology, 1975, vol. 56, p. 1343–1355.
- Talbot E.H., Golaman B.* A preliminary report on the diversity and feeding relationships of the reef fishes of One Tree Island, Great Barrier Reef System. — In: Proceedings Symposium: Corals and coral reefs, 1969. Mar. Biol. Assoc. India, 1972. p. 425–442.
- Vaughan T.W., Wells J.W.* Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia. — Geol. Soc. Amer., spec. pap., 1943, N 44. 363 p.
- Wells J.W.* Scleractinia. — In: Treatise on invertebrate paleontology. F. Coelenterata. Lawrence (Kans.): Univ. Kansas Press, 1956, p. F328–F440.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

К статье М.А. Федонкина

Т а б л и ц а I

Некоторые типичные представители бентоса Беломорской биоты венда

Фиг. 1 – *Charnia masoni* Ford. × 1

Фиг. 2 – *Pteridinium nenoxa* Keller. × 1

Фиг. 3 – *Inkrylovia lata* Fedonkin. × 1

Фиг. 4. – *Cyclomedusa plana* Glaessner et Wade. × 1

Фиг. 5. – *Ediacaria flindersi* Sprigg. × 0,5

Т а б л и ц а II

Некоторые обитатели пелагиали (планктон, нектон, плейстон) Беломорской биоты венда

Фиг. 1 – *Albumares brunsaе* Fedonkin. × 3,5

Фиг. 2 – *Ovatoscutum concentricum* Glaessner et Wade. × 1

Фиг. 3 – *Vendomia menneri* Keller. × 6

Фиг. 4 – *Niemalora* (= *Pinegia*) *stellaris* Fedonkin. × 1

Фиг. 5 – *Onega stepanovi* Fedonkin. × 6

Фиг. 6 – *Dickinsonia costata* Sprigg. × 1

Фиг. 7 – *Vonata septata* Fedonkin. × 1

Фиг. 8 – *Pomeria corolliformis* Fedonkin. × 1,3

К статье Л.И. Новицкой, В.Н. Талимаа, О.А. Лебедева

Т а б л и ц а I

Фиг. 1. *Gabreyaspis tarda* Novitskaya; голотип – ПИН № 1925/27, скульптура на дорсальной стороне панциря вблизи его переднебокового края (× 4); Таймыр, р. Тарей; нижний девон, усть-тарейский горизонт

Фиг. 2. *Gerronaspis dentata* (Obruchev); ПИН № 2574/36, дорсальная часть панциря изнутри (нат. вел.); северо-запад Сибирской платформы, р. Джалтул; нижний девон, курейский горизонт

Фиг. 3. *Serotonaspis dentata* (Obruchev); ПИН № 2573/13, скульптура вблизи заднего края дорсальной стороны панциря (× 8); северо-запад Сибирской платформы, р. Курейка; нижний девон, курейский горизонт

Фиг. 4. *Eglonaspis rostrata* Obruchev; ПИН № 1489/32a, центральная часть и левая половина панциря: его дорсальная сторона отсутствует, вентральная сторона видна изнутри (× 3/4); северо-запад Сибирской платформы, р. Курейка; нижний девон, курейский горизонт

orb – орбита, *prsp* – преспиракулярное отверстие, *t. or* – ротовая трубка

Т а б л и ц а II

Фиг. 1. *Argyriaspis tcherkesovae* Novitskaya; ПИН № 1925/27, скульптура на центральной части дорсальной стороны панциря (× 8); Таймыр, р. Тарей; нижний девон, усть-тарейский горизонт

Фиг. 2. *Gabreyaspis tarda* Novitskaya; голотип – ПИН № 1925/4, скульптура на дорсальной стороне панциря вблизи преспиракулярного отверстия (× 4); Таймыр, р. Тарей; нижний девон, усть-тарейский горизонт

Фиг. 3. Реконструкция гетеростраков на дне лагуны белокаменского времени: слева – *Prosarctaspis taimyrica* Novitskaya, справа – *Argyriaspis tcherkesovae* Novitskaya

