

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Р.Ф. ГЕККЕР

**СЛЕДЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
И СТИГМАРИИ
В МОРСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ
НИЖНЕГО КАРБОНА
МОСКОВСКОЙ СИНЕКЛИЗЫ**



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 178

Р.Ф. ГЕККЕР

**СЛЕДЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
И СТИГМАРИИ
В МОРСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ
НИЖНЕГО КАРБОНА
МОСКОВСКОЙ СИНЕКЛИЗЫ**



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1980

Геккер Р.Ф. Следы беспозвоночных и стигмари в морских отложениях нижнего карбона Московской синеклизы. М.: Наука (Труды Палеонтологического института АН СССР, т. 178), 1980, с. 89.

Первая в отечественной литературе монография, специально посвященная следам жизнедеятельности беспозвоночных животных, а также стигмариам — остаткам корневой системы наземных растений. Дано детальное описание следов (в том числе ранее неизвестных форм) и стигмарий на материале, полученном при комплексном палеоэкологическом и литологическом изучении фауны и отложений раннекаменноугольного моря Московской синеклизы. Рассмотрены фациальная приуроченность этих образований и их значение для восстановления условий накопления осадков. Установлено изменение во времени распространения следов по глубинам и показано, что некоторые палеозойские мелководные организмы уже в мезозое перешли к обитанию на больших глубинах.

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

Ил. 48, фототабл. 7, библи. назв. 7 с.

Ответственный редактор

доктор биол. наук

Л.А. НЕВЕССКАЯ

Исследования, проведенные на Главном девонском поле, познакомили меня с разнообразными следами беспозвоночных и показали большую роль, которую играли в донной фауне позднедевонского моря организмы, оставившие эти следы. Тем самым я был подготовлен к встрече с такими окаменелостями в слоях нижнего карбона северо-западного крыла Московской синеклизы, которыми стал заниматься после изучения отложений и фауны девонского моря. Поэтому уже в первой статье, посвященной карбону, я остановился на некоторых встречающихся здесь следах животных [Геккер, 1938а].

Такое новое отношение к "следам жизни", которыми ранее обычно пренебрегали, было обусловлено несколькими причинами. Во-первых, выполняемые мною и моими сотрудниками работы по комплексному изучению морских бассейнов геологического прошлого и их населения требуют одинакового внимания ко всем древним животным, как к сохранившимся в виде скелетных ("телесных") остатков, так и к известным в виде следов жизни; включение в круг изучаемых объектов следов животных значительно обогащает наши знания о фауне древних морей [см. также Войновский-Кригер, 1945]. Во-вторых, с началом моих работ по этой тематике совпало начало перехода исключительно от изображений и описаний ископаемых следов к их систематизации и попыткам понять смысл этих образований, т.е. условия существования и характер деятельности организмов, оставивших следы. В-третьих, в отечественной литературе вопросы палеонтологии освещались до сих пор совершенно недостаточно.

Другим очень интересным и характерным для раннекаменноугольного моря объектом оказались стигмарины — остатки корневых образований древовидных плауновых, в изобилии встречающиеся, как и следы беспозвоночных, в мелководных отложениях.

В 1934–1936 гг. мною вместе с В.Н. Железковой были начаты исследования нижнего карбона на северо-западном крыле Московской синеклизы, на территории Ленинградской, Новгородской и Калининской областей. Эти работы проводились совместно Палеозоологическим институтом Академии наук СССР и Ленинградским геолого-гидро-геодезическим трестом.

Первые публикации по их результатам появились в 1938 и 1940 гг. [Геккер, 1938а,б, 1940]; затем, после перерыва, исследования были продолжены в поле на том же северо-западном и отчасти на южном крыле в 1950, 1956, 1957 и 1965 гг., когда в Палеонтологическом институте Академии наук СССР была поставлена большая тема "Экология и развитие фауны раннекаменноугольного моря гумидной зоны в связи с изменениями условий обитания", охватившая нижний карбон всей Мос-

ковской синеклизы¹. Эта работа велась совместно с А.И. Оси-повой и Т.Н. Бельской при участии Т.А. Добролюбовой, Н.В. Кабакович и Е.В. Фоминой.

В настоящей книге изложены результаты исследований по этой коллективной комплексной теме, а именно по той ее части, которая охватывает следы морских беспозвоночных (вопросы палеоихнологии), а также корневые образования наземных растений. При подготовке работы к печати большую помощь оказала мне Т.Н. Бельская, составившая "Систематическую часть" следов и сильно расширившая часть "Фациальная приуроченность следов беспозвоночных", за что я приношу ей большую благодарность.

Изученные и изображенные образцы входят в коллекцию № 93 Палеонтологического института АН СССР.

¹ Имели место также отдельные выезды на р. Мсту в другие годы.

ВВЕДЕНИЕ (ИЗУЧЕНИЕ СЛЕДОВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ)

Отложения каменноугольных морей Московской синеклизы, как это свойственно мелководным образованиям эпиконтинентальных бассейнов, включают много следов жизни беспозвоночных — нор, построек проедания (питания), следов ползания. Один тип следов, носящий сейчас название *Zoophycos* (прежние названия — *Taonurus*, *Spirophyton* и другие — см. ниже, с. 26), пользуется здесь особенно широким распространением и нередко встречается массами как в отложениях нижнего карбона, так и выше, по всему разрезу этой системы. Эти образования обладают общей винтообразной, "вихревидной" формой, испещрены густо расположенными одинаково направленными дужками, создающими впечатление петушиного хвоста¹. Благодаря частоте нахождения *Zoophycos* здесь, именно в подмосковном карбоне, следы беспозвоночных этого рода были описаны и изображены раньше, чем откуда бы то ни было, несмотря на их всесветное распространение в отложениях всех геологических периодов. Это было сделано тогда, когда правильного представления о таких окаменелостях быть еще не могло. Следы заинтересовали Г. Фишера фон Вальдгейма, и он дал их описание в речи на торжественном заседании Московского общества испытателей природы. Эта речь была опубликована на французском языке в 1811 г. и на русском в 1812 г.

Эти образования показались Фишеру сходными с "щитоносками" (*ombellulaires*) Ламарка, т.е. по-современному с кишечнополостными из отряда морских перьев (*Pennatularia*), и по аналогии с *Umbellularia groenlandica* Lamarck он назвал подмосковную окаменелость *Umbellularia longimana* ("щитоноска долгорукая"). Фишер заключил свою речь словами: "Представляемый теперь мною Обществу образец есть величайший и достопримечательнейший из всех мне известных. Напрасно бы стали искать подобного во всех коллекциях европейских; и он, я надеюсь, останется навсегда достойным памятником тех исследований, которые Общество представляет для Московской губернии" [Фишер, 1812, с. 32]. На рисунке (рис. 1) воспроизведено в уменьшенном виде перерисованное изображение из статьи Фишера [1812, табл. II]. Нетрудно узнать в нем *Zoophycos*. Образец Фишера происходил, согласно его указанию, из известняков в окрестностях Москвы, в Бушеве (прежде Троицкое-Кайнарджи). По мнению Е.А. Ивановой, возраст этих известняков скорее всего гжельский.

Время, когда Фишер фон Вальдгейм описал эту окаменелость, принадлежит начальному периоду палеонтологии в России, да и мировой палеонтологии, когда ученые с одинаковым интересом относились ко всем окаменелостям и описывали все, что они находили в пластах земных. Позже интерес к неясным, неопределенного происхождения окаменелостям ослабел, им уделяли мало внимания; если о них упоминали, то, не вдаваясь в детали, называли проблематиками, и большинство их считали за отпечатки водорослей [см. Геккер, 1964].

¹Отсюда произошло название одного вида зоофика — *Spirophyton cauda-galli* Hall, что означает "петушинохвостое спиральное растение".

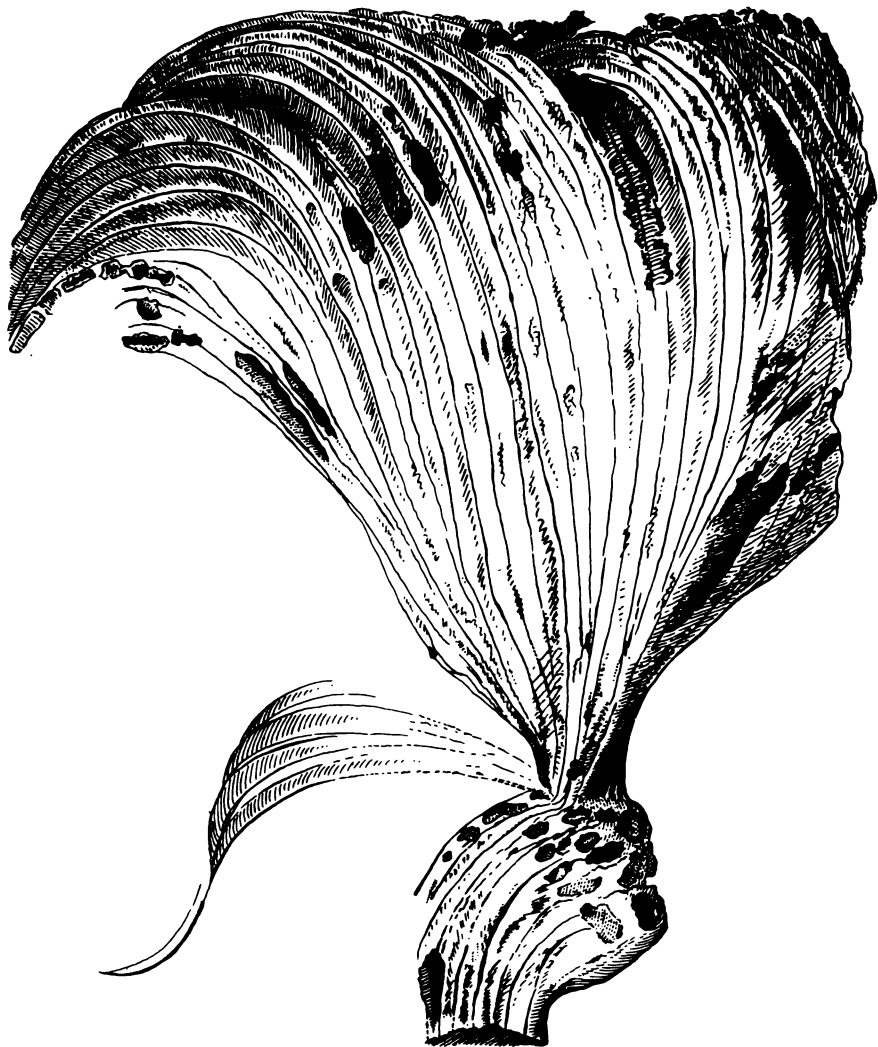


Рис. 1. Первое изображение зоофизоса – *Umbellularia longimana* Fischer в статье Г. Фишера, 1812 г. "Исследование ископаемых, в Московской губернии находящихся и т.д.". Окрестности Москвы, Троицкое-Кайнардж. Очевидно, $\frac{3}{4} \times \frac{3}{4}$ от изображения в статье

Как известно, палеоихнологические исследования в широком масштабе, подкрепляемые наблюдениями над деятельностью ныне живущих морских бентических организмов, были начаты в 20-х годах франкфуртским палеонтологом Рудольфом Рихтером [см. Геккер, 1961] и развивались его учениками и последователями, число которых неуклонно росло. В качестве первых и основных работ Руд. Рихтера по следам беспозвоночных для этого и более позднего периода можно назвать его исследования по ископаемым следам и постройкам червей [Richter, 1924, 1926, 1927], психическим реакциям вымерших животных [1928], по следам из гунсрюкских сланцев [1931, 1935 и др.], о таксиологии и палеотаксиологии [1955] и др. Особенно важной была первая обобщающая работа 1927 г. Эти исследования дали толчок к появлению тогда же еще одной сводной работы К. Крейчи – Графа [Krejci-Graf, 1932] и позже очень большого числа исследований более молодого поколения немецких палеонтологов В. Генцшеля, А. Мюллера, А. Зейлахера и др. по следам преимущественно морских беспозвоночных. Некоторые из них, как Генцшель [Häntzschel, 1962, 1965, 1966], в дальнейшем дали первые большие чрезвычайно важ-

ные и ценные сводки по следам жизни беспозвоночных. Другие предложили их системы, основанные на экологическом принципе. Это были А. Зейлахер и А.Г. Мюллер [Seilacher, 1953; Müller, 1962]. Ценные сводки по следам беспозвоночных (а также позвоночных) дали О. Абель [Abel, 1935] и Ж. Лессертиссер [Lessertisseur, 1955]. Позднее сводку по следам позвоночных опубликовал О. Кун [Kuhn, 1963]. Свои соображения относительно системы и терминологии следов высказал А. Мартинсон [Martinsson, 1965, 1970] и, наконец, в 1975 г. вышло в "Treatise on Invertebrate Paleontology" второе, очень расширенное издание сводки В. Геншеля 1962 г. по следам жизни [Häntzschel, 1975].

