



АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
КОМИ ФИЛИАЛ

НАУЧНЫЕ ДОКЛАДЫ

В.В.РОМАНОВИЧ

**БИОСТРАТИНОМИЧЕСКИЕ  
ОСОБЕННОСТИ  
МЕЗОЗОЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ  
СЕВЕРО—ВОСТОКА  
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР**

Академия наук СССР  
Коми филиал

Серия препринтов "Научные доклады"  
Выпуск 67

В.В.Романович

**БИОСТРАТИНОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
МЕЗОЗОЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ  
СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР**

Утверждено на заседании Президиума  
Коми филиала АН СССР  
5 февраля 1981 г.

Сыктывкар 1981

БИОСТРАТИНОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЗОЗОЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР. Романович В.В. Серия препринтов "Научные доклады", Коми филиал АН СССР, 1981, вып. 67.

В работе рассмотрены причины неравномерного распределения палеонтологических остатков моллюсков в юрских и меловых отложениях на Европейском Севере СССР. Делается вывод о значительном влиянии биогенного разрушения потенциальных палеонтологических остатков. Интенсивность процессов биогенного разрушения обусловлена степенью "замкнутости" биогеоценозов. Чем более биогеоценоз приближается к "закрытой системе", тем меньше вероятность сохранения потенциальных палеонтологических остатков.

UDC 564.012 (116.2/116.3) (470.1)

*Biostatistic peculiarities of the Mesozoic deposits from the North-East European Part of the USSR. Romanovich V. V. Series of pre-prints "Scientific Reports", Komi Branch of the Academy of Sciences USSR, 1981, Issue 67.*

The reasons of the irregular distribution of the paleontologic remains of molluscs in the Jurassic and Cretaceous deposits from the European North of the USSR are considered in this work. The conclusion is made about a considerable influence of biogenic destruction of potential paleontologic remains. The intensity of the process of biogenic destruction of shells is conditioned by the degree of the reserve of the biogeocoenoses. The more the biogeocoenosis approaches "the closed system", the less is the probability of the preservation of the potential paleontologic remains of molluscs.

Редакционная коллегия

М.П.Рошевский (отв. редактор), Е.П.Калинин (отв. секретарь), И.В.Забоева, В.П.Подоплелов, Н.Н.Рочев, М.В.Фишман

© Коми филиал АН СССР, 1981

## ВВЕДЕНИЕ

Термин "биостратиномия" (первоначальная транскрипция — "биостратономия") впервые был предложен И.Вейгельтом [69]. В данной работе биостратиномия понимается, в соответствии с определениями Р.Ф.Геккера [16], Л.Ш.Давиташвили [19] и И.А.Ефремова [23], как составная часть палеоэкологии; целью биостратиномии является изучение и анализ закономерностей распределения палеонтологических остатков морских организмов в породах и восстановление специфических состояний и факторов, действовавших в том или ином месте во время накопления осадков.

Специалисты, изучающие осадочные породы, давно обратили внимание на неравномерность распределения в них палеонтологических остатков. Один из первых российских геологов — палеонтолог Х.И.Пандер (1794—1865) пытался объяснить чередование пластов, переполненных палеонтологическими остатками, с пластами, сложенными почти исключительно одним терригенным материалом, тем, что, по его мнению, организмы могут нормально развиваться только в условиях спокойной воды и малого поступления обломочного материала [52]. Как видим, в его объяснении уже присутствуют элементы того, что сейчас получило название экологического подхода [31]. Но вплоть до настоящего времени подобный подход не мог быть научным ввиду недостаточных сведений об условиях существования морской фауны и процессах осадконакопления в морских бассейнах. Еще в пятидесятых годах нашего столетия ученые отмечали крайнюю скудость сведений о количественном и качественном составе сообществ морских организмов [25, с. 182]. Сейчас в связи с бурным развитием морской биологии и исследований процессов осадконакопления в морях появилась возможность обобщения полученных данных и при помощи метода актуализма, понимаемого здесь в соответствии с определением Б.В.Высоцкого [15], восстановления обстановок, способствовавших образованию местонахождений палеонтологических остатков

в ранние периоды развития Земли,

Настоящая работа — это первая попытка объяснения особенностей распределения гаковин моллюсков в юрско-меловых отложениях Северо-Востока европейской части СССР. Целью работы является уточнение роли биостратиграфических исследований при палеогеографических реконструкциях, в частности выявления условий образования месторождений горючих сланцев.

Фактические данные по распределению палеофаунистических остатков получены, в основном, при исследованиях средне- и позднеюрских пород по рекам Усе и Адзье, Айюве и Ижме, Цильме, Печорской Пижме и Мезавской Пижме, Сысоле и Лоптюге, а также при анализе литературы и фондовых материалов по геологической съемке и поисково-разведочному бурению на рассматриваемой территории.

Считаю своим долгом выразить глубокую благодарность и признательность всем лицам, чьи советы, критические замечания и помощь способствовали улучшению работы.

## 1. ОБЩАЯ ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ И БИОСТРАТИГОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЮРСКИХ И МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

Начало изучению юрских и меловых отложений Северо-Востока европейской части СССР было положено еще в середине XIX в. [7]. В настоящее время довольно полное представление о них можно получить из анализа ряда специальных и обобщающих работ; но большая часть интересующих нас сведений сосредоточена в работах И.Е.Худяева [56] В.И.Бодылевского [7], В.С.Краев и М.С.Месежникова с соавторами [29, 30, 38].

Юрские и меловые отложения на рассматриваемой территории распространены довольно широко (рис.1). Мощность их в различных участках (исключая шельф Баренцева моря) колеблется от единичных до сотен метров, достигая на крайнем севере почти километра. В разрезах юры и мела Северо-Востока европейской части СССР выделяются отложения всех отделов, а в позднеюрских и раннемеловых — всех ярусов и большинства зон единой стратиграфической шкалы. Распространение разновозрастных отложений юры и мела на рассматриваемой территории неравномерное. Наибольшее распространение имеют породы позднеюрского и раннемелового возраста. Верхнемеловые породы в коренном залегании представлены только в бассейне р.Усы и ее притоков [7], но валуны с фауной позднемелового возраста встречаются также на п-ове Канин и на р.Печоре [7]. Нижнеюрские отложения установлены в северных районах [27]. Широко распространены песчаные отложения, обычно датируемые средней юрой (батом); однако их возраст в связи с недостаточной палеонтологической охарактеризованностью этих отложений во многих случаях представляется спорным [7,45,56].

Породы позднеюрского и раннемелового возраста в основном морского происхождения. Их современное распространение, мощности по отдельным ярусам, а также видовой состав фауны (наличие узкоэндемичных форм) и литологический состав в различных точках [7,29,30,56] позволяют гово-

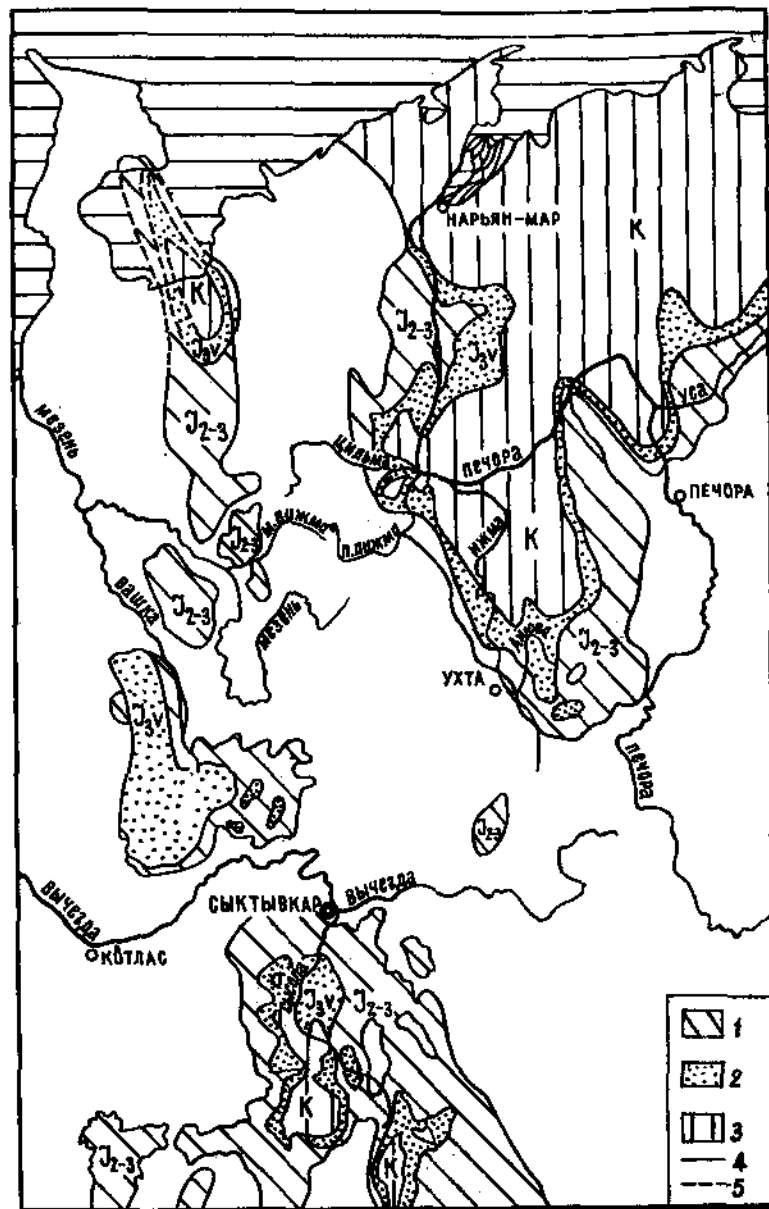


Рис.1. Схема распространения юрских и меловых отложений на Северо-Востоке европейской части СССР.  
 1 - породы средне-позднеюрского возраста (без волжского яруса);  
 2 - породы волжского возраста; 3 - породы мелового возраста; 4-5 - границы распространения пород: 4 - достоверные, 5 - предполагаемые.

