

На правах рукописи

ГРАЖДАНКИН
Дмитрий Владимирович

**ТАФНОМИЧЕСКИЕ
И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
БЕЛОМОРСКОЙ БИОТЫ ВЕНДА**

25.00.02. – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Москва – 2004

Работа выполнена на кафедре палеонтологии геологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова.

Научный руководитель: доктор геолого-минералогических наук, профессор Розанов Алексей Юрьевич

Официальные оппоненты: кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Палеонтологического института РАН Пархаев Павел Юрьевич;
доктор геолого-минералогических наук, главный научный сотрудник Геологического института РАН Чумаков Николай Михайлович

Ведущая организация: Институт геологии и геохимии Уральского отделения РАН (г. Екатеринбург)

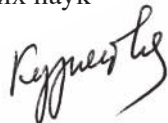
Защита состоится 19 ноября 2004 г. в 14:30 час. на заседании Диссертационного совета Д.501.001.87 в Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу: г. Москва, Воробьевы горы, МГУ, Геологический факультет, ауд. 829.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Геологического факультета МГУ (6 этаж).

Автореферат разослан 18 октября 2004 г.

Отзывы, заверенные печатью учреждения, в двух экземплярах просьба отправлять по адресу: 119992, ГСП-2, Москва, Воробьевы горы, МГУ, Геологический факультет, кафедра палеонтологии, Ученому секретарю совета.

Ученый секретарь Диссертационного совета,
кандидат геолого-минералогических наук



Т.В. Кузнецова

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Массовое появление и ускоренный рост разнообразия животных в кембрийское время не только привели к возникновению двух новых уровней – макробентоса и нектона – в пищевой пирамиде морских сообществ, но и обусловили фундаментальные преобразования в микробном базисе этой пирамиды, главным образом благодаря увеличению интенсивности и глубины биотурбации осадка. В этой связи принципиальный интерес представляет выяснение структурных и функциональных особенностей экосистем на самых ранних этапах эволюции Metazoa. Незаменимым источником информации здесь служит ископаемая биота вендского возраста. Однако повышению стратиграфической и таксономической точности при глобальных исследованиях динамики разнообразия этой биоты препятствует неполнота знаний о роли локальных палеобиогеографических, палеоэкологических и тафономических факторов в распределении ископаемых остатков. Предпринятая в работе попытка корреляции таксономического состава ориктоценозов и биостратиномии остатков с фациально-генетическими особенностями вмещающих отложений является первым в мире опытом подобных исследований для данной биоты. Кроме того, представляется особенно важным и актуальным подготовить почву для выяснения стратиграфического значения остатков беломорской биоты при расчленении и корреляции разрезов вендских отложений. К сожалению, в настоящее время слабая разработанность проблемы тафономии приводит за собой сомнения в правильности решения стратиграфических вопросов на основе изучения распределения данных остатков в разрезах.

В качестве объекта исследований представляемой работы выбраны разрезы вендских отложений Юго-Восточного Беломорья (Архангельская обл.). Этот регион является наиболее информативным местонахождением остатков ископаемой биоты вендского возраста, что в первую очередь выражено высоким таксономическим разнообразием организмов и превосходной сохранностью остатков. В разрезах верхнего венда также наблюдается ярко выраженная региональная фациальная изменчивость, что дает возможность проследить изменения в составе и биостратиномии комплексов ископаемых остатков в зависимости от фаций. Перечисленные особенности отличают Юго-Восточное Беломорье от всех других местонахождений остатков биоты подобного типа.

Цель и задачи исследования. Основная цель диссертации заключается в выяснении тафономических и палеоэкологических особенностей беломорской биоты венда и установлении возможной закономерности в распределении остатков этой биоты. Для этого были поставлены следующие задачи: 1) провести литостратиграфический и фациально-ге-

нетический анализ вендских отложений Юго-Восточного Беломорья, реконструировать условия и обстановки осадконакопления; 2) изучить распространение и биостратигномию остатков, выделить ориктоценозы, установить таксономический состав ориктоценозов; 3) восстановить условия захоронения и палеогеографические обстановки обитания организмов; 4) провести детальный анализ палеоэкологии ископаемой биоты венда, установить вероятную структуру палеосообществ.

Материал. Работа выполнена по наблюдениям и материалам, собранным на территории Архангельской области в период полевых работ 1993–2003 гг. Детально изучено более 150 разрезов обнажений (большинство из которых описано впервые) и 6 разрезов новых скважин, пробуренных на Онежском п-ове Сюзьминской партией Новодвинской экспедиции АО «Архгеолдобыча» в период 1993–1996 гг. К работе привлекался дополнительный материал, наблюдения и сведения, предоставленные А.В. Ларченко, А.Ф. Станковским, М.А. Федонкиным, А.Ю. Иванцовым, А.В. Легута, М.В. Леоновым. При работе над стратиграфией использованы данные отчетов, хранящихся в ФГУ «Северный территориальный фонд геологической информации».

Научная новизна. Предложена новая схема расчленения и корреляции разрезов, опирающаяся на выявленную цикличность строения толщи. На основе ранее здесь выделявшейся усть-пинезжской свиты предлагается установить три новых свиты – лямицкую, верховскую и зимнегорскую, каждая из которых отличается специфической литолого-фациальной характеристикой и обладает структурным единством. Кроме того, название мезенской свиты заменено на ергинскую. Проведено фациально-генетическое изучение верхневендских отложений, реконструированы условия и обстановки осадконакопления, что является первым опытом подобных исследований для данного региона. Также впервые изучены тафономические особенности распределения ископаемых остатков биоты венда по разрезам и выделены тафофации, отражающие условия захоронения остатков. Существенную новизну представляют установленный спектр ориктоценозов и четкая зависимость между таксономическим составом этих ориктоценозов, биостратигномией остатков и литофациями. Принципиальную новизну представляют реконструкция вероятной экологической структуры беломорской биоты и выявленные признаки узкой экологической специализации основных представителей этой биоты. Описан новый вид *Inardia limicola*, изменен диагноз родов *Charnia* и *Onegia*, переописаны виды *Charnia masoni* и *Onegia penoxa*.

Теоретическая и практическая ценность. Предложенная схема расчленения верхневендских отложений может быть использована при совершенствовании легенды мезенской и онежской серий листов Государственной геологической карты России. Полученные данные о

распределении ископаемых остатков по разрезам и целый ряд новых местонахождений, открытых в процессе работы, существенно расширяют и уточняют палеонтологическую характеристику опорных разрезов верхнего венда в Юго-Восточном Беломорье. Новые данные о тафономии остатков беломорской биоты позволяют скорректировать биостратиграфические построения, а установленные фациальные закономерности в распространении остатков данной биоты могут успешно использоваться при глобальных палеоэкологических исследованиях.

Защищаемые положения.

1. Таксономический состав ориктоценозов с остатками беломорской биоты зависит от фациально-генетических особенностей вмещающих отложений.

2. Организмы в составе беломорской ископаемой биоты в большинстве случаев захоронены *in situ* в прижизненном положении; в случаях, когда остатки захоронены со следами перемыва волнами и течениями, перенос тел был незначительным.

3. Наблюдаемые в Юго-Восточном Беломорье различия в таксономическом составе ориктоценозов обусловлены палеоэкологическими обстановками и не отражают тафономические условия.