К статье А.И. Осиповой, Т.Н. Бельской и Р.Ф. Геккера

Т а б л и ц а I

Фиг. 1. Сообщество *Striatifera*. Захоронение раковин в прижизненном положении (нижняя поверхность слоя); на ушках видны основания многочисленных игл. ПИН № 2221/20. × 3/4. Р. Проя, карьер Кумова гора, С₁, визейский ярус, венецкий горизонт

Фиг. 2. Сообщество *Gigantoproductus* – *Latiproductus*. Крупные раковины *Gigantoproductus latipriscus* и более мелкие *Latiproductus latipriscus*, захороненные в прижизненном положении (нижняя поверхность слоя). ПИН № 2221/42. × 1/2. Р.Беспуга, серпуховский ярус, стешевский горизонт

Т а б л и ц а II

Фиг. 1. Сообщество *Eomarginifera*. Захоронение раковин с обеими створками *Eomarginifera* и других брахиопод и двустворчатых моллюсков. × 4/5. б – то же, деталь. Хорошо видны иглы на брюшной створке, препятствовавшие погружению раковины в осадок. × 5/2. ПИН № 2221/50. Пятовский карьер, С₁; серпуховский ярус, стешевский горизонт

Фиг. 2. Сообщество “*Camarotoechia*” *pleurodon*. Захоронение раковин с обеими створками почти на месте обитания. ПИН № 2221/38. × 4/5. Р. Волга близ Бенского порога, С₁, серпуховский ярус, стешевский горизонт

Фиг. 3. Сообщество *Lingula*. Раковины *Lingula squamiformis* в глине. ПИН № 2221/8. × 1. Тульская обл., скважина. С₁, визейский ярус, тульский горизонт

К статье А.Г. Пономаренко

Т а б л и ц а I

Фиг. 1. Пресноводный строматолит. × 1. Южная Монголия, Холботу, нижний мел

Фиг. 2. Биогерм с домиками ручейников. × 0,2; Южная Монголия, Холботу, нижний мел

Фиг. 3. Личинки водного жука *Coptoclava longipoda* Ping. × 1,5; Забайкалье, Байса, нижний мел

Фиг. 4. Домик ручейника *Terrindusia* sp.; × 5; Центральная Монголия, Анда-Худук, нижний мел

Т а б л и ц а II

Фиг. 1. Личинки поденок *Ephemeropsis trisetalis* Eichw. × 1,2; Забайкалье, Байса, нижний мел

Фиг. 2. Личинки стрекозы *Nemeroscopus baissicus* Prit. × 1,5; Забайкалье, Байса, нижний мел

Фиг. 3. Куколки комаров-звонцов *Manlayama littorina* Kalugina. × 6; Восточная Монголия, Манлай, нижний мел

Фиг. 4. Яйца комаров-коретр *Chironomaptera vesca* Kalugina, × 20; Восточная Монголия, Манлай, нижний мел