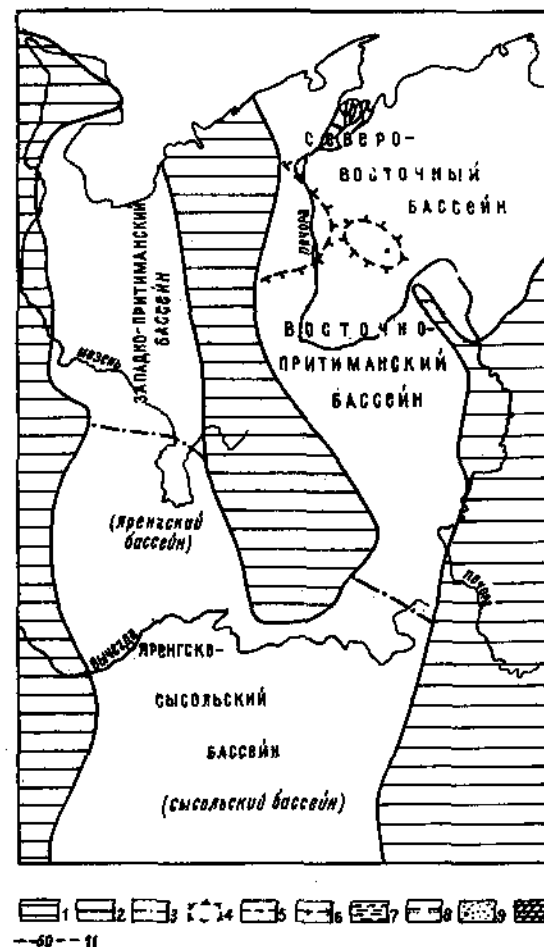


Рис.2. Схема максимального распространения моря в поздней юре-неокоме (кроме оксфордского века).  
 1 - суша, 2 - границы распространения морских бассейнов, 3 - границы между выделяемыми морскими бассейнами, 4 - острова и подводные возвышенности, 5 - границы предполагаемых пресноводных и опресненных бассейнов, 6 - направление основного потока течения, 7 - глины, 8 - алевролиты, 9 - пески и песчаники, 10 - участки повышенного накопления органики в осадке, 11 - изопакиты пород волжского яруса.

речь о существовании на рассматриваемой территории в течение значительных промежутков времени позднеюрской и раннемеловой эпох нескольких морских бассейнов (рис.2).

Судя по всему, эти бассейны на разных этапах своего развития представляли собой эпиконтинентальные внутренние моря и моря-проливы, а Северо-Восточный и Западно-Притиманский бассейны также и окраинные моря (по терминологии Д.В.Наливкина [40]). Глубины их были незначительными (не более 200 м) [38]

Исходя из установленной зональности видовых комплексов фауны З, 57, можно с достаточной степенью уверенности говорить о существовании, по крайней мере, с начала позднеюрской эпохи климатической зональности и весьма незначительном смещении географических полюсов, по сравнению с их современным положением. Так как границы палеобиогеографических поясов и областей в мезозое весьма сходны с современными биогеографическими границами [57], юрские и меловые бассейны рассматриваемой территории можно отнести к палеобореальной провинции (см. гл. II).

По литологическим и фациальным признакам отложения юры и мела с некоторой условностью могут быть подразделены на пять толщ:

1. Нижне-среднеюрская, преимущественно песчаная, представленная в основном осадками мелких морей и прибрежных равнин;

2. Верхнеюрская алевролитно-глинистая, морская;

3. Некомская глинисто-алевритовая, морская;

4. Апт-альбская глинисто-песчаная, представленная осадками мелких морей и прибрежных равнин;

5. Верхнемеловая известково-песчаная, морская.

При ознакомлении с разрезами верхнеюрских и нижнемеловых пород обращает на себя внимание частая приуроченность массовых скоплений фауны к песчаным, мергельным или фосфоритовым конкрециям, находящимся обычно на определенных стратиграфических уровнях в толщах глин или песков [30, 56]. Происхождение этих конкреций различно.

Песчаные конкреции в мезозойских отложениях Восточного Прикамья образовались, судя по всему, в результате произошедшего в процессе литологических преобразований "расползания" и аккумуляции в отдельных точках прослоев песчаных отложений [46, 49]. Эти песчаные прослои, по видимому, занимали значительную площадь, но обладали небольшой мощностью, поэтому образовавшиеся из них конкреции можно рассматривать как индикаторы кратковременной смены условий осадконакопления.

Мергельные псевдоконкреции, часто встречаемые в келловейских отложениях в бассейне р. Сысолы, образовались в результате размыва слоев, обладавших неравномерной известковостью. В пользу этого свидетельствуют их окатанность, наблюдаемая фосфоритизация поверхностного слоя

отсутствии деформации у вмещаемых раковин.

Образование же фосфоритовых конкреций зависело от множества факторов, довольно подробный анализ которых приведен в монографиях Д. В. Налыкина [40] и Н. М. Сидорова [49]. Здесь важным для нас является то, что в большинстве случаев фосфоритовые конкреции являются индикаторами смены условий осадконакопления.

В остальных случаях остатки раковин моллюсков содержатся неравномерно как в разных слоях, так и в пределах одного слоя, причем довольно часто наблюдается приуроченность местонахождений остатков фауны к границам между слоями. Например, в обн. 52, расположенном на левом берегу р. Сысолы вблизи пос. Понгортуй, наблюдается следующее (снизу вверх):

- У<sub>3v2</sub> 1. Глина буро-серого цвета, очень песчанистая, с многочисленной плохо окатанной мелкой и средней галькой. Видимая мощность 0,5 м.
2. Глинистый сланец буро-серый, рыхлый, легко распадающийся при сжатии на мелкие кусочки.... 0,4 м
3. Глина зеленовато-серая, в подошве с многочисленными очень плохо сохранившимися рыхлыми раковинками двустворок. Прослой с фауной по мощности не превышает 0,1 м. Над прослоем с фауной глина приобретает грязный оттенок, становясь темно-бурой с зеленоватыми разводами, в ней имеются отпечатки и обугленные остатки флоры. Не более чем через 0,2 м глина снова приобретает однородную зеленовато-серую окраску, в ней имеются многочисленные пластинки серицита; в глине примерно через 0,2-0,3 м наблюдаются прослой песчаника глинистого ожелезненного ржаво-бурого цвета, мощность которых не превышает 0,02 м. В кровле слоя - линза черной глины максимальной мощностью 0,15 м. .... 1,5 м.
- К<sub>1</sub> 4. Пачка переслаивания светлых (от серых и желтых до ржаво-бурых) глинистых песков и песчаников. Переслаивание довольно тонкое, мощность слоев порядка 2-3 см; фауны не обнаружено. .... 1,6 м

А в обн. 1 на р. Айюве, расположенном в 3 км ниже по течению от ж.д. станции Керки, выходят следующие породы:

- У<sub>3ox2</sub> 1. В 0,5 м от уреза воды - глины синевато-серые,

слегка песчаные, глауконитовые, влажные, тугопластичные, с мелкими конкрециями и линзовидными прослойками охры, с мелкокристаллическими стяжениями шприта.

Видимая мощность 0,5 м

2. Глина серая аргиллитоподобная, слегка алевролитистая. В кровле слоя — белемниты. Расположение их неориентированное, хотя некоторые из них со следами переноса . . . . . 0,05-0,2 м
3. Сланец темно-серый, тонкоплитчатый, с обильной фауной по плоскостям напластования . . . 0,03-0,01 м
4. Глина серая, в нижней части черная, слоистая, аргиллитоподобная и тугопластичная . . . . . 0,4 м
5. Мергель серый, на выветрелой поверхности — желтовато-серый, с редкими вкраплениями органического детрита. . . . . 0,45 м
6. Глина серая, плотная, с раковинчатым изломом, с редкими мелкими бурными пятнышками, не имеет резкой границы ни с вышележащими, ни с нижележащими слоями. Остатков фауны не обнаружено . . . 0,35 м
7. Сланцы глинистые, темно-коричневые, тонкоплитчатые. На выветрелой поверхности серые, расслаивающиеся. В нижней части — с редкими раковинами двустворок (бужий), в верхней части — прослойки с фауной по плоскостям напластования более частые. На высоте 0,3 м от подошвы — прослойки глины темно-серой, мелкокомковатой, очень влажной, в ее кровле — массовые скопления мелких пиритовых конкреций; мощность прослоя — 0,015 м. . . 0,85 м
8. Глина серая, рыжая, мелкокомковатая, с отдельными уплотненными гнездами, с массой раковин двустворок, очень влажная. Кверху количество раковин уменьшается. Глина становится более плотной . . . . . 0,3-0,6 м
9. Сланец глинистый, темно-коричневый, тонкоплитчатый, с прослоями и отдельными раковинками двустворок и аммонитов по плоскостям напластования . . . . . 0,7 м
10. Глина темно-серая, комковатая, тугопластичная. В нижней части следов фауны не обнаружено. В верхней половине слоя встречаются многочисленные

раковины бужий и редкие мелкие белемниты..

- . . . . . 1,65 м
11. Сланец глинистый, темно-коричневый (слегка с табачным оттенком), средне- и тонкоплитчатый, с редкими тонкими (2-3 мм) прослойками глины серой, с раковинами двустворок по плоскостям напластования . . . . . 0,55 м
12. Глина темно-серая, тугопластичная, слоистая, с редкими раковинами двустворок по плоскостям напластования . . . . . 0,2 м
13. Сланец глинистый, коричневый, на свежем изломе коричневатого-серый, толстоплитчатый, с раковинами двустворок по плоскостям напластования . . . . . 0,12 м
14. Глина серая, комковатая, тугопластичная, со створками бужий . . . . . 1,0 м
15. Сланец коричневатого-серый, слегка алевролитистый, с многочисленными прослойками фауны по плоскостям напластования. . . . . 0,6 м
16. Глина серая, плотная, тугопластичная, комковатая, с бужиями. . . . . 0,15 м
17. Сланец коричневатого-серый, слегка алевролитистый, с частыми прослоями остатков раковин, с тонкими глинистыми прослойками, с редкими белемнитами . . . . . 1,75 м
18. Глина темно-серая, пластичная, слегка алевролитистая. Остатков фауны не обнаружено . . . 0,35 м
19. Сланец темно-коричневый, с остатками раковин по плоскостям напластования. . . . . 0,40 м.

Выше залегают пески четвертичного возраста.

Описания разрезов с их фаунистической характеристикой приведены также в работах [7,29,30,56].

Кроме неравномерного распределения раковин моллюсков в разрезах наблюдается и неравномерное распределение неопределимых фаунистических остатков, к которым относятся, видимо, и многочисленные конкреции мелкокристаллического пирита. В пользу отнесения многих пиритовых конкреций к палеофаунистическим остаткам свидетельствует часто наблюдаемая пиритизация раковин моллюсков. В некоторых случаях наблюдалось почти полное замещение раковин моллюсков пиритом, в значительной степени изменявшее очертания раковин.

Частота встречаемости палеомалакоконхов зависит и от таксономической принадлежности моллюсков. Особенно часто встречаются роготы белемнитов и раковины двустворок (особенно позднюрских и раннемеловых бухид). Реже встречаются аммониты и еще реже — гастроподы.