4. В составе беломорской биоты различаются сообщества (а) зоны водорослевых лугов подводных илистых равнин, (б) зоны внешних шлейфов на периферии штормового разноса, (в) зоны слабого волнения и течения перед фронтом прибойных микродельт, и (г) зоны подводных каналов, промытых паводковыми потоками на пологих илисто-песчаных отмелях.

Апробация работы. По теме диссертации опубликовано 12 статей, 2 находятся в печати. Результаты были доложены в 2004 г. на заседании Лаборатории докембрийских организмов ПИН РАН, на Международном симпозиуме «Эволюция экосистем» (ПИН, Москва, 1995 г.), на Всероссийском симпозиуме «Загадочные организмы в эволюции и филогении» (ПИН, Москва, 1997 г.), на международных сессиях Палеонтологического общества Великобритании PalAss (Manchester, 2000 г.; Cambridge, 2002 г.; Leicester, 2003 г.) и Американского геологического общества GSA (Boston, 2001 г.), на семинарах в университетах Европы, Канады, США и Австралии: Биологический факультет МГУ (Москва, 1997 г.), University of Oslo (Норвегия, 1996 г.); Naturhistoriska Riksmuseet (Швеция, 1996 г.); Yale University (США, 1997 г.); Harvard University (США, 1997 г.); Queens University (Канада, 1997 г.), University of Western Ontario (Канада, 1997 г.), Universität Tübingen (Германия, 1998 г.), Cambridge University (Великобритания, 1999–2004 гг.), South Australian Museum (Австралия, 2001 г.), Leicester University (Великобритания, 2002 г.).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, двух частей, литолого-стратиграфической (главы 1–6) и палеонтологической (главы 7–11), и заключения. Список литературы включает 144 работ. Диссертация проиллюстрирована 23 текстовыми рисунками и 17 фототаблицами. Общий объем работы 195 страниц.

Благодарности. Диссертация подготовлена под руководством А.Ю. Розанова. Полевые работы проводились при содействии А.А. Бронникова; им же осуществлена постановка всей полевой и студийной фотографии. Также в экспедициях мне безотказно помогали А.В. Ларченко, С.В. Рожнов, М.В. Леонов, Ю.В. Шувалова и А.В. Легута. В процессе работы ценные советы и замечания были получены от Б.С. Соколова, М.А. Федонкина, А.Ю. Иванцова, Б.Т. Янина, П.Ю. Петрова, М.А. Семихатова, А.В. Маслова, М.Т. Крупенина, М.Б. Бурзина, А.С. Алексеева, а также А. Зейлахера (Тюбингенский университет) и Н. Баттерфилда (Кембриджский университет). Неценимая помощь при работе с архивными материалами, консультации, рекомендации и наставления оказаны А.Ф. Станковским. Важные дополнительные сведения о распространении ископаемых остатков передали М.А. Федонкин, А.Ю. Иванцов и А.В. Ларченко. Сотрудничество с М.С. Афанасьевой (Апрелевское отделение ВНИГНИ), В.Г. Оловянишниковым (Институт геологии Коми НЦ УрО РАН), А.В. Масловым (Институт геологии и геохимии УрО РАН), В.П. Гриценко (Киевский национальный университет) и А.А. Ищенко (Институт геохимии окружающей среды НАН Украины и МЧС Украины) было полезным для понимания региональной структуры вендского комплекса. М.К. Емельянова взяла на себя все заботы по составлению компьютерной верстки автореферата и диссертации. Я испытываю чувство глубокой благодарности ко всем тем, кто проявлял интерес к моим исследованиям, предлагал конструктивные советы и просто благожелательно относился. Своим учителям и коллегам на Кафедре палеонтологии МГУ и в Лаборатории докембрийских организмов ПИН РАН я, возможно, обязан более чем кому-либо другому.

Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (гранты 02-05-64658, 00-15-98610, 99-05-64547, 96-05-64806 и 93-05-08816), АО «Архгеолдобыча», АК «АЛРОСА» (филиал «АЛРОСА-Поморье» в г. Архангельске), авиакомпании QANTAS, Фонда Ханса Раусинга, премии МАИК «Наука/Интерпериодика», премии Фонда Альфреда Тепфера (Германия), Научной школы Б.С. Соколова (НШ-1790.2003.5), Совета Великобритании по исследованию окружающей среды (NERC; гранты NER/B/S/2000/00316 и NER/A/2001/01049) и Программы 25 Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы».

Часть I. СТРОЕНИЕ И УСЛОВИЯ ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ ВЕНДСКОГО КОМПЛЕКСА В ЮГО-ВОСТОЧНОМ БЕЛОМОРЬЕ

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ОТЛОЖЕНИЙ

Отложения Юго-Восточного Беломорья, ныне относимые к верхнему венду, были всесторонне изучены Э.А. Кальберг. В то время эти отложения помещались в состав верхнего девона. Э.А. Кальберг в 1950 г. предложила расчленить толщу по преобладающей окраске и петрографическому составу на лямичскую, архангельскую, верховскую, зимнегорскую и ягринскую свиты верхнедевонского возраста (рис. 1). Спустя некоторое время взгляды на возраст древнейших отложений в Юго-Восточном Беломорье были пересмотрены. На основании находок остатков органостенных трубок, ошибочно определенных как *Sabellidites cambriensis*, толщи, которые в Юго-Восточном Беломорье содержали эти остатки, были отнесены к нижнему кембрию, а отложения, в которых остатки не обнаружены, были отнесены к протерозою и выделены А.И. Кривцовым в усть-пинежскую свиту (рис. 1). Позже Л.Ф. Солонцов, Е.М. Аксенов и А.Ф. Станковский показали, что всю толщу, обнаженную в Юго-Восточном Беломорье, можно сопоставить с отложениями вендского комплекса стратотипической местности (рис. 1). В 1983 г. на расширенном заседании бюро МСК в г. Сыктывкаре утверждена схема стратиграфии докембрийских отложений Юго-Восточного Беломорья, согласно которой вендский комплекс расчленяется на усть-пинежскую, мезенскую и падунскую свиты. Однако в этой схеме не были учтены результаты исследований Э.А. Кальберг и А.Ф. Станковского (рис. 1), которые до сих пор широко используются на практике, а свиты были выделены не в соответствии со Стратиграфическим кодексом.

Глава 2. ЛИТОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ОТЛОЖЕНИЙ

В верхневендских отложениях Юго-Восточного Беломорья выделено 9 литологических типов: 1) тонкослоистые глины; 2) переслаивание алевролитов и глин; 3) песчаники мелкозернистые с тонкой горизонтальной слоистостью; 4) песчаники мелкозернистые с косоволнистой слоистостью; 5) слепки промоин; 6) песчаники мелкозернистые с бугорчатой слоистостью; 7) песчаники мелко-

		Решминская свита	Падунская свита		
Ягринская свита		Любимская свита	Мезенская свита	Мельские слои	Ергинская свита
	Эофитоновые слои				
Зимнегорская свита	Слои "синяя глина"	Кижмольская подсвита	Мезенская свита	Зимнегорские слои	Зимнегорская свита
	Надлямнаритовая пачка			Вайзицкие слои	
	Лямнаритовая свита			Сюзьминские слои	Верховская свита
Верховская свита	Тексинская подсвита	Верховские слои			
Архангельская свита	Усть-пинежская свита	Усть-пинежская свита	Усть-пинежская свита	Архангельские слои	Лямецкая свита
Лямецкая свита				Лямецкие слои	
				Лямецкая подсвита	

Рис. 1. Сопоставление стратиграфических схем расчленения вендских отложений Юго-Восточного Беломорья.