В то время, когда в 30-х годах я приступил к изучению нижнего карбона Подмосковского бассейна, было еще трудно определить находимые здесь следы жизни или удостовериться в том, что встреченные в нем формы пока не были описаны. Связано это было с тем, что по следам беспозвоночных уже тогда существовала обширная литература – множество рассеянных описаний различных форм с многочисленными названиями, – разыскать которую для лиц, не занимающихся специально ископаемыми следами (а у нас таких не было), было невозможно. Позже, как выше было сказано, начался новый этап развития палеоихнологии: появились сводки по следам, заключающие синонимичные названия. Эти сводки сильно облегчили работу палеоихнологов. Кроме того, за последние десятилетия появилось много новых работ по следам; в части их были приведены описания некоторых форм, близких или тождественных с нашими из нижнего карбона, прежде не имевшими ни описаний, ни названий. Это также облегчило работу со следами жизни из нижнего карбона Московской синеклизы.

В свою очередь наши материалы способны дополнить уже имеющиеся данные по следам, прежде всего потому, что их сборы проводились планомерно, при изучении отложений крупного, длительно существовавшего морского бассейна. Наблюдая в поле следы беспозвоночных и их комплексы (ихноценозы) в отложениях морей, история которых была сложной и конфигурация береговой линии и глубины которых непрерывно менялись, можно было выяснить, с какими обстановками жизни были связаны животные, оставившие следы. Как известно, ископаемые следы представляют особую группу окаменелостей. Их специфической особенностью является то, что они всегда сохраняются *in situ*. Тем самым для палеонтологов отпадает необходимость устанавливать: на месте обитания животных найдены данные окаменелости или нет. Тем не менее до последнего времени, если следы вообще и изучались, они, как правило, рассматривались в отрыве от разрезов и изолированно от других окаменелостей, находимых вместе с ними. Имелось очень мало публикаций, в которых подробно говорилось бы о местонахождении следов, об их фациальной приуроченности (за исключением следов из флиша), т.е. работ, в которых авторы сообщали бы о своих полевых наблюдениях. В этом отношении пока что, да и то только в последнее время, больше было сделано по отношению к норкам в твердых породах, когда сам характер остатков побуждает начать их изучение в поле. В качестве примеров таких работ можно привести исследования одного польского автора [Radwanski, 1964, 1970, и др.]. С этими исследованиями перекликаются и некоторые наши работы по биотопам каменного морского дна и скалистых берегов с их биоценозами [Геккер, 1960; Пяновская, Геккер, 1966].

Из зарубежной литературы известны преимущественно исследования по смене комплексов следов, связанной со сменой обстановок жизни в крупном плане. Таковы статьи А. Зейлахера [Seilacher, 1963, 1964, 1967]. Этот автор пришел к выводу о существовании определенного ряда крупных ихнофаций, зависевших от глубин моря, а именно, начиная с берега: фация *Scolithos*, фация *Cruziana*, фация *Zoophycos* и фация *Nereites*.

Иное, новое содержание имеет статья Г.Э. Фарро [Farrow, 1966]. Ее автор изучил разрезы байосских слоев на побережье Йоркшира (Англия), провел детальные полевые исследования слоев известняков и песчаников, богатых следами беспозвоночных, выяснил присутствие в них различных следов высших

ракообразных (*Thalassinoides* и *Rhizocorallium*) и червей (*Teichichnus*, *Arenicoloides* и др.) и установил смену комплексов следов на дне юрского моря. Одни комплексы Фарро отнес к зоне литорали (т.е. к приливо-отливной полосе), другие к сублиторали. Этот ряд — "предполагаемую батиметрическую зональность эндобиоса" — Фарро наглядно изобразил в своей статье.

Крупным событием в области палеоихнологии был созыв в январе 1970 г. в Ливерпуле 1-й Международной конференции по ископаемым следам с изданием в том же году объемистого тома ее трудов "Trace fossils", Geological Journal, special issue, № 3 (Department of Geology University of Liverpool).

Разнообразие содержания тома "Trace fossils" показывает большой рост интереса к ископаемым следам животных, а вместе с ними и к современным. Наряду с описательными статьями книга включает также статьи типа указанного выше исследования Фарро [1966]. Это статья Д.В. Эгера и П. Уоллес [Ager, a Wallace, 1970] и ряд других. В этом томе помещена также моя статья под названием "Палеоихнологические исследования в Палеонтологическом институте Академии Наук СССР".

В 1976 г. в Австралии состоялась 2-я Международная конференция по ископаемым следам, которая выпустила том — "Trace fossils", № 2 [1977]. Этот сборник содержит 15 статей преимущественно по самым древним (включая докембрийские), а также молодым следам.

В эти годы количество работ по ископаемым следам беспозвоночных быстро росло. Начало выходить информационное издание "Ichology Newsletter", которое помогает следить за проводимыми во всех странах исследованиями по ископаемым, а также по современным следам и сообщает о литературных новинках. В последнее время под редакцией Ф.Р.В. Фрея [Frei, 1975] появился также сборник статей о принципах, проблемах и методах в ихнологии.

С некоторыми общими вопросами палеоихнологии беспозвоночных и с состоянием этого раздела палеонтологии в 60-х годах можно коротко ознакомиться по работам Р.Ф. Геккера и П.В. Ушакова [1962] и Р.Ф. Геккера [1964]. В них же приведена основная литература по палеоихнологии, существовавшая в то время. Общие и некоторые частные данные по палеоихнологии беспозвоночных, а также позвоночных были также опубликованы в книге О.С. Вялова "Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение" [1966]. Все дальнейшие публикации этого автора касались вопросов классификации и номенклатуры следов.

При изучении ископаемых следов беспозвоночных почти всегда трудно определить систематическую принадлежность этих организмов, тем более, что различные животные оставляют и оставляли сходные следы вследствие сходства их поведения при обитании в одинаковых или близких условиях. О последнем обстоятельстве всегда необходимо помнить, как и о том, что одно и то же животное могло оставить весьма различные следы в зависимости от быстроты передвижения или проедания через осадок, от различного назначения отдельных частей норы, от сезонных явлений в жизни организмов, от состава и состояния осадка и пр.

След животного — не твердый окаменевший остаток, хорошо ограниченный от вмещающей его породы: он представляет участок самой породы, в которой запечатлелась деятельность животного. Поэтому ясность следа в породе во многом зависит от характера первоначального осадка, его последующих судеб при превращении в горную породу и ее изменениях, а также от современных процессов выветривания породы. Эти процессы проходили по-разному в зависимости от того, был ли след оставлен в осадке, который в дальнейшем был покрыт осадком другого состава, или же заполнение следа не отличалось от вмещившего его осадка. Если в первом случае выветривание и расщепление слоев пойдут по границе слоев различного состава и следы рельефно выступят на поверхностях слоев, то во втором обнаружить их будет труднее. Иногда в таких случаях выявлению следов помогает их окрашивание в породе гидроокислами железа, которое дает рисунок следов на фоне породы (см. табл. III, фиг. 3; рис. 19).

Ходы роющих животных иногда окремневали благодаря тому, что они представляли более проницаемые участки в породе, а иногда оставались не запол-

ненными осадком: по ходам происходила усиленная циркуляция минерализованных подземных вод и могла выпадать кремнекислота. При вторичной доломитизации известняков исчезает большинство "скелетных" окаменелостей, а также становятся плохо различимыми или совсем пропадают следы беспозвоночных. Так, ввиду того, что карбонатные слои более высоких частей разреза нижнего карбона северо-западной окраины синеклизы обычно доломитизированы, наше знание фауны бесскелетных беспозвоночных из них очень неполно.

Большая часть наблюдавшихся в поле и собранных мной следов беспозвоночных происходит из северо-западной части Московской синеклизы. В поле было сделано много рисунков следов, а такой метод документации и вместе с тем изучения для следов необходим. Очень часто они продолжают в глубь слоя, а также выступают на вертикальных стенках обнажений: это объекты, которые с собой, как правило, не унесешь. Кроме образцов обычных размеров со следами необходимо брать плиты с ними. Фотографировать в поле следы также нужно (не при прямом освещении солнцем), но фотографии могут рассматриваться только как дополнительный полевой документальный материал, так как из-за наложения теней детали строения следов могут затушевываться. Кроме взятых образцов, основой остаются полевые рисунки. В настоящей работе они широко использованы.

Нижнекаменноугольные отложения на северо-западном крыле Московской синеклизы выходят неширокой полосой, простирающейся в юго-юго-западном — северо-северо-восточном направлении на 400 км — от Валдайской возвышенности до Онежского озера. Они представлены здесь толщей сложного строения — чередованием терригенных и карбонатных пород общей мощностью до 150 м. Карбонатные пачки включают обильные и разнообразные остатки организмов и следы их жизнедеятельности. В северо-восточном направлении происходит закономерное уменьшение мощности карбонатных пачек и замещение их терригенными, в значительной части континентальными образованиями (см. ниже рис. 36).

Большая часть разреза нижнего карбона сложена весьма мелководными морскими отложениями. Из-за мелководности бассейна и постоянных колебаний при наступании моря на низменный континент на одних и тех же участках происходило многократное чередование морских и наземных обстановок. Особенно характерно это для окского надгоризонта, в котором, например, в разрезе р. Мсты, насчитывается до 8 слоев известняков, разделенных терригенными пачками. В серпуховском веке морские условия стали более постоянными, но на северо-востоке рассматриваемой территории непрерывный морской режим установился только в протвинское время.

Стратиграфия нижнекаменноугольных отложений северо-западного крыла была разработана З.А. Богдановой [1929], которая дала карбонатным толщам буквенные обозначения ("a", "b", "c" и "d"). Впоследствии на эту территорию была распространена унифицированная стратиграфическая схема, основанная на изучении преимущественно южного крыла Московской синеклизы. Однако очень удобные буквенные обозначения толщ и отдельных конкретных слоев известняков продолжают употребляться геологами, работающими на северо-западном крыле. Ниже приведено сопоставление толщ и слоев нижнекаменноугольных отложений северо-западного крыла с унифицированной схемой, уточненное при проведении комплексных литолого-палеоэкологических исследований сотрудниками Палеонтологического института АН СССР:

	Унифицированная схема	Схема северо-западного крыла (по З.А. Богдановой)
Серпуховский ярус	Протвинский горизонт	Толща "d"
	Стешевский "	Толща "c", слои "c1", "c2"
	Тарусский "	Толща "b"
Визейский ярус, окский надгоризонт	Веневский горизонт	Толща "a", слои "a7"-"a8"
	Михайловский "	То же, слои "a4"-"a6"
	Алексинский "	" слои "a1"-"a3"

В нижнем карбоне Московской синеклизы встречены довольно разнообразные следы беспозвоночных. Насчитывается более 10 определенно различных форм. Преобладающую часть составляют следы, оставленные внутри толщи осадков, только один из описываемых следов можно рассматривать как поверхностный. Сверления в твердой породе и в раковинах во всем карбоне Московской синеклизы отсутствуют.

Общий список следов следующий:

Тип. I. Поверхностные следы. *Cruziana*.

