



ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ  
ФАКУЛЬТЕТ  
МГУ ИМЕНИ  
М.В. ЛОМОНОСОВА

*teach-in*  
ЛЕКЦИИ УЧЕНЫХ МГУ

# СПЕЦИАЛЬНЫЕ МЕТОДЫ СТРАТИГРАФИИ

ТЕСАКОВА  
ЕКАТЕРИНА МИХАЙЛОВНА

---

ГЕОЛФАК МГУ

---

КОНСПЕКТ ПОДГОТОВЛЕН  
СТУДЕНТАМИ, НЕ ПРОХОДИЛ  
ПРОФ. РЕДАКТУРУ И МОЖЕТ  
СОДЕРЖАТЬ ОШИБКИ.  
СЛЕДИТЕ ЗА ОБНОВЛЕНИЯМИ  
НА [VK.COM/TEACHINMSU](https://vk.com/teachinmsu).

ЕСЛИ ВЫ ОБНАРУЖИЛИ  
ОШИБКИ ИЛИ ОПЕЧАТКИ,  
ТО СООБЩИТЕ ОБ ЭТОМ,  
НАПИСАВ СООБЩЕСТВУ  
[VK.COM/TEACHINMSU](https://vk.com/teachinmsu).



БЛАГОДАРИМ ЗА ПОДГОТОВКУ КОНСПЕКТА  
СТУДЕНТКУ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ФАКУЛЬТЕТА МГУ  
**ГИРЕНКО ЕЛЕНУ ЮРЬЕВНУ**





## Содержание

<b>Лекция 1. Объекты биостратиграфического метода .....</b>	<b>5</b>
1.1. Биостратиграфический метод.....	5
1.2. Объекты биостратиграфического метода.....	6
<b>Лекция 2. Общие закономерности распределения микрофоссилий во времени и пространстве .....</b>	<b>13</b>
2.1. Классификация микрофоссилий .....	13
2.2. Общие закономерности распределения микробиоты в морском бассейне.....	17
<b>Лекция 3. Метод морфогрупп в палеореконструкциях. Бентосные фораминиферы .....</b>	<b>25</b>
3.1. Морфология раковин.....	25
3.2. Морфогруппы бентосных фораминифер .....	27
3.3. Палеоэкологические реконструкции .....	34
<b>Лекция 4. Метод морфогрупп в палеореконструкциях. Планктонные фораминиферы. ....</b>	<b>42</b>
4.1. Планктонные фораминиферы.....	42
4.2. Жизненный цикл планктонных фораминифер .....	44
4.3. Распределение по глубине верхнемеловых планктонных фораминифер .....	45
4.4. Геологическая история планктонных фораминифер .....	53
<b>Лекция 5. Метод морфогрупп в палеореконструкциях. Остракоды. ....</b>	<b>56</b>
5.1. Остракоды .....	56
5.2. Преимущества остракод перед фораминиферами.....	59
5.3. Особенности физиологии остракод .....	60
<b>Лекция 6. Возрастная структура популяции и ее использование в палеоэкологии. ....</b>	<b>65</b>
6.1. Онтогенез.....	65
6.2. Практическое значение кривой смертности (КС) при изучении ископаемых .....	65
6.3. Гетерохронии и биостратиграфия.....	71
<b>Лекция 7. Половая структура популяции и ее использование в палеоэкологии. ...</b>	<b>72</b>
7.1. Размножение и жизненный цикл фораминифер.....	72
7.2. Размножение остракод .....	73
<b>Лекция 8. Возможности и ограничения различных групп микрофауны (тинтиниды, радиолярии, конодонты).....</b>	<b>79</b>
8.1. Тинтиниды .....	79

---

8.2. Радиолярии .....	83
8.3. Конодонты .....	86
<b>Лекция 9. Возможности и ограничения различных групп микрофауны (кокколитофориды и динофлагелляты) .....</b>	<b>90</b>
9.1. Кокколитофориды .....	90
9.2. Динофлагелляты .....	93

## Лекция 1. Объекты биостратиграфического метода

*Стратиграфия* – расчленение и корреляция горных пород на основе определения их относительного возраста.

Методы расчленения и корреляции:

- Литологический;
- Геохимический;
- Изотопный;
- Палеомагнитный;
- Биостратиграфический.

### 1.1. Биостратиграфический метод

Биостратиграфия использует зоны, установленные двумя различными методами. Один метод – эволюционный.

По эволюции родовой группы или какого-либо вида выделяются интервалы горных пород, которые характеризуются появлением того или иного таксона. Для того, чтобы подразделить филогенетическую зону, необходимо найти в эволюции вида дополнительные эволюционные рубежи.



Рис. 1.1. Зона распределения таксона (биозона)

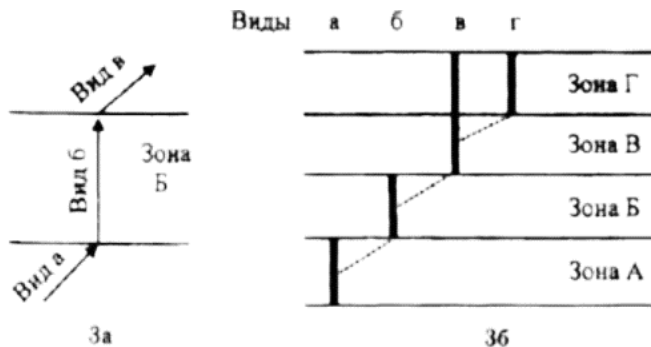


Рис. 1.2. Варианты филозоны (а – филозоны видов, последовательно сменяющих друг друга, б – филозоны, основанные на дивергенции видов)

На рисунках 1.3 изображены комплексные зоны, которые основываются на изменении окружающей среды в результате палеогеографических событий. Изменившаяся среда провоцирует формирование уникальных комплексов-видов. Такие комплексные зоны (экологические зоны) – их подразделения, также являются объектом исследования метода.

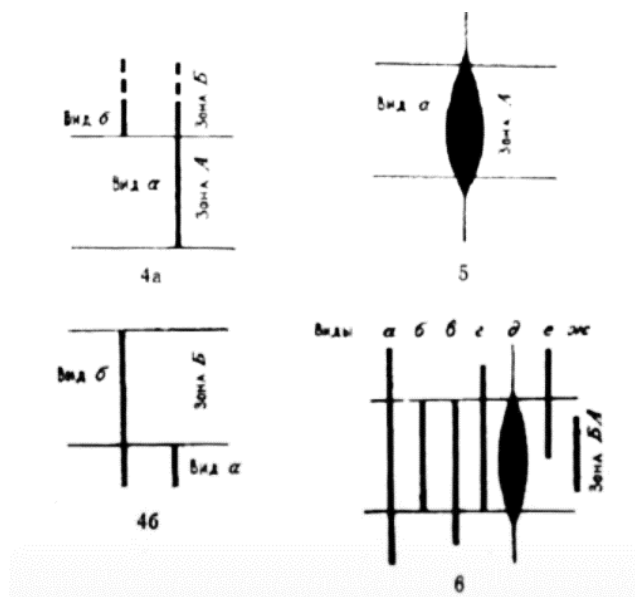


Рис. 1.3. 4 - варианты интервал-зоны (а – слои, заключенные между первыми появлениями двух таксонов, б – слои заключенные между уровнями исчезновения двух таксонов); 5 - акмезона (эпибола); 6 – комплексная зона и ее разновидность - экозона.

## 1.2. Объекты биостратиграфического метода

Объекты, которыми занимаются микропалеонтологи:

- Фитофоссилии;
- Зоофоссилии.

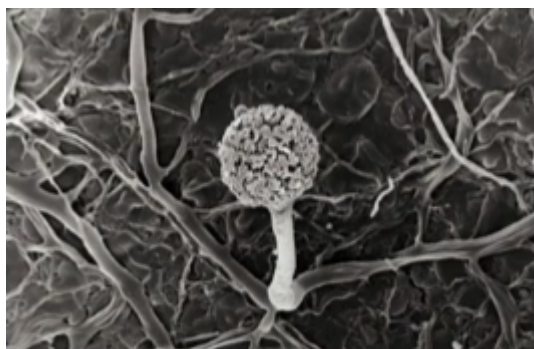
### Фитофоссилии.

#### Фитомакрофоссилии:

- талломы макроводорослей;
- гифы грибов;



Рис. 1.4. Ламинарии



1.5. Гифы грибов и плодовое тело микроскопического гриба

- фрагменты наземных высших растений: листья, кора, репродуктивные органы, древесина (отпечатки, фруктификации и окаменелости);

*Фруктификация* – сохранение обугленной эпидермы растений в виде темной пленки на поверхности породы или в виде окаменелости.



Рис. 1.6. Окаменевшие шишки



1.7. Отпечаток цветка

#### Фитомикрофоссилии:

- скелеты одноклеточных водорослей;
- пыльца и споры наземных растений;
- проблематики - акритархи и хитинозои.

#### *Динофлагелляты.*

Одной из весьма обильных в горных породах групп микрофитофоссилий являются динофлагелляты. *Динофлагелляты* – это одноклеточные водоросли, которые обладают органическим скелетом. Они многочисленны, живут в современных морях, встречаются и в пресных водах (в реках, озерах), но в меньшем количестве. В ископаемом состоянии, как правило, не известны сами оболочки динофлагеллят, а встречаются их оболочки (цисты). У динофлагеллят сложный жизненный цикл, что в некоторые периоды его клеткам динофлагеллят требуется находиться в покое (например, в процессах анабиоза или размножения). В момент, когда клетка находится в покое, она формирует вокруг себя цисту органического состава, но диноциста настолько прочная, что прекрасно сохраняется в любых горных породах: и в известковых, карбонатных породах, и в терригенных породах. В большом количестве они присутствуют в мезокайнозойских отложениях. Анализ цист может позволить детально реконструировать палеообстановку над морским шельфом.

#### *Кокколитофориды.*

*Кокколитофориды* – это водоросли, имеющие нано-размер; относятся к золотистым водорослям, формируют на своей оболочке известковые пластинки (кокколиты). Группа появилась в начале мезозоя и существует до сих пор, обитает в любых морях и океанах. Эта группа быстро эволюционирует, именно поэтому по этой эволюции построены детальные стратиграфические шкалы (в пределах мезо-кайнозоя).

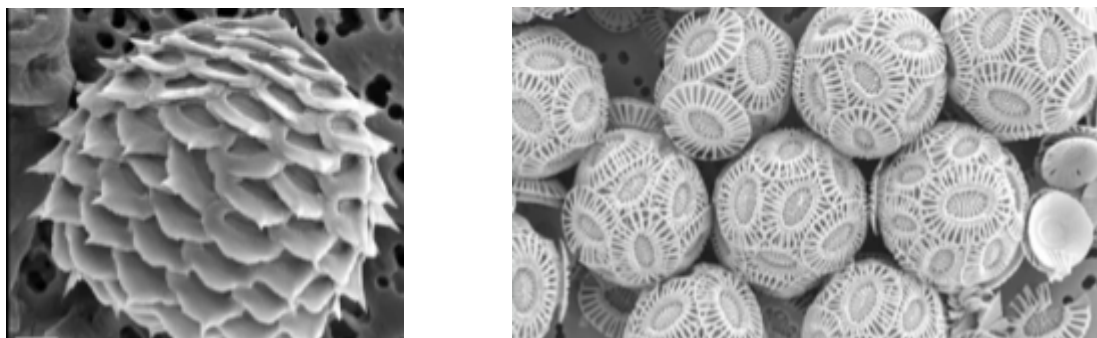


Рис. 1.8. Кокколитофориды

*Диатомовые водоросли.*

Диатомовые водоросли имеют кремневый скелет. Группа появляется в начале мезозоя и существует и в настоящее время, обитает во всех морях и океанах. В отличие от кокколитофорид, диатомовые водоросли очень распространены и в пресных водах тоже.

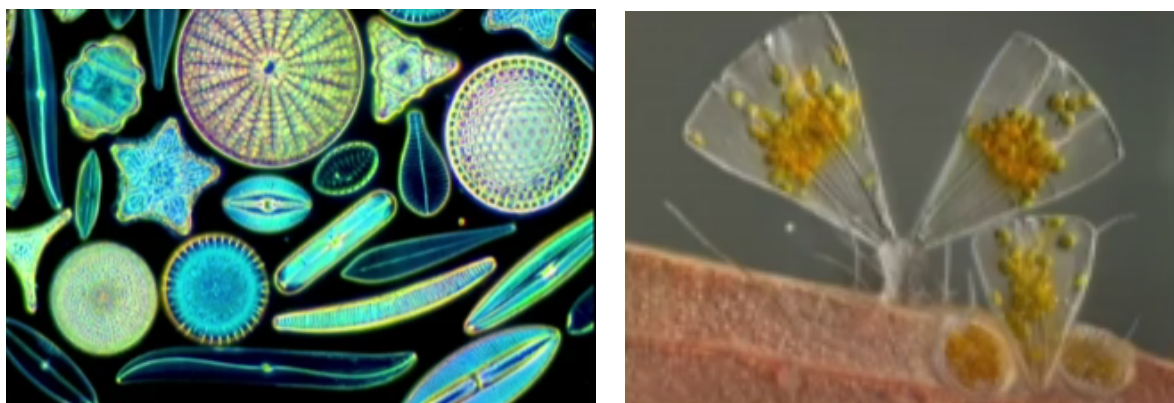


Рис. 1.9. Диатомовые водоросли

*Проблематики.*

*Проблематики* – это находки организмов. Палеозойские породы насыщены маленькими органическими объектами, которые могут оказаться яйцевыми сумками, например, червей. Их обилие и изменчивая морфология позволяют по их появлению на разных стратиграфических уровнях датировать палеозойские отложения.

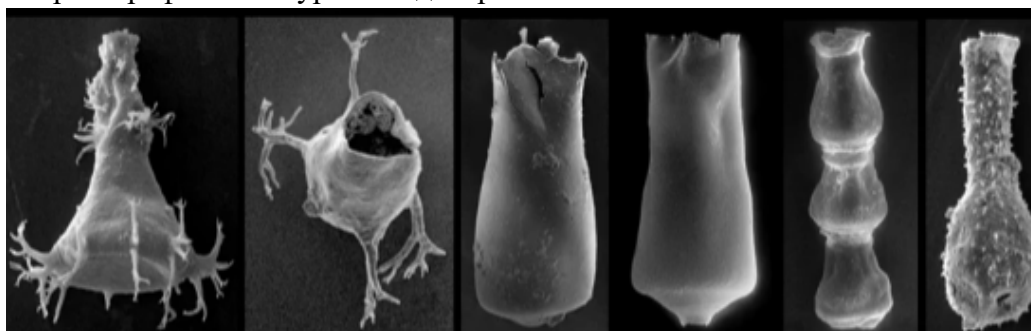


Рис. 1.10. Хитинозои PZ (яйцевые сумки червей или других Metazoa)



### *Акритархи.*

*Акритархи* – оболочки одноклеточных водорослей и их цист. Это довольно крупная группа. Акритархи появляются в протерозое – весь поздний протерозой датируется именно по акритархам. Акритархи продолжили свое существование и в палеозое. К концу палеозоя акритархи почти вымерли, но все-таки продолжили (в небольшом количестве) свое существование в мезозое. Окончательно их исчезновение из геологической летописи приурочено к концу позднего мела.

К объектам фитомикрофоссилий относятся не только скелеты разного химического состава одноклеточных водорослей, но и пыльца и споры наземных растений.

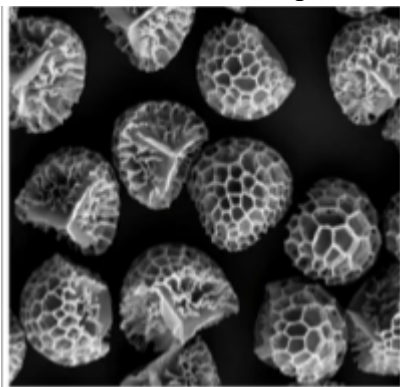


Рис. 1.11. Споры пльвуна



Рис. 1.12. Споры папоротника

### **Зоофоссилии.**

#### Зоомикрофоссилии.

Под биноклем любой микропалеонтолог неизбежно сталкивается с представителями макрогрупп (улитки, двусторчатые моллюски, брахиоподы). Среди макрогрупп многим видам свойственны малые размеры.

Среди зоомикрофоссилий находятся фрагменты скелетов макрогрупп.

Спикулы губок (рис.1.13) изучаются не микропалеонтологами, а специалистами по губкам.

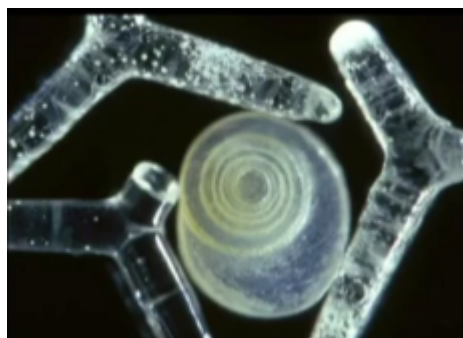


Рис. 1.13. Спикулы губок

Часто микропалеонтологи находят в образцах иглы брахиопод. Иглами снабжены только такие брахиоподы, которые обитали на мягких, вязких, илистых грунтах, имели достаточно большой размер и иглы им нужны были для того, чтобы крепко держаться в

одной точке грунта. Эти иглы не позволяли им глубоко погружаться в ил. Если в отмытках палеонтолог обнаруживает иглы брахиопод, то он может судить о том, что он имеет дело с вязким, мягким грунтом – низкая гидродинамика; возможно этот мягкий грунт накапливался далеко от берега и на большой глубине (но в пределах шельфа).

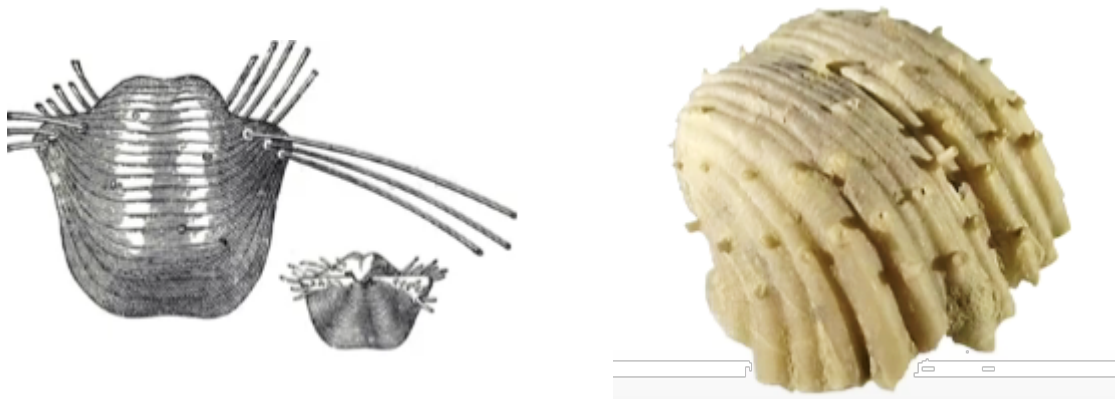


Рис. 1.14. Иглы брахиопод

Кроме того, встречаются иглы и пластинки панцирей морских ежей. Морские ежи обитают и сейчас на разных глубинах. Находки фрагментов скелетов иглокожих, в том числе ежей говорит о нормальной морской солености. Об этом же свидетельствуют находки скелетов голотурий (иглокожие). *Голотурии-фильтраторы* также являются обитателями подвижных вод. *Голотурии-илоеды* – это обитатели стоячих спокойных вод, достаточно большой глубины.

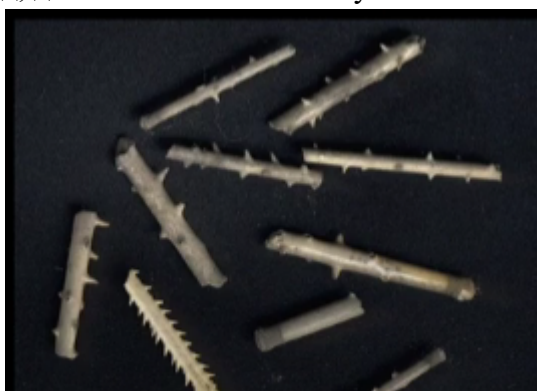


Рис. 1.15. Иглы панцирей морских ежей

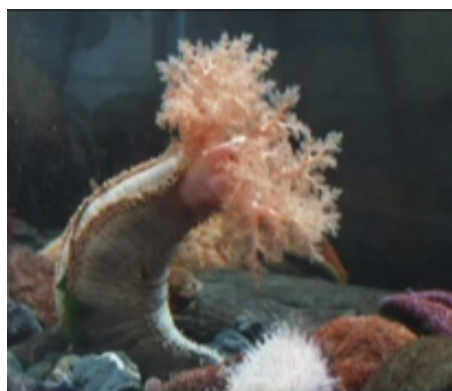


Рис. 1.16. Голотурии

Что касается мелких остатков *криноидей* (морских лилий), чаще всего находки представляют собой членики стебельков. С помощью своих стебельков морские лилии могли прикрепляться не только к жесткому грунту, но и к вязкому. Наличие таких остатков точно подтвердит нормальную морскую соленость. Однако, определить жесткий или мягкий грунт (высокая или низкая гидродинамика) могут только специалисты этой сферы.

Еще одной морской группой являются мшанки – среди них есть и морские, и пресноводные представители. Морские мшанки, которые обитают в бурной воде



(например, в приливно-отливной зоне, или даже в волноприбойной зоне), имеют колонии, стелющиеся к камню. Такие колонии свойственны высокой гидродинамике. Мшанки, которые обитали в воде с низкой энергией, формируют колонии в виде маленьких кустиков. Если в отмывках будут находиться фрагменты прямостоящих колоний, то можно говорить о нижней сублиторали.



Рис. 1.17. Мелкие остатки криноидей



Рис. 1.18. Мшанки

В отмывках микропалеонтологов часто попадают челюсти морских червей полихет (*сколекодонты*). Они начинают встречаться с кембрийского периода.



Рис. 1.19. Сколекодонты

*Фрагменты скелетов макрогрупп – хордовых.*

Чешуи рыб, зубы и позвонки рыб, зубы грызунов. С появлением грызунов (в неогене) в арсенале палеонтологов появляется точный и детальный метод, который позволяет создавать биостратиграфические шкалы по грызунам и позволяет реконструировать малейшие изменения климата и растительности.

Так же в отмывках микропалеонтологов присутствуют *отолиты* (ушные косточки рыб) и *статолиты* (минеральные фрагменты статоцист (органов равновесия) у медуз, моллюсков).



Рис. 1.20. Статолиты белемнитов

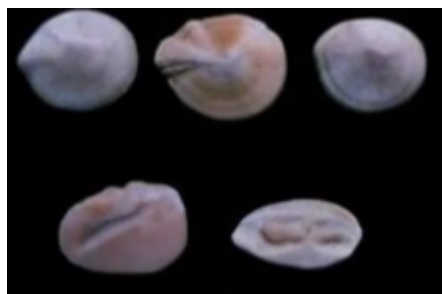


Рис. 1.21. Отолиты рыб

Классическими группами микропалеонтологического метода являются *бентосные фораминиферы* (одноклеточные, простейшие животные, морские, одиночные, не образующие колоний). Бентосные фораминиферы появляются в кембрии, являются обитателями дна. Их раковины по химическому составу состоят либо из карбоната кальция (известковые), либо построенные из подручного материала (обычно это минеральные зерна, которые они находят на дне). Такие раковины имеют названий агглютинированных.

Кроме того, еще одной группой микропалеонтологического метода являются *планктонные фораминиферы*. Группа появилась в начале мезозоя и существует до настоящих дней. У планктонных фораминифер раковины только карбонатные (известковые).



Рис. 1.22. Бентосные фораминиферы

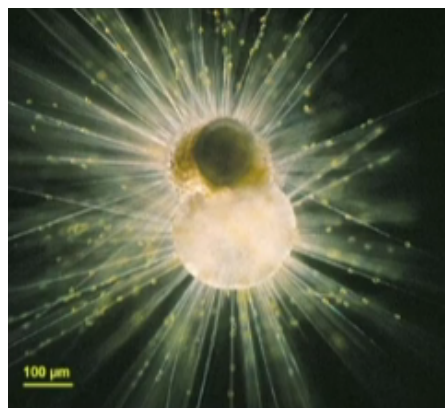


Рис. 1.23. Планктонные фораминиферы

*Радиолярии* – это одноклеточные, планктонные животные, характеризующие горные породы на протяжении всего фанерозоя (с кембрия по настоящее время). Скелеты радиолярий состоят из кремнезема.

*Тинтинниды* – одноклеточные инфузории. Группа появилась в начале мезозоя и существует и в настоящие дни. Тинтинниды имеют карбонатную и агглютинированную раковину.

*Остракоды* – микроскопические ракушковые раки, имеющие двустворчатую раковину. Группа появляется в кембрии. Остракоды являются невероятно чувствительными к изменяющимся условиям.

## Лекция 2. Общие закономерности распределения микрофоссилий во времени и пространстве

### 2.1. Классификация микрофоссилий

В разных фациях (по отношению близости/удаленности от берега, по отношению к тому, что это более/менее глубокие обстановки) распределяются комплексы разных фоссилий в соответствии с рисунком 2.1. Если анализировать комплексы фоссилий, можно реконструировать эти фации. Распределение фоссилий по фациям совершенно закономерно: один комплекс за другим. Распространение напоминает цепочку из закономерно последовательных комплексов с закономерными изменениями относительно соседних комплексов.

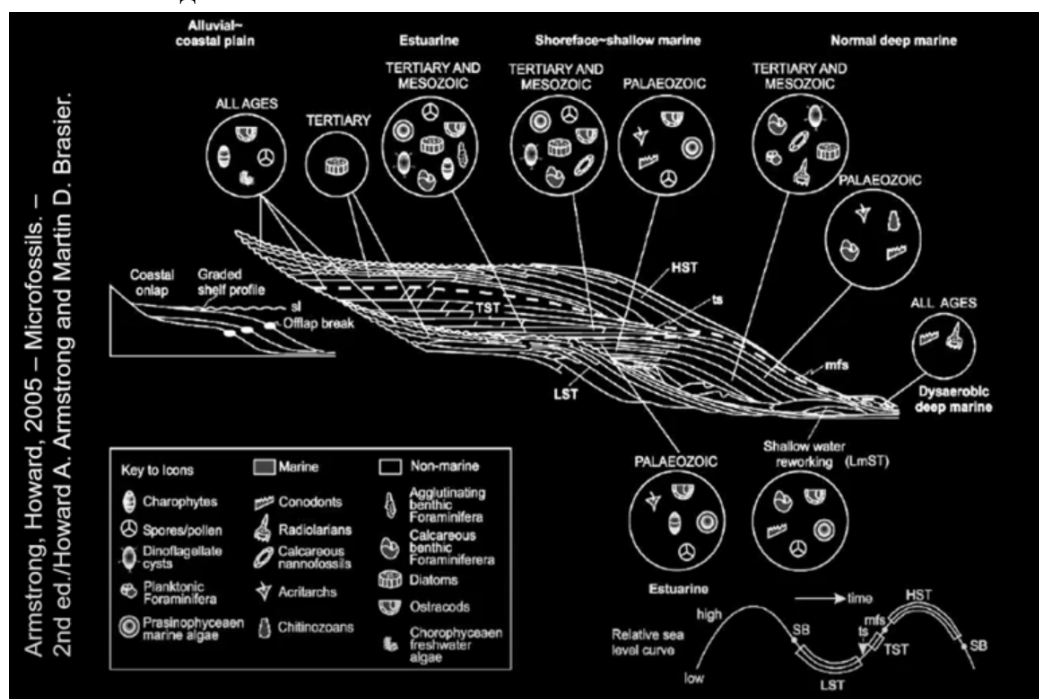


Рис. 2.1. Распространение микрообъектов по времени и по катене (глубине)

Анализ микрофоссилий в разных звеньях этой цепочки (катены) называется *катенный анализ*.

Левая колонка таблицы 2.1 содержит список классических объектов микропалеонтологии.

Таблица 2.1. Классические объекты микропалеонтологии

	Морские	Континентальные	Геологический возраст
Тинтинниды	+		(T)J-K <sub>1</sub> -Q
Фораминиферы	+		Є-Q
Радиолярии	+		Є-Q
Остракоды	+	+	(Є)O-Q

Конодонты	+		C-P
Грызуны	+	+	N-Q
Кокколитофорида	+		J-Q
Динофлагелляты	+	+	(S)J-Q
Диатомовые	+	+	J-Q
Споры	+	+	S-Q
Пыльца	+	+	D-Q
Акритархи	+		V-P(MZ)
Хитинозои	+		O-D

Верхняя половина объектов – это остатки животных (одноклеточных, многоклеточных), нижняя половина списка – это остатки фитофоссилий (водоросли, споры, пыльца, акритархи, хитинозои).

Распределение объектов по геологическим возрастам. Зеленом цветом выделены группы распространения внутри палеозоя. Голубым цветом выделены группы, чье распространение начинается с начала мезозоя. Желтым цветом выделена очень молодая группа, которая существует только в пределах неоген-современного интервала.

Если заведомо известно, из какой эры происходит анализируемый материал, то можно рассчитывать на наличие определенных микрофоссилий.

Таблица. 2.2. Распределение по эрам

PZ	MZ-K	KZ	Весь фанерозой
Конодонты	Тинтинниды	Грызуны	Фораминиферы
Акритархи	Кокколитофорида		Радиолярии
Хитинозои	Диатомовые		Остракоды
	Динофлагелляты		Споры
			Пыльца

Проанализируем распространение классических микрогрупп по биотопам (континентальные и морские группы).

#### Континентальный биотоп.

К континентальным группам относятся *грызуны* и *споры*. Их происхождение связано только с континентом. Считается, что их отложения можно встретить только в континентальных отложениях. Однако, в таблице 2.1. поставлены плюсы напротив этих групп в колонке «Морские». В ряде случаев, остатки грызунов и спор попадают в морские отложения. Самый распространенный способ – снос пресной водой. Обычно, при впадении крупных рек в авандельтовой части в морских биотопах находят и зубы грызунов, и споры наземных растений. Если в морских биофациях фиксируются заведомо континентальные, то биофация формировалась рядом с берегом, под воздействием крупной реки. Более того, можно предполагать сниженную или нестабильную соленость.

Существует три группы: *остракоды*, *диатомовые водоросли* и *пыльца*, нахождение которых закономерно как в морских, так и в континентальных отложениях. По остракодам и диатомовым водорослям можно сопоставлять разновозрастные отложения.

Что касается группы *пыльца*, безусловно, ее продуцируют континентальные растения. Она разносится ветром. В зависимости от того, сильные или слабые ветра были, пыльца достигает более или менее удаленных от берега мест. Остатки пыльцы, занесенные в морские отложения ветрами, можно найти только на шельфе, в открытом океане пыльца не встречается. Чем дальше от берега, тем пыльцевых зерен все меньше и меньше. Зерна пыльцы обладают разными способностями к дальнему распространению ветром. Разнос пыльцы, контролируется силой ветра и направлением ветра.

### Катенный анализ.

Диатомовые водоросли и остракоды жили как в морских, так и в континентальных водах. Морские и пресноводные представители групп – разные (виды, рода, семейства). Поэтому сопоставлять напрямую морские и пресноводные отложения – нельзя. Однако, можно это сделать посредством катенного анализа.

#### Принцип работы катенного анализа:

Толерантность остракод и диатомовых к солености позволяет посредством последовательного сравнения комплексов из соседних био- или палеотопов коррелировать морские и континентальные осадки.

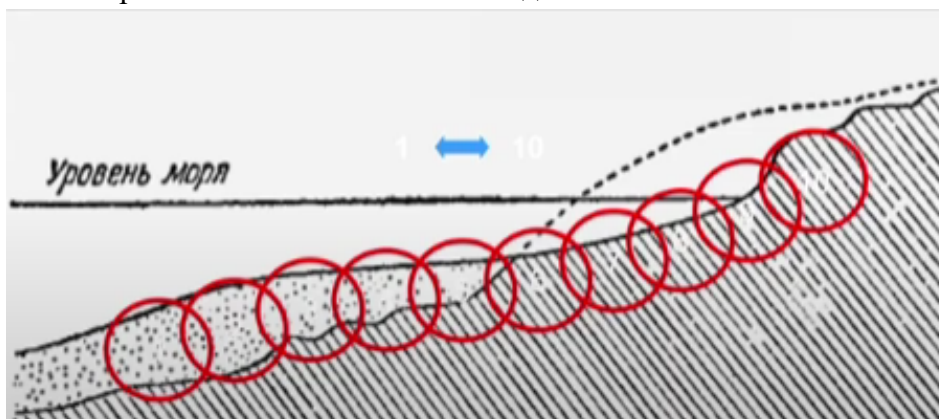


Рис. 2.2. Принцип работы катенного анализа

Катенный анализ можно провести, если в распоряжении есть разрезы из последовательных палеотопов. В конце анализа получаются списки видов/индексов стратиграфических интервалов для принципиально разных биотопов. После этого можно проводить корреляцию.

Физиология группы определяет химический состав скелета, от которого зависит:

- Методика извлечения микрофоссилий из горных пород.
- Распределение м/ф по фациям; другими словами – пригодность разных фаций для захоронения разной м/ф.



Рассмотрим в каких фациях захораниваются скелеты различного химического состава.