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие <i>В.В. Меннер, А.И. Осипова</i>	3
Введение	7
<i>Е.А. Иванова</i> . Методы палеоэкологического анализа морских бентосных сообществ палеозоя	11
<i>М.А. Федонкин</i> . Экология докембрийских Metazoa Беломорской биоты	25
<i>И.Т. Журавлева, В.А. Лучинина, Н.П. Мешкова, Ю.Л. Пельман, Л.Н. Репина, З.В. Бородаевская</i> . Экология населения раннекембрийского бассейна Сибирской платформы (на примере Атдабанского рифоида)	33
<i>Д.Л. Кальо, В.Я. Вийра, Э.Р. Клааманн, Р.П. Мянниль, Т.И. Мярсс, В.В. Нестор, Х.Э. Нестор, М.П. Рубель, Л.И. Сарв, Р.Э. Эйнасто</i> . Экологическая модель силурийского бассейна Восточной Прибалтики	43
<i>Н.Н. Предтеченский, Т.Н. Корень, Т.Л. Модзалевская, О.И. Никифорова, А.Я. Бергер, А.Ф. Абушик</i> . Цикличность осадконакопления и смена экологических комплексов фауны в силуре Подолии	61
<i>В.С. Сорокин</i> . Экологические ряды организмов в франских бассейнах Главного девонского поля	74
<i>Л.И. Новицкая, В.Н. Талимаа, О.А. Лебедев</i> . Бесчелюстные и рыбы в экосистемах девонских лагун Сибири и Русской платформы	86
<i>А.И. Осипова, Т.Н. Бельская, Р.Ф. Геккер</i> . Изучение экологии и развития основных групп бентоса в каменноугольных морях Русской платформы	98
<i>В.Ф. Шульга, В.Я. Таболякова</i> . Применение литолого-палеоэкологического анализа для детальных палеогеографических реконструкций и прогноза угленосности	119
<i>В.А. Захаров</i> . Результаты комплексных литолого-палеоэкологических исследований юрских и нижнемеловых отложений на севере Сибири	129
<i>А.Г. Пономаренко</i> . Насекомые в мезозойских континентальных водоемах Северной Азии	143
<i>Л.А. Невеская, Л.Б. Ильина</i> . Двустворчатые и брюхоногие моллюски как показатели типов бассейнов (на примере позднекайнозойских морей юга СССР)	152
<i>Е.В. Краснов</i> . Экологическая дифференциация и интеграция мадрепоровых кораллов в ходе эволюции	160

Иванова Е.А. Методы палеоэкологического анализа морских бентосных сообществ палеозоя. — В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. — М.: Наука, 1983.

Дается определение сообщества как следующего после биоценоза подразделения экосистемы. Показано, что характеристика сообществ должна освещать экологические адаптации доминирующих организмов наравне с условиями обитания. Рассматривается методика установления состава сообществ палеозоя и условий их обитания путем выявления адаптаций организмов, а также анализа захоронения их остатков наравне с изучением состава и условий формирования вмещающих их отложений. Освещается значение работ Р.Ф. Геккера и его школы в совершенствовании теории и практики палеоэкологии, а также в использовании ее данных для стратиграфии.

Ил. 8, библиогр. 30 назв.

УДК 56.074.6:551

Федонкин М.А. Экология докембрийских Metazoa Беломорской биоты. — В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. — М.: Наука, 1983.

Рассматриваются вопросы экологии многоклеточных животных докембрийского возраста с побережий Белого моря — одного из самых богатых и интересных местонахождений древнейших Metazoa, наиболее типично представляющего животный мир венда. Охарактеризованы условия захоронения как бесклеточных организмов, так и следов их жизнедеятельности, и показана их зависимость от характера седиментации. Отмечены разнообразие фауны на уровне таксонов высокого ранга и значительная морфологическая дифференциация. Установлено присутствие всех основных экологических групп — сидячего и подвижного бентоса, нектона, планктона и плейстона. Инфаунные организмы были редки. Во всех экологических группах резко преобладали кишечнополостные. Большинство представителей беломорской биоты было микрофагами, но настоящие фильтраторы среди них пока не известны. Наибольшая плотность бентоса отмечалась на мелководье. Крупные размеры некоторых наиболее примитивных групп Metazoa допускают предположение о наличии эндосимбиотических водорослей в тканях этих животных.

Фототабл. 2, библиогр. 35 назв.

УДК 551.8:577.4 (571.5) +551.732.2+56

Журавлева И.Т., Лучинина В.А., Мешкова Н.П., Пельман Ю.Л., Репина Л.Н., Бородаевская З.В. Экология населения раннекембрийского бассейна Сибирской платформы (на примере Атабанского рифонда). — В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. — М.: Наука, 1983.

Рассмотрена история развития органогенных построек, приведших к образованию Атабанского рифонда. Выявлен систематический состав организмов, слагавших рифонд, а также приуроченных к его отдельным участкам (внешняя и внутренняя водорослевые плиты, биогермийный массив и др.) и к прилегающему мелководью. Показано, что рифостроителями в раннекембрийское время были известковые синезеленые водоросли и археоциаты. Намечены четыре последовательные стадии развития рифонда.