Тип. II. Внутренние следы:

Группа 1. Простые вертикальные ходы (*Skolithos*).

Группа 2. Простые горизонтальные ходы (*Planolites*).

Группа 3. Ветвящиеся ходы:

Chondrites.

Vermichnus.

Группа 4. "Серийные, в сечении лунчатые" постройки:

подгруппа а. Постройки с перемычкой:

Rhizocorallium.

Ilmenichnus.

Diplocraterion.

Zoophycos.

Подгруппа б. Постройки-"штабели" и постройки - "пучки".

Teichichnus.

Desmichnus.

В этом списке отдельные внутренние следы расположены от более простых к более сложным и внутри последних сгруппированы по сходству.

ОПИСАНИЕ СЛЕДОВ

ТИП I. ПОВЕРХНОСТНЫЕ СЛЕДЫ

В изученных отложениях нередко простые горизонтальные ходы в виде желобка на верхней поверхности и соответствующего ему валика на нижней поверхности покрывающего слоя. Часть этих следов могла быть поверхностными, т.е. оставленными беспозвоночными при ползании по поверхности морского дна, покрытой водой; возможны также случаи проползания морских животных по осыхавшим участкам литорали, с которых только что схлынула вода. Необходимо, однако, иметь в виду, что простые поверхностные следы далеко не всегда легко отличить от внутренних, пройденных илоедами в горизонтальной плоскости.

Такие элементарно простые следы беспозвоночных - желанные палеонтологические документы в древних толщах, не содержащих других окаменелостей, но для изученных нами отложений, с их богатым набором различных следов, они не представляют интереса. Поэтому мы их не рассматриваем. Только однажды были встречены более сложные поверхностные следы, которые можно отнести к роду *Cruziana* Orbigny (см. ниже, стр. 43).

Cruziana Orbigny, 1842

В обнажении "Красный кряж" на р. Андоме, на уровне около 2,5 м ниже основания карбонатной толщи тарусского горизонта (толща "b"), на нижней поверхности слоя мелкозернистого песчаника с обильным известковым цементом, со знаками ряби, обнаружено скопление следов ползания в форме двойных валиков, напоминающих те, что в литературе по следам беспозвоночных носят название *Cruziana* и рассматриваются как следы трилобитов. Такие валики на нижней поверхности слоя отвечают двойному желобку, оставленному на поверхности морского дна обоями рядами конечностей проползавших по ней трилобитов.

За последнее время *Cruziana*, *Rusophycus* и другим следам пребывания трилобитов на морском дне было посвящено особенно много работ. Некоторые важ-

ные из них: А. Радванский и П. Роневич [Radwański, Roniewicz, 1963], П. Краймс [Crimes, 1970] и Орловский, Радванский, Роневич [Orlowski, Radwański, Roniewicz, 1971].

Участок морского дна, с которым мы имеем дело, был покрыт пологими знаками ряби, что хорошо отвечает петрографическому составу и гранулометрическому характеру породы. У нас имеются две плитки с отпечатками этой поверхности (табл. I, фиг. 1). На сфотографированном образце (№ 93-257) видны два параллельных пологих валика, отвечавших на морском дне ложбинкам. Большинство следов *Cruziana* сосредоточено на этих валиках и тянется вдоль них, потому что ложбинки на поверхности морского дна были удобнее для передвижения животных, чем валики ряби. На другой плите линейности в расположении валиков (отпечатков ложбинок) нет, но большая часть следов и здесь вытянута вдоль сохранившегося на плите отпечатка части ложбинки.

Наибольшая непрерывная длина наблюдающихся следов равна 12 см, их ширина колеблется между 6 и 8 мм. Поверхность валиков неровная, несколько желваковатая. Характерная для *Cruziana* косая рифленость, которую можно было бы поставить в связь с работой конечностей трилобитов, на этих следах не наблюдается: по-видимому, она расплылась в пропитанном водою осадке. А. Зейлахер, которому я показал эти образцы, увидел на одном из следов тянущиеся на некотором расстоянии по обеим его сторонам слепок борозд от щечных шипов. Тем самым принадлежность рассматриваемых следов трилобитам можно считать доказанной.

По-видимому, мы можем считать валики на плитах с р. Андомы следами небольшого трилобита *Phillipsia*, обитавшего здесь в прибрежной полосе моря во время огложения слоя "а₆"¹. Слоев известняка михайловский горизонт в разрезе Андомы не содержит, и слой песчаника с известковым цементом, со следами ползания трилобита, является единственным свидетельством кратковременного захода в этот район самой прибрежной части моря.

ТИП II. ВНУТРЕННИЕ СЛЕДЫ

Все следы, о которых пойдет речь дальше, представляют следы внутренние, вырытые в донных осадках. При этом имели место две возможности: 1) животное углублялось в осадок преимущественно с целью извлечения из него пищи и 2) оно углублялось в осадок с целью создания себе убежища. Конечно, в первом случае животное находило в осадке также и убежище, а во втором, роя нору, наверно, частично также могло питаться содержимым осадка.

ГРУППА I. ПРОСТЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ ХОДЫ (SKOLITHOS HALDEMANN. 1840)

В изученных отложениях встречаются вертикальные ходы. Наблюдаются такие ходы не часто и имеют различный вид; пройдены они были несомненно в еще не затвердевшем осадке, сверху вниз. Обычно им дается название *Skolithos*. В карбонатных слоях можно встретить вертикально ориентированные простые, неветвящиеся ходы. Они то единичны, то расположены на близком расстоянии один от другого. Приведу несколько примеров.

1. В алексинском горизонте разреза р. Мсты, на покрытой глиной волнистой верхней поверхности известнякового слоя "а₁" встречаются часто расположенные отверстия, ведущие в узкие вертикальные ходы с сохраняющимся диаметром около 5 мм (рис. 2, а). Ходы слабо изгибаются, ветвлений не имеют, пронизывают слой на всю его толщину (0,30 м); они заполнены глинистым материалом или пусты.

¹ Панцири трилобитов этого рода и только его встречаются в нижнем карбоне Московской синеклизы [см. Вебер, 1937], в частности в слое "а₆" на рч. Рагуше и в середине толщи "в" на р. Мсте.

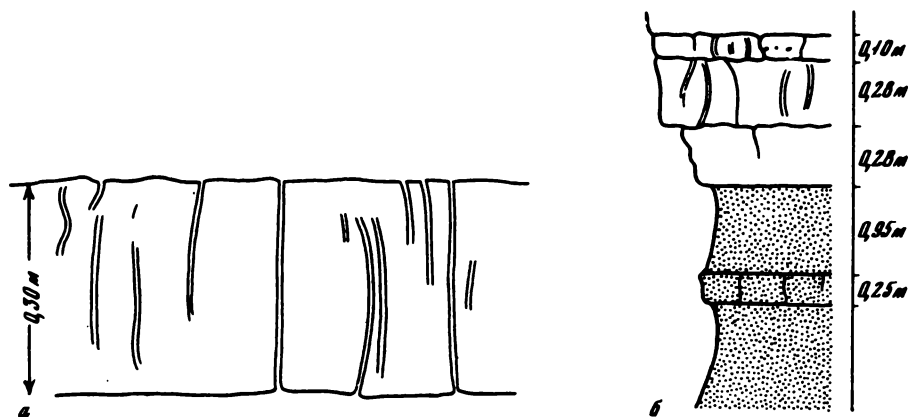


Рис. 2 а, б. Вертикальные ходы *Skolithos* sp.

а - в известняковом слое "а₁" алексинского горизонта. Левый берег р. Мсты, уроч. "Витцы"; б - в основании известняков стешевского горизонта ("с"). Правый берег р. Мсты, выше д. Ровное. Полевые рисунки

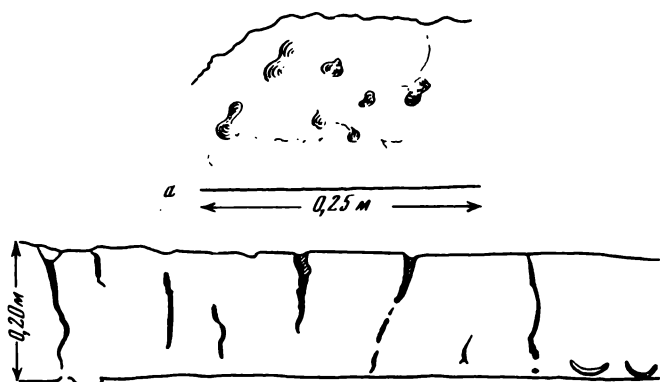


Рис. 3 а, б. Вертикальные ходы *Skolithos* sp., пронизывающие известняковый слой "а₇" веневского горизонта. Р. Мда

а - верхняя поверхность слоя; б - ходы в вертикальном расколе. Полевые рисунки

2. Сходные ходы наблюдаются на р. Мсте в основании карбонатной пачки стешевского горизонта (толща "с"), во втором от основания слое (рис. 2, б). Диаметр этих ходов равен 5-6 мм.

3. В веневском горизонте разреза по р. Мде известняковый слой "а₇", заключающий раковины гигантопродуктосов, пронизан на всю глубину (0,20 м) довольно часто расположенными тонкими изгибающимися ходами с общей вертикальной ориентировкой (рис. 3, а, б). С верхней поверхности слоя в эти ходы ведут ямки с несколько более широким поперечником, чем сам ход; диаметр ходов равен 3-4 мм.

ГРУППА 2. ПРОСТЫЕ ГОРИЗОНТАЛЬНЫЕ ХОДЫ (PLANOLITES NICHOLSON, 1873)

Из горизонтальных ходов наиболее обычен один их тип, встреченный во многих местах в карбонатных породах различных горизонтов. Это протяженные неветвящиеся ходы с довольно крупным поперечником ("жгуты"), тянущиеся более или менее горизонтально и обычно слабо, реже более сильно изгибаю-

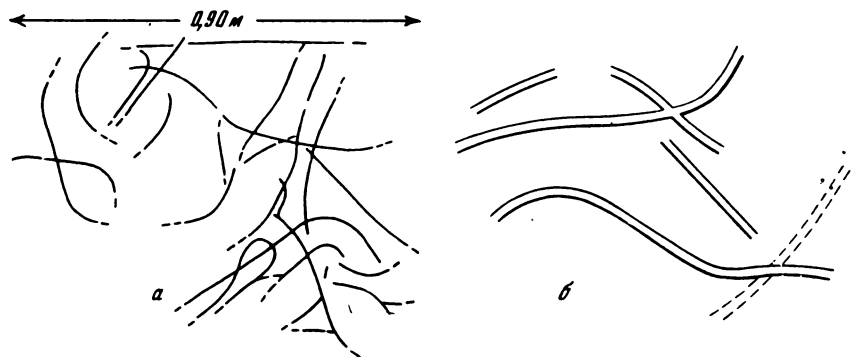


Рис. 4 а, б. Горизонтальные ходы *Planolites* sp.

а – общий вид расположения и пересечения ходов; б – участок этой поверхности при большем увеличении. Карбонатная толща "с₂" (стешевский горизонт). Рч. Рагуша. Полевые рисунки

шиеся (рис. 4). Эти ходы удавалось проследить на значительном протяжении, но все же их концы, наблюдавшиеся на поверхностях известняковых плит, представляют не естественные окончания ходов, а места их погружения на более низкий уровень слоя или обрывы в том месте, где ходы поднимались на более высокий уровень. Ходы, изображенные на рисунке, наблюдались во множестве на одной из поверхностей напластования карбонатной пачки стешевского горизонта (слой "с₂" разреза по рч. Рагуше). Они имеют вид желобков шириной 1,5 см. Такое поперечное сечение ходов, по-видимому, объясняется тем, что их стенка проседала.

Скопления таких ходов можно видеть также в верхней части более мощных карбонатных пачек, например, в тарусском горизонте (толща "b") мстинского и других разрезов. Здесь в белых известняках ходы часто выделяются своей окраской в красный цвет: по ним были облегчены циркуляция вод и отложение по их стенкам гидроокислов железа.