Таблица 2.3. Состав скелета микрофоссилий

\*А – агглютинированный

	Скелет
Тинтинниды	$\text{CaCO}_3 + \text{A}$
Фораминиферы	$\text{CaCO}_3 + \text{A}$
Остракоды	$\text{CaCO}_3$
Кокколитофорицы	$\text{CaCO}_3$
Радиолярии	$\text{SiO}_2$
Диатомовые	$\text{SiO}_2$
Грызуны	$\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$
Конодонты	$\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$
Динофлагелляты	органический
Споры	органический
Пыльца	органический
Акритархи	органический
Хитинозои	органический

Все группы, обладающие карбонатным или агглютинированным скелетом хорошо сохраняются в карбонатных фациях (известняки, мергели, известковые глины и илы). Группы с кремневым скелетом идеально захораниваются в кремневых породах и в глинах. При этом глины могут быть и карбонатные, и не карбонатные. Организмы с фосфатным скелетом сохраняются в глинах, песках, известняках и кремнях – практически в любой фации. Группы с органическим скелетом сохраняются в любых фациях. У групп с органическим скелетом органические оболочки достаточно прочные, выделять из кремней их нужно с помощью плавиковой кислоты, растворяя сам кремнь. Кипячение в щелочах не разрушает эти оболочки.

Фоссилии с различным химическим скелетом сохраняются в различных фациях. Это не имеет отношения к тому, что организмы с разным по химическому составу скелетами жили в разных морях, при разной температуре, в разные времена – т.е. при каких-то различных гидрохимических параметрах воды. В одно и то же время, в одном море одновременно проживают организмы и с кремневым, и с известковым, и с агглютинированным, и с органическим, и с фосфатным скелетом. В разных фациях захораниваются одни скелеты и по каким-то причинам не сохраняются другие, что не связано с прижизненным сосуществованием этих организмов. Дело в том, что после того, как скелеты организмов попадают на дно, они оказываются засыпаны новыми порциями осадка. По мере того, как осадок происходит определенной закономерной фазой диагенеза, скелеты разного химического состава претерпевают разные превращения. В этот момент, на начальной стадии диагенеза осадка, нужно учитывать pH осадка. В

случае, если этот параметр возрастает, карбонаты растворяются и кремневые скелеты прекрасно захораниваются. Противоположная ситуация: если в осадке мало кислорода, возникает восстановительная среда – прекрасно сохраняются карбонатные скелеты. На ранних стадиях диагенеза осадка происходит сепарация скелетов с разным химическим составом. Именно поэтому в одних фациях захораниваются одни скелеты, а в других фациях – другие.

В процессе фоссилизации химический состав скелетов может быть замещен. Карбонатные скелеты в определенных условиях могут замещаться кремнеземом, и наоборот. Так, например, раковины радиолярий могут быть замещены карбонатом кальция.

## 2.2. Общие закономерности распределения микробиоты в морском бассейне

Безусловно, каждый конкретный морской бассейн необходимо рассматривать отдельно. Необходимо представлять, на какой палеошироте располагался бассейн. От этого будет зависеть глубина проникновения солнечного света на дно, возможность формирования термоклина на определенной глубине. В данной лекции будет рассматриваться абстрактный бассейн, все частное – опускается, и будут рассмотрены общие закономерности, одинаковые для всех бассейнов.

В палеобассейне жили представители двух крупных экологических групп – *планктон* и *бентос*. Закономерности распределения планктона и бентоса в каких-то чертах абсолютно совпадают, а в каких-то деталях разнятся.

### Планктонные организмы.

Разнообразие и численность планктона и бентоса зависит от глубины и удаленности от берега. Чем дальше от берега, тем мощнее пелагиаль – значит большее количество экологических ниш может найти для себя планктон, так как он обитает больше всего в той части. Разнообразие планктона увеличивается до конца шельфа, однако дальше – на склоне и в океане – разнообразие не увеличивается и не уменьшается, т.е. достигает своего максимума к концу шельфа.

Все пищевые цепи в морях и океанах стоят на планктонных водорослях, которые нуждаются в воде/солнечном свете. Солнечный свет проникает на определенную глубину. В батии и в абиссали солнечный свет на дно не проникает, поэтому просвечиваемая солнцем толща воды определяется как 200 м, при условии, что вода прозрачная, хотя в разных конкретных морях, расположенных на различных широтах (где угол падения солнечных лучей регламентирует глубину проникновения солнечного света: чем более высокоширотное море, тем меньше глубина, на которую проникает солнечный свет). Прозрачность воды контролируется двумя факторами:

1. Снос с континента терригенных частиц.
2. Количество организмов, населяющих воды (цветение, высокое обилие водорослей).

При удалении от шельфа фитопланктон перестает получать необходимое количество нутриентов (вода, солнечный свет – есть, азот и фосфор – недостаточно).

Азот и фосфор поступают в моря и океаны только с континента (вносятся континентальным стоком). Т.е. чем ближе к берегу, тем выше концентрация сносимых с континента азота и фосфора.

В ряде морей и океанов при переходе шельфа в континентальный склон поднимается апвеллинг. *Апвеллинг* – это тоже источник органического вещества, которое было переведено на дно, но апвеллингом поднято вверх и поставлено на нижнюю часть шельфа.

Разнообразие определяется стабильностью условий, что обеспечивает разнообразие ниш.

Численность определяется продуктивностью фитали - ее шириной и/или цветением фитопланктона вследствие трансгрессии.

Если численность и разнообразие планктона параллельно растут, то это углубление палеобассейна. Если оба этим параметра начинают уменьшаться, значит происходит обмеление бассейна. Если параметр разнообразия высокий и не меняется, а численность меняется, то можно говорить о батимальных и абиссальных палеообстановках.

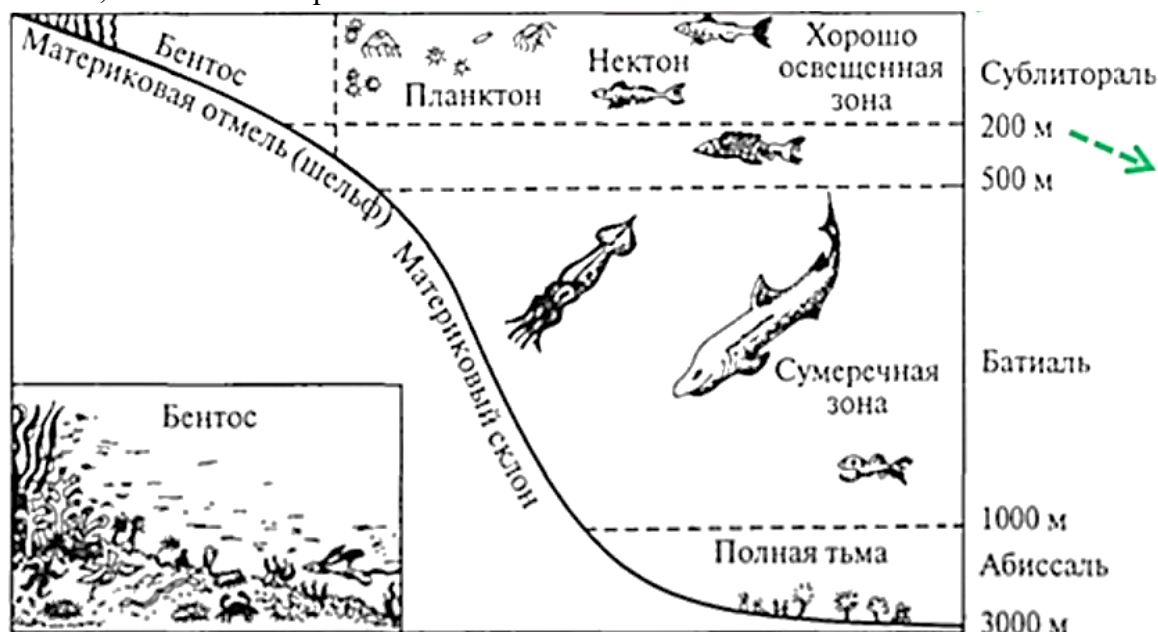


Рис. 2.3. Общие закономерности распределения микробиоты в морском бассейне

На рисунке 2.4. показано, как планктонные фораминиферы маркируют средний шельф (слева) – разнообразие не высокое. Справа показана кромка шельфа – место, где разрез накапливался под воздействием апвеллинга: разнообразие выше, каждый белый объект – различные планктонные фораминиферы.

На рисунке 2.5. показана обстановка, когда разрез накапливался в средней/нижней части склона, на ложе мирового океана (выше глубины карбонатной компенсации) – разнообразие различных морфотипов планктонных организмов – максимальное; обилие гораздо ниже в случае открытого шельфа.



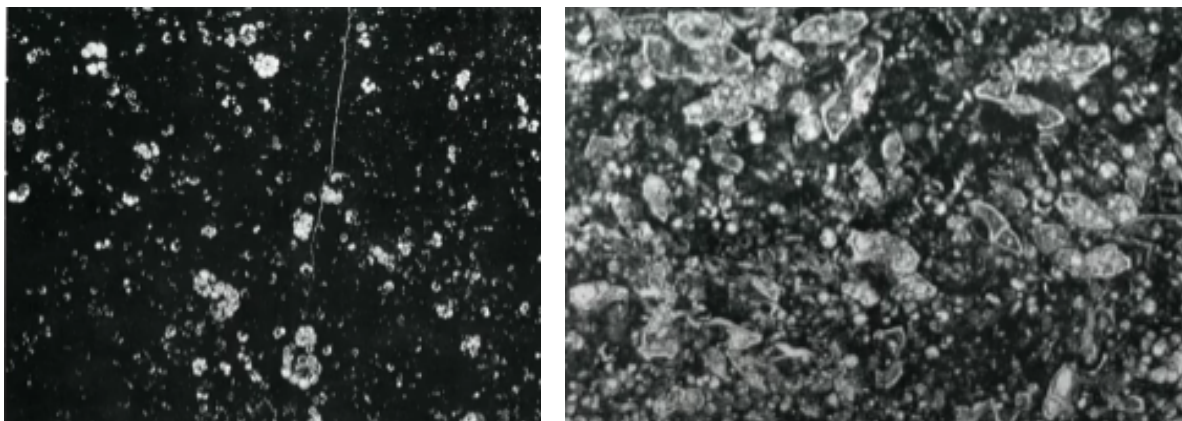


Рис. 2.4. Планктонные фораминиферы в разных частях шельфа

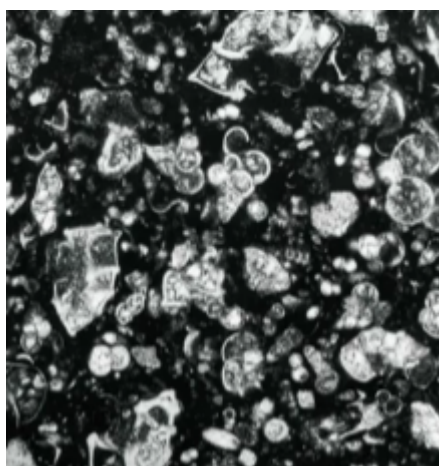


Рис. 2.5. Планктонные фораминиферы в средней/нижней части склона

### **Бентосные организмы.**

На рисунке 2.6. Лиловые стрелки позволяют оценить разнообразие и численность бентоса.

Основной источник питания донных обитателей – это органическое вещество, которое погружается с пелагиали на дно. Микроскопические водоросли, населяющих пелагиаль – основа пищевых цепей не только у планктонных организмов, но и у бентосных организмов тоже. Чем шире пелагиаль, тем большее количество фитопланктона может поместиться. Чем дальше от берега, чем глубже от шельфа, тем питание лучше. Фиолетовая пунктирная стрелка показывает нарастание обилия и численности бентоса с глубиной на шельфе. Рядом с берегом располагаются бентосные макрофиты (крупные водоросли). Они произрастают при хорошей освещенности дна. В идеально просвечиваемой воде водоросли спускаются до глубины 50 м.

Таким образом, принимается граница 50 м – как нижняя граница биотопа макрофитов. Зону распространения бентосных водорослей палеонтологи называют *верхней сублиторалью*. Все, что располагается ниже – *нижняя сублитораль*.

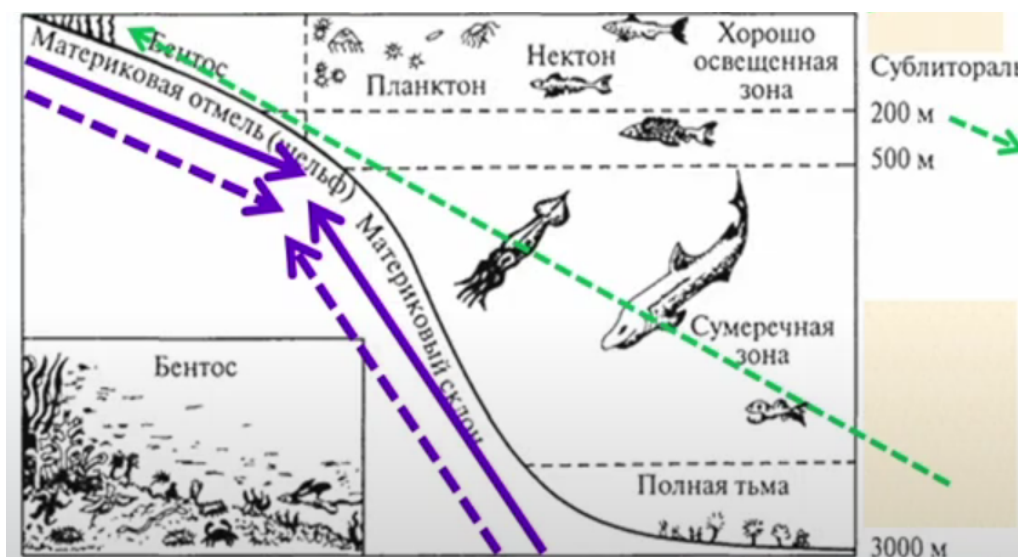


Рис. 2.6. Общие закономерности распределения микробиоты в морском бассейне

*Нептуновые луга* – локальный и расположенный узкой полосой вдоль берега биотоп и источник пропитания для бентосных обитателей.

Представители бентоса, которые распространяются по катене делятся на две принципиально разные группы.

На нижней сублиторали численность бентоса определяется продуктивностью фитали-шириной и/или фитопланктона вследствие трансгрессии/апвеллинга; на верхней сублиторали – гидродинамикой и/или нептуновыми лугами.

Разнообразие сильно отличается по морфологии обитателей на верхней и нижней сублиторали.

При переходе к батимальным и абиссальным зонам – обилие закономерно уменьшается с глубиной; разнообразие уменьшается с глубиной.

Это соотношение (на шельфе) нарушается из-за дефицита кислорода в результате эвтрофии и/или из-за низкой (нестабильной) солености. Дефицит кислорода может наблюдаться в обстановке повышения моря, на первых этапах трансгрессии, затопления прибрежных болот происходит колоссальный вброс органического вещества, что провоцировало цветение фитопланктона. Цветение планктона приводит на дно дополнительные массы органического вещества, которые захораниваются внутри осадка, если не употребляются бентосными организмами на поверхности дна. Тогда внутри осадка возникает аноксидная обстановка. При усилении цветения планктона аноксидная обстановка может распространяться снизу вверх в толще воды.

О близости к берегу можно судить не только по ископаемым фоссилиям, но и по тем минералам, которые встречаются в образцах, по гранулометрии.

#### **Варианты соотношения кривых разнообразия и численности.**

1. Быстрые и частые изменения среды – стрессовые, нестабильные, условия мезотрофного мелководья, особенно побережья – приводят к одновременному снижению как разнообразия, так и численности.

4. Стабильные и неблагоприятные условия (эвтрофная нижняя сублитораль) – приводят к снижению разнообразия, но очень высокой численности за счет 1-2 доминирующих таксонов.

Практическое применение метода сопоставления разнообразия численности показано на рисунке 2.7.

Справа показаны номера образцов и две кривых – одна более плоская (разнообразие) и кривая с ярко выраженными пиками (численность).

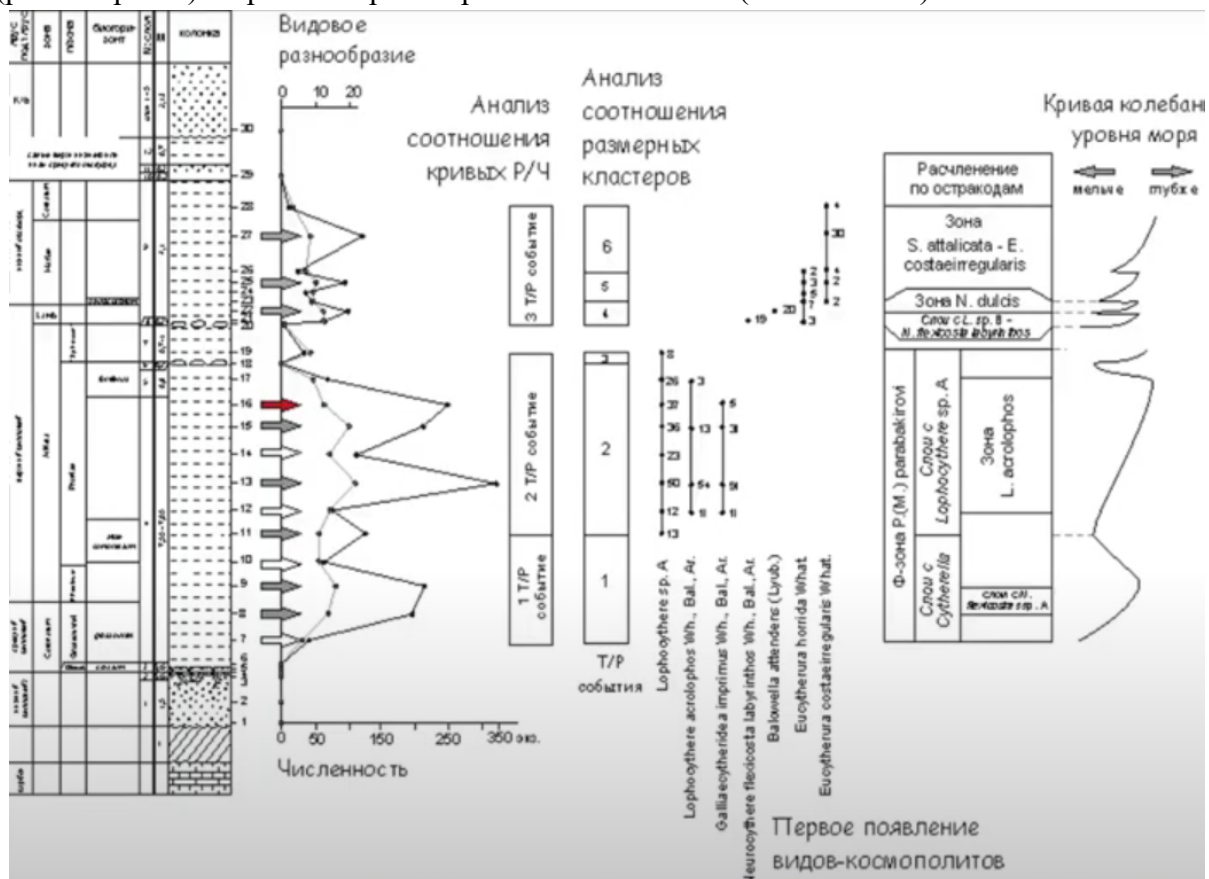


Рис. 2.7. Стратиграфия келловая и нижнего оксфорда разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) по микрофауне и наннопланктону

Если обе кривые равномерно возрастают, то происходит углубление бассейна; если кривые начинают снижаться – снижение уровня моря. По соотношению кривых разнообразия-численности выделяются трансгрессивные и регрессивные циклы.

Кривые вели себя предсказуемо практически на всей части разреза. Красная стрелка указывает на снижение разнообразия и увеличение численности. Эта обстановка была интерпретирована как максимальное повышение уровня моря, которое привело к цветению фитопланктона и, соответственно, аноксидной обстановке внутри осадка, которая могла периодически охватывать 2-3 мм воды.

Ракушковые раки отреагировали на эту обстановку резким упрощением таксономической структуры комплексов. Один вид мог существовать при кислородном дефиците.

Распространение остракод по разрезу показывает, что в том интервале, где проваливается разнообразие, но численность – высокая, достигается за счет одного доминантного вида *Fastigatocythere* sp.A. Несмотря на то, что этот вид встречался как ниже, так и выше по разрезу, он является неотъемлемой частью каждого комплекса в разрезе. Но только в одном комплексе этот вид начинает резко доминировать над всеми – тогда *Fastigatocythere* sp.A можно рассматривать как эвтрофный таксон – маркер эвтрофии.

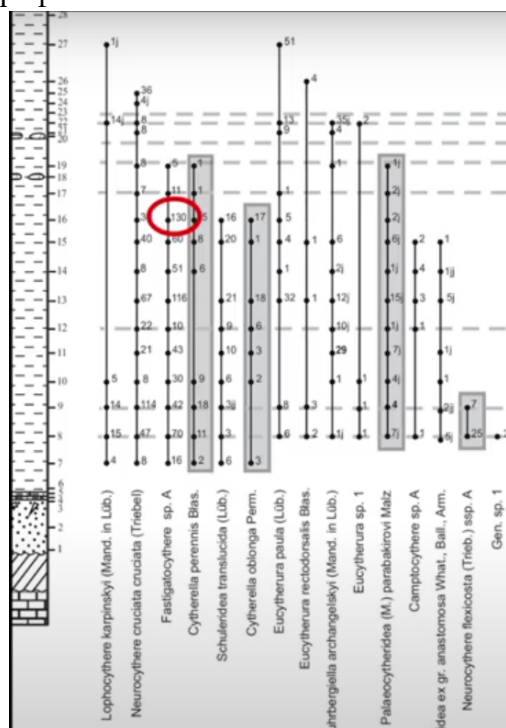


Рис. 2.8. Численность и разнообразие видов

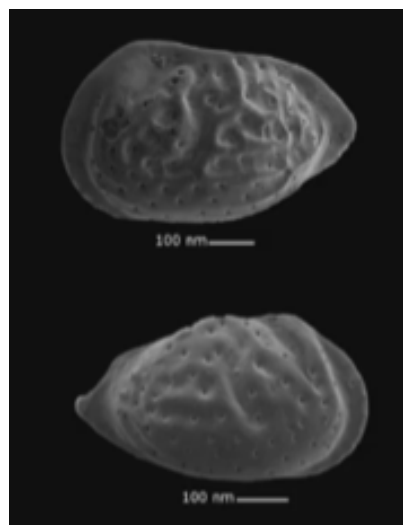


Рис. 2.9. Вид *Fastigatocythere* sp.A

Аналогичную ситуацию можно заметить и по результатам петромагнитного исследования. На графиках показан уровень *Fastigatocythere* с высокой трофностью (розовая полоса). Графики дают пики на уровне высокой автрофии.



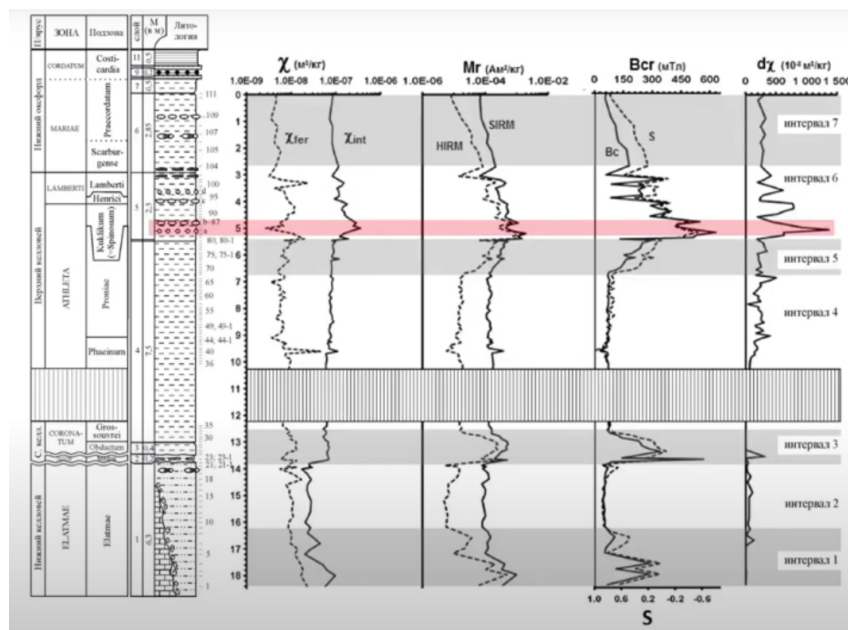


Рис. 2.10. Петромагнитные исследования

На рисунке 2.11 показана противоположная обстановка: высокое обилие остракод, произошедшее на крайнем мелководье в условиях низкой солености (рубеж юра-мел). Фация Пурбек была распространена в Южной Англии, Северной Германии. Фация Пурбек формировалась под действием впадения крупной реки. Остракодовый известняк демонстрирует моновидовой комплекс остракод.



Рис. 2.11. Крупные скопления в условиях пониженной солености и отсутствия конкурентов (остракодовые известняки). Нижний Пурбек

**Итог.**

Бентос:

- 1) На мелководье бентос образует множество сообществ (биофаций) в условиях высокого разнообразия биотопов.
- 2) На глубине – в едином биотопе – его сообщество (биофация) будет однообразно.

### 3) Эволюция бентоса медленная.

Для отложений мелководных морей предпочтительнее более детальная экостратиграфия, но возникают проблемы с корреляцией.

Для отложений глубоководных бассейнов остается филостратиграфия. Но весьма низкопрецизионная.

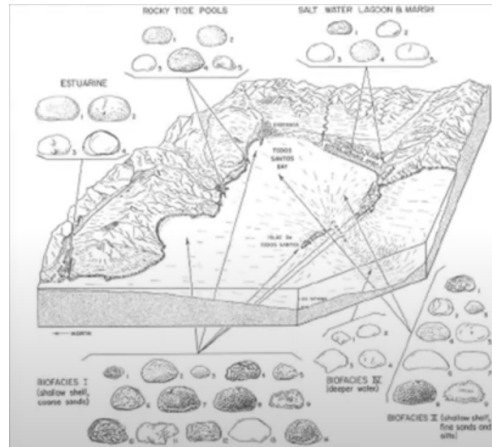


Рис. 2.12. Разнообразие биотипов бентоса

#### Планктон:

- 1) На мелководье ПЛАНКТОН редок и малочисленен.
- 2) На глубине - в едином биотопе фитали - его сообщество (биофация) будет однообразно.
- 3) Эволюция ПЛАНКТОНА быстрая.

В отложениях мелководных морей может отсутствовать. Для отложений глубоководных бассейнов используется филостратиграфия. При этом высокопрецизионная.

#### Группы, более предпочтительные для стратиграфии в одном и другом случаях:

*Внешний шельф, глубокое море или океан:* планктон! Он есть, его много, он разнообразен и обеспечивает субглобальную корреляцию на детальной филогенетической основе.

*Мелкое море:* бентос! Планктона может не быть, а бентос будет и разнообразный. Филозоны будут очень большими; экозоны гораздо более детальными, но регионального статуса.

Межрегиональная корреляция не может решаться сопоставлением синхронных экостратонов (лишенных общих таксонов-индексов). Но решается выявлением стратиграфических последовательностей для каждого структурно-фациального региона отдельно, и корреляцией последовательности биостратонов одного района (разреза) с последовательностью биостратонов другого района (разреза).

Другими словами, сопоставляют не стратоны, а границы между ними, обусловленные сменой заведомо разных (в разных регионах) палеообстановок, но в результате заведомо синхронных событий.

## Лекция 3. Метод морфогрупп в палеореконструкциях. Бентосные фораминиферы

### 3.1. Морфология раковин

#### Морфология раковины (однокамерная).

Рассмотрим строение раковин бентосных фораминифер. На рисунке 3.1. показаны однокамерные раковины; химический состав их стенки – известковый  $\text{CaCO}_3$ ; раковины мелкие, имеют одну камеру и более длинную/короткую шейку. Камера может быть шарообразной, каплевидной или почти плоской, но эллипсоидной. Общая форма раковины может быть определена, как вытянутая.

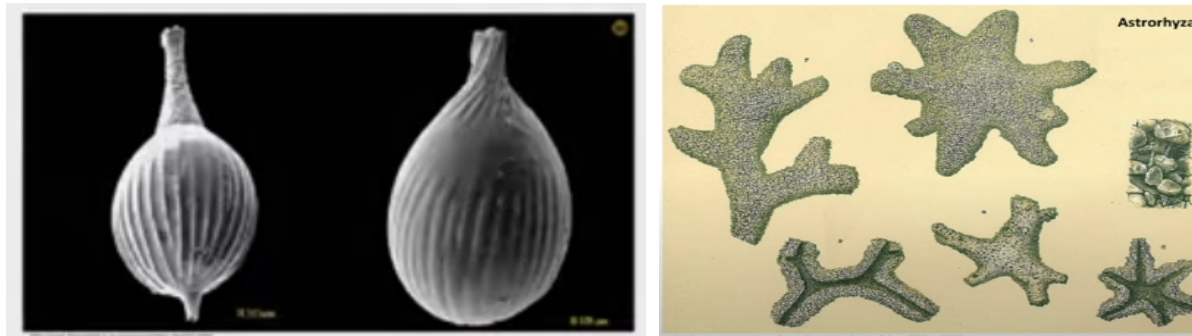


Рис. 3.1. Морфология раковины. Однокамерные раковины.

На правом рисунке 3.1 показаны однокамерные фораминиферы, которые имеют агглютинированную стенку. У агглютинированных однокамерных фораминифер раковины очень крупные. По форме они бывают разные: вытянутые палочки, звезды, трубчатые. При таком богатстве морфологии, это крупные раковины; перемещаться с которыми по осадку или внутри осадка – практически невозможно. Именно поэтому фораминиферы с такой камерой вели неподвижный или малоподвижный образ жизни.

#### Морфология раковины (двухкамерная).

На рисунке 3.2. показаны двухкамерные раковины. Первая камера – мелкая и шарообразная, вторая камера – большой длины, трубчатая, которую накручивает вокруг первой.

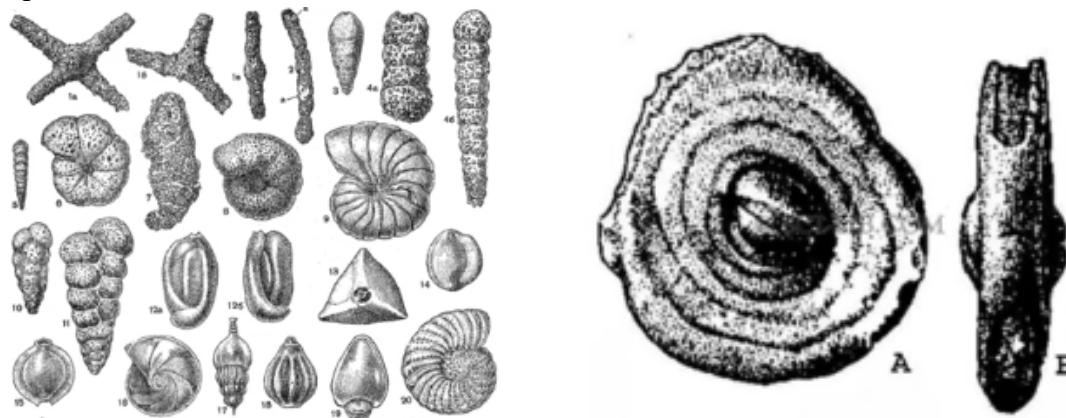


Рис. 3.2. Морфология раковины. Двухкамерные раковины

На правом рисунке 3.2 (А) трубчатая камера накручивалась на начально круглую под разными углами навивания, но с определенного периода взросления навивание трубчатой камеры пришло к спирально-плоскостному.

### Морфология раковины (многокамерная).

На рисунке 3.3. – многокамерные раковины: отдельные камеры выстроены по одной оси. Каждая отдельная камера почти шарообразная, в этом случае тип навивания такой же. Каждая следующая камера нарастает сверху на предыдущей по одной оси. Отдельные камеры имеют сложную форму «кокошника»; такую форму камер палеонтологи называют *шевроновидной*.

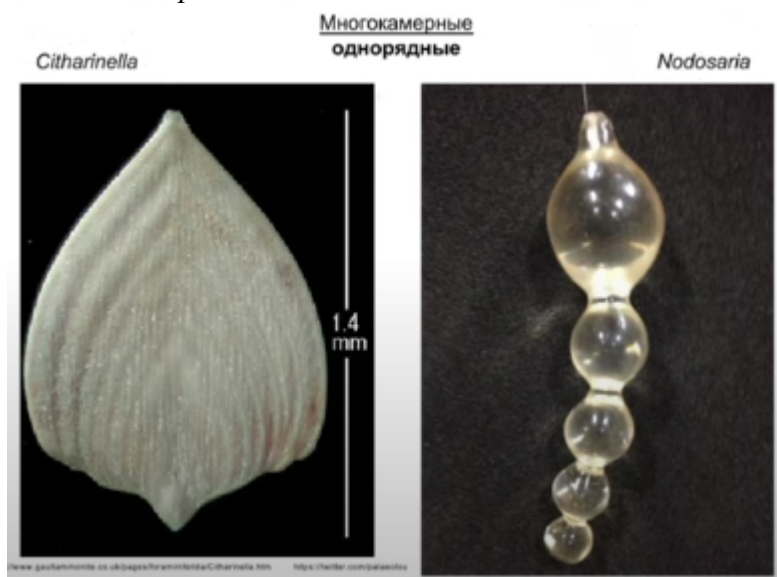


Рис. 3.3. Многокамерные раковины. Однорядный тип навивания

На рисунке 3.4. показаны раковины со спирально-винтовым типом навивания. На левой картинке раковина оставалась спирально-плоскостной на протяжении взросления, на правой картинке – разновидность, у которой на начальной стадии организма раковина строится спирально-плоскостным типом, но впоследствии спираль начинает раскручиваться и выпрямляться. Такой тип раковин называется *гетероморфным*.

