



**Т.Н.ГОРБАЧИК,  
И.В.ДОЛИЦКАЯ,  
Л.Ф.КОПАЕВИЧ,  
Л.Г.ПИРУМОВА**

# **Микропалеонтология**

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА • 1996



<http://jurassic.ru/>

**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
УНИВЕРСИТЕТ**  
имени М.В.Ломоносова

**ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ**

Т.Н.Горбачик, И.В.Долицкая,  
Л.Ф.Копаевич, Л.Г.Пирумова

**МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИЯ**

Издательство Московского университета  
1996

ББК 28.1

Г 67

УДК 563. 1(075.8)

**Рецензенты:**

доктор геолого-минералогических наук К.И.Кузнецова  
доктор геолого-минералогических наук Т.Н.Смирнова

Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Московского университета

**Горбачик Т.Н., Долицкая И.В., Копаевич Л.Ф., Пирумова Л.Г.**

Г 67 **МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИЯ. Учебное пособие. -М.:**

Изд-во МГУ, 1996. 112 с.: ил.

ISBN 5-211-03449-х

В учебном пособии изложены данные по морфологии, систематике, экологии, географическому распространению и стратиграфическому значению тинтинид (инфузории) и диатомовых водорослей. Кроме того всесторонне рассматривается экология планктонных и бентосных фораминифер в связи с абиотическими и биотическим факторами.

Для студентов и аспирантов микропалеонтологов и палеонтологов и других геологических специальностей, а также для преподавателей геологических факультетов вузов.

077(02) - 96 - заказное

ББК 28.1

ISBN 5-211-03449-х

©Московский государственный  
университет, 1996

## ВВЕДЕНИЕ

Настоящее учебное пособие является дополнением к учебнику "Микропалеонтология", в который не вошел раздел по тинтиннидам, включенный в настоящее время в курс лекций и практических занятий по микропалеонтологии. Раздел по экологии фораминифер дополняет сведения, приведенные в учебнике с учетом современных публикаций по названной проблеме. Эти данные помогают в решении вопросов реконструкций палеообстановок, палеособытий, палеобиогеографии.

Диатомовый анализ не входит в читаемый студентам-палеонтологам курс "Микропалеонтология", а преподается в цикле палеоботанических дисциплин, но в широком смысле также является разделом микропалеонтологических исследований.

Раздел по тинтиннидам написан Т.Н.Горбачик и И.В.Долицкой, по экологии фораминифер - Л.Ф.Копачевич, по диатомовому анализу - Л.Г.Пирумовой.

## **1. Тинтинниды**

Тип Ciliophora  
Класс Ciliata  
Отряд Tintinnida

### **Общая характеристика и систематическое положение**

Тинтинниды являются ресничными простейшими, известными в ископаемом состоянии и составляющими часть современного зоопланктона. Свое название они получили от латинского слова tintinno - колокольчик, так как их наружный скелет в большинстве случаев имеет форму колокольчика или чаши. Величина скелета (длина) колеблется от 40 до 500 микрон, состав скелета различен - он может быть органическим, кальцитовым, агглютинированным. Мягкое тело (клетка) тинтиннид как и всех представителей типа Ciliophora покрыто тонкими ресничками, имеющими вид волосков, которые выполняют функцию движения, создают ток воды по направлению к ротовому отверстию и захватывает пищевые частицы. Среди 7200 видов современных Ciliophora тинтинниды составляют около 14%, они являются преимущественно морскими обитателями, пресноводные формы составляют менее 2%.

Существует точка зрения, что ресничных простейших нельзя считать эукариотами, так как их клетка, для которой характерен ядерный дуализм, отличается от эукариот так же сильно, как последние отличаются от прокариот. Для них предложен термин "гиперкариоты". Хотя традиционно считается, что ресничные простейшие произошли от жгутиконосцев, существует гипотеза, высказанная еще в 1924 г. биологом И.И.Месяцевым, о происхождении Ciliophora от многоклеточных животных, вторично утративших клеточные границы.

## Краткие сведения о истории изучения

Современные тинтинниды известны с начала 19 столетия. Первое описание рода *Tintinnus* было сделано Шранком (Шранк) в 1903 г. Более детальное изучение скелета и мягкого тела проводилось в 1920 - 1930 годах с помощью светового микроскопа и только в 50-е годы начато их исследование в электронном сканирующем микроскопе, позволившее установить ряд дополнительных микроскопических характеристик.

Наиболее ранние достоверные находки скелетов ископаемых представителей отряда *Tintinnida* были установлены немецким палеонтологом Рюстом в 1885 г. в юрских копролитах и Т. Лоренцем (Logenz) в шлифах из верхнеюрских известняков Швейцарских Альп. Лоренц назвал их в соответствии с формой *Calpionella*, что в переводе означает - кувшин. В дальнейшем известковые скелеты кальпионеллид были обнаружены и описаны из верхнеюрских и нижнемеловых (преимущественно из титона-валанжина) карбонатных отложений различных регионов Тетического пояса. Так как распространение их приурочено к твердым породам, то исследование проводится преимущественно в петрографических шлифах. Очень редки находки целых изолированных экземпляров из глинистых разностей и из отложений, вскрытых при глубоководном бурении.

Истинное систематическое положение ископаемых кальпионелл было установлено С. Коломом (Colom) в 1934 г., отнесшим их к *Tintinnina* - группе простейших ресничных. Позже этот исследователь при изучении титон-берриасских отложений района Болеарских островов предложил одну из первых стратиграфических схем, основанную на особенностях распространения тинтиннид.

В познании тинтиннид из титон-берриасских отложений Румынских Карпат большую роль сыграли исследования Ж. Мургенау и М. Филипеску (Murgenu, Filipescu), результаты которых были опубликованы в 1933 и 1937 годах.

Крупнейшим исследователем тинтиннид верхней юры и нижнего мела Швейцарии и Франции с начала 60-х годов является Ю. Ремане (Remane), разработавший зональную схему для титона-берриаса Франции, а также внесший значительный вклад в изучение систематического состава тинтиннид, вопросов морфологии, филогенетических взаимоотношений, построения систематики. В это

же время исследованием юрских и меловых представителей этой группы ископаемых в Польше занимается К.Борза (Bogza).

Наиболее плодотворными в исследовании тинтиннид являются 70-е годы, когда на базе материала, накопленного различными исследователями, разрабатываются региональные зональные схемы для верхней юры и нижнего мела Кубы, Алжира, Туниса, Мексики, Западного Средиземноморья, Болгарии, Крыма, Кавказа, Ирака и т. д.

Исследования тинтиннид на территории бывшего Советского Союза в первую очередь связаны с именами Н.Б. Вассоевича и Л.В.Линецкой. Н.Б.Вассоевичем в 1933 г. было впервые установлено присутствие тинтиннид в титонских-валанжинских отложениях Крыма и Кавказа, а позже дана оценка их стратиграфического значения для расчленения разновозрастных известняков Азербайджана, не содержащих другой руководящей фауны.

Работы Л.В.Линецкой приурочены к 60-70-м годам и посвящены изучению верхнеюрских-неокомских тинтиннид Восточных Карпат, Предкарпатского прогиба, Кавказа и Крыма.

Первая схема зонального расчленения по тинтиннидам отложений оксфорда-валанжина принадлежит С.Ф.Макарьевой и опубликована ею в серии работ 1974, 1976 и 1977 годов. Результаты исследований И.В.Долицкой, опубликованные в 1985 г. посвящены тинтиннидам из верхнеюрских отложений Центрального Копетдага и юго-западного Гиссара, а публикации 1991 и 1993 годов - вопросам их экологии, стратиграфического и палеобиогеографического значения.

### Строение мягкого тела

Мягкое тело современных представителей - клетка тинтиннид, находящаяся в раковинке, представляет собой овальное образование, ограниченное клеточной мембраной, прикрепленное к внутренней части основания раковины тонкой протоплазматической ножкой. Противоположный конец тела расширен, он имеет углубление, образующее перистом, на краю которого находится ротовое отверстие. Перистом окружен многочисленными ресничками, образующими ресничный аппарат или цилиатуру, служащую, как уже говорилось, для движения, создания тока воды и захвата пищи. Реснички, тесно расположенные в один ряд, образуют мембраны, а несколько плотно примыкающих друг к другу рядов ресничек формируют мембранеллы.

На ресничках находятся текагенные гранулы, выделяющие органическое вещество для построения органического скелета (рис. 1,2).

Кроме ресничного аппарата имеются редуцированные реснички, покрывающие поверхность клетки, иногда образующие правильные ряды. В нижней части расположена выделительная пора. Внутри цитоплазмы имеются два типа ядер - более крупные, макронуклеусы- соматические и мелкие, микронуклеусы- генеративные. Число ядер может быть различным - от двух ядер каждого типа до большего их числа. Внутри клетки имеются также пищеварительные вакуоли, а иногда можно наблюдать скелеты диатомовых водорослей и других одноклеточных организмов, служащих пищей для тинтиннид.

### **Размножение и жизненный цикл**

Размножение тинтиннид происходит как путем деления, так и половым путем - способом конъюгации. Наиболее обычный способ размножения - деление особи на две части. Оно начинается с перетяжки клетки в средней части, затем верхняя половина отделяется и выходит из раковинки, а нижняя остается. Отделившаяся особь некоторое время остается без скелета, в этот период происходит ее рост. После достижения дочерней особью размеров взрослого организма из текагенных гранул начинает изливаться органическое вещество, образующее скелет - чашеобразный или цилиндрический. Оно стекает по боковым сторонам особи, сливается на ее заднем конце, образуя аборальный (каудальный) рог различной длины и формы (прямой, изогнутый). Образовавшийся скелет застывает на протяжении нескольких минут. В дальнейшем скелет растет путем излияния скелетного вещества в виде ленты под крону ресничного аппарата. Нарастание происходит спиральным наложением слоев, что обусловлено спиральным плаванием тинтиннид. У агглютинирующих форм вскоре после отделения передней особи начинается инкрустация панциря. В лабораторных условиях панцири полностью сформировались через 7 часов после деления.

Обычно у тинтиннид происходит одно деление в сутки, то есть каждая особь живет при благоприятных условиях сутки. При неблагоприятной ситуации, например - низкие температуры, одна особь может жить месяц и более без деления. Повышение температуры увеличивает скорость размножения (число делений), но существует узкий диапазон температур, в пределах которого размножение

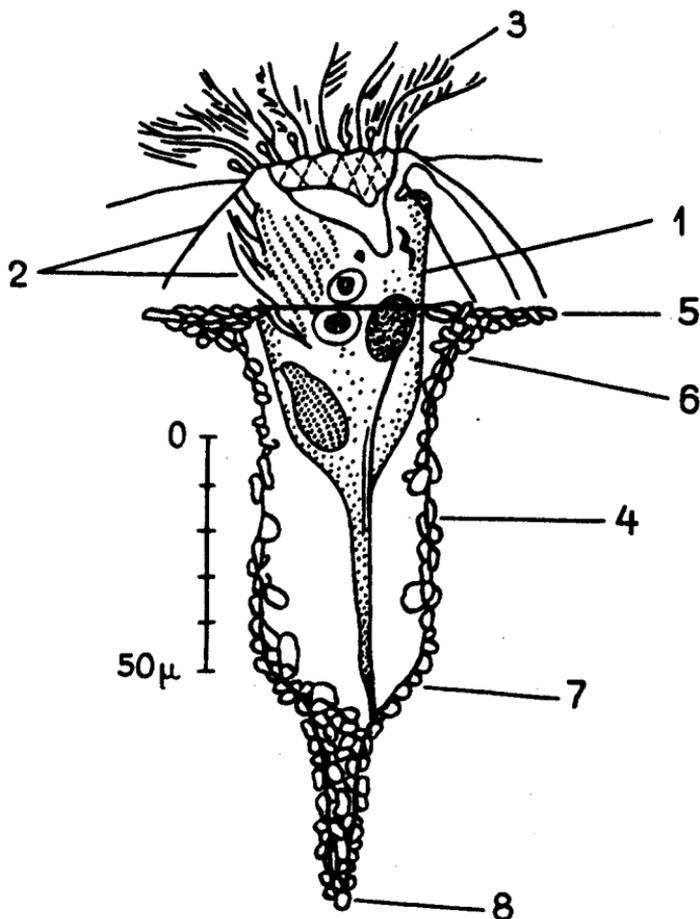


Рис. 1. *Tintinnopsis campanula* (Ehrenberg) - общий вид современной формы ( V.Pokorny, 1954 с дополнениями ) 1 - мягкое тело (клетка), 2 - реснички, 3 - мембранеллы, 4 - скелет (лорика), 5 - воротничок лорики, 6 - адоральный конец лорики, 7 - аборальный конец, 8 - каудальный отросток

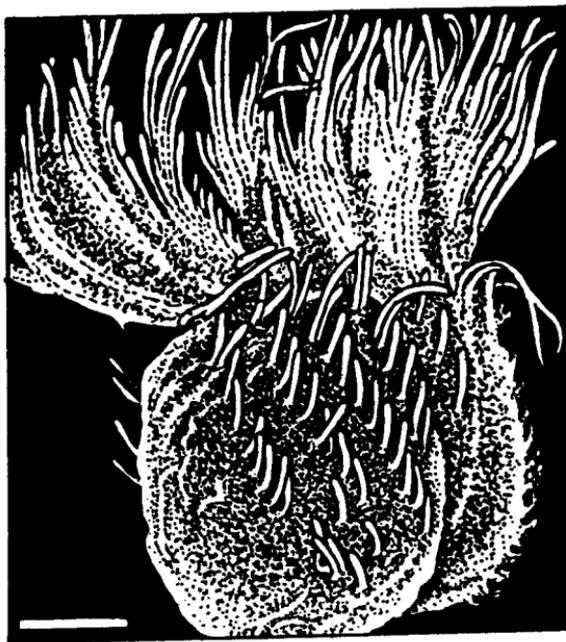


Рис. 2. *Tintinnopsis parva* (Merkle) в СЭМ. Форма, выращенная в лабораторных условиях; передняя особь после деления, свободно плавающая до образования новой лорики. Масштабная линейка 5 мкм (Н.Тарпан, 1993)

происходит с минимальной скоростью. Характер размножения ресничных простейших и в том числе тинтиннид подробно рассмотрен в работах И.В.Бурковского, изучавшего современных тинтиннид Белого моря. Обычное размножение делением, идущее достаточно быстрыми темпами, в определенные периоды жизни популяции прерывается половым процессом - конъюгацией. Бесполое размножение у инфузорий не может идти неограниченно долго, так как популяция стареет и без полового размножения рано или поздно вымирает. Бесполое размножение может продолжаться год или несколько лет и зависит не только от внутренних, но и от внешних факторов; можно искусственно создать условия для продолжения жизни бесполого поколения. Таким образом, процесс полового размножения в данной популяции может возникать только раз в год, а иногда и реже. Однако, в то время как потомки одних пар обнаруживают после конъюгации повышенную жизнеспособность и высокие темпы деления, потомки других характеризуются снижением темпа деления, могут погибать.

По данным ряда исследователей в периоды между конъюгациями индивидуумы избегают друг друга. В период же полового размножения они поворачиваются друг к другу устьевыми сторонами, контактируя краями перистом. Между особями образуются цитоплазматические мостики, они вращаются, принимая положение параллельное друг другу. При конъюгации партнеры обмениваются элементами ядерного вещества микронуклеусов.

Время наступления массовой конъюгации тесно связано с достижением популяцией максимальной плотности. Только небольшая часть популяции (5-12%) вступает в половой процесс.

### Строение скелета и систематика

Наружный скелет тинтиннид, называемый лорикой (или домиком, панцирем) может быть различного состава - полностью органический или органический с агглютированным материалом, главным образом у современных форм, кальцитовым и редко органическим у ископаемых форм; стенка может быть двухслойной, когда внутренний слой кальцитовый, а наружный органический - также у некоторых ископаемых форм.

У современных тинтиннид органическая стенка тонкая, прозрачная, но у многих форм она включает агглютированный материал - скелеты и фрагменты скелетов кокколитофорид, диатомовых водорослей, других одноклеточных, минеральные зерна. При этом тинтинниды проявляют высокую степень избирательности при выборе агглютината. Так они предпочитают определенные виды кокколитов, когда рядом существуют и другие.

По форме лорики тинтинниды могут быть различными, чаще всего они имеют вид кувшинчика различной высоты и диаметра, иногда почти шарообразные, в других случаях цилиндрические или даже трубчатые (рис. 3, 4). У лорики различается нижняя часть - аборальная, она может быть округлена, заострена или несет вытянутый каудальный отросток, называемый также аборальный рог, он часто не сохраняется в ископаемом состоянии. Верхняя, часто расширенная часть лорики называется адоральной, она имеет округлое отверстие - устье (оральная апертура) и у ряда форм окружена воротничком различной конфигурации. Воротничок может быть прямым, изогнутым. в различной степени, в различной степени и под разным

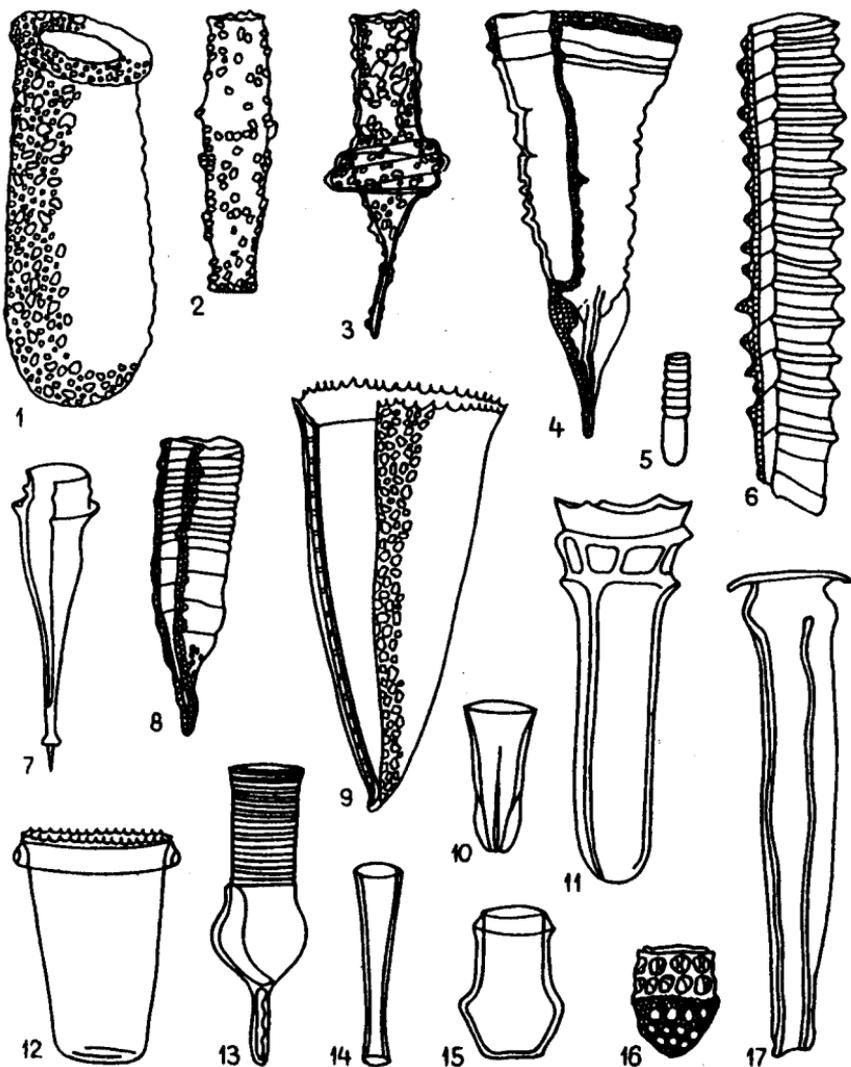


Рис. 3. Различная форма скелета у современных тинтиннид (J.Remane, 1971) 1 - *Tintinnidium neapolitanum*, 2 - *Leprotintinnus pellucidus*, 3 - *Tintinnopsis prowazeki*, 4 - *Favella helgolandica*, 5 - *Metacyclis annulata*, 6 - *Climacocyclis elongata*, 7 - *Xistonellopsis inaequalis*, 8 - *Cymatocyclis situla*, 9 - *Codonellopsis pacifica*, 10 - *Tintinnus macilentus*, 11 - *Undellopsis entzi*, 12 - *Dictyocysta magna*, 13 - *Daturella ora*

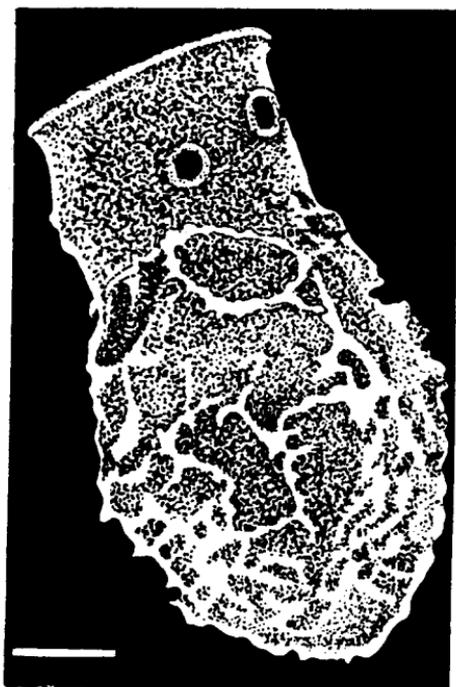


Рис. 4. *Codonellopsis americana* (Kofoid et Campbell) в СЭМ. Тихий океан. Пустая лорика, имеющая органическую шейку с порами и агглютинированные зерна, скрепленные органическим цементом. Масштабная линейка 8 мкм

углом отогнутым, в различной степени и под разным углом отогнутым, тонким или утолщенным, цельным или раздваивающимся (см. рис. 3,4)

В случае агглютированного панциря частицы агглютината вокруг воротничка значительно мельче (1-4 мкм), чем на остальной его части (8-14 мкм), сам же воротничок обычно полностью органический.

Поверхность лорики может быть гладкой или иметь скульптуру (во всяком случае у современных видов) в виде ребер, валиков, складок, уступов, сеточки.

Морфологические признаки, имеющие определяющее значение для характеристики тинтиннид различного ранга, следующие. Состав скелета - органический, кальцитовый, смешанного типа - является признаком таксонов высшего ранга - надсемейств при рассмотрении тинтиннид в ранге отряда. К надсемейству *Tintinnidea* Bonet, 1956 отнесены представители с органическим панцирем, к надсемейству *Calpionellidea* Bonet, 1956 - с кальцитовым и к надсемейству *Semichitinoideidea* Nowak, 1987 - с двуслойным панцирем (внутренний слой кальцитовый, наружный - органический).

Признаками более низких таксонов являются: присутствие в стенке агглютината. характер известковой стенки, наличие или отсутствие воротничка, его характер, форма панциря и характер устья, наличие и характер каудального рога, скульптуры и другие признаки.

Классификация как современных, так и ископаемых тинтиннид построена на основании детального изучения панциря, но если у современных форм он может быть исследован всесторонне, то у ископаемых представителей в силу их приуроченности к карбонатным фациям исследователи имеют дело только с сечениями панциря в шлифах пород. В последнем случае стенка лорики может быть перекристаллизована, а мелкие структурные детали не сохраниться.

Систематический состав ископаемых тинтиннид рассматривался многими исследователями: Ю. Ремане (*Remane*), К. Борза (*Borza*), Ф. Боне (*Bonet*), С.Ф. Макариевой и другими, но публикации с обобщенными характеристиками всех надвидовых таксонов отсутствуют.

В настоящее время тинтинниды многими биологами и палеонтологами рассматриваются в ранге отряда и ископаемые их представители могут быть объединены в следующую систему, опубликованную в отечественной литературе С.Ф. Макариевой в 1982г.

Отряд *Tintinnida* Corlies, 1955

Надсемейство *Tintinnidea* Bonet, 1956

Стенка раковины органическая, может содержать агглютинированный материал.

Семейство *Codonellidae* Kent, 1882

Род *Chitinoidella* Deben, 1963

Надсемейство *Semichitinoidea* Nowak, 1978

Стенка раковины двухслойная, внутренний слой известковый, наружный - органический.

Семейство *Semichitinoideidae* Nowak, 1978

Род *Praetintinopsella* Borza, 1969

*Durandella* Dragastan, 1970

*Semichitinoidea* Nowak, 1978

Надсемейство *Calpionellidea* Donet, 1956

Стенка раковины известковая.

Семейство *Calpionellidae* Bonet, 1956

Род *Calpionella* Lorenz, 1902

*Colomiella* Bonet, 1956

*Tintinopsella* Colom, 1948

*Lorenziella* Knauer et Nagy, 1964

*Borzaiella* Makarjeva, 1979

*Salpingellina* Colom, 1948

*Amphorellina* Colom, 1948

*Favelloides* Colom, 1939

*Coxliellina* Colom, 1948

*Vautrinella* Cuvillieri et Sacal, 1963

Семейство *Crassicollariidae* Makarjeva, 1982

Род *Crassicollaria* Remane, 1962

*Rossiella* Makarjeva, 1979

*Scalpratella* Makarjeva, 1979

Семейство *Remaniella* Catalano, 1965

Род *Remaniella* Catalano, 1965

*Foliacella* Makarjeva, 1979

*Colpionellita* Colom, 1948

*Furssenkoiella* Makarjeva, 1979

Семейство Calpionellopsidae Makarjeva, 1982

Род Calpionellopsis Colom, 1948

Praecalpionellopsis Borza, 1971

Основными критериями для выделения семейств надсемейства Calpionellidea являются состав и структура стенки раковины и характер воротничка. Стенка раковины может быть утолщенной под воротничком в наиболее широкой части раковины или в ее каудальной части. Утолщение стенки может быть заполнено кальцитом различной структуры или оставаться полым, воротничок может быть цельным или разветвленным. Приведенная выше система ископаемых тинтиннид далеко не является полной.

### Экология

Тинтинниды являются активно передвигающимися в водной толще организмами. Движение осуществляется с помощью ресничного аппарата и может быть поступательным в направлении переднего или заднего конца, но наиболее распространено движение по спирали с одновременным вращением вокруг оси тела. При движении мягкое тело может значительно вытягиваться из панциря.

Основная масса тинтиннид обитает в поверхностных слоях воды. Максимальная их численность приурочена к глубинам от 0 до 25 м в холодных и умеренных водах и от 0 до 50 м и более в экваториальных бассейнах. Однако распределение тинтиннид в столбе воды неравномерно и зависит от таких факторов как вертикальная миграция, содержание пищи, температура, время года и суток, интенсивность перемешивания водной массы и др. По данным И.В.Бурковского наибольшая плотность популяции того или иного вида иногда может быть приурочена к слою воды всего в несколько десятков сантиметров.

Температура обитания тинтиннид колеблется в значительных пределах от 3°C до 35°. некоторые виды выдерживают понижение температуры до 0° и ниже. Но активное деление происходит при достаточно высоких температурах. Видовое разнообразие тинтиннид

выше в экваториальных и субтропических бассейнах, существуют теплолюбивые и холоднолюбивые формы.

У некоторых тинтиннид, например у вида *Parafavella denticula* обнаруживаются сезонные изменения раковины. Летом, при благоприятных условиях, стимулирующих быстрое размножение они, как многие другие инфузории строят тонкие, прозрачные, мелкие панцири. А осенью и особенно зимой при низкой или отрицательной температуре и недостатке пищи, размножение происходит очень медленно, а скелет представлен крупными толстостенными раковинами. На основании таких значительных различий в характере панциря раньше их относили к разным видам.

Плотность популяции тинтиннид находится в прямой зависимости от плотности фитопланктона (кокколитофориды, диатомовые, динофлагеллаты), которыми они в основном питаются.

Тинтинниды служат пищей для ряда беспозвоночных и их личинок, оболочников, личинок рыб и для некоторых простейших.

В большинстве своем современные тинтинниды распространены в открытых океанических бассейнах. В неритовых областях, где они обитают в незначительном количестве, их панцирь агглютинирован главным образом минеральными частицами.

### **Географическое распространение и стратиграфическое значение ископаемых тинтиннид**

Если современные представители отряда *Tintinnida* обитают как в холодных и умеренных водах, так и в экваториальных бассейнах, то находки ископаемых форм, преимущественно позднеюрских и раннемеловых, приурочены к отложениям тепловодных бассейнов тропической и субтропической зон - к Тетическому поясу (рис.5). Они преобладают в пелагических фациях и единичны в осадках мелководного типа. В массовых количествах скелеты тинтиннид обнаружены в тонких серых пелитоморфных известняках или в более светлых фарфоровидных. Единичные экземпляры их встречены в органогенно-обломочных известняках. Находки верхнеюрских и раннемеловых тинтиннид известны почти во всех странах Средиземноморского региона - Испании, Франции, Италии,

Югославии, Греции, в Северной Африке. Они известны в тех же отложениях Западных и Южных Карпат - Словакия, Польша, Венгрия, Румыния. На территории бывшего СССР тинтиниды встречены в юрских и меловых отложениях Карпат, Крыма, Кавказа, Средней Азии (Большой Балхан, Копет-Даг, Гиссар). В странах Ближнего Востока их скелеты обнаружены в Иране, Ираке, Турции, Кувейте, Йемене.

В западном полушарии тинтиниды изучены из верхнеюрских и нижнемеловых областей Мексики, Кубы, Венесуэлы, в скважинах глубоководного бурения на Канадском Атлантическом шельфе, в Бискайском заливе в Северной Атлантике. Сходство комплексов тинтинид Средиземноморья, Центральной Америки и Канадского Атлантического шельфа в конце юры и начале мела обусловлено близким положением Евразийского, Африканского и Американского материков в начале раскрытия Атлантики.

Геологическая история тинтинид не вполне выяснена. Наиболее древние достоверные находки их известны из раковинного известняка (Мушелькальк) среднего триаса и верхнего лейаса о. Мальорка. Это представители семейства *Calpionellidae* с известковой стенкой - *Tintinnopsella*, *Amphorella*, *Lorenziella*, *Crassicolaria* и др. В карбонатных породах верхнего триаса в Западных Карпатах встречены представители семейства *Calpionellidae* (род *Praecalpionellopsis* и др.); в средне-верхнеюрских (келловей-киммеридж) отложениях на Северном Кавказе и в Средней Азии распространены также представители родов с известковой раковиной - *Borzaiella*, *Rossiella*, *Scalpratella*, *Foliciella*.