Приуроченность ходов к верхней (реже к нижней) части пачек показывает, что они принадлежат животным, обитавшим в мелководье, т.е. в обстановках, излюбленных и другими илоедами. Например, в самом верху (несколько сантиметров) известняков толщи "b" на рч. Рагуше такие ходы переполняют породу, образуя сложный рисунок (рис. 5) на верхней поверхности известняков, окрашенной в фиолетово-красный цвет; сами ходы заполнены серовато-зеленой глиной (выше лежат глины пачки "b"/"с"). Первоначально эти ходы были цилиндрическими, но сейчас они в различной степени сплюснены. Диаметр сплюсненных ходов 1–1,5–2 см; бывают и более тонкие ходы. Как видно на рисунках, ходы следуют в самых различных направлениях; нередко они пересекаются (причем это, по-видимому, действительно пересечения, т.е. один ход проходит через другой, а не проекция скрещивающихся ходов, лежащих в разных плоскостях). Ниже, на средних уровнях толщи "b", таких ходов значительно меньше, а в нижней части опять больше. Довольно обильны сходные ходы в верхах толщи "b" в соседнем разрезе рч. Линики, а также в нижней части толщи "b" мстинского разреза (см. ниже, рис. 34).

Кроме указанных мест и стратиграфических уровней, такие ходы наблюдались в меньшем количестве в верхней части известняка "а₆" (михайловский горизонт) на рч. Прикше и Покшенском ручье, в толще "b" этого же разреза и в ее верхней части на рч. Ретише.

Уникальные находки были сделаны в отложениях стешевского горизонта на левом берегу Волги у Стешевского порога, где в слое глин обнаружены крупные горизонтальные окремненные ходы. Поперечное сечение этих ходов первоначально, наверное, было круглым; сейчас они сплюснены (максимальный диаметр сплюсненного сечения равен 23 мм). В кремнь превратилось все заполнение хода, до его наружной поверхности, которая, как оказалось, была покрыта

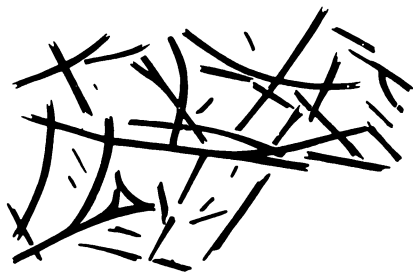


Рис. 5. Горизонтальные ходы *Planolites* sp. на верхней поверхности и толще "b" (тарусский горизонт). Рч. Рагуша. Полевая зарисовка

узором царапин, идущих в двух направлениях и пересекающихся под косыми углами (№ 93-254; табл. I, фиг. 2). На ядре хода слепки царапин имеют

вид морщин. Расстояние между царапинами равно 1,5-2,0 мм. Эти образцы свидетельствуют о том, что данные ходы были вырыты в осадке. Возможно, что на описанных выше следах ("жгутах") слепки царапин не сохранились из-за других условий литификации; однако скорее всего они не имели их первоначально.

Рисунок царапин на следах со Стешевского порога хотя и отличается в деталях, но в общем одинаков с рисунком на ядрах нор *Rhizocorallium*, изображенным у И. Вейгельта [Weigelt, 1929], В.П. Шуйского [1966] и из ферганского палеогена [Геккер и др., 1962] - в работах авторов, видевших в них следы роющей деятельности ракообразных. Но все это были следы не древнее пермотриаса, для которого известно существование наиболее древних десятиногих ракообразных. Из карбона же представители этой группы членистоногих не известны - необходимо думать о других группах.

ГРУППА 3. ВЕТВЯЩИЕСЯ ХОДЫ

В нижнем карбоне Московской синеклизы встречаются мелкие следы проедания осадка двух типов:

Chondrites Sternberg, 1833

Эти известные с кембрия и широко распространённые в отложениях геологического прошлого следы беспозвоночных в виде правильно ветвящихся, расположенных преимущественно в горизонтальной плоскости нор проедания (питания) с никогда не пересекающимися ветвями в нижнем карбоне Московской синеклизы очень редки. Они были встречены на северо-западной окраине бассейна только в отложениях одной специфической фации - в доломитовом мергеле, подстилающем известняковый слой "а₆" (михайловский горизонт). Для этого мергеля *Chondrites* очень характерны и встречены в нем во всех разрезах, в которых присутствует этот слой, отмечающий существование в прибрежной части моря мелкой тиховодной бухты (разрезы рек Охотки, Прикиши, Личинки и Рагуши).

Поскольку следы *Chondrites* хорошо известны, а демонстративных образцов их у нас нет, я не даю иллюстраций. Ряд изображений *Chondrites* приводят В. Генцшель в своей сводке в "Treatise" [Häntzschel, 1975], а также Р.Г. Осгуд [Osgood, 1970] на с. 328-340 и таблицах 63-65, 67, 69, 79 и 83.

Vermichnus Hecker, ichnogen. nov.

Второй тип ветвящихся ходов представляет пути проедания через осадок каких-то очень мелких беспозвоночных, по-видимому, червей. Они густо пронизывают породу, вытянуты в общем в горизонтальной плоскости, но могут отклоняться вниз и вверх; друг друга они избегают, что свойственно ходам проедания. В концах нор наблюдаются неправильные ветвления (№ 93-141, табл. II, фиг. 3; рис. 6); возможно, что в таких местах, уже пройденных ходами, дальнейший прямой путь был закрыт, и червь нащупывал новое направление. Диаметр ходов - от меньше 1 до 2 мм, чаще всего около 1 мм. Длина норок достигает нескольких сантиметров (см. также ниже, с. 44).

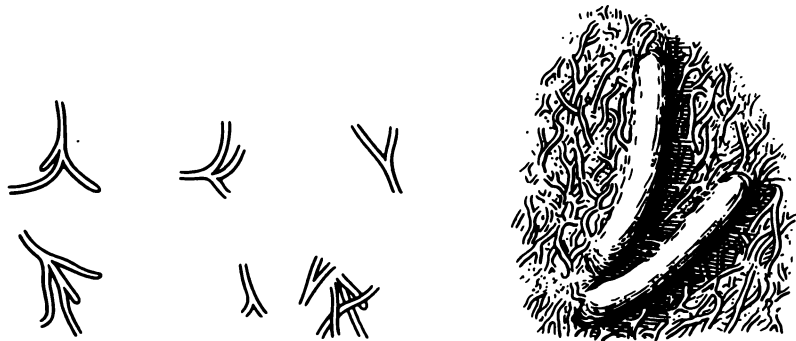


Рис. 6. Ветвления ходов "а₆" *Vermichnus mstensis* ichnogen. et ichnosp. nov. (михайловский горизонт). Правый берег р. Мсты, под д. Егла. $\times 1/1$

Рис. 7. Нижняя поверхность слоя "а₆" с *Vermichnus mstensis* ichnogen et ichnosp. nov. и двумя вершинами дуг *Rhizocorallium*. sp. Правый берег р. Мсты, под д. Егла. $<1/1$

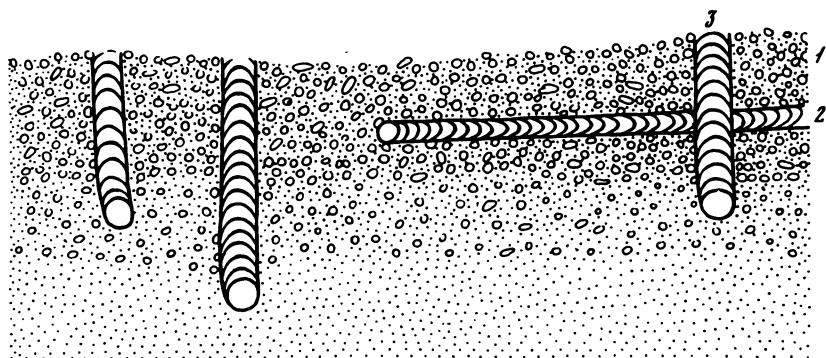


Рис. 8. Схематический рисунок основания слоя "а₆". Вертикальный раскол со следами трех типов 1) *Vermichnus*, 2) *Zoophycos* и 3) *Rhizocorallium*. Правый берег р. Мсты, под д. Егла

Ходы этого типа встречаются там, где самые прибрежные морские песчаные отложения, обогащаясь известью, быстро переходят в несколько более глубоководные песчано-алевритовые образования с карбонатным цементом.

Такие мелкие ходы (их заполнения) (№ 93-253, табл. II, фиг. 4), например, сплошь покрывают нижнюю поверхность известняковых слоев "а₅" и "а₆" в михайловском горизонте мстинского разреза (обнажения под нижним по течению р. Мсты концом д. Егла). Наиболее эффектной является поверхность "а₆", с которой легко смывается рыхлый песок: тогда заполнения ходов *Vermichnus mstensis* ichnogen. et ichnosp. n. в виде жилочек, окрашенных в желтоватый или красно-лиловый цвет, выступают на ней очень рельефно. Здесь они встречаются вместе с постройками *Rhizocorallium* и *Zoophycos*, также представленными в виде их заполнений более карбонатным осадком (№ 93-121, табл. II, фиг. 1, рис. 7 и 8). Нижняя поверхность слоя "а₅" не так демонстративна: при выветривании находящиеся на ней следы ясно не выступают. Поэтому первоначально они мною здесь замечены не были и не были показаны на рисунке толщи переслаивания "а" мстинского разреза, служившем для демонстрации методов детальной корреляции разрезов по палеоэкологическим и биостратомическим признакам [Геккер, 1956, 1957; см. рис. 47 настоящей работы, на котором показаны следы беспозвоночных на нижней поверхности слоев "а₅" и "а₆"]. На рч. Каменке (правом притоке р. Мсты в районе г. Бо-

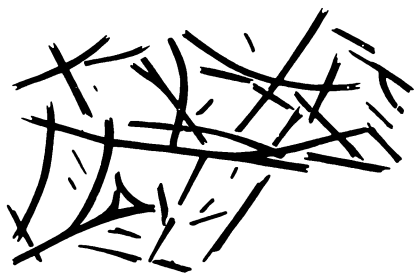


Рис. 5. Горизонтальные ходы *Planolites* sp. на верхней поверхности и толщи "b" (тарусский горизонт). Рч. Рагуша. Полевой рисунок

узором царапин, идущих в двух направлениях и пересекающихся под косыми углами (№ 93-254; табл. I, фиг. 2).

На ядре хода слепки царапин имеют

вид морщин. Расстояние между царапинами равно 1,5-2,0 мм. Эти образцы свидетельствуют о том, что данные ходы были вырыты в осадке. Возможно, что на описанных выше следах ("жгутах") слепки царапин не сохранились из-за других условий литификации; однако скорее всего они не имели их первоначально.

Рисунок царапин на следах со Стешевского порога хотя и отличается в деталях, но в общем одинаков с рисунком на ядрах нор *Rhizocorallium*, изображенным у И. Вейгельта [Weigelt, 1929], В.П. Шуйского [1966] и из ферганского палеогена [Геккер и др., 1962] - в работах авторов, видевших в них следы роющей деятельности ракообразных. Но все это были следы не древнее пермотриаса, для которого известно существование наиболее древних десятиногих ракообразных. Из карбона же представители этой группы членистоногих не известны - необходимо думать о других группах.

ГРУППА 3. ВЕТВЯЩИЕСЯ ХОДЫ

В нижнем карбоне Московской синеклизы встречаются мелкие следы проедания осадка двух типов:

Chondrites Sternberg, 1833

Эти известные с кембрия и широко распространённые в отложениях геологического прошлого следы беспозвоночных в виде правильно ветвящихся, расположенных преимущественно в горизонтальной плоскости нор проедания (питания) с никогда не пересекающимися ветвями в нижнем карбоне Московской синеклизы очень редки. Они были встречены на северо-западной окраине бассейна только в отложениях одной специфической фации - в доломитовом мергеле, подстилающем известняковый слой "а₆" (михайловский горизонт). Для этого мергеля *Chondrites* очень характерны и встречены в нем во всех разрезах, в которых присутствует этот слой, отмечающий существование в прибрежной части моря мелкой тиховодной бухты (разрезы рек Охотки, Прикиши, Личинки и Рагуши).