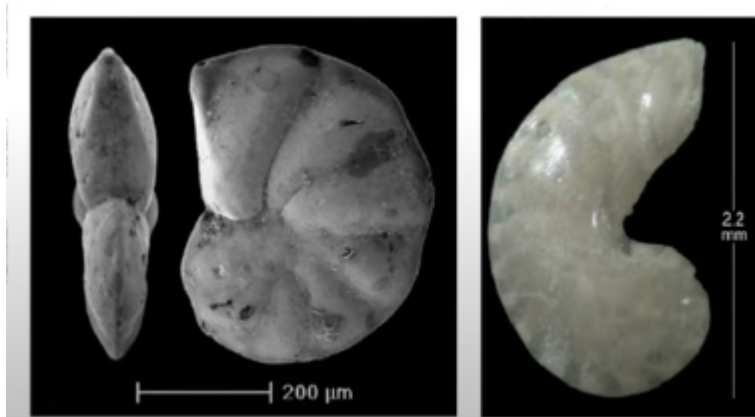


Рис. 3.3. Многокамерные раковины. Спирально-плоскостной тип навивания



На рисунке 3.4. показан спирально-конический тип навивания. На рисунке 3.4. (1) – нижняя сторона раковины (брюшная), этой стороной фораминифера прилегает к субстрату, на этой стороне она и движется. На брюшной стороне видны камеры последнего оборота. В то время, как эта раковина прошла в своем росте несколько оборотов. Все обороты, включая самую первую микроскопическую камеру, находятся на спиральной стороне (рис. 3.4. (3)). Ее можно характеризовать как спинную сторону. Вид сбоку – периферический край (рис. 3.4. (2)).

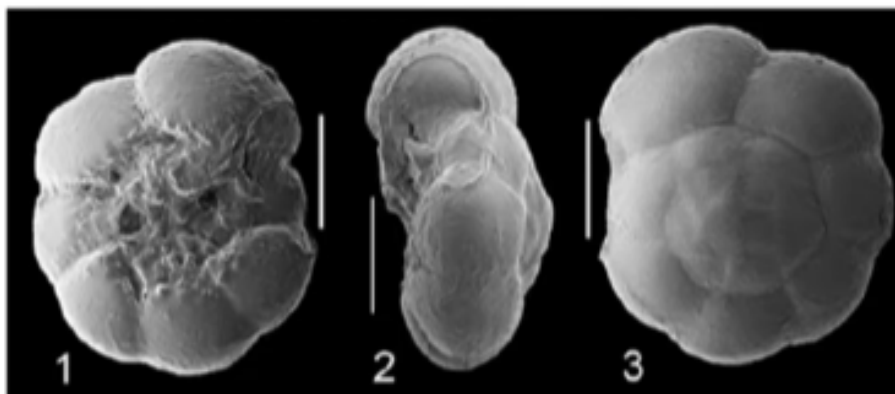


Рис. 3.4. Морфология раковины. Спирально-конический тип навивания

На рисунке 3.5. показана высокая спираль. Такой тип строения раковины называется спирально-винтовой раковиной.

На рисунке 3.6. показан клубковидный тип. Зачастую каждый следующий виток при строении раковины может сдвигаться на строго определенный угол относительно предыдущего витка. Правильное навивание – каждый следующий виток стоит на строго определенный угол от предыдущего. Существует и неправильное клубковидное навивание – изменение плоскости навивания следующих витков произвольное.



Рис. 3.5. Морфология раковины.  
Спиральное-винтовой тип навивания



Рис. 3.6. Морфология раковины.  
Клубковидный тип навивания

### 3.2. Морфогруппы бентосных фораминифер

Объединение разных видов фораминифер в морфогруппы – на основе общей морфологии их раковин опирается на предположение о связи формы и функции

агглютинированной раковины (Severin, 1983; Jones & Charnock, 1985; Bernhard, 1986; Koutsoukos et al., 1990; Nagy, 1992).

Современные агглютинированные фораминиферы делят среду обитания по вертикали на несколько отдельных в зависимости от стратегии питания. Если фораминиферы собирают органическое вещество с поверхности осадка, то такие фораминиферы называются *эпифауна*. Те фораминиферы, которые добывают органическое вещество, погруженное в осадок, называются *инфауной*. Фораминиферы, которые заселяют верхние 4-5 мм осадка, называются *мелкой инфауной*. Фораминиферы, которые заселяют верхние интервал от 5 до 15 см осадка называют *глубокой инфауной*. Для мелкой и для глубокой инфауны окружающая среда выглядит по-разному. Представители мелкой и глубокой инфауны питаются разным органическим веществом. Они адаптированы для жизни в своей экологической нише. В зависимости от того, какая из этих ниш в большей степени имеет изобилие органического вещества, в той степени экологическая ниша будет характеризована повышением численности фораминифер.

Фораминиферы могут столкнуться сначала с дефицитом кислорода, а потом с сероводородным заражением. При дизаэробной обстановке глубокая инфауна первой начнет реагировать на снижение кислорода. Впоследствии глубокая инфауна столкнется и с сероводородным заражением, в то время как мелкая инфауна почувствует дефицит кислорода.

В зависимости от того, в каком количестве поступает органическое вещество на дно и каков уровень насыщения кислородом воды внутри осадка, будет изменяться роли каждой экологической ниши.

Относительная важность каждой ниши меняется в зависимости от факторов окружающей среды, таких как глубина воды, насыщение кислородом, стабильность окружающей среды, наличие или отсутствие течений и наличие пищи.

Если будет существовать возможность получать информацию по морфогруппам о трофности, аэробности/дизаэробности, то можно говорить о трансгрессивных/регрессивных циклах, апвеллингах и др. процессах.

#### *1-а морфогруппа бентосных фораминифер*

Для тех фораминифер, которые предпочитают фильтровать органическое вещество из воды, характерна малая подвижность. Нижняя часть их раковины плотно расположена внутри осадка, а верхняя часть возвышается над осадком. *Морфогруппа 1-а* включает все трубчатые формы, относящиеся к родам *Rhizammina*, *Jaculella* и др., которые интерпретируются как прямостоящие сестонофаги. При этом трубчатые формы могут быть: прямые трубки, слегка разветвленные трубки, с расширяющейся нижней частью.

Лагуны, морские болота не являются предпочтительными для этой группы. Подавляющее большинство представителей этой группы находятся в нижней части склона. Батимальные обстановки характеризуются стабильными параметрами и тиховодной обстановкой, однако в если в морях существуют контурные течения, то они протекают у основания склона, апвеллинг распространяется снизу вверх по склону. Также склон испытывает периодическое схождение турбидитных потоков. Т.е. такая глубоководная обстановка подвержена либо периодическим, либо постоянным

течениям, которые заставляют органическое вещество находиться во взвешенном состоянии в воде.

#### *2-а морфогруппа бентосных фораминифер*

Для второй морфогруппы характерны шаровидные формы, которые живут на поверхности. При этом они собирают пищу внутри осадка (под границей раздела осадок-вода). Они могут немного погружаться в осадок. Фораминиферы обладают шаровидной раковиной, которые построены из одной камеры или нескольких. Т



Рис. 3.7. Морфогруппа 1-а

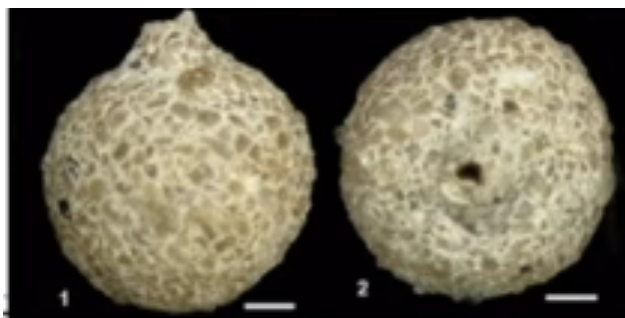


Рис. 3.8. Морфогруппа 2-а

#### *2-б морфогруппа бентосных фораминифер*

Морфогруппа 2-б включает низкие спирально-конические виды родов *Trochammina*, *Arenoturrispirillina* и *Recurvoides* – плосковыпуклые или вогнуто-выпуклые, с закругленной периферией. Эти особенности указывают на бродячий образ жизни, частично погруженный в верхнюю часть поверхностного хлопьевидного слоя (Nagy, 1992). Среда обитания этих форм - поверхность дна с микрорельефом.

Раковины с плоской нижней поверхностью приспособлены к ползанию на этой плоской поверхности. Движение происходит в любое направление.

Фораминиферы этой группы предпочитают лагуны, соленые болота, где так мелко, что волны не поднимаются. На нижней сублиторали наблюдается возрастание эпифауны – там, где придонная вода спокойная. Склоновые обстановки, связанные с подводными течениями менее всего связаны с распространением фораминифер этой группы.

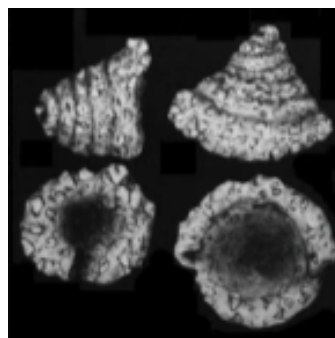


Рис. 3.9. Морфогруппа 2-б

### *3-а морфогруппа бентосных фораминифер*

К морфогруппе 3-а принадлежат округлые плоско-спиральные формы, такие как *Harporhagmoides* и *Cribrostomoides*, и субсимметричные представители *Recurvoides*. Это мелкие формы инфауны, движущиеся и питающиеся непосредственно под поверхностью осадка.

Для передвижения в толще осадка более выгодной становится раковина, которая в плане выглядит не круглой, а эллипсовидной. У такой фораминиферы есть понятие, как «передний» и «задний» конец. Тип навивания может быть спирально-плоскостным или спирально-коническим (с низким конусом). Раковина не очень высокая, приплюснутая, вытянутая вдоль оси.

Движение внутри плотного субстрата наиболее легкое для мелких раковин. Крупные фораминиферы внутри осадка будут двигаться с трудом.

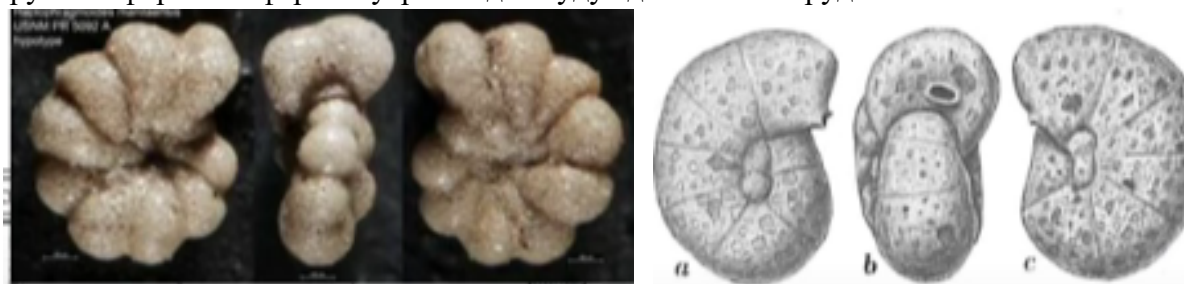


Рис. 3.10. Морфогруппа 3-а

### *3-б морфогруппа бентосных фораминифер*

Фораминиферы из морфогруппы 3-б имеют субцилиндрическую или коническую, удлиненную форму и в нормальных условиях живут погруженными в осадок.

Род *Reorhax*, зарывается на глубину до 15 см в глубоком бассейне Панамы (Kaminski et al., 1988).

Представители глубокой инфауны присутствуют на любых глубинах, но есть маркирующие глубины – верхняя сублитераль и низ шельфа, там, где наблюдается переход континентального склона.

### *4-а морфогруппа бентосных фораминифер*

Морфогруппа объединяет все плоские и дисковидные раковины.



Рис. 3.11. Морфогруппа 3-б



Рис. 3.12. Морфогруппа 4-а

Круглый контур свидетельствует о свободном передвижении фораминифер по поверхности дна, по водорослям.

Такие раковины преобладают в болотах и лагунах – там, где вода стоячая и активная волновая деятельность не будет смывать их с осадка. Также, группа фораминифер наблюдается и на верхней сублиторали. Глубже по катене – чем дальше от берега, тем процентное содержание группы сокращается.

Низкоспиральные Trochammina питаются растениями и наиболее распространены в фотической зоне. Но некоторые обитают в более глубоких водах прикрепленными к неподвижному, вертикально стоящим многоклеточным или трубкам Rhabdammina.

#### *4-б морфогруппа бентосных фораминифер*

В морфогруппу входят фораминиферы, обладающие наиболее неправильно построенной раковиной, описать которую сложно. Это происходило в результате того, что фораминиферы прирастали к прочным предметам (чужие раковины, коряги, камни и др.). Морфогруппа 4-б включает Tolyrammina с неправильной спиралью.

Современные Tolyrammina vagrans (Brady) прикрепляются к твердой поверхности. Одна сторона их раковины обычно более плоская, чем другая, что указывает на эпибентосный, в основном сидячий образ жизни.



Рис. 3.13. Морфогруппа 4-б

На практике метод работает следующим образом: из каждого образца в разрезе отбираются и исследуются фораминиферы. Вся совокупность фораминифер классифицировалась по морфогруппам (по общему строению раковины). Для каждого образца изображается процентное соотношение той или иной морфогруппы.

В своих исследованиях Nagy писал какая форма раковины превалирует, тип питания, предпочтительная палеообстановка и список родов. Сверху вниз идет перечисление родов. На рисунке 3.14 первое по списку название рода – первая картинка слева и т.д.



MORPHOGROUP	TEST SHAPE	POSITION WITHIN SEDIMENT	FEEDING STRATEGY	MAIN GENERA	
1-a	TABULAR	ERECT EPIFAUNAL SEMI- INFAUNAL	SUSPENSION FEEDER DETRITIVORE	<i>Rhizammina</i> <i>Silicotuba</i> <i>Jaculilla</i> <i>Hyperamminoides</i>	
2-a				<i>Thuramminoides</i> <i>Placentammina</i> <i>Thurammina</i> <i>Recurvoides</i> <i>Repmantina</i> <i>Thalmannammina</i>	
2-b	PLAN (trochostre)	HERBIVORE DETRITIVORE		<i>Trochammina</i> <i>Arenobulmina</i> <i>Recurvoides</i>	
3-a			TRITIVORE	<i>Cribrostomoides</i> <i>Haplophragmoides</i> <i>Recurvoides</i>	
3-b	ELONG subcylindrical (mixed)		DETRITIVORE	<i>Scherochorella</i> <i>Bulbobaculites</i> <i>Spiroplectammina</i> <i>Textulariopsis</i> <i>Parvigenerina</i> <i>Verneulinoides</i>	
4-a		EPIFAUNAL	HERBIVORE ACTIVE DEPOSIT FEEDER	<i>Ammodiscus</i> <i>Glomospirella</i> <i>Trochammina</i> <i>Trochamminella</i>	
4-b	FLATTENED irregular		PASSIVE DEPOSIT FEEDER	<i>Tolypammina</i>	

Рис. 3.14. Выделение морфогрупп

На рисунке 3.15 образцы из Непальского разреза исследования.

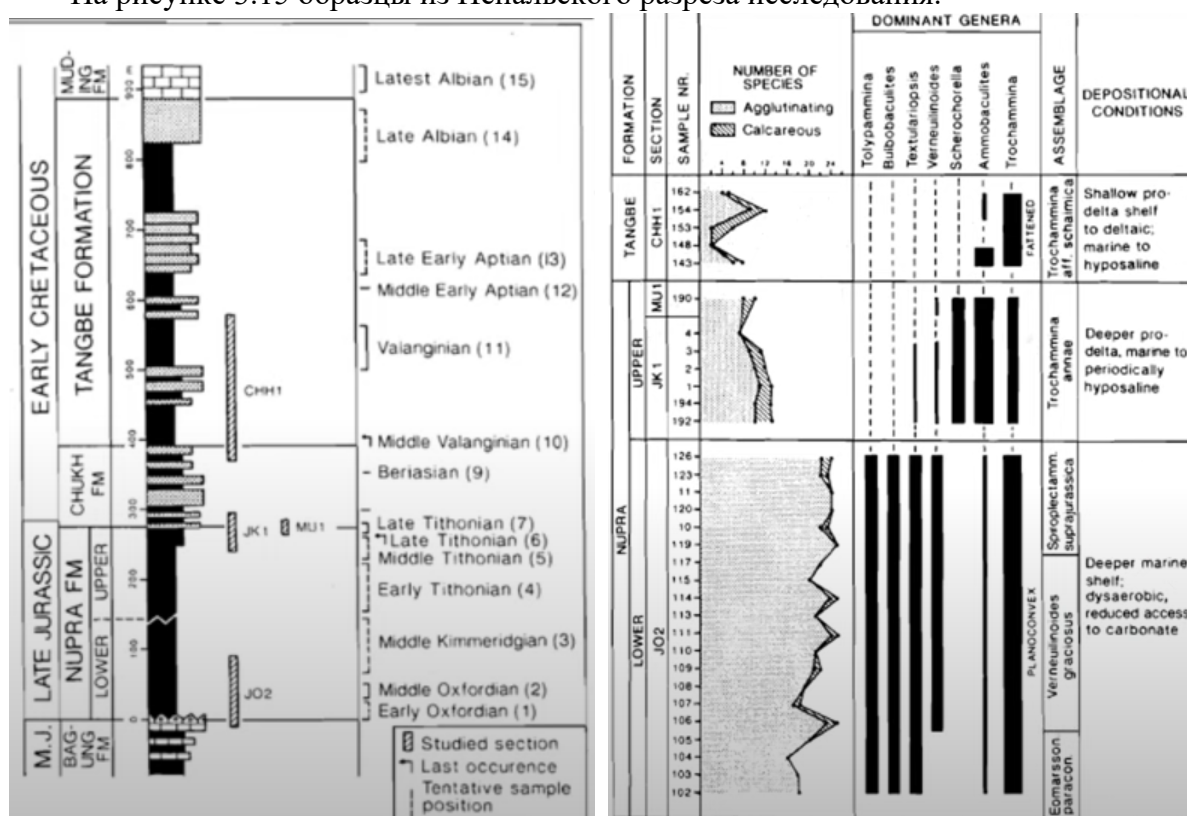


Рис. 3.15. Непальский разрез с выделением морфогрупп

На правом рисунке (3.15) показан график обилия группы (число фораминифер). Нижняя треть разреза характеризуется всеми морфогруппами. Они формировались в условиях высокой трофности. Совокупность этого знания позволила сделать предположение, что нижняя часть разреза формировалась на нижней сублиторали. Средняя часть появились доминантные морфогруппы, трофность снизилась. Такое сочетание параметров было интерпретировано как сильное обмеление палеобассейна, приближение к берегу. Верхняя треть разреза характеризуется нестабильной численностью, резким доминированием других морфогрупп. Предполагается, что это была мелководная обстановка (лагуна с высокой соленостью).

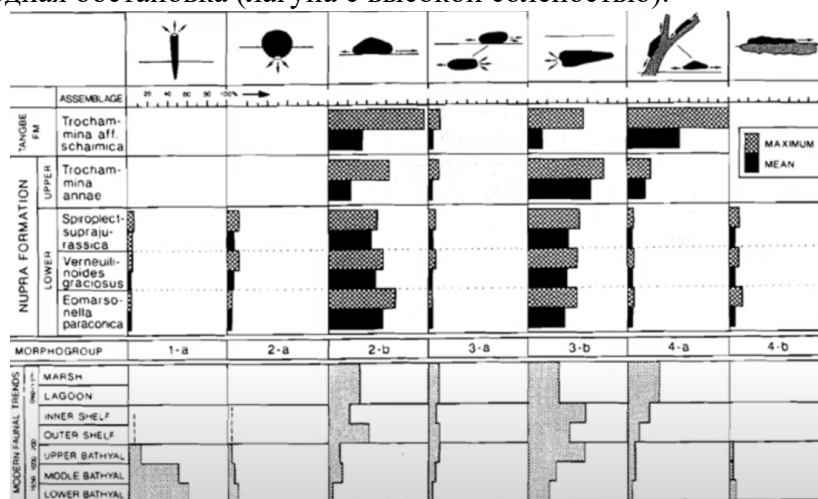


Рис. 3.16. Итоговая таблица с результатом выделения морфогрупп

В ходе этой работы была построена блок-диаграмма, которая показывает наружный (открытый шельф), авандельту и лагуну.

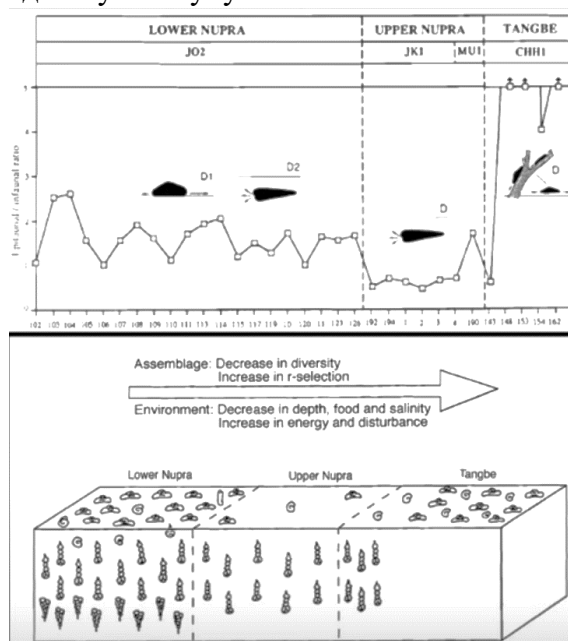


Рис. 3.17. Блок-диаграмма исследования Nagy

Стрелкой обозначено падение уровня моря, повышение гидродинамики, снижение солености и органического вещества. На верхнем графике показано процентное соотношение эпифауны и количество инфауны. Соответственно, нижняя часть графика соответствует нижней части блок-диаграммы, и т.д.

В лагуне предпочитает жить поверхностная эпифауна, а инфауна исчезла. Это происходит из-за того, что инфауна чувствительна к снижению кислорода. Соленые морские болота – обильная органическим веществом экологическая ниша. Таким образом, в осадках наблюдается сероводородное заражение. При этом поверхность лагунного дна хорошо обживается фораминиферами.

В условиях близкой авандельты – сильный поток воды проходит по поверхности дна и смывает большое количество органического вещества. В такой активно промываемой зоне эпифауне найти пропитание трудно. Инфауна, питающаяся за счет закопанного в осадке вещества, спокойно существует.

### 3.3. Палеоэкологические реконструкции

Рассмотрим морфогруппы фораминифер по составу и структуре стенки раковины. Состав раковин фораминифер: агглютинированный, известковый, органический.

#### Органическая стенка.

Органическая стенка в ископаемом состоянии неизвестна. Специалистам хорошо известны современные фораминиферы с такой тектиновой органической стенкой. Такой тип стенки появился задолго до начала кембрия и существовал на протяжении всего фанерозоя до сих пор. Эту информацию удалось получить благодаря генному анализу.

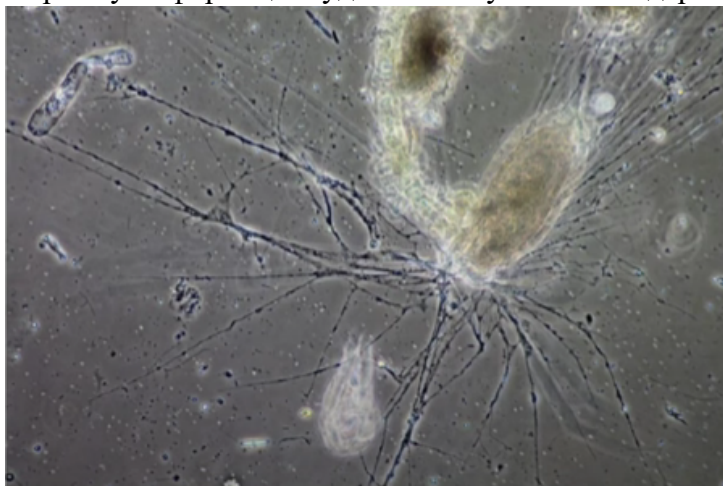


Рис. 3.18. Органическая (тектиновая) стенка

#### Агглютинированная стенка.

Агглютинированные фораминиферы достоверно известны с кембрия до сих пор. Для агглютинированного, встроенного в свой скелет материала, они используют любые твердые частицы, лежащие на дне, либо минеральные частицы, либо чужие раковины, спикулы губок, обломки чужих скелетов.

Ассоциации исключительно из агглютинированных фораминифер (АФ) наблюдаются:

- В прибрежье (при низком разнообразии и высокой численности).



- В абиссали ниже глубины карбонатной компенсации (при низком разнообразии и низкой численности).
- В холодноводных бассейнах, например,  $J_3-K_1$  Лено-Енисейского прогиба (преимущественно АФ при высоком разнообразии и высокой численности).

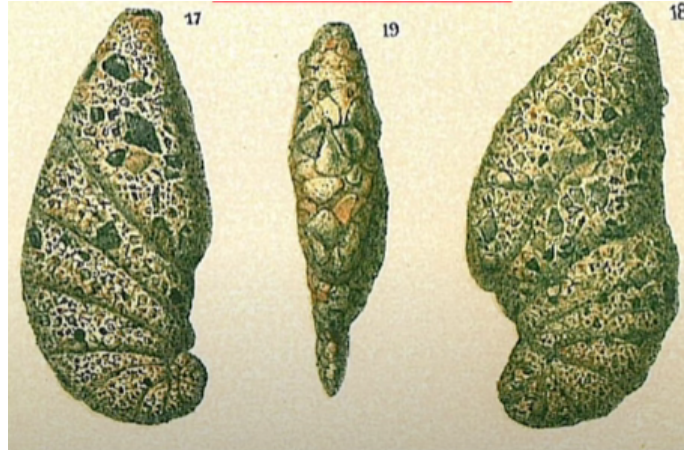


Рис. 3.19. Агглютинированная стенка

На рисунке 3.2 показана раковина *Reorhax*: его раковина изобилует маленькими камушками и песчинками. Это говорит о том, что *Reorhax* обитал возле берега, на крайнем мелководье.

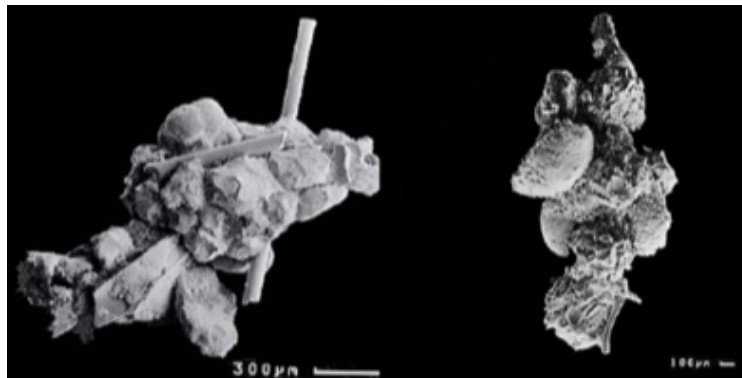


Рис. 3.20. *Reorhax*. Вблизи берега

#### Секреционно-известковая стенка.

Самая древняя секреторная стенка появляется в раннем палеозое. Некоторые палеозойские фораминиферы с секреторной стенкой имели колоссальные, сильно разветвленные поровые каналы.

На рисунке 3.22 показан пример кериотековой стенки, которой обладали только два семейства: *Fusulinidae* и *Endothyridae*. Они проживали только в карбоне-перми.

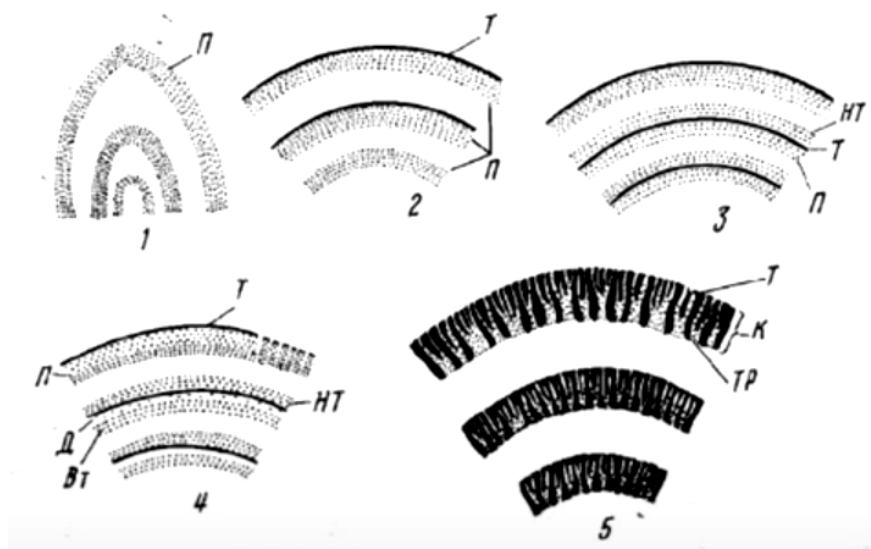


Рис. 3.21. Отряд Fusulinida. Строение стенки раковины фузулинид: 1 – стенка однослойная, 2 – стенка двухслойная в двух оборотах и одно-слойная в предыдущих, 3 – стенка двухслойная в последнем обороте и трехслойная в предыдущих, 4 – стенка трехслойная в последнем обороте и четырехслойная в предыдущих, 5 – стенка толстая двухслойная (альвеолярная); *п* – протейка, *т* – тектум, *нт* – наружный текториум, *вт* – внутренний текториум, *д* – диафанотека, *к* – картотека, *тр* – трабекулы



Рис. 3.22. Образец альвеолярной стенки с керитекой на шлифе

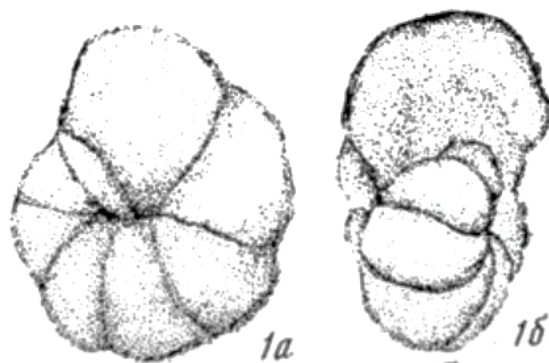


Рис. 3.23. Endothyridae

Существует разновидность известковой стенки, которая называется *фарфоровидная*. Она появилась в карбоне и существует до сих пор.



Рис. 3.24. Фарфоровидные стенки

Стеклянная (гиалиновая) стенка появилась в мезозое.

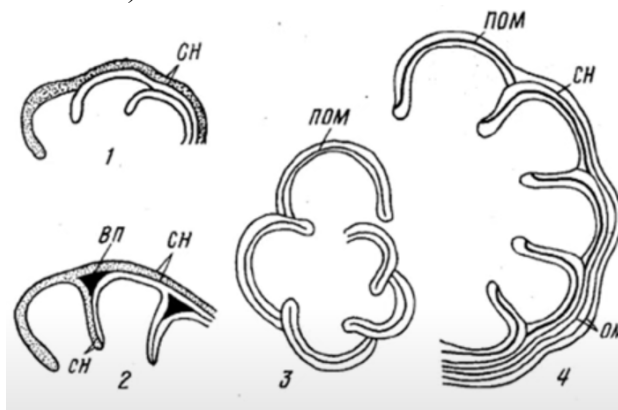


Рис. 3.25. Типы строения гиалиновой стенки: 1 – монокамеллярная с вторыми слоями нарастания, 2 – монокамеллярная с вторичными слоями нарастания и вторично двухслойными септами (роталоидный тип), 3 – меллярная без вторичных слоев нарастания, 4 – биламеллярная с вторичными слоями нарастания; СН – слой нарастания, ВП – внутрисептальное пространство, ПОМ – первичная органическая мембрана, ОМ – органическая мембрана

В ходе исследования можно анализировать не только соотношение планктона и бентоса, но и соотношение различных типов стенок. Проанализируем соотношение агглютинированных и секреторных стенок. Чем глубже вниз по шельфу, тем планктона будет больше. Бентоса на шельфе больше, чем планктона. В зоне батии и абиссали – планктон существенно превалирует над бентосом.

Распределение в осадках современных морей планктона и бентоса не связано с составом осадка. В холодных обстановках захороненные в осадок карбонатные раковины – растворяются.

Преобладание агглютинированных стенок над секреторными может означать:

- крайнее мелководье;

- холодная обстановка;
- абиссальная зона ниже уровня карбонатной компенсации.