В среднем титоне появляются виды рода *Cytinoidella* с органической стенкой, они известны из среднего титона Западных Карпат, Северного Кавказа, в Йемене, где иногда представлены массовым количеством экземпляров.

С начала позднего титона известны тинтиниды с двухслойной стенкой панциря - *Semichitnoidella* и *Praetintinnopsella*, встреченные в соответствующих известняках Баварии, Испании, Западных Карпат и Кубы.

Расцвет тинтинид с известковой стенкой - надсемейство *Calpionellidae* - приурочен к концу позднего титона-валанжина. Это время характеризуется их быстрой эволюцией и широким географическим распространением, что позволило использовать их для разработки региональных стратиграфических схем, впоследствии послуживших основой для выделения стандартных зон.

В более молодых отложениях тинтинниды встречены в апте и альбе Мексики, Западных Карпат, Экваториальной Африки (Габон). Всего в интервале от верхнего триаса до верхнего альба установлено 77 видов, относящихся к 32 родам. Значительную часть этих видов (70%) составляют представители надсемейства *Calpionellidea*, встречающихся иногда в большом количестве экземпляров. Максимальное видовое разнообразие фиксируется в верхнем и берриасе.

В отложениях верхнего мела и палеогена достоверность находок тинтиннид не является общепризнанной. Однако морфологическое сходство скелетов ископаемых и современных представителей позволяет предположить их генетическую связь и отнести к одному отряду *Tintinnida*.

Наиболее полная зональная схема расчленения верхнетитонских-нижневаланжинских отложений по тинтиннидам была разработана Ю.Ремана в 60-е годы для юго-восточной Франции (см. рис.1,2). В дальнейшем на основании обобщения материалов по различным регионам на II Международной Планктонной Конференции, проходившей в 1970 г. в Риме были приняты стандартные зоны, сопоставленные с зонами Ю.Ремана (рис.6,7).

Разработанные стратиграфические схемы на уровне зональных подразделений увязаны с аммонитовыми зонами, что делает их достаточно надежными и обоснованными. В ряде случаев при расчленении и корреляции карбонатных отложений глубоководного типа, эта группа ископаемых является единственной, позволяющей проводить биостратиграфическое расчленение, особенно при расчленении разрезов скважин.

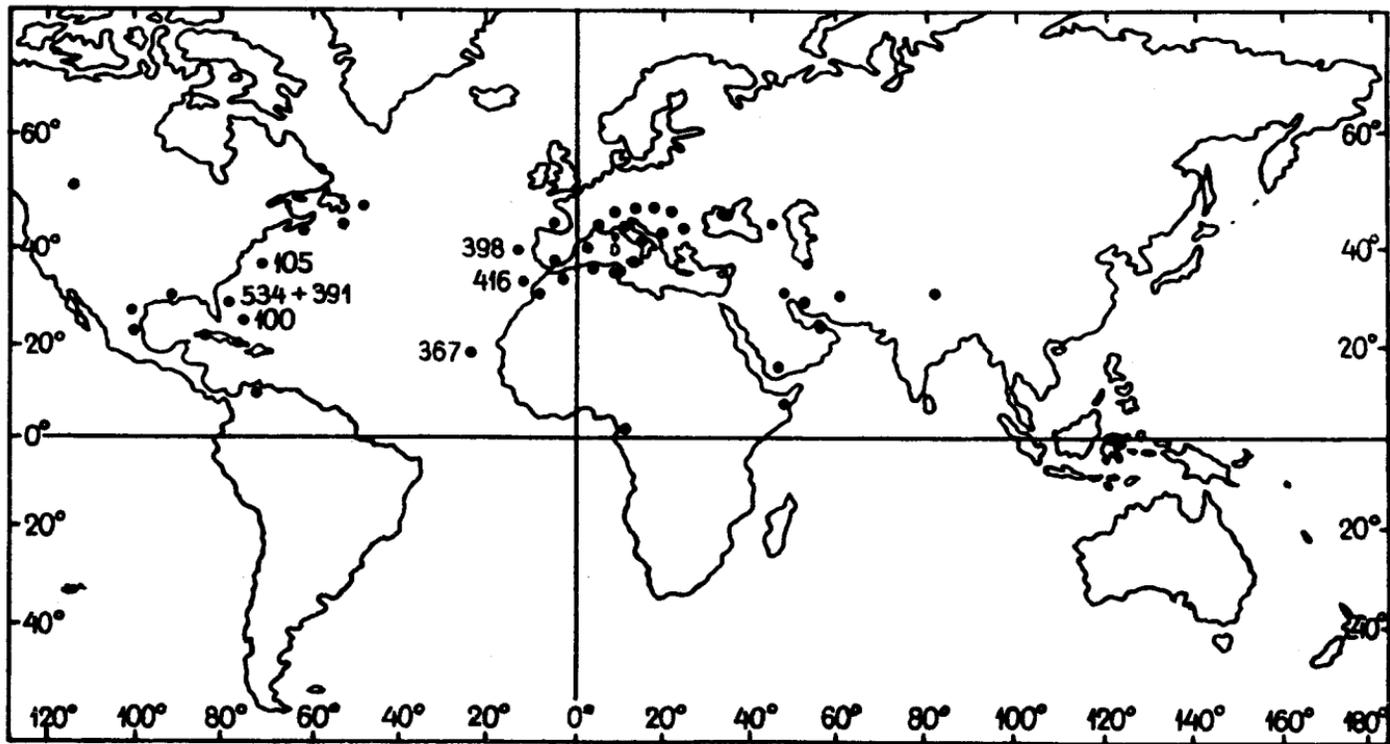


Рис. 5. Географическое распространение представителей семейства Calpionellidae. Номерами указаны скважины глубоководного бурения по J. Remane, 1989, с добавлениями И.В. Долицкой)

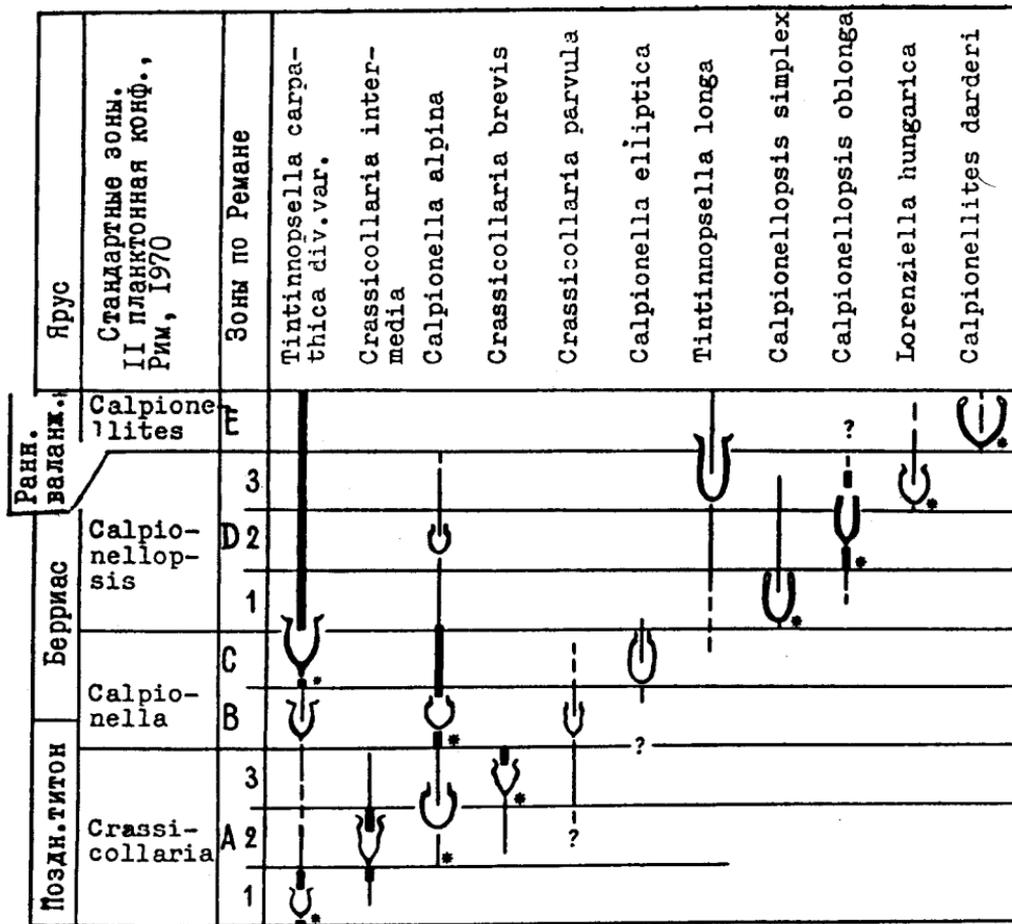


Рис. 6. Стратиграфическое распространение наиболее важных кальпионалид. Стратиграфические события, на основании которых проведены зональные и субзональные границы ( J.Remane, 1989)

Ярус	Римские стандартные зоны	Зоны по Ремане	Стратиграфические события
Ранний валанжин	Calpionellites	E	последние Calpionellites Bonet
			первые Calpionellites darderi
Берриас	Calpionellopsis	D	3 первые Lorenziella hungarica
			2 преобладание Calpionellopsis oblonga НАД Cs.simplex
			1 первые Calpionellopsis simplex
	Calpionella	C	переход к крупным Tintinnopsella carpathica
			и быстрое распространение
Поздний титон	Crassicollaria	A	"вспышка" Calpionella alpina (мелкая сферическая разновидность)
			3 преобладание Crassicollaris brevis НАД Cr.intermedia
			2 первые Calpionella alpina (крупная разновидность)
	"зона Chitinoidella"	A	1 первые Tintinnopsella carpathica (маленькая разновидность)

Рис. 7. Схема расчленения титонских-валанжинских отложений Воконтского региона (Ю-В Франция) по кальпионеллидам (J.Remane, 1989)

## II ЭКОЛОГИЯ ФОРАМИНИФЕР

Фораминиферы (тип Sarcodina, класс Foraminifera) чрезвычайно разнообразная группа морских простейших, имеющих раковину. Фораминиферы имеют огромное значение для разработки вопросов стратиграфии и палеогеографии из-за длительной истории их существования, большого разнообразия и повсеместного распространения во всех морских обстановках: от окраинных супермелководных морей до глубоководных бассейнов. Их представители освоили поверхностные, подповерхностные, глубинные воды и встречены на всех широтах и во всех океанах. Относительное обилие фораминифер в морских осадках позволило поставить морскую палеоэкологию на твердую количественную основу. Ранний этап изучения фораминифер связан с применением их при разработке стратиграфических шкал мезозоя и кайнозоя, позднее они очень интенсивно использовались для расчленения разрезов скважин. Бентосные фораминиферы активно изучались на протяжении этих ранних этапов, а с конца 50 - х годов усилия микропалеонтологов сконцентрировались на планктонных формах. Поскольку характеристики бентосных и планктонных фораминифер резко различны, они рассматриваются отдельно.

### Экология и распространение планктонных фораминифер

Планктонные фораминиферы (ПФ) появились в средней юре, а возможно еще в триасе, первоначально они представляли собой мелкие простые формы, похожие на современных глобигерин. Эти первоначально малозначимые организмы в результате бурного эволюционного развития стали важным компонентом палео- и современных океанов. Разнообразиие, глобальное распространение и быстрая геохронологическая смена обусловили широкое применение ПФ для стратиграфических исследований. Изучение развития ПФ во времени показало, что они проходят периоды резкой диверсификации, к которым можно отнести средний и поздний мел, палеоцен, средний эоцен, ранний и средний миоцен. Многие планктонные виды имеют короткий стратиграфический интервал распространения и могут быть с успехом использованы при разработке дробных стратиграфических шкал. Таксономическое разнообразие современных ПФ невелико,

примерно около 100 видов, в то время как современные бентосные фораминиферы включают около 5000 видов. В настоящее время структура и динамика современных планктонных фораминиферовых сообществ изучена достаточно полно. Кроме того исследованы процессы репродуктивных циклов, симбиоза, роста секреторной раковины, изотопный состав(изотопные сигналы),контролируемые определенными условиями и т.д.

### Особенности распределения

Биогеографическое районирование акваторий по распределению живущих ныне планктонных форм показано на рис. 8. Девять географических поясов (в направлении с севера на юг) формируют пять провинций и каждая из них представлена в обеих полушариях. Холодноводные районы характеризуются низким таксономическим разнообразием, тепловодные - высоким; однако некоторые холоднолюбивые формы представлены большим количеством особей. Под влиянием географического распространения вида (то есть под воздействием климатического фактора) может меняться характер навивания его раковины. Так направление навивания у полярного вида *Neogloboquadrina pachyderma* преимущественно левое в полярных провинциях и правое в субполярных. Расположение современных биогеографических провинций показывают тесную связь с климатической зональностью и с циркуляционными течениями. К примеру в Северной Атлантике тропическая провинция протягивается к северу вслед за Гольфстримом на западном берегу, а переходная провинция подходит к побережью Норвегии на восточном. Обилие ПФ контролируется подвижностью океанических поверхностных вод. Гидродинамически активные участки водных толщ обогащены питательными веществами; эти подвижные зоны обычно связаны с крупными контурными течениями, с границами течений, с зонами дивергенции водных масс и апвеллингами (в обоих случаях происходит подъем холодных глубинных вод обогащенных питательными веществами непосредственно к поверхности, рис. 9).

Необычайно высоко количество экземпляров ПФ

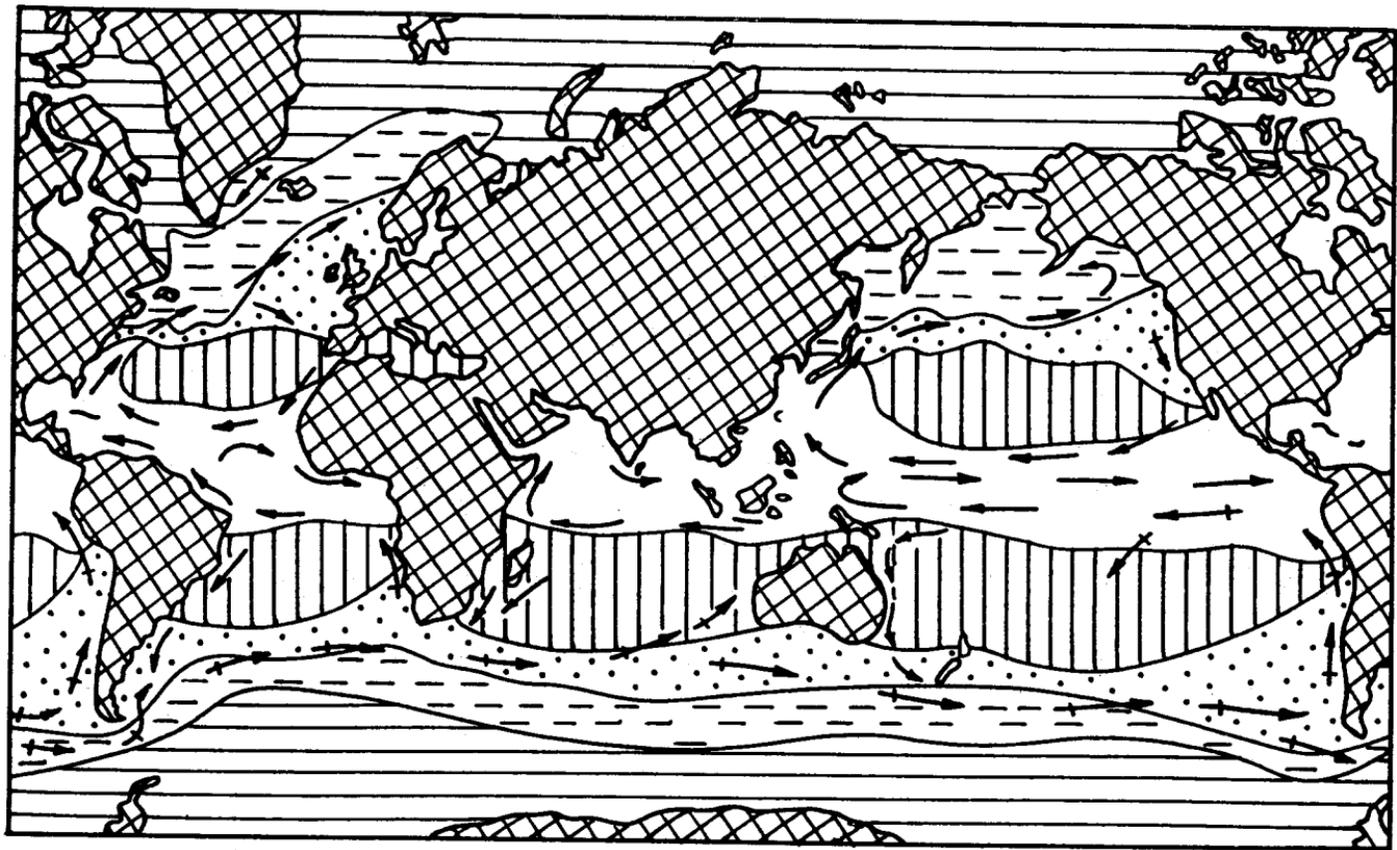


Рис. 8. Биogeографические фаунистические провинции живых планктонных фораминифер (по данным А.Ве, 1977); полярная область - горизонтальная штриховка; умеренная - пунктир; субтропическая - вертикальная; тропическая - белое поле

на единицу объема на этих участках ( $>10000$  экземпляров на  $1\text{м}^3$ ); центральные части водных масс обладают низким количеством экземпляров ( $< 1000$  экземпляров на  $1\text{м}^3$ ). Низкая плотность типична для центральных олиготрофных (то есть бедных питательными ресурсами) участков водных масс (менее 1000 экземпляров на  $1000\text{ м}^3$ ) и на континентальных шельфах. В этих случаях замутненность воды и/или пониженная соленость могут играть роль контролирующего фактора.

Широтная зональность в распределении ПФ определяется несколькими показателями: 1) видовое разнообразие комплекса; 2) таксономические различия (наличие или отсутствие определенных таксонов на разных широтах); 3) изменения численности каждого таксона и количественными соотношениями между видами; 4) внутривидовые морфологические вариации (фенотипические или подвидовые), выраженные в направлении навивания, общей формы раковины, в толщине ее стенки и т.д.

Наибольшее разнообразие ПФ отмечается в тропических областях, где обитают более 25 видов. С увеличением широты по мере приближения к полюсам оно заметно убывает - так в Арктике и Антарктике устойчиво встречается один вид. Между крайними широтными поясами наиболее заметны и таксономические различия. Левозавитые формы присущи холодноводным зонам, здесь же обычны и наиболее тонкостенные шиповатые особи.

Изменения в распространении и численности таксонов позволяют объединить их в пять связанных с определенными водными массами и биогеографическими провинциями групп (табл.1): 1) тропическая -  $24-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ ; 2) теплая субтропическая -  $20-24^{\circ}$ ; 3) холодная субтропическая -  $12-20^{\circ}$ ; 4) субполярная -  $5-12^{\circ}$ ; 5) полярная (Арктическая и Антарктическая) -  $0-5^{\circ}$ . Границы между комплексами и подкомплексами ПФ часто соответствуют гидрографическим границам, так например граница между тропическим и субтропическим комплексом совпадает с зоной тропической конвергенции (зона опускания теплых приповерхностных вод на глубину), граница между теплым и холодным субтропическими комплексами проходит по изотерме  $20^{\circ}\text{C}$ ; граница между субполярным и холодным субтропическим комплексами сопоставляется с субантарктической конвергенцией; граница между полярным и субантарктическим комплексами проходит вдоль линии полярного фронта.

Хотя биполярность комплексов ПФ в океанах четко выражена, имеются и некоторые исключения. Самым значительным среди них можно считать различие в распределении *Globorotalia truncatulinoides* в Северном и Южном полушариях. В Южном полушарии вид хорошо представлен в субантарктических водах с температурой около 5°C, в Северном - с температурами более 10°. Стратиграфические исследования показали, что вид адаптировался к субантарктическим условиям только 200-300 тыс. лет назад, в Северном полушарии подобной адаптации еще не произошло. Из этого следует, что в четвертичное время существовала биполярная изоляция холодноводных популяций, что подтверждается и распределением экофенотипов полярного вида *Neogloboquadrina pachyderma*, которые морфологически различны в Арктике и Антарктике.

Известно, что широтные закономерности распределения фораминифер нарушаются в зонах прибрежных апвеллингов, где температура значительно понижается. Помимо влияния на продуктивность планктона, апвеллинги воздействуют на таксономический состав комплексов. В них смешиваются холодноводные и тепловодные таксоны, обычно не встречающиеся вместе в обычных зонах открытого океана; также в них почти отсутствуют некоторые поверхностные виды и развиваются другие ПФ, приспособившиеся к обитанию на значительных глубинах.

В распределении ПФ наблюдается определенная "пятнистость" (мозаичность). Она связана с несколькими причинами: 1) развитие небольших водоворотов; 2) периодическое внедрение вод с низкой соленостью в поверхностные воды (<32‰), например от крупных рек - Амазонки, Миссисипи - приводит к замещению *Globigerinoides ruber* на *Globigerinoides sacculifer*; 3) изменение глубины обитания связанное с гаметогенезом, то есть с процессами размножения. Так репродуктивный цикл некоторых симбионтов контролируется лунными циклами. 4) нарушения в пищевых цепях и миграция фораминифер в поисках пищи. Примером может служить распределение ПФ в пятимесячный период у острова Барбадоса (рис.10).

Распределение ПФ связано также с сезонностью, которая является отражением температурного воздействия. Тропические и полярные поверхностные воды не подвержены значительным температурным перепадам. В то же время умеренные пояса характеризуются высоким температурным градиентом. Виды,

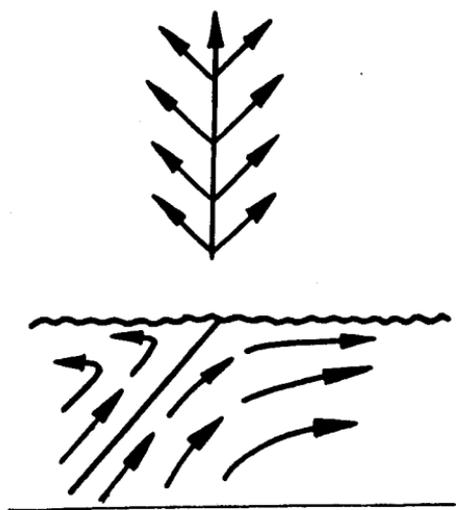


Рис. 9. Зоны дивергенции водных масс



Рис. 10. Пятнистость в распределении шпороватых ПФ у о-ва Барбадос (по Ch.Hemleben, M.Splinder, 1983)

обитающие преимущественно в умеренных зонах, как правило способны переносить высокие перепады температур. Субтропические виды разделяются на две группы, представители которых предпочитают различные условия. Например, в Саргассовом море гладкая, но килеватая *Globorotalia truncatulinoides* явно "зимний" таксон, в то время как шиповатые формы с глобигериноподобными камерами характерны для летнего сезона. На рис. 11 показано влияние температуры поверхностных вод на распределение раковин вида *Neogloboquadrina pachyderma*. В зимние месяцы этот полярный вид, причем его левозавитая разновидность - группа А - наиболее обилен.

**Г л у б и н а   р а с п р е д е л е н и я   П Ф** различна. Большинство из них предпочитает жить в пределах эуфотической зоны, из-за ее обогащенности питательными веществами и в частности фитопланктоном. Также и некоторые водоросли-симбионты ограничивают обитание фораминифер верхним слоем воды, в котором осуществляется реакция фотосинтеза. Однако те таксоны, которые не содержат симбионтов, могут совершать значительные вертикальные миграции. Они носят суточный или сезонный характер, а также могут быть связаны с плотностной стратификацией водной толщи. Так в холодные сезоны или в районах высоких широт эти организмы тяготеют к поверхностным участкам, а в тепловодных провинциях осваивают более глубокие участки водной колонки. Погружение взрослых особей в более низкие холодные воды по мере созревания и старения также очень типично для некоторых таксонов. В то же время существуют виды, весь жизненный цикл которых проходит в пределах одной глубинной зоны.

На табл. 2 приводятся группы современных ПФ, предпочитающих различные глубины обитания. Эти данные были получены в рейсах и являются результатом обобщения представлений многих авторов.

### Морфологические особенности

Лабораторные исследования онтогенеза (индивидуального развития) некоторых видов ПФ показали, что они

Таблица 1

Группы видов фораминифер различных биогеографических провинций (по данным А. Ве, 1977)

Тропические виды:	<i>Globorotalia menardii</i> (cultrata), <i>Globorotalia tumida</i> , <i>Pulleniatina obliquiloculata</i> , <i>Sphaeroidinella dehiscens</i> , <i>Neogloboquadrina dutertei</i> (с зубом).
Виды, характерные как для тропических так и для теплых субтропических вод:	<i>Globigerinoides ruber</i> , <i>Globigerinoides sacculifer</i> .
Тепловодные субтропические виды:	<i>Hastigerina pelagica</i> , <i>Globorotalia hirsuta</i> , <i>Neogloboquadrina dutertei</i> (без зуба).
Холодноводные субтропические виды:	<i>Globorotalia inflata</i> , <i>Globorotalia truncatulinoides</i> , <i>Globigerina falcoensis</i> , <i>Neogloboquadrina pachyderma</i> (правозавитая).
Субполярные виды:	<i>Globigerina bulloides</i> , <i>Globigerina quinqueloba</i> , <i>Neogloboquadrina pachyderma</i> (левозавитая).
Полярный вид:	<i>Neogloboquadrina pachyderma</i> (левозавитая).

Таблица 2

Группы планктонных фораминифер, предпочитающих различные глубины обитания (по А. Ве, 1977 и J.W. Murray, 1991)

Мелководные виды:	<i>Turborotalia quinqueloba</i> , <i>Globigerinoides</i> (глубины около 50м) <i>ruber</i> , <i>GI-noides sacculifer</i> , <i>GI-noides conglobatus</i>
Переходные виды:	<i>Globigerina bulloides</i> , <i>Hastigerina pelagi</i> (50-100м) <i>ca.</i> , <i>Pulleniatina obliquiloculata</i> , <i>Neogloboquadrina dutertei</i> , <i>Orbulina universa</i> , <i>Globigerinita glutinata</i>
Глубоководные виды:	<i>Globorotalia</i> spp., <i>Neogloboquadrina pachyderma</i> (> 200м), <i>Sphaeroidinella</i> (> 100м) <i>dehiscens</i>

проходят в своем развитии пять фаз или стадий: пролокулула, юношеской (ювенильной) стадии, неонической (отроческой), взрослой и старческой или терминальной. Среди планктонных фораминифер выделяется следующие три группы видов. 1. *Globigerinella aequilateralis*, *Globigerinoides conglobatus*, *G. sacculifer*, *Orbulina universa*. Раковина на юношеской стадии имеет несколько крупных пор, сконцентрированных вдоль швов, гладкую стенку с редкими шипами и внепупочное устье. Когда размеры раковины достигают 80мк, происходит резкий переход в неоническую стадию: густо расположенные шипы покрывают камеры, имеющие большое количество пор. Поверхность стенки имеет ячеисто-сотовое строение. В течении этой стадии число камер в обороте уменьшается и первичное устье перемещается к периферическому краю. Раковина достигает взрослой стадии при размерах около 200мк, у нее появляются дополнительные устья. 2. *Globorotalia menardii*, *Neogloboquadrina dutertrei*. Онтогенетическое развитие сходно с группой 1 за исключением характера поверхности стенки, покрытой пестулами, а не шипами. Киль развивается у *Globorotalia menardii* на неонической стадии. 3. *Candeina nitida*, *Globigerinita glutinata* и *G. juvenilis*. Эти виды существенно не меняют морфологических признаков на протяжении всего онтогенеза.

Наблюдения за скоростью роста раковины показали, что у живых ПФ она в значительной мере контролируется источниками питания. При этом скорость добавления новых камер уменьшается с возрастом. Нормальный рост камер у ПФ происходит с постепенным увеличением их размеров и без какого-либо коренного изменения формы. В других случаях, если рост происходит медленно и неравномерно, последующие камеры могут быть меньше предыдущих, или иметь неправильную форму. Такие раковины называются кумерформами, появление которых обычно связано с возникновением стрессовых условий. У некоторых видов модификации раковины связаны с гаметогенезом.

Навивание раковины у ПФ может быть различно, так как трохоидные раковины могут быть как право- так или левозавитыми. Обычно оба морфотипа присутствуют у особи одного и того же вида, не проявляя какой-либо экологической зависимости. Однако, у некоторых видов географическое распределение право- и левозавитых особей различается. Например, у вида *Neogloboquadrina pachyderma* в субполярных областях преобладают правозавитые особи, а в полярных - левозавитые. Хотя на первый взгляд это явление

кажется на прямую связанным с температурным воздействием, окончательной ясности здесь пока нет. Существует много гипотез и различных взглядов на эту проблему, так некоторые из них пытаются объяснить изменения характера навивания раковины чисто генетическим влиянием, которое может быть различным в различных водных массах. Замечено, что часто право- и левозавитые раковины одного и того же вида могут иметь разные размеры, толщину стенки и другие параметры и находиться в различных размерных фракциях.

У живых ПФ существуют различия в характере пористости и раковины, то есть в количестве и размерах пор не только у различных видов, но и у различных особей одного вида. А.Бе изучил диаметр пор, а также их плотность на единицу площади раковины у особей 22 видов. Оказалось, что особи из экваториальных водных масс имеют высокую плотность пор и большие их размеры; так экваториальный таксон *Globigerinoides sacculifer* содержит 18% на единицу площади раковины, а полярный *Neogloboquadrina pachyderma* - только 2%. Интересно, что у вида *Orbulina universa* из Индийского Океана плотность пор на единицу площади у особей из низких широт составляет 11 %, а из высоких - 4% (рис. 12). Эти экспериментально установленные различия могут быть обусловлены стремлением к повышению плавучести, плотностью воды, температурой, освещенностью, то есть влиянием среды обитания. К сожалению, до сих пор практически не изучено изменение пористости раковины в онтогенезе.