Поскольку следы *Chondrites* хорошо известны, а демонстративных образцов их у нас нет, я не даю иллюстраций. Ряд изображений *Chondrites* приводят В. Генцшель в своей сводке в "Treatise" [Häntzschel, 1975], а также Р.Г. Осгуд [Osgood, 1970] на с. 328-340 и таблицах 63-65, 67, 69, 79 и 83.

Vermichnus Hecker, ichnogen. nov.

Второй тип ветвящихся ходов представляет пути проедания через осадок каких-то очень мелких беспозвоночных, по-видимому, червей. Они густо пронизывают породу, вытянуты в общем в горизонтальной плоскости, но могут отклоняться вниз и вверх; друг друга они избегают, что свойственно ходам проедания. В концах нор наблюдаются неправильные ветвления (№ 93-141, табл. II, фиг. 3; рис. 6); возможно, что в таких местах, уже пронизанных ходами, дальнейший прямой путь был закрыт, и червь нащупывал новое направление. Диаметр ходов - от меньше 1 до 2 мм, чаще всего около 1 мм. Длина норок достигает нескольких сантиметров (см. также ниже, с. 44).

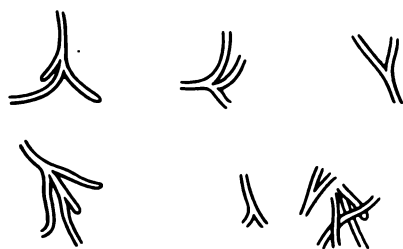


Рис. 6. Ветвления ходов "а₆" *Vermichnus mstensis* ichnogen. et ichnosp. nov. (михайловский горизонт). Правый берег р. Мсты, под д. Егла. $\times 1/1$

Рис. 7. Нижняя поверхность слоя "а₆" с *Vermichnus mstensis* ichnogen et ichnosp. nov. и двумя вершинами дуг *Rhizocorallium*, sp. Правый берег р. Мсты, под д. Егла. $<1/1$

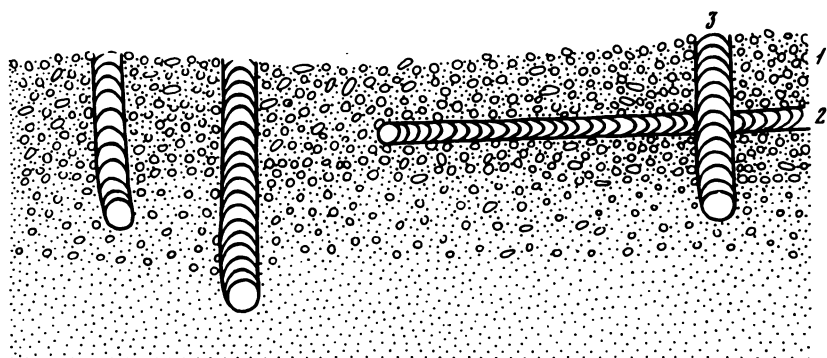


Рис. 8. Схематический рисунок основания слоя "а₆". Вертикальный раскол со следами трех типов 1) *Vermichnus*, 2) *Zoophycos* и 3) *Rhizocorallium*. Правый берег р. Мсты, под д. Егла

Ходы этого типа встречаются там, где самые прибрежные морские песчаные отложения, обогащаясь известью, быстро переходят в несколько более глубоководные песчано-алевритовые образования с карбонатным цементом.

Такие мелкие ходы (их заполнения) (№ 93–253, табл. II, фиг. 4), например, сплошь покрывают нижнюю поверхность известняковых слоев "а₅" и "а₆" в михайловском горизонте мстинского разреза (обнажения под нижним по течению р. Мсты концом д. Егла). Наиболее эффектной является поверхность "а₆", с которой легко смывается рыхлый песок: тогда заполнения ходов *Vermichnus mstensis* ichnogen. et ichnosp. n. в виде жилочек, окрашенных в желтоватый или красно-лиловый цвет, выступают на ней очень рельефно. Здесь они встречаются вместе с постройками *Rhizocorallium* и *Zoophycos*, также представленными в виде их заполнений более карбонатным осадком (№ 93–121, табл. II, фиг. 1, рис. 7 и 8). Нижняя поверхность слоя "а₅" не так демонстративна: при выветривании находящиеся на ней следы ясно не выступают. Поэтому первоначально они мною здесь замечены не были и не были показаны на рисунке толщи переслаивания "а" мстинского разреза, служившем для демонстрации методов детальной корреляции разрезов по палеоэкологическим и биостратомическим признакам [Геккер, 1956, 1957; см. рис. 47 настоящей работы, на котором показаны следы беспозвоночных на нижней поверхности слоев "а₅" и "а₆"]. На рч. Каменке (правом притоке р. Мсты в районе г. Бо-

ровичи) эти мелкие ходы находятся также в сочетании с норами *Rhizocorallium* в основании известняка "а₁", лежащем на пестрой глине.

В мстинском разрезе эти мелкие ходы в виде их заполнений наблюдались также на двух более высоких стратиграфических уровнях. Во-первых, такие ходы (вместе с постройками *Zoophycos*) встречены в слое уплотненного песка, залегающем ниже нижней границы карбонатной толщи стешевского горизонта ("с") Во-вторых, они имеются внутри этой толщи, например в основании слоя с *Desmichnus* (см. ниже, с. 40, рис. 34). Нижняя поверхность этого слоя, как и основание "а₆", богата следами трех различных типов — толстыми горизонтальными, по всей видимости, представляющими основания построек *Desmichnus*, зоофикосами и мелкими ходами *Vermichnus*.

Такие же мелкие ходы *Vermichnus* наблюдаются массами в песчаниковом основании известняков толщи "б" в разрезе Великого Ручья, вместе с множеством нор *Rhizocorallium*, а также в основании карбонатной пачки протвинского горизонта (толщи "d") разреза рч. Рагуши — на месте перехода песчано-алевроитовых осадков в известковые (сейчас представлены вторичным доломитом). Здесь *Vermichnus* также встречаются вместе с другими следами жизни, а именно с горизонтальными и вертикальными простыми ходами со средним диаметром около 2 см, образующими сплетения. Из "скелетных" окаменелостей в некоторых выходах можно видеть скопления раковин *Striatifera*, лежащих выпуклостью вверх.

ГРУППА 4. "СЕРИЙНЫЕ, В СЕЧЕНИИ ЛУНЧАТЫЕ" ПОСТРОЙКИ

Серийные, в сечении лунчатые постройки преобладают среди следов, оставленных обитателями раннекарбонатового моря Московской синеклизы. Это преобладание выражается как в нахождении здесь нескольких родов таких следов, так и в частоте встречаемости некоторых из них.

Рассматриваемая группа обнимает особые, сравнительно сложные внутренние следы в осадке — целые их постройки. Все они представляют серии повторяющихся следов, обычно состоящие из многочисленных примыкающих друг к другу и сминающих друг друга ходов, вследствие чего ходы (за исключением последнего) обладают лунчатым или серповидным поперечным сечением. По остальным признакам следы различны и могут быть разбиты на две подгруппы. Первую из них составляют постройки языковидной или винтообразной формы, вторую — стенообразные или пучковидные. Существование разнообразных ходов — построек закономерно для юведения примитивных организмов. Все они служили одной из двух целей — для питания путем проедания через осадок или (и) для создания убежища, — или обоим целям вместе.

К первой подгруппе (а) принадлежат серийные ходы, расположенные по принципу "U в U" и обладающие перемычкой (*Spreite* у немецких авторов) между сторонами наружной дуги постройки. При сооружении таких построек их наращивание обычно происходило сверху вниз или также в боковом направлении; "с наступанием" (*protrusiv* у немецких авторов); реже наблюдаются случаи наращивания снизу вверх "с отступанием" (*retrusiv*)¹. Различной могла быть общая ориентировка построек: она бывала горизонтальной (параллельной поверхностям напластования слоев), вертикальной или могла иметь промежуточное — косое — положение. Постройки могли быть узкими и длинными и иметь при этом параллельные стороны, и они могли быть короткими, языкообразных очертаний. Руд. Рихтер [Richter, 1926] и за ним А. Зейлахер [Seilacher, 1967] отнесли эти постройки к "семейству" *Rhizocorallidae*. Сюда относятся описанные ниже роды *Rhizocorallium*, *Diplocraterion* и *Ilmenichnus*.

Далее, к рассматриваемой подгруппе построек относятся такие, которые также располагались по принципу "U в U" и обладали перемычкой, но наращивались не преимущественно в одной плоскости (горизонтальной, вертикаль-

¹См. рис. 4 в статье А. Зейлахера [Seilacher, 1967].

ной или косой), а по винтовой (геликоидной) поверхности, уходящей в глубь слоя. Вертикальная ось такой объемной спирали могла быть короткой или длинной, различной могла быть и ширина винтовой поверхности. А. Зейлахер [1967] объединил эти постройки вместе с некоторыми другими в "семействе" *Alectoruridae*. Сюда относится род *Zoophycos*.

Вторая подгруппа (б) серийных ходов с лунчатым сечением охватывает постройки в форме пучков ходов, наslaивающихся в направлении снизу вверх (*retrusiv*) (иногда и сверху вниз — *protrusiv*). При этом также наблюдаются различные варианты, а именно: отдельных ходов в пучках мало, или же их число может достигнуть значительного числа; отдельные ходы в пучках соприкасаются друг с другом и надрезают (сминают) друг друга по всей своей длине или же расходятся пучком веерообразно; отдельные ходы лежат в пучках в одной вертикальной плоскости или же, направляясь вверх, описывают изогнутую поверхность. Ходы-постройки этого типа можно назвать "ходами-штабелями" и "ходами-пучками". Сюда относятся описанные роды *Teichichnus* и *Desmichnus*.

Большая сложность рассматриваемой группы ходов-построек по сравнению с простыми ходами илоедов имеет глубокий смысл: такими ходами достигается максимальное использование детритофагами заключенных в осадке пищевых частиц при минимальной затрате энергии в поисках пищи или минимальной затрате энергии при вырывании нор-убежищ. Среди обитателей раннекарбон-ового моря Московской синеклизы рациональное использование пространства было свойственно также животным, оставившим ходы *Chondrites* (группа 3). Однако в основе сооружения таких ходов лежал не принцип прикладывания хода к ходу, как у рассматриваемых следов, а принцип их ветвления.

Способность рационально использовать пищевые запасы осадка была несомненно прогрессивным явлением, не сразу появившимся у грунтоедов. Это наглядно показал А. Зейлахер [Seilacher, 1956], сравнив примитивные типы следов докембрия с раннекембрийскими следами. При дальнейшем прогрессе типы ходов илоедов достигли еще большего усовершенствования и усложнения.

Подгруппа а. Постройки с перемычкой

К "постройкам с перемычкой" в нижнем карбоне Московской синеклизы относятся, как было сказано, роды *Rhizocorallium*, *Ilmenichnus*, *Diplocraterion* и *Zoophycos*. Так как в палеонтологии, и особенно в палеоихнологии, часто бывает трудно решить вопрос, какие морфологические особенности следов следует принимать за основные определяющие, а также как разграничивать отдельные следы — при изучении этой подгруппы следов возникали затруднения, которые до сих пор не удавалось преодолеть. В частности, это касается следов *Rhizocorallium* в их первоначальном понимании.

Когда я в 20-х годах познакомился с первыми работами Руд. Рихтера о следах вымерших беспозвоночных, с его анализом построек по принципу "U в U", с перемычкой [Richter, 1924, 1926, 1927], и описал один след из этой группы следов из Главного девонского поля под названием *Rhizocorallium devonicum*, все казалось простым [Геккер, 1930]. Рихтер, за которым я последовал, считал отличительными между следами *Rhizocorallium* Zenker, 1836 и *Corophioides* Smith, 1893 следующие основные признаки:

	<i>Rhizocorallium</i>	<i>Corophioides</i>
Продольные размеры постройки	Длинная	Короткая
Поперечные размеры постройки	Более узкая	Более широкая
Ориентировка постройки по отношению к плоскостям напластования	Параллельная	Перпендикулярная

Рихтер был первым, кто провел морфофункциональный анализ построек "U в U" на примере названных двух родов, объединил их в "семействе" *Rhizocorallidae* и противопоставил "семейству" *Arenicolitidae* (с простыми U-

образными ходами, без перемычки). Первых он рассматривал как "ловцов планктона", а вторых как Грунтоедов, т.е. считал, что они представляют трофические противоположности.