Кроме того, намечается тенденция к уменьшению количества палеомалакоконхов вверх по разрезу. Так, например, в керне пород мелового возраста, полученном при бурении на рассматриваемой территории, раковины аммонитов встречаются редко, в то время как в керне пород юрского возраста они встречаются довольно регулярно.

Количество раковин моллюсков в палеонтологически охарактеризованных слоях различно. Например, в песчаниках позднеоксфордского возраста разреза р. Печорской Пикмы оно составляет около 400 экз./м<sup>2</sup> и 85 тыс. экз./м<sup>3</sup>, а в конкрециях с реки Адзвы — 5500 экз./м<sup>2</sup>, причем в первом случае в породе преобладают раковины аммонитов, а во втором заметно некоторое преобладание раковин двустворок. Приводимые здесь и ниже числа получены следующим образом. У каждого определенного образца измерялись площади горизонтальных поверхностей и подсчитывалось количество раковин на этих поверхностях. Среднее арифметическое этих показателей пересчитывалось на площадь в 1 м<sup>2</sup>. Содержание раковин в единице объема породы подсчитывалось при разрушении образцов измеренного объема, с пересчетом среднего арифметического по нескольким образцам на объем в 1 м<sup>3</sup>. В биостратиграфической характеристике приводятся числовые данные по общему количеству раковин моллюсков в породах, как наиболее объективные показатели количества фауны в палеобассейнах. В некоторых случаях указано количество раковин по отдельным крупным таксонам. Более дифференцированный подсчет представляется излишним, так как он, не облегчая достижения основной цели данной работы, лишь перегружает последние сведениями, не имеющими принципиального значения. Малознакомые также и раздельный подсчет раковин различных размеров, так как в данной работе не рассматриваются случаи "ялостнейшей ушаковки" ра-

\* Палеомалакоконхи — палеонтологические остатки раковин моллюсков (от др. грец. *palaeos* — древний, *malacos* — мягкий, моллюск, *konchos* — раковина).

ковин типа "ракушечной мостовой" и тому подобных образований.

Имеется различие в количественном содержании раковин моллюсков в разновозрастных отложениях в пределах одного обнажения. Так, келловейские глины, выходящие в обнажениях на р. Сыsole, содержат редкие раковины моллюсков, а в мергельных псевдоконкрециях из этих глин количество разнообразных раковин моллюсков составляет в среднем 13 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 2,4 млн. экз./м<sup>3</sup>, причем, судя по расположению раковин в породе и их сохранности, вероятность алохтонного генезиса местонахождений фауны близка к нулю.

Интересна также разница в количественном содержании раковин моллюсков у пород средневожского возраста, имеющих весьма широкое распространение на рассматриваемой территории, — горючих сланцев и вмещающих их известковатых глин и алевролитов [1]. Отдельные слои и прослойки горючих сланцев не выдержаны по площади и мощности — они часто выклиниваются, чередуются с алевролитами и глинами. Вмещающие сланцы глины характеризуются незначительной сланцеватостью, часто переходят в глинистый мергель. Не редко темные слои горючих сланцев подстилаются сходными с ними в текстурном отношении сланцеватыми серыми глинисто-известковистыми алевролитами, отличающимися от продуктивных слоев, как показали исследования при помощи электронного сканирующего микроскопа, меньшим содержанием остатков водорослей. Как в сланцах, так и в сланцеватых алевролитах по плоскостям сланцеватости имеется большое количество раковин (см. описание разрезов), в основном двустворок (бухий) и аммонитов. Иногда попадаются колпачковидные раковины гастропод, а также зачастую наблюдается большое количество раковинного детрита. Размеры раковин моллюсков, встречаемых в сланцах и сланцеватых алевролитах, разнообразны — от микроскопических, принадлежавших ювенильным особям, до средних и крупных (5–10 см). Количество раковин на одной плоскости достигает 1500 экз./м<sup>2</sup>. Характерной особенностью всех просмотренных образцов горючих сланцев из разных районов Северо-Востока европейской части СССР, является отсутствие в них рогот белемнитов. В глинах сланцевосной толщи фауна встречается гораздо реже. Таксономический состав раковин бухий и аммонитов в

продуктивных пластах и глинах одинаков, но в последних встречаются также и ростры белемнитов.

Таковы основные особенности распределения палеонтологических остатков моллюсков в юрских и меловых отложениях Северо-Востока европейской части СССР.

Для объяснения неравномерного содержания палеомалакоконков в породах морского генезиса юрского и мелового возраста необходимо рассмотрение закономерностей распределения современной малакофауны в морских бассейнах, так как сравнение особенностей распределения раковин моллюсков в современных осадках с биостратиграфическими особенностями мезозойских пород должно более или менее наглядно продемонстрировать закономерности изменения палеонтологической охарактеризованности отложений в зависимости от тех или иных факторов.

## II. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ И ОСАДКОНАКОПЛЕНИЕ В СОВРЕМЕННЫХ МОРЯХ

Количественное и качественное распределение фауны в различных точках современных морей обусловлено, в основном, абиотическими факторами среды обитания: в местах, обладающих однотипными абиотическими условиями, сходными оказываются численность и состав фауны. Причем, по Л.А.Зенкевичу [25], сходство выражается зачастую не столько в родственности отдельных группировок фаунистических комплексов, сколько в существовании одинаковых экологических ниш, т.е. в существовании идентичных экологических структур.

Характеристика фаунистических комплексов в значительной степени зависит от климата местообитания. При продвижении от тропических зон в умеренные и холодные зоны океана у представителей фаунистических комплексов наблюдаются значительные изменения (табл.1). В соответствии со степенью этих изменений современные морские бассейны объединяются в арктическую, бореальную, тропическую, субтропическую, антарктическую провинции [25].

Распределение фауны связано также с удалением ее местообитания от берега. Вблизи материков и крупных островов, во всех эпиконтинентальных морях (неритовая провинция) наблюдается повышение биомассы бентоса (к нему относятся

Таблица 1

Изменение характеристик у представителей морских фаунистических комплексов при продвижении из тропических областей в арктические (по Л.А.Зенкевичу [25])

Характеристика	Изменение
Видовое обилие	Уменьшается в 20-40 раз.
Количественное раз- вязтие	Возрастает в 10-50 раз (за исключением коралловых рифов для донной фауны и пояса экваториальных течений для планктона)
Продуктивность и P/B-коэффициент*	Уменьшается в несколько раз
Возраст	Увеличивается
Размеры	Для многих форм увеличиваются
Темп роста	Уменьшается
Плодовитость	Увеличивается

Примечание \*. P/B - коэффициент - показатель отношения продукции к биомассе.

почти все современные наружнораковинные моллюски) по сравнению с открытым океаном (океаническая провинция), причем это характерно для всех без исключения глубин [25].

Количественный и качественный состав фауны изменяется с глубиной обитания. Наиболее активная жизнь наблюдается в первых 200 м от поверхности воды [24, 25].

В соответствии с особенностями расселения фауны неритовую провинцию разделяют на ряд зон, относительно величины и наименования которых пока не выработано единого мнения (табл.2).

Согласно современным наблюдениям наибольшие плотности поселений и биомасс организмов характерны для средней и нижней литорали и верхней sublиторали [4, 25, 37, 51].

Количество донной фауны зависит от свойств грунта. Согласно Л.А.Зенкевичу [25] наиболее богаты фауной сме-

Таблица  
Сопоставление верхних бентических зон неритовой провинции

По Л.А.Зенкевичу и др. [25]		По Пере и Пикару [32]	
Название зоны	Расположение или глубина	Название зоны	Расположение или глубина
Супралитораль	Выше верхней границы прилива	Супралитораль	Выше верхней границы прилива
Литораль	Приливно-отливная зона	Медолиитораль	Практически приливно-отливная зона
Сублитораль	От 0 до 200 м	Инфралитораль	От 0 до 15-80 м
		Окололитораль	До 200 м

шанные грунты — песок с илом. С переходом как к мягким илистым и глинистым грунтам, так и к песчаным и гравийным грунтам фауна беднеет. Примерно такие же закономерности наблюдаются в расселении инфузорий [11] и бактерий [48].

Состав фауны зависит и от солености вод бассейна. Но если в отношении видового разнообразия намечается прямая коррелятивная зависимость уменьшения количества видов от уменьшения солености, то в отношении биомассы организмов прямых указаний на ее уменьшение при уменьшении солености нет, хотя из сравнения данных, например, по учету биомассы бентоса в Балтийском и Баренцевом морях, характеризующихся примерно одинаковыми температурами вод, можно сделать заключение об уменьшении биомассы при уменьшении солености [26]. Однако это заключение не вполне обосновано, так как неизвестно — не являются ли меньшие показатели биомассы в Балтийском море результатом многолетней хозяйственной деятельности человека. Не исключено влияние и других факторов, например характера водообмена с океаном.

В настоящее время установлено, что ухудшение водообмена внутреннего моря с океаном приводит к уменьшению качественного разнообразия фауны и широкому развитию эндемичных форм [21, 25].

Исследования по сравнению биологических показателей в открытом прибрежном участке и бухте в пределах одного района также показывают интересную особенность — в бухте биомасса бентосных организмов, их видовое разнообразие и средняя продолжительность жизни оказываются больше, а продуктивность — меньше, чем на открытом участке. По отношению же к макроводорослям наблюдается другая картина — в бухте биомасса, видовое разнообразие и продукция водорослей ниже, чем на открытых участках [39].

Количественное и качественное разнообразие фауны в морских бассейнах зависит также от газового режима вод [25].

Характерной особенностью моллюсков, даже ведущих прикрепленный образ жизни, является способность к расселению в разные участки морского дна, пригодные для их существования. В соответствии с этим их концентрация на отдельных участках, а также в различные периоды времени может меняться, но средняя численность в пределах бентической зоны обычно остается постоянной.

Количественное распределение моллюсков в различных участках морей бореальной провинции на глубинах до 200 м колеблется для разных популяций от 1-5 до 60000 экз./м<sup>2</sup> и более. Общее число разновидовых моллюсков, даже при не очень благоприятных условиях, в редких случаях бывает меньше 800 экз./м<sup>2</sup> [4, 24, 37, 50, 51, 58]. При этом нужно учитывать, что приведенные здесь числа, вероятнее всего, занижены вследствие несовершенства методов учета фауны в сублиторальной зоне [24, 41].

Продолжительность жизни большинства современных морских моллюсков составляет 5-6 лет, у некоторых видов 10-15 лет и лишь в исключительных случаях достигает 20 лет и больше [4, 18, 37, 39].