В последние два десятилетия раковины ПФ служат прекрасным материалом для изучения содержания в них разного рода стабильных изотопов или так называемых изотопных сигналов (рис. 13). Содержание стабильных изотопов кислорода в раковинах фораминифер указывает на изменения температурных условий, колебания изотопов углерода связано с динамикой углеродного цикла и первичной продуктивностью водной толщи.

Результаты изучения раковин *Orbulina universa* и *Globigerinoides sacculifer* подтвердило зависимость содержания в раковинах  $\delta^{18}\text{O}$  от температурных условий. Сезонные изменения изотопного состава кислорода показывают прямую зависимость от

поверхностных температур с уменьшением значений  $\delta^{18}\text{O}$  в летние месяцы и увеличением в зимние. Характеристики колебаний  $\delta^{18}\text{O}$  отражают также незначительные температурные колебания водной толщи в полярных областях, где нет резких различий между сезонами и различными глубинами. Интересно, что у некоторых глубоководных таксонов, обитающих в холодных слоях воды происходит образование карста (дополнительного кальцитового слоя, облегающего всю раковину), как бы "шуба" или "зимнее пальто". Кальцификация раковины ниже эуфотической зоны наблюдается у 45% раковин так называемых глубоководных таксонов.

Распределение стабильного изотопа  $\delta^{13}\text{C}$  менее хорошо изучено. Оно в значительной мере связано с присутствием и активной деятельностью симбионтов, которая резко уменьшает свое влияние с глубиной водной колонки. В то же время исследования последних лет показывают сложную зависимость  $\delta^{18}\text{O}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  не только от температурных условий, но и от других экологических параметров, а также от генетического и биологического контроля. Иногда приходится наблюдать два или даже три типа популяций у раковин одного и того же вида, при этом их раковины имеют различные изотопные характеристики. Так например вид *Globorotalia truncatulinoides* из южных окраин Индийского океана представлен тремя популяциями с резко отличной высотой спирали от высоко конической в субтропиках до сжатой удлинённой в субантарктической. Им присущи и различные изотопные сигналы.

### Жизненные процессы

Важным фактором в жизненном цикле ПФ является их п л а в у ч е с т ь. Лишенные способности активно передвигаться ПФ должны обладать высокой плавучестью. Раковины их состоят из кальцита, плотность которого в 2,7 раза больше плотности морской воды. Экспериментальные исследования показали, что пустые раковины опускаются в морской воде со скоростью 0,3-2,3 см/мин. Для того, чтобы сохранить плавучесть все ПФ имеют маленькие размеры при относительно большом объеме. Это приводит к возрастанию их удельной поверхности, усиливает торможение за счет трения и увеличивает способность к парению в водной толще. Шарообразная

форма раковин и развитие рельефа на их поверхности также увеличивают площадь соприкосновения с водой. Примерно половина современных форм имеет шипы, выступающие радиально над поверхностью раковины. Шипы служат также дополнительной поддержкой для цитоплазмы. Иногда суммарная длина системы шипов в пять раз превышает диаметр камер, от которых они отходят. У некоторых видов шипы сплюснуты или имеют различные выступы в поперечном сечении, все это также увеличивает площадь поверхности раковины. ПФ могут иметь одно относительно крупное устье или же многочисленные более мелкие устья, сокращающие вес раковины.

Вязкость воды возрастает, как известно, с понижением температуры, при 0°C она в два раза выше, чем при 25°C; таким образом вязкость увеличивается с глубиной водного столба и географической широтой. Поскольку раковины фораминифер в теплой воде тонут в два раза быстрее, они должны иметь более легкую конструкцию. Именно поэтому тропические виды имеют более тонкую раковину, с большим количеством пор, более крупным устьем и четкими хорошо развитыми шипами. ПФ также увеличивают плавучесть за счет включения в цитоплазму пузырьков газа, липидов и других жировых веществ. Таким образом, комбинация особенностей раковины и цитоплазмы дают общую плотность организма, близкую к плотности морской воды (около 1,026 г/см<sup>3</sup>). Определенные виды ПФ нуждаются в поддержании фиксированного положения в водном столбе, причем одни предпочитают определенные глубины обитания, другие в течение жизненного цикла совершают значительные вертикальные миграции. Эти мигрирующие группы должны обладать свойствами, облегчающими процесс погружения. Среди взрослых особей организмы, обитающие близко к поверхности обычно мельче, чем в более глубоких слоях.

Некоторые фораминиферы совершают кроме того суточные и другие вертикальные миграции. С. Эмилиани, измерив изотопные сигналы в раковинах мертвых ПФ из осадков и установив температурные характеристики водной толщи, в которой они обитали, впервые предположил, что различные виды предпочитали различные глубины обитания. Экспериментальные исследования позволили установить закономерности вертикального распределения видов у современных ПФ. А. Бэ (Be, 1977, 1982) выделил среди них три группы видов: поверхностные, промежуточные и глубоководные.

Поверхностные виды осваивают глубины от 0 до 50 м. К ним относятся большинство видов *Globigerina* и *Globigerinoides*. Промежуточные (50-100 м): шиповатые виды - *Globigerina bulloides*, *Hastigerina pelagica*, *Orbulina universa*, *Globigerinella aequilateralis*, *Globigerina calida*; нешиповатые виды - *Pulleniatina obliquiloculata*, *Neogloboquadrina dutertrei*, *Candeina nitida*, *Globigerinita glutinata*. Глубоководные: килеватые *Globorotalia*, *Neogloboquadrina pachyderma*, *Sphaeroidinella dehiscens* (см. табл. 2).

Другим важным аспектом жизненного цикла ПФ является наличие п и щ и. Освоение ПФ океанических пространств зависит во многом от количества пищевых ресурсов и от положения в пищевых цепях. Пищей для фораминифер могут быть особи зоо-, фитопланктона или органический детрит. У некоторых видов псевдоподии растянуты на шипах и это значительно увеличивает объем организма, помогая улавливать пищу. Обычной пищей для подобного типа организмов являются *Soropoda*, которые служат основным пищевым ресурсом в олиготрофных участках океанов. Шиповатые формы часто теряют шипы, но как правило крайне быстро их регенерируют. Эта способность различна у различных видов, например *Globigerinoides ruber* обладает высокой регенерирующей способностью, а *Globigerinoides sacculifer* - нет. Нешиповатые раковины при повреждении быстро убирают псевдоподии, но через некоторое время возвращаются к исходному состоянию.

Часто фораминиферы содержат внутри себя симбионтов которые служат дополнительным поставщиком пищи. Поверхностные и плавучие шиповатые ПФ практически все имеют симбионтов и более других приспособлены к освоению олиготрофных, бедных пищевыми ресурсами зон океана. Благодаря им фораминиферы даже здесь получают достаточное количество пищи для процессов кальцификации и построения раковины. Фотосинтетическая активность симбионтов повышает также и первичную продуктивность олиготрофных зон, делая их вполне пригодными для обитания зоопланктона.

Нешиповатые таксоны обычно всеядны и имеют большую плотность популяции в гетеротрофных, богатых пищевыми ресурсами зонах. Это области высокой первичной продуктивности - зоны апвеллингов и интенсивных поверхностных течений.

Ж и з н е н н ы й ц и к л каждой особи имеет продолжительность от рождения до смерти или до гаметогенеза. Размножение наступает обычно по достижении организмом зрелости,

которая наступает быстрее в гетеротрофных зонах. Это подтверждают и экспериментальные исследования. Так при ежедневном получении пищи *Globigerinoides sacculifer* достигает зрелости за 14-16 дней, а при кормлении только через три дня - за 20-28 дней. Эти исследования показывают важное значение количества питательных веществ для достижения особью зрелости и ускорения процессов гаметогенеза. Продолжительность жизни у отдельной особи оценивается по разному и зависит от многих факторов. Одни исследователи определяют ее примерно двумя неделями, другие ограничивают ее лунным циклом. В теплых водах продолжительность жизни отдельной особи короче, а скорость воспроизведения выше, чем в полярных. Экспериментальные данные показывают также, что жизненный цикл более длителен в хорошо освещенных зонах.

Из всего вышесказанного следует, что на распределение живых ПФ оказывают важное воздействие как абиотические, так и биотические факторы. Среди абиотических факторов, отражающих влияние среды, следует в первую очередь отметить температуру, соленость, гидродинамический режим, присутствие питательных веществ, освещенность и газовый режим. Нарушение привычных параметров некоторых из этих факторов приводит к невозможности процессов размножения, другие контролируют их разнообразие и количество особей. Иногда эта связь является прямой, например обилие и температура или соленость, в других случаях связь обнаруживается опосредованно, как например при обогащении холодных вод питательными веществами.

Влияние биотических факторов в первую очередь включает симбионтные связи, питательные цепи, внутри- и межвидовые взаимоотношения, а также биопродуктивность. Симбионты и питательные цепи уже обсуждались. Хищничество со стороны других организмов может оказывать влияние как отбор между особями одного вида с разными размерами раковины, но вряд ли имеет влияние как межвидовой регулятор. Изложенный материал создает впечатление, что каждый вид ПФ имеет свою, резко обособленную влиянием тех или иных параметров экологическую нишу, а межвидовой отбор практически отсутствует. Однако реальная картина является по-видимому гораздо более сложной.

Классификация современных ПФ основана на признаках взрослых особей и на особенностях онтогенеза. Так вид *Globigerinoides tubifera* соединяет в себе как бы три взрослых рода. На юношеской стадии

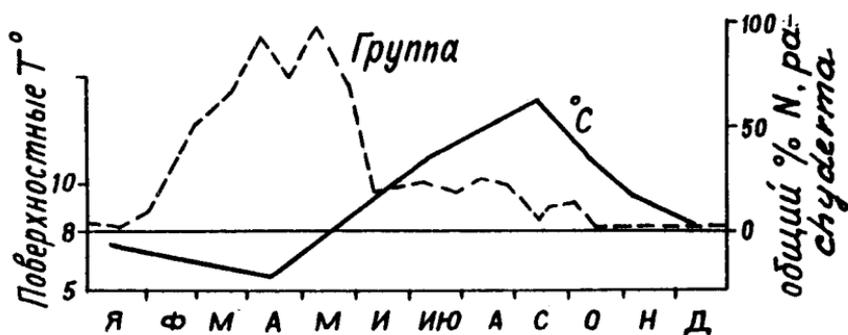


Рис. 11. График распределения раковин *Neogloboquadrina pachyderma* (группа А) в зависимости от температуры поверхностных вод на протяжении одного года (по Reynolds, Thunnel, 1986)

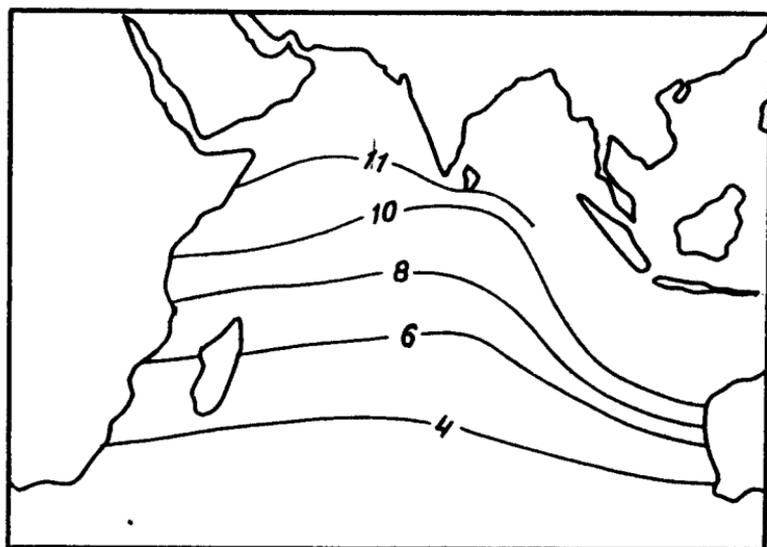


Рис. 12. Изменение пористости у раковин *Orbulina universa* в Индийском океане в зависимости от широты (по А.Ве, 1973) Цифры означают плотность пор на единицу поверхности раковины

он сходен с взрослыми глобороталидами, на неонической - напоминает взрослых *Globigerina*, на зрелой - *Globigerinoides*.

Современные представления об эволюции ПФ основываются на следующих положениях:

1. Эволюция ПФ в мезозое и кайнозое представляет собой последовательную смену морфотипов, отражающих их адаптацию к изменяющимся океаническим обстановкам.

2. Колебания в разнообразии и обилии ПФ также являются отражением этих обстановок. В течении стрессовых (неблагоприятных) эпизодов океанические пространства осваивались примитивными таксонами, напоминающими по своему облику юрских предков. Эти формы обладали способностью к быстрому воспроизведению, быстрому росту особей и высокой их толерантностью (приспособляемостью) к быстро изменяющимся обстановкам (рис. 14).

В течение относительно стабильных периодов адаптация шла по линии прогрессивного освоения более глубоких вод путем быстрого приобретения новых морфологических признаков. Особи этих таксонов имеют относительно длительный жизненный цикл, меньшую способность к воспроизведению и приспособляемость к узким вполне специфичным условиям среды (см. рис. 15).

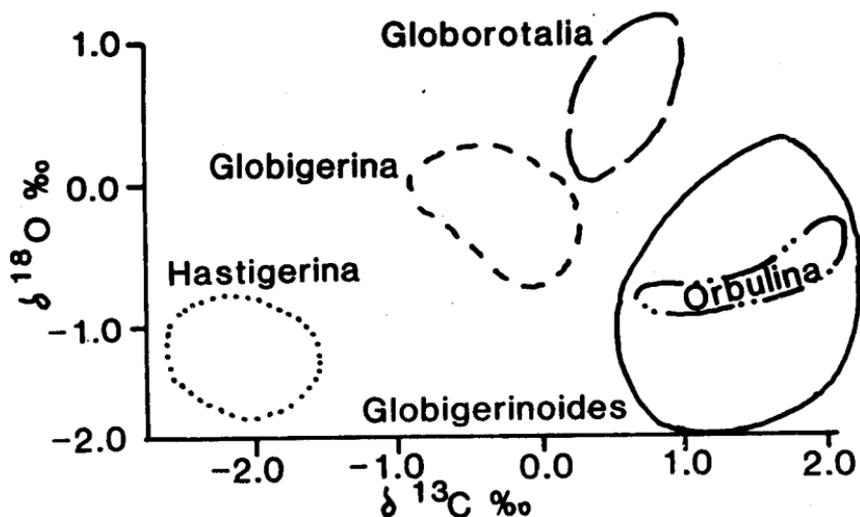


Рис. 13. Изотопные сигналы у некоторых родов ПФ

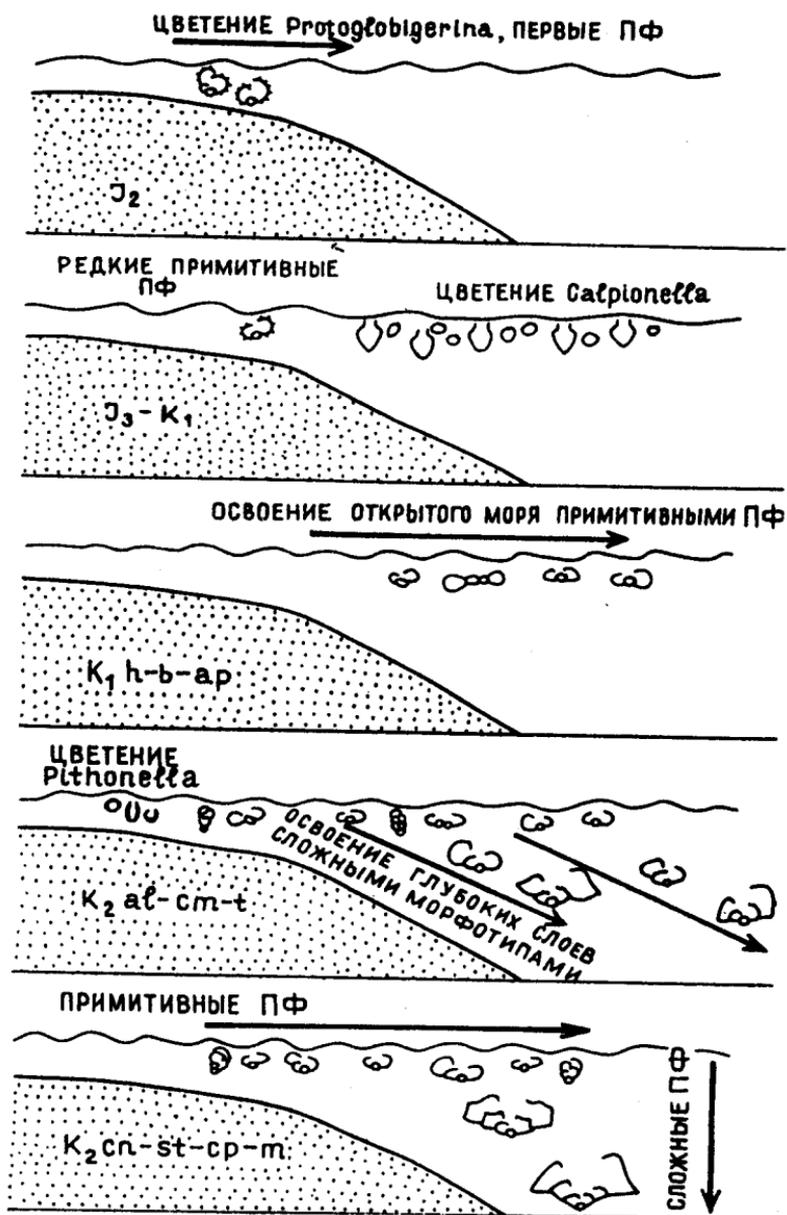


Рис. 14. Эволюция планктонных фораминифер на протяжении мезозоя (по М.Сарон, 1983). На рисунках очень хорошо видно последовательное освоение морских акваторий от прибрежных до открытых участков, увеличение количества экологических ниш, и как следствие, появление различных морфотипов .

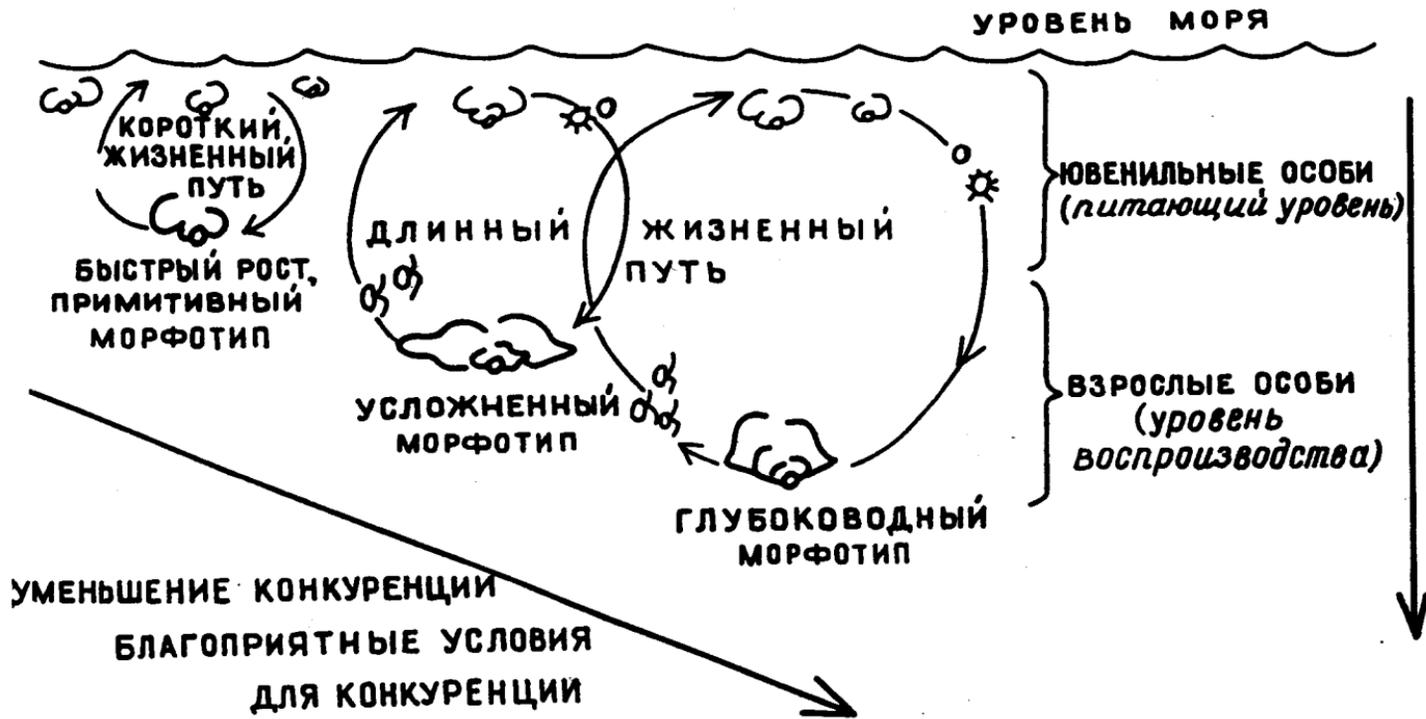


Рис. 15. Различный характер жизненного цикла у примитивных и сложных морфотипов у мезозойских ПФ (по М.Сарон, 1983)

## Экология и распространение бентосных фораминифер

В отличие от планктонных форм бентосные фораминиферы (БФ) живут у раздела вода - осадок. Большинство из них способно передвигаться, хотя имеются сидячие формы, прикрепленные к субстрату либо временно - псевдоподиями, либо постоянно - путем цементации. В осадках БФ легко отличаются от планктонных по разнице в форме и текстуре поверхности стенок раковины. БФ встречаются в различных обстановках от солоноватых до нормальных морских и живут на любых глубинах. Они встречены на любых широтах, хотя биогеографический провинциализм частично определяется географической широтой, наибольшее же их разнообразие установлено в тропических областях. В то же время изменения количественного и качественного состава от полюсов к экватору могут усложняться за счет влияния местных особенностей среды. БФ подразделяются на две большие группы: мелкие от 20 до 300 мкм и крупные до 16 мм.

Крупные фораминиферы резко обособлены таксономически и встречаются в основном в мелководных тропических морях. Мелкие фораминиферы таксономически очень разнообразны, но на больших глубинах количество экземпляров намного меньше.

На континентальных шельфах в пределах сублиторали численность БФ может быть относительно большой. В большинстве типов морских осадков они достаточно обильны, и представляют интерес как для палеоэкологических, так и для стратиграфических исследований. Биология БФ изучена лучше, чем планктонных, поскольку они легче поддаются культивации. Однако, большая часть полученной информации относится к мелководным формам и нетипична для глубоководных таксонов очень важных для палеогеографических реконструкций океанских бассейнов.

Раковины бентосных фораминифер дают также материал с больших глубин для изотопно-кислородных и изотопноуглеродных реконструкций, для получения сведений об истории распространения придонных вод и о термогалинной структуре древних океанов.

Кроме того, особенности распределения могут указать на снос осадков вниз по склону, так как давно уже было установлено, что они переносятся на большие глубины в ходе переотложения.

Распределение БФ с глубиной в батинальных и абиссальных зонах (> 500 м) достаточно хорошо известно, и эти данные очень важны для тектонических построений. По ним можно восстанавливать палеоглубины, историю погружения и воздымания асейсмичных хребтов и тектоническую историю континентальных окраин.

Информация о палеоглубинах, получаемая по бентосным фораминиферам из эпиконтинентальных бассейнов, позволяет восстановить историю эвстатических колебаний уровня Мирового океана. Кроме того, современная супермелководная фауна супралиторали группируется в характерные комплексы, которые являются индикаторами разнообразных мелководных обстановок осадконакопления. Именно эти обстановки наиболее разнообразны и изменчивы с большим трудом поддаются реконструкциям.

Раковины БФ разнообразны по строению и варьируют от очень простых однокамерных до многокамерных со сложной внутренней структурой. Наиболее существенные различия обнаруживаются у стенок раковин.

Стенка может быть псевдохитиновой, агглютинированной, состоящей из обломочных частиц осадка, секреторной кальцитовой или арагонитовой различной микроструктуры, а у некоторых редких глубоководных форм - опаловой.

Фораминиферы с псевдохитиновой стенкой не имеют большой ценности для палеоэкологии и стратиграфии, так как обладают нестойкой раковиной, не сохраняющейся в ископаемом состоянии.

Агглютинирующие формы используют широкий спектр материалов: от кварца и других минеральных зерен до биогенных карбонатных и других частиц, например спикул губок. Одни виды очень избирательны по отношению к материалу, из которого они строят раковину, другие могут использовать самые различные частицы. Так, например, некоторые виды замечательны тем, что строят стенку из кокколитов только одного вида. Частицы осадка цементируются органическим веществом, карбонатом кальция или железа, цементом смешанного состава.

Формы, живущие в сильно недосыщенных карбонатом кальция водах, используют некарбонатный цемент, они пользуются широким распространением в полярных и абиссальных областях.

### Особенности распределения

Закономерности распространения БФ очень сложны, поскольку они контролируются большим количеством разнообразных характеристик, среди которых можно выделить абиотические и биотические факторы. Распространение БФ показывает тесную корреляцию с глубиной, так как этот фактор определяет многие другие параметры среды: температуру, соленость, освещенность, концентрацию питательных веществ, газовый режим и т.д. Однако эта связь является еще более сложной, так как распределение их является пятнистым (мозаичным). Оно является таковым с точки зрения ареалов отдельных видов, их разнообразия и биомассы. Эти различия могут быть вызваны крайне незначительными причинами, без детальных исследований они часто неуловимы. В любом конкретном районе много ограничивающих факторов, но только один или два из них достигают критических для каждого конкретного таксона. Поэтому на разных участках морского дна распространение отдельных видов может контролироваться различными лимитирующими факторами. Виды могут выживать в той экологической обстановке, где они не способны воспроизводиться, что зачастую приводит к искажению палеоэкологических выводов. В целом биогеографическое распространение БФ закономерно связано с широтной зональностью. Мелководные эпиконтинентальные фауны формируются в результате меж- и внутритрокеанской изоляции. В масштабе Мирового океана распространение главных мелководных фаунистических провинций контролируется преимущественно температурными колебаниями.

Температура является одним из главных факторов, влияющих на распределение БФ. В океанах температурные флуктуации связаны либо с сезонными колебаниями, либо с изменением глубины. Четыре критических уровня может быть установлено для БФ, обитающих в экологических нишах, где температурные значения наименее постоянны: 1) минимальная температура для выживания; 2) минимальная температура для воспроизведения (репопуляции); 3) максимальная температура для воспроизведения; 4) максимальная температура для выживания. Наблюдения в рейсах, а также экспериментальные данные над температурным контролем позволили установить следующее: 1) температура является одним из главных факторов, контролирующих процессы выживания и воспроизведения

большинства БФ; 2) определенные виды могут переносить воздействие экстремальных температурных условий, особенно в тех местах, где эти условия обычны; 3) различные виды приспособлены к различным температурным колебаниям. Следует отметить, что эти экспериментальные данные (то есть наблюдения над поведением БФ в культурах) справедливы только для литоральных и лагунных обстановок, и могут существенно отличаться в более глубоководных участках морских акваторий.

**С о л е н о с т ь** также сильно влияет на распределение БФ как и температура. Наиболее оптимальными для выживания и активного воспроизведения являются значения между 26 - 33 ‰, при значениях солености ниже 25 ‰ и выше 37 ‰ рост популяции у большинства видов приостанавливается. Имеется целый ряд форм распределение которых теснейшим образом связано с обстановками, определяемыми именно соленостью, испытывающей наиболее заметные колебания в прибрежных зонах, маршах и лагунах. При этом существует целый ряд форм, приспособившихся даже к таким экстремальным ситуациям.

**К о л и ч е с т в о** и **с о с т а в** **п и щ и** имеет также необычайно сильное влияние на количественный и качественный состав комплексов БФ, а также на процессы репопуляции. Главным питательным источником для фораминифер являются диатомовые и флагелляты, от обилия которых зависит их жизненный потенциал. Наблюдения, проводимые в рейсах, а также лабораторные исследования многих микропалеонтологов позволили установить приуроченность отдельных видов к определенным зонам с повышенным пищевым потенциалом. Кроме того некоторые таксоны крайне избирательны в отношении пищи. Одни предпочитают флагелляты или диатомовые, причем исключительно живые организмы; другие используют мертвые особи тех же организмов. Одни едят только флагеллят, другие только диатомей; существуют виды, питающиеся только одним видом диатомовых водорослей. Вполне вероятно, что количество и вид пищи действует как контролирующий фактор для распределения, роста и воспроизведения большинства БФ. Очевидно, что БФ в значительной мере связаны с характером **с у б с т р а т а**, на котором они обитают. Субстрат может быть самым разнообразным: от мягкого карбонатного или некарбонатного ила до скального грунта или например до водорослевого мата.

Те экологические группы, которые живут на поверхности грунта носят название эпифауны, зарывающиеся группы называют инфауной. Многие особи являются свободно живущими, то есть передвигаются, используя псевдоподии; другие прикрепляются к грунту с их помощью (табл.3). Среди современных БФ представители некоторых таксонов могут быть как прикрепленными, так и свободно живущими, например *Elphidium*. Большинство таксонов предпочитает свободно живущий образ жизни. Исключения составляют особи, обитающие в активной гидродинамической обстановке, когда они вынуждены прикрепляться к крупным песчаным зернам или обломкам раковин. Взаимоотношения с субстратом, ориентация раковины в пространстве, ее форма тесно связаны не только с гидродинамикой, но и с пищевой стратегией.

Таблица 3

Различные экологические группы БФ, в зависимости от их взаимоотношения с субстратом (по данным J.W.Murray, 1991)

Свободно-живущие	Эпифауна	Инфауна
	<i>Quinqueloculina</i>	<i>Elphidium</i>
	<i>Triloculina</i>	<i>Ammonia</i>
	<i>Elphidium</i>	<i>Uvigerina</i>
Прикрепленные		<i>Cassidulina</i>
	<i>Rosalina</i>	<i>Elphidium</i>
	<i>Pararotalia</i>	<i>Trochammina</i>
	<i>Elphidium</i>	
Сидячие	<i>Hanzawaia</i>	
	<i>Cibicides</i>	<i>Lepidodeuterammina</i>
	<i>Rosalina</i>	
	<i>Nubecularia</i>	

Существующая ныне модель эволюции БФ и ее связи с условиями обитания демонстрирует необычайное разнообразие морфотипов у свободноживущих форм в сравнении с прикрепленными.