Когда число находок следов такого типа выросло, стали обращать большее внимание еще на один признак, который у некоторых из этих окаменелостей выражен очень ясно. Это присутствие на поверхности объемляющего хода и на перемычке постройки следов от царапин органов животного, при помощи которых были вырыты норы. Материал, находившийся в распоряжении Рихтера, был недостаточен для того, чтобы этот автор мог убедиться в том, что это действительно следы, оставленные при рытье норы. Он писал о морщинах на поверхности перемычки (Runzeln an der Spreitenwandung) [Richter, 1926, с. 207]. Поэтому Рихтер не придавал следам от царапин большого значения. Великолепный материал по ядрам нор *Rhizocorallium* со слепками царапин был несколько позднее опубликован И. Вейгельтом [Weigelt, 1929].

Далее, при рассмотрении этих вопросов оказалось, что следы от царапин присущи типовому виду рода *Rhizocorallium* — *Rhizocorallium jenense* Zenker — и поэтому они могут или даже должны считаться за родовые признаки. Типовой вид рода *Corophioides* — *Corophioides polyupsilon* Smith — не обнаруживает признаков царапин на ядрах нор. Поэтому присутствию или отсутствию следов царапин стали придавать важное и даже решающее значение при определении принадлежности находок к *Rhizocorallium* или *Corophioides*.

В результате возникла путаница в понимании этих таксонов следов. Приведу один пример того, что получилось. Название *Rhizocorallium devonicum* Heccker было мною дано, согласно характеристике Рихтера для этого рода, длинному узкому следу с параллельными краями, ориентированному параллельно поверхности напластования слоев. Но О. Абель в своей книге "Vorzeitliche Lebensspuren" [Abel, 1935, с. 454–55, фиг. 381] поместил мою форму, повернув ее на 90°, под названием *Corophioides devonicus* (Hecker) на том основании, что у этой постройки стенки гладкие. Это было сделано невзирая на то, что по остальным признакам наша форма противоречит первоначальному диагнозу рода *Corophioides*¹.

Если мы обратимся к более поздним публикациям других западно-европейских палеонтологов, то увидим, что они имели дело с ризокораллиумами различных типов: с одной стороны, с длинными горизонтальными, а с другой — с более короткими вертикальными или косыми. Так, А. Зейлахер [Seilacher, 1955, с. 377], основываясь на взглядах Руд. Рихтера, указал из нижнего кембрия Пакистана длинную форму построек *Rhizocorallium* с параллельными сторонами. В. Генцшель [Häntzschel, 1962, 1965, 1975] в своих сводках ископаемых следов объединяет *Rhizocorallium* в понимании Ценкера и Рихтера (он пишет о горизонтальной ориентировке нор, а также о наличии царапин от конечностей и т.д.) А.Г. Мюллер [Müller, 1956] отмечает, что ризокораллиумы обычно ориентированы параллельно или косо к поверхностям напластования и что отклонения редки. Однако в следующей статье в той же серии, в которой Мюллер [Müller, 1959] рассматривает триасового *Rhizocorallium jenense*, он пишет, что ориентировка построек *Rhizocorallium* бывает не только параллельной к плоскостям напластования, но чаще более или менее косой (до вертикальной), что косое направление вследствие уплотнения осадка во время диагенеза усиливалось и что в *locus typicus* этого вида постройки, параллельные плоскостям напластования, сравнительно редки. Разница в характеристике ориентировки *Rhizocorallium* в разрезе, даваемой Мюллером во второй статье по сравнению с первой, объясняется тем, что он в статье 1959 г. рассматривает типовой вид — *Rhizocorallium jenense* — из триаса, который существенно отличается от горизонтальных построек, которые этот автор имел в виду в первой статье.

О.С. Вялов и В.А. Горещкий [1964] опубликовали статью о ризокораллидных постройках из миоцена Подольской плиты, описанных М. Ломнишником [Zom-

¹ На ошибку О. Абеля обратил внимание только Р.Г. Осгуд [Osgood, 1970, с. 319].

nicki 1886] под другим родовым названием — *Glossifungites* (*Gl. saxicava* Lomn.). Они показали, что эти окаменелости типичны для рода *Rhizocorallium* Zenker, так как обладают особенностями строения, свойственными типовому виду этого рода, а именно покрыты следами от царапин на стенках постройки. Обсуждая вопрос ориентировки построек ризокораллиумов в разрезе, О.С. Вялов и В.А. Горещкий пришли к выводу, что этот признак не может быть включен в диагнозы родов рассматриваемой группы, так как у *Rhizocorallium saxicavum* наблюдается самая разнообразная ориентировка. На самом деле необходимо обращать внимание на то, как следы ориентированы в местах разреженных поселений. В данном случае наиболее частой была ориентировка, более или менее перпендикулярная к поверхности морского дна.

Таким образом, мы видим, что исследователи ризокораллиид имели дело с различными их формами, обладающими различными выдерживающимися чертами строения: различной длиной и относительной шириной построек, различной их ориентировкой, гладкостью или скульптурированностью.

Вопросами классификации этих весьма распространенных следов палеонтологи занимаются до сего времени. Последней опубликована статья Ф.Т. Фюрзиха [Fürsich, 1974a] "*Ichnogenus Rhizocorallium*", специально посвященная этому роду. Все разнообразные *Rhizocorallium* этот автор сводит к трем видам: *Rh. jenense* Zenker, 1836, *Rh. irregulare* Mayer, 1954 и *Rh. uliarense* Firtion, 1958. Их диагнозы соответственно следующие: 1) более или менее прямые, короткие U-образные постройки с перемычкой, обычно косые к поверхности напластования, иногда вертикально ретрузивные; 2) длинные, извилистые, раздвигавшиеся или плоскоспиральные U-образные постройки с перемычкой, в большинстве случаев горизонтальные и 3) трохоспиральные U-образные постройки с перемычкой.

При характеристике разных форм Фюрзихом опять не был использован весьма важный признак, на который, как мы видели, в свое время не обратил внимания и Р. Рихтер, а именно присутствие или отсутствие на стенках нор царапин, а на ядрах нор соответственно слепков от них. Большим недостатком этой классификации, на наш взгляд, является также то, что ее автор все разнообразие ризокораллиумов свел к одному роду и трем видам. Несомненно их много больше. Положительно же то, что Фюрзихом был сохранен типовой вид *Rhizocorallium jenense* Zenker (к его диагнозу только необходимо добавить присутствие слепков царапин). Неудачным является объединение всех остальных разнообразных форм этих следов (за исключением редкой формы *Rhizocorallium uliarense* Firtion) под общим видовым названием *Rhizocorallium irregulare* Mayer. Дело в том, что Г. Майер, описывая в двух статьях [Mayer, 1952, 1954] находки *Rhizocorallium* из триаса Восточной Германии, остановился на *Rh. jenense*, *Rh. commune* и на новом виде, названном им *Rh. irregulare*. Этот новый вид, насколько можно судить по изображениям, основан на дефектном материале — обладает неправильным, изменчивым, преимущественно лентовидным (?) строением (что отмечено даже в его названии!). Такие формы не заслуживают выделения в особые виды.

Установленного Ф. Фиртионом [Firtion, 1958] только по одному экземпляру *Rhizocorallium uliarense* с винтовой формой норы, по моему мнению, также надо рассматривать как редкий местный aberrantный вариант ризокораллиумов. Дело в том, что у следов животных намного чаще, чем у "настоящих" окаменелостей, могут встретиться нехарактерные (аномальные) формы, потому что следы передают особенности поведения животных, а не особенности строения их тела. Столь же не характерными являются также описанные А.Г. Мюллером [Müller, 1956] редкие постройки *Rhizocorallium* с одной ветвью окаймляющего хода, расположенной вертикально, и другой спиральной. Одинаково редки и бывают вызваны местными условиями переходы между двумя типичными формами следов.

По моему представлению, ризокораллиумы настолько различны по своей морфологии, отражающей поведение строителей нор, что их никак нельзя относить к одному роду. К такому выводу я пришел также на основании изучения

коллекции следов из верхнего девона Главного девонского поля, обработкой которых я занимался параллельно с изучением следов из нижнего карбона.

Показательно, что Д. Эгер и П. Уоллес в своей статье в книге "Traces fossils" [Ager, Wallace, 1970] делают различия (и постоянно их отмечают) между горизонтальными и косо ориентированными юрскими *Rhizocorallium*. На схеме распределения следов по морскому дну (рис. 7 их статьи) они показывают различную пространственную приуроченность этих следов на дне мелкого моря, что также говорит в пользу их принадлежности разным животным. Так же поступает Г.Э. Фарро [Farrow, 1966]. И Дж. Чизхолм [Chisholm, 1970] отмечает, что под названием *Rhizocorallium* собраны разнообразные формы следов, причем высказывается за сохранение этого названия лишь для горизонтальных или почти горизонтальных построек¹.

Таким образом, совершенно не случайно в представлении многих палеонтологов, начиная с Р. Рихтера, обособилась группа "*Rhizocorallium*"-ов, отличных от типового вида этого рода (*Rh. jenense* Zenker) – длинных, узких, с параллельными "ветвями", горизонтально ориентированных и гладких (без царапин). Они резко отличаются по этим признакам от ризокораллиума Ценкера и должны быть выделены в самостоятельный таксон, причем не видового, а родового ранга. По этой причине я устанавливаю такой род под названием *Ilmenichnus ichnogen. nov.* с типовым видом *I. devonicus* (Геккер, 1930) (см. табл. III, фиг. 2 настоящей работы, а также ниже, с. 22). Одним (но только одним) из характерных признаков этого рода следов является гладкость стенок.

Значительная протяженность построек этого рода следов, а также рассматриваемых ниже следов *Zoophycos* объясняется не большой длиной их строителей, а тем, что они извлекали пищу из осадка, через который проедались. Поэтому длинные норы были для них естественны. Значительно более короткие следы *Rhizocorallium* и *Diplocraterion* представляли постройки-убежища донных беспозвоночных. *Ilmenichnus* лично мне известен из девона, карбона и перми; А. Зейлахер указал его из кембрия.

Из западноевропейской юры также известны длинные горизонтальные формы ризокораллид, сходные в этом с *Ilmenichnus*, но отличающиеся от него присутствием слепков царапин и, наверно, еще другими особенностями, судить о которых только на основании иллюстраций нет возможности. О них имеются сведения в уже названных работах Фарро [Farrow, 1966], Эгера и Уоллеса [Ager, Wallace, 1970] и Чизхолма [Chisholm, 1970] 2. Эти формы также требуется выделить в особый род.

Таким представляется мне наилучшее решение "проблемы *Rhizocorallium*". Что же касается следа *Corophioides*, с которым Р. Рихтер и некоторые другие авторы сравнивали и которому противопоставляли *Rhizocorallium*, то взгляд на него за последнее время также изменился.

К только что рассмотренным следам *Rhizocorallium* Zenker и *Ilmenichnus ichnogen. nov.* примыкает также встречающийся в подмосковном нижнем карбоне близкий к ним (также относящийся к группе *Rhizocorallidae*) след *Diplocraterion* Torell. Таково название этого следа, судя по палеоихнологической литературе самого последнего времени [Кнох, 1973; Fürsich, 19746] (см. также ниже, с. 00). У нас он найден только в одном месте. Из распространенных в подмосковном карбоне след сходен с *Rhizocorallium* тем, что его постройки ориентированы вертикально (строго вертикально!), а с *Ilmenichnus* – тем, что он с поверхности гладкий, без следов от царапин. Первоначально такие следы назывались то *Corophioides*, то *Diplocraterion*. Основную разницу между этими двумя родами следов видели в присутствии у *Diplocraterion* во-

¹ Я придерживаюсь обратной точки зрения (см. ниже).