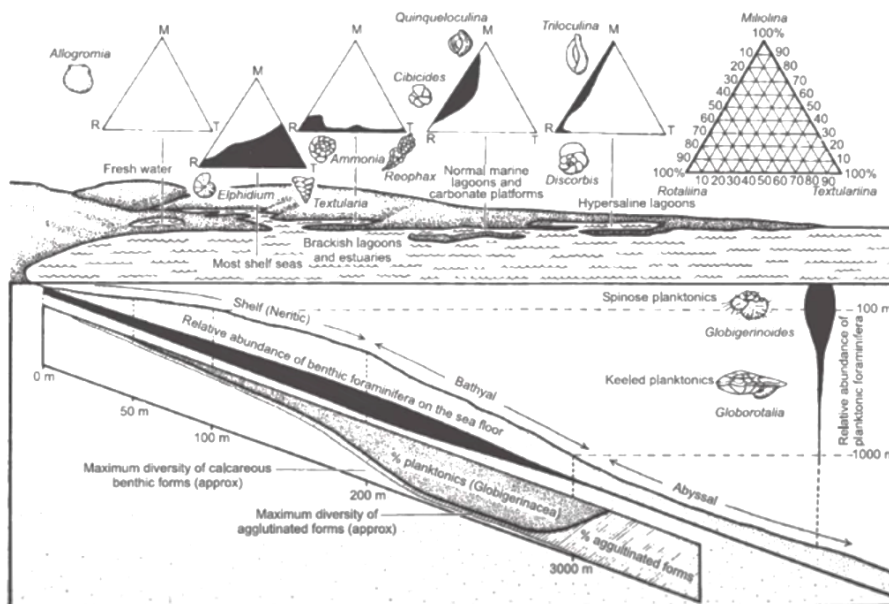


Рис. 3.26. Сравнение соотношения бентоса/планктона

Рассмотрим палеореконструкцию Северного моря.

Из образцов этого разреза изучались нанопланктон.

Доминирование *Nannosponus* над другими кокколитами – дизаэробная обстановка и высокая эвтрофия, по А/С тепло, по П/Б изолированное море + стратификация в толще. Появление ПФ (П/Б) – связь с океаном, увеличение глубины и солености, по А/С холодно.

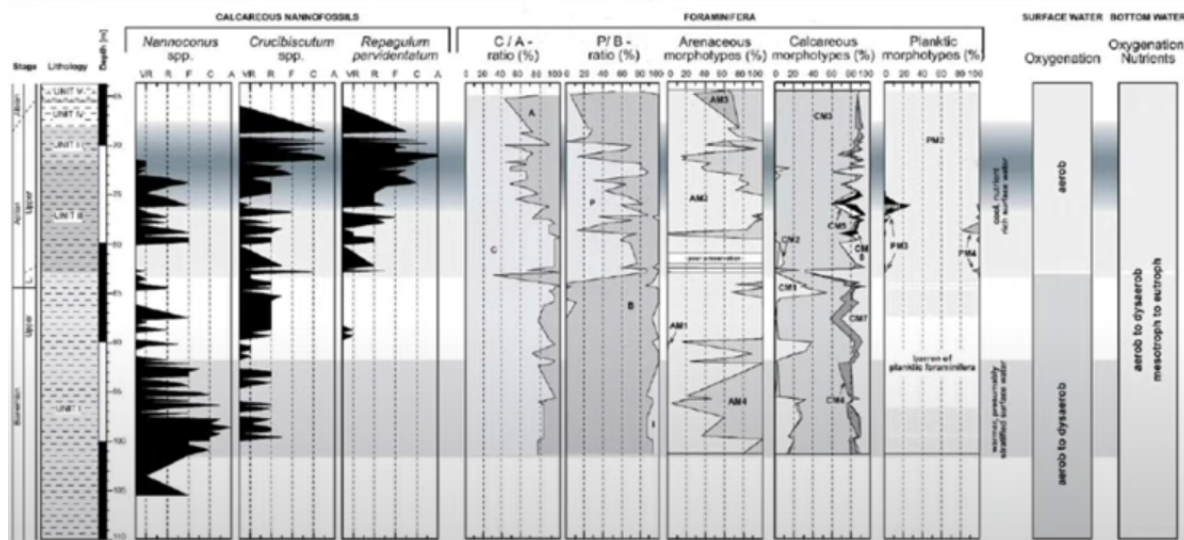


Рис. 3.27. Планктонные фораминиферы из среднего мела (барремский - ранний альбский) бассейна Северного моря: палеоэкологические и палеоокеанографические последствия



Среди бентосных фораминифер морфогруппы можно выделять не только по форме раковины, составу стенки раковины, но и по размеру. Существуют *крупные* и *мелкие* фораминиферы. Представители крупных фораминифер – семейство *Fusulinidae*. Они проживали в карбоне – перми. Тип строения раковины: спирально-винтовая, но вытянутая по оси навивания. Больше всего они похожи на рисовые зерна. В палеогеновое время появились семейство *Nummulitidae*. Тип строения нуммулитов: спирально-плоскостные раковины, но не вытянутые по оси навивания, а сплюснутые.

Максимальное пороодообразующее значение принадлежит крупным бентосным фораминиферам. Фузулиновый известняк известен как белый камень – строительный материал, из которого строились многие дома древней Москвы. Фузулиновый известняк до сих пор добывается в окрестных карьерах, только теперь из этого известняка не выпиливаются блоки. Его добывают и перемалывают в пудру – делают цемент. На последующих этапах работы цемент превращается в плиты для современного строительства.

Фузулиновые известняки формировались в карбоновом подмосковном море.



Рис. 3.28. Семейство *Nummulitidae*

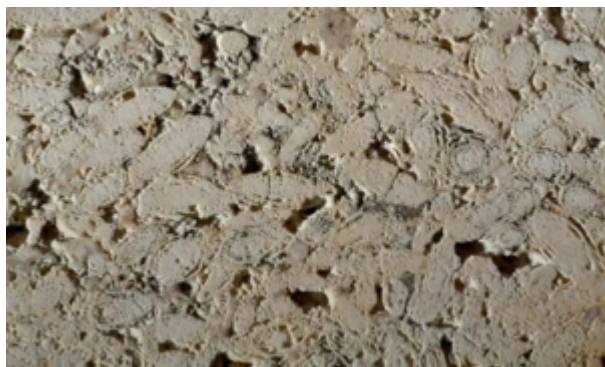


Рис. 3.29. Фузулиновый известняк

Нуммулитовые известняки характеризуют мелкое, теплое море. Если фузулиновые известняки характеризуют мелководную обстановку, то нуммулитовые известняки характеризуют почти закрывшийся, обмелевший, тропический океан Тетис.



3.30. Нуммулитовый известняк



### Факторы, влияющие на распределение бентосных фораминифер

- температура;
- соленость;
- органическое вещество;
- содержание кислорода;
- освещение;
- глубина;
- субстрат;
- Ph.

Морские обитатели не любят изменение солености. Некоторые виды умеют выдерживать такое изменение. Общая позиция бентосных фораминифер заключается в:

- Снижение солености сокращает разнообразие БФ;
- Есть таксоны-индексы распресненных условий.

Существуют избранные виды, которые способны переносить изменение этих условий - род *Elphidium*. Этот род появляется в мезозое и существует до наших дней. Представители рода имеют спирально-плоскостную раковину секреторно-известкового состава. У разных видов через септальные швы перекинуты маленькие короткие «мостики».



Рис. 3.31. Род *Elphidium*

*Эвтрофия* – высокая трофность:

- Повышение эвтрофии сокращает разнообразие БФ.
- Есть таксоны-индексы высокой эвтрофии.

Высокое обилие органического вещества приводит к росту численности обитателей дна, но со временем провоцирует сначала глубокой инфауны, потом мелкой инфауны и, наконец, эпифауны.

В первое время на бентос начинает реагировать на рост трофности: снижается разнообразие на фоне увеличения численности определенных родов. Индекс высокой трофности: род *Bulimina* и род *Uvigerina*. Обе раковины имеют спирально-винтовой тип навивания. У рода *Uvigerina* – есть шейка, у рода *Bulimina* вместо шейки – устье. Оба

рода могут быть немного вытянуты, или же быть немного круглыми; они имеют различную скульптуру: шипы, ребра, бугорки и т.д.



Рис. 3.32. Род *Bulimina*



Рис. 3.33. Род *Uvigerina*

Освещение важно для бентосных фораминифер, имеющих симбионты, в первую очередь для секреторно-известковых крупных фораминифер. Чем шире освещенная часть пелагиали, тем больше органики в ней проживает – лучшее питание отправляется на дно.

В качестве симбионтов бентосные фораминиферы используют различные водоросли (рис. 3.34). У диатомовых водорослей, которые живут свободно в толще воды – мощная кремневая раковина. У тех из них, кто является симбионтом бентосных фораминифер – раковин не образуется. Динофлагелляты, живущие в толще цитоплазмы, не формируют панцири.

В отсутствии цитоплазмы симбионты погибают.

Для бентосных фораминифер, имеющих симбионты, наличие и интенсивность солнечного света пропорционально количеству пищи.

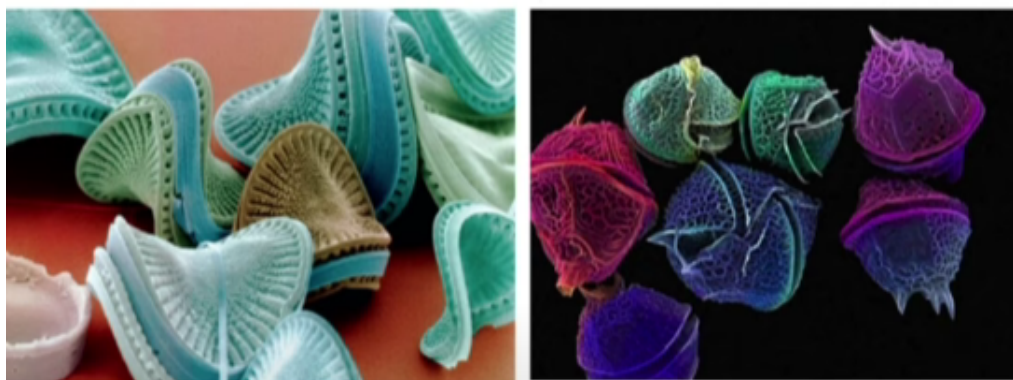


Рис. 3.34. Симбионты фораминифер – диатомовые водоросли и динофлагелляты

Крупные фораминиферы образовывали самую высокую численность на мелководье.

По величине кривизны поверхности нуммулитов определяют относительную глубину бассейна.

## Лекция 4. Метод морфогрупп в палеореконструкциях. Планктонные фораминиферы.

### 4.1. Планктонные фораминиферы

Для любой группы, ведущей планктонный образ жизни необходимы адаптации. Рассмотрим специфические черты планктонных фораминифер.

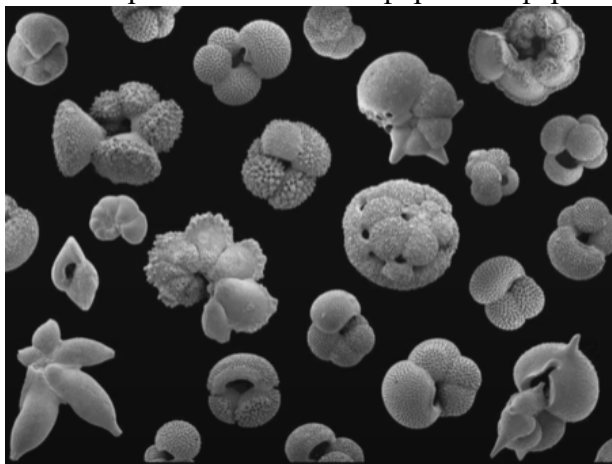


Рис. 4.1. Планктонные фораминиферы

Поскольку задача планктонных фораминифер – парить в толще воды, при этом находиться на определенной глубине – нулевая плавучесть (необходимость находиться во взвешенном состоянии строго в определенной точке водного столба). Планктонные фораминиферы могут менять свое положение по вертикали водного столба – это могут быть ежедневные задачи, сезонные задачи или возрастные задачи.

Появляясь на свете, планктонные фораминиферы начинают жить и расти практически у самой поверхности моря. По мере их взросления увеличивается раковина, за счет пристройки дополнительных камер фораминиферы начинают погружаться на определенную глубину.

#### Увеличение архимедовой силы.

Облегчение скелета достигается путем того, что каждая камера практически шарообразной формы, совокупность камер тоже шарообразная. Такое строение как отдельных камер, так и всей раковины в целом приводит к идеально плавучей форме. Объем скелета можно увеличить за счет длинных шипов.

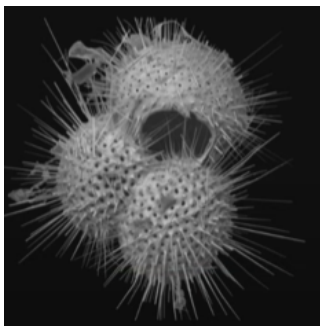


Рис. 4.2. Длинные шипы



Рис. 4.3. Шарообразная форма раковины

У планктонных фораминифер тонкие стенки, обилие пор, часто крупных, а также крупные и/или множественные устья. Таким способом снижается вес скелета.

Хорошим способом снижения удельного веса планктонных фораминифер – увеличение объема мягкого тела. Объем мягкого тела увеличивается за счет выпущенных через поры псевдоподий. Растопыривание/сжеживание псевдоподий позволяет менять положение в толще воды.



Рис. 4.4. Выпущенные псевдоподии

Фораминиферы могут снизить удельный вес за счет уменьшения плотности мягкого тела. Это можно сделать за счет формирования в цитоплазме пузырьков – вакуолей. Если вакуоли будут заполнены, например, пресной водой, то это снизит плотность мягкого тела (т.к. внутри – пресная вода, снаружи – соленая вода). Кроме того, вакуоли могут заполняться газом или жиром.

Увеличение площади сцепления достигается за счет совокупности псевдоподий, которые упираются в воду и затрудняют погружение фораминиферы.

Таким образом, увеличить архимедову силу можно, если:

1. Увеличить объем скелета.
2. Снизить вес скелета.
3. Увеличить объем мягкого тела.
4. Снизить удельный вес планктонных фораминифер за счет уменьшения плотности мягкого тела.
5. Увеличить площадь сцепления с водой (поверхность трения).

#### **Парение в толще воды.**

Водная толща тропических и субтропических морей довольно четко разделяется по вертикали: по температуре водной массы. Верхние 200 м, прогреваемые солнцем – более теплая и менее плотная вода, подстилаемая не просвечиваемой солнцем водой, более тяжелой и более плотной. На рубеже этих водных масс существует узкий интервал воды – несколько метров (около 15 – 20 м) – где происходит переход от теплой к холодной воде, от более плотной к менее плотной. Эти водные массы различаются не только по температуре, но и по солености, по газовому наполнению, большому числу гидрохимических параметров. Таким образом, на рубеже водных масс образует *лизоклин*. Если рассматривать водные массы относительно температуры – *термоклин*, если относительно солености – *галоклин*.

Среди планктонных фораминифер существует группа, которая освоила для обитания 200 верхних метров водного столба. Внутри этих более теплых и менее плотных вод планктонные фораминиферы находят себе разных экологические ниши. Существует и группа планктонных фораминифер, обитающих ниже лизоклина. Еще одна небольшая группа планктонных фораминифер, обитающая на поверхности лизоклина или внутри. При этом сам лизоклин воспринимается как твердая поверхность внутри водного столба. Для того, чтобы достигнуть лизоклин, находиться внутри его поверхности и не провалиться в нижнюю глубокую холодную воду, фораминиферам пришлось формировать специальные адаптации.

Освоить жизнь на (глубинные экологические ниши со сниженной конкуренцией) можно за счет уменьшения архимедовой силы:

1. Увеличить вес скелета за счет большего размера раковины, толстой стенки и робустной (грубой) скульптуры.
2. Сохранить низкий удельный вес организма за счет низкой плотности мягкого тела: вакуоли с газом, жиром, пресной водой.
3. Сохранить площадь сцепления с водой (поверхность трения): «Паращют» из цитоплазмы.

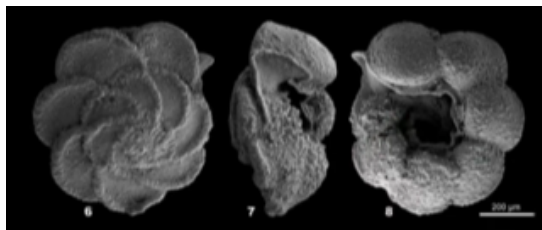


Рис. 4.5. Кили – уплощенные оборки планктонных фораминифер

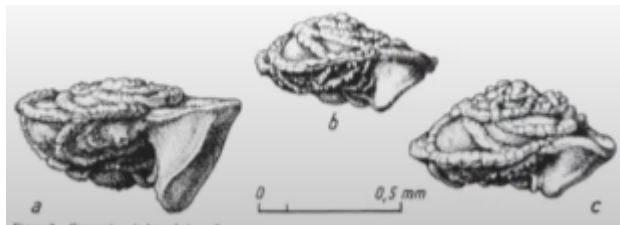


Рис. 4.6. Робустная структура планктонных фораминифер

#### 4.2. Жизненный цикл планктонных фораминифер

Характер захвата различных экологических ниш на разных глубинах водного столба неизбежно приводит к тому, что виды, захватившие ниши, взрослеют по мере достижения разных глубин. На разный по длительности срок жизни каждого вида у планктонных фораминифер уходит разное количество времени.

Самые *короткоживущие* планктонные фораминиферы обитают на глубинах от 50 м. 50 метров необходимы им для построения полного жизненного цикла. На схеме 4.7 показано стрелками: когда фораминиферам придет пора размножиться (удвоение хромосом митозом или мейозом, формирование гамет или зооспор), «дети» выходят из раковины и попадают в самые верхние слои воды. По мере взросления они погружаются на ту глубину, где и проживают взрослые представители. При глубинах, меньше определенных, какие-то виды не смогут реализовать весь свой жизненный путь.

Существуют и такие виды фораминифер, освоивших обитание на термоклизе. Жизненный цикл происходит аналогично.

Самый долгий жизненный путь и самое сложное развитие наблюдается у глубоководных планктонных фораминифер.





Рис.4.7. Различный характер жизненного цикла у примитивных и сложных морфотипов у мезозойских планктонных фораминифер

Примеры жизненных циклов ПФ и К- или R-стратегии показаны на рисунке 4.8: от коротких, свойственных видам, обитающим у поверхности и воспроизводящимся через короткие промежутки времени, до длинных – форм, которые воспроизводятся на глубине и вновь поднимаются на поверхность

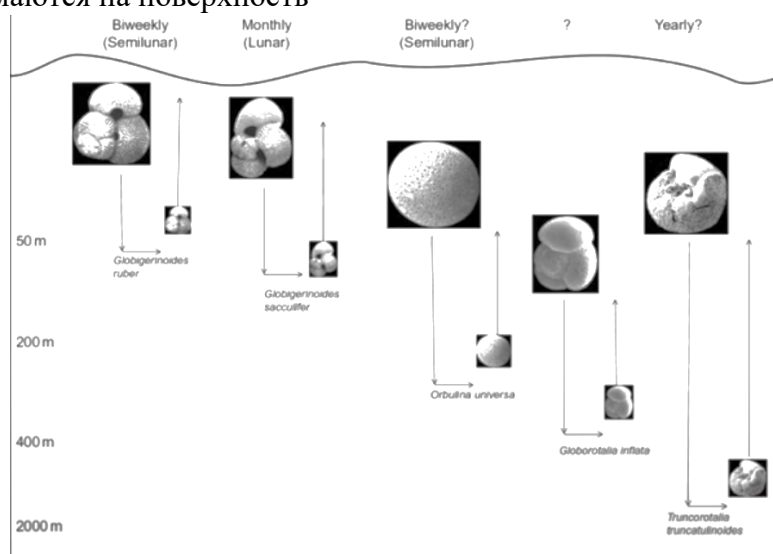


Рис. 4.8. Жизненные циклы некоторых планктонных фораминифер субтропических и тропических областей.

*R-стратегия* характеризуется долгой жизнью вида, но медленной эволюцией.

*K-стратегия* – быстрое чередование поколений, такие виды живут дольше.

#### 4.3. Распределение по глубине верхнемеловых планктонных фораминифер

Рисунок 4.9 не характеризует юрские и раннемеловые планктонные фораминиферы.

**Первый морфотип** (фораминиферы, обладающие округлыми раковинами) существует на глубинах от 50 м. Этот морфотип встречается как в верхней, так и в нижней части сублиторали, в батии и в абиссальных образцах.

**Второй морфотип** (планктонные фораминиферы, живущие на термоклине) существует только в тропических и субтропических морях (т.е. там, где может формироваться термоклин), на глубинах – нижняя часть шельфа и верхняя часть континентального склона (глубины порядка 150 – 200 м).

**Третий морфотип** – фораминиферы, которые погружались ниже лизоклина. Морфотип встречается в геологических разрезах, которые накапливались в средней/нижней части склона, но выше глубины карбонатной компенсации.

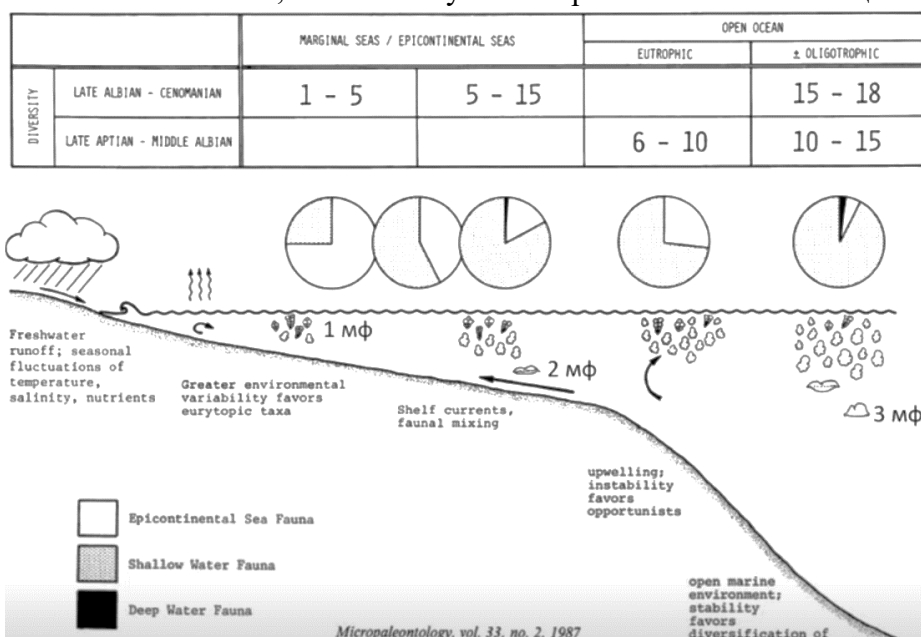


Рис. 4.9. Распределение по глубине верхнемеловых планктонных фораминифер

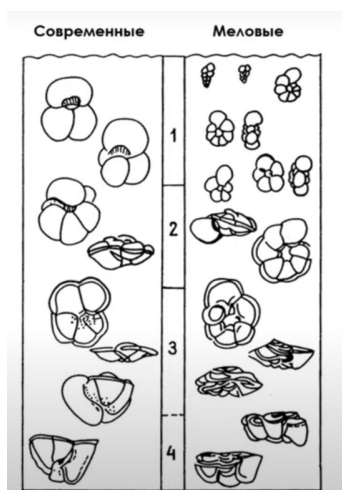


Рис. 4.10. Морфотипы планктонных фораминифер

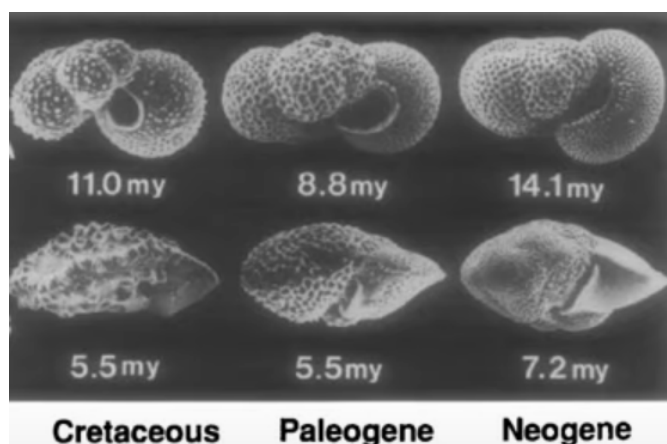


Рис. 4.11. Первый морфотип – верхняя тройка, второй морфотип – нижняя тройка фораминифер

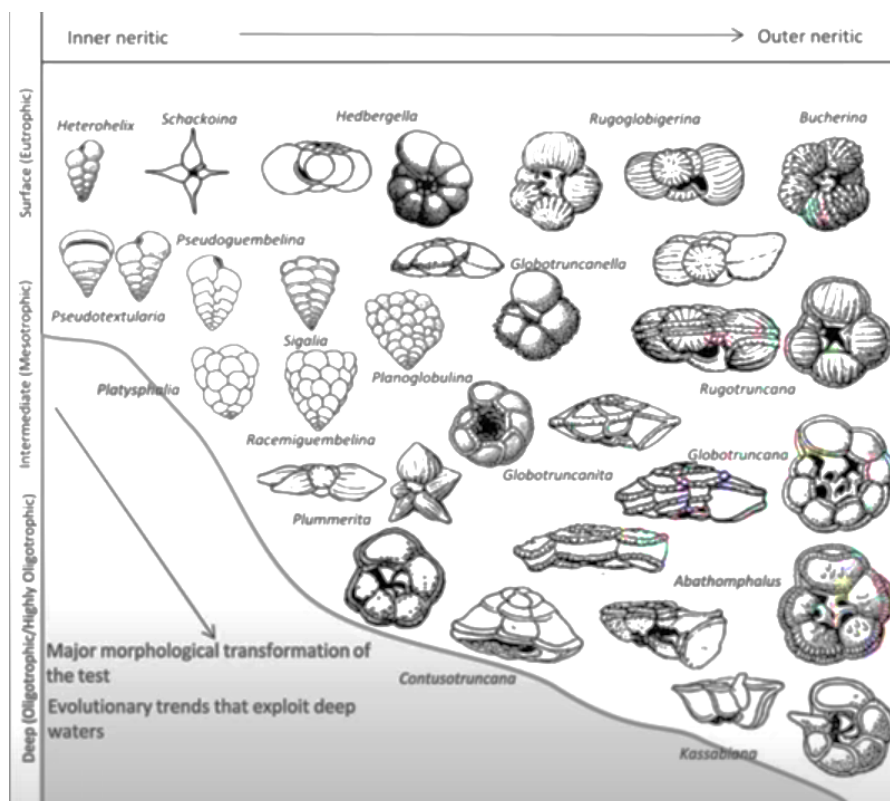


Рис. 4.12. Распределение по глубине верхнемеловых планктонных фораминифер

К первому морфотипу относятся фораминиферы со спирально-винтовым, спирально-плоскостным типом навивания (морфологией раковины).

Ко второму морфотипу относятся фораминиферы с уплощенными раковинами, имеющими кили. Причем килей может быть несколько на одной камере.

#### **Факторы, влияющие на распределение планктонных фораминифер.**

К факторам, влияющим на распределение планктонных фораминифер относят:

- Температура;
- Глубина;
- Соленость;
- Освещение;
- органическое вещество;
- содержание кислорода.

От температуры зависят:

- Разнообразие ПФ
- Биogeографические провинции
- Морфология раковины
- Скульптурные элементы

Четыре основные провинции фауны планктонных фораминифер:

- 1) тропическая,
- 2) субтропическая,
- 3) умеренная (или переходная) и

4) полярная.

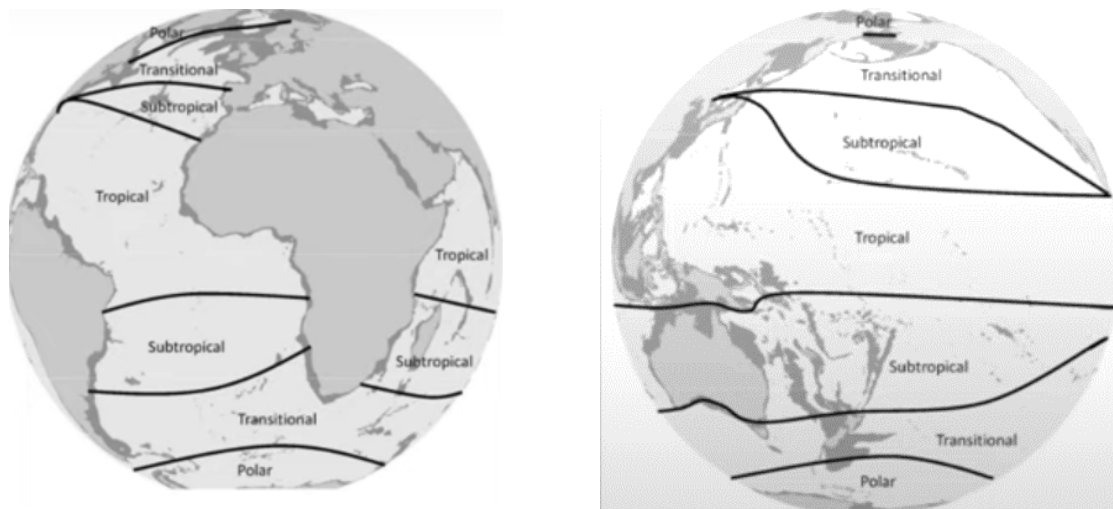


Рис. 4.13. Четыре основные провинции фауны планктонных фораминифер

**Температурные биогеографические провинции:**

- Холодноводная (арктические и антарктические формы).

Провинция характеризуется моновидовыми или маловидовыми комплексами, но с высоким обилием.

В современных морях (как в южном, так и в северном полушарии) широко распространен вид *Neogloboquadrina pachyderma* – это доминирующая провинция. До недавнего времени этот вид считался единым видом с двумя морфами: правозавитыми и левозавитыми. Оказалось, что право- и левозавитые морфы – это два разных вида.

Наличие форм лево- и правозавитых встречается не только в холодноводных провинциях, но и в промежуточных провинциях.

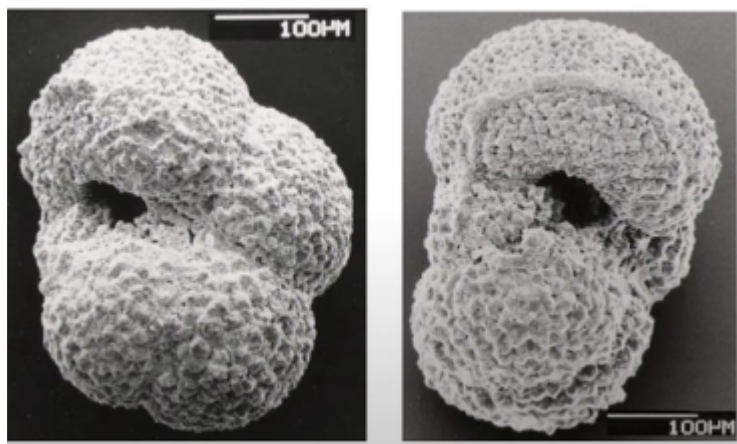


Рис. 4.14. Вид *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg); sinistral umbilical (left) & lateral (right) views

На рисунке 4.15 в интервале 20 градусов северного – 20 градусов южного полюса находится экваториальная провинция. Далее находятся умеренные провинции северного и южного полушария и холодная провинции северного и южного полушарий.

Вид *Neogloboquadrina pachyderma* есть и в северном, и в южном полушарии. Но левозавитые преобладают в самых холодных водах, а по мере движения в более теплую воду, количество правозавитых форм увеличивается.

Если в образцах считать процентное соотношения право- и левозавитые формы, то можно говорить об увеличении или уменьшении температуры палеоводной массы.

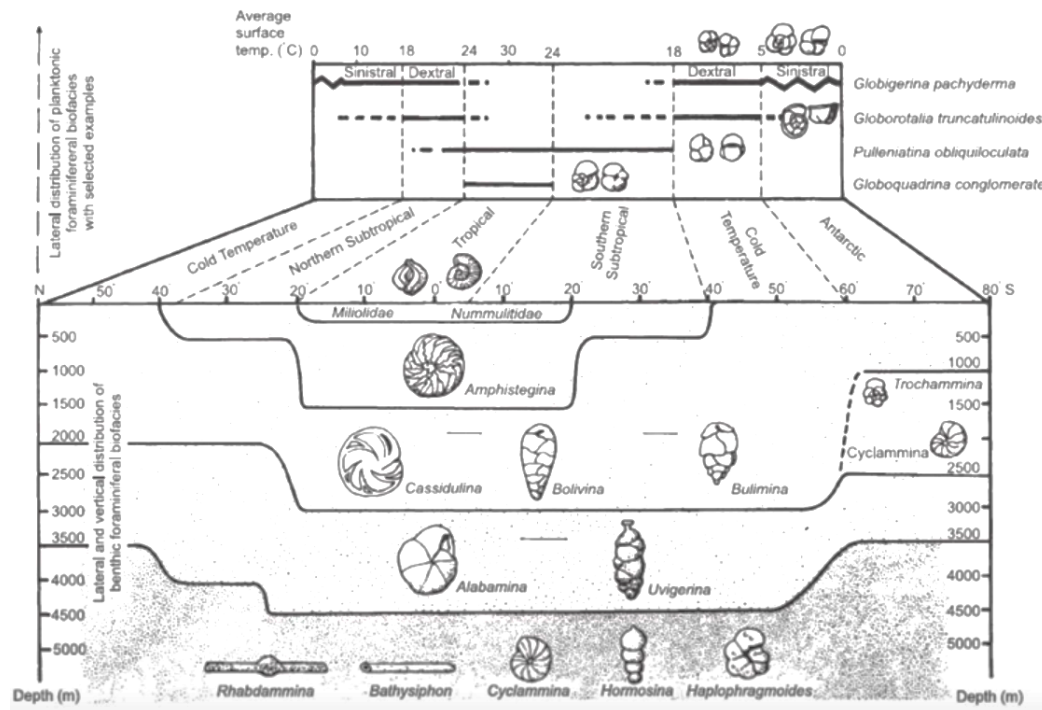


Рис. 4.15. Распределение планктонных фораминифер в провинциях северного и южного полушарий

- Формы умеренного пояса.