среднезернистые с грубой горизонтальной слоистостью; 8) песчаные заполнения каналов; 9) песчаники средне- и крупнозернистые с многоэтажной однонаправленной косой слоистостью (заполнения русел). В главе приводится описание каждого литотипа.

Глава 3. ЛИТОСТРАТИГРАФИЯ

Расчленение и корреляция отложений вендского комплекса проведены на основе анализа цикличности строения толщи (рис. 2). В разрезах уверенно распознаются средние циклиты (мезоциклиты 2 ранга) мощностью в среднем 30–80 м. Средней цикличности подчинены более мелкие циклы (мезоциклиты 1 ранга) мощностью 5–15 м. По отличиям в наборе и смене литотипов выделяются регрессивно и прогрессивно построенные мезоциклиты 1 ранга. Мезоциклиты 2 ранга, сочетаясь друг с другом в вертикальной последовательности, слагают макроциклиты мощностью 120–160 м, выдержанные на больших площадях. В вендском комплексе выделяется четыре макроциклита, которые предлагается рассматривать как свиты (рис. 2). Макроциклиты и мезоциклиты в вендских отложениях имеют регрессивное строение.

Из соображений приоритета и стабильности стратиграфической номенклатуры для Юго-Восточного Беломорья предлагается восстановить названия свит, которые выделяла Э.А. Кальберг в отчетах, при этом уточнив объем свит с учетом новых данных (рис. 1). На основе усть-пинежской свиты предлагается установить лямецкую, верховскую и зимнегорскую свиты. Название «мезенская свита» предлагается заменить на «ергинская свита» в связи с тем, что у термина имеется ономим. Верхняя граница ергинской свиты принимается по подошве золотицких слоев падунской свиты, возраст которых не определен, а строение отложений недостаточно изучено. В данной работе падунская свита в составе вендского комплекса не рассматривается (рис. 1).

3.1. Лямецкая свита

Предлагается изменить первоначальный объем и установить лямецкую свиту в объеме лямецкой и архангельской свит Э.А. Кальберг. Лямецкая свита в новом понимании образует регрессивно построенный макроциклит мощностью до 160 м. В основании свиты выделяется пачка тонкослоистых глин шоколадно-коричневой окраски с прослоями вулканических пеплов. Разрез свиты построен из 3 мезоциклитов (рис. 2), в основании каждого из которых залегают маломощный пласт тонкослоистых глин, далее следует толща переслаивания алевролитов и глин с редкими карбонатными прослойками. Завершаются мезоциклиты песчанистой толщей, вверх по разрезу которой происходит увеличение количества и толщины прослоев песчаников с косоволнистой слоистостью. Мощность мезоциклитов, а также относительная мощность отложений, приходящихся в каждом последующем мезоциклите на долю песчаников, возрастают вверх по разрезу свиты.

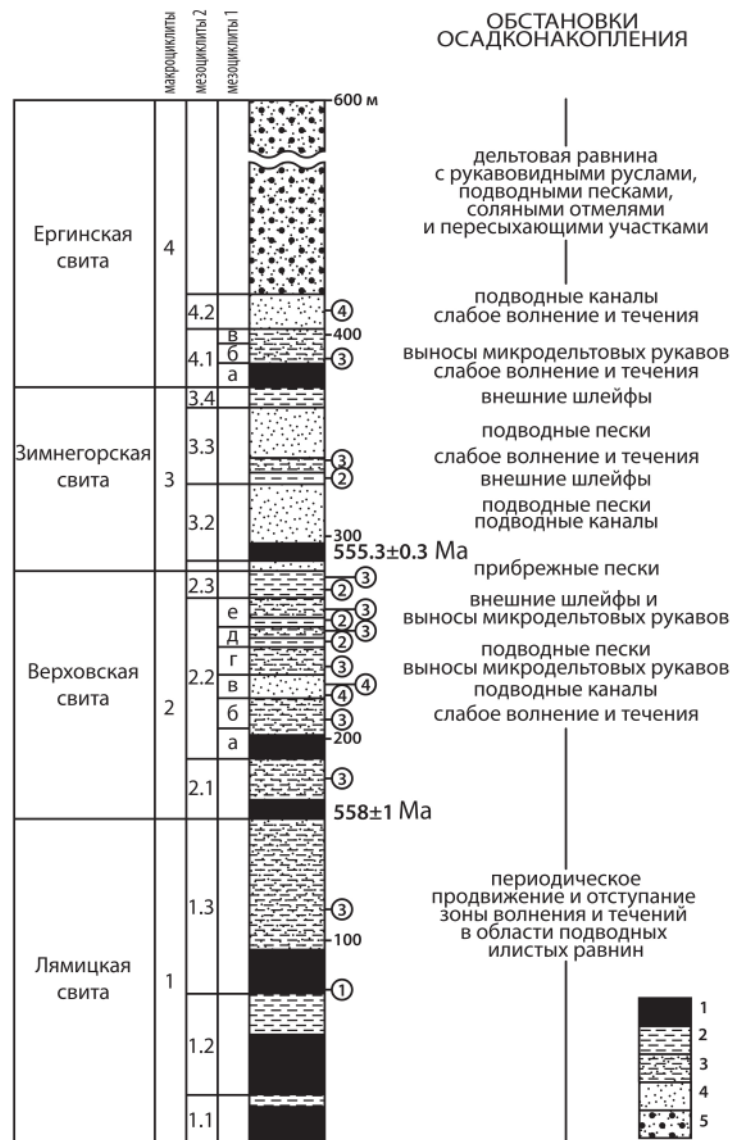


Рис. 2. Циклическое строение и обстановки осадконакопления отложений вендского комплекса Юго-Восточного Беломорья. Справа от разреза показаны возраст цирконов из вулканических пеплов и комплексы ископаемых остатков: 1 – *Inaria limicola* sp. nov.; 2 – *Charnia masoni*; 3 – дисковидные формы, палеопаспихниды, *Proarticulata*, *Trilobozoa*, *Kimberella quadrata*, *Parvancorina minchami*, *Charniodiscus concentricus* и др.; 4 – *Onegia nenoxa*, *Palaeoplatoda segmentata*, *Nemiana simplex*, *Rangaea schneiderhoehni* и др. Условные обозначения фаций: 1 – тонкослоистые глины; 2 – переслаивание алевролитов и глин; 3 – переслаивание песчаников и глин; 4 – слепки каналов; 5 – косослоистые песчаники.

3.2. Верховская свита

Верховская свита в новом понимании образует регрессивно построенный макроциклит мощностью 130 м, который в свою очередь построен из 3 мезоциклитов (рис. 2). В основании свиты выделяется пачка тонкослоистых глин шоколадно-коричневой окраски с прослоями вулканических пеплов. Разрез первого мезоциклита сложен чередованием пачек пятнистых тонкослоистых глин и интервалов переслаивания алевролитов и глин зеленовато-серой окраски, в верхней части появляются мелкие песчаниковые слепки промоин и линзовидные прослои мелкозернистых песчаников с косоволнистой и бугорчатой слоистостью. В основании разреза второго мезоциклита также залегают глины шоколадно-коричневой окраски. В строении регрессивной части участвуют пачки переслаивания алевролитов и глин с прослоями песчаников, пачки алевролитов, линзовидные пакеты желтовато-серых мелкозернистых песчаников с косой, косоволнистой, тонкой и грубой горизонтальной слоистостью. Третий мезоциклит сложен глинами, которые сменяются на тонкое переслаивание алевролитов и глин зеленовато-серого цвета с прослоями косослоистых алевролитов, в верхней части появляются мелкозернистые песчаники с косоволнистой слоистостью.