Обобщая данные по распределению организмов в современных морях, Л.А.Зенкевич пришел к заключению, которое подтверждается и последующими биологическими исследованиями [18, 21, 41, 50], что для бореальной провинции «наиболее характерны высокие показатели биомассы всех основных групп растительного и животного населения; обиль-

ная прибрежная растительность (главным образом бурые водоросли), наиболее пышно развитая литоральная и сублиторальная фауна; богатая фауна крупных промысловых рыб, морских млекопитающих и морских птиц" [25, с.83], и что в бореальной провинции "наиболее полно и всесторонне развиты все стороны биологических процессов в океане" [25, с.84].

Интенсивность осадконакопления на шельфе морей зависит от геологического строения берега, величины сноса терригенного материала, а также от скорости прогибания (опускания) дна бассейна, действия течений и некоторых других факторов [40]. По подсчетам А.П.Лисицына [33, 34], скорость осадконакопления в морях колеблется от 0,13 до 35 см/1000 лет.

### III. ЗАХОРОНЕНИЕ И ОКАМЕНЕНИЕ РАКОВИН МОЛЛЮСКОВ

Количество раковин на одной плоскости в псевдоконкрециях келловейского мергеля (р.Сысола) и конкрециях оксфордского песчаника (р.Адзья) приближается к максимальным значениям для количества раковин на единице площади на дне современных бореальных бассейнов. Причем немалую долю раковин в породах составляют раковины аммонитов и белемнитов, большинство которых, по-видимому, не было типично бентосными животными.

Количество и расположение раковин по плоскостям напластования в горючих сланцах и сланцеватых алевролитах волжского возраста в общем соответствует данным по распределению современных моллюсков в верхних бентических зонах бореальных морей.

Среднее же количество раковин, расположенных на одной плоскости в оксфордском песчанике (р.Печорская Пижма) в два раза меньше среднего количества моллюсков в литоральной и сублиторальной зонах современных бореальных бассейнов. При этом преобладающими являются раковины аммонитов, Двустворки и гастроподы довольно редки и представлены в основном толстораковинными (*Paralitelodon*, *Astarte*, *Pleurotomaria*) или обладавшими кальцитовой (а не арагонитовой) раковиной (*Pecten*) формами. Количество

раковин типично бентосных моллюсков по отношению к общему числу раковин не превышает 20%. Таким образом, количество сохранившихся на одной плоскости раковин бентосных моллюсков меньше наблюдаемого в современных морях в 10 раз.

Известково-глауконитовые песчаники и алевролиты оксфордского возраста имеют широкое распространение на территории Северо-Востока европейской части СССР [7] и благодаря специфическому литологическому составу и равномерной палеонтологической охарактеризованности, по сути дела, являются хорошим маркирующим горизонтом. Особенности его залегания (с размывом на разновозрастных отложениях юры, триаса и перми), распространения и состав фауны (практически отсутствие узкоэндемичных форм) могут служить подтверждением идеи об эвстатическом поднятии уровня вод Мирового океана в оксфорде. Исходя из анализа литологического состава пород [7, 29, 30, 56] и палеонтологических данных (таких, как наблюдаемое незакономерное варьирование некоторых морфологических признаков у раковин аммонитов в раннем и среднем онтогенезе и др.), можно предположить в нем нестабильную гидродинамическую обстановку, обусловленную перемешиванием теплых и холодных вод, что, по-видимому, явилось результатом взаимодействия теплого южного и холодного арктического течений.

Ввиду сокращения и удаления основных областей сноса поступление терригенного материала в оксфордский бассейн должно было уменьшиться, а осадконакопление несколько замедлиться. Но все же, если подсчитать, какое количество раковин должно было остаться в породе при наблюдаемой их средней численности на горизонтальной плоскости, приняв за среднюю продолжительность жизни моллюсков 10 лет и скорость осадконакопления 40 см/1000 лет, получим 100 тыс. экз./м<sup>3</sup>, что более чем на 15% больше числа, полученного на основании опыта. Как нетрудно заметить, в этом подсчете присутствует допущение, что за 10 лет каждый моллюск оставляет только одного потомка. Если учесть высокую смертность моллюсков в ювенильном возрасте — в образцах очень много раковин юных моллюсков, — то средняя продолжительность жизни намного уменьшится. Кроме того, накопление глауконитовых песчаников такого типа должно происходить довольно медленно [40]. По данным

М.С.Месежникова и др. [38], средняя скорость осадконакопления в морских бассейнах оксфордского века на Севере СССР составляла порядка 1 см/1000 лет; приняв за среднюю продолжительность жизни моллюсков в оксфорде 5 лет, получим концентрацию раковин 8 млн. экз./м<sup>3</sup>, что почти в 100 раз больше наблюдаемого количества.

Этот подсчет показывает, что множество раковин моллюсков было уничтожено. И действительно, если бы раковины умерших организмов не уничтожались, то тогда, по подсчетам Д.Раупа и С.Стэнли [43], на участке дна площадью 0,25 м<sup>2</sup> за миллион лет должно было накопиться раковин моллюсков больше, чем было найдено ископаемых всех видов за всю историю палеонтологии.

Для того чтобы проследить, каким образом происходит исчезновение раковин и других потенциальных палеонтологических остатков из палеонтологической летописи, воспользуемся классификацией стадий, последовательно проходящих конхоскелетом, исходя из терминологии, предложенной И.А.Ефремовым [23], и обозначим их как танатофазу, тафофазу и ориктофазу.

При сравнении фаз окаменения раковин со схемой окаменения осадка [46] танатофаза соответствует времени от гибели организма до раннего сингенеза, тафофаза — позднему сингенезу и раннему диагенезу, ориктофаза — позднему диагенезу и последующим изменениям.

На всех этих стадиях происходит разрушающее воздействие внешней среды на скелет, но на разных стадиях воздействия внешних факторов не одинаковы. Рассмотрим преобразование конхоскелетов во время выделяемых трех фаз применительно к изучаемым отложениям.

Ориктофаза. Из всех возможных факторов, способствующих уничтожению палеонтологических остатков в ориктофазе, наблюдается лишь выщелачивание раковин моллюсков грунтовыми водами и растворами. Интенсивность его обычно одинакова в пределах одного слоя. Из процессов, которые могли бы способствовать скоплению палеонтологических остатков вблизи границ слоев в ориктофазе и частично в тафофазе, наиболее вероятен перемыв осадков. Но при этом необходимым условием является достаточная прочность раковины. Такой прочностью обладают ростры белемнитов и, по видимому, именно воздействием перемыва объясняется их

скопление, например, в кровле слоя 2 из описанного здесь обнажения на р.Айюве. Для того чтобы в результате перемыва увеличилась концентрация остатков наружнораковинных моллюсков, необходимо, во избежание их разрушения, чтобы они были каким-либо образом укреплены. Таким "укреплением", например, является наблюдаемая фосфоритизация палеонтологических остатков. При этом образуются как бы фосфоритовые "отливки" раковин, обычно представляющие собой внутренние ядра. Подобные образования довольно часто встречаются в верхнеюрских и нижнемеловых породах Северо-Востока европейской части СССР, например в подошве оксфордских отложений или на границе юрских и меловых отложений [30, 56]. Но скопления незамещенных тонкостенных раковин у литологических границ этим не объясняются. Например, в слое 3 обн. 52 или в слоях 8, 10 и др. обн. 1; см. также описания разрезов в работе [30].

В тафофазе наблюдается разрушение раковин моллюсков путем их пиритизации. Этот процесс связывается с разрушением микроорганизмами органических веществ в консолидирующемся осадке, благодаря чему происходит выделение веществ, образующих в осадке восстановительную обстановку [46]. В результате дальнейших процессов окаменения пиритизированные раковины могут измениться до неузнаваемости и разрушиться. Пиритовые конкреции не могут концентрироваться в верхних частях слоя в результате перемыва, так как очень легко разрушаются в присутствии кислорода. Поэтому для случаев их концентрации в таких участках, как это, например, наблюдается в слое 7 обн. 1 (см. также описания разрезов в работе [30]), может быть только одно объяснение — изменение условий седиментации. Кроме химического разрушения раковин в тафофазе возможно физическое разрушение — в результате подвижек грунта и т.п., но подобные факторы не влияют на неравномерность в распределении фауны в пределах одного литологически выделяемого слоя.

Как видно из вышесказанного, характер и степень разрушения палеонтологических остатков в орикто- и тафофазе происходит с интенсивностью, зависящей лишь от физических и химических свойств самого осадка (породы) и тектонической активности района. При этом, как правило, большее количество фауны сохраняется в известковых породах (известняках, мергелях) и меньшее — в терригенных (песках и пес-

чаниках, глинах). Так как известковые породы считаются показателями теплого климата, то при оценке количественных показателей и прямой их интерпретации для восстановления палеобιοгеографической обстановки получается картина, обратная наблюдаемой в современных морях, — количество фауны в теплых водах оказывается большим, чем в холодных. К такому выводу можно прийти, например, при сравнении количества раковин в келловейском мергеле из бассейна р. Сысолы и оксфордском песчанике (р. Печорская Пижма). Даже принимая во внимание некоторое различие в географическом и стратиграфическом положении и фашиальной приуроченности этих местонахождений, числовые данные о содержащихся в них раковинах моллюсков представляются несопоставимыми. Причем эту разницу в количественном содержании раковин ни в коей мере нельзя объяснить уничтожением палеонтологических остатков в орикто- или тафофазах — в обоих случаях в породах наблюдаются раковины отличной сохранности. Зная о закономерностях колебания численности моллюсков в зависимости от состава грунта (см. гл. II), выглядит странной и приуроченность скопления остатков фауны к песчаным конкрециям. Как результат процессов, происходивших в танатофазах, нужно, по-видимому, рассматривать и "дефицит" раковин в оксфордском песчанике в единице объема породы.

Танатофаза. Как показывают данные актуопалеонтологических исследований (например, [26]), разрушение раковин в танатофазах происходит неодинаково в различных морских бассейнах; в тепловодных морях наблюдается более медленное растворение карбонатной составляющей раковины, чем в холодных морях. Это явление обычно связывается с разностью средних температур вод, руководствуясь тем, что при прочих равных условиях холодные воды лучше растворяют карбонат кальция. Однако подобное бесхитрое объяснение особенностей растворения карбоната кальция в природных водах морских бассейнов представляется ошибочным прежде всего потому, что степень влияния многочисленных химических компонентов и факторов, обуславливающих растворимость карбоната кальция в морской воде, еще нуждается в длительном изучении [9]. В настоящий момент с достаточной уверенностью можно говорить лишь о несомненном влиянии на растворимость карбоната кальция парциаль-

ного давления углекислого газа, величина которого зависит от степени минерализации, температуры, давления, щелочного резерва, концентрации водородных ионов и других факторов, в том числе содержания углекислого газа в атмосфере. Причем осложняющим в этом процессе является "буферное" свойство морской воды по отношению к pH, обусловленное как концентрацией в воде карбонатных и бикарбонатных ионов, так и наличием фосфатов, боратов, соединений кремния, органических веществ [25]. Благодаря такой сложной зависимости морская вода зачастую бывает пересыщенной карбонатом кальция, причем степень пересыщения достигает 600-700% [35, 55].