Примеры взаимоотношения БФ с субстратом показывают очень интересные результаты. Например особи вида *Cibicides lobatulus* (Walker and Jacob) связаны исключительно с каменистым грунтом;

другие формы могут прикрепляться и жить как на песчаном, так и на каменистом грунте - некоторые виды *Discorbis*, *Quinqueloculina*, *Poroeponides*.

Плотность популяции представляет собой количество живых экземпляров на единицу площади морского дна. Значения этой величины колеблются обычно от 0 до нескольких тысяч на 10 см<sup>2</sup>. Изменения этого параметра контролируются размерами раковины и количеством пищи на заселяемой площади. Как правило высокая плотность характерна для таксонов с мелкими размерами. В то же время низкие значения плотности присущи площадям с низким пищевым потенциалом, то есть олиготрофным глубоководным участкам.

Высокие значения плотности типичны для высоко плодородных участков, как например дельта Миссисипи. При изучении сезонных колебаний на мелководных площадях, удалось установить некоторую цикличность, связанную с вариациями пищевого снабжения, скоростью воспроизведения, выживанием ювенильных особей и т. д. (рис. 16).

Биомасса измеряется количеством органического материала на единицу площади и может быть выражена различными способами, включая вес или объем. Средние значения обычно составляют примерно 1 мм<sup>3</sup> на 10 см<sup>2</sup> морского дна. Биомасса и плотность популяции теснейшим образом связаны с условиями окружающей среды и контролируются практически всеми, сложно взаимодействующими абиотическими и биотическим факторами (рис. 17).

В распределении БФ, также как и ПФ, наблюдается определенная пятнистость (мозаичность). БФ обычно группируются в определенные ассоциации для приспособления к каким-либо микроусловиям или необходимости воспроизведения. Наибольшее количество данных имеется для мелководных таксонов и фактический материал, полученный в рейсах большим количеством исследователей, показывает очень значительные изменения в площадном распространении (мозаичность) для большинства таксонов. Мелководные формы, осваивающие глубины эуфотической зоны, часто зависят в своем распределении от симбионтов растительного происхождения, которые в свою очередь также образуют своеобразные групповые ассоциации. Эти примеры,

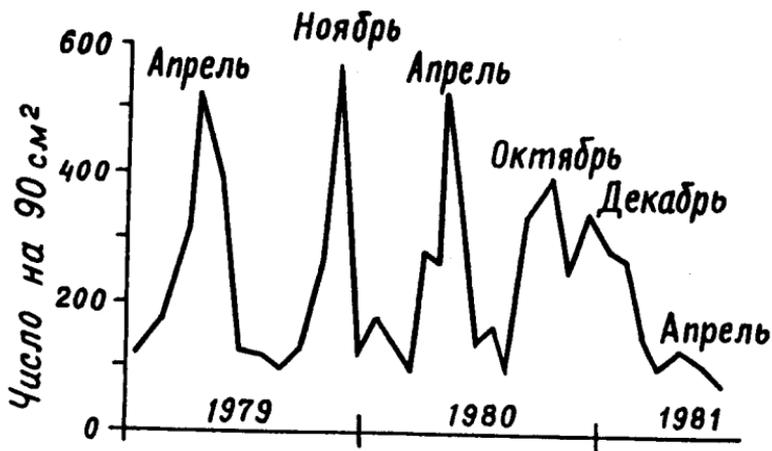


Рис. 16. Цикличность в распределении *Nonion depressulus* (по данным J.W.Murrey, 1983)

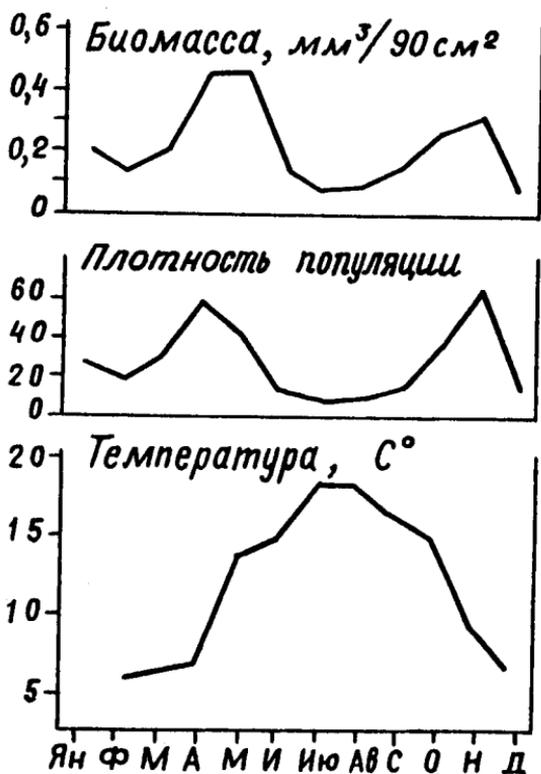


Рис. 17. Изменения биомассы и плотности популяции у бентосных фораминифер в зависимости от температуры

демонстрирующие лоскутность, показывают примеры обычного приспособления к условиям, помогающие превозмогать даже дефицит пищи. Таксоны инфуны осваивают обычно первые несколько сантиметров под разделом осадок/вода. Так в одной из глубоководных проб 50-74% от всех живых особей фораминифер обитали в односантиметровом слое осадков. В то же время остальные таксоны проникали вглубь на расстояние до 5 см. Таким образом различные таксоны предпочитают обитать в различных инфунистических глубинных зонах.

Сезонные изменения являются очень важным фактором, влияющим на распределение и состав комплексов живых БФ. Их вариации проявляются не только в колебаниях биомассы и плотности популяции. Например сезонные колебания в цветении диатомовых приводит к заметному перемещению некоторых родов БФ. Сезонные изменения солености в эстуариях также существенно меняют систематический состав их комплексов. Следует отметить, что сезонные изменения отнюдь не ограничиваются только мелководными участками. Так например в Северной Атлантике сезонные поступления фитодетрита на абиссальные равнины способствует расцвету таксонов - оппортунистов: *Epistominella* и *Alabaminella*. В то же время они исключительно редки или вообще отсутствуют в подстилающих осадках, отвечающих другому сезонному циклу.

В современных фораминиферовых бентосных ассоциациях обычно одни виды преобладают в количественном отношении над другими.

Таксономическое разнообразие также имеет резко отличные значения у различных таксонов. Как правило комплексы с низким таксономическим разнообразием характеризуются преобладанием одного или двух таксонов, в то время как комплексы с высоким разнообразием характеризуются низкими значениями количественного содержания каждого вида. Ассоциации с низким таксономическим разнообразием и резко выраженным преобладанием какого-либо таксона/таксонов (то есть высоким коэффициентом доминантности) обычно осваивают участки морских акваторий с нестабильными, часто меняющимися условиями среды. Ассоциации с высоким таксономическим разнообразием типичны для участков со стабильными благоприятными условиями. На рис.18 показаны две популяции с различным количественным и качественным составом. Достаточно хорошо видно, что в популяции с низким видовым

разнообразием количество одного таксона может резко доминировать; в популяции с значительным видовым разнообразием количество экземпляров каждого таксона примерно одинаково и невелико.

Динамику популяции можно попытаться определить изменением во времени числа экземпляров каждого вида (рис. 19). Эти изменения зависят от четырех главных "событий" в процессе жизненного цикла: рождение, смерть, иммиграция и эмиграция. Последние два могут практически не учитываться, так как передвижение фораминифер очень медленно и непредсказуемо. Популяция будет увеличиваться в случае, если воспроизведение превышает смертность, оставаться постоянной, если они находятся в равновесии и уменьшаться, если смертность преобладает над воспроизведением (рис. 20).

В целом среди физических и химических факторов (абиотических), влияющих на распространение БФ следует выделить температуру, соленость, тип субстрата, замутненность воды, освещенность, питательность среды, насыщенность придонных вод кислородом, приливо-отливная деятельность и т. д. Некоторые факторы, как например температура и соленость ограничивают их распределение и при переходе через определенный порог некоторые особи могут прекратить воспроизводство популяции. Другие - существенно влияют на общее число отдельных особей, например обилие и состав пищевых ресурсов.

Во многих случаях эти факторы взаимодействуют и как бы коллективно контролируют распределение БФ. В результате возникают различные водные массы с резко отличными параметрами среды и резкими границами, а также с различным составом бентосных ассоциаций. В других случаях влияние одного фактора резко доминирует, как например величина солености на шельфе и прилегающей территории эстуарии. Очень трудно определить критические границы многих абиотических факторов и их влияния на конкретные индивидуумы того или иного таксона. Только в

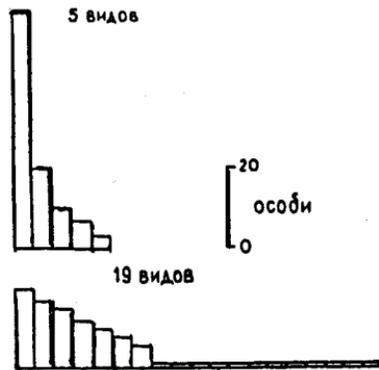


Рис.18. Две популяции с различным количественным и качественным составом А - низкое видовое разнообразие, резкое преобладание одного вида; Б - высокое видовое разнообразие с меньшими количественными отличиями

Рис. 19. Кривая роста популяции: а- популяция имеет низкую плотность и внутривидовая конкуренция - минимальна; б- плотность высокая, внутривидовая конкуренция регулируется интенсивностью воспроизведения; в - популяция растет за счет увеличения объема

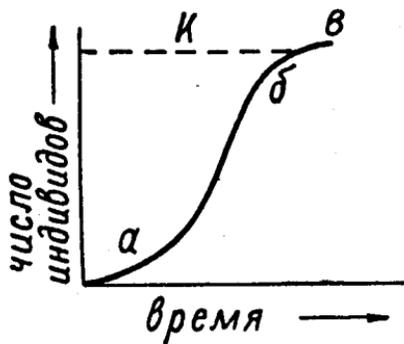
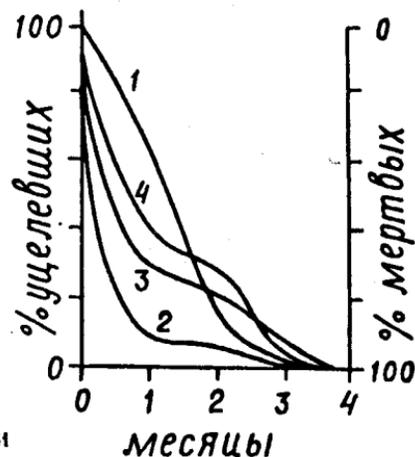


Рис. 20. Влияние смертности на объем популяции



случае катастрофических событий можно установить непосредственное влияние тех или иных событий на жизненную стратегию определенных организмов. Однако в настоящее время можно достаточно уверенно говорить о существовании таких понятий, как стеногалинные таксоны, умеренные или тропические, предпочитающие мутную мало подвижную среду и т. д.

Сведения о биотических факторах являются более скудными. Так в настоящее время мало можно сказать о внутривидовой конкуренции, за исключением соревнования за пространство и пищевые ресурсы. К примеру, принадлежащий к эпифауне р. *Rosalina* пассивен, когда пищи достаточно, но активно двигается когда ее не хватает. *Allogromia*, напротив как бы "прикидывается сытой", оставаясь неподвижной и экономит энергетические ресурсы, необходимые для репродуцирования.

### Морфологические особенности

Имеется несколько доказательств приспособления БФ к определенным экологическим мелководным условиям, путем приобретения определенной формы раковины, то есть приобретения определенного экофенотипа. Это может быть причиной таксономических ошибок, когда морфологически отличные особи одного и того же вида приобретают разные видовые названия (например *Elphidium*). В настоящее время существует концепция экотипов, характерных для маргинальных обстановок, то есть для окраинных участков морских акваторий. У БФ с известково-секреторной раковинной один экофенотип характеризуется мелкой раковинной, тонкой стенкой и малым числом камер в обороте. Такие особи обитают в оптимальных условиях. Другой экофенотип имеет крупную раковину, толстую стенку и больше камер в обороте и обитает в менее благоприятных условиях.

Особь, имеющие однотипный план нарастания раковины и сходную ее форму, скорее всего обитают в похожих условиях, имеют общность в пищевой стратегии и т.д. Подобное допущение было проверено на агглютинирующих фораминиферах. Например, определенная морфогруппа включает в себя только трубчатые и ветвистые формы, одно- или многокамерные раковины, относящиеся, как было установлено, к эпифауне с суспензионным типом пищевой стратегии. Этот морфотип объединяет всех *Astrorhizidae*.

Соответственно различные условия характеризуются различными морфотипами. П. Северин (Severin, 1983) использовал понятие морфотипа для интерпретации комплексов живых фораминифер из Техаса. Он выделил внутри сообщества шесть групп: прямоцилиндрические, плосковыпуклые, удлиненно-вытянутые, двояковыпуклые-килеватые, ленточные и округлопланоспиральные. Три лагуны содержали обильные плосковыпуклые формы и, в двух случаях, также и прямо-цилиндрические формы.

В то же время шельф характеризовался преимущественно удлиненно-вытянутыми, ленточными и округло-планоспиральными формами. Преимущество такого подхода в том, что, оставляя в стороне проблемы таксономии, можно решать вопросы реконструкции палеоусловий и разделять современные смешанные комплексы.

Обычно жизненный цикл отдельной особи начинается с ее появления, затем следует ее рост, который продолжается медленно до достижения зрелости (рис.21). В нормальных условиях рост прерывается процессами воспроизведения, но в случае возникновения неблагоприятных условий воспроизведения не происходит и медленный рост продолжается. На процессы роста влияют многие абиотические и биотические факторы, такие как температура, соленость, обилие пищи, освещенность - для форм, имеющих симбионтов. У многих БФ ювенильные и взрослые особи похожи между собой и отличаются только размерами, хотя позднее, особенно у известковых форм стенка раковины становится толще и более "орнаментирована". Однако некоторые таксоны обнаруживают резкое различие в строении ювенильных и взрослых особей. Например, у рода *Spirulina* ювенильные стадии характеризуются планоспиральным типом навивания, тогда как взрослые особи имеют однорядную раковину.

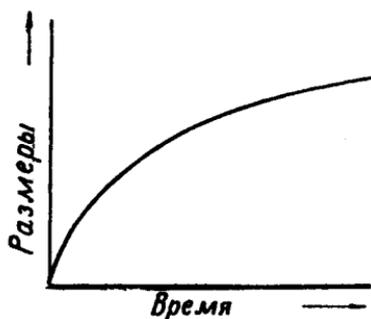


Рис. 21. Типичная кривая роста раковины у бенгосных фораминифер

## Характеристика основных современных обстановок

В современных океанических акваториях существует как бы несколько главных экологических ниш, или экологических обстановок, резко различающихся между собой. Для них характерны различающиеся специфические ассоциации БФ.

Лагуны, марши и эстуарии представляют собой крайне нестабильные участки, с резкими колебаниями основных абиотических факторов: температуры, солености, гидродинамики и т.д. Этим определяется состав ассоциаций БФ, который состоит главным образом из видов-космополитов. К ним можно отнести *Elphidium*, *Ammonia*, *Haunnesina* и реже *Miliammina* в солоноватоводных лагунах. На отдельных участках с большим скоплением органического вещества на дне преобладающими могут быть агглютинирующие таксоны, такие как *Ammobaculites*. В лагунах с нормальной соленостью обычны *Quinqueloculina* и *Ammonia*, а в осолоненных также обитают *Quinqueloculina*, но уже в ассоциации с *Triloculina*, *Elphidium*, *Ammonia* и *Peneroplis*.

Области литорали и сублиторали, отвечающие глубинам шельфа, физико-географически протягиваются от береговой линии до перегиба, который находится на глубинах между 100 и 200 метров, чаще всего на 100 - 150 м. В экологическом аспекте достаточно резко отличаются внутренний шельф (0 до 100 м) и внешний - от 100 до 200 м. Эти обстановки очень трудно генерализовать, настолько они разнообразны. Скажем весьма значительны различия обстановок между полярными и тропическими литоральными зонами.. Хотя большинство шельфовых бассейнов обладает нормальной соленостью, имеются некоторые исключения, которые представляют определенный интерес. Существуют солоноватоводные литорали, например над шельфом Балтийского моря, где значения солености не превышают 11-22 ‰. Обычными бентосными таксонами здесь является *Elphidium* (известковый бентос) и *Ammotium* (агглютинирующий бентос).

Последний вид повышает свою репродукционную способность при температуре ниже 3°C, когда имеется большой запас пищевых ресурсов и воды более чем на 85 % насыщены кислородом. В Желтом море Китая, представляющего собой полузамкнутый бассейн, соленость практически постоянна - 30-32‰., а годовые температуры

имеют перепад от 4 до 27°C. Преобладающим таксоном является *Ammonia*, также постоянно присутствует *Elphidium*. Наиболее распространенным таксоном, осваивающим илистые донные осадки, является *Bulimina* и *Nonionoides*. на более грубом биокластическом субстрате обычно встречены раковины, правда уже пустые, *Quinqueloculina* и *Textularia*. Нормальные морские шельфовые обстановки известны как в холодных водах высоких широт, так и в тепловодных низких широтах. Тип субстрата и гидродинамика (приливы, волны, течения) также в значительной мере определяют состав бентосных фораминиферовых комплексов. Так для илистых песков характерны преимущественно свободноживущие таксоны, обладающие сильной изменчивостью. В то же время комплексы грубых осадков содержат преимущественно эпифауну, состоящую из таксонов с уплощенной формой раковины. Мелкозернистые субстраты иногда обогащены органическим веществом ( $C_{орг.} > 1\%$ ) и тогда присутствуют *Bolivina*, *Brizalina*, *Bulimina*, *Globobulimina* и *Uvigerina*. Эти рода с успехом приспособились к условиям пониженного содержания кислорода.

**Б а т и а л ь и а б и с с а л ь.** Батиальная зона охватывает континентальный склон и континентальное подножье с глубинами от 180-200 до 4000 м. Абиссальная зона ( $> 4000$  м) распространена на абиссальной равнине. Разнообразие БФ часто очень низкое, особенно в центральных частях водных масс. Обычно в глубоководных обстановках преобладают один-два вида, например для Антарктических водных масс наиболее характерен р. *Nuttallides*, а для Североатлантических *Fontobia*. В то же время представители последнего характерны для комплексов Мексиканского залива, где необычайно высока скорость органогенной аккумуляции. Таксоны, принадлежащие к инфауне, такие как *Melonis*, *Uvigerina*, обнаруживают меньшую зависимость от распределения водных масс. Для них состав воды внутри субстрата и на его поверхности гораздо важнее природы покрывающего их столба воды. Батиальные комплексы обычно довольно разнообразны в своей верхней и средней частях. Однако это разнообразие скорее всего кажущееся и образуется за счет смешения живых и мертвых особей, иногда принесенных из более мелководных участков течениями. Обычно типичные глубоководные таксоны имеют длительные временные интервалы эволюционного развития. Вполне вероятно, что тип размножения у них

исключительно асексуальный и они представлены исключительно мегасферическими особями.

Это подтверждается их низкой плотностью и высоким разнообразием, что неблагоприятно для полового размножения. Именно такой тип размножения является возможной причиной медленной эволюции. Для больших глубин, располагающихся ниже критической глубины накопления карбонатов, характерны процессы растворения карбоната кальция. Именно по этой причине ниже этого уровня можно встретить только раковины агглютинирующего бентоса. Критическая глубина накопления карбонатов располагается на меньших глубинах в Тихом океане по сравнению с Атлантическим, поэтому здесь встречены исключительно агглютинирующие формы в составе фораминиферовых ассоциаций.

### **Использование актуалистического анализа для палеогеографических реконструкций**

Данные о распределении ПФ и БФ от неритических до абиссальных могут обеспечить полезную и разнообразную палеогеографическую информацию. Палеореконструкции распространения бентосных форм показывают их связь с различными водными массами. Глубоководные фауны показывают необычайную для этой группы эволюционную консервативность, особенно за последние 14 млн.л., начиная со среднего миоцена. Это позволяет экстраполировать знания о современных условиях обитания назад, в прошлое, вплоть до среднего миоцена практически без изменений и восстанавливать историю глубоководной циркуляции в трех измерениях.

Возможность выделения низко-, средне-, и высокоширотные комплексы ПФ позволяет проводить временные климатические реконструкции посредством анализа планктонных ассоциаций.

Популяции ПФ особенно обильны в условиях внешнего шельфа и в условиях открытого океана. Популяция обычно малочисленна во внутренних частях континентального шельфа, за исключением периодов активного наступления моря в сторону суши.

Экспериментальные исследования показали, что размеры отдельных особей БФ в оптимальных условиях там, где скорость воспроизведения высокая, небольшие. Особи, обитающие в условиях

экстремальных, имеют часто необыкновенно крупные размеры, но низкую репродуктивную способность.

Таким образом необычно крупные размеры отдельных экземпляров БФ при бедном таксономическом и количественном разнообразии могут служить основанием для предположений о стрессовых палеообстановках.

Наиболее действенными при палеогеографических реконструкциях могут быть следующие параметры: 1 - отношение Планктон/Бентос; 2 - число бентосных родов и видов; 3 - процентное содержание агглютинирующего бентоса в популяции; 4 - количественный анализ планктонных ассоциаций. Полученные путем подобного анализа палеогеографические реконструкции будут очень приблизительными и годятся только для палеореконструкций в областях биогенного осадконакопления. Иногда состав комплексов заведомо обитавших в одних и тех же условиях сильно отличается, но можно уверенно сказать, что ни одно из них не может использоваться самостоятельно. К сожалению взаимоотношения фораминифер и биологических и физических факторов изучены не достаточно.

Ниже дается характеристика биогенного состава осадков для основных обстановок.

**Морские марши.** Все особи бентосные и содержат от 5 до 8 видов и от 3 до 8 родов. Количество экземпляров каждого вида от очень низкого до очень высокого. Агглютинирующие виды составляют большую часть популяции. Островные марши содержат часто значительный процент БФ с известково-секреторной стенкой. Состав комплексов БФ в целом сходен во всех поясах, в его состав входят рода: *Miliammina*, *Arenoparella*, *Trochammina*, *Ammonoastuta*, *Discorinopsis*, *Jadammina*, *Palmerinella*.

**Береговые лагуны.** Состав комплексов лагун сильно варьирует в зависимости от интенсивности сноса, действия приливов. От этих же факторов зависит отличия лагунных комплексов от прибрежно-морских и типично океанических. Планктонные формы отсутствуют или крайне редки. Популяционный ряд сильно зависит от скорости осадконакопления и в среднем составляет 5-10 родов и 10- 20 видов. Число агглютинирующих таксонов колеблется от 5 до 75 % от всего комплекса, причем наиболее обычны они во внутренних участках солонатоводных лагун. Наиболее типичными для большинства лагун можно считать рода: *Ammonium*, *Streblus* и *Elphidium*. В заливах часто

встречаются таксоны, характерные для открытых океанических пространств.

**Прибрежная турбулентная зона (0-20 м).** Размеры популяции варьируют, но всегда значительно меньше, чем в других экологических нишах. Местами встречаются большие популяции. Планктонные фораминиферы обычно отсутствуют или представлены случайными особями. Комплекс состоит из толстостенных, крупных особей *Elphidium*, *Streblus* и *Miliolidae*; кроме того часто присутствуют крепкие агглютинирующие раковины, такие как *Textularia*. Раковины фораминифер в этой зоне часто уплощены и прикреплены к субстрату, чтобы противостоять подвижной среде.

**Внутренний шельф (20-60м).** Обычно присутствуют 10-25 видов и 5-15 родов, что значительно меньше, чем на внешнем шельфе. 10-25 % популяции составляют агглютинирующие фораминиферы. Отношение планктон/бентос может быть менее 0.1 в прибрежной части с относительно высоким терригенным разбавлением. Наиболее обычны: *Buluminella*, *Rosalina*, *Elphidium*, *Rotalia* и *Nourgia*.

**Средний шельф (60-100м).** Обычно присутствует 30-40 видов и 20-30 родов. Отношение планктон/бентос от 0.1 до 1.0, больше, чем на внутреннем шельфе с высоким коэффициентом терригенного разбавления. Агглютинирующие особи не превышают 5% бентосной ассоциации. Те же, которые преобладают, имеют относительно простую морфологию и у них обычно отсутствует сложная внутренняя структура, например *Textularia*, *Trochammina*, *Reophax*. Наиболее часто встречаются *Bigenerina*, *Cassidulina*, *Nonionella*, *Uvigerina*, *Virgulina*, *Cibicides* и *Nonion*. В мелководных тропических районах многочисленны другие формы: *Amphistegina*, *Peneroplis*, *Archaias*, *Heterostegina*.

**Внешний шельф (100-130м).** Таксономическое разнообразие еще больше возрастает, состав в основном тот же, но есть некоторые существенные различия. Так увеличивается число видов с прозрачной известковой раковиной, за счет сокращения фарфоровидных форм. Исчезают прибрежные эвригалинные формы, такие как *Ammonia beccarii*. Наиболее распространены роды: *Cassidulina*, *Cibicides*, *Nonionella*, *Uvigerina*, *Fursenkoina* и *Pullenia* с относительно сжатыми раковинами по сравнению с более глубоководными видами. Агглютинирующие таксоны включают формы со сложным внутренним строением.

Верхняя часть континентального склона (130-1000 м). Отношение планктон/бентос от 1 до 5. Обычно присутствует около 30-40 видов 20-30 родов, 5% популяции представляют собой агглютинирующие фораминиферы. Среди известковых наиболее обильны *Bolivina*, *Bulimina*, *Cassidulina* с более шаровидными камерами, а также *Pullenia*, *Uvigerina*, *Cibicides*.

Нижняя часть континентального склона и абиссаль (более 1000м). Отношение планктон/бентос около 10. Присутствует 10-25 видов, 5-15 родов, причем 10-20% от бентосной популяции составляют агглютинирующие формы. Наиболее типичны *Bulimina*, *Glomospira*, *Gyroidina*, *Glodocassidulina*, *Epistominella*, *Pullenia*, *Ordodorsalis*, *Cibicides*, *Pyrgo*, *Stilostomella*, *Pleurostomella*, *eggerella*. Значение известковых форм уменьшается ниже 3000-4000 м, то есть ниже критической глубины накопления карбонатов. Именно здесь особое значение приобретают агглютинирующие формы: *Naplophragmoides*, *Bathysiphon*, *Cyclammina*, *Rhabdammina*, *Scribostomoides*. И целом БФ редки в осадках, хотя иногда уменьшение скоростей осадконакопления приводит к их концентрации.

### Примеры реконструкций палеогеографических обстановок

Карбонатные верхнемеловые толщи по своей природе биогенные и по большей части сложены остатками фораминифер и нанопланктона. Это обстоятельство определяет возможность реконструкции факторов, контролирующих их формирование.

Отношение планктон/бентос и глубина бассейна. В пределах эпиконтинентальных, более или менее мелководных бассейнов, на значительно удаленных от берега участках скелетные остатки организмов составляли практически единственный материал, формирующий осадки. Следовательно, привнос  $\text{CaCO}_3$  на дно определялся продуктивностью пелагиали и бентали. Биопродуктивность находилась под непосредственным влиянием климатической, сезонной зональности, обеспеченности пищевыми ресурсами и, в первую очередь, глубины бассейна (см. предыдущие разделы). Воздействие глубины кажется наиболее интересным, так как с меловым периодом связывают значительные колебания уровня Мирового океана.

Наблюдения над распределением раковин ПФ и БФ в современных осадках показали целый ряд важных закономерностей, из которых одна является наиболее существенной: в местах, удаленных от береговой линии раковины ПФ составляют 99% и только 1% - БФ.

По мере приближения к берегу это отношение постепенно меняется на обратное. Уже в литоральной зоне БФ достигают значительных процентных содержаний (см. предыдущие разделы). Эта закономерность в отношении П/Б позволяет судить о глубинах бассейна.

Безусловно такого рода подсчеты для палеоакваторий корректны только в случаях, когда соотношение раковин в осадке не нарушено или нарушено незначительно различного рода гидродинамическими процессами, растворением или терригенным разбавлением. Эти условия выдерживаются для бассейнов со спокойным гидродинамическим режимом, где накапливались карбонатные илы.

Отношение П/Б с успехом используется для реконструкций палеоглубин. Его роль особенно значительна для территорий с широким развитием карбонатных пород биогенной природы: мела, мелоподобных известняков, высоко карбонатных мергелей. Именно в них отношение П/Б ближе всего к таковому в осадке, а последнее отвечает прижизненному сочетанию этих экологических групп.

В то же время необходим крайне осторожный подход к палеогеографическим построениям такого рода и, в частности к восстановлению абсолютных значений палеоглубин. За увеличение глубины в ряде случаев принимается океанизация какой-либо территории, поскольку легко спутать нормальную океаническую обстановку с участком мелководного бассейна, удаленным от источника сноса. Следует учитывать и то, что в прошлом могли быть обстановки, не имеющие аналогов в настоящее время.

Состав планктонного комплекса и глубина бассейна. В настоящее время реконструкции палеоглубин стали основываться на качественном анализе комплексов ПФ. И здесь по-прежнему огромная роль принадлежит современным актуалистическим исследованиям. Так была установлена связь жизненного цикла ПФ с глубиной водной колонки, в которой они обитали.

Как уже указывалось выше среди современных фораминифер выделено три ассоциации ПФ, имеющих разные глубины обитания (см.

табл.2). Это мелководные формы, осваивающие в процессе жизненного цикла только эуфотическую зону; переходные формы, живущие на глубинах от 50 до 100м и глубоководные формы, для взрослых стадий которых оптимальными являются глубины более 150 м. Эти сведения получены на материалах открытых океанических бассейнов (рис. 22).

Более ограничены данные о распределении типичных океанических "глубоководных" форм в эпиконтинентальных акваториях, хотя некоторые общие закономерности здесь уже выявлены (Murrey, 1976). Они сводятся к следующему:

1. Толща воды, отвечающая верхней части континентального склона, характеризуется полным рядом ПФ от ювенильных до взрослых у всех видов, максимальным видовым разнообразием ПФ для соответствующей климатической зоны, высокими значениями П/Б в осадке, не менее 70%.