3.3. Зимнегорская свита

Свита в новом понимании ограничена снизу и сверху поверхностями размыва и представляет собой регрессивно построенный макроциклит мощностью до 180 м, в составе которого выделяются 4 мезоциклита (рис. 2). Первый мезоциклит в разрезе Зимних Гор имеет мощность 5 м и состоит из нижней пачки глин и верхней пачки песчаников, ограниченных снизу и сверху поверхностями размыва. В основании второго мезоциклита залегает мощная трансгрессивная толща шоколадно-коричневых тонкослоистых глин, в основании которой содержатся прослои вулканических пеплов. Далее следует мощная многослойная алевропесчаниковая толща, сложенная ритмично чередующимися линзовидными пачками песчаников и тонкослоистых алевролитов. Песчаники демонстрируют тонкую и грубую горизонтальную и многоэтажную косую слоистость. Третий мезоциклит в нижней части сложен тонкослоистыми глинами, которые вверх по разрезу быстро замещаются на переслаивание алевролитов и глин желтовато-серой окраски, содержащее песчаниковые слепки промоин и каналов. Выше следуют серые с фиолетовым оттенком тонкослоистые алевролиты, а завершается третий мезоциклит мощной пачкой песчаников с грубой горизонтальной слоистостью. К четвертому мезоциклиту отнесена пачка переслаивания алевролитов и глин. Отложения свиты распространены на северо-востоке изученной территории.

3.4. Ергинская свита

Ергинская свита выделяется впервые и предлагается взамен названия «мезенская свита», от которого пришлось отказаться. Осадочная последовательность свиты образует регрессивно построенный макроциклит, в нижней части которого выделяются 2 мезоциклита (рис. 2). Комплекс отложений первого мезоциклита (29 м) представлен чередованием пачек глин, интервалов переслаивания алевролитов и глин и пакетов песчаников, выполняющих врезанную долину. Второй мезоциклит (17 м) сложен волнистым переслаиванием песчаников, алевролитов и глин и содержит линзовидные пачки глин, песчаниковые слепки промоин и линзовидные пакеты косослоистых песчаников, выполняющих каналы. Начиная с этого интервала, песчаники свиты становятся красноцветными, в них появляются карбонатные конкреции, толща переслаивания алевролитов и глин приобретает фиолетовую, ярко-бурую, желтую и оранжевую окраску. Нерасчлененная часть свиты (200 м) сложена однообразным переслаиванием песчаников, алевролитов и глин. Широкое распространение получают средне- и крупнозернистые породы, которые слагают относительно более мощные линзовидные пласты. Для песчаников характерны грубая горизонтальная слоистость с линейностью течения на поверхностях плитчатости, многоэтажная однонаправленная косая слоистость, скопления плоской глиняной гальки и знаки ряби.

Глава 4. ФАЦИАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Отдельные части выделенных свит нередко отличаются от соседних частей комплексом литологических признаков, что позволяет предполагать фациальную изменчивость отложений вендского комплекса. Различаются: 1) фация тонкослоистых глин; 2) фация переслаивания алевролитов и глин; 3) фация переслаивания песчаников и глин; 4) фация каналов; и 5) фация косослоистых песчаников. В главе приводится описание каждой фации (рис. 2).

Глава 5. ОБСТАНОВКИ ОСАДКОАКОПЛЕНИЯ

5.1. Обстановки формирования фации тонкослоистых глин

Фация формировалась на участках с наиболее спокойным гидродинамическим режимом. Среди особенностей слагающих литотипов выделяется ненарушенная тонкая слоистость глин, которая образовалась

в результате осаждения илистого материала из взвеси в спокойных водах. Тонкие слои алевролитов в глинах могут быть результатом последовательной сортировки осадка волновыми потоками. К штормовым осадкам также можно отнести маломощные прослои песчаника с косоволнистой слоистостью. Особенности строения фации позволяют определить условия формирования в целом как обстановку подводных равнин.

5.2. Обстановки формирования фации переслаивания алевролитов и глин

Наиболее распространенный здесь литотип – переслаивание алевролитов и глин – образовался в условиях последовательной сортировки донного осадка течениями и волнами. Об этом свидетельствуют признаки глубокого локального размыва в толще переслаивания, прослои алевролитов с косой слоистостью и маломощные прослои песчаников с косоволнистой слоистостью. Тонкоритмичный, флишеподобный облик фации позволяет предположить, что отложения образовались при замедлении потоков на периферии крупных течений и являются внешним шлейфом штормового разноса осадка. Судя по всему, обстановки характеризовались чередованием спокойных условий и турбулентной активности с низкой концентрацией взвеси.

5.3. Обстановки формирования фации переслаивания песчаников и глин

Песчаники с тонкой горизонтальной слоистостью, текстурами размыва и признаками сингенетических подводнооползневых деформаций можно рассматривать как выносы микродельтовых рукавов. Широко распространенные здесь пакеты песчаников с разнонаправленной косоволнистой слоистостью и волнистой кровлей, а также пачки переслаивания алевролитов и глин с редкими прослоями песчаников являются отложениями зоны слабого волнения и течений. Фация характеризует обстановки пологого участка мелководного шельфа на периферии подводных песчаных отмелей, где происходило формирование микродельт в условиях взаимодействия потоков с морским волнением.

5.4. Обстановки формирования фации каналов

Особенности строения фации – резкая нижняя граница линзовидных пластов со следами размыва струями течений, чередование в разрезе многоэтажной косой, тонкой и грубой горизонтальной слоистости, а также слепки каналов – указывают на формирование отложений в условиях эрозийных мутьевых потоков при интенсивном поступлении обломочного материала. Линзовидные пласты песчаников с ко-

соволнистой слоистостью свидетельствуют о перемывании волнами осадка в каналах. Мощные линзовидные пакеты песчаников с грубой горизонтальной слоистостью можно интерпретировать как отложения подводных песков. Все это позволяет реконструировать обстановки осадконакопления как пологое мелководное илисто-песчаное взморье, рассеченное сетью рукавовидных каналов, которые могли быть промыты площадными потоками.

5.5. Обстановки формирования фации косослоистых песчаников

Косослоистые песчаники, выполняющие слепки русел, образовались в процессе миграции подводных дюн в условиях долговременных однонаправленных токов по системе рукавовидных русел. Это наиболее мелководные отложения, о чем свидетельствуют разнообразные знаки волновой ряби, крупные скопления плоской глиняной гальки и признаки колебания солености воды. Фация характеризует обстановки плоской подводной дельтовой равнины, где фактически происходило втекание речных вод в воды взморья через многочисленные рукава распределительной системы.

5.6. Генетическая интерпретация отложений

Генетический состав и особенности строения отложений заставляют сделать вывод, что в целом изученная часть вендского комплекса накапливалась в обстановках, напоминающих подводные продолжения дельт и «предфронтальную зону пляжа» (shoreface), в области постоянного волнения и непосредственно ниже нее. Данные генетического анализа литотипов показывают, что обломочный материал поступал в бассейн посредством относительно продолжительных однонаправленных потоков, сравнимых со сверхтяжелыми инерционными струями паводкового происхождения, которые образуются в устьях крупных рек. Отложения вендского комплекса в Юго-Восточном Беломорье можно рассматривать как разновидности речных выносов, подвергшихся перемыву волнами и течениями. Ровный и пологий рельеф дна на мелководье в сочетании с сильной инерцией потоков обусловили формирование песчаных отмелей на значительном удалении от берега.