Если в отношении чисто химического растворения карбоната кальция морской водой вопрос не совсем ясен, то корреляция скорости растворения раковин на дне и в поверхностном слое осадка с биомассой организмов, в том числе и моллюсков, намечается довольно четко (см. табл. 1).

О существенном влиянии организмов на физические и химические процессы в морях и океанах много говорилось и писалось [14]. Несмотря на сравнительно небольшую общую массу морских организмов по отношению к массе воды Мирового океана, благодаря большой скорости переработки окружающей их воды, организмы в значительной степени влияют на химическую обстановку в различных участках морей, являясь своеобразными "биологическими катализаторами" тех или иных процессов. Роль организмов в процессах седиментации в настоящее время оценивается довольно высоко большинством исследователей [35].

Например, участие моллюсков в процессах осадконакопления заключается, в основном, в том, что в процессе питания многие виды двустворок профильтровывают громадные массы воды, вылавливая из нее органические образования и минеральные соли. Скорость фильтрации у некоторых видов достигает 200 мл воды на 1 г собственного веса в час [36] и, несомненно, подобная деятельность изменяет химические свойства воды, в частности обедняя ее солями кальция, необходимого как для постройки раковины, так и для осуществления других жизненных функций. Содержание кальция в некоторых группах организмов достигает 38% от общего веса, и если сравнить это число с содержанием кальция в морской воде нормальной солености (0,04%),

то можно прийти к выводу, что вода на участках массового развития бентоса должна содержать меньшее количество ионов кальция.

Влияние разнообразных процессов на растворение и осаждение карбоната кальция разбиралось в работе Н.М.Страхова [48].

Для уточнения роли совокупных биологических факторов на растворение скелетных образований рассмотрим логическую модель замкнутого стабильного биогеоценоза (термины "биогеоценоз", "биоценоз" — в понимании Л.А.Зенкевича [25]).

В сбалансированном биогеоценозе происходит круговорот веществ [21, 42]. В соответствии с этим в нашей модели он должен осуществляться с наибольшей полнотой. Умершие организмы, выйдя из состава биоценоза, остаются в биогеоценозе, и их мягкие ткани и скелеты полностью перерабатываются, а входящие в них элементы и соединения переходят к живым организмам. В этом процессе особенно наглядной становится роль многочисленных бактерий, осуществляющих деструкцию органогенных веществ, в том числе и биогенного карбоната раковин. Способность бактерий растворять карбонат кальция установлена опытами Ф.Вильямсона и Ф.Маккой, и на основании результатов этих опытов Н.М.Страхов пришел к выводу, что одной из основных функций бактерий является стабилизация карбонатных равновесий [48, с.78], что в применении к нашей модели означает поддержание постоянного уровня концентрации ионов кальция.

Обычно при актуопалеонтологических исследованиях роль бактерий в морской среде несколько недооценивается, что, по-видимому, объясняется малым их содержанием в чистой морской воде (количество бактерий увеличивается от  $1,5 \cdot 10^2$  до  $4,5 \cdot 10^2$  экз./см<sup>3</sup> при погружении на глубину от 0 до 50 м и затем снова убывает почти до нулевого уровня на глубине 200 м [21, 48]). Однако бактерии существуют в основном не во взвешенном состоянии, а на твердой поверхности. Так, на дне их количество составляет  $10^3 - 10^8$  экз./г грунта [48], а на чистой стеклянной пластинке, опущенной в морскую воду, их количество уже через сутки может достигать  $4,35 \cdot 10^5$  экз./см<sup>2</sup>, а на десятые сутки  $\sim 3 \cdot 10^6$  экз./см<sup>2</sup> [54]. Очень большое количество бактерий присутствует на находящихся во взвешенном состоянии в воде частичках ила, а также на поверх-

ности морских организмов. В соответствии с этими данными биомасса в морской воде лишь незначительно уступает биомассе зоопланктона [8], а степень влияния в различных участках может усиливаться благодаря способности к огромной продуктивности.

Кроме бактериального, возможно также уничтожение раковин водорослями [60, 65] и другими организмами — сверлильщиками.

Как видим, для уничтожения раковин в системе замкнутого стабильного биогеоценоза существуют все необходимые предпосылки.

Существование полного аналога рассмотренной модели невозможно. Все биогеоценозы, включая биогеоценоз Мирового океана, являются, строго говоря, "открытыми системами". Но наиболее близкими к модели и удобными для изучения являются биогеоценозы участков моря, имеющих ограниченную связь с остальной акваторией и характеризующихся малым поступлением материалов с берега — типа бухт и тому подобных образований. Исследования, проведенные в таких участках, подтверждают возможность существования разобранного в модели механизма уничтожения раковин. Так, согласно подсчетам Из-Н.В.Ивановой [26] в бухте Оскара (Баренцево море); количество пустых створок мидий на дне составляет примерно 1/8 от количества живых моллюсков, что соответствует средней продуктивности бентоса [25], и является, таким образом, количеством, необходимым и достаточным для обеспечения "строительным материалом" живущих популяций при более или менее стабильном их составе. Если бы не происходило биогенного растворения раковин, то тогда, учитывая весьма малую скорость осадконакопления в этом районе [28] и сравнительно небольшую продолжительность жизни мидий, количество пустых раковин было бы намного большим. Об интенсификации биогенных процессов в бухтах может свидетельствовать и усложнение "трофических сетей", выражающееся в увеличении количества живущих там видов фауны.

Влияние биогенного растворения можно обнаружить и в других бассейнах. Например, по данным Ч.Г.Петерсона [64], проводившего исследования в двух лагунах в Калифорнии (США), можно установить, что в местах скопления живых моллюсков и пустых раковин растворение последних происходит быстрее, чем в среднем по бассейну (отношение пус-

рых раковин к количеству живых моллюсков в первом случае составляет 3,21 для *Mugu Lagoon* и 2,47 для *Tijuana Slough*, а во втором — соответственно 5,58 и 4,41). Причем, как видно из характеристики этих бассейнов, более интенсивное растворение раковин в *Tijuana Slough* обусловлено тем, что массы раковин моллюсков собираются туристами, в то время как *Mugu Lagoon* практически не подвержена антропогенному воздействию. Большое количество пустых раковин в сравнении с числом живых моллюсков в лагунах, не имеющих постоянного контакта с морским бассейном, подтверждает также предположение об увеличении числа палеонтологических остатков при изменяющейся обстановке в бассейне осадконакопления.

Кроме биотрофического, возможно механическое разрушение находящихся в осадке скелетных остатков организмов в результате деятельности многочисленных грунтоедов. Так, Д.И.Крейг [31] отмечает, что, как правило, в тех местах, где встречаются раковины, следы жизнедеятельности встречаются чрезвычайно редко, и наоборот.

В танатофазе возможно также и чисто физическое разрушение раковин в результате активного движения воды или оползания осадка.

Немаловажное значение на скорость разрушения раковин при прочих равных условиях оказывают микро- и макроструктура раковины, являющиеся строго специфическими для определенных групп моллюсков и обуславливающие неодинаковую вероятность сохранения палеонтологических остатков разных представителей этого типа [64]. В связи с этим особенно наглядной становится необходимость комплексного учета раковин моллюсков при биостратиграфических исследованиях. Так, в примере с окофордским песчаником (р.Печорская Пижма) наличие в породе остатков бентосных форм, обладавших преимущественно толстостенными раковинами, казалось бы, должно указывать на механическое разрушение более тонкостенных раковин. Однако нахождение в породе наряду с толстостенными бентосными формами гораздо более многочисленных тонкостенных, с прекрасно сохранившейся скульптурой раковин аммонитов (кардиоцерасов), которые, как считается, относились к nektonu, и захоронение которых в том или ином месте было чисто случайным, свидетельствует, что механическое разрушение раковин было здесь

весьма незначительным. Наоборот, то, что параллелоны и астарты были ифаунными моллюсками, и, таким образом, их раковины были защищены от наиболее интенсивного биогенного воздействия, а пектены обладают раковиной из кальцита, характеризующегося худшей растворимостью, чем арагонит, указывает именно на химико-биологическое воздействие как решающий фактор в уничтожении скелетных образований других бентосных организмов. Раковины же аммонитов могли захороняться в участках, характеризовавшихся в момент их гибели минимальным биогенным воздействием и, следовательно, имели большую вероятность сохраниться от разрушения.

Разнообразие факторов, способствующих неравномерному содержанию раковин моллюсков в осадках, позволяет считать танатофазу определяющей в формировании биостратиграфических особенностей, при этом наиболее логичным выглядит утверждение, что приуроченность палеонтологических остатков тонкорачковинных форм к литологическим границам обусловлено нарушением налаженных трофических взаимоотношений внутри биогеоценоза, в результате чего возрастает вероятность неполной переработки органогенных образований и как следствие — увеличение числа палеонтологических остатков.

Вывод о первостепенном влиянии нарушения биогенных процессов на увеличение количества палеонтологических остатков в осадках согласуется с литологическими данными. Совокупное биологическое воздействие на осадочный материал способствует относительному постоянству осадка при условии более или менее стабильной биогеообстановки. Поэтому скопления палеонтологических остатков вблизи границ слоев являются палеонтологическим подтверждением смены условий осадконакопления, устанавливаемой по литологическим характеристикам. Возможность воздействия биогенных факторов на уничтожение потенциальных палеонтологических остатков подтверждается исследованиями других авторов [59].

Кроме этого, вывод о преимущественном влиянии биогенных процессов на растворение скелетных образований, по сравнению с химическим растворением, можно сделать на основании анализа особенностей палеонтологической летописи.