² На фотографии такого "*Rhizocorallium*" из среднего лейаса Йоркшира, которую мне любезно прислал проф. Д. Эгер, видны на объемлющем ходе отпечатки резких грубых царапин.

ронок в устьях каналов и в отсутствии их у *Corophioides*. В недавно опубликованной работе Р.В.О.Б. Нокс [Кнох, 1973] на основании изучения *Corophioides* пришел к выводу, что эти следы обладают специфической особенностью — у них последующие ходы постройки облекают предыдущие на всем их протяжении, а не только наращивают в вершине. Этим постройки *Corophioides*, по мнению Нокса, существенно отличаются, в частности, от *Rhizocorallium*. Однако вскоре после опубликования этой работы Нокс нашел переходные формы между *Corophioides* и *Rhizocorallium* [Fürsich, 19746, с. 954].

О дальнейших перипетиях понимания следов *Corophioides* сообщает вторая статья Ф.Т. Фюрзиха [Fürsich, 19746]. Этот автор произвел детальный сравнительный анализ вертикальных построек с перемычкой — *Corophioides* Smith, *Diplocraterion* Torell и *Polyupsilon* Howell — и разделил их морфологические особенности на главные и второстепенные. Он признал особенности *Corophioides* недостаточными для выделения его в особый род. В результате все три рода были Фюрзихом объединены в один под названием *Diplocraterion* как ранее установленным. Данный случай наглядно характеризует зыбкость палеонтологических классификаций!

К постройкам с перемычкой, наращивавшимся в отличие от *Rhizocorallium* и др. по винтовой поверхности, относятся также широко распространенные в подмосковном карбоне *Zoophycos*. Они будут рассмотрены ниже.

Rhizocorallium Zenker, 1836

Постройки *Rhizocorallium* встречены в северо-западной части Московской синеклизы в основании слоев "а₅" и "а₆" михайловского горизонта разреза р. Мсты, а также в основании карбонатной пачки тарусского горизонта (толща "б") в Пикалеве и Великом Ручье.

Основание известняковых слоев "а₅" и "а₆" михайловского горизонта на р. Мсте. На правом берегу р. Мсты, под нижним концом д. Егла, у устья ручья Варушенька и выше по реке, хорошо обнажаются известняковые слои "а₅" и "а₆" окской "толщи переслаивания". Как уже упоминалось, окрашенное в красно-коричневый цвет основание этих слоев сплошь покрыто различными следами беспозвоночных (особенно демонстративна нижняя поверхность слоя "а₆"). В число этих следов входит и *Rhizocorallium* (№ 93-121, 252, табл. II, фиг. 1 и 2). Его постройки, начинаясь в твердом слое песчанистого известняка, вершинной дугой, иногда на 3 см, опускаются в подстилающий слой рыхлого песка или алевроита. Если их удалить, они выделяются на нижней поверхности слоя в виде петель или скоб среди густого "войлока" мелких ходов *Vermichnus* (№ 93-121, табл. II, фиг. 1; см. рис. 7). Встречающиеся в слое зоофикусы выходят на эту поверхность реже. Измерить полную высоту построек *Rhizocorallium* и диаметр объемлющего хода не удается; ширина построек доходит до 6-7 см; ориентировка по странам света различная. Обычно постройки расположены врозь, но встречены также пересекающие друг друга (рис. 8). На ядрах нор иногда видны слепки царепин (№ 93-252, табл. II, фиг. 2).

Основание известняков тарусского горизонта в Пикалеве. В больших Пикалевских карьерах разрабатываются известняки тарусского горизонта (толща "б"). Известняк подстилается окрашенным в темно-красный цвет железистым песчаником, ниже которого следуют песчано-глинистые отложения. С этого основания в большом количестве отходят вниз петлеобразные норы-постройки *Rhizocorallium* (№ 93-250, табл. IV, фиг. 1). Теснота заложения обусловила их неправильную форму: ранее заложенные мешали другим, позже прорытым. Однако общее направление нор сохранялось вертикальным или косым, хотя имеются также норы с почти горизонтальными участками. От нижней поверхности песчаникового слоя норы углублялись в нижележащий слой в среднем на 5 см. В связи с густотой заложения некоторые норы пересекаются, другие касаются друг друга. Наблюдались также усложненные вершинные дуги нор (ср. их описание у *Rhizocorallium* с Великого Ручья). Судя по поперечнику объемлющего хода, норы закладывались особями различного возраста. На-

именные размеры поперечника равны 4 мм, наибольшие 12 мм; наблюдались также промежуточные размеры. Поверхность объемляющего хода нор покрыта слепками царапин; тонкие ребрышки на его поверхности имеют тот же облик и то же направление, как у построек *Rhizocorallium*, с хорошо выраженными на их ядрах следами царапин [ср. Шуйский, 1966].

Основание известняков тарусского горизонта у д. Великий Ручей¹. В этом разрезе толща "б" начинается слоем 0,11 м песчано-глинистого известняка горчично-желтого цвета с небольшими красными пятнами. Нижняя поверхность этого слоя густо покрыта петлями нор *Rhizocorallium*, ориентированными вследствие густоты заложения, более или менее горизонтально или косо направленными вниз. На образцах видно, что наращивание норы часто происходило не в одной плоскости: дуга не удлинялась, а происходило наращивание ее вершины вниз или вверх (рис. 9, № 93-259). В результате у таких нор по-

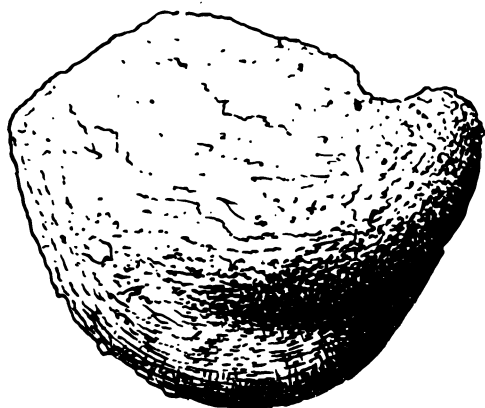


Рис. 9. Наслоенные вершины *Rhizocorallium* sp. с сохранившимися слепками царапин в основании карбонатной толщи тарусского горизонта ("б"). Д. Великий Ручей. № 93-259.
× 4/5

лучались вершинные дуги в несколько "этажей". Вследствие этого поперечник таких построек в их вершинах кажется непомерно толстым; на самом же деле поперечник каждой из прилегающих друг к другу вершинных дуг не больше 1,5 см². Такое "наслаивание" вершин дуг связано с их преобладающей в данном месте горизонтальной ориентировкой – В основании "а₆" на р. Мсте более редко расположенные вертикально ориентированные постройки *Rhizocorallium* меньшего диаметра, чем на Великом Ручье, таких "наслоений" не образуют.

На образцах с Великого Ручья только на вершине одной петли выступают слепки царапин (рис. 9). Так как эти постройки и таковые в Пикалеве (где они густо покрыты слепками от царапин) несомненно вырыты одним и тем же видом животных, становится ясным, насколько зависит от случая возможность сохранения царапин в ископаемом состоянии. Вместе с *Rhizocorallium* присутствуют мелкие ходы *Vermichnus*.

Ilmenichnus Hecker, ichnogen. nov.

Ilmenichnus, очень характерный для Главного дезонского поля (табл. III, фиг. 2), представляет в нижнем карбоне Московской синеклизы редкую окаменелость. Этот след был встречен на северо-западе в разрезе р. Мсты в известняках тарусского горизонта (толща "б") и несколько экземпляров такого следа были найдены также в алевролите с фауной ниже карбонатной толщи

¹ Д. Великий Ручей находится недалеко от Пикалева, и основание толщи "б" в обоих разрезах выражено одинаково.

² Ср. рис. 4, с в статье А. Зейлахера [Seilacher, 1967].

стешевского горизонта ("с"). На южном крыле следы *Ilmenichnus* наблюдались в нескольких разрезах михайловского горизонта на р. Оке.

Верх тарусского горизонта (толща "b") на р. Мсте. Здесь постройки *Ilmenichnus* находятся в верхней части горизонта, где были найдены также *Diploichnus* (правый берег реки, д. Ровное, см. с. 24). Здесь в плитах, сложенных очень тонкозернистым светлосерым известняком, *Ilmenichnus* представляют характерные окаменелости; они встречаются в виде разрозненных построек, а также группами. Одиночные постройки прямые, слабо изгибающиеся (рис. 10), в то время как в случае близкого соседства и залегания одних построек на других они изогнуты сильнее (рис. 11). Изгибы построек разной

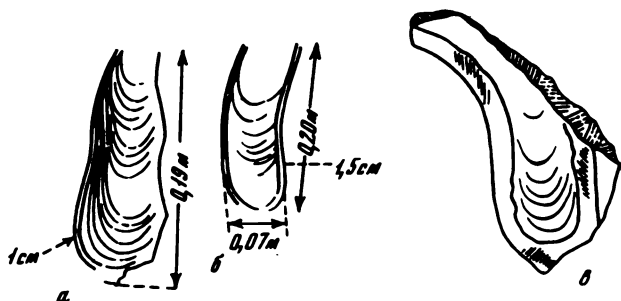


Рис. 10 а, б, в. Слабо изгибающиеся *Ilmenichnus* sp. Верх известняковой толщи "b" (тарусский горизонт). Правый берег р. Мсты, д. Ровное. Полевые рисунки

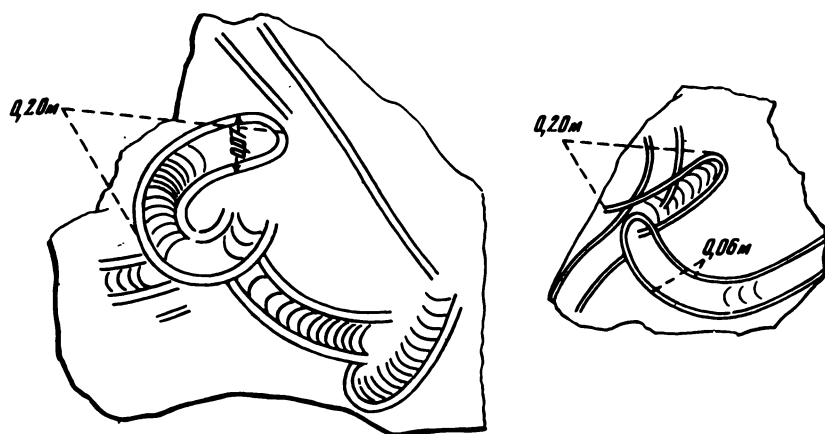


Рис. 11. Сильно изогнутые постройки *Ilmenichnus* sp. Верх известняковой толщи "b" (тарусский горизонт). Правый берег р. Мсты, д. Ровное. Полевые рисунки

величины. У всех наблюдавшихся *Ilmenichnus* отчетливо выделяется объемлющий ход: его поперечник равен 1–1,5–2 см. Ширина (поперечное сечение) у отдельных построек выдерживается: она равна 6–8 см; наблюдавшаяся неполная длина 27 см. Места (дужки) прежнего положения вершинной дуги в пределах перемычки обычно выражены ясно. Видимо, причиной того, что животные наращивали норы не в прямом направлении, а с изгибом, была теснота поселений.

Основание стешевского горизонта (толща "с") на р. Мсте. *Ilmenichnus* из более высокой части разреза на р. Мсте происходит с уровня 0,85 м ниже основания толщи "с", которое, заключая следы различных беспозвоночных и

скелетные остатки, представляет самые мелководные морские отложения начала значительной новой трансгрессии. Здесь в толще рыхлых кварцевых мелкозернистых песков проходит слой в 0,25 м алевролита с доломитизированными карбонатным цементом, серовато-желтого цвета с серо-фиолетовыми пятнами и жилками по различным ходам беспозвоночных (из ясных следов в обнажении отмечен также *Zoophycos*). Во взятой плите находятся две постройки *Ilmenichnus*, сохранившиеся в длину до 25 см; их максимальная ширина 8 см, диаметр объемлющего хода до 1,5 см. Как видно из изложенного, находки *Ilmenichnus* на р. Мсте приурочены к наиболее мелководным морским отложениям.