Ил. 2, библиогр. 15 назв.

УДК 56.074.6:551.733.3 (474)

Кальо Д.Л., Вийра В.Я., Клааманн Э.Р., Мянниль Р.П., Мярсс Т.И., Нестор В.В., Нестор Х.Э., Рубель М.П., Сарв Л.И., Эйнасто Р.Э. Экологическая модель силурийского бассейна Восточной Прибалтики. — В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. М.: Наука, 1983.

Рассмотрены история развития силурийского Восточно-Прибалтийского залива, характер отлагавшихся в нем осадков и состав существовавших здесь сообществ. Выделены четыре основных цикла, каждый из которых начинался трансгрессией и заканчивался регрессивной фазой. Для каждого цикла, или уровня, дана реконструкция распределения сообществ по отдельным фашиальным зонам (лагунная, отмельная, открыто-шельфовая и склоновая фаши). Выявлены общие закономерности распределения фаши и фауны в исследованном бассейне в пространстве и во времени.

Табл. 1, ил. 7, библиогр. 27 назв.

Предтеченский Н.Н., Корень Т.Н., Модзалевская Т.Л., Никифорова О.И., Бергер А.Я., Абушик А.Ф. Цикличность осадконакопления и смена экологических комплексов фауны в силуре Подолии. — В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. — М.: Наука, 1983.

На примере силурийских отложений Подолии прослежена цикличность осадконакопления многих порядков (элементарные циклиты, макро-, мезо- и мегациклиты). Показано, что циклам различного ранга соответствует набор фаунистических ассоциаций или сообществ. Установлены характерные парагенетические сочетания пород (литотип), по которым реконструируются фациальные обстановки. Выявлено распределение фаунистических ассоциаций по выделенным фациальным зонам (открытый глубокий шельф, открытый мелкий шельф, отмельная зона, закрытый шельф, лагуна) на отдельных этапах силура, а также показано изменение общего характера бассейна и его фауны во времени.

Ил. 3, библиогр. 9 назв.

УДК 56.074.6:551.734 (47—16)

Сорокин В.С. Экологические ряды организмов во франских бассейнах Главного девонского поля. — В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. — М.: Наука, 1983.

Рассмотрены главный и боковые ряды экологических комплексов обитателей различных типов рыхлого и твердого дна эпиконтинентальных франских бассейнов северо-запада Русской платформы. Главный ряд отражает смену фациальных типов осадков (пород) и экологических комплексов организмов с изменением солёности в направлении от открытого моря в глубь эвапоритового залива аридной климатической зоны. Боковые ряды показывают аналогичные изменения в направлении борта бассейна, связанные с выносом пресными речными водами в море или в аномально осолоненный залив песчано-алевритового и глинистого материала. Показано различие экологических рядов для трансгрессивных и регрессивных этапов.

Ил. 3, библиогр. 20 назв.

УДК 56.074.6:551.734/567.43

Новицкая Л.И., Талимаа В.Н., Лебедев О.А. Беспчелюстные и рыбы в экосистемах девонских лагун Сибири и Русской платформы. — В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. — М.: Наука, 1983.

Анализируются условия обитания, состав палеобиоценозов и экологические взаимоотношения в бассейнах Сибири (Таймыр, северо-запад Сибирской платформы, Северная Земля) и Центрального девонского поля (Русская платформа). Рассмотрены защитные (маскировочные) и гидродинамические адаптации у беспчелюстных. Дано функциональное объяснение специализаций в ротовом аппарате гетеростраков и кистеперых. Показано место беспчелюстных и рыб в трофических цепях изученных экосистем. Делается вывод об относительно широкой эвригалинности многих древних групп; предполагается, что увеличение численности некоторых из них было связано с опреснением бассейна.

Ил. 7, фототабл. 2, библиогр. 24 назв.

УДК 56.074.6:551.735.1 (—924.8)

Осипова А.И., Бельская Т.Н., Геккер Р.Ф. Изучение экологии и развития основных групп бентоса в каменноугольных морях Русской платформы. — В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. — М.: Наука, 1983.