Разрушение остатков организмов в морских бассейнах в течение геологической истории происходило с различной интенсивностью. Данные палеонтологической летописи однозначно свидетельствуют, что на фоне синусоидальных колебаний

интенсивности уничтожения палеонтологических остатков в различные периоды времени от докембрия до четвертичных отложений происходит постепенное усиление деструкции палеонтологических остатков и уменьшение вероятности нахождения в осадочных породах бесскелетных и обладавших слабо минерализованным скелетом организмов [20]. Довольно многочисленные находки в докембрийских отложениях остатков бесскелетных организмов и обладавших слабо минерализованным скелетом трилобитов в отложениях кембрия — силура, являются также показателями незначительного влияния химико-физических процессов на общую палеонтологическую охарактеризованность и подтверждают первостепенное влияние биогенных процессов на изменение вероятности сохранения потенциальных палеонтологических остатков. (Согласно расчетам океанологов [10,12], солевой состав и концентрация солей в Мировом океане стабилизировались еще в докембрии. Но в этом случае "агрессивность" морской воды по отношению к карбонатам должна была быть большей ввиду большего парциального давления углекислого газа, обусловленного его большим содержанием в атмосфере).

Усилением совокупного деструкционного биологического воздействия на отдельные организмы можно объяснить и появление в ходе истории развития организмов со все более минерализованным и прочным наружным скелетом. Связано это с тем, что деструкционное воздействие микроорганизмов направлено не только на остатки умерших организмов, но и на живые организмы, обитающие в той же среде. Последние вынуждены отражать "агрессию микродеструкторов", затрачивая на этот процесс то или иное количество энергии. Отсюда также можно сделать вывод для теории эволюции биоса — преимущество на каждом конкретном этапе развития получает группа организмов, которая наряду со способностью обитать в данном биотопе способна к наиболее эффективному отражению "агрессии микродеструкторов", сохраняя при этом достаточное количество энергии для осуществления репродуктивной функции.

С процессом усиления деструктивного влияния со стороны микроорганизмов связано, по-видимому, и вымирание большинства наружно-раковинных головоногих моллюсков, которые в отличие, например, от двустворок или гастропод, не имели возможности периодически "подновлять" раковину

изнутри, в значительной степени с тем же связана и "экогенетическая экспансия" (термин Л.Ш.Давиташвили [20]) отдельных групп организмов в биотопы, характеризующиеся худшими условиями обитания, но одновременно с тем и меньшим количеством деструктивных микроорганизмов (переселение на большие глубины многих родов брахиопод, гастропод рода *Plectotoma* [45,46,54] и некоторых других моллюсков [6], закапывание в грунт (переход из эпифауны в инфузу) двустворок с арагонитовой раковиной и постепенное их замещение в биоценозах двустворками с кальцитовыми раковинами — [43,61,62,63,66,67,78]).

Все эти данные позволяют сделать вывод: при применении метода актуализма необходимо учитывать усиление биодеструктивного процесса по отношению к потенциальным палеонтологическим остаткам, в результате чего возрастает вероятность накопления палеонтологически немых слоев осадочных пород в условиях ненарушенной биогеоценозной обстановки в бассейне осадконакопления.

#### IV. УСЛОВИЯ СОХРАНЕНИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ОСТАТКОВ В ОСАДКАХ БОРЕАЛЬНЫХ БАССЕЙНОВ

Анализ вышеизложенных данных позволяет сделать заключение, что для сохранения палеонтологических остатков наиболее благоприятным является резкое нарушение стабильности биогеоценоза, интенсивное накопление осадка, способствующее быстрому захоронению и максимальному сокращению времени воздействия сингенетических и диагенетических реакций, минимальная тектоническая активность и отсутствие гидротермальных растворов.

В случае несоблюдения этих условий происходит ухудшение сохранности палеонтологических остатков вплоть до их уничтожения.

Принятие теории о преимущественно биогенном разрушении конхоскелетов в условиях спокойных вод в большой степени способствует объяснению быстрой "растворимости" раковин в холодных бассейнах и накопления значительного количества раковин в осадках теплых морей.

Отсюда также следует, что, например, сохранение скелетов в палеомедитеране возможно в большинстве случаев

лишь при перемещении береговой линии, причем более благоприятным является ее отступление от прежнего положения в сторону моря с аккумулярованием осадков на прежней мезолиторали, так как в этих условиях резко ослабляется возможность биогенного разрушения раковин и обеспечивается резервирующее захоронение. Сохранность же раковин, находящихся в инфралиторальной и окололиторальной зонах, в значительной степени обеспечивается резким изменением биотических и абиотических факторов. Подобные изменения обуславливают создание ситуаций, при которых организмы — деструкторы не успевают уничтожить остатки умерших организмов до их окончательного погребения. При этом необходимо отметить, что колебания численности организмов сезонного характера без участия каких-либо добавочных факторов, по-видимому, ввиду их постоянства, практически не способствуют увеличению вероятности перехода скелетов в тафофазу.

В некоторых случаях ориктокомплексы могут образоваться и не в результате воздействия факторов, резко нарушающих стабильность биогеоценоза. К таковым относятся палеонтологические остатки в виде наружных ядер, выполненных породой, совершенно не отличающейся от вмещающей породы. Обычно ядра в той или иной степени деформированы в результате диагенетического уплотнения осадка. Механизм образования подобных ядер рассмотрен И. Н. В. Ивановой [26] и заключается в заполнении органического "чехла" разрушаемой раковины рыхлым осадком. На территории Северо-Востока европейской части СССР подобные образования довольно часты начиная с кимериджа и не встречены в более ранних породах.

Таким образом, наличие в слое разнообразных палеонтологических остатков в большинстве случаев свидетельствует о том, что во время образования данного фаунистически охарактеризованного слоя в бассейне осадконакопления происходили какие-то процессы, вызвавшие нарушение нормального существования палеобиоценоза. О характере этих процессов в определенной степени можно судить по видовому и родовому составу окаменелостей и литологическим данным рассматриваемого и подстилающего или перекрывающего его слоев.

Отсутствие окаменелостей в слое не является доказатель-

ством того, что в соответствующее время не было условий для существования организмов и они отсутствовали.

Процентное соотношение палеонтологических остатков разных видов в ориктокомплексе не является хронологическим признаком и может использоваться лишь для корреляции небольших участков внутри одного ограниченного бассейна.

Разумеется, нельзя отрицать и того, что во время накопления осадков, образовавших палеонтологически "немой" слой, на данном участке активных форм жизни могло не быть, но такое утверждение возможно лишь при полном отсутствии следов существования организмов, что при тщательных исследованиях наблюдается крайне редко.

#### У. УСЛОВИЯ ОБРАЗОВАНИЯ МЕСТОРОЖДЕНИЙ ЮРСКИХ ГОРЮЧИХ СЛАНЦЕВ ПРИТИМАНЬЯ

Анализ факторов, сопутствующих образованию местонахождений палеонтологических остатков, в совокупности с литологическими и тектоническими данными позволяет по-новому осветить вопрос о генезисе месторождений горючих сланцев, приуроченных к средневожскому подъярису юрской системы.

Как уже отмечалось, количество и расположение раковин моллюсков в прослоях горючих сланцев в общих чертах соответствует распределению моллюсков в современных морских бассейнах. Тип захоронения раковин во многих случаях автохтонный. Для ориктокомплексов моллюсков в пластах горючих сланцев характерно содержание остатков организмов, ведущих практически неподвижный образ жизни (бухия и другие двустворки), малоподвижных (гастроподы) и периодически терявших подвижность (аммониты из семейства *Pezisphinctidae*). Практически не содержится остатков активных нектонных форм (белемнитов, рыб). Раковины моллюсков в пластах горючих сланцев раздавлены и иногда истончены, а в местах, обладающих повышенной битуминозностью, раковин нет, иногда сохраняются лишь их отпечатки. В керогене сланцев имеется множество остатков разнообразных водорослей, в том числе в довольно большом количестве — синезеленых водорослей [17]. Характерными особенностями многих видов синезеленых водорослей являются их свойство аменсального воздействия на живущую с ними

на одном участке фауну [5,21,47], способность разрушать раковины [60;65] и более или менее выраженная стеногалинность отдельных видов. Данные о рельефе подошвы волжских отложений, их мощности, распространении, литологическом составе, видовом составе фауны [7,29,30,56] и особенностях распространения палеонтологических остатков показывают, что на территории Северо-Востока европейской части СССР во время *Dorsoplanites pandeti*, к которому приурочена большая часть продуктивных пластов, существовало три крупных морских бассейна (рис.3), в восточной части которых проходило течение из более южных областей. Приуроченность течения к восточной части бассейнов подтверждается своеобразной слоистостью [46] и гранулометрическим составом пород [40] в керне скважин, пробуренных в восточной части бассейна р.Сысолы и в северо-восточной части бассейна среднего течения р.Печоры, и соответствует теоретическому предсказанию, основанному на анализе закономерностей течений в морях такого типа [53].

Все выше приведенные данные позволяют сделать следующие выводы.

Значительное содержание в керогене горючих сланцев остатков фитобентоса и фитопланктона, а также характер орнитокомплексов фауны, наряду с особенностями палеогеографической обстановки, показывают, что накопление битумогенных веществ в осадках происходило в сравнительно мелких (глубиной не более 50 м) участках морских бассейнов с ограниченной связью с палеоокеаном, характеризовавшихся нестабильной обстановкой (по-видимому, подвергавшихся периодическому опреснению). Наличие в тонких прослоях горючих сланцев массовых скоплений морской фауны свидетельствует, что возможные опреснения были непродолжительными. Во время *Dorsoplanites pandeti* между бассейнами Восточного и Южного Притиманья существовала связь, обусловившая сходство состава остатков фауны в отложениях этих районов. Течение, проходившее вдоль восточных берегов бассейнов, обусловило образование кос, гряд, баров и тому подобных заградительных наносов, созданию которых способствовал и периодический вынос осадочного материала пресными водами с Тимана и непосредственно примыкающих к нему участков. При этом в западной части Восточного