Для умеренного пояса разнообразие выше.

- Тепловодная (холодные субтропики).

В холодных субтропиках разнообразие выше, присутствуют представители третьего морфотипа.

- Тепловодная (теплые субтропики).

Высокое разнообразие, присутствуют представители термоклина (второго морфотипа).

- Тепловодная (тропики).

Для планктонных фораминифер, которые живут в более или менее теплой воде, ощущают на себе как более и менее плотную воду. В теплой воде фораминифере легче провалиться и труднее держаться во взвешенном состоянии. В холодной воде легче существовать на поверхности и труднее погрузиться на глубину.

У представителей одного и того же рода, которые обитают в теплых морях и в холодных морях есть разница: у обитателей теплых морей стенка тоньше в отличие от тех видов, которые обитают в холодных морях (у них стенка толще). Кроме того, у обитателей теплых морей длинные шипы, которые способствуют плавучести. Взамен



длинных шипов у представителей холодных вод на раковине формируются мелкие плотные бугорки, которые не способствуют плавучести, а утяжеляют раковину.

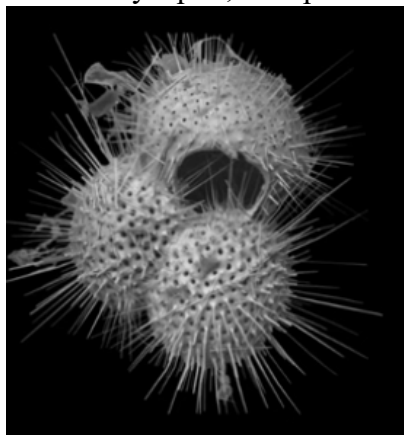


Рис. 4.16. Шипы у  
*Globigerina*

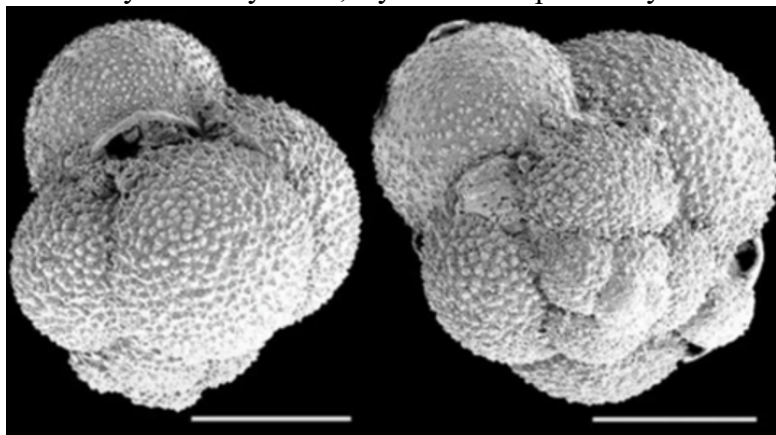
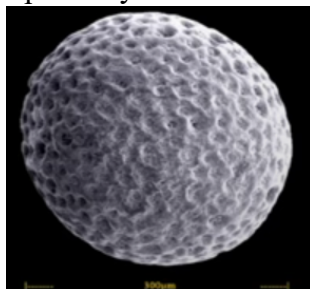


Рис. 4.17. Бугорки у *Globigerina*

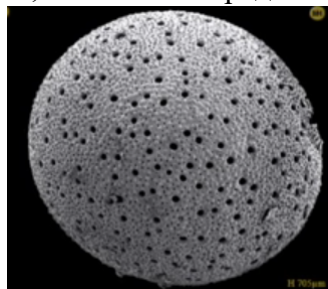
Высокая температура и глубина около 200 м являются фактором появления термоклинных фораминифер.

*Количество пор.*

Во взрослом состоянии вид *Orbulina* представляет собой «шарик», который имеет большое количество разнокалиберных пор. В зависимости от того, в теплой, в холодной водной массе или в промежуточной по температуре воде существуют фораминиферы – поры могут быть большие, мелкие или средние.



*Большие*



*Средние*



*Мелкие*

Рис. 4.18. Поры у *Orbulina universa*

*Количество устьев.*

У фораминифер, живших при высокой температуре, устьев много, они большие; присутствуют большие поры и иглы.

У тех фораминифер, которые жили при низкой температуре устьев мало, и они мелкие; поры меньше и отсутствуют шипы.

*Отношение планктонных к эвтрофии или низкой солености.*

Планктонные фораминиферы не любят снижение уровня кислорода.

Объем воды, захваченный сероводородным заражением, перестает быть обитаемым. Поднимание сероводородной границы воспринимается фораминиферами как уменьшение глубины.

В геологических разрезах, в которых присутствуют черно-сланцевые прослои, появлялись странные формы, у которых камеры разрастались (часто раздваивались). Иногда на кончиках этих отростков возникали другие мелкие шарообразные камеры.



Рис. 4.19. Шакоины

Такая странная морфология планктонных фораминифер связана с черными сланцами в разрезе. Существует гипотеза: изменение морфологии – реакция на низкое количество кислорода; избегание сероводородной обстановки: для того, чтобы держаться выше, фораминиферы экстренным путем увеличили свою плавучесть.

Впоследствии стало очевидно, что появление шакоин связано не со всеми черными сланцами. В окрестностях каких-то черных сланцев они были найдены, а где-то нет. Кроме того, шакоины часто находят на уровнях разреза, где нет признаков наличия высокоуглеродистых пород.

Дальнейшие исследования привели микропалеонтологов к тому факту, что шакоины – это не отдельный вид/род; они попали в неблагоприятную обстановку.

Существует другая гипотеза: оказалось, что в море, в котором обитали данные планктонные фораминиферы, резко увеличился приток пресных вод. Сток пресной воды привел к тому, что соленость и плотность воды уменьшились – соответственно, планктонные фораминиферы, привыкшие обитать в определенной плотности, оказались в ситуации, когда они стали терять плавучесть и им экстренно понадобилось ее увеличить.

При этом связь черных сланцев с периодическим распреснением также существует. Механизм формирования черных сланцев в том числе проходит в результате периодического распреснения.

#### **Глобальные аноксические события в раннем мелу.**

На рисунке 4.20 показаны глобальные бескислородные события, по которым делается событийная стратиграфия. В окрестностях этих событий существовали шакоины.

СИСТЕМА	ОТДЕЛ	ЯРУС	ПОДЯРУС	Аммониты		Нанопланктон		Планктонные фораминиферы		OAE
				Зональный стандарт средиземноморья (GTS 2012)	Барабошкин, 2005, 1997	GTS 2012	Щербина, 2012	GTS 2012	Горбанев, 1986	GTS 2012
МЕЛОВАЯ	НИЖНИЙ	НИЖНИЙ	НИЖНИЙ	Leymeniella tardifurcata		BC23		T. madecassiana		Paqueti Urteni (OAE 1a)
				Hypacanthopiles jacobii		BC22		M. richi Micro. reniaensis M. mungibularis	Hedbergella planispira	Kilian
				Acanthopiles nolani	?Nolaniceras nolani			Paratonicella eubepouensis	Ticinella roberti - Planomalina chenouaensis	Jacob (OAE 1b)
				Parahopiles melchioris	? Acan. aschibaensis P. multicoatus			Planomalina chenouaensis		
	АПТСКИЙ	ВЕРХНИЙ	ВЕРХНИЙ	Epicheloniceras martinoides	Aconiceras nisum	BC21		Hedbergella infacitacea	Hedbergella brocoidea	
								Globigerinoides algerianus	Clevhedbergella femoralensis - Globigerinoides algerianus	
								Globigerinoides femoralensis		
				Dufrenoyia furcata	?			Leupoldina cabrii (consistent)		
	НИЖНИЙ	НИЖНИЙ	НИЖНИЙ	Deshayesiella deshayesi	Deshayesiella deshayesi	BC20 BC19	NC6 NC8B	Leupoldina cabrii	Leupoldina protuberans	OAE 1a (Teil of Paqueti)

Рис. 4.20. Глобальные аноксические события в раннем мелу

### Отношение планктонных фораминифер к свету.

Некоторые планктонные фораминиферы имеют симбионтов: для некоторых видов симбионты обязательны, у некоторых видов симбионтов нет, у некоторых – могут быть или не быть.

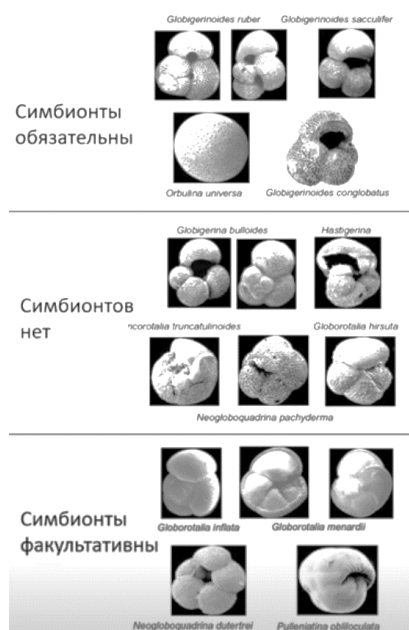


Рис. 4.21. Наличие симбионтов у некоторых видов планктонных фораминифер

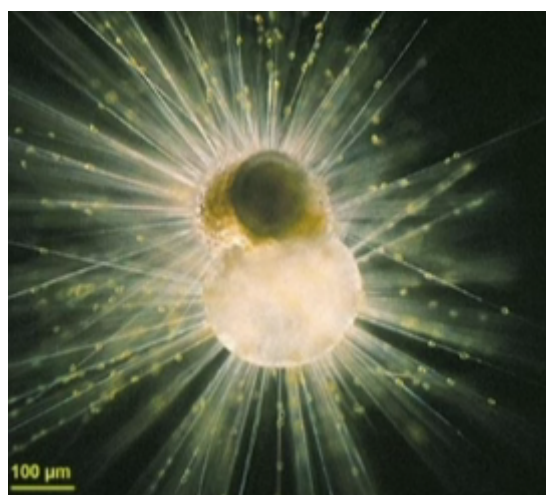


Рис. 4.22. Планктонные фораминиферы

- ПФ плохо переносят снижение солености (меняется плотность воды);
- ПФ плохо переносят снижение кислорода (дизоксидные обстановки);
- ПФ плохо переносят малые глубины (сложные жизненные циклы);
- ПФ предпочитают фотическую зону (высокая концентрации ОВ + симбионты);
- Предпочитают открытое море или океан.

Первые планктонные фораминиферы появляются в середины/конца триаса. Они проходили определенные стадии освоения разных ниш открытого океана и разной глубины в разное время.

В ранней, средней и поздней юре планктонные фораминиферы не выходили в открытый океан. В юрских океанических разрезах их остатков нет, а в шельфовых разрезах – есть – это были представители только первого морфотипа.

В раннем мелу планктонные фораминиферы (первого морфотипа) сдвинулись шельфа в открытый океан.

В конце раннего мела/начале позднего мела планктонные фораминиферы начали опускаться и осваивать глубину. Полное развитие экосистем наступило к середине позднего мела.

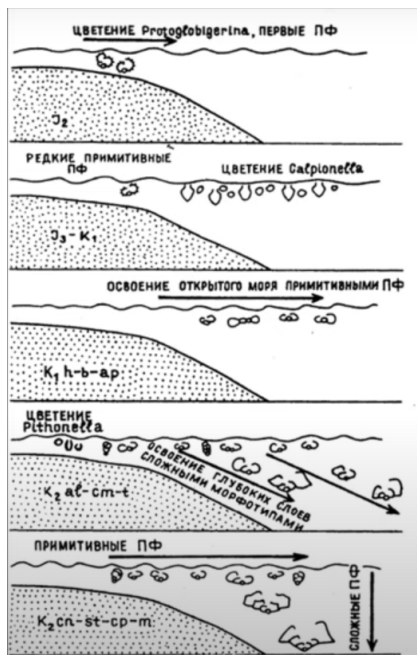


Рис. 4.23. Эволюция планктонных фораминифер на протяжении мезозоя

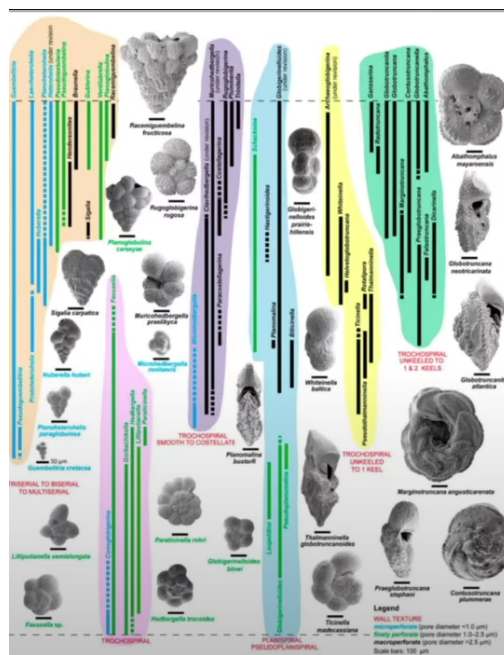


Рис. 4.24. Представители  
планктонных фораминифер во второй  
половине позднего мела

Ниже представлен один из опорных разрезов, на котором изучалась эволюция планктонных фораминифер.



Главными теориями (по каким причинам случилась катастрофа в геологической истории планктонных фораминифер) являются:

- Импактная;
- Вулканическая (возрастание вулканической активности на рубеже мел-палеоген).

В истории эволюции нашей планеты существует огромное количество рубежей, где произошли крупные перестройки биосферы. По этим перестройкам и проводятся границы ярусов/систем.

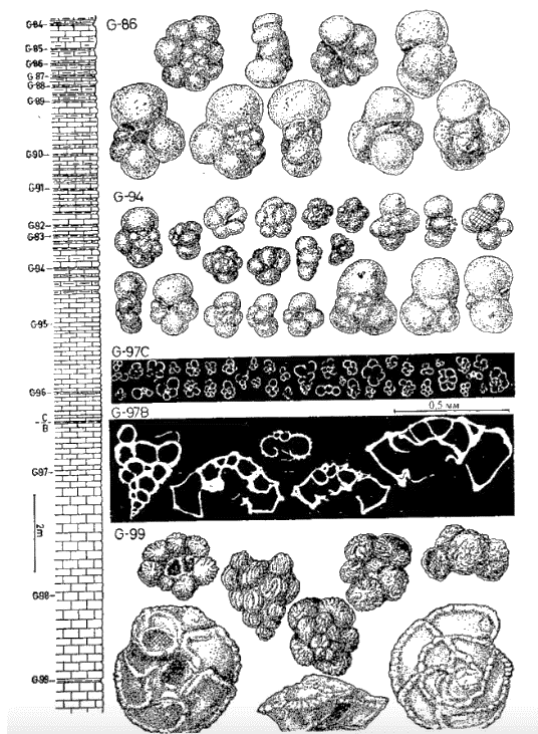


Рис. 4.25. Изменение состава и морфотипов планктонных фораминифер на рубеже мела и палеогена (Центральные Апеннины)

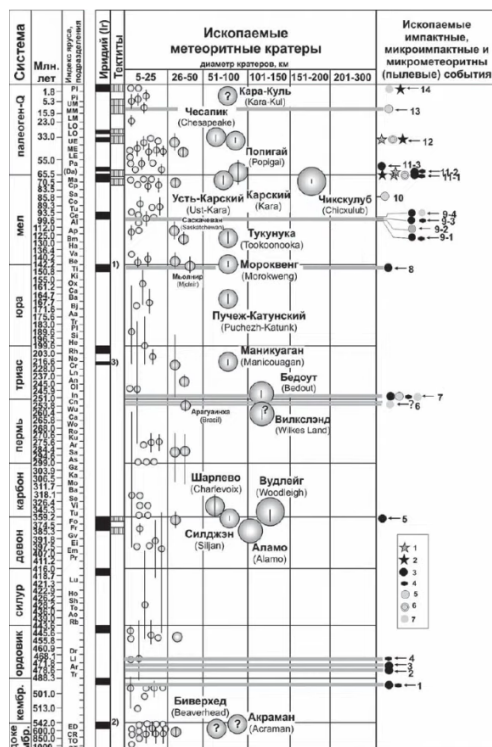


Рис. 4.26. Импакт-стратиграфическая шкала фанерозоя: последовательность импактных и микрометеоритных событий.

Условные обозначения к рисунку 4.26: 1 – Ni-шпинель, 2 – ударные микроалмазы, 3 –  $\alpha(Mt)$  Mms, 4 –  $\beta(Fe, Ni, Cr)$  MMs, 5 – микротектиты S-типа, 6 – тектиты S-типа, 7 – CMMs (высокоуглеродистые микросферы (эндофуллерены)).

### Импактная гипотеза.

Если существуют перестройки, которые не связаны с падением внепланетных тел, значит падение внепланетных тел не является обязательным для крупных перестроек.

Кроме того, если в качестве объяснения глобальной катастрофы рассматривать импактные события, то почему вымирают не все таксоны.

### Вулканическая гипотеза.



В 2005 году была опубликована статья, в которой коллектив авторов изучил глиняный прослой из альпийского разреза *Gams*.

Было изучено по 1 образцу из каждого сантиметра блока.

Из микроскопических прослоев выбиралось по 5-6 уровней. Детальность исследований составляла каждые 3 миллиметра. Были проведены геохимические, палеонтологические и изотопные исследования.

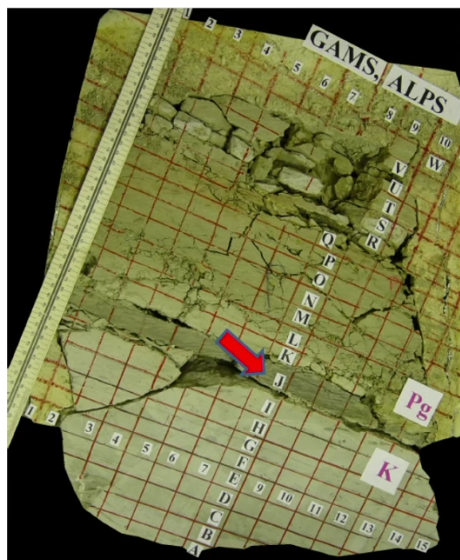


Рис. 4.27. Блок пород из альпийского разреза

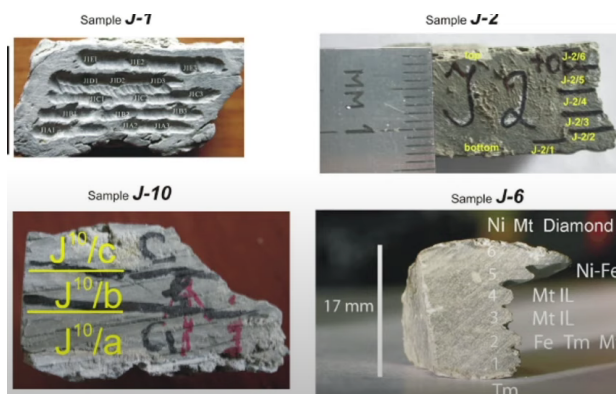


Рис. 4.28. Детальность исследований

В маастрихте было найдено много видов планктонных фораминифер. Вся совокупность видов была распределена на группы: первый морфотип, термоклинные, глубоководные фораминиферы.

Все три морфотипа жили до конца маастрихта. Некоторые представители первого морфотипа продолжали существовать и по мере накопления глин (которые связывают с катастрофой). К концу катастрофы остался один вид представителей.

Термоклинные планктонные фораминиферы дожили до начала катастрофы и вымерли к концу этого геологического интервала времени.

В разрезе Гамс (Восточные Альпы, Австрия) выявлены два этапа формирования переходного слоя на границе *K/Pg*.

Нижняя половина (этап длительностью 1500 лет) пограничного слоя сформирована под действием вулканического аэрозоля (присутствие в породах титаномагнетита, золота и меди, а также высокие концентрации *Ir*, *As*, *Pb*, *Cr* и др.).

На более поздней стадии характер седиментации связан с падением астероида (метеорита), и следы его материала различимы в виде шариков металлического *Ni*, аваруита и кристаллов алмаза.

Таким образом, причины массового вымирания живых организмов на рубеже 65 млн лет были вызваны вулканизмом, также как и появление самой аномалии *Ir*, тогда как падение космического тела произошло приблизительно через 500-800 лет спустя.

## Лекция 5. Метод морфогрупп в палеореконструкциях. Остракоды.

### 5.1. Остракоды

Микроскопические ракообразные с двустворчатой известковой ( $\text{CaCO}_3$ ) раковиной:

- Тип Arthropoda Членистоногие
- Класс Crustacea Ракообразные
- П/класс Ostracoda Ракушковые

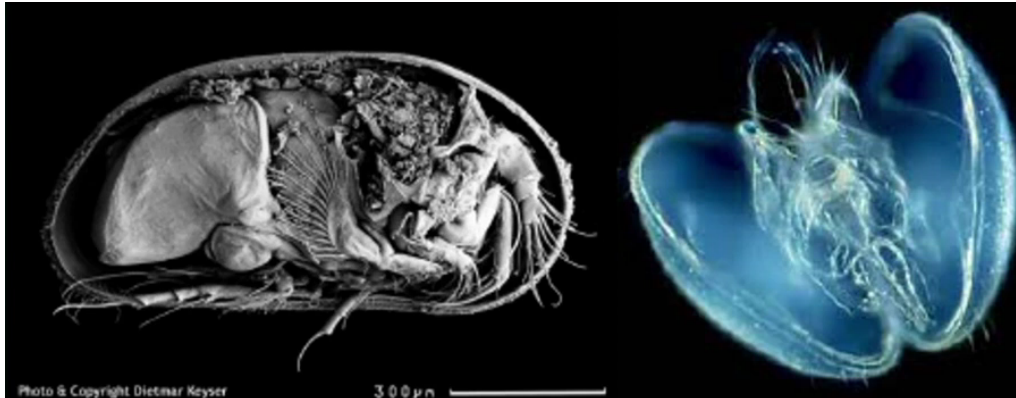


Рис. 5.1. Микроскопические рачки

Тело их устроено сложно, у этих животных 7 пар конечностей, у них развиты все внутренние системы. Скелет остракод состоит из наружных хитиновых покровов и двустворчатой раковины. Химический состав раковин – карбонат кальция. Это определяет их высокую приспособляемость к окружающей среде.

Сложность биологического строения определяет одновременно высокую приспособляемость и высокую требовательность остракод к окружающей среде. (Любая сложная система предоставляет больше возможностей для счастья, но легче разрушается при стрессе).

Каждая створка – дубликатура, состоит из наружного и внутреннего листков.

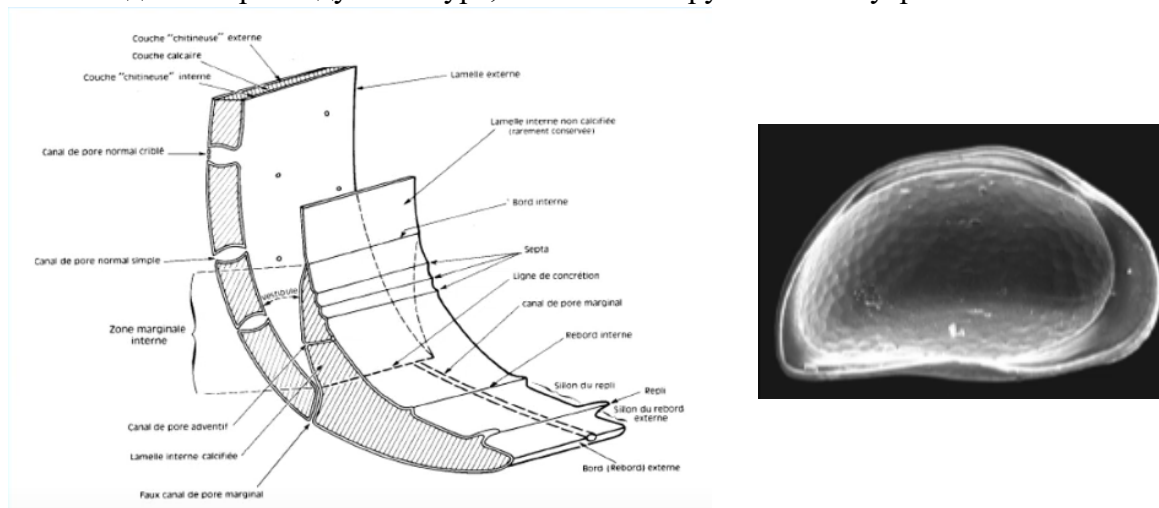


Рис. 5.2. Морфология раковины

Изнутри видны: замок, мускульные отпечатки, зона сращения.

В палеонтологических образцах, как правило, встречаются разрозненные створки. Поскольку створки брахиопод имеют маслянистый блеск, их сложно спутать со створками остракод, в отличие от створок моллюсков, которые очень легко спутать со створками остракод. Самое главное, во время роста двустворчатые моллюски не сбрасывают раковину. Каждая створка добавляет слой карбоната кальция. Поэтому слои нарастания на створках моллюска сохраняются в течение всей жизни. В это время остракоды растут через линьки: старая раковина сбрасывается и отрастает новая, поэтому у остракод нет никаких следов нарастания. Это самое яркое отличие створок остракод от створок моллюсков. Кроме того, створки остракод двуслойные (за счет того, что раковина строится не складкой кожи, как у моллюсков, а складкой тела; внутри этой толстой складки тела находятся элементы половой, кровеносной, пищеварительной систем). Складка тела остракод покрыта хитином как внутри, так и снаружи. Наружный хитиновый листок всей своей площадью выделяют карбонат кальция. Нижняя карбонатная часть внутреннего листа срастается с карбонатной частью наружной створки. На внутренней части створки видна зона сращения.

У двустворчатого моллюска есть мускул-замыкатель и у остракод есть мускул-замыкатель, который при напряжении заставляет створки раковин сомкнуться. Но у двустворок может быть единственный мускул – отпечаток этого мускула выглядит как единое округлое пятно. У некоторых моллюсков два мускула-замыкателя – отпечаток выглядит как два округлых пятна по краям. У остракод один мускул-замыкатель и его отпечатки расположены почти в центре, ближе к переднему концу. Отпечатки мускула-замыкателя остракод выглядят как несколько мелких отпечатков.

Таким образом, основные отличия раковин остракод от раковин двустворок:

1. Нет слоев нарастания.
2. Двуслойные створки.
3. Отпечаток мускула-замыкателя в центре.

Остракоды появились в кембрии. Их кембрийская история – история сосуществования с другими членистоногими. Многие из этих членистоногих тоже обладали раковинной. К концу кембрия многочисленные членистоногие не смогли адаптироваться к высокому уровню кислорода и вымерли. Остракоды же оказались успешнее.

### **Образ жизни остракод.**

подавляющее большинство видов остракод ведут придонный образ жизни. Некоторые из остракод освоили и планктонные экологические ниши. Причем, выходить в планктон остракоды начали в ордовике.

#### **1. Планктон**

- Планктонные остракоды облегчили свою раковину.
- Раковина с ростром и инцизурой, тонкая, легкая, прозрачная, сравнительно крупная (первые см).
- Живут на любых глубинах; предпочитают фотическую зону.

Планктонные остракоды – крупные. Их размер достигает 3 см.



Рис. 5.3. *Conchoecissa ametra*

## 2. Бентос.

Ползают по дну и водорослям, плавают вблизи дна, зарываются в грунт. Живут во всех биономических зонах, включая абиссаль и денсаль. В большей части это эпифауна. Некоторые из них переплывают из них на короткие дистанции. Существуют и инфауные остракоды, которые освоили крупнозернистый осадок. Раковины у инфауных остракод тоньше, чем у эпифауных.

Внутри илистых грунтов остракодам двигаться существенно труднее.

Как правило, остатки бентосных остракод переполняют осадочные породы.



Рис. 5.4. Бентос

### Размеры остракод.

Остракоды палеозойские и мезозойские – две разные фауны.

В конце палеозоя сформировалась Пангея и исчезли эпиконтинентальные моря. Такая палеогеографическая перестройка привела к тому, что вымерли палеозойские остракоды. Начиная с конца триаса – в ранней юре, когда начал открываться океан Тетис, начались масштабные трансгрессии на континенты – появились новые остракоды.



В палеозое мелкими остракодами считались представители до 1 мм, а крупными – до 80 мм.

Взрослые особи мезокайнозойских остракод имели размер 0,25 мм. Самые крупные остракоды могли достигать 1,5 мм.

На схеме 5.6. показаны представители мезокайнозойских остракод. Самые крупные из них – планктонные.



Рис. 5.5. Размеры остракод PZ: 0,4 - 80 мм

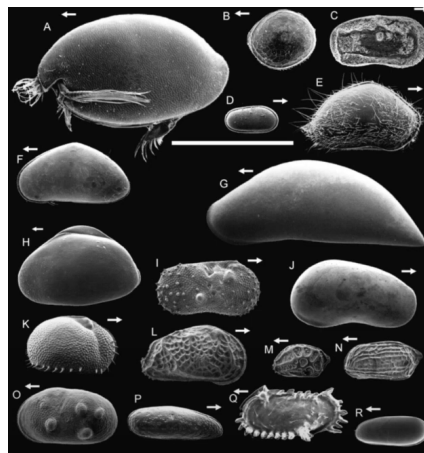


Рис. 5.6. Размер остракод MZ-KZ: 0,25-1,5 мм (2-3 см)

Метод соотношения размерных кластеров остракод.

Крупный размерный кластер ценотически связан с биотопом макрофитов (в юре раковины длиной 0,48-1,2 мм).

Мелкий размерный кластер состоит в основном из детритофагов (в юре раковины 0,25-0,35 мм), присутствует на всех глубинах, но в сообществах нижней сублиторали его доля резко возрастает.

Между этими кластерами нет размерного перехода.

Вариации соотношения размерных кластеров остракод отвечают относительному увеличению / уменьшению глубины, как на верхней, так и в нижней сублиторали.

## 5.2. Преимущества остракод перед фораминиферами

- 1) встречаются в любом водоеме от пресных вод и влажных наземных обстановок до рапы Мертвого моря и биотопов черных курильщиков;
- 2) обладают высочайшей чувствительностью к изменениям среды, что сразу отражается на таксономической, количественной и возрастной структуре их сообществ;

Микроскопические размеры и высокое обилие в породах позволяют применять статистику.

Остракоды могут образовывать крупные скопления.

В условиях пониженной солености и отсутствия конкурентов, образуют остракодовые известняки.

- 3) их онтогенез лишен планктонной стадии, поэтому расселение в морях не зависит от течений и строго контролируется экологическими условиями.





Рис. 5.7. Современный вид *Vargula hilgendorffii*

Остракоды реагируют на смену обстановок раньше фораминифер:

- а) можно установить наличие/отсутствие скрытых перерывов,
- б) можно повысить детальность стратиграфии.

Сравнение расчленения оксфорд-кимериджских отложений разреза Михаленино (Костромская обл.) по фораминиферам и остракодам

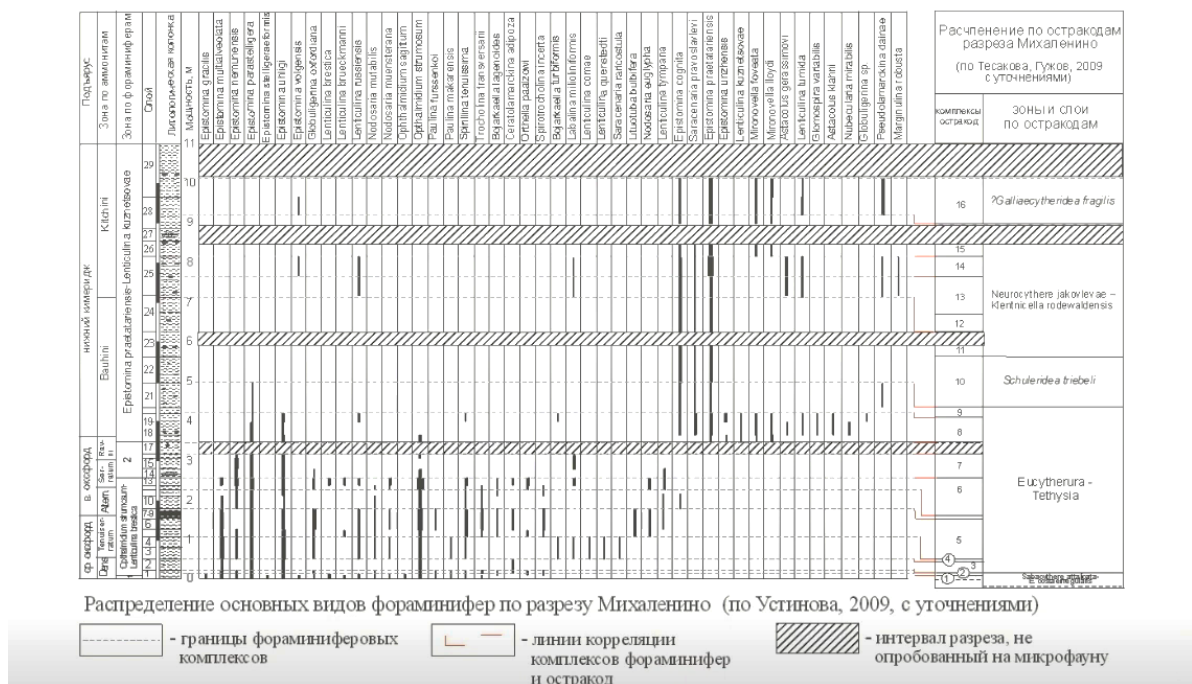


Рис. 5.8. Сравнение расчленения оксфорд кимериджских отложений разреза Михаленино (Костромская обл.) по фораминиферам и остракодам

### 5.3. Особенности физиологии остракод

Особенности физиологии остракод позволяют весьма детально реконструировать относительную и абсолютную палеоглубину и палеосвещенность.