2. Область неритовой зоны над внешним шельфом (открытое море) содержит полный ряд форм от ювенильных до взрослых у одних видов и только ювенильных у специфических глубоководных. Видовое разнообразие в целом ниже, чем в предыдущей группировке, отношение П/Б от 40 до 70%.

3. Область неритовой зоны над средним шельфом (открытое море) характеризуется высоким процентом ювенильных особей, только несколько мелководных видов достигают взрослой стадии, в целом низкое видовое разнообразие, П/Б в донном осадке от 10 до 60 %.

4. Область неритовой зоны над внутренним шельфом (открытое море) - почти исключительно ювенильные особи; очень низкое видовое разнообразие, П/Б в осадке не более 20%.

Вполне вероятно, что в мезозое, и в частности в позднем мелу распределение фораминифер было аналогичным и обитавшие на разных глубинах виды отличались друг от друга толщиной стенки, интенсивностью скульптуры, формой камер и размерами раковины. Морфотипы с мелкой тонкостенной раковиной осваивали эуфотическую зону, морфотипы с тяжелой сильно скульптурированной раковиной являлись обитателями больших глубин.

Основываясь на этом предположении, английские исследователи М.Харт и Х.Бэйли выделили среди альб-сантонских форм те же ассоциации ПФ, что и у современных таксонов (см. рис.22).

Соответствующие статистические подсчеты позволяют наряду с изменением отношения П/Б фиксировать изменения по разрезу

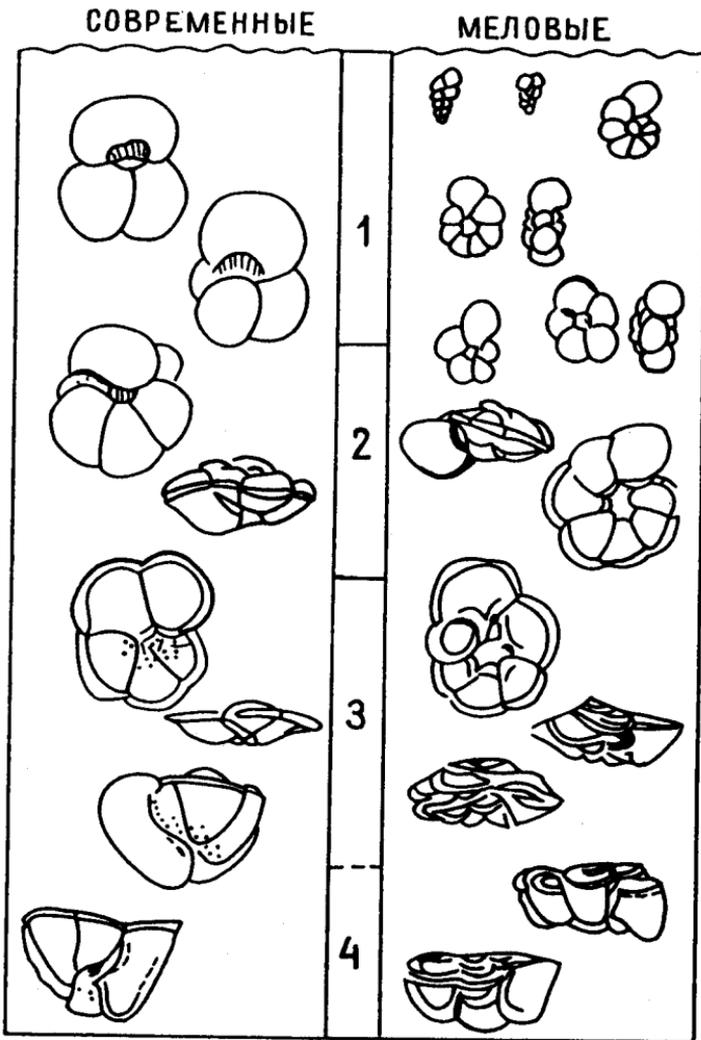


Рис. 22. Распределение планктонных фораминифер по глубинам 1 - эуфотическая зона (0-50 м); 2-3 - переходная зона - (50-150м ); 4 - глубоководная зона - (> 150 м)

соотношения "мелководных", "переходных" и "глубоководных" форм. Это в значительной мере детализирует представления о палеоглубинах.

Кроме того для большей точности предлагаются различного рода коэффициенты (Leckie, 1985,1987). Он предлагает следующие градации для среднемеловых планктонных фораминифер (рис.23):

1. Эпиконтинентальная морская фауна (EWF), представленная мелкими таксонами с камерами в форме шариков.

2. Фауна открытого мелководного моря (SWF), представленная более крупными таксонами с той же формой камер.

3. Фауна глубоководного открытого моря (DWF), сильно скульптурированные морфологически сложные килеватые таксоны, с уплощенной формой камер.

Комплексы открытого мелководного бассейна характеризуются преобладанием SWF, в то время как EWF составляют не более 5%, а стратиграфически важные DWF - не более 2% (во фракции > 63мм). Эпиконтинентальные прибрежные фации характеризуются полным исчезновением DWF и ростом EWF/SWF. Глубоководные фауны, характерные для открытого океана имеют наибольшее значение для стратиграфических построений, так как содержат наибольший процент быстро эволюционирующих DWF.

Примером интересных палеогеографических реконструкций могут служить представления о событиях на границе сеноман/турон. В большинстве непрерывных разрезов на этом уровне как в мелководных, так и в пелагических фациях присутствуют резко выделяющиеся в карбонатных породах черные прослойки, обогащенные органическим веществом. Подобного типа "черные мергели", "черные сланцы", "черные слои" и т.д. отмечены в пелагических отложениях Северной Атлантики, в разрезах области Тетис, а также в мелководных карбонатных отложениях Англии, Германии, Крыма, Северного Предкавказья, Западного Прикаспия и даже в терригенных отложениях Мангышлака.

Природа этого глобального события связана с возникновением условий дефицита кислорода на дне и в самой водной толще. Оно получило название Oceanic Anoxic Event (океаническое бескислородное событие). Последовательный ход этих событий установлен благодаря седиментологическим особенностям разрезов, а также специфики развития микробиоты.

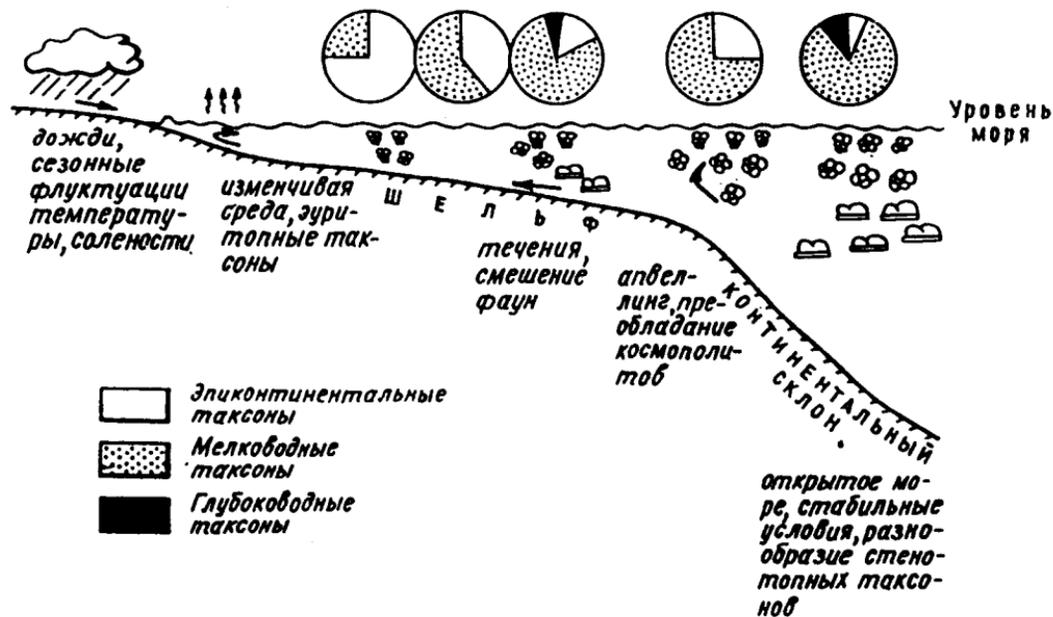


Рис.23. Состав комплексов планктонных фораминифер для разных глубин бассейна (по R.M. Leckie, 1987 с некоторыми упрощениями)

Состав комплексов фораминифер на этом рубеже является очень своеобразным. В направлении границы комплексы БФ резко обедняются, самый рубеж переходят только мелкие космополитные виды, причем непосредственно в черном прослое БФ практически отсутствуют. Таксономическое разнообразие ПФ также резко сокращается, сначала полностью исчезают из разрезов представители рода *Rotalipora*, затем - *Praeglobotruncana* и *Dicarinella*, затем *Whitneinella* и в конце концов остаются лишь мелкие *Hedbergella* или *Heterohelix* (рис.24).

Причина накопления прослоев с повышенным содержанием  $C_{орг.}$ , а также изменения структуры комплексов ПФ и БФ, связаны с быстрой эвстатической трансгрессией, увеличением глубины некоторых бассейнов и расширением площадей эпиконтинентальных морей. Это обусловило поступление значительного количества питательных веществ в морские акватории и резко увеличило биопродуктивность пелагиали и в частности эуфотической зоны. Скопления большого количества органического вещества на дне и его быстрое захоронение послужило причиной образования прослоев с повышенным содержанием  $C_{орг.}$  (рис. 25).

По мнению английского исследователя М.Харта (Hart, Leary, 1989) условия дефицита кислорода в конце сеномана могли охватывать не только придонные участки, но распространяться в толщу воды. В этих случаях они препятствовали осуществлению полного жизненного цикла специализированных таксонов, таких как *Rotalipora* (рис. 26). Участки поздне меловых бассейнов на территории Бореальной Европы, а также океана Тетис, там где дефицит  $O_2$  не достигал глубин 2 и 3 зон, продолжали свое развитие *Dicarinella* и *Praeglobotruncana*. В случае низкого содержания кислорода в толще воды фораминиферы осваивали только глубины эуфотической зоны. Таким образом, состав планктонных и бентосных комплексов может говорить не только о присутствии условий дефицита кислорода придонной толще, но и о

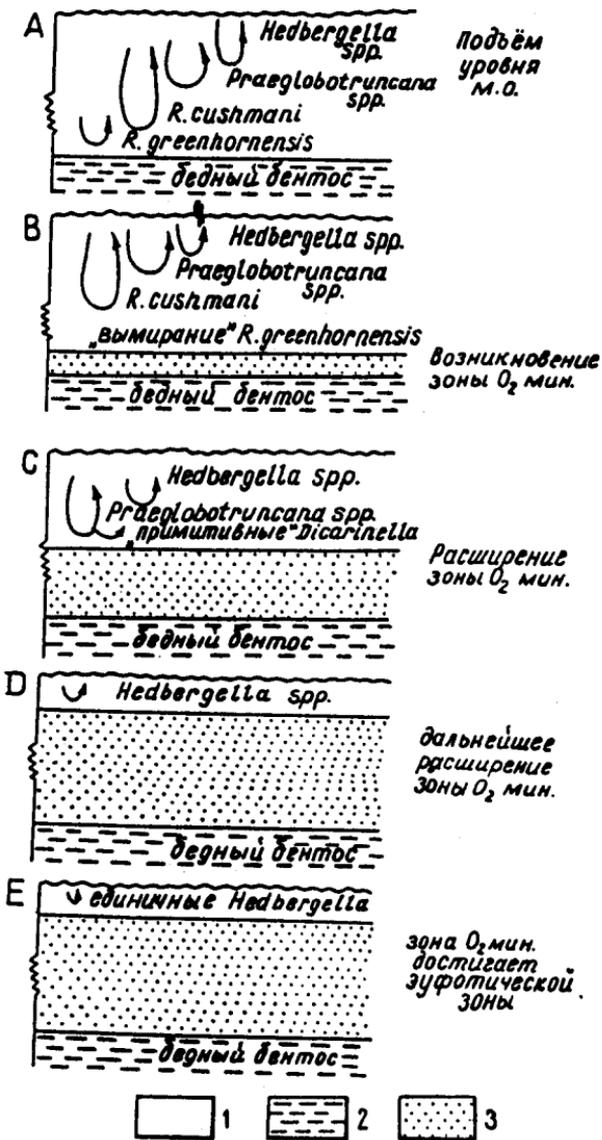


Рис.24. Возможное влияние зоны кислородного минимума на распределение некоторых сеноманских планктонных фораминифер (по Hart, Leary, 1989)

степени насыщенности кислородом толщи воды. Возможно, что в местах особенно высокой биопродуктивности происходило растворение карбонатного осадка и формировались перерывы типа твердого дна. Впрочем механизм этого явления до сих пор дискутируется, оставаясь спорным. Вполне возможно, что процессы взрыва биопродуктивности в разных участках Мирового океана возникали по разным причинам и отличались по своему масштабу и длительности. Вполне возможно также, что вытеснение из эволюционного процесса высоко специализированных таксонов связано не столько с бескислородным заражением, сколько с процессами, происходящими в эвфотической зоне.

Эмбриональные стадии и глубина бассейна. Интересные палеоэкологические выводы были получены при изучении эмбриональных и ювенильных стадий современных ПФ (Sverdlove, Be, 1985). По мнению авторов широкая морфологическая изменчивость на ранних стадиях онтогенеза определяется не столько генетическими факторами, сколько их взаимодействием с условиями среды. Среди 24 видов современных ПФ было выделено 6 групп, которые отличались размерами начальной камеры и первого оборота. Внутри популяций отдельных видов особи с крупной начальной камерой и крупным начальным оборотом приурочены к поверхностным водам, в то время как экземпляры с маленькой начальной камерой и малым начальным оборотом характеризуют более глубокие слои водной толщи.

Этот тезис также открывает широкие возможности для реконструкций палеоглубин, естественно вкуче с другими данными.

Бентосные комплексы и глубина бассейна. Как уже указывалось выше, состав и определенные батиметрические закономерности распределения современных БФ позволил использовать их для реконструкций палеоглубин (рис.27). Так, распределение биофаций в поздне меловую эпоху имело по видимому те же закономерности, что и в современных бассейнах. Однако средне батиметрические и абиссальные комплексы характеризовались значительным перекрытием биофаций. Это свидетельствует о меньшей степени стратификации нижней части водного столба в поздне меловую эпоху. Предпринимаются попытки реконструкции абсолютных значений палеоглубин в

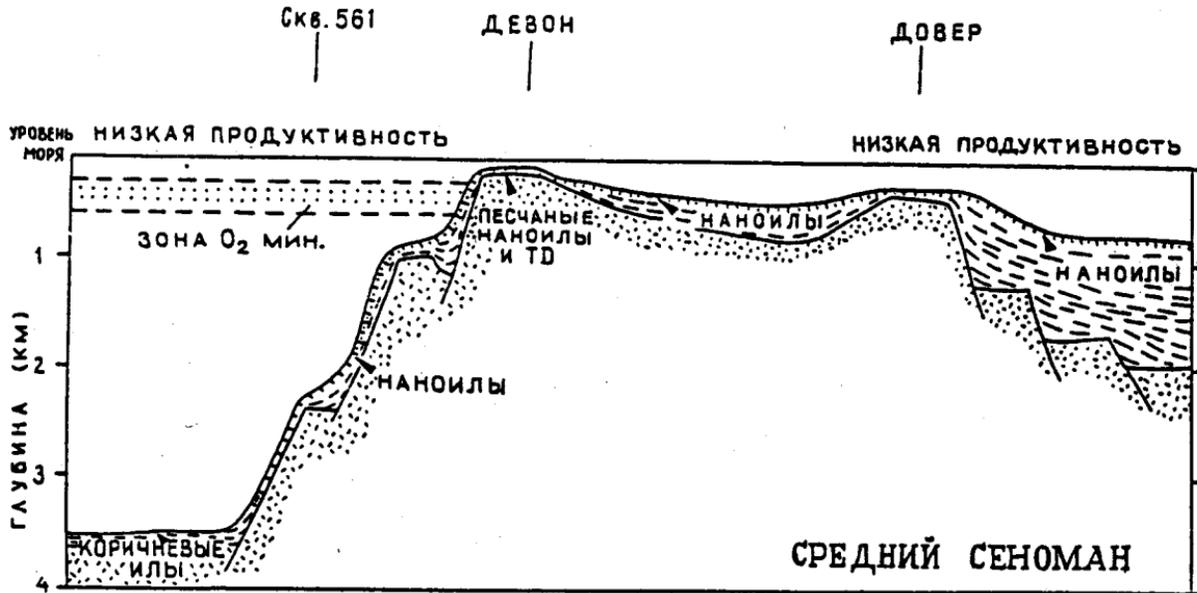
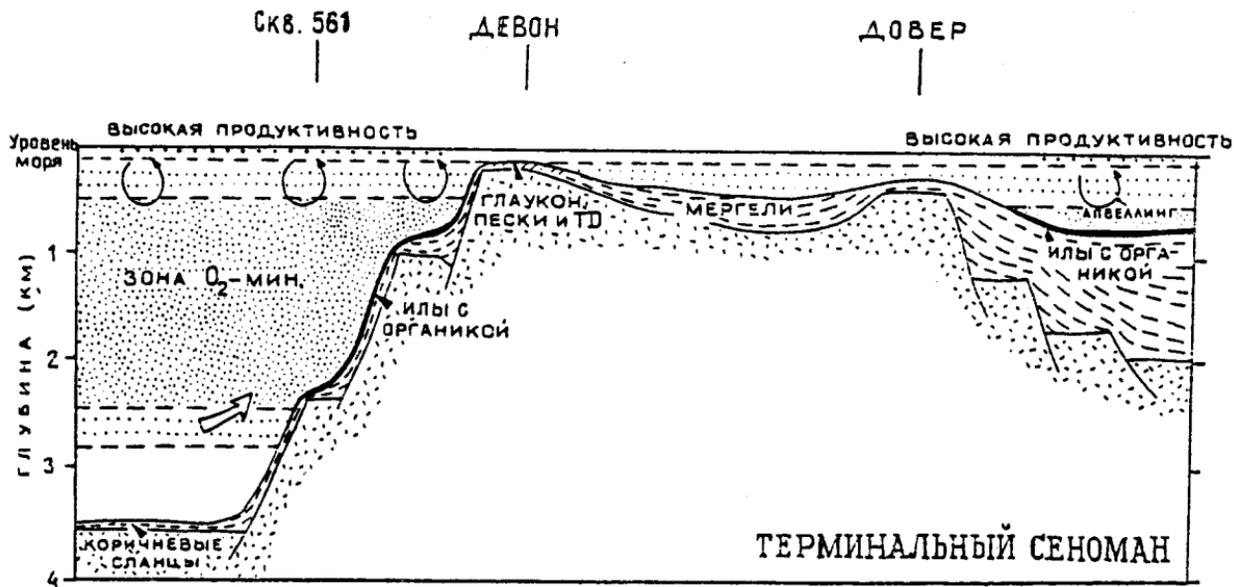


Рис. 25, 26. Предполагаемая схема изменения палеоокеанографических условий, которые могли послужить причиной возникновения сеноман-туронских бескислородных условий (ОАЕ). Вплоть до среднего сеномана газовый режим во всех участках бассейна был нормальным, биопродуктивность поверхностного слоя воды не выходила за пределы нормы, на разных глубинах, за исключением абиссали, накапливались наноилы.



Трансгрессивный позднесеноманский импульс послужил причиной возникновения апвеллинга и дополнительного поступления пищи в поверхностные участки водной толщи. Связанный с этим явлением взрыв биопродуктивности обусловил скопление органического вещества в придонных участках с вялой гидродинамикой и широкого развития осадков, обогащенных органикой и раковинами радиолярий на глубоководных участках (по I. Jarvis, M. V. Hart et al., 1988 по материалам из разрезов юго-восточной Англии).

сверхмелководных эпиконтинентальных бассейнах. Ассоциации видов делятся на группы, для каждой из которых подсчитываются биообъемы, то есть соотношения объемов размерных фракций 2000-630 и 630-315 мкм. В пределах внутреннего шельфа коэффициент фораминиферового объема достаточно велик и в крупной фракции преобладают Rotaliidae, Calcarinidae, в средней части значения коэффициента несколько ниже, а структуру комплекса составляют Discorbidae, Nonionidae, Anomalinidae. На внешнем шельфе при низких значениях коэффициента состав крупной фракции определяется представителями Vuliminidae, Nodosariidae, Vaginulinidae (Liebau, 1978, Sprechmann, 1978, 1981).

Подобного рода построения применяются при реконструкции батиметрии открытых океанических бассейнов (Kuhnt, Kaminski, 1989). Используя характеристики П/Б, соотношение агглютинирующего и известкового бентоса, авторы кроме того детально анализируют состав БФ. Среди них выделены виды, характерные для сублиторали, верхней, средней и нижней батиали. Кроме того определен состав глубоководных абиссальных комплексов и комплексов, характерных для отложений флиша. Выделенные биофации позволили провести реконструкции тектонических обстановок в северной части континентальной окраины Африканского континента.

Кроме того, анализ комплексов глубоководных таксонов БФ позволил получить интересные данные об истории развития Западного Средиземноморья в позднемеловую эпоху. На структуру сообществ БФ оказали влияние три крупных палеоокеанографических события: 1 - сеноман/туронская эвстатическая трансгрессия, приведшая к широкому развитию бескислородных условий; 2 - пограничное ранне/среднекампанское углубление, приведшее к преобладанию глубоководных таксонов в сообществах БФ; 3 - мел/палеогеновое событие, резко повлиявшее на изменения в комплексах мелководных БФ и почти не затронувшее глубоководные сообщества.



Рис. 27. Характерные особенности позднемеловых бентосных биофаций (по Nyong, Olsson, 1984)

## Реконструкция палеоклиматической зональности на основании состава комплексов фораминифер

Биопродуктивность фораминифер, главным образом планктонных, в значительной степени определяется климатической зональностью. Известно, что таксономическое разнообразие растёт с повышением температуры и возрастаяем стабильности среды к низким широтам, однако биомасса достигает максимума в умеренных широтах.

В позднемеловую эпоху, по всей видимости, не существовало ярко выраженной климатической зональности, что определялось менее контрастным, чем в настоящее время климатом и отсутствием ледовых шапок на полюсах. Однако, различия в составе ориктоценозов, а также изотопные палеотемпературные характеристики позволили выделить климатические пояса субширотного простираения, последовательно сменяющие друг друга к полюсам.

Существование климатических флуктуаций в позднемеловую эпоху явилось одной из возможных причин колебания биопродуктивности пелагиали. Это отразилось на формировании ритмично построенных карбонатных толщ, состоящих из пары известняк/мергель.

Возможно, что именно существование климатических различий определяло преобладающий характер навивания у некоторых видов ПФ в палеогене, при этом резкое доминирование левозавитых особей указывает на снижение температурных показателей. Это предположение основано на актуалистических данных, так как ареалы распространения в Атлантическом океане левозавитых особей *Globorotalia truncatulinoides*, *Globigerina pachyderma*, *G. bulloides* связано с низкотемпературными водными массами.

Некоторыми авторами довольно успешно применялось изменение соотношения правых и левых форм для реконструкции палеотемператур. Так О.Бэнди (Bandy, 1960), основываясь на том, что у современной *Globigerina pachyderma* при движении от полюса к экватору левозавитые экземпляры постепенно вытесняются правозавитыми, по подсчету соотношения правых/левых форм высказал предположение о характере изменения поверхностных температур в плиоцене и плейстоцене. Очень интересна работа Ю.Н.Швембергера (1965), содержащая реконструкции климатических

флуктуаций на основании право/левозавитых глобороталий. Высокий процент правозавитых глобороталий (90-95%) указывает на тропический климат, соответственно высокий процент левых (75-97%) - на субтропический. У более космополитных глобигерин, легко приспосабливающихся к различным условиям, направление навивания меняется не так резко.

Палеотемпературы вод тесно связаны с палеоклиматической зональностью, а следовательно, и с палеозоогеографией фораминифер. Изучая особенности размещения фораминифер в пространстве, можно уловить различия, связанные с климатическими причинами. Объединяя сообщества БФ во все более крупные палеозоогеографические группировки, в конце концов удалось получить "типы фауны" (по Б.К.Штегману, 1938), не поддающиеся укрупнению и отличающиеся друг от друга местом происхождения и историей формирования. Они характеризуют крупнейшие экосистемы палеоклиматических поясов или палеозоогеографических областей.

В основу выделения палеозоогеографических группировок (типов) фораминифер положены ареало-генетический и типологический критерии, используемые при районировании и по другим бентосным фаунам. При этом без общих представлений по палеоэкологии невозможно правильно понять палеозоогеографическое значение различий в составе бентоса, устанавливаемых на основе изучения ареалов.

Изменение границ палеозоогеографических ареалов во времени имеет большое значение в стратиграфии. Их непостоянство позволяет устанавливать в одном разрезе последовательно залегающие биозоны различных климатических провинций. В значительной степени благодаря этому удастся определить стратиграфический объем зон в районах, удаленных от стратотипических, и проводить широкие межрегиональные корреляции.

Палеозоогеографические данные могут служить и для целей тектонических реконструкций. Так, с позиций тектоники плит легко объяснить такой факт: в Индии обнаружена юрская фауна фораминифер нодозаридово-эпистоминидового типа (название

дается по преобладающим таксонам бентосных фораминифер), на современном географическом плане глубоко вдающаяся в область распространения фауны цикламиново-павонитинидового типа. Однако, на любой мобилистской реконструкции Индия в юрском периоде располагается далеко к югу от современного ее положения, рядом с Мадагаскаром, где также известна фауна фораминифер нодозариидово-эпистоминидового типа. Подобного плана палеозоогеографические свидетельства делают палеотектонические реконструкции особенно убедительными.

### **Реконструкция палеосолености**

Реконструкция солености древних водоемов также может быть основана на анализе состава комплексов фораминифер. Исследования современных фораминифер, как уже указывалось, показывают, что снижение солености ведет к последовательному снижению видового разнообразия сообщества - выпадению из него стеногалинных видов и сохранению немногих эвригалинных форм. Снижение видового разнообразия сообществ фораминифер по мере перехода от разрезов, вскрывающих отложения открытого моря, к разрезам прибрежно-мелководного генезиса, где можно ожидать резкого опреснения, обычно наблюдается и в мезозойских толщах. При определении палеосолености наиболее продуктивен комплексный метод, использующий палеонтологические и геохимические данные.

К сожалению в этом кратком очерке трудно показать сколь значительна роль фораминифер в палеогеографических реконструкциях. Можно только отметить, что наши знания по этому вопросу увеличиваются по мере приобретения новой информации о закономерностях жизни современных представителей этой группы.

### Ш. Диатомовый анализ

Диатомовый анализ - метод определения возраста и условий образования осадочных пород, основанный на выяснении таксономической принадлежности и количественном учете диатомей, содержащихся в них.

Решение вопросов стратиграфии и определения возраста третичных и четвертичных отложений очень часто упирается в отсутствие необходимого палеонтологического материала - животных и растительных остатков. Отсюда вытекает необходимость применения микроскопического изучения осадков, то есть все большее значение приобретает микропалеоботанический метод, который складывается из нескольких: спорово-пыльцевого, диатомового, карпологического анализов.

Метод диатомового анализа заключается в изучении диатомовых водорослей, встречающихся в различных по генезису и возрасту отложениях. В настоящее время достоверно известны диатомовые водоросли с мела до ныне.

Для более правильных и достоверных выводов необходимо пользоваться сопряженным методом, особенно это касается новейших отложений. Это совокупность литологического, минералогического, спорово-пыльцевого, карпологического, диатомового и метода определения абсолютного возраста. Особенно широко в настоящее время используются методы спорово-пыльцевого и диатомового анализов в районах Крайнего Севера и Севера Дальнего Востока, на основании чего получены ценные результаты.

#### **Краткая история диатомового анализа и общие сведения о диатомовых водорослях**

Изучение диатомовых водорослей началось в конце XVIII века. В ранних работах Мюллера, Шмидта и др. диатомовые указываются в числе других водорослей различных водоемов Европы. Затем появляются специальные работы этих авторов по изучению диатомовых Англии и Франции (1817, 1824, 1830-1832). К.Агардт обобщил и систематизировал накопленный фактический материал, дал описание многих родов и пытался классифицировать их по ряду биологических признаков с учетом морфологии клетки.

В 30-е годы XIX века К.Эренберг публикует первые сообщения о диатомовых России по материалам, собранным им в Сибири за время путешествия вместе с А.Гумбольдтом. Он является родоначальником изучения ископаемых диатомовых водорослей. В его книге "Микрогеология" (1854) подводится итог немногочисленным в то

время данным по диатомовым из различных местонахождений. К.Эренберг также попытался классифицировать современные диатомовые в основном по принципу образования колоний.

Почти до первого десятилетия XX века главное внимание исследователей было обращено на выяснение систематического состава водорослей.

Занимались описанием диатомовых и любители, привлеченные сложной, разнообразной и красивой структурой кремневой оболочки. В частности, любителями были описаны диатомовые третичного возраста. К концу прошлого столетия относится появление многочисленных ценных сводок как по современным, так и по ископаемым диатомовым, не потерявшим значение и до настоящего времени.

С 20-х годов нашего столетия появляется интерес к экологии и биологии диатомовых водорослей, к их распределению в зависимости от условий обитания, а также интерес к жизни водоемов в целом, к среде обитания со всеми ее экологическими и физико-географическими особенностями. Кроме того, делаются попытки использовать диатомовые водоросли для определения геологического возраста отложений.

В 20-30-е годы нашего столетия утверждается правильный взгляд на диатомовые, как палеонтологический объект, и на метод диатомового анализа, как геологический метод, который прочно входит в практику.