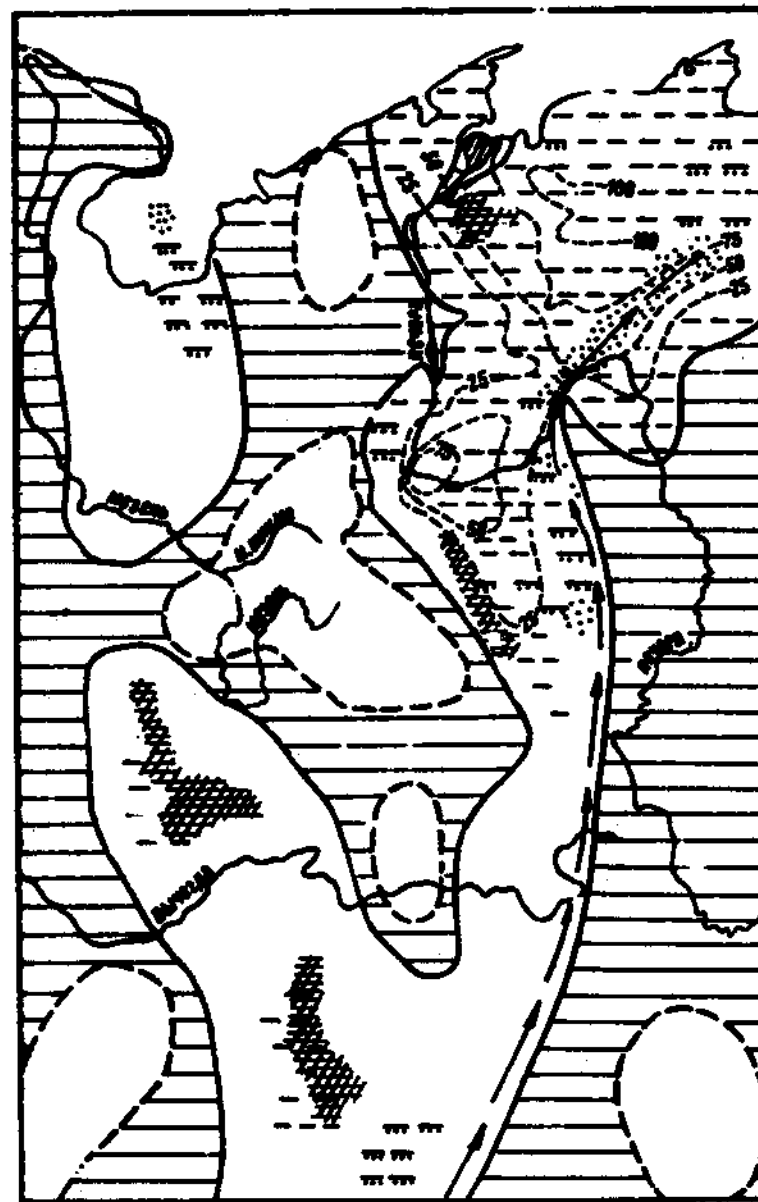


Рис.3. Палеогеографическая схема волжского века на территории Северо-Востока европейской части СССР. Условные обозначения см. в рис. 2.

Притиманья и юго-западной части Южного Притиманья возникли отгороженные от основных морских водных масс участки, в которых при сезонном усилении стока вод с Тимана и опресненных бассейнов Западного Притиманья произошло заражение вод патогенным фитопланктоном, оказывавшим губительное воздействие на зооценозы, заселявшие эти участки бассейнов: бентосные формы погибали, а nektonная фауна покидала зараженные участки. Наличие в керогене горючих сланцев большого количества остатков фитопланктона, "расцвет" которого обычно наблюдается в спокойных участках бассейнов, и также большого количества остатков макроводорослей, характеризующихся большими показателями биомассы на открытых прибрежных участках, также может свидетельствовать в пользу того, что повышенное накопление органического вещества, способствовавшее образованию горючих сланцев, происходило в участках, временно отгороженных от остальной акватории. Отсутствие остатков фауны или наличие лишь редких отпечатков раковин в продуктивных прослоях повышенной мощности может быть объяснено тем, что в участках, подвергавшихся длительному заражению фитопланктоном, фауна не селилась, а случайно попавшие раковины уничтожались водорослями и микроорганизмами в таинственной фазе.

Непроточность заградительных наносов обусловила их размывание и неравномерное отдельными потоками основного течения, завихренными согласно топогенному эффекту Экмана, восстановление нормальной солености в зараженных участках и гибель патогенного фитопланктона. В результате массовой гибели биогенов, а также смешивания вод различной солености происходило повышенное накопление органических веществ в осадках, что в ходе процессов fossilization привело к битуминизации осадков и образованию пластов горючих сланцев. Дифференциация завихренных потоков обусловила дискретность площадного и стратиграфического распространения пластов горючих сланцев в различных участках месторождений.

Предлагаемая концепция подтверждается следующим. Повышенное накопление органических веществ в осадках современных морей наблюдается исключительно в мелководных фазах, вне зависимости от литологического состава осадочного осадка [13]. О существовании течений и осуществ-

ляемся смешивании опресненных и соленых вод также свидетельствуют находение в некоторых местах продуктивных слоев раковинного детрита, присутствие во вмещающих продуктивные слои глинистых породах глаукогита [40], неравномерность карбонатизации вмещающих глинистых пород, находение в разновозрастных с продуктивными слоями глинах многочисленных конкреций фосфорита (повышенное химическое осаждение фосфора происходит в результате смешивания вод различной солености; на этом явлении, в принципе, основана гипотеза образования фосфоритов А.В. Казакова [49]), об этом же свидетельствуют наблюдения над осадкообразованием в Балтийском море [2]).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительно незначительное постседиментационное преобразование осадков морского мезозоя на территории Северо-Востока европейской части СССР позволяет выявить степень влияния факторов, непосредственно сопутствовавших осадконакоплению, на количественное распределение раковин моллюсков в отдельных слоях.

Анализ логической модели морского биогеоценоза как закрытой системы приводит к выводу, что в результате трофического круговорота биогенных веществ и элементов в нем должны полностью уничтожаться потенциальные палеонтологические остатки, в частности и скелетные образования моллюсков, которые служат одним из основных источников кальция для живых организмов.

Отличие природных бассейнов от подобной модели заключается прежде всего в том, что они никогда не являются полностью "закрытыми системами", а степень "закрытости" каждого локального бассейна (или участка бассейна) обуславливается способом его сообщения с океаном, интенсивностью поступления биогенных веществ и элементов с суши и некоторыми другими факторами. В общем случае количество и степень сохранности палеонтологических остатков, при равных прочих условиях, обратно пропорциональны степени "закрытости" биогеоценоза бассейна, т.е. в условиях свободного обмена веществ между океаном и рассматриваемым бассейном (при отсутствии сноса карбонатного материала с суши) в осадках последнего будет наблюдаться равномерное,

во не обильное содержание палеонтологических остатков, а в случаях ухудшения связи данного бассейна с океаном будет усиливаться интенсивность круговорота биогенных веществ и элементов в биогеоценозе бассейна, в следствии этого процесса будет уменьшение количества палеонтологических остатков в осадках. Увеличение же количества палеонтологических остатков в большинстве случаев является следствием нарушения стабилизированной биогеоценозальной обстановки.

Наблюдаемые особенности захоронения современных потенциальных палеонтологических остатков подтверждают реальное существование рассмотренного в модели процесса, а существование в мезозое климатической зональности, обуславливающее сходное с современным распределение экологических ниш в бассейнах разных климатических зон, допускает корректное применение модели для восстановления обстановок, сопутствовавших захоронению раковин в юрском и меловом периодах.

Анализ особенностей распределения палеомалакококков в мезозойских отложениях Северо-Востока европейской части СССР во многих случаях подтверждает существование механизма биогенного разрушения потенциальных палеонтологических остатков. С особой наглядностью эффективность их биогенного разрушения проявляется при анализе биостратиграфических особенностей отложений средневожского возраста. Аммонитовое воздействие синезеленых водорослей на больших площадях бассейнов средневожского времени вызывало массовую гибель определенных групп фауны, следствием чего явилось нарушение интербиогеоценозальных связей, что, в свою очередь, во многих случаях способствовало сохранению большинства раковин живших моллюсков в пластах горючих сланцев.

Особенности палеонтологической летописи фанерозоя в целом указывают на сравнительно незначительную эффективность чисто химического растворения потенциальных палеонтологических остатков и на возрастание деструктивной способности биоса (и в первую очередь, по-видимому, бактерий).

Биостратиграфический анализ представлений малакофауны мезозоя Северо-Востока европейской части СССР позволил уточнить палеогеографическую обстановку для отдельных этапов рассматриваемой эры, в частности для средневожского времени, что способствовало выяснению условий образования

осторождений юрских горючих сланцев. Последние образовались в результате существования на значительной части рассматриваемой территории нестабильных обстановок, обусловленных деятельностью потоков морских течений и периоды — юрским (возможно, сезонным) воздействием пресных вод; не исключено и влияние апвеллинга.

Думается, что рассмотрение биостратиграфических особенностей морских мезозойских и более молодых отложений, исходя из принципов, изложенных в данной работе, будет способствовать детализации и конкретизации палеогеографических реконструкций, особенно для бореальных и нотальных областей.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамов В.П., Юрские отложения северо-востока Русской платформы и приуроченные к ним горючие сланцы, — в кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока европейской части СССР. — Сыктывкар, Коми обл. — изд-во, 1972, сб.7, с. 151 — 159.
2. Александровская Н.Б. Некоторые особенности в распределении биогенных элементов в Балтийском море. — В кн.: Химические процессы в морях и океанах. М.: Наука, 1966, с. 89 — 93.
3. Аркелл В. Юрские отложения земного шара. — М.: Изд-во иностр. лит., 1961. — 777 с.
4. Багдасарян К.Г., Татишвили К.Г. и др. Справочник по экологии морских двустворок. — М.: Наука, 1966. — 162 с.
5. Биргер Т.И., Маляревская А.Я. и др. Физиологические аспекты адаптации моллюсков к абиотическим и биотическим факторам среды, обусловленным синезелеными водорослями. — В кн.: Авторефераты докладов пятого Всесоюз. совещания по изучению моллюсков. Л.: Наука, 1975, с. 91 — 94.
6. Битюкова Ю.Е., Зуев Г.В. Эволюция кальмаров (класс Cephalopoda, семейство Histiotentaculidae) в связи с особенностями их эволюции. — В кн.: Авторефераты докладов пятого Всесоюз. совещания по изучению моллюсков. Л.: Наука, 1975, с. 158 — 160.
7. Бодылевский В.И. Юрская система, Меловая система

тема. — В кн.: Геология СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1963, т. 2, кн. 1, с. 631 — 682.

8. Бордовский О.К. Накопление и преобразование органического вещества в морских осадках. — М.: Недра, 1964. — 119 с.

9. Бруевич С.В. Современные направления в химии моря. — В кн.: Химические процессы в морях и океанах. М.: Наука, 1966, с. 3—9.

10. Бруевич С.В. О солевом составе мирового океана в постпротерозойское время. — Океанология, 1969, т. 9, вып. 5, с. 904 — 905.

11. Бурковский И.В. Количественные данные о распределении псаммофильных инфузорий по грунтам и горизонтам литорали и сублиторали Великой Салмы (Белое море, Кандалакшский залив). — Океанология, 1969, т. 9, вып. 5, с. 874 — 880.

12. Валяшко М.Г. Эволюция химического состава воды океана. — Океанология, 1969, т. 9, вып. 5, с. 903 — 904.

13. Вебер В.В. Изменение состава органического вещества современных морских осадков в зависимости от фаций отложений. — В кн.: Химические процессы в морях и океанах. М.: Наука, 1966, с. 35—41.