Органы зрения остракод и палеобатиметрические реконструкции.

Остракоды имеют органы зрения, но подземные и глубоководные остракоды – слепнут.

У бентосных остракод один глаз, который состоит из двух зрительных клеток. Если такая остракода обитает на мелководье, то она не нуждается в каких-либо приспособлениях для усиления освещения.

Остракоды мелкого размерного кластера, живущих на нижней сублиторали (сниженная освещенность), имеют на каждой створке над глазом небольшую линзу – глазной бугорок. В зависимости от размера глазного бугорка можно судить о глубине проживания.

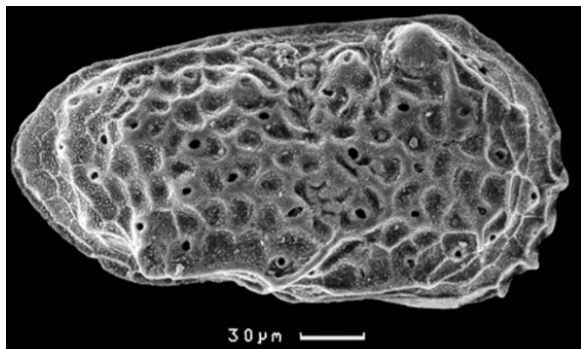


Рис. 5.9. Глазной бугорок остракоды



Рис. 5.10. Бентосная остракода

Для планктонные остракод, обитающих в трехмерном пространстве, ведущих активный образ жизни, зрение играет более важную роль. Планктонные остракоды имеют примитивный срединный глаз и еще пару глаз.

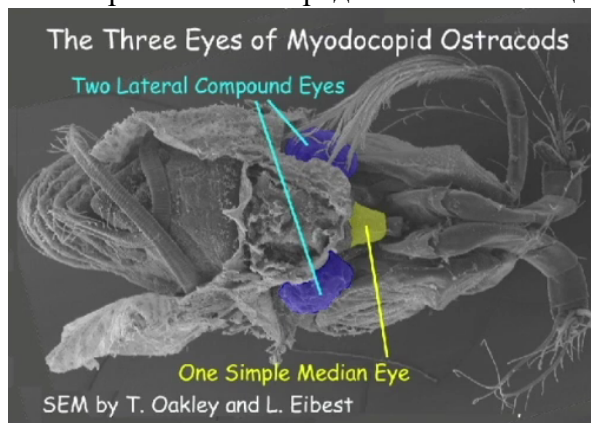


Рис. 5.11. Органы зрения планктонных остракод

Расчет *абсолютной* палеоглубины основан на измерении кривизны глазных бугорков (ГБ) остракод, которая на шельфе прямо пропорциональна росту глубины и снижению освещенности дна. На континентальном склоне ГБ постепенно уменьшаются, и полностью исчезают ниже отметки 600 м.

В комплексах шельфовых остракод с увеличением глубины возрастает и процентная доля таксонов с ГБ, что позволяет реконструировать *относительную* глубину и колебания уровня моря.

### Зависимость от солености.

Среди ракушковых раков, приспособившихся к жизни при разной солености, существует уникальный вид *Cyprideis torosa*. Диапазон изменений солености, который выдерживает этот вид, колеблется от 5‰ до 200‰. Этот вид предпочитает обстановки, не заселенные другими остракодами.

На рисунке 5.12 показана зависимость скульптуры *Cyprideis torosa* от солености.

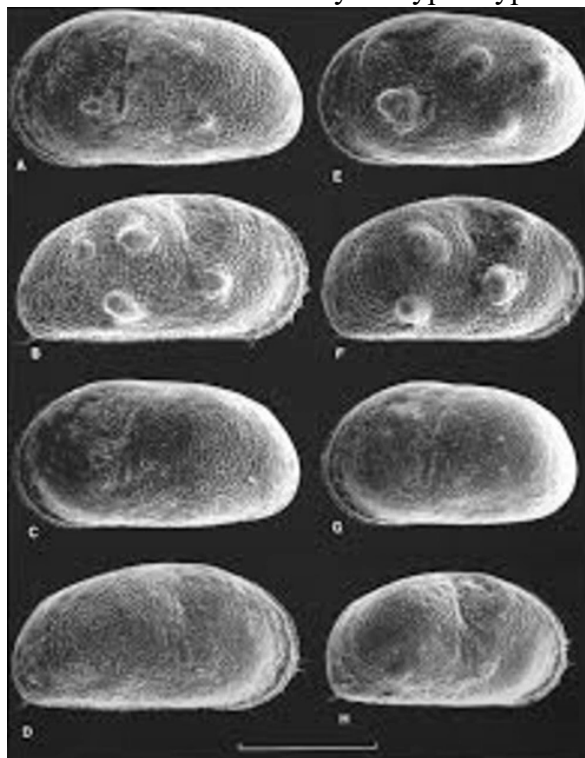


Рис. 5.12. Скульптуры *Cyprideis torosa*

Бугры появляются при солености ниже 5 ‰. Чем мельче бугорки и чем их меньше, тем соленость была выше. Появление бугров на раковине связано с тем, что во время линьки предыдущая раковина была сброшена, в течение нескольких часов остракода выделяет новый хитин, который извествляется. Это приводит к тому, что остракода испытывает судороги. Когда мускульные бугры испытывают судороги, хитиновая поверхность обрастает в виде бугра и карбонат кальция застывает. Со временем мускулы расслабляются, а слой карбоната кальция остается.

Если раковина *Cyprideis torosa* гладкая и не покрыта буграми – это означает, что вид существовал при солености выше 5‰.

### Морфофункциональный анализ раковин остракод.

В некоторой мере об относительной глубине бассейна и близости берега можно судить по характеру грунтов и связанной с ним морфологии раковин остракод.

Морфология скульптуры остракод тесно связана с характером дна, на котором проживал тот или иной вид.

Для остракод, живших в прибрежных обстановках с высокой гидродинамикой воды (остракоды, жившие на песчаных или илистых песчаных грунтах) характерна

грубая робустная структура, которая позволяет выдерживать удары волн и пробираться по жесткому грунту без риска обломать тонкие детали скульптуры (длинные и тонкие иглы).

Тонкая скульптура не помогает, а мешает продвижению по грунтам. Такая скульптура характерна для тех видов, которые живут на мягких вязких грунтах. Длинные шипы служат препятствием погружения в вязкий грунт. Обильные короткие шипы служат местом, где скапливаются мелкие частицы глины. Таким образом остракода себя камуфлирует и ее невозможно разглядеть.

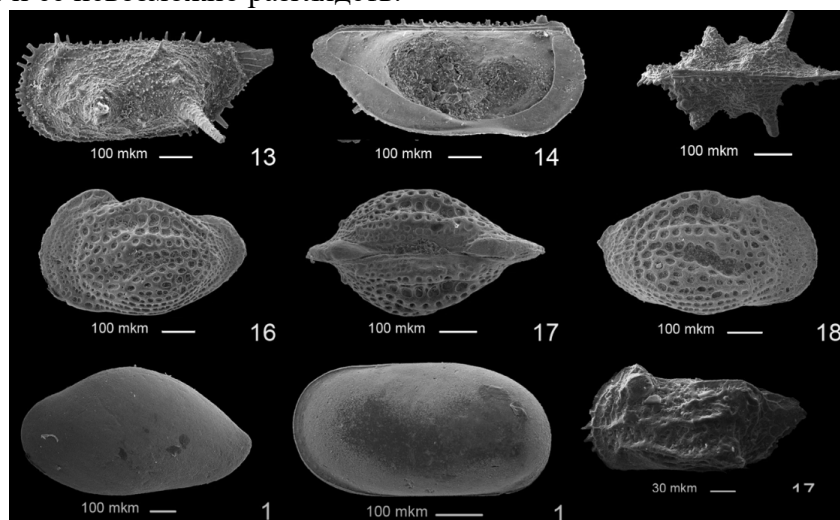


Рис. 5.13. Скульптура остракод

Если у остракод нет никакой скульптуры, они называются *эврибионты* – виды, которые проживали в принципиально разных обстановках. Они обладают гладкой раковиной.

#### *Выводы.*

Следовательно, по соотношению гладкие/скульптурированные остракоды можно судить о более, или менее благоприятных условиях (в благоприятных специалистов всегда больше).

Для мелких эпиконтинентальных морей, таких как Московские карбоновое или юрское, это будет означать *большую или меньшую глубину и удаленность от берега*.

При этом, нужно учитывать толщину створок остракод – чем выше динамика воды, тем створка толще (ближе к берегу толще, дальше от берега – тоньше, вне зависимости от наличия скульптуры).

Но толщина створок зависит и от солености. Самые тонкостенные остракоды происходят из пресноводных и солоноватоводных бассейнов.

Поскольку с освещенностью дна напрямую связаны биотоп макрофитов (высокий % крупноразмерных остракод) и размер ГБ остракод, о ней можно судить, опираясь на вышеперечисленные методы реконструкции палеоглубин.

А также по сверлениям водорослей на раковинах остракод. Предпочтительная глубина обитания таких водорослей до 50 м.

#### **Методы остракодового анализа.**

- Расчет абсолютных глубин по степени выпуклости и размеру глазных бугорков.
- Анализ процентного соотношения остракод с глазными бугорками
- Морфофункциональный анализ раковин остракод.
- Анализ соотношения кривых разнообразия и численности.
- Анализ соотношения размерных кластеров остракод.
- Анализ распространения по разрезу видов-космополитов.
- Анализ распространения по разрезу видов-индексов различных палеоэкологических обстановок и соотношения их доминирования.

*Палеотемпература.*

*Палеоглубина.*



## Лекция 6. Возрастная структура популяции и ее использование в палеоэкологии.

### 6.1. Онтогенез

*Онтогенез* – полный срок жизни любого организма (от момента зачатия до его смерти).

Онтогенез фораминифер: раковина каждой особи несет в себе все онтогенетические стадии.

У нуммулита видно каждую следующую стадию взросления, которая фиксировалась каждой следующей отдельной камерой. Совокупность всех этих стадий характеризует уровень взросления особи.

Если в палеонтологических образцах будут встречаться представители одного и того же таксона, но разного возраста – это можно будет определить по количеству камер, которые успели быть построены фораминиферой к моменту ее смерти. Степень полноценности или недостаточно развитой раковины будет признаком стадии взросления, на которой погибла особь.



Рис. 6.1. Камеры нуммулита

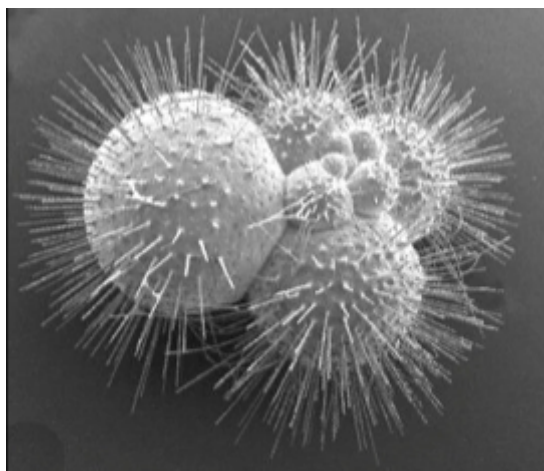


Рис. 6.2. Раковина планктонной фораминиферы

Взрослые и ювенильные особи; различаются общим числом камер: либо меньше оборотов, либо камер меньше в последнем обороте.

### 6.2. Практическое значение кривой смертности (КС) при изучении ископаемых

Первым ученым, который стал использовать знание о возрастной структуре популяций был Валентин Эрнестович Ливенталь, работавший в Баку и изучавший неогеновые и четвертичные нефтеносные отложения. В этих отложениях ему встречались раковины фораминифер и раковины остракод. Метод, который он назвал «кривой смертности», использовался им при изучении ископаемых для разных целей. В образце отбираются фораминиферы определенного вида и считается количество раковин. Этот параметр наносится на график.

*Выводы:*

1. Автохтонность комплекса может быть доказана непрерывной КС, в которой отражены все онтогенетические стадии организмов.

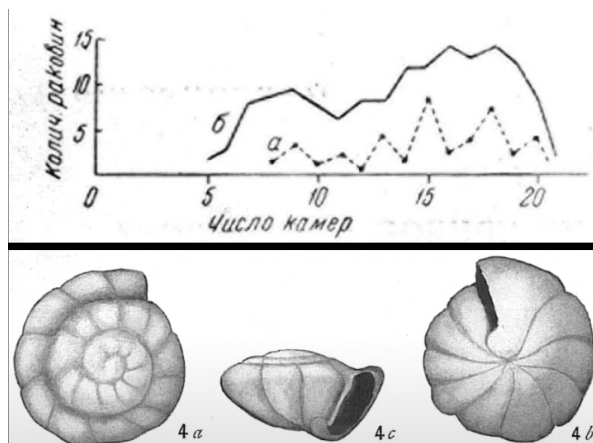


Рис. 6.3. КС для вида *Gyroidina soldanii* d'Orb. При малом образца (а) и после повторных отмывок (б). Прутские слои косовской свиты ( $N_1^2$ ).

2. При *аллохтонном* захоронении КС имеет вид прерывистой, или многовершинной линии, т.к. при переносе возникает размерная сортировка материала и разрушение хрупких скелетов ювенилов.

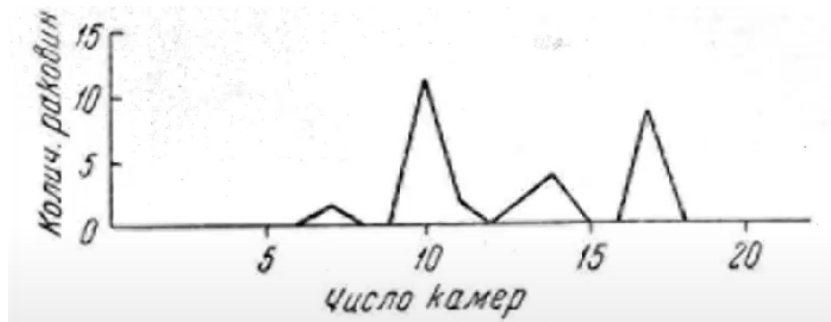


Рис. 6.4. КС для *Gyroidina soldanii* d'Orb. После 4-кратной промывки прерывистость устранить не удалось, что говорит о переотложении. Коломыйские слои косовской свиты ( $N_1^2$ ).

3. При благоприятных условиях обитания в экологическом оптимуме (экотопе): большинство особей достигает старости, при этом КС непрерывная и возрастающая.
4. Ухудшение условий обитания приводит повышению смертности молоди. Условия экотона – смещение оптимума (смещение границ экотопа).

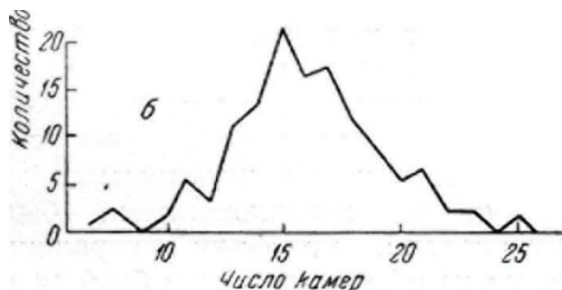


Рис. 6.5. КС для *Rotalia beccarii* L. (конкский горизонт).

5. Очень плохие условия жизни приводят к пику смертности у молодежи.

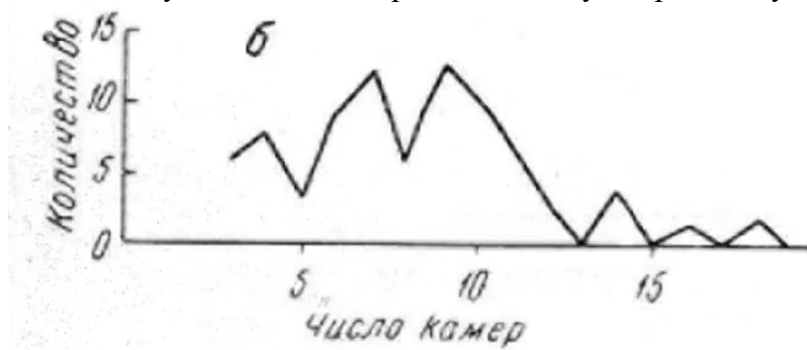


Рис. 6.6. КС для *Bulimina pineiformis* (Soldani) (конкский горизонт). Высокий % смертности молодежи.

6. Построение ряда КС по разрезу позволяет точно фиксировать начало или конец события, при котором улучшались/ухудшались условия обитания того или другого вида.

Это решает вопрос о причине возникновения и характере изменений палеообстановок.

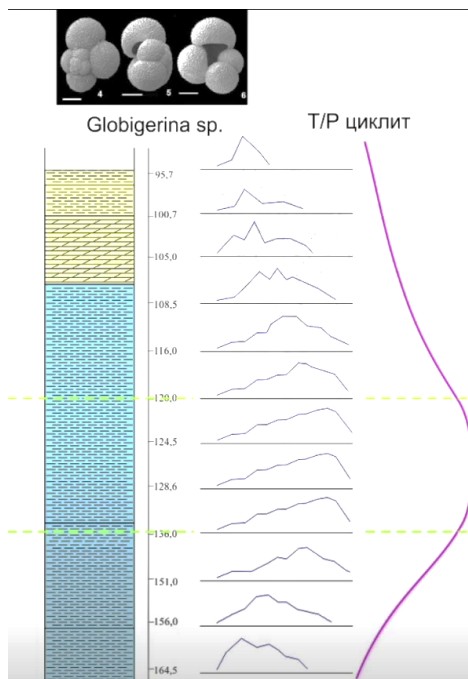


Рис. 6.7. Геологический разрез, придуманный Тесаковой Е.М.

На рисунке 6.7. показан трансгрессивно-регрессивный цикл. В каждом образце присутствовали остатки организма *Globigerina sp.*

По разрезу построены кривые смертности для одного и того же таксона. Снизу вверх на всех графиках смещение кривой происходит в сторону взрослеющих представителей. С точки зрения планктонных фораминифер можно сделать вывод об углублении бассейна.

В средней части разреза, где изучаемые фораминиферы представлены в основном взрослыми особями можно сделать вывод: средняя часть разреза формировалась под

действием оптимальных для планктона условий (наиболее глубокая часть формирования разреза).

В определенный момент вершина кривых станет сдвигаться в сторону взрослеющих особей – этот факт характеризует уменьшение глубины.

7. КС может получиться многовершинной или прерывистой, если материал статистически недостоверный при маленькой навеске образца.



Рис. 6.8. КС для *Bulimina pineiformis* (Soldani) (конкский горизонт) по образцу маленького объема.

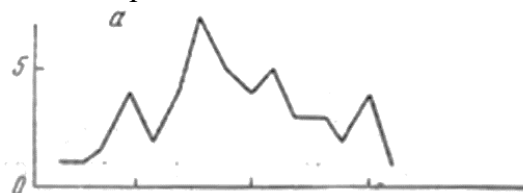


Рис. 6.9. КС для *Rotalia beccarii* (конкский горизонт) по образцу маленького объема.

**Возможное искажение результатов метода морфогрупп**, или повышение детальности метода морфогрупп, если учитывать КС.

В качестве примера рассмотрим к планктонным фораминиферам. Первый морфотип обитает на глубинах до 200 м, второй морфотип появляется на термоклине (150 – 200 м). Второй морфотип также может затаскиваться в нижнюю часть шельфа. Третий морфотип обитает на глубинах ниже термоклина.

Первый морфотип встречается в любых образцах разреза, который накапливался на шельфе, на склоне, в батиали и в абиссали. Второй морфотип обнаруживается в образцах разреза, который формировался в нижней части шельфа, батиали и абиссали. Третий морфотип появляется в разрезах в средней/нижней части склона и в абиссали.

Морскими течениями ювенильные особи заносятся волнами на мелководье (на верхнюю сублитораль – менее 50 м). Представители этого морфотипа формируются только на верхней сублиторали. В пределах верхней сублиторали мог повышаться и понижаться, что говорит о разном возрасте ювенилей.

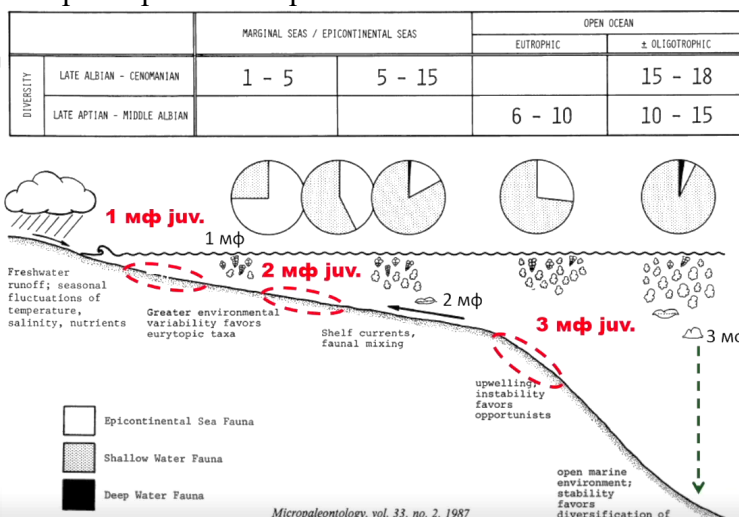


Рис. 6.10. Повышение детальности метода морфогрупп

Представители в виде ювенилей более глубоководного морфотипа позволяют реконструировать глубину на шельфе/склоне детальнее.

#### **Анализ возрастных стадий остракод.**

Остракоды в течение своей жизни линяют несколько раз. Одна и та же особь формировала 7-9 раковин (14-18 створок).

В силу того, что невозможно определить принадлежат ли створки на разной стадии взросления одной остракоде или разным, то палеонтологами было принято решение определять в структурах остракод каждую створку, как принадлежащую разным особям.

На рисунке 6.11 показаны представители одного вида, верхние створки – правые, нижние створки – левые. Не все мелкие створки могут встречаться в ископаемом состоянии.

Изучение ювенильных раковин остракод может сильно повысить разрешение при палеоэкологических реконструкциях и в биостратиграфии.

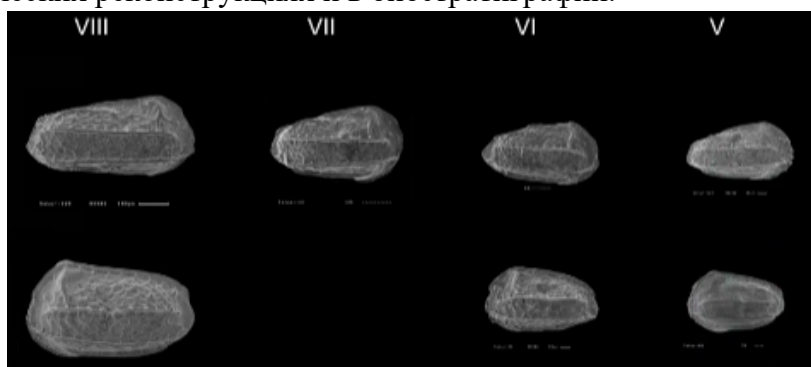


Рис. 6.11. *Palaeocytheridea carinilia* (Sylvester-Bradley)

#### **Нижнекелловейские остракоды Курской области.**

На рисунке 6.12 показаны все виды остракод, которые были встречены Тесаковой Е.А. при работе в Курской области.

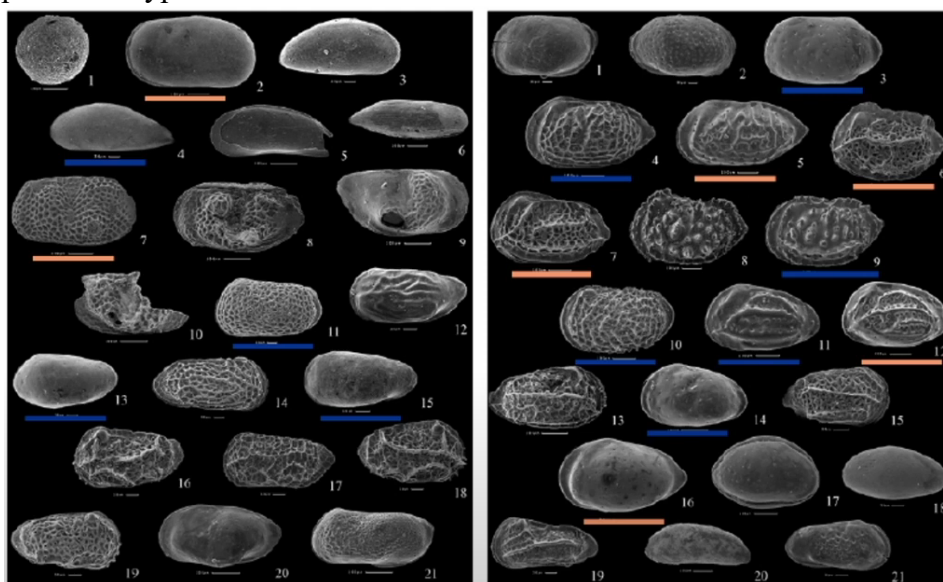


Рис. 6.12. Нижнекелловейские остракоды Курской области



Вся совокупность остракод проживала на верхней сублиторали (до 50 м). В этих условиях остракоды формировали две принципиально разные биофации. Одна из биофаций (более глубоководная) была составлена из представителей, подчеркнутых синей линией. Оранжевыми полосками показаны представители более мелкой биофации.

В менее глубоководной фации обилие высокое, а разнообразие не очень высокое. В более глубоководной фации и обилие, и разнообразие высокое.

Таблица 6.1. Биофации остракод в Курской области.

Группа остракод, наиболее характерных для биофации А, маркирует относительно большие глубины, скорее всего несколько десятков метров (30-50 м):	Биофация Б существенно более мелководна и свидетельствует о глубинах в первые метры или десятки метров (5-20 м):
<i>Lophocythere scabra</i> Triebel, 1951 <i>Fuhrbergiella archangelskyi</i> (Mand. in Lüb., 1955) <i>Fastigatocythere interrupta directa</i> Wie., 1969 <i>Parariscus octoporalis</i> Blaszyk, 1967. <i>Pleurocythere kurskensis</i> Tes. in Tes. et al., 2009 <i>Glabellacythere nuda</i> Wienholz, 1969 <i>Procytherura tenuicostata</i> Whatley, 1970 <i>Eucytherurfa Sokolovi</i> (Lübimova, 1955) <i>Paracypris</i> sp., <i>Nodophthalmocythere</i> sp. <i>Gen. sp. 4</i> <i>Gen. sp. 7</i> <i>Gen. sp. 15</i> <i>Gen. sp. 16</i>	<i>Cytherella fullonica</i> Jones et Sherborn, 1888 <i>Aequacytheridea legitima</i> (Lübimova, 1955) <i>Fastigatocythere interrupta interrupta</i> Trie., 1951 <i>F. interrupta</i> ssp. A Lutze, 1960 <i>F. interrupta</i> ssp. nov. <i>Neurocythere cruciata franconica</i> (Triebel, 1951) <i>N. flexicosta flexicosta</i> (Triebel, 1951) <i>Bythoceratina</i> cf. <i>scrobiculata</i> (Tr. et Bart. , 1938) <i>Sabacythere</i> ex gr. <i>rubra</i> (Mand. in Lüb., 1955)

Самые распространенные таксоны с ярко выраженной структурой в двух остановках показаны на рисунках 6.13 и 6.14.



Рис. 6.13. Вид *F. interrupta directa* выбран как основной индикатор «глубоководной» биофации.



Рис. 6.14. Вид *N. cruciata franconica* выбран как основной индикатор мелководной биофации.

В разрезах обеих скважин эти две ассоциации сменяют друг друга резко, без какого-либо перехода, что говорит о скрытых перерывах.

В ходе анализа образцов были обнаружены образцы, где присутствуют оба индекса. Граница между двумя любыми соседними биотопами является плавной и фаунистически выражена в совместной встречаемости характерных представителей этих биотопов. Но в переходной зоне встречаются не взрослые, а ювенильные стадии видов-индексов каждого из соседних биотопов.

Населяющие биотопы виды, пытаясь расширить свой ареал, расселяются посредством молодых особей, и наиболее далеко от оптимальной зоны обитания проникают самые юные организмы.

По ходу смены глубокой обстановки мелкой, в разрезе постепенно исчезают более старшие стадии *F. Interrupta directa* – индекса биофашии А и постепенно же начинают появляться все более поздние генерации *N. cruciata franconica* – индикатора биофашии Б.

Эта методика позволяет судить о направленности процесса в переходное время (экотоне), если в геологической летописи не сохранились свидетельства о начальном и конечном состоянии биоты.

### 6.3. Гетерохронии и биостратиграфия

Эволюция эвкариот начинается с изменений в онтогенезе, в том числе за счет гетерохроний посредством педо- или пероморфоза.

Изменения в онтогенезе зонального вида позволяют дополнительно подразделить соответствующую фило-зону и увеличить детальность стратиграфических схем.

Границами субзональных интервалов могут считаться уровни разреза, где фиксируется первое появление экземпляров вида-индекса с гетерохронией.

## Лекция 7. Половая структура популяции и ее использование в палеоэкологии.

### 7.1. Размножение и жизненный цикл фораминифер

Жизненный цикл фораминифер сложный. Он предусматривает обязательное чередование поколений. Это значит, что каждый вид фораминифер периодически размножается половым путем, когда вся цитоплазма материнского организма разделяется на большое количество частей (гаметы), и в каждой части находится ядро, где хранится одинарный набор хромосом. После попадания в окружающую среду, гаметы разных особей сливаются в результате чего начинает развиваться организм, обладающий двойным набором хромосом. Со временем такая особь начнет размножаться бесполом образом: цитоплазма разделится на части, которые будут крупнее половых клеток. Внутри каждого эмбриона будет находиться ядро с двойным набором хромосом. Эти эмбрионы, фактически, клоны организма. Эмбрионы, появившиеся в результате бесполого размножения существенно крупнее эмбрионов, появившихся в результате полового размножения.

Таким образом, происходит Чередование полового и бесполового поколений (микро- и макросферические раковины).

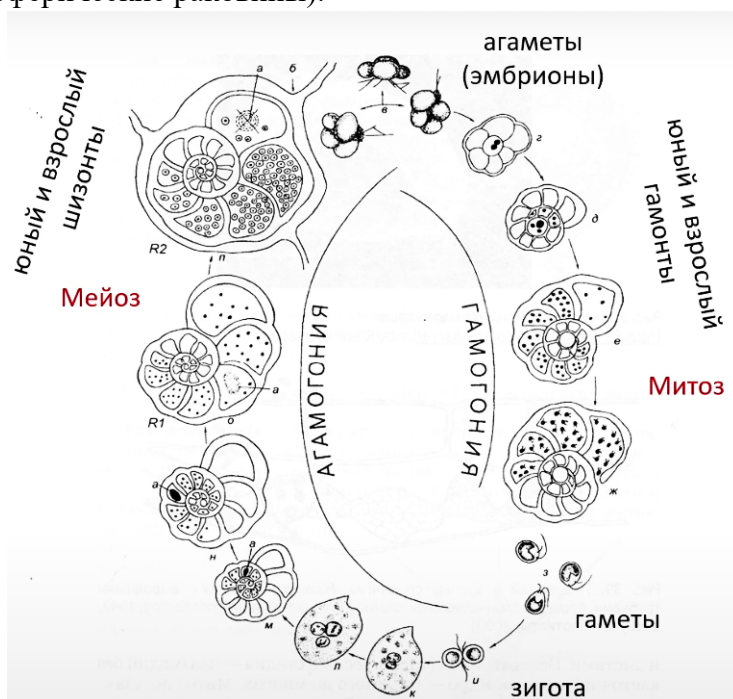


Рис. 7.1. Жизненный цикл фораминиферы *Cibicides lobatulus*

*а* – вегетативные ядра; *б* – циста вокруг агамонта; *в* – агаметы ( $n$ ), вышедшие из цисты; *г-ж* – растущие гамонты ( $n$ ); *з* – гаметы ( $n$ ); *и* – зигота ( $2n$ ); *к, л* – однокамерные агамонты ( $2n$ ); *м-п* – растущие многокамерные

Самая первая камера у представителя, появившегося половым путем – микроскопическая. Представитель, возникший бесполом путем, имеет крупную начальную камеру (рис. 7.2).