В нашей стране история развития диатомового анализа как метода в геологии и утверждение значения этого метода связаны с научной деятельностью В.С.Порецкого. В 1926 г. по инициативе К.К.Маркова и В.С.Порецкого в Ленинграде в системе Всесоюзного Геологического института организовывается микропалеоботаническая лаборатория. Там метод диатомового анализа успешно применяли при изучении четвертичной истории Балтийского моря, вопросов стратиграфии, палеогеографии и палеоэкологии четвертичных бассейнов. Это способствовало дальнейшему развитию и широкому применению диатомового метода при палеогеографических и геологических исследованиях четвертичных, третичных и меловых отложений. Там же начинали работать В.С.Шешукова-Порецкая и А.П.Жузе, которые впоследствии возглавили две школы диатомистов: ленинградскую и московскую.

В 1949 г. выходит в свет монографическая сводка по современным и ископаемым диатомовым водорослям "Диатомовые водоросли планктона Азовского моря", "Диатомовые водоросли бентоса Черного моря" и др. С проведением обширных океанологических работ в бывшем СССР и в ряде других стран, метод диатомового анализа применяется для решения ряда геологических задач, стратиграфических и палеогеографических заключений. Обзор материалов по ископаемым и современным водорослям дан в книгах

"Диатомовые водоросли СССР" (ископаемые и современные), кн. 1, 1974, в следующих томах (том П (1), 1988, том П (2), 1992) изложены основные принципы классификации диатомовых водорослей, рассказано о попытке разработки новой филогенетической классификации для центральных диатомовых водорослей.

В заключении следует особенно подчеркнуть тот факт, что успешному развитию науки о диатомовых водорослях за последний период способствовало признание их весьма важной роли в жизни как современных водоемов, так и водоемов прошлых геологических эпох. Отсюда и проистекает усиленный интерес к данной группе водорослей.

Диатомовые водоросли принадлежат к отделу низших растений и объединены в обособленный, высокоорганизованный тип водорослей Bacillariophyta (bacillum - палочка, phyte - растение). Это одноклеточные микроскопические растения (4-500 мкм, реже - 1000 мкм) одиночные или соединенные в разнообразные колонии: нити, ленты, цепочки, звездочки, слизистые пленки, простые или ветвистые трубочки и пр. (рис. 28). В настоящее время не установлено их прямой родственной связи с представителями других отделов. Они стоят особняком среди прочих водорослей в связи с характерным для них строением кремневого панциря и особенностями процесса размножения. Предполагается родство с золотистыми (Chrysophyta) и желто-зелеными - (Xanthophyta). Диатомовые насчитывают свыше 200 родов, около 20 тыс. видов.

Исследование клетки диатомей началось в начале прошлого века. Данные, добытые с помощью светового микроскопа дают довольно полное представление о строении клетки и панциря. Однако электронная микроскопия открыла тончайшую организацию цитоплазмы и протопласта, а также установила детали тончайшей структуры створки и панциря, о которой раньше и не подозревали. Кроме того, проделаны биохимические исследования, в результате чего обнаружены некоторые детали обмена веществ в клетке.

Диатомовые - довольно древняя группа водорослей. Первые представители этой группы появляются еще в домеловое время (есть указания на нахождение их в юре Германии и в Сибири). Причем в позднемеловое время массовое развитие имели диатомовые класса Centrophyceae. К концу третичного и к четвертичному периоду относится появление и пышный расцвет диатомей класса Pennatophyceae. В настоящее время диатомеи встречаются по всему Земному шару от Северного Ледовитого океана до Антарктиды, в самых разнообразных условиях местообитания: в океанах, морях, озерах, прудах, болотах, реках, ручьях и разнообразных источниках. При постоянном и спорадическом увлажнении диатомеи встречаются и вне водной среды: в почвах, болотах, моховых подушках, а также в снегах и льдах.

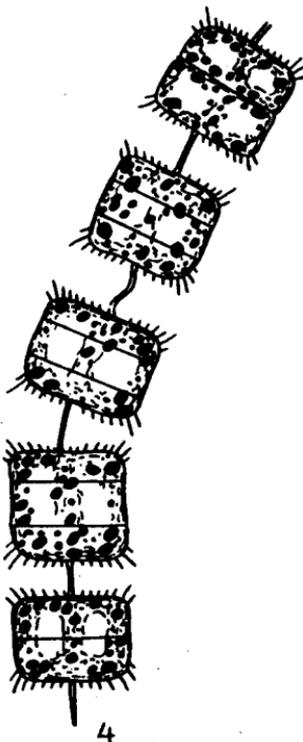
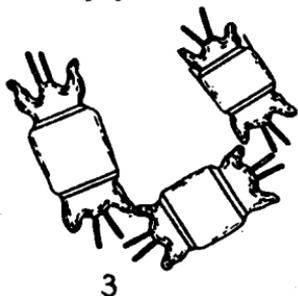
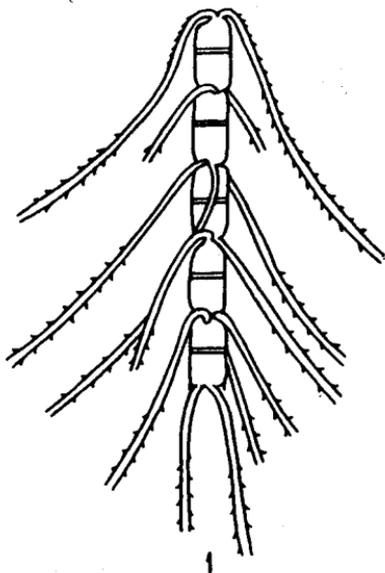


Рис. 28. Форма колоний: 1 - *Chaetoceros concavicornis* Mang.; 2 - *Licmorpha flabellata* Ag.; 3 - *Biddulphia aurita* Breb. et Godey.; 4 - *Thalassiosira gravida* Cl.; 5 - *Strphanjpyxis nipponica* Gran. et Jendo



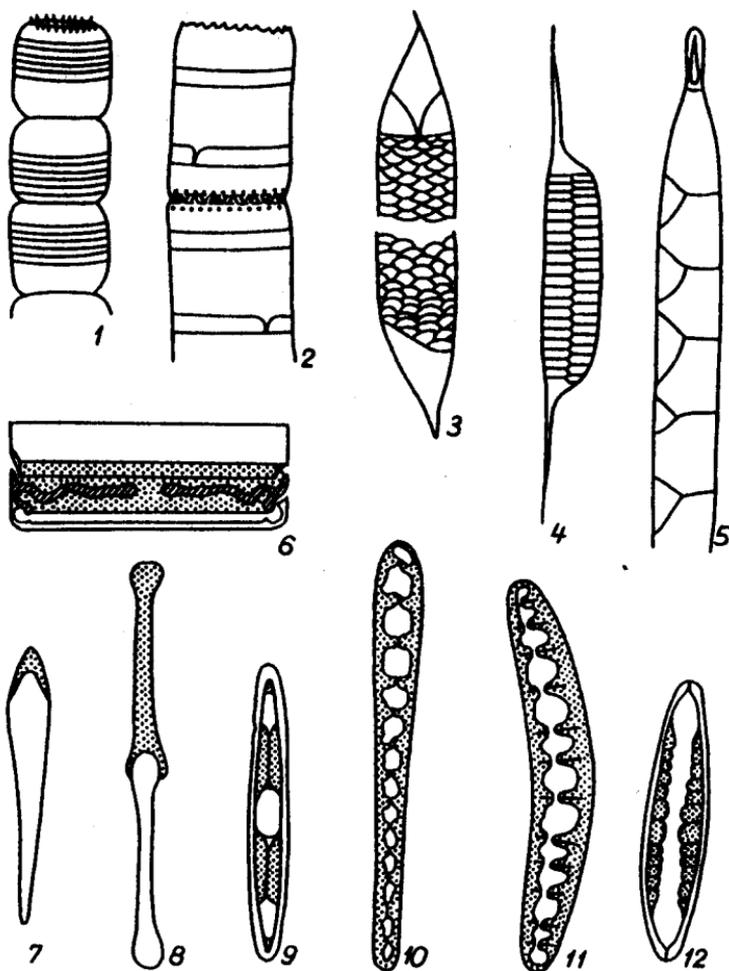


Рис. 30. Вставочные ободки и септы (1 - по Gran, 1905; 7, 12 - по Прошкиной-Лавренко 1963; остальные по Hustedt, 1927-1966, 1; 1930). Формы вставочных ободков: 1 - кольцевидные у *Lauderia borealis* Gran; 2 - воротничковидные у *Stephanodiscus binderanus* (Kutz.) Krieger, 3 - чешуевидные у *Rhizosolenia acuminata* (Perag.) Gran., 4 - полукольцевидные у *R. eriensis* H.L.Smith, 5 - трапециевидно-чешуевидные у *R. hebetata* (Bright.) Gran.

Формы и положение септ: 6 - волнистая септа в продольном сечении у *Grammatophora maxima* Gran.; 7 - полярная септа у *Licmophora ehrenbergii* Grum., 8 - септа, достигающая середины клетки у *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kutz.; 9 - септа с тремя отверстиями и продольным швом у *Rhabdonema adriaticum* Kutz., 10 -

септа со многими отверстиями и продольным швом у *Climacospenia monilifera* Ehr., 11 - дорсовентральная септа с несколькими отверстиями и продольным швом у *Epithemia argus* Kutz., 12 - две постенные септы с камерами у *Mastogloia pusilla* Ostr.

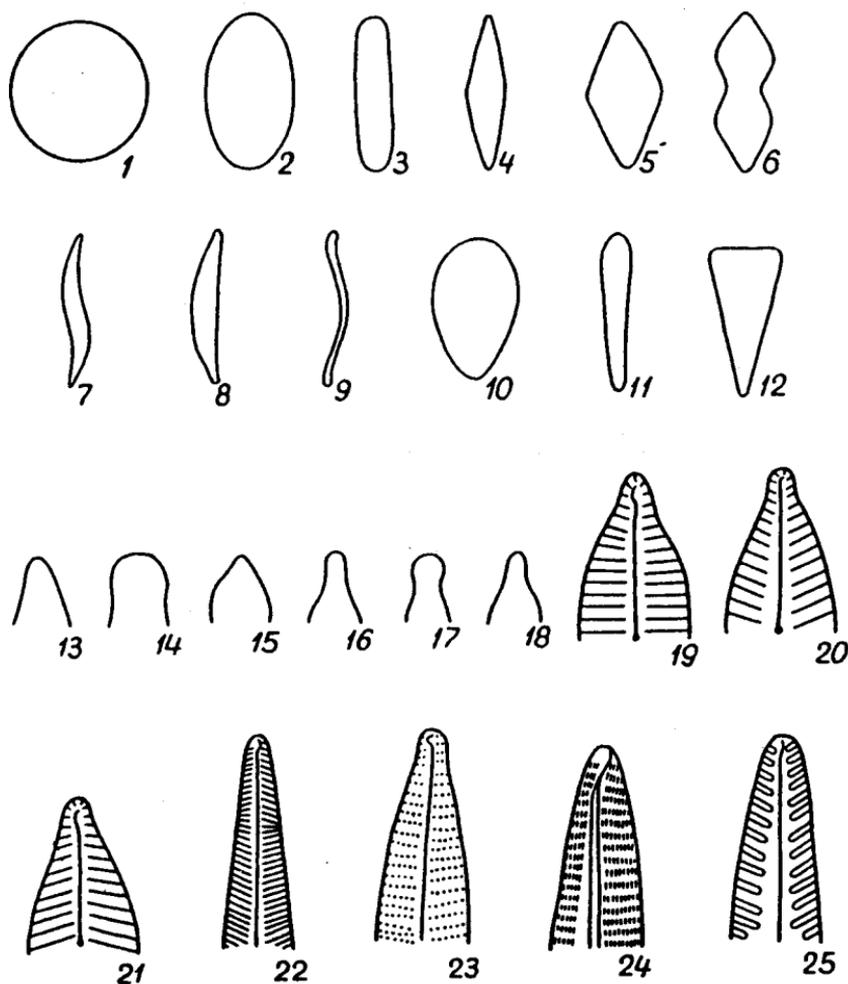


Рис. 31

Морфология створок: формы изопольных створок: 1 - круглая, 2 - эллиптическая, 3 - линейная, 4 - ланцетная, 5 - ромбическая, 6 - гитаровидная, 7 - сигмовидная, 8 - ладьевидная, 9 - серповидная; Формы гетеропольных створок: 10 - яйцевидная (овальная), 11 - булавовидная, 12 - клиновидная; Форма концов створок: 13 - острый, 14 - тупой, 15 - клиновидный, 16 - клювовидный, 17 - головчатый, 18 - оттянутый. Расположение штрихов: 19 - параллельные, 20 - радиальные, 21 - конвергентные. Характер штрихов: 22 - гладкие, 23 - точечные (пунктирные), 24 - линеолированные, 25 - ребровидные.

## Морфология и жизнь клетки

Клетка диатомей состоит из протопласта, заключенного в пектиновую оболочку, последняя покрыта снаружи кремнеземной оболочкой, панцирем.

Характерными особенностями протопласта диатомей, отличающими их от других микроскопических водорослей, являются - отсутствие целлюлезной оболочки, крахмала, богатство жирами и сложный набор фотосинтезирующих пигментов. В остальном строение протопласта, то есть внутреннего содержимого клеток диатомей ничем особенным не отличается от обычного строения растительной клетки и включает цитоплазму, ядро, хлоропласты, вакуоли клеточного сока и мелкие органеллы.

Цитоплазма или скапливается в центре, или, как у большинства форм, располагается по периферии протопласта. Клеточное ядро находится обычно в периферическом цитоплазменном слое. Хлоропласты чаще всего лежат в постенном слое цитоплазмы и являются элементарными фотосинтетическими единицами, при разрушении которых клетка теряет способность к фиксации  $\text{CO}_2$ . В протопласте обычно заметны мелкие капли жира, являющегося продуктом ассимиляции и запасным питательным веществом. Протопласт окружен мембраной (оболочкой), тесно соприкасающейся с панцирем. Детальное и критическое изучение цитологии и цитохимии протопласта диатомей с помощью электронного микроскопа открыло много нового в тонкой структуре его органелл. Пока наши знания в этой области ограничены, но несомненно в будущем надо ждать новых открытий.

Размножение диатомовых водорослей происходит в основном вегетативным делением клетки на две. При этом раздвигаются эпитека и гипотека панциря, соединяясь только краями поясковых ободков; в каждой из дочерних клеток возникает недостающая половина панциря (гипотека). Сформированные дочерние клетки по размерам слегка различаются между собой: та клетка, которая получила эпитеку материнской клетки, равна размерами материнской, а гипотеку, ставшую эпитекой в дочерней клетке, - меньше ее. Наиболее интенсивно идет деление в благоприятное время для вегетации: весной и в начале лета, уменьшаясь осенью и минимально - зимой. На темпы деления водорослей влияет содержание в воде кремния, фосфора, азота и биогенных веществ. В результате деления происходит постепенное уменьшение клетки, которое рано или поздно приводит к образованию ауксоспор - процесс, во время которого клетка проходит своеобразную стадию роста. Первые исследователи считали, что процесс ауксоспорообразования, который характерен только для диатомовых водорослей, следует рассматривать как стадию омоложения вегетативной клетки. Дальнейшие исследования показали, что процесс

аукоспорообразования у некоторых видов сопровождается половым процессом.

Характерным для диатомей является также и образование спор, такой покоящейся стадии, которая необходима для диатомей, обитающих в пересыхающих водоемах и в почвах, а также для некоторых пресноводных планктонных озерных видов, которые на зимний период погружаются на дно водоема. Образование спор наблюдается после периода оживленной вегетации вида в планктоне или при наступлении неблагоприятных условий.

**Фотосинтез.** Диатомовые водоросли преимущественно автотрофные растения, у которых образование органического вещества происходит в хлоропластах в процессе фотосинтеза с помощью пигментов, в том числе диатомина. В последние годы выяснилась большая пластичность диатомей в усвоении не только минеральных, но и органических веществ. Для нормального роста и размножения им необходимы: фосфор, азот, кремний, сера, кальций, магний, калий, железо, марганец, а также некоторые другие элементы в очень малом количестве и не для всех диатомей. Потребность в тех или иных элементах у диатомей различна, в том числе в кремнии. Последнее влияет и на усиленное их размножение: весной и в начале лета; недостаток кремния ведет к торможению деления и уменьшению толщины панциря. У бентосных диатомей такая потребность в кремнии превышает таковую у планктонных видов.

Для роста диатомей необходима определенная температура, они могут существовать при температуре 1-30°C, но оптимум для разных видов различный. У тепловодных видов оптимальный рост наблюдается при температуре от 20 до 28 °С (в зависимости от вида), у холодноводных - от 10 до 15 °С. При температурах выше 37°C и ниже 1°C у диатомей фотосинтез не происходит. Температура и свет регулируют питание, фотосинтез и размножение (деление) диатомей.

Замечен переход у некоторых видов диатомей от автотрофного питания к гетеротрофному при определенных условиях.

Диатомовые водоросли живут одиночными клетками или образуют колонии. Одиночно живущие диатомеи бывают подвижные и неподвижные, свободноплавающими и прикрепленными к субстрату. Колонии, прикрепленные к субстрату, обычно неподвижны. Соединение клеток в колонию происходит преимущественно с помощью слизи, выделяемой слизевыми порами клеток, помимо слизи в сцеплении смежных клеток принимают участие выросты панциря: шипики, пластинки, щетинки, рога и т.д. Колонии ведут планктонный образ жизни или образуют разнообразный подвижный субстрат, редкие из них встречаются на дне (слизистые трубки). Внешний вид, размеры и форма колоний очень разнообразны (рис.28).

По мере расширения знания о морфологии и структуре панцирей диатомей, в особенности ископаемых форм, встал вопрос об изменчивости. Это важная проблема для систематики. Изменчивость

бывает прирожденной и проявляется в жизненном цикле вида - видовой полиморфизм. Примером такого полиморфизма является *Aulacosira granulata*, у которой в одной цепочке находятся клетки с грубоструктурными и тонкоструктурными панцирями. Некоторым диатомовым водорослям свойствен сезонный диморфизм, который хорошо выражен у *Rhizosolenia hebitata*, имеющий зимнюю форму - *F.hiemalis* и летнюю - *F.semispina*. Обе формы настолько различны, что были описаны как самостоятельные виды, последнее было потом опровергнуто и сочтено проявление сезонного диморфизма. Изменение формы, размеров и отчасти расположения структуры на панцире и створки происходят или в результате длинного ряда деления клетки, или под влияние среды. Последнее нередко влияет на возникающую клетку при аукоспоробразовании и делении, но обычно в дальнейшем эти изменения нивелируются. Виды, попадающие в несвойственные им гидрологические условия, изменяются физиологически и морфологически. Так, морские виды, обитающие в водах с сильно пониженной соленостью (в южных морях России и Украины), встречаются и в ультрагалинных водоемах, но здесь они отличаются значительно меньшими размерами.

В ископаемом материале изменчивость заметна значительно резче. Темпы изменения панцирей у ископаемых диатомей различные, длительные и сравнительно быстрые, причем изменяется форма панцирей, створок и структура их. Пластичность, свойственную многим видам, необходимо принимать во внимание при таксономических исследованиях. Знание границ изменчивости позволит нам избавиться от многочисленного балласта разновидностей и форм, описанных исследователями вследствие незнания границ изменчивости вида.

Нередко встречаются аномальные формы. Аномалия проявляется в форме панциря и в структуре створки. Эти формы нежизненные: они или погибают, или при последующих делениях клетки и при аукоспоробразовании вырабатывают нормальный панцирь.

### Строение панциря

Панцирь диатомей, или тека (*theca* - футляр, ящик) очень тонкий (0,08 - 2,25 мкм), пропитан кремнеземом. Он прозрачный, очень легкий, твердый и хрупкий, по составу близок к опалу -  $\text{SiO}_2 \times n\text{H}_2\text{O}$ . Последнее отличает диатомовых от других водорослей и, что очень важно, позволяет сохраняться в ископаемом состоянии. Панцирь состоит из двух несросшихся половинок, вдвинутых краями одна в другую, подобно крышке одетой на коробку. Наружная крышка - эпитека, внутренняя - гипотека. Эпитека и гипотека состоят в свою очередь из створки и пояскового ободка. Два поясковых ободка, наложенные друг на друга - это пояс. Загнутые края створки - загиб

таксонов количество элементов структуры исчисляются в линейной единице 10 мкм.

Перфорация располагается на створке по-разному у разных видов, разнообразнейшей и форм и находится в прямой зависимости от физиологической деятельности клетки и служит для сообщения протопласта клетки с внешней средой.

Поры, ареолы - это перфорации створки. Раньше с помощью только светового микроскопа различали структурные элементы в виде ареол у центричных диатомовых и виде точек (пор), образующих штрихи у пеннатных. Однако, при помощи электронной микроскопии было установлено существование двух основных типов строения кремневых стенок створки: ламинарного типа - из одного кремневого слоя и локулярного - из двух слоев, между которыми находятся вертикальные перегородки, разделяющие пространство между двумя слоями на отдельные камеры - локулы или ареолы. В стенках ламинарного типа перфорация представлена только простыми отверстиями - порами, а в локулярных стенках присутствуют ареолы и поры (рис. 32).

Тонкий перфорированный слой кремнезема, закрывающий ареолу, обнаружен с помощью электронного микроскопа и называется велум, он развит на наружной поверхности створки (роды *Stellarum*, *Actinocyclus*, *Coscinodiscus* и др.) или на внутренней (сем. *Ruxidiculaceae*, *Thalassiosiraceae* и некоторые другие) (рис. 33). На створках многих диатомей пеннатного типа имеется шов. Наиболее примитивный шов состоит из двух коротких прямых щелей, удаленных друг от друга и расположенных по продольной оси створки (*Amphipleura*, *Frustulia*, *Pegonia*). Щелевидный шов наиболее высокоразвитый и присущ сем. *Naviculaceae*. Развит он одинаково на обеих створках панциря и тянется по продольной оси створки от одного ее конца до другого. У некоторых семейств (*Epithemiaceae*, *Nitzschiaceae*, *Surirellaceae*) имеется канал - шов в стенке панциря, который открывается наружу коленчато-изогнутой щелью, а в полость клетки рядом отверстий называемых килевыми точками. Канал-шов также имеет центральный узелок, часто слабо выраженный или неразличимый (рис. 34). Положение канала-шва на створке различно. Он бывает прямой и лежит более или менее эксцентрично к продольной оси створки (*Denticula*) или вдоль одного из краев створки (*Epithemia*), или шов проходит по спинному краю створки (*Rhopalodia*), у родов *Surirella* и *Campylodiscus* шов тянется по краю крыла створки, поэтому он со стороны створки незаметен. Известен единственный род *Cylindrotheca*, у которого канал-шов спирально опоясывает панцирь.

Шов обеспечивает движение клетки как по субстрату, так и в толще воды, причем довольно быстрое. Это характерно для тех форм, которые имеют щелевидный или каналовидный шов. Имеется группа

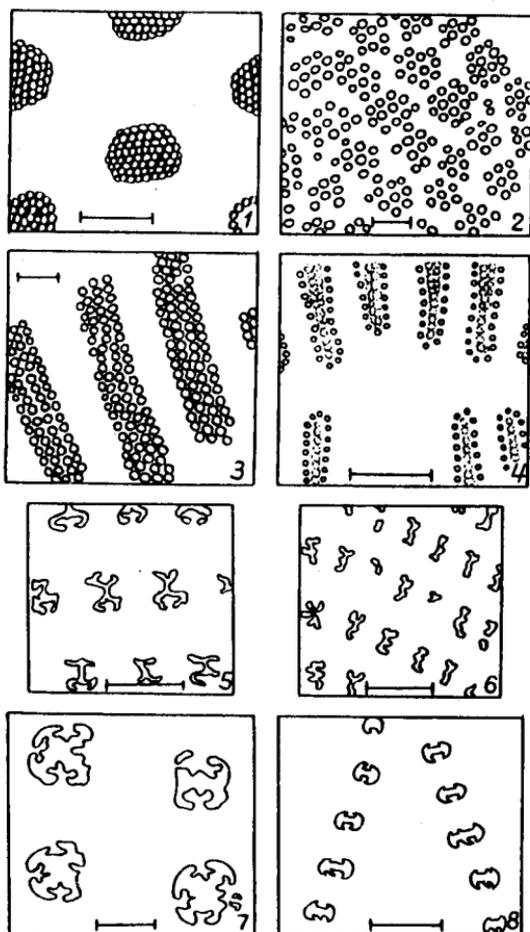


Рис. 32. Поры и ареолы (локулы) с мембранами разного типа (1, 5, 6, 9, 13, 15 - по Окупо, 1954-1959; остальные по Helmcke, Krieger, 1952-1970): 1-4 - ареолы (локулы) круглые, шестигранные, линейные с круглыми порами, образующими симовидную мембрану: 1 - *Coscinodiscus lineatus* Ehr., 2 - *Actinophythchus undulatus* (Bail.) Ralfs, 3 - *Pinnularia major* var. *lacustris* Meister, 4 - *Achnanthes lanceolata* Breb; Поры четырехугольные, округлые, продолговатые с выростами на их внутренней поверхности, образующими пересеченную отверстиями мембрану, которая рассматривается тоже как ситовидная: 5 - *Cymbella mexicana* (Ehr.) Cl. (миоцен); 6 - *C. australica* (A.Schmidt) Cl.; *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M.Schmidt; 8 - *Fragilaria brevistriata* Grun (миоцен). Масштаб 1 мкм.

створки. Между загибом створки и поясковым ободком имеются дополнительные вставочные ободки различной формы. Нередко от вставочных ободков внутрь клетки идет неполная перегородка - септа. На створках располагается разнообразный, иногда очень сложный, рисунок в виде ареол, штрихов или ребер, являющихся отражением структуры клеточной оболочки, представленной тонкими отверстиями - порами, утонченными или утолщенными местами, внутренними каналами. Поясок обычно лишен структуры (рис. 29, 30).

Строение панциря, его форма и структура имеют весьма важное значение в систематике диатомей, на этом базируется общепринятая в настоящее время классификация и их видовое определение. В основе последней классификации диатомовых водорослей лежат признаки, выявленные при детальном изучении панцирей современных и вымерших диатомей при помощи СЭМ. Диатомовые водоросли рассматриваются в качестве самостоятельного отдела Bacillariophyta, который делится на два класса: *Ceobryophyceae* и *Pennatophyceae*, как это было предложено А.П.Жузе и В.С.Шешуковой-Порецкой. Они отличаются по биологическим, морфологическим признакам, особенностями эволюционного развития.

Форма панцирей, как и форма створок, с которой она тесно связана, разнообразна. Они бывают круглые, эллиптические, треугольные, многоугольные, линейные, булавовидные, клиновидные и т.д. (рис. 31). Чрезвычайно разнообразны и концы створок (рис. 31). Стенки панциря тонко перфорированы и даже так называемые "гиалиновые" ("бесструктурные") участки панциря имеют очень тонкую пористую структуру, обнаруженную в электронном микроскопе и невидимую в световом (*Chaetoceros*, *Leptocylindrus*, *Cerataulina*, *Detonula* и др.). Только некоторые участки панциря с утолщенными стенками бывают лишены перфорации, это глазки, ставрос, осевое и центральное поле шва. Складки, ребра, выросты - это тоже структурные элементы панциря.

Характерным является разное расположение этих структурных элементов: у центральных створок радиальное, а у пеннатных - перистое или поперечное с образованием штрихов. Штрихи бывают параллельные, радиальные, конвергентные по направлению (рис. 31), а по характеру - гладкие, точечные, линеолированные или в виде гладких ребер (рис. 31). Правильная периодичность и количество структурных элементов у видовых и внутривидовых таксонов - это характерная особенность структуры панциря. При определении

видов со слабо развитым швом в виде коротких щелей, часто сильно удаленных друг от друга при этом центральный узелок отсутствует.

Наличие шва, тип его строения служит важным признаком для различения таксонов высокого ранга (классы, порядки).

В настоящее время и у нас, и за рубежом появились новые данные по морфологии панциря современных и ископаемых диатомовых, полученных при помощи сканирующего и трансмиссионного микроскопов (СЭМ, ТЭМ). В результате выявились новые признаки структуры панциря и створок, внесены коррективы в систематику многих таксонов. Все это подробно описано в кн. Диатомовые водоросли СССР. Том II, вып. I.

При выделении порядков в первую очередь учитывались типы, наличие или отсутствие выростов с опорами, число и локализации двугубых выростов. Для обоснования семейств принималось во внимание наличие признаков, связанных с образом жизни (камеры, выпуклости створки, глазки, ложные глазки, соединительные шипы, краевой гребень, рельеф створки, форма панциря и створок). К ведущим родовым признакам отнесены форма панциря и створок, особенности расположения на них различных элементов и их морфология.

Процесс образования кремневой стенки панциря диатомей изучается путем электронно-микроскопических исследований. Установлено, что существует тесная связь образования структуры створки с физиологией клетки. Процесс отложения кремния в возникающей створке детально прослежен у *Amphipleura pellucida* и у *Navicula pelliculosa*. Обнаружена трехслойная мембрана - селикаемма, которая как полагают является избирательной перепонкой, проходя которую кремний полимеризуется и отлагается в пузырьке в виде гомогенного тела, постепенно затвердевающего. Однако это лишь первые данные и распространять это на всех диатомей, по-видимому, рано.

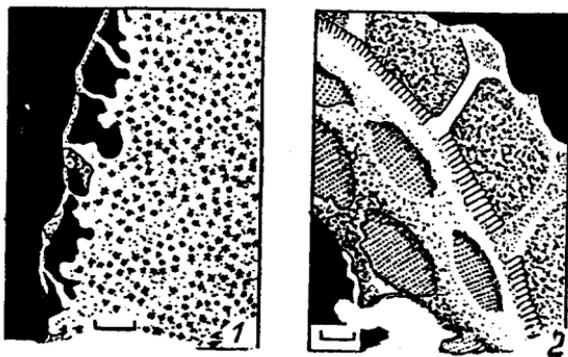


Рис. 33. Расположение и структура велума на ареоле: 1 - сетчатый, прерывистый велум на наружной поверхности створки (*Coscinodiscus bouveti* Karsten); 2 - сетчатый, прерывистый велум на внутренней поверхности, створки (*Puxidicula arctica* (Grun).)