Особенности описанных отложений – исключительно широкая полоса распространения фаций, характеризующих мелководные обстановки, и крайняя редкость фаций, которые бы указывали на высокоэнергетические береговые обстановки. В мелководных обстановках обособляются несколько зон, связанных друг с другом постепенными переходами (рис. 3б): (1) зона подводных песков, (2) зона подводных каналов, (3) зона перемыва каналов волнами, (4) зона выносов микро-

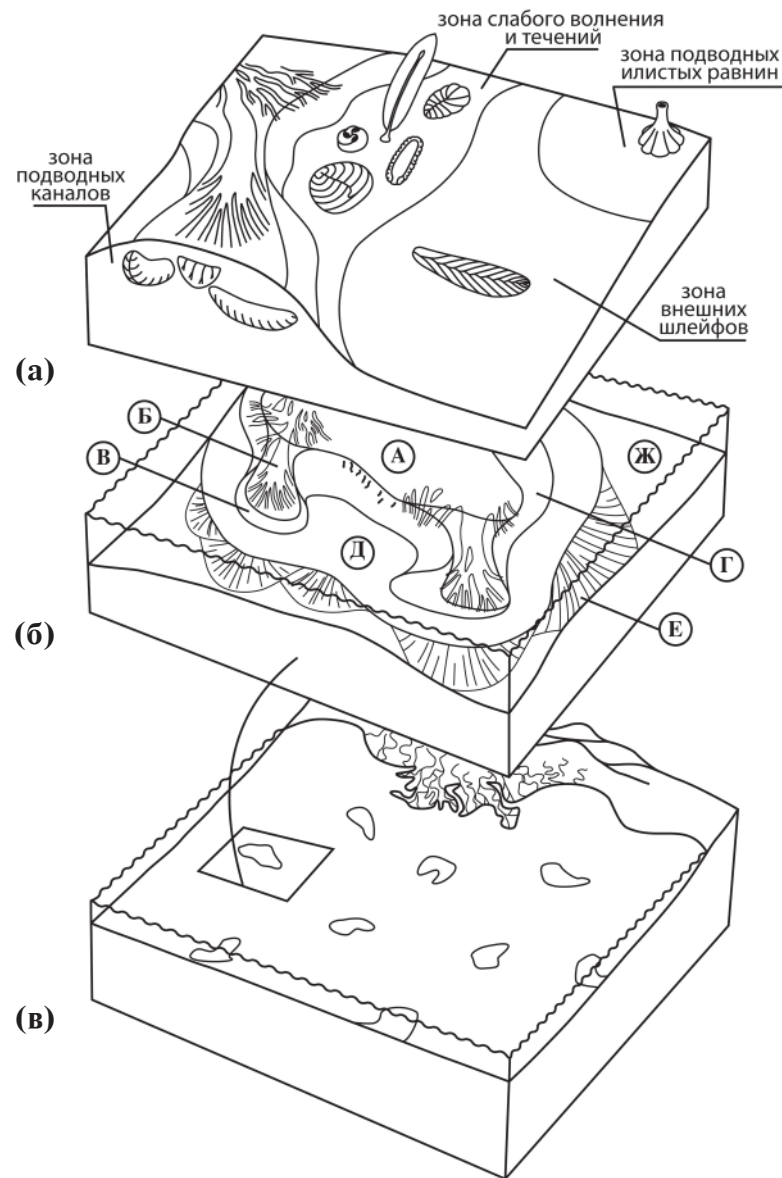


Рис. 3. (а) Экологическая структура ископаемой беломорской биоты эдиарского типа. (б) Обстановки осадконакопления в области эфемерного подводного возвышения: А – зона подводных песков; Б – зона подводных каналов; В – зона перемыва каналов волнами; Г – зона выносов микродельтовых рукавов; Д – зона слабого волнения и течений; Е – зона внешних шлейфов; Ж – зона подводных илистых равнин. (в) Реконструкция палеобассейна: область «сплошного мелководья» с эфемерными подводными возвышенностями.

дельтовых рукавов, (5) зона слабого волнения и течений, (6) зона внешних шлейфов, (7) зона подводных илистых равнин. Глубина бассейна не превышала глубину проникновения волнового воздействия: косоволнистая слоистость наблюдается в песчаных отложениях всех перечисленных зон. В песчаниках фации тонкослоистых глин сохраняются знаки танца, оставленные водорослями – индикатором глубины проникновения солнечного света.

Установленное разнообразие мелководных отложений позволяет предполагать, что почти горизонтальная, слабо наклоненная поверхность морского дна здесь не только прорезалась подводными каналами, но на ней располагались и возвышенности в виде подводных островов различных размеров (рис. 3в). Возвышенности могли намываться в периоды крупных наводнений, паводков и штормов (в разрезах им могут отвечать мощные линзовидные пачки песчаников с грубой горизонтальной слоистостью). В дальнейшем на этих подводных возвышениях могло происходить локальное ускорение площадных потоков, а на склонах этих возвышенностей могли возникать микродельты в виде сети подводных рукавовидных каналов и накапливаться продукты выноса, напоминающие фации современных прodelьт и приустьевых песчаных отмелей. Здесь же происходило перемывание и перераспределение осадка волнами, в результате которого отлагались линзовидные пачки, сложенные тонким переслаиванием алевритов и глин (зона внешних шлейфов). Предложенная модель «сплошного мелководья» (рис. 3в) наилучшим образом объясняет поразительно широкое распространение обстановок «прибрежного» типа в достаточно обширном мелководном поздневендском бассейне на значительном удалении от палеоберега. Сходные мысли мы находим в модели «сверхмелководных» обстановок, разрабатываемой А.В. Масловым (1989), и в модели «мигрирующих островов», предложенной А.Ю. Розановым (2003).

5.7. Осадочные текстуры микробиального происхождения

В разрезах Юго-Восточного Беломорья представлены своеобразные, фациально приуроченные осадочные текстуры, отражающие процессы биостабилизации осадка микробным матом (шагрневая текстура, «песчаные строматолиты»), периодического осушения, увлажнения и эрозии микробиального субстрата (текстуры типа «Agumberia»), разложения и разрушения микробного мата (трещины усадки и стягивания, текстуры типа «Manchuriophycus» и «Pseudorhizostomites») и диагенеза биостабилизированного осадка (текстуры типа «Kinneya»).

Глава 6. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ВЕНДСКОГО БАССЕЙНА

В последовательности отложений вендского комплекса установлены две главные границы. Первая граница совпадает с поверхностью раздела верховской и зимнегорской свит и проявляется резкой сменой фациальной структуры и сокращением бассейна седиментации. Вторая граница соответствует поверхности раздела зимнегорской и ергинской свит и выражается очередной резкой сменой фаций и расширением границ седиментации. Эти границы разделяют три подкомплекса отложений – лямичко-верховский, зимнегорский и ергинский, соответствующие основным этапам развития бассейна.