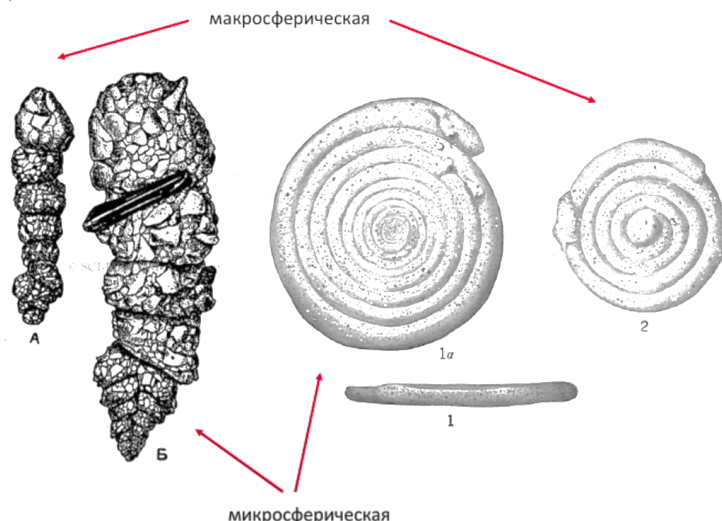


Рис. 7.2. Представители фораминифер с микро- и макросферической раковиной

В палеонтологической практике известны случаи, когда фораминиферы с макро- и микросферическими раковинами относили к разным родам.

Чередование поколений нарушается, если вид находится в стрессовой обстановке. В неблагоприятных условиях вид начинает размножаться только бесполом способом. Клоны, образовавшиеся в результате бесполого размножения, живут короче, чем представители полового поколения.

В благоприятных условиях сохраняется нормальное соотношение (<50/50) экземпляров микро- и мегасферических генераций внутри вида.

В неблагоприятных условиях у фораминифер мог нарушаться цикл размножения и выпадала стадия полового размножения, поэтому в ископаемых комплексах иногда присутствуют только мегасферические раковины.

### 7.2. Размножение остракод

В ассоциациях остракод существуют как самки, так и самцы. Они практикуют и половое, и бесполое размножение.

Самке удастся отложить небольшое количество яиц. Это связано с тем, что ракообразные не могут появляться на свет без минимально необходимого количества конечностей. Яйца остракод сравнительно крупные.

Количество самцов в популяциях ниже, чем самок. Самцы имеют очень активные и сложноустроенные сперматозоиды.

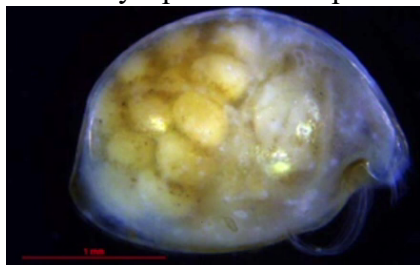


Рис. 7.3. Самка откладывает яйца

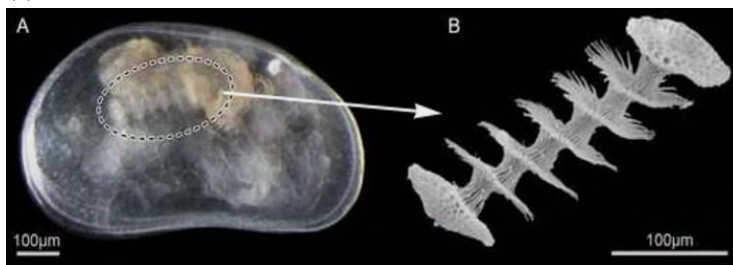


Рис. 7.4. Зенкеров орган самца

У некоторых самцов сперматозоиды достигают невероятной длины. Длина сперматозоидов в активном состоянии некоторых остракод до 10 раз больше длины тела самца. У самцов с крупными сперматозоидами есть специальный орган (зенкеров), который в качестве поршня и приводит их в активное состояние.

#### Половая структура популяций остракод.

У пресноводных остракод преобладает *партеногенез*, т.е. их популяции могут быть лишены самцов десятилетиями или всегда. Но, как правило, зимние яйца откладывают оплодотворенными, поэтому самцы появляются только осенью.

У морских остракод (по актуалистическим наблюдениям) соотношение полов 1:2 или 1:4. В ископаемых ориктоценозах оно смещается в пользу самок гораздо сильнее - 1:6, 1:10.

У многих палеозойских остракод половой диморфизм между самками и самцами – колоссальный. Это выражено в строении их раковин. У самки есть выводковая сумка (полая сфера), где она вынашивает яйца.

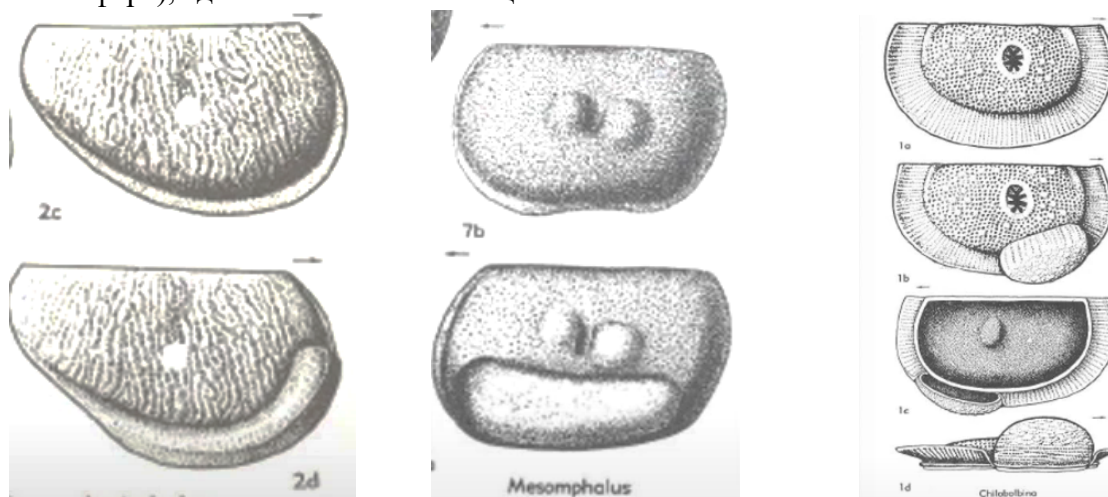


Рис. 7.5. Половой диморфизм по форме раковины. Сверху – раковина самца, снизу самки.

Тип полового диморфизма, когда самка донашивает яйца снаружи от раковины, называется *экстрадомициальный*. Такой тип диморфизма свойственен только палеозойским семействам.

Для большого количества палеозойских и для всех мезокайнозойских семейств половой диморфизм называется *домициальный*. Перед тем, как яйца будут отложены самкой, они прибывают в их половой системе: для этого задняя часть раковины самок шире, чем задняя часть раковины самцов. При этом самцы гораздо крупнее.



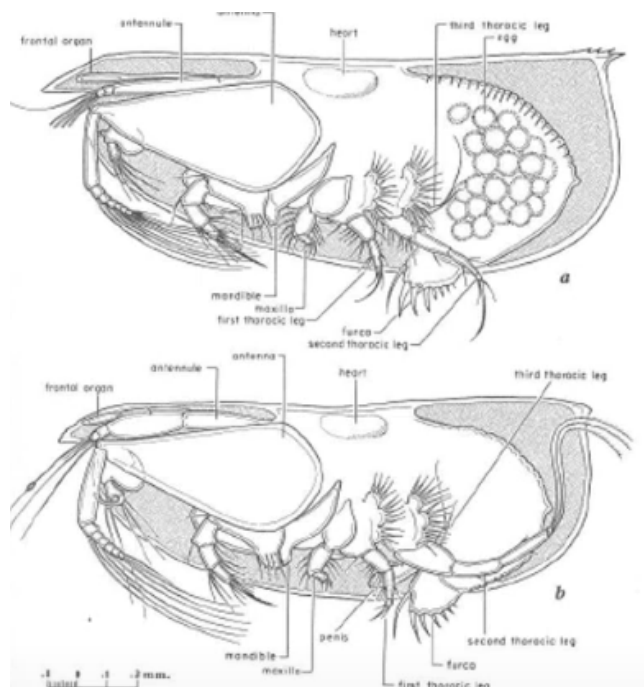


Рис. 7.6. Половой диморфизм, домициальный Pz – Mz – Kz. Сверху – самка, снизу – самец

Существуют примеры, когда задние концы самцов шире и больше. Это означает, что самцы обладали зенкеровым органом (длинные сперматозоиды). Это так называемая конкуренция между полами. В одно время самцов *Mandelstamia ventrocomuta*, *Mandelstamia nikolaevi* описывали как 4 разных вида.

Если самцы крупнее самок, это означает их высокий вклад в «спермовые войны», их высокую специализацию. Такие виды живут меньше и вымирают раньше других – т.е. имеют узкий стратиграфический интервал. Такие виды более предпочтительны для биостратиграфии.

Если самцы мельче самок, это означает их низкий вклад в «спермовые войны», их низкую специализацию. Такие виды могут жить как долго, так и коротко – т.е. иметь как узкий, так и широкий стратиграфический интервал. Для биостратиграфии большого интереса не представляют.

Если половой диморфизм выражен слабо или вообще не различим, такие виды имеют самые широкие стратиграфические интервалы. Для биостратиграфии не представляют никакого интереса.

Срок жизни вида зависит от выраженности диморфизма (насколько сильно различаются раковины самцов самок). Сильный диморфизм связан с короткоживущих видами (и наоборот).

Различить полы по размеру раковин можно только на последней стадии онтогенеза.

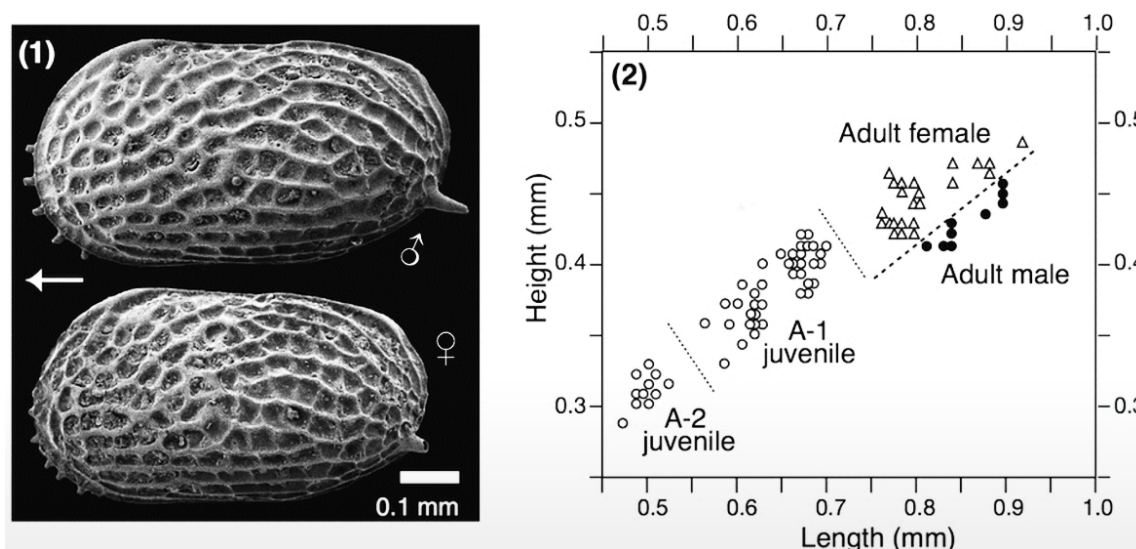


Рис. 7.7. *Bicornucythere bisanensis* (Podocopida) из четвертичных отложений центральной Японии (Ozawa, 2013 по Ozawa, 2009 с изменениями).

Оказывается, половой диморфизм может проявляться не только в размерах раковины, но и в скульптуре. Раковины самок обладают иной скульптурой. Такая скульптура характерна представителям остракод, обитавшим в солоновато-водных обстановках.

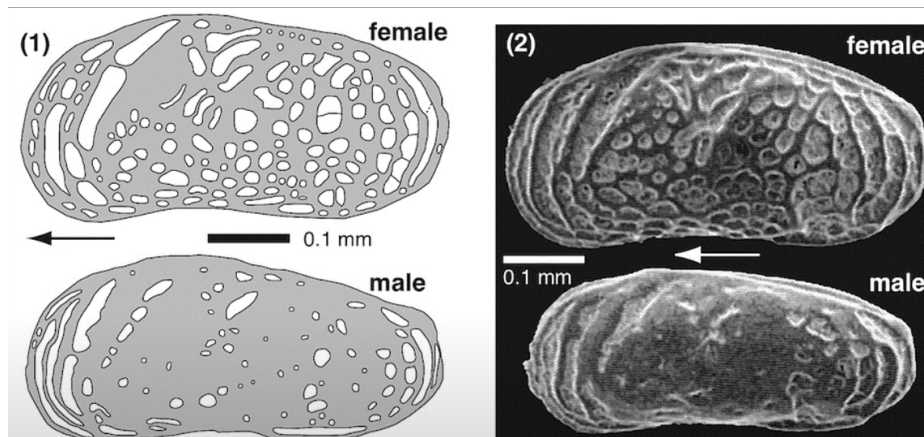


Рис. 7.8. *Callistocythere pumila* из современных солоноватоводных бассейнов центральной Японии (Ozawa, 2013 по Kamiya et al., 2001 с изменениями)

Еще одним признаком считается, что половой диморфизм может проявляться в замке раковины на последней стадии онтогенеза. Т.е. у самца остаются детские черты строения.

На рисунке 7.9. сверху – самка, снизу – самец. Замок различается очень сильно и различия выражены в строении переднего зуба. У самца передний зуб. У зрелой самки меняет свою морфологию.

В древнем материале юрских остракод обнаружили этот феномен: раковины самцов отличались не только длиной, но и замком.

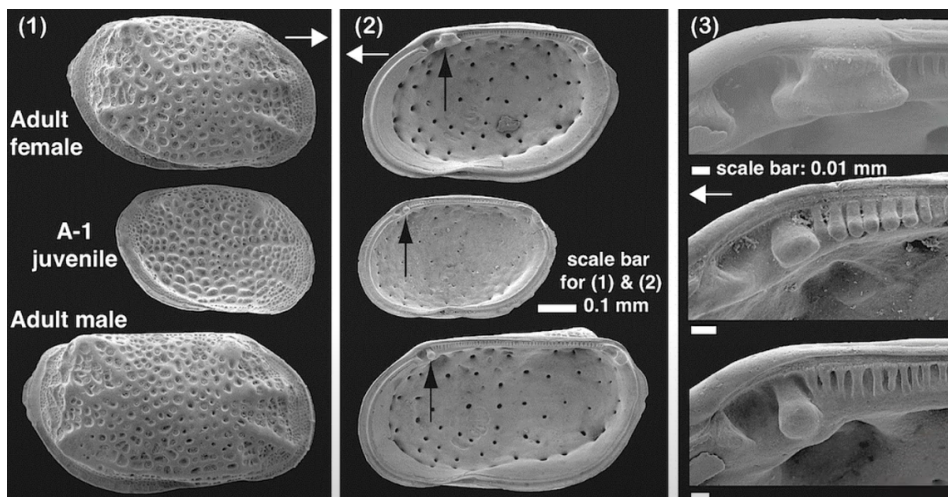


Рис. 7.9. *Loxoconcha mutsuense* (*Podocopida*) из четвертичных отложений центральной Японии (Ozawa, 2013 по Ozawa, Ishii, 2008 с изменениями).

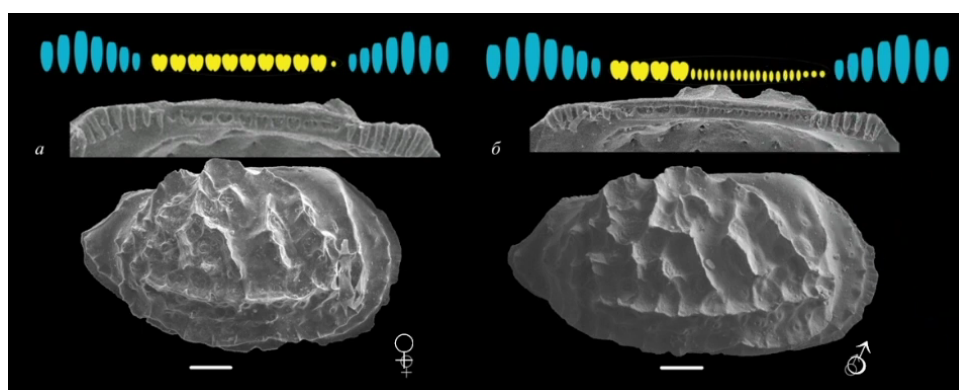


Рис. 7.10. Правые створки взрослых представителей вида *Lophoscythere acrolorphos* (What., Bal. Arm., 2001 из верхнего келловоя (средняя юра) разреза Михайловцемент (Рязанская область). Вверху – схематичное изображение замка раковины: синим цветом отмечены элементы краевых зубов, желтым – элементы желобка. Посередине SEM-фото замка раковины. Внизу – SEM-фото раковин снаружи. Масштабная линейка – 0,1 мм. а – самка

Начиная с ранних возрастных стадии средняя часть замка – маленькие необъединенные ямки, с предпоследней возрастной стадии замки самцов и самок уже начинают различаться.

Когда половой диморфизм проявляется на предпоследней стадии онтогенеза называется преждевременным («*precocious sexual dimorphism*»).

Стадии онтогенеза	<i>L. acrolophos</i>
Adult ♀	
Adult ♂	
A-1 ♀	
A-2 ♀	
A-1 ♂	
A-2 ♂	
A-3	
A-4	
A-5	
A-6	
A-7	

Рис. 7.11. Схематичное изображение замка правой створки и его онтогенез у вида *Lophocythere acrolophos*. Стадии онтогенеза: *Adult* – взрослые представители, *A-1* – *A-7* – ювенильные стадии. Синим цветом отмечены элементы краевых зубов, желтым – элементы желобка. (Shurupova, Tesakova, 2019).

### Половой диморфизм остракод и биостратиграфия.

Скорость эволюции у разных полов одного вида могла различаться (гетерохронии у разных полов могли происходить в разное время).

Поэтому можно наблюдать развитие признаков (эволюцию) у самок и самцов отдельно как в онтогенезе, так и в филогенезе (по разрезу). Что позволяет разделить филозону на подзоны по гетерохрониям разных полов.

## Лекция 8. Возможности и ограничения различных групп микрофауны (тинтинниды, радиолярии, конодонты)

### 8.1. Тинтинниды

Тинтинниды – *Tintinnida (Calpionellida)*.

Царство: *Zoa*.

Подцарство: *Protozoa* (Одноклеточные).

Тип: *Infusoria* (Ресничные).

Класс: *Ciliata* (Многоресничные).

Отряд: *Tintinnida (Calpionellida)* (колокольчиковидные, чашевидные).

В геологической летописи тинтинниды достоверно известны только с триаса, они доживают до наших дней (Т<sub>3</sub>J) – Q.

#### Экология тинтиннид.

Планктонные тинтинниды имеют специальные приспособления для парения в воде. В подавляющем большинстве тинтинниды – это морские инфузории, но некоторые виды приспособились к обитанию в пресных и солоновато водных обстановках.

В морском планктоне тинтинниды являются ведущими по своему разнообразию и биомассе.

Тинтинниды питаются в основном одноклеточными водорослями, например, диатомовыми, которые имеют достаточно много жира.



Рис. 8.1. Питание диатомовыми водорослями

У тинтинниды мягкое тело, которое канатиком прикрепляется к нижней части раковины. Этот канатик не позволяет ей терять свою раковину, пока животное живо.

Все тинтинниды плавают по спирали.

Тинтинниды ведут активный образ жизни, но при этом находятся внутри раковины, их реснички сместились с тела на передний конец клетки. Эти реснички называются *цилиатура*. Все реснички, находящиеся на теле, движутся в одну и ту же сторону. Реснички служат не только органеллами, с помощью которых тинтинниды могут плавать. Через них происходит и дыхание.



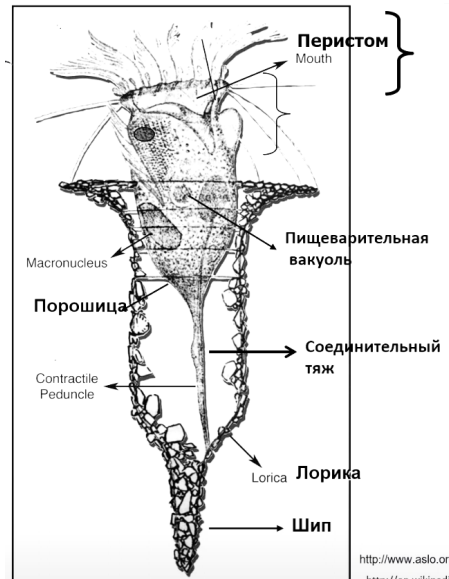


Рис. 8.2. Строение тинтинниды

Минеральный состав раковины (лорики) у многих тинтиннид может быть агглютинированным, органическим или кальцитовым.

*Форма и строение лорики:*

- радиально симметричные в поперечном сечении;
- в продольном сечении – разные: с воротничком: двойной, отогнутый, прямой; с шипом на доньшке.

Спиральный тип движения приводит к тому, что все раковины радиально симметричные. На рисунке 8.3 показаны различные формы скелета тинтиннид: различные надстройки возле воротничка, стенки и др.

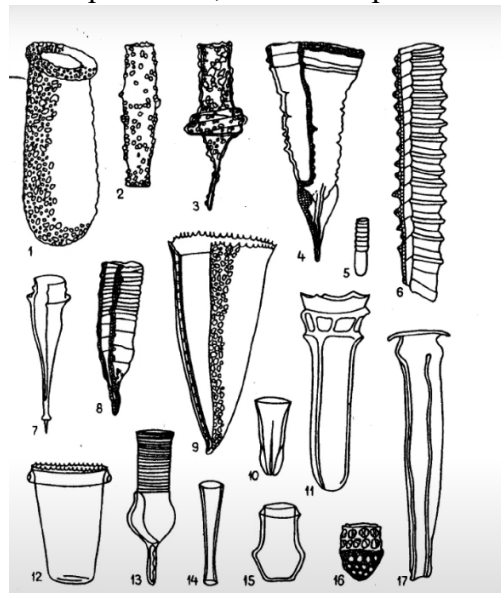


Рис. 8.3. Различная форма скелета у современных тинтиннид (J. Remane, 1971) 1 - *Tintinnidium neapolitanum*, 2 - *Leprotintinnus pellucidus*, 3 - *Tintinnopsis prowazeki*, 4 - *Favella helgolandica*, 5 *Metacyclis annulata*, 6 – *Climacocyclis elongata*, 7 – *Xistonellopsis*

insequalis, 8 - *Cymatocyclis situla*, 13 - *Codonellopsis pacifica*, 14 - *Tintinnus macilentus*,  
15 - *Undulopsis entzi*, 16 - *Dictyocysta magna*, 17 - *Daturella ora*

В шлифах тинтиниды выглядят следующим образом (рис. 8.4.). Если шлиф рассек раковину вдоль, то можно рассмотреть строение воротничка, соотношение боковых стенок, форму доньшка. Если шлиф рассек раковину вдоль, но не по центральной оси, а сбоку, то морфологию различить сложно.

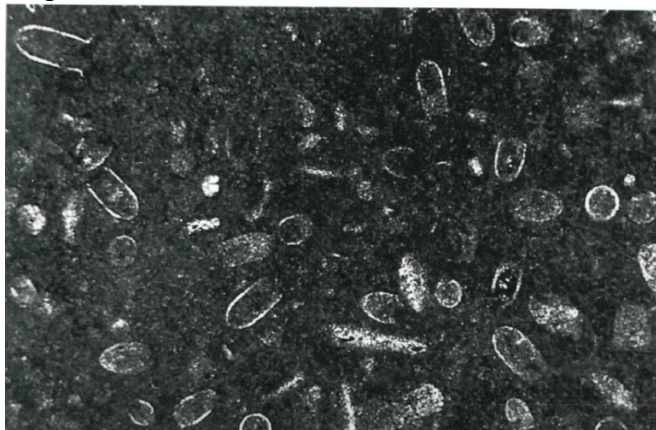


Рис. 8.4. *Calponellopsis simplex* (COLOM). *Tintinnopsella longa* (COLOM)

Срезы, которые не удастся идентифицировать – не рассматриваются.

#### Геологическая история тинтинид.

Тинтиниды появились в то же время, когда и планктонные фораминиферы.

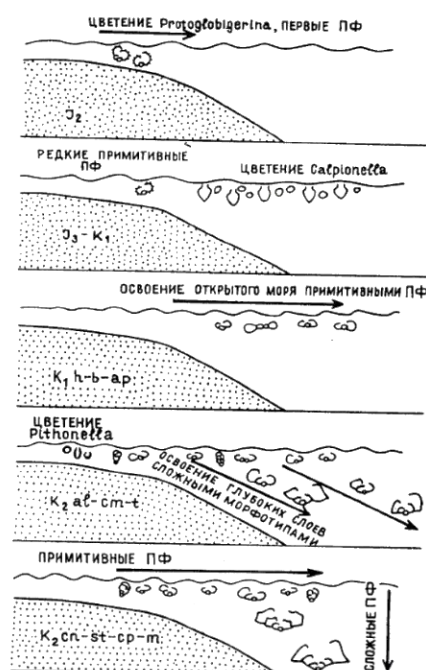


Рис. 8.5. Эволюция планктонных фораминифер на протяжении мезозоя  
(по М. Caron, 1983).

На рисунках очень хорошо видно последовательное освоение морских акваторий от прибрежных до открытых участков, увеличение количества экологических ниш, и как следствие, появление различных морфотипов.

Появление тинтиннид скорее всего было связано с открытием океана Тетис. В ранней юре и в средней обилие тинтиннид было небольшим. Для биостратиграфии достаточно найти ископаемых планктонных фораминифер. По массовому скоплению в геологических образцах можно говорить о временном интервале  $J_3 - K_1 - Q$ . В раннем/позднем мелу и кайнозое тинтинниды снова становятся немногочисленными представителями.

#### **Географическое распространение ископаемых тинтиннид.**

На карте (рис.8.6.) показаны находки ископаемых тинтиннид. Для  $J_3 - K_1$  находки тинтиннид отвечают раскрывшемуся океану Тетис.

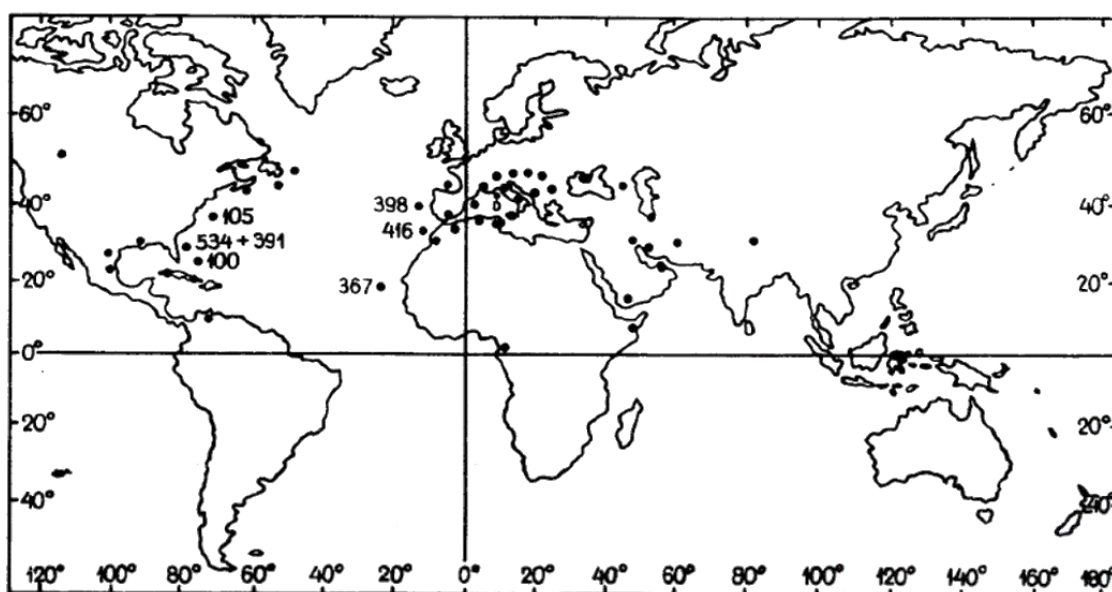


Рис. 8.6. Географическое распространение представителей семейства Calpionellidae.

Номерами указаны скважины глубоководного бурения по J. Remane, 1989, с добавлениями И.В.Долицкой)

В настоящее время тинтинниды наиболее часто находят в альпидах.

#### **Использование тинтиннид в биостратиграфии и палеоэкологии.**

В шлифах, где можно найти обилие тинтиннид, не будет планктонных фораминифер, которые в описываемое время продолжали проживать на малых глубинах шельфа. Тинтинниды действительно освоили океанические просторы. Т.е. в глубоководных фациях можно обнаружить только тинтинниды.

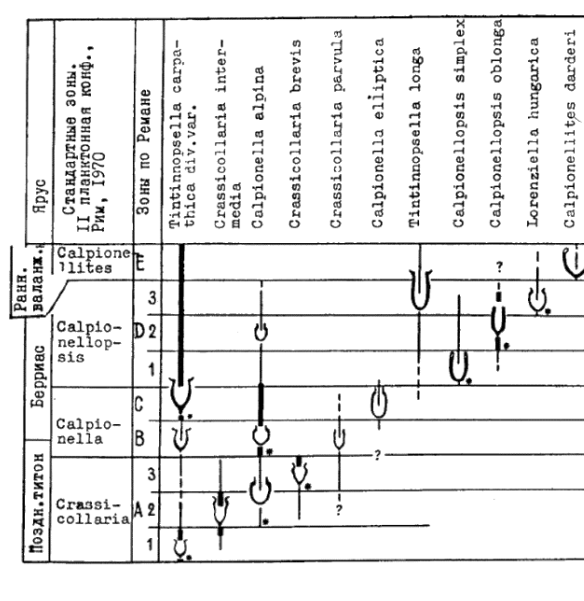


Рис. 8.7. Стратиграфическое распространение наиболее важных кальпионаллид. Стратиграфические события, на основании которых проведены зональные и субзональные границы ( J. Renne, 1989)

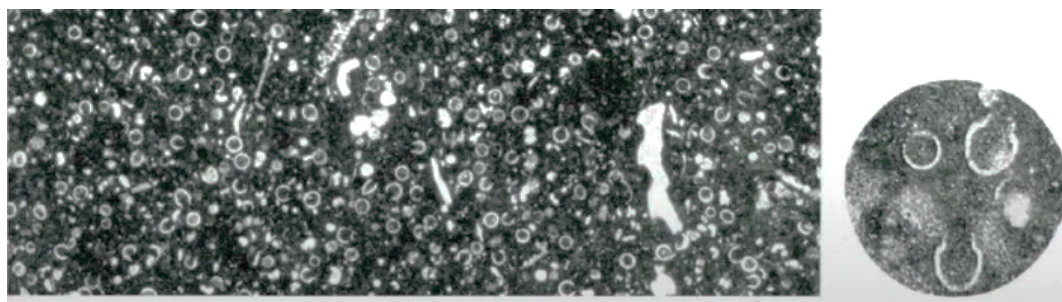


Рис. 8.8. Океанический разрез, изобилующий тинтиннидами

Массовое количество ископаемых тинтиннид означает:

- 1) J<sub>3</sub> – K<sub>1</sub>,
- 2) Открытое море, или океан,
- 3) Высокие температуры,
- 4) Тетический регион.

## 8.2. Радиоларии

Радиоларии – животные со стеклянным скелетом, очень чувствительные к солености; одноклеточные животные, морские, планктонные. Радиоларии появились в кембрии и доживают до наших дней.

Радиоларии интересны палеонтологам, потому что они характеризуют весь фанерозой и по планктонным организмам можно осуществлять более детальную биостратиграфию.

Радиоларии, как и планктонные фораминиферы, обладают аналогичным набором приспособлений к парящему образу жизни (включения вакуолей, заполненных жиром, газом или водой). Кроме того, радиоларии имеют симбионтов.



Радиолярии имеют сложно-построенные псевдоподии, которые ассоциируются с длинными иглами. На эти длинные иглы пленка из цитоплазмы натягивается с помощью длинных органелл, которые называются *мионемы* – органеллы, натягивающие цитоплазму на иглы. Когда мионемы сокращаются, цитоплазма подтягивается.