Кремний, из которого строится панцирь, находится в цитоплазме клетки в растворенном (неколлоидальном) состоянии, а вакуоли, в которых отлагается кремний, тесно связаны с клеточной цитоплазмой. Концентрация кремния в клетке диатомей колеблется от 4 до 50 %, а вес панциря достигает 69 % сухого веса клетки, толщина стенок створки колеблется от 0,08 до 2,25 мкм в зависимости от вида диатомей. Содержание кремния панциря связано с количественным содержанием его в воде водоема, в котором он обитает. Кремний панциря может растворяться при повышенном в воде рН и повышенной температуре.

Несмотря на то, что химический состав панциря изучался издавна, в настоящее время он окончательно не установлен. Признано, что его состав представляет собой гидрат окиси кремния подобный опалу ( $\text{SiO}_2 \times \text{H}_2\text{O}$ ). Установлено также наличие в панцире около 2 % примесей металлов: Al, Fe, Mg.

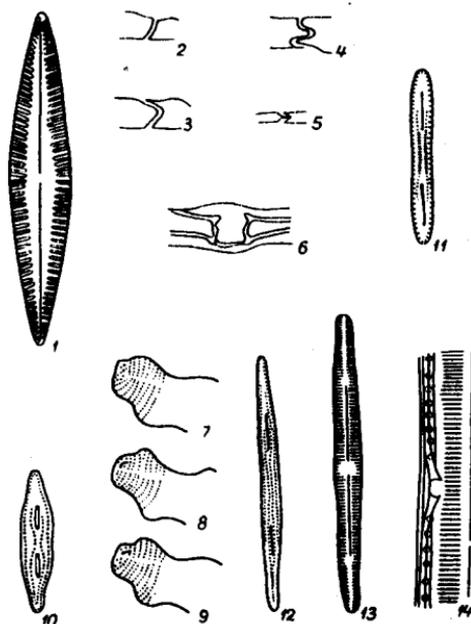


Рис. 34. Строение шва и его происхождение (1-6 - схемы; 7-9 - по Kolbe, 1956; 10-12 - по Шешуковой-Порецкой, 1956; 13-14 - по Hustedt, 1930): 1 - створка с щелевидным швом навикулоидного типа; 2-5 - щель шва в поперечном разрезе; 7-9 - происхождение шва у *Eunotia eugae* Ehr. (третичный вид) путем слияния пор; 10-12 - происхождение шва навикулоидного типа путем удлинения щели у древних видов: 10 - *Rouxia peragalii* f. *yabei* (Hanna) Sheshuk., 11 - *R. antarctica* (Heid. et Kolbe) Hanna, 12 - *R. peragalii* f. *californica* (M. Perag.) Sheshuk.; 13 - то же у современного вида *Navicula brekkaensis* Boye P.; 14 - каналовидный шов (средняя его часть у *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun.

## Принципы систематики.

Классификации диатомей разрабатываются исследователями разных стран около 150 лет и продолжают разрабатываться в настоящее время с учетом достижений электронной микроскопии. В основном принята классификация Шютта (Schutt F.) и Хустедта (Hustedt F.) с дополнениями и изменениями других исследователей. В последние годы разрабатываются новые классификации для центрических диатомей. Росс Р. и Симс Р.А. (Ross. R., Sims R.A.) впервые использовали для своей системы тонкое строение ареол и придали важное таксономическое значение расположению двугубых выростов с опорами, присутствию глазков. Симонсен (Simonsen R.) придает таксономическое значение образованию покоящихся спор, колониальному образу жизни, разному строению створок в одном панцире.

Предложенная З.И.Глезер классификация центрических диатомей во многом отличается от предыдущих. Здесь рассматривается таксономическое значение целого ряда признаков в свете исторического развития диатомей. Установлено, что каждому таксону свойственно сочетание признаков, унаследованных от предков и признаков, специфических для данного таксона (мозаичность признаков).

Николаев В.А. при детальном изучении панцирей современных и вымерших диатомей при помощи СЭМ особенно большое внимание уделяет таксономическому значению перфораций панциря, к которой относит ареолы, двугубые выросты, выросты с опорами и др. Принципиально новой является высокая оценка такого признака как положение велума у ареол.

Таким образом, в настоящее время диатомовые водоросли рассматриваются как самостоятельный отдел *Vacillariophyta*, который делится на 2 класса: *Centrophyceae silva* и *Pennatoryceae silva*, как это было предложено А.П.Жузе и В.С.Шешуковой-Порецкой. Классы отличаются помимо биологических и морфологических признаков особенностями эволюционного развития. Класс *Centrophyceae* развивался преимущественно в мезозое-кайнозое, а расцвет класса *Pennatoryceae* в основном приходится на поздний кайнозой. Класс *Centrophyceae* в зависимости от типа ареол (пороидные, локулярные с внутренним или наружным велумом), характера их расположения, числа и положения двугубых выростов, наличия выростов с опорами специальных приспособлений для образования колоний или прикрепления клеток к субстрату, формы панциря и створок предлагается делить на 7 порядков. Класс *Pennatoryceae* по наличию или отсутствию шва традиционно делится на 2 порядка.

В целом построение новой системы диатомовых водорослей потребует большого и длительного труда не одного поколения диатомологов-систематиков.

Но какая бы новая классификация не создавалась она должна учитывать, что 1) в систему должны обязательно включаться как ископаемые, так и современные диатомеи, 2) она должна быть филогенетической по мере возможности, 3) базироваться на форме и структуре панциря и створок, 4) должны учитываться все современные научные достижения, 5) признаки, которые используются для классификации, должны быть легко распознаваемые, постоянные, характерные, не вызывающие никакого сомнения.

### Методика исследования

При сборе образцов осадочных пород мезо-кайнозойского возраста для целей диатомового анализа обязательными условиями являются:

Тщательная зачистка обнажений, предусматривающая прохождение оползневых участков, осыпей и сильно выветрившихся склонов, Абсолютная чистота отбора, исключающая засорение образца современными диатомеями и занос из других горизонтов.

Сбор образцов полными вертикальными сериями. Только в этом случае можно будет решать стратиграфические и палеогеографические вопросы. Одиночные же образцы могут в лучшем случае дать указание лишь на генезис исследуемого горизонта (морской, пресноводный).

Отбор современных проб особенно необходим при изучении четвертичных диатомовых водорослей, которые в морфологическом и экологическом отношении почти тождественны современным. Это обстоятельство значительно облегчает расшифровку результатов диатомового анализа отложений четвертичного периода, что особенно важно для слабо изученных районов, в частности Сибири.

Образцы для диатомового анализа следует брать из естественных обнажений и искусственных выработок (скважин, шурфов). Обязателен отбор образцов у кровли и подошвы горизонта.

Вертикальные расстояния между пробами 0,3 - 0,5 м. Из мощных многометровых толщ пробы можно отбирать реже, через 0,5 - 1,0 м. Если в однородной толще имеются прослой, линзы, клинья других пород, то следует отбирать и из них. В районах, где развиваются полигонально-жильные льды, параллельно производится отбор образцов из льда по вертикали.

Вес проб: глинистые грунты - 50 - 100 г, песчаные - 100 - 300 г, органогенные - 30 - 50 г. Образцы пакуются в бумагу (лучше в кальку или пергамент) и в мешочек. К каждому образцу прилагается этикетка с указанием места, даты отбора, слоя, глубины, краткой

характеристики породы за подписью собравшего. Этикетка дублируется в полевом дневнике.

Отбор современных проб производят из водоемов исследуемого района с целью характеристики диатомовой флоры из различных генетических типов современных отложений - морских, речных, озерных, болотных и т.п.

В крупных водоемах берут пробы воды для анализа планктонных диатомовых, обитающих в толще воды; из грунта и обрастаний - для анализа бентических (донных) диатомовых.

В мелких водоемах отбирают только пробы грунта и обрастаний. Планктонные пробы из толщи воды берут с помощью конической сети, изготовленной из сита, имеющего 5929 отверстий на 1 см<sup>2</sup>, путем закидных горизонтальных и вертикальных ловов с лодок. Полученный материал помещают в стеклянные пузырьки с притертой пробкой и фиксируют спиртом или формалином до слабого запаха.

Можно производить отбор проб осадочным методом сбора. Воду берут кружкой, емкостью 0,5 - 1 л., осторожно переливают в литровую бутылку, фиксируют формалином (до слабого запаха) и отстаивают в течение от 2-3 дней до 2 недель. Затем в поле или лаборатории избыток воды удаляют.

Для анализа бентических (донных) диатомовых берут небольшое количество грунта (50 - 200 г в зависимости от механического состава осадка) в кальку и мешочек. Грунт следует брать не только в местах сбора планктона, но как можно чаще из различных фаций (например, русловых, старичных, пойменных и т.п.), из различных механических разностей грунтов (гравелистых, песчаных, глинистых и т.п.).

Пробы обрастаний отбирают с погруженных в воду камней, растений, со дна лодок (долго стоящих в воде) ножом (скальпелем) в кальку.

Если нет возможности отобрать все три вида проб, то можно ограничиться отбором грунтовых проб.

В этикетке, помимо общих сведений указывают: для планктонных проб - состояние водоема (волнение), расстояние от берега, глубина отбора, температура воды и воздуха; для грунтовых проб - механический состав, наличие или отсутствие водной растительности и другие сведения, характеризующие условия местообитания флоры донных диатомей: для обрастаний - характер субстрата, с которого собрана проба (камни, сваи и другие, погруженные в воду предметы).

Методика технической обработки образцов. Основная задача - извлечение диатомовых водорослей из пород и очищение их панцирей от глинистых частиц.

1. Берут навеску породы, которая определяется в зависимости от механического состава породы: глины - 10 г, суглинка - 15 г, супеси -

20 г, т/з песка - 50 г, м/з песка - 100 г, к/з или хорошо промытого песка - 200 г. Навеску кипятят в фарфоровых стаканах в течение 1-1,5 часов в пергидроли 10 %-ой, с целью дезинтеграции породы и очищения кремневого панциря диатомей от мелких глинистых частиц и уничтожения органического вещества.

2. Для удаления песчаной фракции прокипяченный осадок охлаждают приблизительно до 20 °С, тщательно взмучивают и оставляют в покое на 1 сутки, после чего сливают столб воды, приблизительно до отметки 8 см от дна стакана. Осевший на дно фарфорового стакана осадок песчаной фракции в дальнейшем не обрабатывается.

3. Отмученный осадок переносят в центрифужные пробирки, емкостью 50 мл. В течение 10 мин. центрифугируют, воду сливают, а пробирки с набранным осадком ставят на 10-15 мин. на фильтровальную бумагу, причем каждые отдельно, чтобы стекла оставшаяся в пробирке вода.

4. Высушенный осадок заливают тяжелой жидкостью, кадмиевой, удельного веса 273 в размере 3 частей объема осадка. Тяжелая кадмиевая жидкость - это водный раствор йодистого кадмия (CdJ) и йодистого калия (K<sub>2</sub>J) в отношении 1:2.5:2.25 = H<sub>2</sub>O: CdJ: K<sub>2</sub>J. После тщательного, но осторожного перемешивания осадка с кадмиевой жидкостью пробирки помещают в центрифугу на 20 минут. (при 1500 об/мин).

В результате диатомовые водоросли полностью извлекаются в легкую фракцию, которую сливают осторожно в химический маленький стакан, емкостью 150 мл и доливают пятикратным объемом дистиллированной воды. Через сутки разбавленную кадмиевую жидкость сливают, а осадок с диатомовыми собирают центрифугированием в маленькие пробирки (10 мл) и промывают от кадмиевой жидкости дистиллированной водой не менее трех раз.

Приготовление препарата. Толщина покровного стекла 0,018 - 0,020 мм, размер 18x18, должно быть обезжирено, иначе осадок не ляжет равномерно. После предварительного просмотра и обнаружения диатомей приготавливают постоянный препарат, используя смолу ЛТИ-30 с показателем преломления 1,68, которая хорошо плавится и застывает.

Этикетка на препарате - копия этикетки с указанием места отбора, глубины...

Изучение ведется под микроскопами МБИ-1, МБИ-3, МБИ-6 - фотографирование. В дальнейшем идет определение видового состава диатомей и подсчет количества диатомей, который производится в 5-10 горизонтальных рядах препарата с последующим пересчетом на весь препарат путем умножения на 100, то есть на количество горизонтальных рядов на покровном стекле 18x18 мм при иммерсионном объективе 90 и окуляре 7 или на 8, если используется

объектив 60. В настоящее время используется метод пересчета содержания створок диатомей в 1 г. осадка.

## Экология

Диатомовые водоросли, как и другие водоросли, имеют два основных типа местообитаний: водные (основной) и сухопутные.

Каждый водный бассейн имеет дно - бенталь и толщу воды - пелагиаль.

Отсюда - диатомей дна - донные, или бентические, а обитатели пелагиали - пелагические, или планктонные. Планктонные и бентические диатомей образуют в водоемах два основных сообщества - биоценоза: планктон и бентос.

Планктон - совокупность планктонных организмов, которые ведут свободноплавающий взвешенный образ жизни независимо от твердого субстрата, точки опоры или которые, хотя и используют свою жизнедеятельность, способность размножаться - донно-планктонные или факультативно-планктонные.

Планктон морей и океанов в свою очередь разделяется на планктон прибрежной зоны - неритический планктон и планктон открытой поверхности океана - океанический планктон. Ведущее место в планктоне принадлежит представителям кл. *Centraphyceae* (р. *Aulacosira*, *Thalassiosira*, *Cyclotella* и т.д.) и немногочисленным формам кл. *Pennatae*, не имеющие шва и не способные к движению (р. *Fragilaria*, *Asterionella*, *Tabellaria*).

Бентос - совокупность бентических организмов, биоценоз грунта и обрастаний, эти водоросли взаимно связаны между собой и с подстилающим твердым субстратом, который они населяют и ведут прикрепленный образ жизни.

Данные морские диатомей в связи с условиями обитания имеют крупные клетки с толстостенным крепким панцирем: кл. *Pennatophyceae* (р. *Navicula*, *Pinnularia*, *Cymbella*, *Epithemia*).

Среди сообществ обрастаний встречаются часто и колониальные неподвижные, лишенные шва формы: *Grammotophora*, *Rhabdonema* - в морях; *Tabellatia*, *Cymbella*, *Didymosphenis* - в пресных водах.

В ископаемом состоянии лучше сохраняются донные диатомей. Диатомовые водоросли являются хорошими показателями физико-химического режима водоема, в котором они существуют. Видовой состав и количество диатомей находятся в тесной связи с физико-химическими и гидробиологическими особенностями водоема,

которые в свою очередь обусловлены физико-географическими условиями района.

Из всех факторов среды, определяющих развитие диатомей, ведущее место принадлежит солености. В этом отношении общепринято делить все диатомеи на три экологические группы: морские, солоноватоводные, пресноводные.

Морские - в основном планктонные диатомеи кл. *Centraphyseeae*, пресноводные и солоноватоводные - бентические виды кл. *Pennatophyseeae*. Среди диатомовых известны также роды и в особенности виды, способные жить только в узких пределах солености - стеногалинные диатомеи (в основном морские). Эвригалинные виды приспосабливаются к резким солевым колебаниям.

В настоящее время принята классификация Кольбе (1927, 1932), который выделил четыре основные группы, положив в основу потребность того или иного вида в NaCl;

1. Полигалобы - виды, обитающие в водах с соленостью выше 40 %.

2. Эвригалобы - 30 - 40 %.

3. Мезогалобы - виды соленых континентальных водоемов, а также опресненных участков морей и океанов.

4. Олигогалобы - виды, населяющие пресные воды с очень слабой соленостью (от 0 - 5 %), которые делятся на: а) галофилы - диатомеи, населяющие пресные воды, но способные жить в условиях некоторой солености, стимулирующей до известной степени их развитие; б) индиференты - диатомеи, живущие в пресных водоемах, но способные переносить минимальную соленость; в) галофобы - диатомеи слабо минерализованных вод, для которых губительно присутствие солей NaCl - это стеногалинные пресноводные диатомеи.

Большое значение для распределения диатомей в водоеме имеет рН воды, количество растворенного в ней кислорода и находящиеся в воде растворенные органические вещества.

Следуя типологической классификации озер А.Тинемана среди диатомовых стоячих водоемов выделяются три основных типа: диатомовая флора олиготрофных, эвтрофных и дистрофных озер.

Олиготрофный водоем с нейтральной или слабокислой реакцией воды содержит в основном: донные формы и единичные планктонные.

Эвтрофный водоем характеризуется высокой концентрацией питательных веществ, присутствием солей кальция, пышно развиты как донные, так и планктонные.

Дистрофные озера с кислой реакцией среды, со слабой минерализацией воды бедны солями кальция, бедны диатомеями, которые в основном представлены донными и болотными формами.

При полном прямом цикле развития озер олиготрофное озеро со временем переходит в эвтрофное, которое в свою очередь сменяется дистрофным. В соответствии с этим происходит и смена диатомовых.

Температура воды имеет не меньшее значение в распределении диатомей. Их развитие возможно при температурах от 0° до 50°С, а в стадии покоя и при более высоких температурах и более низких до -36°С (диатомовые, обитающие во льдах).

Среди диатомей существуют виды, оптимум развития которых лежит при средних температурах 10 - 20°С, а также холодолюбивые (криофильные) виды и теплолюбивые (термофильные) виды. Встречаются также stenothermные виды: *Cymbella cesatii*, *Nitzschia putride*, и виды широкотемпературные (эвритермные): *Ceratoneis*, *Melosira*.

Наряду с физико-химическими факторами температура обуславливает весенний и осенний максимумы в умеренных широтах и зимние максимумы в Арктике и тропиках.

Свет используется диатомовыми при фотосинтезе так же как и другими водорослями. В зависимости от прозрачности воды пределы обитания диатомовых различны. Наибольшая глубина обитания в океанах 80 - 350 м, в пресных водах 24 м. Они в основном тенелюбивые, но есть и светолубивые виды. Максимальное развитие диатомей наблюдается не на поверхности воды, а на глубине.

Диатомеи характерны для определенных географических зон. Среди них хорошо известны группировки видов, свойственных арктическим, северным и южным бореальным, субтропическим и тропическим климатическим зонам.

Таким образом, суммируя все вышесказанное, ясно, что метод диатомового анализа можно применять при решении следующих вопросов:

1. Генезиса осадочных пород, выделения морских и континентальных толщ и более детального фациального анализа.
2. Для восстановления палеогеографических условий древних водоемов.
3. Для решения вопросов касающихся стратиграфии древних отложений.

Оформление результатов. Прежде чем подойти к написанию окончательного заключения по результатам диатомового анализа проводится большая подготовительная работа, которой предшествует таксономический анализ диатомей. Это означает прежде всего измерение, подсчет различных скульптурных элементов (штрихов, выростов, шипов, ареол и пор в 10 мкм). Далее проводится знакомство с экологией, биогеографией видов и с их современным и геологическим распространением на основании литературных источников и наблюдений автора. Новые и интересные виды следует иллюстрировать в виде рисунков или микрофотографий. При отсутствии микроскопов с вмонтированными фотокамерами можно пользоваться обычными биологическими микроскопами и различными микрофотонасадками.

Результаты определения диатомей объединяют в общей систематический список, который и является основой для выводов автора. Роды располагаются в генетическом порядке, виды в алфавитном. По оригинальным и литературным данным составляется экологическая и биогеографическая характеристика, геологическое и географическое распространение видов.

Для учета встречаемости каждого вида в пробе большей частью пользуются несколько измененной шестибальной шкалой Вислоуха.

На кафедре палеонтологии для ископаемых материалов применяют пятибальную шкалу, где 1 - 10 форм на препарат - "единично", 11 - 50 - "редко", 51 - 100 - "нередко", 101 - 1000 "часто", > 1000 - "в массе".

Кроме того, применяется метод подсчета процентного содержания всех видов диатомей в препарате, а также различных экологических групп. Наиболее важные данные, полученные в результате определения диатомей в вертикальной серии образцов, иллюстрируют диатомовой диаграммой (рис. 35, 36). В нее включают доминантные и характерные в экологическом или стратиграфическом отношении виды.

В некоторых случаях, в зависимости от целей исследования, лучше дать не отдельные диатомовые диаграммы по размерам, а сводные - по районам или по всему исследованному материалу.

Принято также составлять таблицы характерных видов диатомей, определяющих стратиграфический комплекс. (рис. 37, 38 39.)

### **Географическое распространение и стратиграфическое значение**

Диатомовые развиты повсеместно. Любое водное местообитание является жизненной средой диатомовых водорослей. Поэтому они и населяют океаны, моря, озера, пруды, болота, реки, ручьи и разнообразные источники. Диатомовые могут также обитать и вне водной среды, но при условии постоянного или спорадического увлажнения. Отсюда их местообитанием являются почвы, верховые болота, моховые подушки, поверхность скал и лед. При этом почвенные (эдафические) сообщества диатомовых включают исключительно донные подвижные формы *Hantzschia*, *Navicula*, *Pinnularia* и *Nitzschia*. В моховых подушках и верховых болотах развиты бениитические виды *Eunotia*, *Amomoeoneis*, *Tetracyclus* и др.

Все диатомовые, известные во вневодных местообитаниях, способны переносить длительные периоды усыхания и резки температурные колебания; это самые нетребовательные группировки

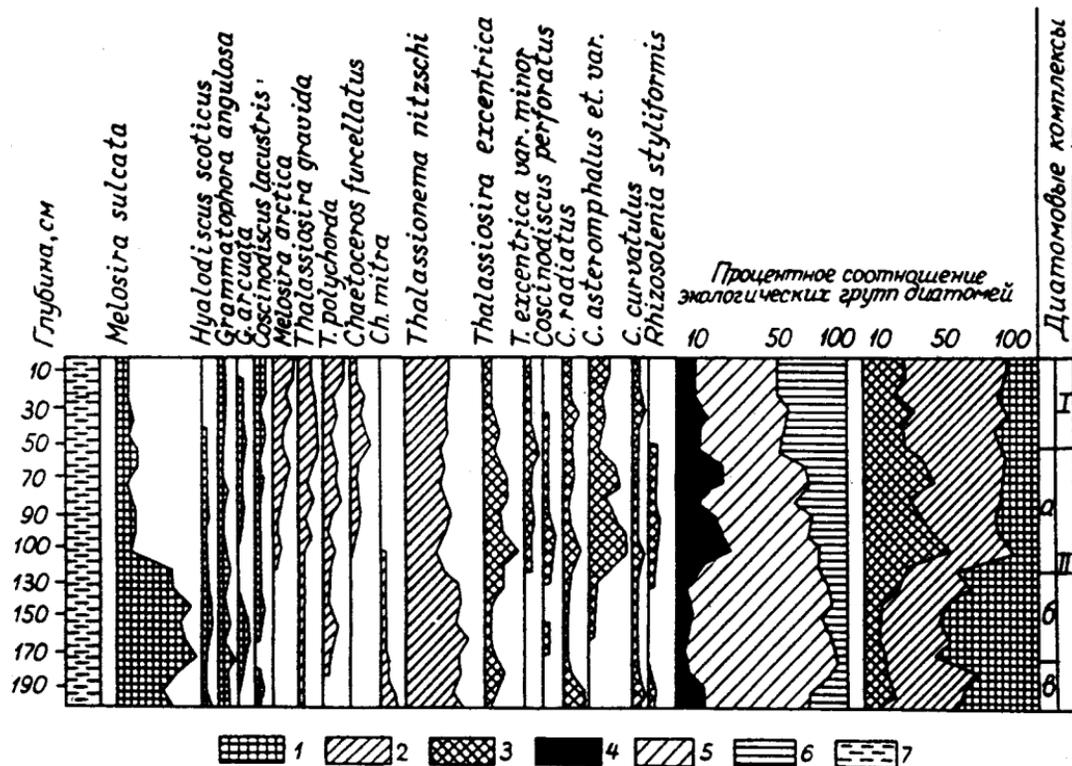
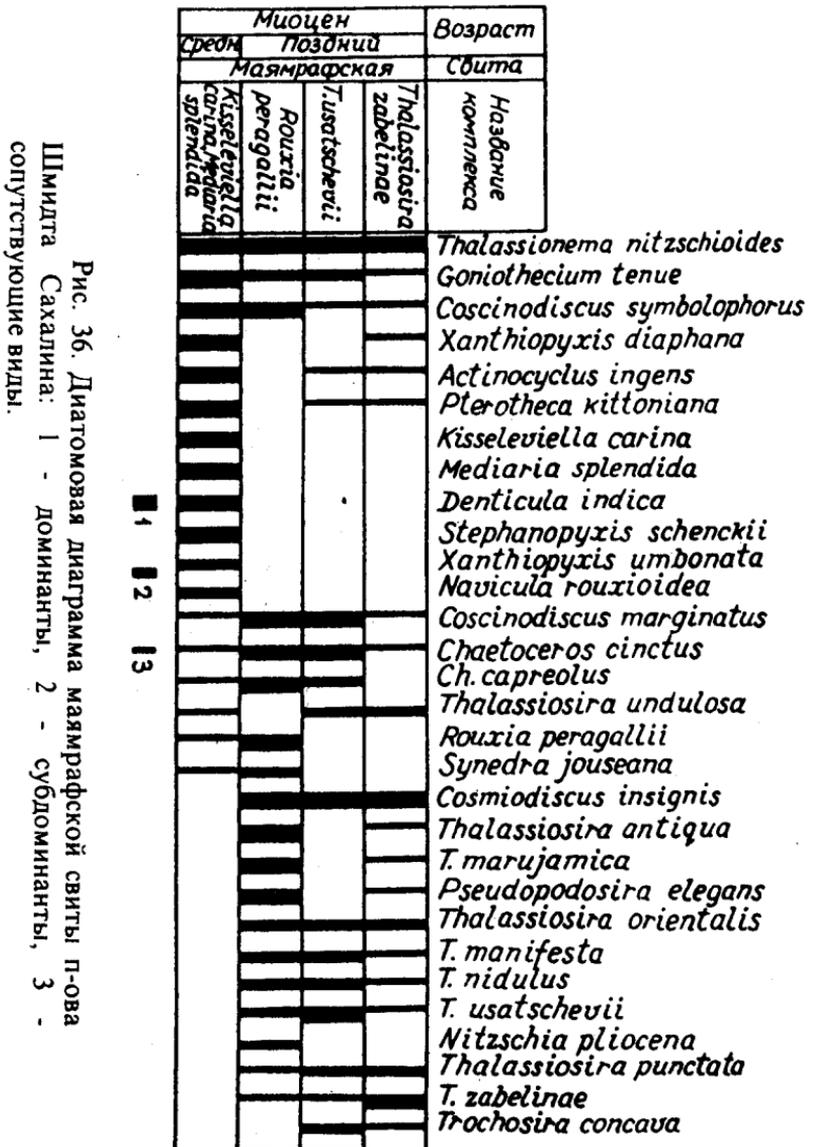


Рис. 35. Распределение диатомей в донных осадках центральной части Белого моря (составлен Р.Н.Джиноридзе): 1 - сублиторальные виды; 2 - неритические; 3 - океанические; 4 - южно-бореальные; 5 - северо-бореальные; 6 - аркто-бореальные; 7 - илы.



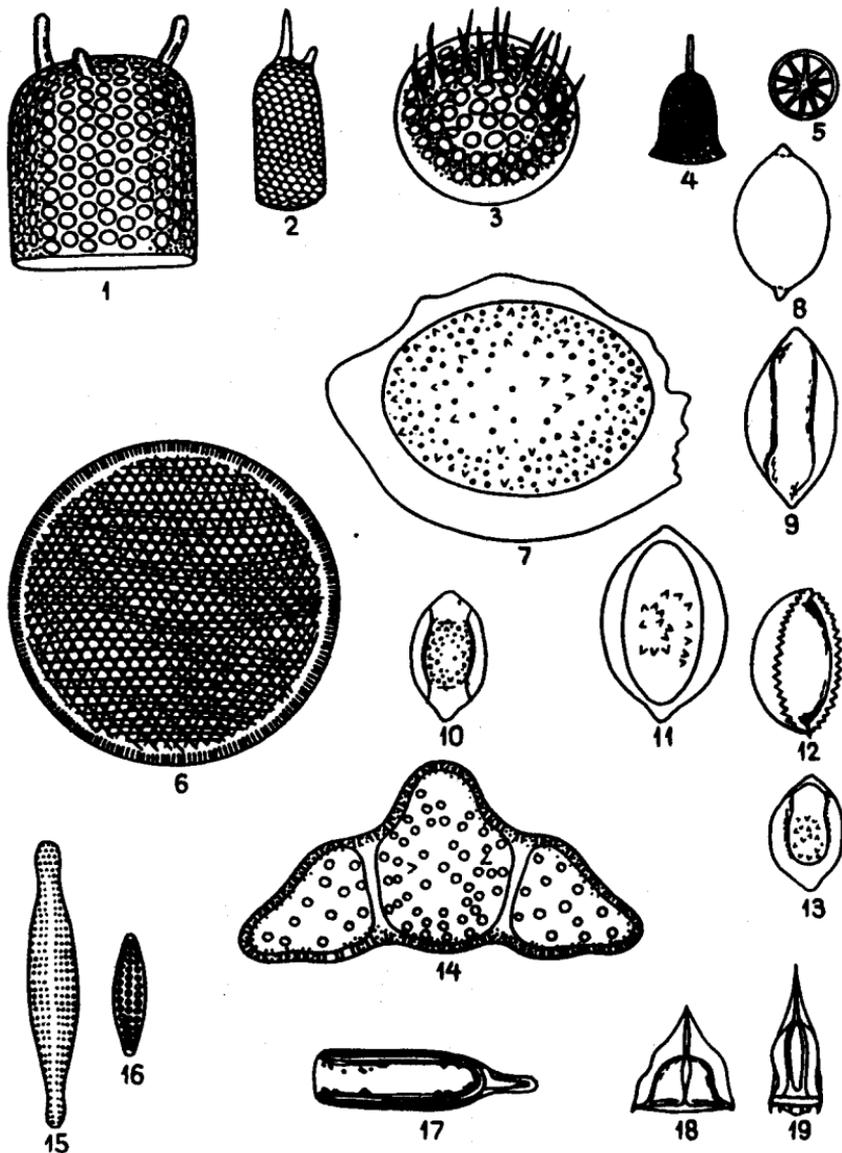


Рис. 37. Характерный комплекс диатомовых водорослей палеоцена (Свердловская область). 1 - *Stephanopyxis turris* var. *intermedia*; 2 - *St. turris* var. *cylindrus*; 3 - *St. ferox*; 4 - *St. turris* var. *campanulata*; 5 - *Gyrodiscus nana*; 6 - *Coscinodiscus* (*Thalassiosira*) *excentrica*; 7 - *Poretzkia ovalis*; 8 - 13 - *Biddulphia variabilis*; 14 - *Eunotogramma Weissti*; 15 - *Raphoneis lancettula* var. *jutlandica*; 16 - *R. elliptica*; 17 - *Pterotheca carinifera*; 18 - *Pt. uralica*; *Pt. kittoniana*.