После краткого обзора результатов исследований по экологии и эволюции донной фауны каменноугольных морей Русской платформы на основе комплексного литолого-палеоэкологического изучения дана характеристика основных биономических зон визейского и серпуховского морей Московской синеклизы — краевой зоны бухт и заливов, прибрежного мелководья, удаленного от берега мелководья и относительно глубоководной зоны открытого моря. Рассмотрены изменения условий обитания бентоса, связанные с аридизацией климата на границе визейского и серпуховского веков, которые повлекли за собой смену сообществ и существенные эволюционные изменения в некоторых филогенетических ветвях кораллов Rugosa и брахиопод. Для визейского бассейна выделено 12 сообществ брахиопод, 5 сообществ кораллов Rugosa и 1 сообщество двустворчатых моллюсков, установлено их зональное распределение охарактеризованы условия обитания (грунт, подвижность, солёность и мутность воды, газовый режим и т.д.) и дано сравнение с раннекаменноугольными сообществами других регионов. Показано, что перестройка сообществ в начале серпухов-

ского века наиболее резко проявилась в зоне мелководья, так как сообщества краевой зоны и открытого моря оказались более стабильными. Рассматриваются также данные о смене донных сообществ на границе раннего и среднего карбона и обсуждаются возможные их причины.

Ил. 3, фототабл. 2, библиогр. 100 назв.

УДК 56.074.6:551.735.1

Шульга В.Ф., Таболякова В.Я. Применение литолого-палеоэкологического анализа для детальных палеогеографических реконструкций и прогноза угленосности. — В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. — М.: Наука, 1983.

В нижнекарбоневой (верхневизейско-нижнесерпуховской) угленосной формации Донецкого бассейна установлено четыре сообщества бентосной фауны: 1) озерное и мелководно-лагунное, пресноводное или выдерживавшее сильное опреснение сообщество, состоявшее преимущественно из прикреплявшихся и подвижных форм, 2) лагунное и лагунно-морское сообщество из преимущественно эвригалинных зарывавшихся и прикреплявшихся форм, 3) прибрежное мелководно-морское сообщество, включавшее эвригалинные и стеногалинные, преимущественно зарывавшиеся и свободнолежавшие формы, и 4) относительно удаленное от берега мелководно-морское сообщество, состоявшее преимущественно из стеногалинных свободнолежавших и подвижных форм. Соответственно распределению сообществ выделены четыре зоны. Выявлено, что максимумам обилия фаунистических остатков в разрезе отвечают минимумы распространения "следов жизни", и наоборот, что использовалось для сопоставления угленосных разрезов. Показано, что литолого-палеоэкологические исследования способствовали проведению крупномасштабного палеогеографического картирования и прогнозу распространения отдельных пластов угля на неразведанных площадях.

Ил. 4, библиогр. 18 назв.

УДК 551.762/763(571.1/5)+552.5+551.8:577.4

Захаров В.А. Результаты комплексных литолого-палеоэкологических исследований юрских и нижнемеловых отложений на севере Сибири. — В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. — М.: Наука, 1983.

В результате комплексных литолого-палеоэкологических исследований юрских и нижнемеловых морских отложений на севере Сибири детализирована стратиграфия, выявлены остатки разнообразных беспозвоночных, дана их палеоэкологическая классификация и доказано существование нескольких крупных биомических зон в пределах палеобассейнов. Усовершенствована методика полевых тафономических наблюдений, разработана полуколичественная шкала частоты встречаемости таксонов. На основе анализа биоценологических ассоциаций воссозданы катены бентоса для веков и подвеков и показаны сукцессии биоценозов; установлено биотопическое исключение совместно существовавших жизненных форм. По биогеохимическим данным получены количественные характеристики температуры и солености вод.

Дифференциация морской фауны в пределах Арктического бассейна объяснена влиянием климатического фактора и контролем расселения бентоса удаленностью от суши ("эффект берега"). Для позднеюрского и неокомского времени реконструированы течения.

Ил. 9, библиогр. 72 назв.