Часть II. ТАФНОМИЯ ОСТАТКОВ ИСКОПАЕМОЙ БЕЛОМОРСКОЙ БИОТЫ

Глава 7. ОРИКТОЦЕНОЗ ФАЦИИ ТОНКОСЛОИСТЫХ ГЛИН

Комплекс ископаемых остатков беломорской биоты фации тонкослоистых глин представлен одним видом *Inaria limicola* sp. nov.

7.1. Биостратигия

Остатки *I. limicola* sp. nov. сохраняются на подошве мелкозернистых песчаников и приурочены к подошвенным текстурам локального размыва струями течений. Следовательно, препятствием на пути распространения потока и инициатором эрозии послужили тела организмов. Глубина и продолжительность эрозионной активности потока определяют сохранность *I. limicola* sp. nov.:

1. Позитивные слепки демонстрируют наиболее полную сохранность, что обусловлено глубоким проникновением эрозии. На участке наиболее глубокого размыва отпечатался округлый край «навстречной» стороны тела. В центральной части слепков сохраняется отпечаток трубки, который простирается вдоль направления палеопотока по течению и, в свою очередь, подстилается тонким линзовидным прослоем крупнозернистого осадка, на поверхности которого отпечатался фрагмент «подветренной» стороны тела. Судя по всему, более грубая фракция песчаной взвеси была занесена на «подветренную» сторону тела завихрениями потока и сохранилась благодаря тому, что тело деформировалось под нагрузкой палеопотока в направлении течения и захоронило под собой осадок.

2. Негативные сложносоставные слепки приурочены к неглубоким следам эрозионного размыва и выполнены двумя событийными про-

слоями песчаника, которые разделяет прослой глин. Нижний прослой песчаника выполняет округлый негативный слепок основания трубки, вокруг которого наблюдаются микроразломы – результат неравномерного уплотнения илистого осадка при жизни организма. На кровле прослоя над слепком расположена кальдера, которая образовалась в результате проседания осадка после смерти. Отверстие округлой формы в кальдере соответствует полости в осадке, в которой простиралась трубка захороненного организма. Трубка сохраняется в виде отдельного слепка, выполненного песчаником из вышележащего событийного прослоя. На поверхности подошвы нижнего прослоя наблюдаются знаки танца, которые интерпретируются как следы колебательных и вращательных движений, совершаемых в турбулентном потоке водорослями, один конец которых закорен в илу. Простирание знаков танца, текстур размыва и слепков трубок вдоль одного направления указывает на однонаправленный характер палеопотока в момент захоронения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. Все экземпляры *I. limicola* sp. nov. захоронены *in situ* в прижизненном положении. Тело организма при жизни было целиком погружено в толщу ила, выставив наружу трубку, и отпечаталось благодаря размыву илистого осадка вокруг торчащей трубки.

7.2. Анализ деформаций тела

Валики и разделяющие их узкие бороздки на поверхности остатков интерпретируются как слепки складок натяжения на наружном покрове, а выпячивания поверхности, которые деформируют эти складки, реконструируются как следы продавливания покрова под нагрузкой осадка. Упорядоченность в расположении складок может быть обусловлена тем, что покров состоял из тонких волокон. Мелкие резкие морщинки, расположенные вкрест простирания складок, выявляют анизотропные свойства материала наружного покрова по отношению к деформациям.

7.3. Морфология

I. limicola sp. nov. имела луковичеобразное тело, плавно переходящее в узкую стеблевидную трубку. Кроме складок и следов нагрузки, на поверхности отпечатков наблюдаются тонкие радиальные валики, равноудаленные друг от друга и не совпадающие с простиранием складок, которые интерпретируются как границы лопастей на поверхности тела. Характер распределения складок позволяет судить, что наружный покров был тонким и эластичным, а полость тела не содержала внутренних обособленных органов.

Среди современных губок *Demospongia* есть представители инфуны, обнаруживающие поразительное сходство с *I. limicola* sp. nov. в

плане строения. На многочисленных примерах, приведенных в этом разделе, показано, что сходство в плане строения губок есть результат конвергенции, обязанное специальному инфуновому образу жизни. В этой связи, луковичеобразная форма тела *I. limicola* sp. nov. может рассматриваться как приспособление для обитания в толще осадка, не имеющее диагностирующего значения.

7.4. Систематическое описание

В разделе приводится описание нового вида *I. limicola* sp. nov.

Глава 8. ОРИКТОЦЕНОЗ ФАЦИИ ПЕРЕСЛАИВАНИЯ АЛЕВРОЛИТОВ И ГЛИН

Комплекс ископаемых остатков беломорской биоты фации переслаивания алевролитов и глин представлен одним видом *Charnia masoni*.

8.1. Биостратигномия

1. Объемные слепки залегают в тонких прослоях алевролита, причем нижняя сторона слепков выступает из подошвы прослоя, нарушая при этом сплошную слоистость подстилающей толщи переслаивания алевролитов и глин. Слепки в свою очередь состоят из отдельных объемных слепков ячеек, ограниченных с боковых сторон отпечатками разделительных диафрагм и миниатюрных перистых элементов.

2. Позитивные сложносоставные слепки приурочены к подошве песчаников с косоволнистой слоистостью. Заполнения узких линейных эрозионных врезов по краям слепков свидетельствуют о размывании алевритистого субстрата при формировании песчаника. Особенности морфологии позволяют сделать заключение, что на позитивных слепках сохраняется верхняя сторона *Ch. masoni*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. Объемные и позитивные слепки *Ch. masoni* представляют собой случаи захоронения *in situ* в прижизненном положении. Характер залегания объемных слепков внутри толщи переслаивания алевролитов и глин и прерывание слоев свидетельствуют о том, что *Ch. masoni* неподвижно обитали на спокойных участках морского дна в алевритистом осадке, в который организмы могли медленно погружаться по мере осадконакопления. Можно предположить, что объемные слепки образовались в результате прорастания миниатюрных перистых элементов сквозь этот осадок. Проросшие перистые элементы, скорее всего, выступали над поверхностью осадка, и именно эта часть организма сохраняется на верхней стороне объемных слепков и на позитивных сложносоставных слепках.

8.2. Морфология

Остатки *Ch. masoni* имеют модульное строение. Основной конструктивной единицей являются миниатюрные перистые элементы, сохраняющиеся на подошве слепков в виде позитивных низкорельефных отпечатков. Вариации в морфологии перистых элементов имеют тафономическую природу и обусловлены неравномерным смятием объемных структур. Батареи из отпечатков перистых элементов образуют лопасти, которые традиционно считаются отпечатками первичных ветвей, отходящих от гипотетического стеблевидного органа, однако признаков стебля на беломорском материале не обнаружено.

8.3. Систематическое описание

В разделе приводится измененный диагноз рода *Charnia* и переопределение вида *Ch. masoni*.

Глава 9. ОРИКТОЦЕНОЗ ФАЦИИ ПЕРЕСЛАИВАНИЯ ПЕСЧАНИКОВ И ГЛИН

Ископаемые остатки приурочены к подошвам алевролитов и песчаников с тонкой шагренево-текстурой, образованной незакономерным пересечением морщинок. Текстура напоминает отпечаток поверхности бактериально-водорослевой пленки: тонкие морщинки можно интерпретировать как отпечатки мелких пучков, конических образований и бугорков, наблюдаемых на поверхности современных биопленок. Для шагренево-подошвы крайне нехарактерны следы размыва, что объясняется устойчивостью микробного субстрата по отношению к абразионному воздействию мутьевого потока. Вместо следов размыва на шагренево-подошве часто присутствуют следы деформации, по общему характеру которых можно сделать вывод, что биопленка была тонкой и эластичной, но достаточно прочной. По мере разложения полисахаридов захороненная биопленка теряла эластичные свойства, что приводило к ее стягиванию и разрыву внутри осадка. Места разрыва биопленки сохраняются в виде клиновидных песчаных слепков текстуры «трещины усадки». На примере нескольких разрезов показано, что шагреневая текстура и остатки беломорской биоты были исключительно связаны с отложениями зоны слабого волнения и течений.