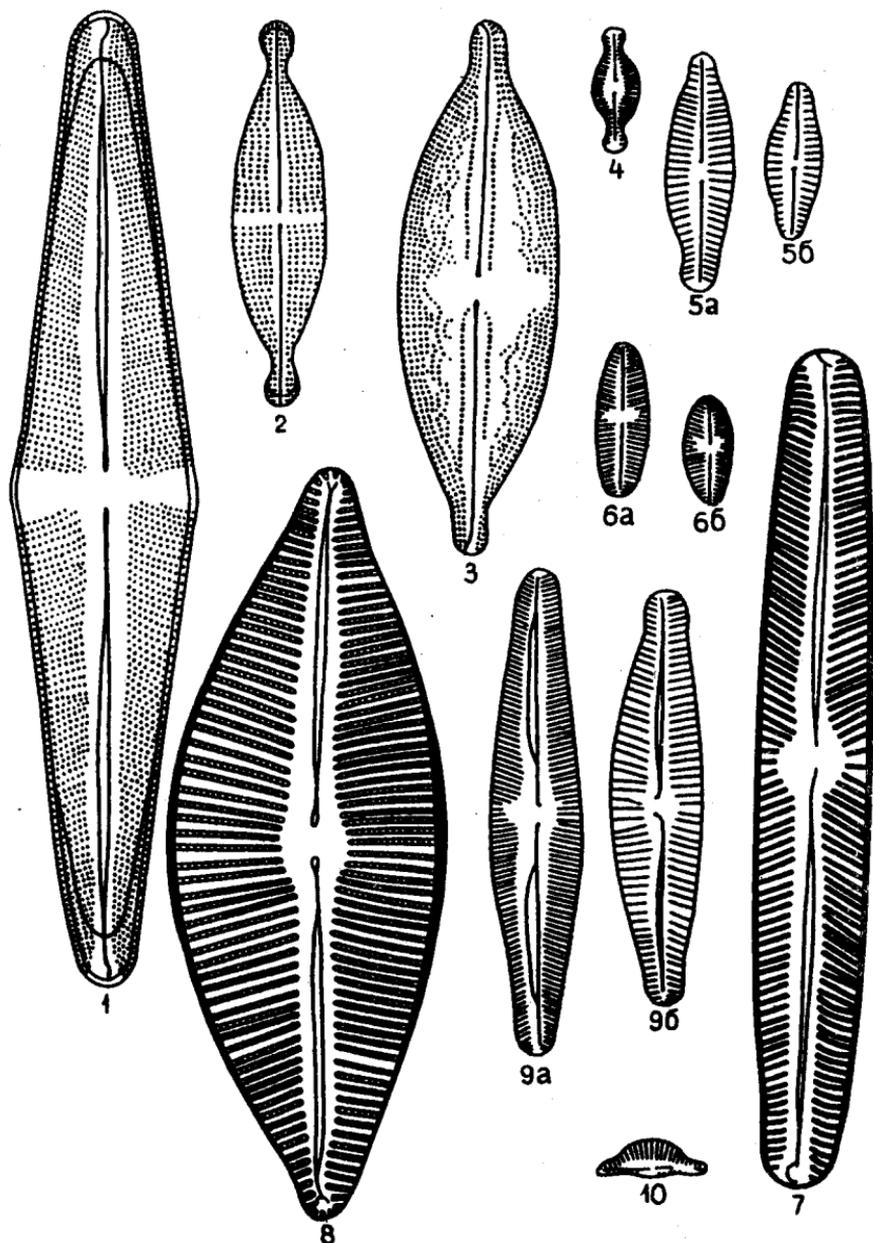


Рис. 38. Характерный комплекс диатомовых водорослей межледниковых отложений (Восточно-Европейская часть СССР): 1 - *Stauroneis acuta*; 2 - *St. schulzii*; 3 - *Anomoeoneis sphaerophora*; 4 - *Navicula bicapitata*; 5a, b - *N. diluviana*; 6a, b - *N. schoenfeldii*; 7 - *N. oblonga*; 8 - *Cymbella ehrenbergii*; 9a, b - *C. aequalis*; 10 - *C. parvula*.

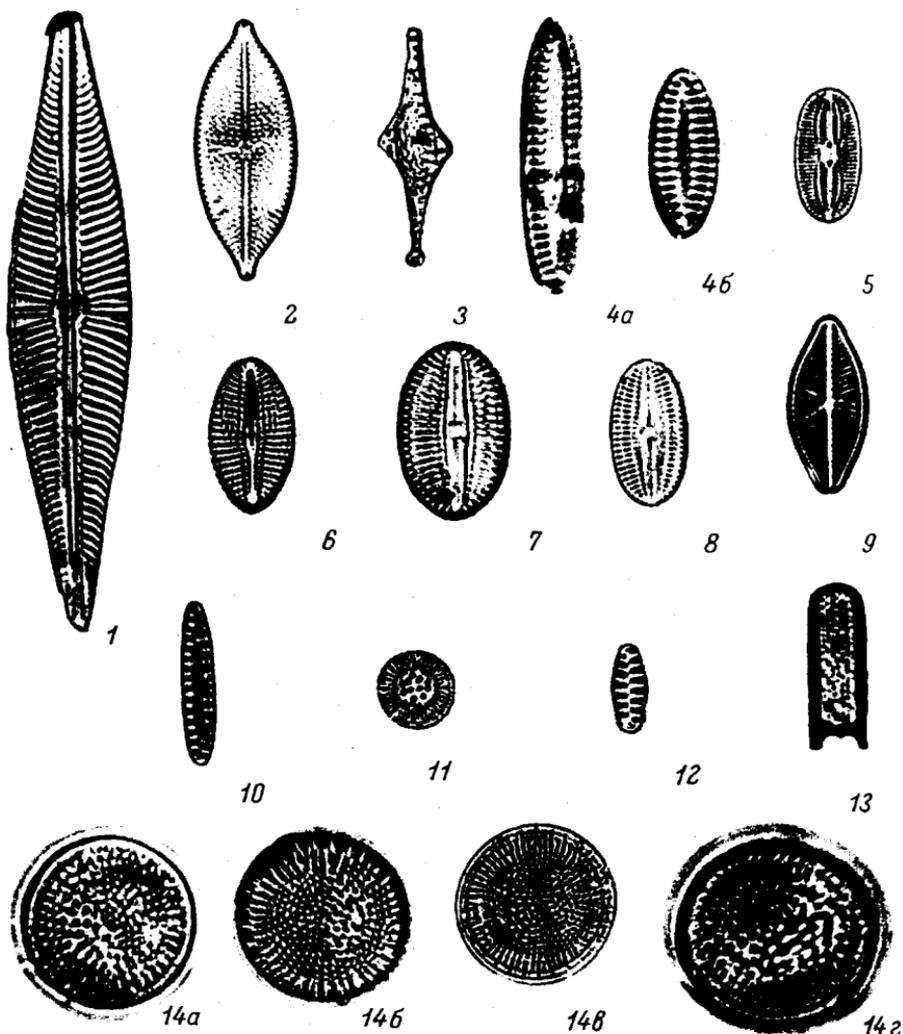


Рис. 39. Комплекс плиоценовых пресноводных диатомей (нижнее течение реки Камы) . 1-*Navicula hasta*; 2-*N. tuscula*, 3-*Nitzschia sinuata*, 4a, 4b-*Fragilaria bituminosa*, 5-*Navicula forcipata*, 6-*Diploneis elliptica*, 7-*D. aff. notabilis*, 8-*D. sp.* 9-*Navicula sp.*, 10-*Fragilaria lapponica*, 11-*Cyclotella comta*, 12-*Opephora martyi*, 13-*Aulacosira aff. islandica* (спора), 14-а-г - *Stephanodiscus omarensis*

видов среди диатомовых. Лишь немногочисленные виды образуют покоящиеся споры в период длительного усыхания.

Жизнь некоторых диатомовых в горячих озерах и источниках является примером их способности переносить высокие температуры (до 50 °С и выше). Термофильных видов немного.

Среди диатомовых, живущих в морских водоемах, космополитизм явление редкое, а для континентальных обычен.

О палеогеографических и палеоэкологических условиях древних водоемов обычно судят по комплексу доминирующих видов диатомовых. Несмотря на повсеместное широкое распространение диатомовых, отмечается, что не все климатические зоны одинаково благоприятны для их развития.

Особенно широко развиты диатомеи в бореальной области, где они господствуют над всеми другими водорослями, в некоторых случаях достигая 98 - 99 % в фитопланктоне морских и континентальных водоемов и чем южнее водоем, тем меньше в нем диатомовых. Наиболее обеднены диатомовыми тропические зоны. В экваториальной зоне диатомовых значительно больше, так как здесь поверхностные воды обогащены питательными солями по сравнению с тропическими водами. Обогащение происходит за счет выноса глубинных вод на поверхность (зона дивергенции).

Богата диатомовыми и приантарктическая зона океанов. Исключительное богатство диатомовых в водоемах бореальной области приводит к образованию диатомовых илов. Это связано прежде всего с наличием в них высоких концентраций минеральных веществ.

Огромную роль в жизни диатомовых играет кремнезем, из которого они строят свой панцирь, а также питательные вещества такие как фосфаты, нитраты и соли железа. По мнению К.А.Гусевой температура поверхностных вод имеет косвенное значение как фактор, изменяющий активность всех химических элементов; в частности при снижении температуры и рН повышается активность железа.

Влияние местных экологических и физико-химических условий до некоторой степени стирает в составе флоры черты, обязанные определенному географическому положению водоема. Это относится в основном к флоре континентальных водоемов, где не только большое разнообразие биотопов, порождающих определенный состав флоры диатомей, но и большое разнообразие степени минерализации, морфологии и топологических особенностей водоемов. Все это безусловно определяет в значительной степени внутризональное распределение диатомей. Отсюда возникают трудности в выявлении связи между составом флоры, характерным для определенного возраста, где проявляются чисто местные условия обитания.

Иначе дело обстоит с диатомовыми морей и океанов, где более постоянны экологические условия жизни, а поэтому в морской и

океанической флоре отчетливо выступают черты, характерные для флоры определенной географической зоны. Даже при обязательном учете сезонных изменений видовой состав флоры четко отражает географическое положение водоема.

### Тафономия

Известно, что при сравнении списков диатомовых в планктоне и в осадках наблюдается явное флористическое обеднение осадков, то есть состав биоценоза и танатоценоза не идентичен. Эти различия особенно значительны в морских бассейнах. Как указывал Кольбе (Kolbe R.W.) танатоценоз диатомей образуется прежде всего от их биоценоза, то есть видового состава и количественного распределения в планктоне, и за тем идут изменения и прежде всего от различной сохраняемости видов, их растворимости за время прохождения толщи воды (первичное растворение) и затем в осадках (вторичное растворение). Наибольшее значение имеет и горизонтальный перенос за время опускания на дно, но он не вызывает значительных изменений в составе диатомового комплекса по сравнению с составом в поверхностных водах.

Для панцирей диатомей выборочность сохраняемости панциря является основным фактором, определяющим состав диатомей в осадках. При одинаковых условиях обитания у диатомовых с толстым кремневым панцирем имеется больше шансов быть захороненным в осадках. Чем больше глубина бассейна, тем меньше шансов найти тонокопанцирных диатомовых в осадках. Растворение панциря в основном происходит в поверхностной толще воды (100 - 300 м), причем гораздо слабее этот процесс протекает в осадках со слабощелочной или нейтральной реакцией грунтового раствора (рН). В высокощелочных осадках панцири диатомей подвергаются значительному растворению, при этом большое значение имеет фактор времени. В итоге комплекс ископаемых видов диатомей образуется из наиболее стойких и противостоящих растворению видов.

Наиболее активно процесс растворения происходит в толще вод вслед за окончание вегетации. Попадая в осадок, диатомеи имеют шанс сохраниться неопределенно долгое время. Известны диатомиты позднемиоценового, палеогенового, неогенового, плейстоценового возраста. Выборочная растворимость диатомей приводит к формированию в осадках своеобразных комплексов, в которых происходит некоторое увеличение в танатоценозах количества тех видов, которые лучше всего сохраняются, а некоторые виды биоценоза отсутствуют. Отсюда ясно, что высокая частота встречаемости вида в

осадках обычно не соответствует его массовой прижизненной численности. Последнее обстоятельство важно учитывать при интерпретации ископаемых диатомовых комплексов.

Лучше сохраняются среди морских диатомей океанические виды (до 55-60 % видов). Присущая океаническим видам круглогодичная вегетация благоприятствует их массовому накоплению в осадках.

Неретические виды, жизненный цикл которых проходит в прибрежных водах, в целом хуже сохраняются, чем океанические, тем более, что панцири неретических диатомей слабо окремнены. Видимо поэтому неретические виды и не являются источником накопления диатомей. В озерных осадках сохраняется до 90 % видов, вегетирующих в поверхностных водах.

Сохраняемость панцирей диатомей в осадках зависит от содержания кремнезема в панцире, а это в свою очередь - от количества растворенного кремнезема в природных водах.

Многие исследователи обращают внимание на величину рН, влияющую на растворимость панцирей диатомей. В высокощелочных растворах и при высокой температуре кремнезем панциря диатомей растворяется быстро.

Таким образом, растворение панцирей диатомей в осадках несравнимо с их растворением в водной среде и при благоприятных условиях в осадках оно вообще может не наступить. Хотя продолжительность захоронения и диагенетические изменения в осадках могут плохо сказаться на сохранности панцирей диатомей. По-видимому, поэтому столь редки находки диатомей хорошей сохранности в отложениях мелового возраста и практически отсутствуют в юрских отложениях.

Образование диатомовых осадков существенно зависит от терригенного и органогенного разбавления. Там, где темпы поступления диатомей в осадки ниже темпов поступления терригенного и органогенного материала не образуются диатомовые илы.

В современных морях и океанах, а также в водоемах суши диатомовым принадлежит весьма важная роль в процессе осадконакопления. Диатомовые осадки различного типа накапливаются в трех климатических зонах: бореальной, экваториальной и приантарктической. На приантарктическую зону в Мировом океане приходится более 3/4 кремнезема, где проходит южный пояс типичных диатомовых илов, это глинистые осадки, отличные от фораминиферовых илов, которые по размерности соответствуют пескам и крупным алевритам. Бореальный пояс диатомового кремненакопления располагается к северу от 40° с.ш. в Охотском и Беринговом морях и в Тихом океане. В осадках экваториального пояса содержание диатомей ниже, чем в бореальном и приантарктическом поясах, диатомей разбавляются здесь карбонатным

материалом, а ниже критической глубины органометным кремнеземом (радиолярии).

Образование диатомовых илов происходит и в пресных водоемах. Мощные диатомовые илы накапливались в течение всего третичного периода, что свидетельствует о богатом развитии диатомовых в третичных морях.

Известны диатомиты, диатомовые глины и некоторые разновидности диатомовых сапропелей, образовавшихся и в четвертичном периоде. Роль диатомовых в процессе образования илов в морях мелового периода была весьма значительной.

В отложениях современных морских и пресных водоемов можно найти все разновидности диатомовых илов. Отложения типа диатомовых илов образуются и в настоящее время во многих пресных озерах олиготрофного типа (Байкал, Телецкое, Севан, Эльгытхын и т.д.). Диатомиты четвертичного возраста уступают по мощности третичным диатомитам, но район их распространения очень велик, особенно в России, Эстонии, Латвии, Армении и Грузии. Известны они также во многих странах Европы, Азии, Америки, С.Африки, Новой Зеландии и на о-ве Барбадос, в Дании, Калифорнии и т.д.

Диатомиты используются в промышленности: в строительной, химической, пищевой и медицинской. Технология использования диатомитов вытекает из физических и химических свойств породы, большой пористости, очень низкого удельного веса и состава из чистого аморфного кремнезема.

В 30-е годы нашего столетия практически возник метод диатомового анализа, поскольку началось использование диатомовых в стратиграфических и палеогеографических целях. Одним из основных преимуществ этого метода является повсеместное распространение диатомовых водорослей. В большинстве случаев они синхронны процессу осадконакопления.

Бывают случаи их вторичного переотложения и тогда требуется особая осторожность интерпретации результатов диатомового анализа.

Богатство раковин диатомей в отложениях является также их несомненным преимуществом по сравнению с теми ископаемыми, встречаемость которых пространственно и генетически ограничена. Этот метод можно было бы считать универсальным, если бы его использование не было бы ограничено возрастом. Он применяется для отложений позднемелового, палеогенового, неогенового и четвертичного возрастов.

Диатомовый анализ не имеет практического значения для пород раннемезозойского возраста (за исключением морских позднемеловых отложений). Наиболее ранние находки диатомей в континентальных отложениях - это поздний эоцен (данные единичны!). Диатомовый анализ один из конкретных методов, который

применяется для восстановления палеогеографических условий древних водоемов.

Стратиграфическое использование диатомей стало возможным как только появились данные, характеризующие состав ископаемых комплексов в разновозрастных отложениях. Для биостратиграфии наиболее важны виды короткого возрастного диапазона, так называемые виды-индексы, которые часто присутствуют в осадках в массовых количествах и характеризуют ту или иную диатомовую зону. Зональные виды и зональные комплексы видов сменяются в определенной последовательности, маркируя стратиграфически горизонты, соответствующие эволюционные этапы.

В настоящее время существует хроностратиграфическое зональное деление по диатомовым водорослям, широко применяемое для расчленения мезо-кайнозойских осадков океанов и эпиконтинентальных бассейнов.

В то же время каждый район имеет свои региональные особенности, которые вносят коррективы и изменения в стандартные деления. Поэтому при создании биостратиграфических шкал необходимо учитывать палеогеографические особенности региона.

### Заключение

Стратиграфическое значение тинтинид. Наибольшее стратиграфическое значение в этой группе имеют кальпионеллиды с кальцитовым панцирем. Они пользуются широким распространением в отложениях позднего титона-раннего валанжина в пределах тепловодного Тетического пояса. Они приурочены к карбонатным фациям и встречены как в образцах из обнажений, так и в скважинах глубоководного бурения и изучаются в шлифах. Анализ особенностей их стратиграфического распространения позволяет в пределах верхнего титона-нижнего валанжина шесть зон, более подробно подразделенных по первому появлению, преобладанию или исчезновению характерных видов (см. рис. 6,7).

Целые панцири тинтинид извлечены и исследованы из рыхлых пород палеогена Украины, Узбекистана и Западной Европы, они позволяют устанавливать отдел и режу ярус.

Стратиграфическое значение фораминифер и диатомей наглядно продемонстрировано на двух последних таблицах (табл.4,5). Дробность микропалеонтологических шкал позволяет осуществлять достаточно детальные стратиграфические корреляции, а также осуществлять палеогеографические реконструкции.

**Классификация диатомовых водорослей, принятая  
в настоящее время**

**Отдел BACILLARIOPHYTA**

**Класс Centrophyceae**

**1. Порядок Puxidicales**

Сем. Puxidulaceae Nikolaev

Сем. Talassiosiraceae Nikolaev

**2. Порядок Thalassiosirales**

Сем. Thalassiosiraceae Lebour emend. Hasle

Сем. Stephanodiscaceae Makar.

Сем. Ectodyctionaceae Churs. et Tschem.

**3. Порядок Melosirales**

Сем. Pseudopodosiraceae (Sheshuk.)

Gles.

Сем. Melosiraceae Kutz.

Сем. Aulocosiraceae Moiss.

**4. Порядок Coscinodiscales**

Сем. Hyalodiscaceae Gles.

Сем. Stellarimaceae Nikolaev

Сем. Coscinodiscaceae Kutz.

Сем. Trigoniumaceae Gles.

Сем. Azpeitiaceae Gles. et Makat.

Сем. Hemidiscaceae Hendey emend. Simonsen

Сем. Asterolampraceae Smith

emend. Gombos

Сем. Eupodiscaceae Kutz.

Сем. Heliopeltaceae Smith

**5. Порядок Biddulphiiales**

Сем. Stictodiscaceae Schutt.

Сем. Biddulphiaceae Kutz.

Сем. Hemiaulaceae Jouse, Kiss. and Poretzky

Сем. Kittoniaceae Gles.

Сем. Isthmiaceae Schutt

Сем. Chaetoceraceae Smith

Сем. Cymatosiraceae Hasle, Stosch et

Syvertsen

Сем. Rutilariaceae Pant.

Сем. Lithodesmiaceae H. et M. Perag

**6. Порядок Aulisciales**

Сем. Auliscaceae Hendey

7. Порядок *Rhizosoleniales*

Сем. *Rhizoleniaceae* Petit

Сем. *Pyxillaceae* Schutt

Класс *Pennatophyceae*

1. Порядок *Araphales*

Сем. *Fragilariaceae* (Kutz) D.T.

Сем. *Diatomaceae* Dumortier

Сем. *Tabellariaceae* Schutt

Сем. *Entopylaceae* Grun.

Сем. *Protographidiaceae* Simonsen

2. Порядок *Raphales*

Сем. *Naviculaceae* Kutz

Сем. *Achinanthaceae* Kutz

Сем. *Eunotiaceae* Kutz

Сем. *Rhoicospheniaceae* Mann

Сем. *Cymbellaceae* (Kutz) Grun.

Сем. *Gomphonemataceae*

(Kutz)Grun.

Сем. *Entomoneidaceae* Reim.

Сем. *Epithemiaceae* Grun.

Сем. *Rhopalodiaceae* Topatsch.

Сем. *Nitzschiaceae* Grun.

Сем. *Surirellaceae* Kutz

Таблица 4

Зональное расчленение кайнозойских отложений по планктонным фораминиферам

AGESs		PLANKTIC FORAMINIFERA		
HOLOCENE		<i>Gr. fimbriata</i>		
PLEISTOCENE		<i>Gr. bermudizi</i> <i>Gr. calida calida</i> <i>Gr. crassaformis hessi</i> <i>Gr. crassaformis viola</i>		
PLIOCENE	L	<i>Gr. rosaensis</i>		
	M	<i>Gr. exelis</i> <i>Gr. triloba fistulosus</i> <i>Gr. margaritae evoluta</i>		
	E	<i>Gr. margaritae margaritae</i>		
MIOCENE	L	<i>Gr. humerosa</i> <i>Gr. acostaensis</i>		
	M	<i>Gr. menardii</i> <i>Globorotalia mayeri</i> <i>Globigerinoides ruber</i> <i>Gr. foysi robusta</i> <i>Gr. foysi lobata</i> <i>Gr. foysi foysi</i> <i>Globorotalia foysi peripheroronda</i>		
		E	<i>Præorbulina glomerosa</i> <i>Globigerinatella insueta</i> <i>Catapsydrax stainforthi</i> <i>Catapsydrax dissimilis</i> <i>Globigerinoides primordius</i>	
		OLIGOCENE	L	<i>Gr. kugleri</i> <i>Globigerina ciperaensis</i>
			M	<i>Globorotalia opima opima</i> <i>Globigerina ampliapertura</i>
E	<i>Cassig. chipolensis/Pseudohast. micra</i>			
EOCENE	L	<i>Turborotalia cerroazulensis</i> <i>Globigerinatheka semiinvoluta</i>		
	M	<i>Truncorotaloides rohri</i> <i>Orbulinoides beckmanni</i> <i>Morozovella lehneri</i> <i>Globigerinatheka subconglobata</i> <i>Hantkenina nuttalli</i>		
		E	<i>M. aragonensis</i> <i>M. formosa formosa</i> <i>M. subbotinae</i> <i>Morozovella edgari</i>	
		PALEOCENE	L	<i>Morozovella velascoensis</i> <i>Planorotalites pseudomenardii</i>
	M		<i>Planorotalites pusilla</i> <i>M. angulata</i> <i>M. uncinata</i>	
E	<i>M. trinidadensis</i> <i>Morozovella pseudobulloides</i> <i>Globigerina eugubina</i>			

Таблица 5

Зональное расчленение кайнозойских отложений по диатомовым водорослям

AGES		DIATOMS
HOLOCENE		<i>Pseudoeunotia doliolus</i>
PLEISTOCENE		<i>Nitzschia reinholdii</i>
PLIOCENE	L	<i>Rhizosolenia praebergonii</i>
	M	<i>Nitzschia jouseae</i>
	E	<i>Thalassiosira convexa</i> <i>Nitzschia miocenica</i>
MIOCENE	L	<i>Nitzschia porteri</i> <i>Coscinodiscus yabei</i>
	M	<i>Actinocyclus moronensis</i> <i>Craspedodiscus coscinodiscus</i> <i>Coscinodiscus gigas diorama</i> <i>Coscinodiscus lewisianus</i>
	E	<i>Cestodiscus peplum</i> <i>Denticulopsis nicobarica</i> <i>Triceratium pileus</i> <i>Craspedodiscus elegans</i> <i>Rossiella paleacea</i> <i>Rocella gelida</i>
	L	<i>Bogorovia veniamini</i>
	M	<i>Rocella vigilans</i>
	E	<i>Cestodiscus reticulatus</i> <i>Coscinodiscus excavatus</i>
EOCENE	L	<i>Bacteriopsis brunii</i> <i>Asterolampra marylandica</i>
	M	<i>Brightwellia imperfecta</i> <i>Hemialus gondolaformis</i> <i>Hemialus alatus</i> <i>Pixilla caput avis</i> <i>Triceratium kanayae</i>
	E	<i>Craspedodiscus oblongus</i> <i>Craspedodiscus undulatus</i>
	L	<i>Hemialus inaequilateralis</i>
	M	----- <i>Sceptroneis sp. A</i>
PALEOCENE	E	----- <i>Odontotropis klavensii</i>

## Литература

Атлас микроорганизмов в донных осадках океанов. Диатомей, радиолярии, силикофлагелляты, кокколлиты. Изд. "Наука." 1977, 31с.

Бурковский И.В. Экология тинтиннид Белого моря // Зоол. журн. 1976. Т.55. N 4, с. 497-507.

Бурковский И.В. Экология свободно живущих инфузорий, Изд-во Моск. ун-та. 1984, 208 с.

Диатомовый анализ. Кн.1 . Госгеолитиздат. 1949, 237 с.

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Т.1. Изд. "Наука." 1974. Ленинград, 399с.

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Т.1 (1) . Изд. "Наука." 1988. Ленинград, 114с.

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Т.П (2). Изд. Наука. 1992. Санкт-Петербург, 124с.

Морозова В.Г., Кожевников Г.Е., Курылева А.М. Датско-палеоценовые отложения Копет-Дага и методы их корреляции по фораминиферам // Труды ГИН АН СССР. Вып. 157. 1967, 211 с.

Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Фораминиферы Изд. АН СССР. М., 1959, с.

Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папортники. Изд. АН СССР. М., 1963.

Caron M., Homewood P. Evolution of early planktic foraminifers // Marine Micropaleontology. N 7. 1983, p.453-462.

Fossil Prokaryota and Protists. Edited by Iere H. Lipps // Blackwell Scientific Publication. 19 1993 p.

Hart M.B., Bailey H.B. The distribution of planktonic foraminifera in the mid-Cretaceous of NW Europe // Aspekte der Kreide Europas. 1979. IUGS (A). N.6, p. 527-542.

Plankton Stratigraphy . Vol. 1 // Cambridge University Press. 1985, 1031pp.

Plankton stratigraphy. Vol.1. Planktic foraminifera, calcareous nannofossils and calpionellids // Cambridge University Press. 1989, 599 p.

Murray J.W. Ecology and distribution of benthic foraminifera // Biology of foraminifera. 1991, p.222-253.

Murray J.W. Ecology and distribution of planktonic foraminifera // Biology of foraminifera. 1991, p.256-284.

Phleger F.B. Ecology and distribution of recent foraminifera // Oxford Univ. Press. 1960, London, 297 p.

Tappan H. The paleontology of plant protists // 1980. San Francisco, 1027 pp.

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	3
<b>Тинтинниды</b> .....	4
Общая характеристика и систематическое положение .....	4
Краткие сведения об истории изучения .....	5
Строение мягкого тела .....	6
Размножение и жизненный цикл .....	7
Строение скелета и систематика .....	10
Экология .....	15
Географическое распространение и стратиграфическое значение ископаемых тинтиннид .....	16
II. Экология <b>фораминифер</b> .....	22
Экология и распределение планктонных фораминифер .....	22
Особенности распределения .....	23
Морфологические особенности .....	28
Жизненные процессы.....	32
Экология и распределение бентосных фораминифер .....	40
Особенности распределения .....	42
Морфологические особенности .....	50
Характеристика основных современных обстановок.....	52
Использование актуалистического метода для воссоздания условий обитания .....	54
Примеры реконструкций палеогеографических обстановок..	57
Реконструкция палеоклиматической зональности на основании состава комплексов фораминифер .....	70
Реконструкция палеосолености .....	71
III. <b>Диатомовый анализ</b> .....	73
Краткая история диатомового анализа и общие сведения о диатомовых водорослях .....	73
Морфология и жизнь клетки.....	80
Строение панциря .....	82
Принципы систематики .....	88
Методика исследования .....	89
Экология .....	92
Географическое распространение и стратиграфическое значение.....	95
Тафономия .....	100
Заключение.....	105
Литература.....	110

Учебное издание

Горбачик Т.Н., Долицкая И.В., Копаевич Л.Ф., Пирумова Л.Г.

## МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Зав. редакцией И.И.Щехура  
Редактор Л.М. Батагина

Н/К

ЛР N 040414 от 27.03.92

Подписано в печать 4.03.1996

Формат 60x90/16. Бумага офсетная

Офсетная печать

Тираж 500 экз. Уч.-изд.л. 7.0

Зак. 4098--96

Заказное

Изд. N 5920

Ордена "Знак почета" издательство Московского университета  
103009 Москва, ул.Большая Никитская, 5/7

Отпечатано с оригинал-макета заказчика в 12 ЦТ