УДК 565.7:551.739 (—925)

Пономаренко А.Г. Насекомые в мезозойских континентальных водоемах Северной Азии. — В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. — М.: Наука, 1983.

Описано распределение различных организмов, прежде всего насекомых, в континентальных водоемах мезозоя. Более подробно рассмотрены раннемеловые озера северо-востока Азии. В этих озерах, относившихся к меромиктическому типу, организмы обитали лишь в прибрежной зоне и поверхностных слоях воды, число видов насекомых было мало, но их численность очень высока. Предполагается зависимость характера мезозойских экосистем от низких почвозащитных способностей мезозойской растительности и отсутствия в водоемах погруженных макрофитов.

Ил. 1, фототабл. 2, библиогр. 19 назв.

УДК 56.074.6:551(78+79)/564(1+3)

Невесская Л.А., Ильина Л.Б. Двустворчатые и брюхоногие моллюски как показатели типов бассейнов (на примере позднекайнозойских морей юга СССР). — В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. М.: Наука, 1983.

Подробно охарактеризованы закономерности изменения систематического и экологического состава фаун моллюсков бассейнов миксогалинного типа, а также состава и распределения биоценозов в этих водоемах. Выявлены отличительные черты в развитии мол-

люсков этих водоемов. Подчеркивается, что эти отличительные черты, выраженные в каждом конкретном бассейне в различной степени, могут служить индикаторами для выявления других бассейнов с отклоняющейся от нормальной соленостью. Полуморские водоемы рассмотрены на примере миоценовых сарматского и раннемэотического бассейнов, а солонатоводные – на примере позднемэотического и ряда плиоценовых и четвертичных водоемов юга СССР. Разобран вопрос о степени устойчивости сообществ во времени. Показано, что в стабильных условиях длительно существовавших морских бассейнов сообщества с одним и тем же видовым составом могли существовать не менее 100 тыс. лет, а параллельные сообщества, или изопалеоценозы, с близким родовым составом – в течение нескольких десятков миллионов лет. При нарушении стабильности условий, вызывавшем резкую смену биоценозов, что обычно происходило в бассейнах миксогалинного типа, создавались условия для интенсивного видообразования и образования более высоких таксонов, возникавших, наиболее вероятно, симпатрическим путем.

Библиогр. 35 назв.

УДК 56.074.6:551.351.5

Краснов Е.В. Экологическая дифференциация и интеграция мадрепоровых кораллов в ходе эволюции. – В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. М.: Наука, 1983.

Рассмотрены палеоэкологические и экологические данные, касающиеся процессов дифференциации и интеграции мезозойских и кайнозойских мадрепоровых кораллов Тетиса и Тихоокеанской области. Показано, что все три экологические группы (агерматипные, простые герматипные и рифостроящие герматипные кораллы) существуют начиная с мезозоя. Выявлены морфологические адаптации кораллов, связанные с условиями их дифференциации. Показана приуроченность различных экологических группировок кораллов и их жизненных форм к различным фациям. Прослежена история становления рифовой экологической системы, состоящей из двух основных подсистем – консорциум и сингузий. Рифовый биогеоценоз рассматривается как исторически сложившееся сообщество организмов, коадаптированных друг к другу.

Ил. 1, библиогр. 18 назв.

**ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ
ФАУНЫ И ФЛОРЫ
ДРЕВНИХ БАССЕЙНОВ**

*Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР*

Редактор

В.Х. Марусич

Художественный редактор

И.Ю. Нестерова

Технические редакторы

Л.Н. Богданова, Г.И. Астахова

Корректор

О.А. Пахомова

ИБ № 27619

Подписано к печати 27.07.83. Т – 10490

Формат 70x100 1/16. Бумага офсетная № 1

Печать офсетная. Усл.печ.л. 14,3+1,0 вкл.

Усл.кр.-отг. 15,5. Уч.-изд.л. 18,4. Тираж. 750 экз.

Тип.зак. 554. Цена 2р. 80к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7,
Москва, В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени

1-я типография издательства "Наука"

199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12