14. Вернадский В.И. Биогеохимические очерки, 1922—1932. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — 250 с.

15. Высоцкий Б.П. Возникновение униформизма и соотношение его с актуализмом. — В кн.: Очерки по истории геологических знаний. М.: Изд-во АН СССР, 1961, вып. 9, с. 84 — 125.

16. Геккер Р.Ф. Очередные проблемы палеоэкологии. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1948, т. 23, № 1, с. 3—14.

17. Гинзбург А.И., Котлуков В.А. Материалы к генетической классификации горючих сланцев и сланцевосных формаций. — В кн.: Формации горючих сланцев. Таллин, Валгус, 1973, с. 141—153.

18. Голяков А.Н. О некоторых закономерностях процессов роста и продукции у морских моллюсков в различных ландшафтно-географических зонах. — В кн.: Авторефераты докладов пятого Всесоюз. совещания по изучению моллюсков. Л.: Наука, 1975, с. 94—97.

19. Давиташвили Л.Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. — М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1940. — 248 с.

20. Давиташвили Л.Ш. Эволюция условий накопления горючих ископаемых в связи с развитием органического мира. — М.: Наука, 1971. — 276 с.

21. Дрё Ф. Экология. — М.: Атомиздат, 1976. — 168 с.

22. Друшиц В.В., Меннер В.В. О некоторых современных проблемах палеонтологии. — Вестн. МГУ. Геология, 1977, № 5, с. 45—56.

23. Ефремов И.А. Тафономия и геологическая летопись. Кн. 1. Захоронение наземных фаун в палеозое. — М.-Л.: Изд-во АН СССР. — 172 с. (Тр./Палеонтол. ин-т, 1930; т. 24).

24. Зенкевич Л.А. Избранные труды. Т. 1. Биология северных и южных морей СССР. — М.: Наука, 1977. — 330 с.

25. Зенкевич Л.А. Избранные труды. Т. 2. Биология океана. — М.: Наука, 1977. — 231 с.

26. Иванова И.-Н.В. Двустворчатые моллюски и условия осадконакопления. — М.: Наука, 1973. — 164 с.

27. Калантар И.З., Голубева Л.П. О нижнеюрских отложениях Печорской синеклизы. — Сыктывкар, 1976, с. 93—98. (Тр. VIII геол. конф. Коми АССР; т. 2).

28. Кленова М.В. Современное осадкообразование в Баренцевом море. — В кн.: Современные осадки морей и океанов. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 419—436.

29. Кравец В.С. Мезозойские отложения. — Тр./ВНИГРИ, 1966, вып. 245, с. 17—79.

30. Кравец В.С., Месежников М.С., Яковлева С.П. Важнейшие разрезы юрской системы на Севере СССР. Река Пижма. Река Пижма. — В кн.: Стратиграфия юрской системы Севера СССР. М.: Наука, 1976, с. 14—24.

31. Крейг Д.И. Экологический подход к изучению ископаемых морских беспозвоночных. — В кн.: Проблемы палеоклиматологии. Труды симпозиума. М.: Мир, 1968, с. 372—378.

32. Леме Ж. Основы биогеографии. — М.: Прогресс, 1976. — 300 с.

33. Лисицын А.П. Распределение и состав взвешенного материала в морях и океанах. — В кн.: Современные осадки морей и океанов. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 175—231.

34. Лисицын А.П. История океанов по данным литологии. — Океанология, 1969, т. 9, вып. 5, с. 897—899.

35. Лисицын А.П. Процессы океанской седиментации. Литология и геохимия. — М.: Наука, 1978, — 358 с.

36. Макарова Л.Г. К фильтрационной способности промыслового моллюска *Radinorcesta ussuriensis* (Jay). — В кн.: Авторефераты докладов шестого Всесоюз. совещания по изучению моллюсков. Л.: Наука, 1979, с. 101.
37. Максимович Н.В. Некоторые особенности экологии массовых видов двустворчатых моллюсков губы Чупа. — В кн.: Авторефераты докладов шестого Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков. Л.: Наука, 1979, с. 86-88.
38. Месежников М.С., Балабанова Т.Ф. и др. Палеогеография Севера СССР в юрском и меловом периодах. — Тр. /ВНИГРИ, 1971, вып. 304, с. 3-132.
39. Мягков Г.М. К характеристике ламинариевых биоценозов Белого моря. — В кн.: Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Наука, 1978, с. 75-77.
40. Наливкин Д.В. Учение о фациях. Т.1. — М., — Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — 482 с.
41. Нейман А.Н. Некоторые особенности структуры донных сообществ шельфовой зоны. — В кн.: Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Наука, 1978, с. 36-38.
42. Пропп М.В., Чербаджи И.И. Энергетический и химический метаболизм донных сообществ и их роль в прибрежной морской экосистеме — В кн.: Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Наука, 1978, с. 77-79.
43. Раун Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. — М.: Мир, 1974. — 390 с.
44. Романович В.В. Юрские гастроподы Северо-Востока европейской части СССР. — Тр./Ин-т геологии Коми филиала АН СССР, 1978, вып. 25, с. 48-58.
45. Романович В.В. О границе средней и верхней юры на Севере европейской части СССР. — Тр./Ин-т геологии Коми филиала АН СССР, 1978, вып. 27, с. 38-41.
46. Рухин Л.Б. Основы литологии. — Л.: Недра, 1969. — 693 с.
47. Самсонов А.М., Телитченко М.М. Зависимость токсичности синезеленых водорослей от их физиологического состояния. — Бюл. МОИП. Отд.биол., 1967, т.72, вып.5, с. 165.
48. Страхов Н.М. Известково-доломитовые фации со-

- временных и древних водоемов. — Тр./Ин-т геол. наук АН СССР, 1951, вып.124, сер.геол., № 45. — 357 с.
49. Страхов Н.М. Основы теории литогенеза. Т.2. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — 549 с.
50. Стрельцов В.Е., Агарова И.Я., Стрельцова С.И. Распределение и экология массовых форм зообентоса на одной из литоральных отмелей Восточного Мурмана. — В кн.: Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Наука, 1978, с. 81-83.
51. Тативили К.Г., Багдасарян К.Г., Казахишвили Ж.Р. Справочник по экологии морских брюхоногих. — М.: Наука, 1968. — 138 с.
52. Тихомиров В.В. Начало применения палеонтологического метода в России. — В кн.: Очерки по истории геологических знаний. М.: Изд-во АН СССР, 1958, вып. 7, с. 98-128.
53. Толмазин Д.М. Океан в движении. — Л.: Гидрометеоиздат, 1976. — 166 с.
54. Хайлов К.М., Горбенко Ю.А. Об участии сообществ перифитонных микроорганизмов в экологическом метаболизме в море. Взаимодействие сообществ с растворенным органическим веществом морской воды. — Океанология, 1969, т. 9, вып. 5, с. 834-844.
55. Харвей Х.В. Биохимия и физика моря. — Л.: Изд-во АН СССР, 1933. — 168 с.
56. Худяев И.Е. Общая геологическая карта Европейской части СССР. Лист 106, западная часть. Сыктывкар — Кожим-Подъельск. — Л., — М.: ОНТИ НКТП СССР, 1936. — 120 с.
57. Шевырев А.А. Биogeография юры. — В кн.: Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология. Т.9. Биogeография мезозоя. — М.: ВИНТИ, 1979, с. 29-51.
58. Ярвекюльг А.А. Экология двустворчатых моллюсков в восточной части Балтийского моря. — В кн.: Авторефераты докладов шестого Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков. — Л.: Наука, 1979, с. 45-47.
59. Z r e n l e r K., S e i l a c h e r A. New aspects about the origin of the toarcian posidonis shales. — Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh., 1978, Bd.157, № 1-2, S.11-18.
60. B r e s e g o v i ć A. La vegetation des lithopytes sur les calcaires et les dolomites en Croatie. — Acta Botan. Hort. Zagreb. Univ., 1925, vol.1, p.64-114.

61. **N i c o l D.** Are pelecypods *primerili* infaunal animals? - *Nautilus*, 1968, vol.82, № 2, p.37-43.

62. **N i c o l D.** Pelecypods, successful invaders of the infauna. - *Nautilus*, 1970, vol.84, № 2, p.75-77.

63. **P a r k R. A.** Paleocology of *Venericardia sensu lato* (Pelecypoda) in the Atlantic and Gulf-Coastal Province and the application of paleoecologic methods. - *J.Paleont.* 1968, vol.42, № 4, p.955-966.

64. **P e t e r s o n C h. H.** Relative abundances of living and dead molluscs in two Californian lagoons. - *Lethaia*, 1976, vol.9, № 2, p.137-148.

65. **P i a J.** Die Kalklöcher der Thallophyten. - *Arch. Hydrobiolog.*, 1937, Bd.31, S.264-328.

66. **S a m t l e b e n C.** Größenverteilungen von Population, Totengemeinschaften und Klappenausamlungen der Muschel *Mytilus edulus* L. - *Mezniana*, 1973, Bd.23, S.69-92.

67. **S t a n l e y S. M.** Post-Paleozoic adaptive radiation of infaunal bivalve molluscs. A consequence of mantle fusion and siphon formation. - *J.Paleontol.*, 1968, vol.42, № 1, p.214-229.

68. **T a v e s s M. J. S., M o s a l l P. L.** Primitive life habits and adaptive significance of the pelecypod form. - *Paleobiology*, 1976, vol.2, № 3, p.183-190.

69. **W e i g e l t J.** Ueber Biostratonomie. - *Der Geologe*, 1927, № 42, S.1069-1076.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение . . . . .	3
I. Общая геологическая и биостратиграфическая характеристика юрских и меловых отложений . . . . .	5
II. Распределение организмов и осадконакопление в современных морях . . . . .	14
III. Захоронение и окаменение раковин моллюсков . . . . .	18
IV. Условия сохранения палеонтологических остатков в осадках бореальных бассейнов . . . . .	29
V. Условия образования месторождений юрских горючих сланцев Грэнитманья . . . . .	31
Заключение . . . . .	35
Литература . . . . .	37

Валерий Владимирович Романович

**БИОСТРАТИНОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЗОЗОЙСКИХ  
ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА  
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР**

Редактор Т.А.Куликова  
Техн. редактор М.А.Сазанская  
Корректор О.П.Сорокина

Подписано в печать 18/IX-1980 г. ЦО 3898. Формат  
60x90 1/16. Бум. типографская № 1. Уч.-изд. л. 2,2.  
Печ. л. 2,75. Тираж 350. Заказ № 49. Цена 15 коп.

---

Ротапринт Коми филиала АН СССР, г.Сыктывкар,  
ул. Коммунистическая, 26.