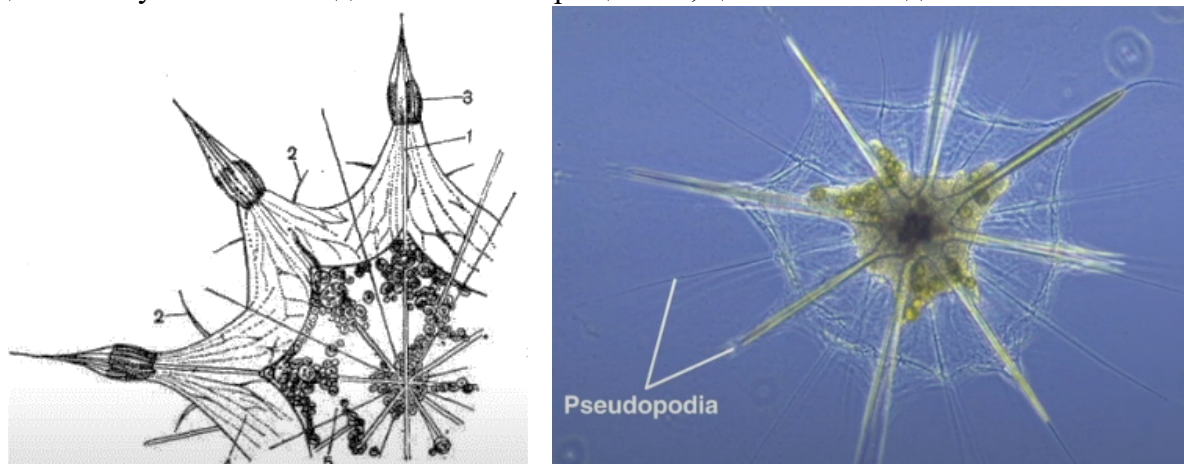


Рис. 8.9. Мионемы

### Строение мягкого тела.

Мягкое тело радиолярий мало чем отличается от клеток планктонных фораминифер.

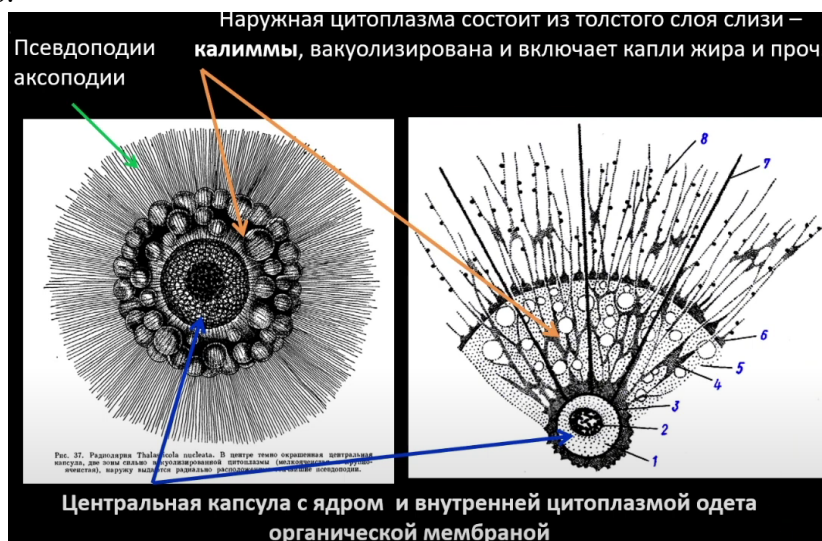


Рис. 8.10. Строение мягкого тела

Внутри ЦК: ядро (ядра), аксопласт, рибосомы, митохондрии, апп. Гольджи, энд. ретикулум, вакуоли, капли жира, пигментные гранулы, кристаллы и конкреции.

У радиолярий четко различается наружная цитоплазма и внутренняя цитоплазма. Внутренняя часть тела заключена в центральную капсулу (органическую пленку), внутри которой находится цитоплазма и вакуоль, меньшая по размеру.

Наружная цитоплазма – толстый слой, который наполнен огромным количеством крупных вакуолей.



Длинные волосовидные выросты – псевдоподии. У радиолярий есть псевдоподии, которые имеют внутри себя упругую органическую нить (*аксонема*). Псевдоподии с *аксонемами* называются *аксоподиями*. Аксоподии постоянны.

### Строение скелета радиолярий $SiO_2$

У всех *Radiolaria* скелет закладывается вне центральной капсулы, но внутри наружной цитоплазмы. Основная функция – поддержание и расчленение наружной поверхности клетки и внутренних органелл (ядра, ЦК).

Всегда начинается с 1 (основной) иглы, вокруг которой нарастает первичная сфера.

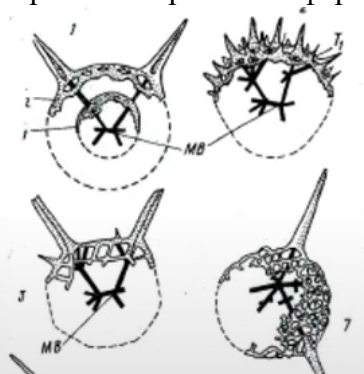
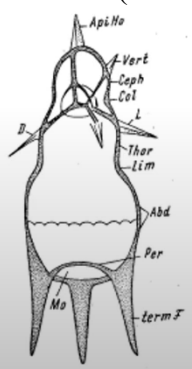
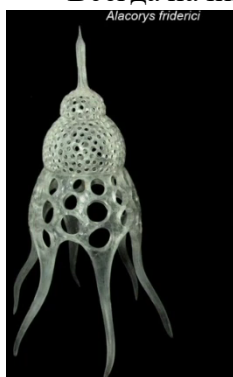


Рис. 8.11. *Alacorys friderici*

Рис. 8.12. Шарообразная радиолярия

Внутренний скелет радиолярии полностью погружен в цитоплазму, при этом основная игла закладывается снаружи от центральной капсулы. В наружном слое цитоплазмы разрастается раковина.

В таблицах Эрнста Геккеля (рис. 8.13) изображены скелеты современных радиолярий.

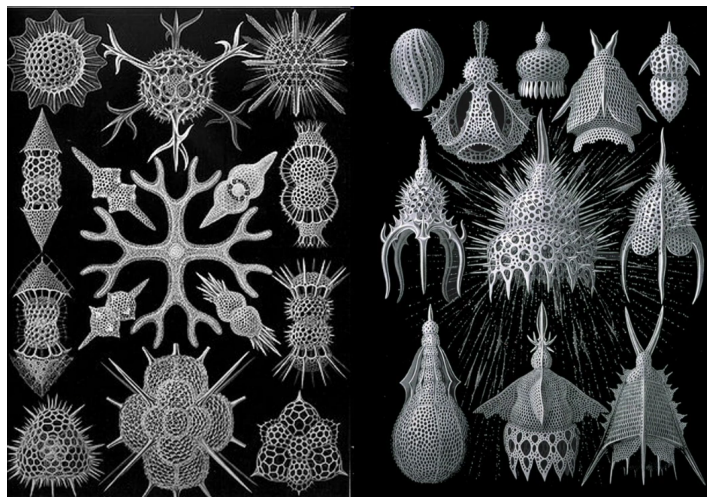


Рис. 8.13. Таблицы Эрнста Геккеля

### Экология радиолярий.

Рассмотрим распределение радиолярий в современных акваториях (рис. 8.14). Подавляющее большинство радиолярий связано с фотической зоной, особенно те, у которых есть симбионты. Существуют и такие виды радиолярий, которые живут ниже фотической зоны, однако там меньше органического вещества.

Внутри фотической зоны максимальная биопродуктивность формируется над шельфом. На схеме показано обилие радиолярий в донных осадках: максимальное в шельфовых, меньшее обилие находится в батимальных осадках и минимальное обилие связано с океаническими осадками.

Над шельфом наравне с высоким обилием радиолярий – небольшое разнообразие. В открытом океане можно найти представителей, которые не наблюдались на шельфе. А на шельфе можно найти и представителей открытого океана. На схеме видно, что в открытом океане существенное разнообразие радиолярий, нежели на шельфе.

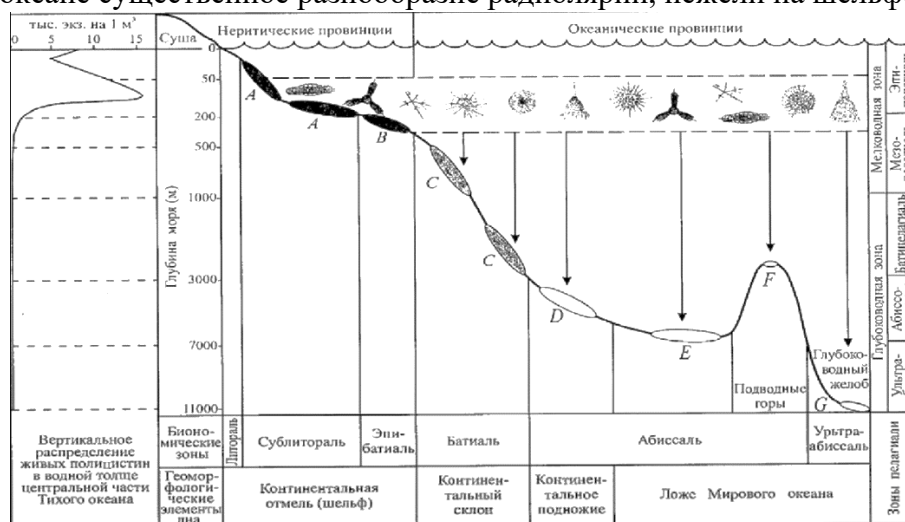


Рис. 8.14. Разнообразие и численность радиолярий в морях и океанах (Афанасьева, Амон, 2006).

### Геологическая история радиолярий.

Радиолярии появились в раннем кембрии и не имели общего предка ни с акантариями, ни с фораминиферами (данные геномного анализа).

Неизвестный предок радиолярий мог вести бентосную жизнь на наибольших глубинах прибрежных акваторий. Современные радиолярии ведут планктонный образ жизни.

Древние радиолярии предпочитали жить вблизи континентов, а не в центральной зоне океанов, как сегодня. (Афанасьева, Амон, 2006)

### Породообразующее значение.

Кремневые толщи могут накапливаться:

- Глубоководные океанические отложения (офиолитовая формация);
- Эпиконтинентальные моря с инвазиями северных водных масс (верхний мел ВЕБ).

Накопление кремневых толщ на Восточно-Европейской платформе связывают с периодическим проникновением огромных масс холодных вод из борийального океана.

### 8.3. Конодонты

Группа известна с конца кембрия, она доживает до начала триаса. Конодонты характеризуют всю палеозойскую эру.

Конодонты относятся к типу хордовых, позвоночных.

Существовало несколько признаков родства конодентов с хордовыми и беспозвоночными. Конодонтофориды имели:

- хорошо выраженные глаза
- удлиненное червеобразное тело
- хорду
- V-образные миотомы, обращенные острым концом вперед – значит животное плавало, изгибаясь в латеральной плоскости (справа налево, как позвоночные)
- спинно-хвостовой плавник

Первый отпечаток был найден 1982 г. в Шотландии (длина около 4 см).

#### Экология конодентов.

Конодонты – морские стеногалинные (иглокожие, брахиоподы, трилобиты, головоногие и др.).

Конодонты ведут плавающий образ жизни, поэтому их относят к пелагическим (одни и те же виды в разных фациях).

Конодонты – нектонные (миомеры, глаза, плавник).

Конодонты стратифицированы по глубине: выделяют конодонтовые биофаии в зависимости от удаленности от берега.

Отдельных конодентов можно увидеть на выветрелой поверхности горной породы. Химический состав – фосфат кальция.

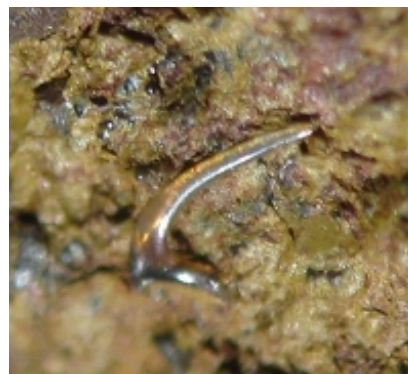


Рис. 8.15. Конодонты на плоскостях напластования

Иногда наборы разных по морфологии элементов сохраняются как конодонтовый аппарат.

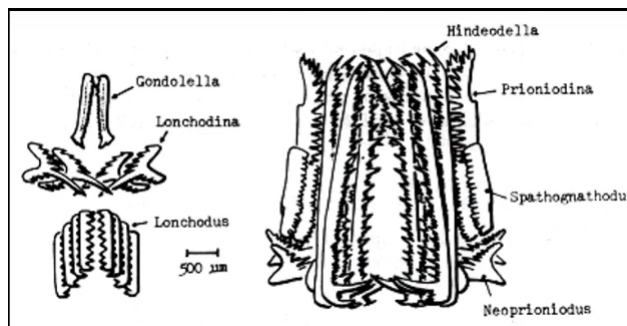


Рис. 8.16. Конодонтовый аппарат

### Строение конодонтовых аппаратов.

Конодонтовый аппарат состоит из конодонтовых элементов, служащих для переработки пищи. Химический состав: фосфат кальция с минеральными и органическими примесями. Размеры конодонтовых элементов: 0,1 - 5 мм.

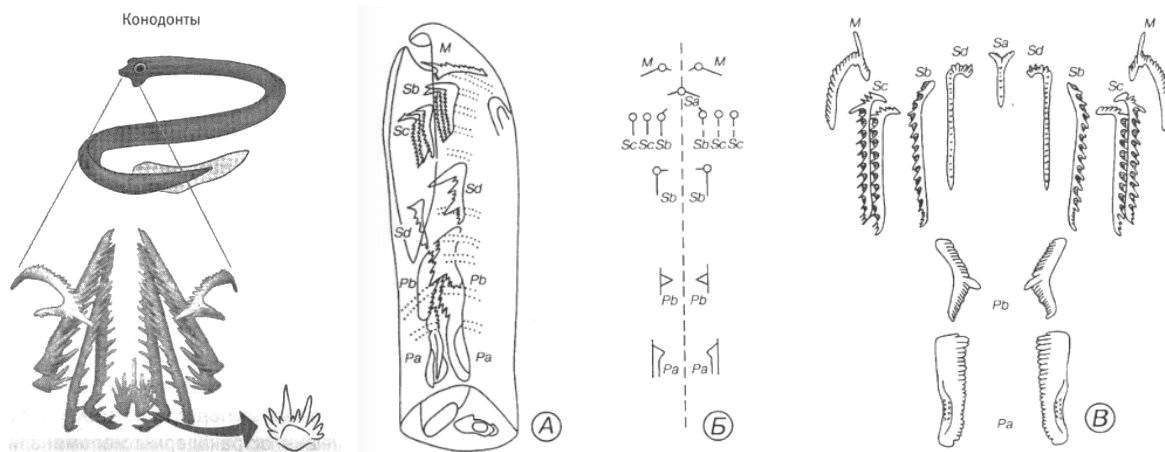


Рис. 8.17.  
Конодонтовый аппарат

Рис. 8.18. Класс *Conodonti* (C-T). A – реконструкция головного отдела с конодонтовыми элементами (Nicoll, 1984); Б – схема расположения конодонтовых элементов; В – конодонтовый аппарат. М – киркообразные стержневидные элементы, Pb - платформенные элементы, – листовидные и платформенные элементы, Sa, Sb, Sc, Sd – серия стержневидных элементов

### Морфология конодонтов.

Простые конические конодонты имеют зубец, основание и центральную полость. Более сложноустроенные конодонты относятся к группе стержневидных конодонтов.




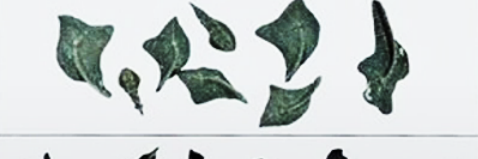




Рис. 8.20. Стержневидные конодонты

Существуют листовидные и платформенные конодонтовые элементы.



При больших  $t$  органика конодонтов обугливается, изменяя их окраску. Различным окраскам даны индексы ИОК 1-8. Благодаря этой особенности можно прогнозировать содержание нефти и газа.

CAI	Naturally altered conodonts from field samples (Rheinisches Schiefergebirge and Montagne Noire)	Temperature range
1		<50°-80°
2		60°-140°
3		110°-200°
4		190°-300°
5		300° - 480°
6		360° - 550°

*Газ*

*Нефть*

*Газ и газоконденсат*

-

Рис. 8.21. Индексы ИОК

### Стратиграфическое значение конодонтов.

Быстрая эволюция и частая смена видов, делают конодонтов архистратиграфичной группой в палеозое, начиная с ордовика, до триаса.



## Лекция 9. Возможности и ограничения различных групп микрофауны (кокколитофориды и динофлагелляты)

Группы кокколитофоридов и динофлагеллятов появились в начале мезозоя.

### 9.1. Кокколитофориды

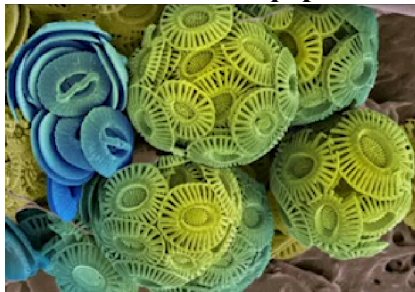


Рис. 9.1. Тип *Chrysophyta* (Золотистые водоросли)

Кокколитофориды – одноклеточные, жгутиковые, фотосинтезирующие организмы, с известковым скелетом на одной или нескольких онтогенетических стадиях.

#### Отличие кокколитофоридов от других водорослей.

У кокколитофорид кроме двух жгутиков присутствует органелла, свернутая в спираль. Эта структура отличается в деталях своего строения и имеет название *гаптонема*.

Гаптонема формируется только на определенной стадии онтогенеза. У кокколитофорид внутри клетки располагаются не один, а два хлоропласта. Скелет состоит из карбоната кальция. Их размеры наноскопические.

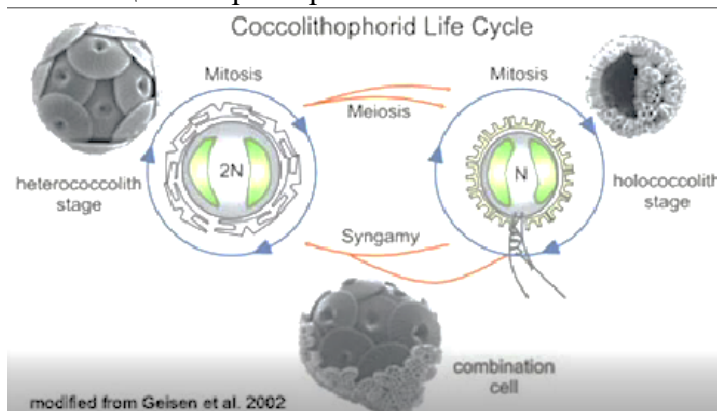


Рис. 9.2. Жизненный цикл

У кокколитофорид сложный жизненный цикл (чередование поколений). У одного и того же вида (связанного с половой или бесполовой фазой) на поверхности клетки будет формироваться совершенно разный скелет. В ряде случаев у одной и той же особи могут в течение жизни формироваться разные кокколиты.

В ископаемом состоянии палеонтологи имеют дело с рассыпавшимися коккосферами (отдельными кокколитами).

Классификация кокколитов – искусственная – на разных стадия онтогенеза разные кокколиты. Кокколиты принято разделять на:

*Голококколиты* – мелкие, одинаковые ромбоэдри  $Ca$ , образующиеся на поверхности клетки.

*Гетерококколиты* – крупные, различные по форме, образуются внутри клетки.

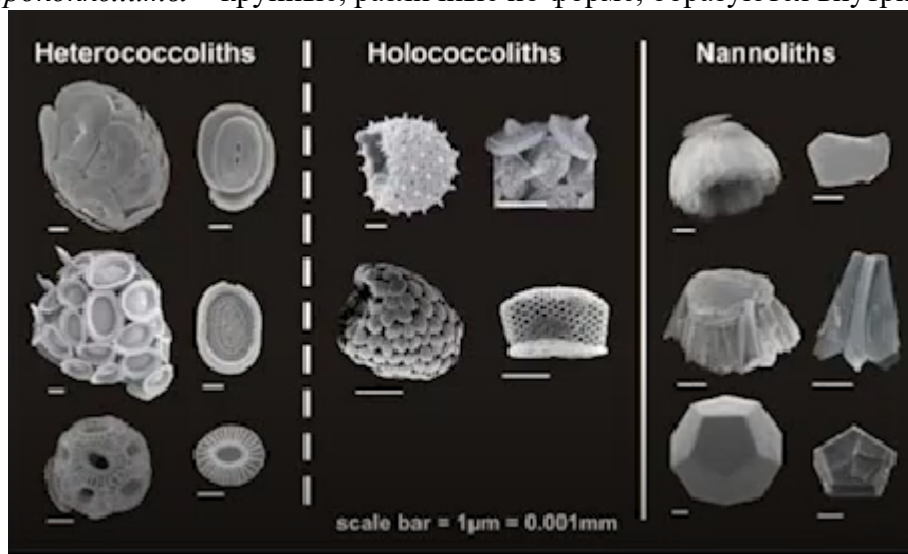


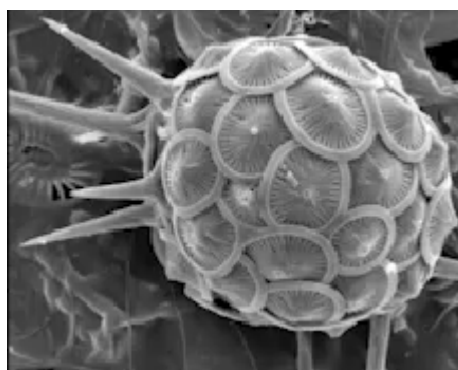
Рис. 9.3. Классификация кокколитофорид

Таким образом,

- *Кокколитофорид* – это организм;
- *Коккосфера* – это его скелет;
- *Кокколит* – фрагмент скелета.



Рис. 9.4. Отдельные кокколиты



9.5. Коккосферы

#### Экология кокколитофорид.

Все кокколитофориды ведут планктонный образ жизни. Закономерно, в тропических водах, кокколитофориды демонстрируют богатое разнообразие – в тропиках обитает около 200 различных современных видов кокколитофорид. В высоких широтах – высокое обилие, низкое разнообразие.

Подавляющее большинство кокколитофорид – морские обитатели, но встречается и 2 вида пресноводных кокколитофорид. Обилие высокоширотных золотистых водорослей может спровоцировать достаточно ощутимый транспорт углерода и серы на дно, где в донных осадках происходит захоронение химических элементов. Если углерод

и серу вывести из геохимического оборота – это может повлиять на изменение климата. Увеличение и снижение обилия кокколитофорид иногда ставят в соответствие с потеплениями и похолоданиями на планете. Детальное сопоставление двух отдельных процессов (климат и волны численности кокколитофорид) не показали разумного соответствия.

«Белое цветение» – токсичные морские приливы. С увеличением континентального стока в прибрежных акваториях начинается цветение различной флоры: кокколитофориды, динофлагелляты и др. Если речь идет о цветении кокколитофорид – вода становится мутной. Высокое обилие кокколитофорид приводит к тому, что отражение солнечного света воспринимается человеческим глазом, как белая муть.

К сожалению, цветение кокколитофорид приводит к экологической катастрофе, связанной с высокой токсичностью этих белых приливов. После окончания цветения, когда происходит обмен воды с другими акваториями, гидродинамический режим восстанавливается.



Рис. 9.6. «Белое цветение» или «Белые приливы»

В позднем мелу при глобальном повышении моря, при трансгрессии на континенты, в эпиконтинентальных морях наблюдалось колоссальное цветение кокколитофорид, скелеты которых опускались на дно и формировали кокколитовый ил, который уплотнялся и постепенно литифицировался в мел.

Песчий мел практически на 99% состоит из кокколитов.



Рис. 9.7. Обрывы южной Англии состоят из писчего мела.

### Геологическое прошлое кокколитофорид и их ценность для биостратиграфии

Группа появляется в некоторых находках наноразмерных карбонатных кристаллов с начала кембрия.

- Существование группы с триаса по настоящее время.
- Юрские и более молодые используются в стратиграфии: существует множество зональных шкал.
- Глобальные корреляции.
- Быстрое видообразование.

### 9.2. Динофлагелляты

Динофлагелляты или танцующие водоросли (динофиты, пиррофиты, перидиней, панцирные, жгутиконосцы).

В основном – одноклеточные, морские, но есть и пресноводные;

В основном – свободноплавающие, но есть и паразиты, а также симбионты кораллов и двустворчатых моллюсков.

Нередко имеются стрекательные капсулы.

Скелет динофлагеллят по химическому составу – органический. Скелет представляет собой совокупность разнообразных чешуек.

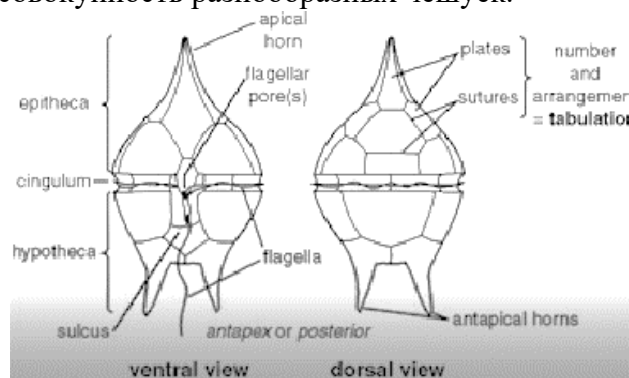


Рис. 9.8. Строение скелета

В экваториальной бороздке в сложенном состоянии расположен самый длинный жгутик. Другой (вертикальный жгутик) выходит через «канавку». Попеременное движение обоими жгутиками передвигаются в толще воды, при этом с одинаковой легкостью. Кроме того, динофлагелляты могут застыть на одном месте и вращаться вокруг собственной оси.

К сожалению, органический панцирь не сохраняется в ископаемом состоянии.

Многие динофлагелляты способны к биолюминесценции

(Pyrothophyta = «огненные растения»)

Первые динофлагелляты были описаны в 1753 г., как «крошечные животные, которые вызывают свечение морской воды».



Рис. 9.9. Генри Бейкер  
(1698-1774) английский  
натуралист



Рис. 9.10. Ночесветки

Ночное свечение динофлагеллят часто бывает очень эффектным и красивым.

#### **Питание динофлагеллят.**

Бывают как *автотрофами*, так и *гетеротрофами*, при этом каждой из этих групп может сопутствовать *фаготрофия* (поедание пищи в виде частиц), симбиоз (зооксантеллы) и *паразитизм*. Наибольшее распространение имеет смешанный тип питания.

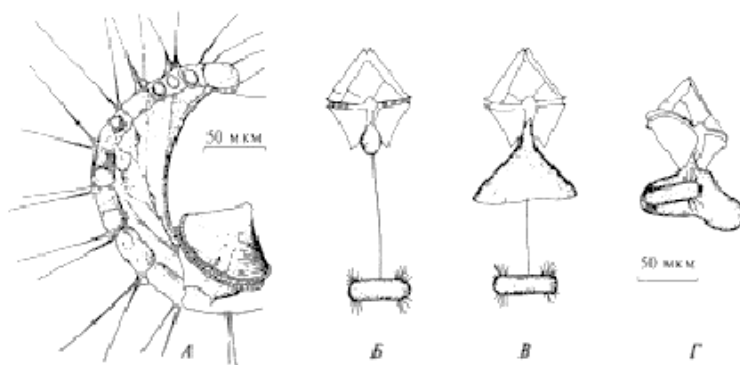


Рис. 9.11. Питание некоторых гетеротрофных динофлагеллят с использованием вуали  
(С. Hoek van den et al., 1995)

#### **Жизненный цикл динофлагелляты.**



Размножение может происходить тремя различными способами: вегетативным, бесполом (зооспоры, автоспоры) и половым.

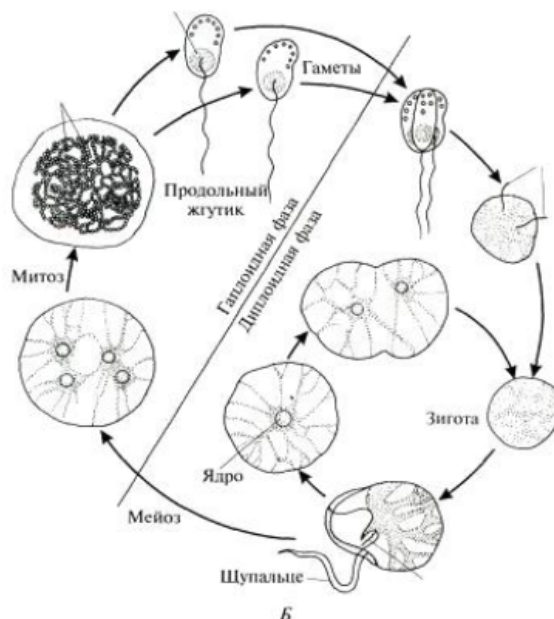


Рис. 9.12. Диплобионтный жизненный цикл ночесветки (по G.R. South, A.Wittick, 1987)

Жизненный цикл, предопределяет формирование и обязательное погружение цист на дно и пребывание там до выхода динофлагеллят из «спячки». Это жестко регламентирует глубину обитания этих водорослей.



Рис. 9.13. Жизненный цикл динофлагелляты

Различают цисты покоя (при неблагоприятных условиях вегетативные (одна из стадий жизненного цикла) и гипнозиготные цисты (в процессе размножения).

#### Цисты.

Ископаемые динофлагелляты встречаются только в виде цист.

Цисты из органического материала, похожего на спорополленин, сохраняются в любых осадочных горных породах (пески, глины, карбонаты, кремни и т.д.).

### **Палеоэкологическое значение диноцист.**

Большинство видов диноцист находят на шельфе. Это связано с тем, что динофлагелляты должны иметь возможность возвращаться в фотическую зону (поверхностную зону океана, в которую проникает достаточное количество света для фотосинтеза) после выхода из цисты, что ограничивает максимальную глубину обитания в воде и препятствует появлению большинства видов, формирующих цисты, за пределами шельфа.

Смена сообщества с преобладанием динофлагеллат на таковое с главенством акритархов возможна при изменении условий открытого шельфа на внутренний шельф в результате снижения уровня моря. Таким образом, данные о соотношении диноцист с другими организмами (другими водорослями, акритархами и др.) используются для уточнения положения береговых линий, глубины бассейна, характера апвеллинга, солености и т.д.

### **Гидродинамика.**

Характер распространения современных диноцист показывает, что помимо наличия питательных веществ и определенной температуры воды, разнообразие цист сильно зависит от гидродинамики в экосистемах (Patten, 1962; Bradford, 1984). Информация о разнообразии цист используется в качестве индикатора относительной близости береговой линии.

По изменениям составе разнообразия цист определяют трансгрессивно - регрессивные фазы и относительный уровень моря.

### **Вред динофлагеллят.**

Часто в клетках динофлагеллят образуются яды, которые накапливаются в мясе моллюсков, ракообразных, рыб; это может привести к отравлению животных, питающихся ими, а также человека.



Рис. 9.14. Массовая гибель рыбы, отравленной токсинами динофлагеллят

Токсины динофлагеллят относятся к наиболее мощным из известных биотоксинов. У человека могут вызвать паралич, амнезию, боли в животе, рвоту, диарею или даже отравить насмерть.

### Стратиграфическое значение.

На графике динофлагелляты закрашены полосками (область распространения) – они появляются в начале триаса, их разнообразие достигает самого высокого значения во второй половине юры и до настоящего времени. Серая область характеризует разнообразие акритархов. В местах, где динофлагелляты и акритархи присутствуют в геологической летописи вместе, можно рассматривать их соотношение. С увеличением разнообразия и численности динофлагеллят – снижается разнообразие и численность акритархов.

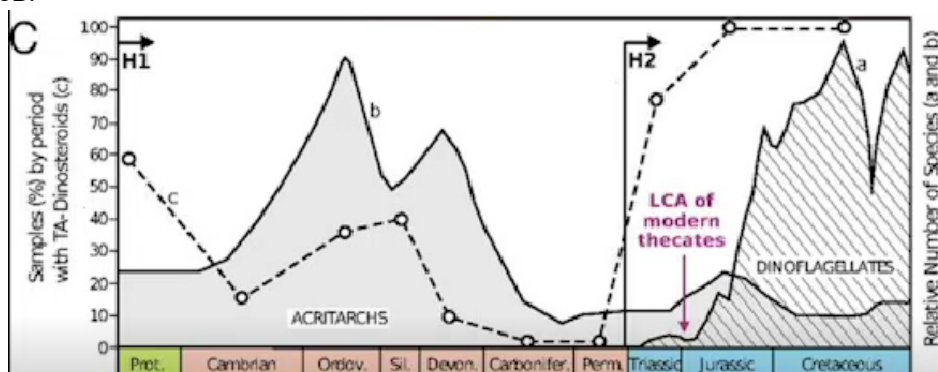


Рис. 9.15. Стратиграфическое значение

Использование динофлагеллят в биостратиграфии и палеоэкологии:

- Детальная биостратиграфия и субглобальная корреляция в *Mz-Kz*.
- Химический состав цист(органический) позволяет датировать фации, лишенные как кремневых, так и известковых фоссилий.
- Высокая экологическая валентность - залог детальных палеореконструкций в *Mz-Kz*.
- Вариации разнообразия позволяют оценивать относительную палеоглубину.



ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ  
ФАКУЛЬТЕТ  
МГУ ИМЕНИ  
М.В. ЛОМОНОСОВА

*teach-in*  
ЛЕКЦИИ УЧЕНЫХ МГУ