Различаются четыре разновидности сохранности остатков:

1. Объемные слепки (ядра), по всей видимости, образуются при заполнении песком полости, оставшейся в осадке после смерти и разложения организма. Вероятно, полость сохраняется благодаря цементации полисахаридами осадка вокруг тела еще при жизни. В результате

после смерти организма стенки полости некоторое время сохраняют изначальную ее форму и объем в процессе заполнения осадком. По такому сценарию происходит фоссилизация *in situ* прикрепительных органов эпибентосных организмов, которые при жизни закоривались в осадке под поверхностью микробного субстрата.

2. Негативные слепки образуются в результате посмертной деформации тела, захороненного на поверхности микробного субстрата. Такая сохранность наблюдается на остатках дикинсониид, ергиид, вендомиид и других *Proarticulata*, а также *Kimberella quadrata*, *Parvancorina minchami*, представителей *Trilobozoa* и др. Сонахождение с ископаемыми следами жизнедеятельности позволяет сделать вывод, что дикинсонииды и ергииды захоронены *in situ*, в прижизненном положении. Аналогичные наблюдения сделаны для *Kimberella quadrata*.

3. Позитивные отпечатки на подошве представляют собой остатки организмов, которые при жизни были составной частью микробного субстрата и, следовательно, захоронены *in situ*. Так сохраняются дисковидные отпечатки из групп *Cyclomedusa*, *Ediacaria* и *Paliella*, остатки палеопаспихнид и розетки песчаных трубок из группы *Eopogrifa*.

4. Сложносоставные слепки, сохраняющиеся в толще горизонтально-слоистого песчаника над поверхностью микробного субстрата, представляют собой редкую разновидность сохранности. Такую сохранность демонстрируют остатки *Charniodiscus concentricus*. На подошве линзовидного пласта песчаника сохранились объемные слепки дисковидных прикрепительных органов, центральная часть которых продолжается в толще песчаника в виде сложносоставных слепков перьевидной формы, залегающих под углом к тонкой горизонтальной слоистости; возле слепков слоистость деформирована. Остатки *Ch. concentricus* захоронены в прижизненном положении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. Комплекс ископаемых остатков, образующих ориктоценозы в фации переслаивания песчаников и глин Юго-Восточного Беломорья, можно рассматривать как прижизненную ассоциацию эпибентосных организмов, захороненных *in situ*.

Глава 10. ОРИКТОЦЕНОЗ ФАЦИИ КАНАЛОВ (на примере *Onegia nepoxa*)

10.1. Биостратиграфия

1. Объемные песчаные слепки *O. nepoxa* сохраняются в толще песчаников без явных признаков направленного воздействия со стороны течения: остатки не образуют скопления и не ориентированы вдоль

направления палеотечения, тела сохранились без следов деформации. Объемные слепки залегают на разных уровнях в верхней части прослоя, всегда выпуклой стороной вниз, при этом отпечаток срединной диафрагмы простирается вертикально вверх, к кровле слоя, и пересекают тонкую горизонтальную слоистость во вмещающей толще без видимого ее нарушения или изменения мощности слоев.

2. Позитивные слепки *O. nepoha* сохраняются на эрозионных подошвах песчаников, образуя скопления в заполнениях крупных пологих эрозионных врезов. Ископаемые остатки представляют собой слепки деформированных тел, местами перекрученных и беспорядочно налегающих друг на друга, при этом вытянутых вдоль направления палеотечения. Это позволяет заключить, что захоронение произошло в результате перемывания потоком в условиях однонаправленного течения.

3. Низкорельефные отпечатки сохранились внутри песчаников на поверхностях плитчатости косоволнистой слоистости. Негативные отпечатки имеют сравнительно плохую сохранность: края тела наблюдаются редко, сегменты выражены слабо, за исключением участка тела вдоль срединной борозды, который сохраняется в виде уплощенного объемного слепка.

Заключение. Объемные слепки интерпретируются как сохранность *in situ*: *O. nepoha* могли быть неподвижными бентосными организмами, ладьевидное тело которых при жизни было целиком погружено в толщу песчаного осадка. Результаты анализа биостратигии также указывают на значимую роль процессов перемывания остатков, включая перенос течениями и перезахоронение в зоне волнения.

10.2. Морфология

Основным элементом морфологии остатков являются серповидные сегменты, которые реконструируются как деформированные замкнутые камеры. Границы сегментов продолжаются на сколе объемных слепков по поверхности отпечатка срединной диафрагмы, образуя складки гофрированного рельефа. Гофрированный рельеф интерпретируются как результат деформации срединной диафрагмы под натяжением разделительных диафрагм, которые при жизни соединяли срединную диафрагму с границами сегментов и сохранились в виде отпечатков внутри слепков.

Ладьевидная форма объемных слепков *O. nepoha* похожа на форму остатков *Pteridinium simplex* из Намибии, которые также сохраняются в толще песчаников в виде объемных слепков ладьевидной формы. Отличия *O. nepoha* от *P. simplex* заключаются в степени жесткости пергородок, ширине сегментов, количестве лопастей, строении лакуны на верхней стороне тела и характере онтогенеза. Эти организмы имеют

конвергентную ладьевидную форму тела. В результате вид *O. nepoha* долгое время рассматривался в составе рода *Pteridinium*. Отмеченное сходство внешней формы тела можно объяснить как результат приспособления к одинаковым условиям обитания: остатки *Onegia* и *Pteridinium* приурочены к фаации каналов, характеризующей обстановки песчаных отмелей, и захоронены *in situ* в прижизненном положении. По образу жизни *P. simplex* и *O. nepoha* были экзобионтами и обитали неподвижно в толще песчаного осадка.

10.3. Систематическое описание

В разделе приводится измененный диагноз рода *Onegia* и переписание вида *O. nepoha*.

Глава 11. ПРЕДПОЛАГАЕМАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА БЕЛОМОРСКОЙ БИОТЫ

Остатки беломорской биоты в разрезах образуют различающиеся между собой комплексы, которые повторяются в вертикальной последовательности и демонстрируют ярко выраженную фаціальную приуроченность (рис. 2). Изучение тафофаций показало, что распределение ископаемых остатков не связано с условиями захоронения: ярким примером этого служат случаи, когда остатки одного и того же организма сохраняются в самых различных условиях и типах осадка, но в пределах одной определенной фаации. Изучая взаимоотношение ископаемых остатков и вмещающих отложений легко установить, что в большинстве случаев организмы были захоронены *in situ* в прижизненном положении; перенос остатков волнами и течениями был незначительный. Приуроченность же остатков к определенным фаациям носит настолько выдержанный характер и настолько распространена в разрезах, что невольно возникает предположение об основных местах обитания и узкой экологической специализации организмов. Можно наметить 4 биотические ассоциации в соответствующих зонах палеобассейна (рис. 3а):

1. Биотическая ассоциация зоны подводных илистых равнин, заселенных бентосными нитчатыми водорослями. Среди представителей ископаемой беломорской биоты *Inaria limocola* sp. nov. является единственным обитателем подводных равнин, образуя моновидовые популяции. Плотность населения популяций вида достигала 60 особей на 1 м². Распределение организмов внутри поселений носит пятнистый характер; диаметр изученного поселения составляет 0.3 м. По образу жизни *I. limocola* sp. nov. были неподвижными эндобионтами-экзофагами: организмы обитали в толще мягкого илистого осадка, выставив наружу трубку.

2. Биотическая ассоциация зоны внешних шлейфов на периферии штормового разноса осадка представлена моновидовыми популяциями *Charnia masoni*. Плотность популяций и характер площадного распределения этих организмов изучены слабо. Судя по всему, эти организмы были приспособлены к относительно спокойным обстановкам. Вытянутые копьевидные тела *Ch. masoni* располагались горизонтально на поверхности субстрата и в процессе роста медленно погружались в тонкий алевроглинистый осадок на глубину до нескольких миллиметров.

3. Биотическая ассоциация зоны слабого волнения и течений перед фронтом прибойных микроделът, приуроченная к микробиальному субстрату, отличается наиболее высоким таксономическим разнообразием. Эта ассоциация объединяет бентосные организмы, приспособившиеся к обитанию на поверхности дна, покрытого бактериально-водорослевой пленкой и представляющего собой относительно «твердый» субстрат. Плотность населения различная, распределение особей носит пятнистый характер. Осадконакопление шло пульсирующе, с большим количеством седиментационных пауз. Во время этих пауз поверхность дна колонизировалась микробными сообществами, а затем на поверхности микробиального субстрата поселялась биота.

4. Биотическая ассоциация зоны подводных каналов, промытых паводковыми потоками на пологих песчано-илистых отмелях. В данной работе автор защищает точку зрения, что эта ассоциация представлена неподвижными организмами, которые обитали в толще песчаного осадка и захоронены *in situ* в прижизненном положении. Население образует мелкие популяции, состоящие из 1–2 видов; плотность изученной популяции составляет 120 особей на 1 м².

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Ископаемые остатки беломорской биоты по разрезам распределены неравномерно и образуют устойчивые ориктоценозы, таксономический состав которых зависит от фациально-генетических особенностей вмещающих отложений. Фациальная структура верхневендских отложений установлена в результате регионально-стратиграфического и литогенетического подхода к изучению разрезов с последующей расшифровкой циклической структуры и выделением стратиграфических границ. Обособляются 4 типа ориктоценозов, соответственно приуроченные к фациям (а) тонкослоистых глин, (б) переслаивания алевролитов и глин, (в) переслаивания песчаников и глин, (г) каналов. В фации косослоистых песчаников ископаемые остатки не обнаружены. Повторяемость фаций в разрезах обуславливает закономерную повторяемость комплексов ископаемых остатков (рис. 2).

2. Анализ биостратигии остатков в ориктоценозах показал, что в большинстве случаев организмы в составе беломорской ископаемой биоты захоронены *in situ* в прижизненном положении; в случаях, когда остатки захоронены со следами перемива волнами и течениями, перенос тел был незначительным.

3. Наблюдаемые в Юго-Восточном Беломорье различия в таксономическом составе ориктоценозов обусловлены палеоэкологическими обстановками и не отражают тафономические условия. Этот вывод сделан на основании изучения типов захоронений остатков биоты в зависимости от способа образования вмещающих отложений, что позволило выделить 4 тафофации: (а) микробиального субстрата; (б) перемива волнами и течениями осадка; (в) микрослоистого осадка; и (г) конволютнослоистого осадка. Тафофации не имеют четкой фациальной приуроченности и определяются гидродинамикой среды и способом осадконакопления.

4. В соответствии с выявленной зональностью палеогеографических обстановок, фациальными особенностями отложений и распределением комплексов ископаемых остатков установлена палеоэкологическая дифференциация беломорской биоты. В ее составе выделено четыре различающихся между собой сообщества, характеризующих (а) зоны водорослевых лугов подводных илистых равнин, (б) зоны слабого волнения и течения, (в) зоны внешних шлейфов штормового разноса и (г) зоны подводных каналов илисто-песчаных отмелей (рис. 3а).

Список работ по теме диссертации

1. Grazhdankin D.V., Ivantsov A.Yu. Reconstruction of biotopes of ancient Metazoa of the late Vendian White Sea biota // *Paleontological Journal*. 1996. V. 30. P. 676–680.
2. Иванцов А.Ю., Гражданкин Д.В. Новый представитель петалонам из верхнего венда Архангельской области // *Палеонтол. журн.* 1997. № 1. С. 3–18.
3. Гражданкин Д.В., Бронников А.А. Новое местонахождение остатков поздневендских мягкотелых организмов на Онежском полуострове // *Докл. АН.* 1997. Т. 357. № 6. С. 792–796.
4. Оловянишников В.Г., Гражданкин Д.В. Следы жизнедеятельности бесскелетной фауны в верхнедевонских отложениях Вычегодского прогиба // *Тр. Ин-та геологии Коми научного центра УрО РАН.* 1998. Вып. 99. С. 42–52.

5. Grazhdankin D.V. The Ediacaran genus *Inaria*: a taphonomic/morphodynamic analysis // *N. Jb. Geol. Palaontol., Abh.* 2000. V. 216. P. 1–34.
6. Martin M.W., Grazhdankin D.V., Bowring S.A., Evans D.A.D., Fedonkin M.A., Kirschvink J.L. Age of Neoproterozoic bilaterian body and trace fossils, White Sea, Russia: Implications for metazoan evolution // *Science*. 2000. V. 288. P. 841–845.
7. Grazhdankin D., Seilacher A. Underground Vendobionta from Namibia // *Palaeontology*. 2002. V. 45. P. 57–78.
8. Гражданкин Д.В. Структура и условия осадконакопления вендского комплекса в Юго-Восточном Беломорье // *Стратиграфия. Геол. корреляция*. 2003. Т. 11. № 4. С. 3–24.
9. Маслов А.В., Гражданкин Д.В., Крупенин М.Т. Седиментационные особенности пород и условия формирования осадочных последовательностей нижней подсвиты чернокаменной свиты в бассейне р. Сылвица // *Ежегодник института геологии и геохимии УрО РАН (г. Екатеринбург)*. 2003. С. 70–82.
10. Seilacher A., Grazhdankin D., Legouta A. Ediacaran Biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists // *Paleontological Research*. 2003. V. 7. P. 43–54.
11. Grazhdankin D. Patterns of distribution in the Ediacaran biotas: facies versus biogeography and evolution // *Paleobiology*. 2004. V. 30. P. 203–221.
12. Grazhdankin D. Late Neoproterozoic sedimentation in the Timan foreland // Gee D.G., Pease V.L. (eds.). *The Neoproterozoic Timanide Orogen of Eastern Baltica*. Geological Society, London, Memoirs. 2004. V. 30. P. 37–46.
13. Grazhdankin D., Seilacher A. A re-examination of the Nama-type Ediacarian organism *Rangia schneiderhoehni* // *Geological Magazine* (в печати).
14. Гражданкин Д.В., Подковыров В.Н., Маслов А.В. Палеоклиматические обстановки формирования верхневендских отложений Беломорско-Кулойского плато (Юго-Восточное Беломорье) // *Литология и полезные ископаемые* (в печати).