На южном крыле Московской синеклизы были обнаружены постройки *Ilmenichnus* в известняках михайловского горизонта в районе г. Алексина (Парсуковский карьер) (рис. 12). Одна постройка имела максимально наблюдавшуюся

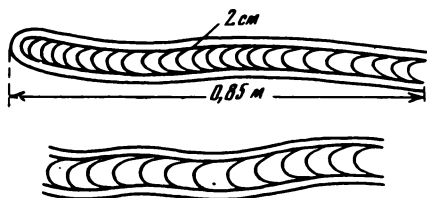


Рис. 12. Прямые постройки *Ilmenichnus* sp. Михайловский горизонт, г. Алексин, Парсуковский карьер. Полевые рисунки

у них длину (85 см), но и она была неполная. В соответствии с большой длиной постройки находится и ширина объемлющего хода (2 см); поперечник построек равен 7–8 см. На том же стратиграфическом уровне постройки *Ilmenichnus* были встречены также в другом карьере близ Алексина, на рч. Мышиге, а также примерно в 30 км западнее, в разрезе на р. Оке у д. Кольцово.

Diplocraterion Torell, 1870

В верхах тарусского горизонта (толща "b") на р. Мсте были встречены норы-постройки по принципу "U в U", которые раньше я отнес к роду *Corophioides* [Геккер, Ушаков, 1962]. Это следы были обнаружены группами в свободнолежащих плитах известняка на правом берегу р. Мсты, у д. Ровное (под школой). Здесь же были встречены плиты известняка с *Ilmenichnus* (см. с. 23). По последним данным эти следы относятся к роду *Diplocraterion* и стоят ближе всего к виду *D. parallelum* Torell из числа тех видов, которые Фюрших [Fürsich, 19746] оставил в этом роде после его ревизии. Но несомненно у наших каменноугольных следов имеются черты строения, отличные от кембрийских экземпляров Торелля.

Наблюдавшиеся нами постройки *Diplocraterion* опускаются строго вертикально в слой тонкозернистого известняка от его верхней абрадированной поверхности. Это верхняя, окрашенная окислами железа в красный цвет поверхность известняков тарусского горизонта (толщи "b"), которая в мстинских обнажениях в коренном виде не наблюдается. В нашем распоряжении находятся отсюда два складывающихся куска известняка; их вертикальная поверхность изображена на табл. III, фиг. 1 (№ 93–255) и рис. 13, а и б. На ней видно несколько построек *Diplocraterion*. Они расположены очень тесно; их ориентировка по странам света была различной.

Внешний контур построек с параллельными сторонами. Их максимальная высота (длина), которую можно восстановить, немного более 10 см. Наружный (объемлющий) ход, с диаметром 6–7 мм, выражен очень хорошо: его стенки не спались, такими же иногда оставались и некоторые более ранние вершинные дуги наружного хода, сейчас входящие в состав перемычки. Постройки *Diplocraterion* не соприкасаются друг с другом, реже пересекают друг друга, как это видно на изображениях.

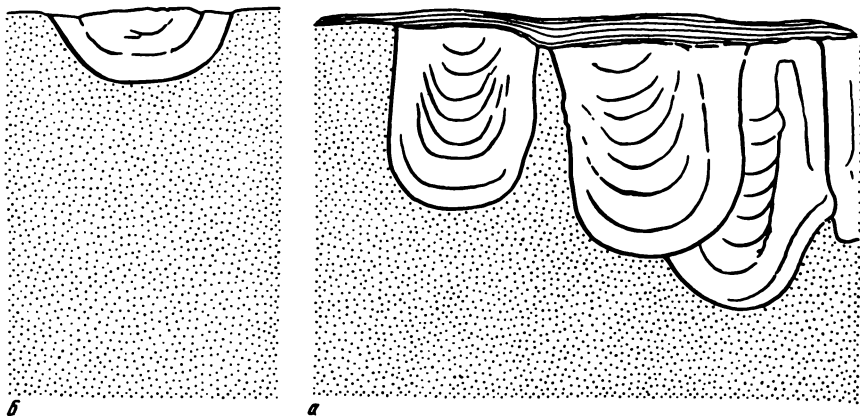


Рис. 13 а, б. Норы *Diplocraterion* sp. В верхней части тарусского горизонта ("б")

а – четыре норы (три из них пересекаются), сохранившиеся на значительную глубину (ср. табл. III, фиг. 1); б – нора, от которой сохранилась только вершина. Правый берег р. Мсты, д. Ровное

Эти следы представляют постройки в слабо уплотненном осадке. Сравнение отдельных следов показывает, что они были заложены в морском дне одновременно, при разном положении его поверхности, после чего дно подверглось сильному размыванию. О последнем говорит то, что некоторые постройки сохранились почти на всю глубину, от других же сохранились только нижняя часть норы, высотой в 3–3,5 см (рис. 13, б), или же только углубление от ее основания. В результате на верхней поверхности штуфа отчетливо можно видеть либо оба отверстия от объемлющего хода постройки, либо сплошную "щель", либо только ее основание.

Из последнего наблюдения и из других особенностей строения нор можно сделать следующие выводы. Во-первых, осадок продолжительное время оставался достаточно рыхлым, пригодным для вырывания в нем нор. Во-вторых, эти следы представляют не норы проедания, чем в основном были, например, постройки *Zoophycos*, а жилища-убежища. Это предположение подкрепляется также значительным диаметром объемлющего хода постройки, свидетельствующим о том, что животное длительно занимало нору, а также тем, что ход не спадался. В пользу отнесения *Diplocraterion* к норам-жилищам говорит также то, что по сравнению с норами *Ilmenichnus* и особенно *Zoophycos*, они были короткими. Длина норы была достаточной для того, чтобы животное могло сидеть в ней укрывшись.

Таким образом, в конце тарусского времени (при отложении верхней части толщи "б") рассматриваемый участок довольно длительно был местом поселения зарывающихся сестонофагов, оставивших постройки *Diplocraterion*. Впоследствии верхняя часть толщи "б" подверглась размыву; на основании затронутых размывом частей нор *Diplocraterion* можно сказать, что им было уничтожено больше 10 см в некоторой степени затвердевших известковых осадков. Покинутые постройки длительно промывались водой или забивались проносившимся ею материалом. Это сказалось в том, что они имеют мелкоячеистую поверхность, видимо, от растворения породы; кроме того, гидроокислами железа окрашен на некоторую глубину не только известняк под верхней поверхностью размывтой толщи "б", но также известняк по периферии объемлющего хода нор. Следов царипин на поверхности нор не видно. Если они и были, они впоследствии подверглись растворению. Обитание в условиях большой подвижности воды, по-видимому, было характерно для строителей следов *Diplocraterion*. Это подтверждается наблюдениями Р. Голдринга [Goldring, 1962] в верхнем девоне Англии, где по трубкам *Diplocraterion* удается установить несколько поверхностей размыва.

Из истории изучения. Постройки с перемычкой, наращивавшиеся по винтовой поверхности, – зоофикосы (таонурусы, спирофитоны) – изучаются уже более полутора лет. Как мы уже видели (с. 5), сведения о них в печати впервые появились в России [Fischer, 1811; Фишер, 1812]. Позднее Фишер фон Вальдгейм вернулся к ним в книге "Ориктография Московской губернии" (Fischer de Waldheim, 1837, p. 152). Согласно правилам приоритета, сейчас употребляется латинское название *Zoophycos* (Massalongo, 1855), а не бывшие ранее употребительными названия *Taonurus* (Fischer-Ooster, 1858) и *Spirophyton* (Hall, 1863). Что же касается данного Фишером фон Вальдгеймом [Fischer, 1811] названия *Umbellularia*, то оно представляет название нынеживущего кишечнополостного, не имеющего никакого отношения к рассматриваемой окаменелости. Поэтому оно не пригодно (кроме того, публикация Фишера осталась мало известной). В третий раз зоофикосы были указаны отсюда же под названием *Sagminaria calcicola* gen. nov. sp. nov. Г. Траутшольдом [Trautschold, 1867]. Этот автор скорее склонялся к мнению о растительной природе этих окаменелостей; он дал примитивный рисунок *Sagminaria* (рис. 14)¹. С этого времени было высказано много противоречивых мнений относительно природы зоофикосов и до сих пор споры продолжаются.



Рис. 14. *Sagminaria calcicola* Trd. (Trautschold, 1867, с. 46)

Zoophycos представляет всемирно распространенный след морских беспозвоночных (№ 93–256, табл. IV, фиг. 2). Генцшель в своей сводке [Häntzschel, 1975] указывает его возраст с ордовика до миоцена. Я видел след *Zoophycos* также в нижнем кембрии на р. Лене, выше г. Якутска, и встречал изображение образца из неогена Европы. Находки *Zoophycos* в отложениях всего фанерозоя (включая неоген) делали вероятным существование животных, которым этот след принадлежит, также в современных морях. И, действительно, такие следы были обнаружены А. Зейлахером [Seilacher, 1967] в жерне скважины в современных морских осадках в Тихом океане (у Вальпарайсо, Чили), поднятых с глубины 3800 м.

В нашей стране А.Н. Криштофович [1911] описал зоофикосов из района бухты Тихой около Владивостока; отложения эти раньше принимались за юрские, а теперь относятся к перми. Будучи знаком с литературой по таким образованиям, в которой они относились к водорослям, а также со статьями С.Дж. Сарла [Sarle, 1906а, б], видевшего в них ходы многощетинковых червей, Криштофович правильно счел их за окаменевшие ходы животных. Криштофович писал [с. 483–484]: "Мне вовсе непонятно, как могли бы сохраниться в вертикальном положении неискаженные и несплюснутые водоросли, если они (как это ясно видно) не были инкрустированы, как они могли остаться там долгие годы, пока их постепенно засыпал песок. С другой стороны мне вполне понятно, что, опускаясь, червь выполнял илом и детритом пустые места, а когда он погибал сам, оставшиеся пустоты (ось и края) выполнялись просто песком". Таким образом, еще до работ Руд. Рихтера о следах жизни червей и других беспозвоночных и о способе образования сложных следов с

¹ Траутшольд сообщал [1867], что в комментарии к своей геологической карте Московской губернии он уже употреблял название *Sagminaria*. Данное им название происходит от латинских слов: *sagmina* – священный пучок травы, *calcis* – известняк и *solo* – живу, обитаю.

"перемычкой" (Spreite) типа *Rhizocorallium* и *Diplocraterion* природа таких проблематик прояснилась.

Несмотря на это, в печати продолжали появляться и до сего времени появляются работы, иначе объясняющие природу зоофикосов¹. Так, Г. Люка [Lucas, 1938], встретив в алжирско-марокканских верхнелейасовых отложениях многочисленные образования типа зоофикосов (*Cancellophycus*) и обнаружив в заключающей их породе много спикул альционарий (из восьмилучевых кораллов), заключил, что зоофикосы близки к горгониям. Таким образом, получилось, что через 125 лет после Фишера фон Вальдгейма этот автор, основываясь на общем внешнем сходстве и на содержании в породе скелетных элементов кораллов, пришел к сходному мнению с Фишером относительно систематической принадлежности зоофикосов. Л. Данжар [Dangeard, 1947], знакомый со статьей Люка, установил присутствие в слоях того же возраста в Нормандии вместе с *Cancellophycus* спикул губок и небольшого количества спикул альционарий. В отличие от Люка он правильно предположил, что по соседству с *Cancellophycus* находились заросли губок, ничего общего с альционариями не имеющие. Данжар указал, что *Cancellophycus* действительно напоминают альционарий, но что необходимо искать их остатки более хорошей сохранности, дабы понять систематическую принадлежность этих окаменелостей. В том же году была опубликована статья Р. Леграна [Legrand, 1948] по поводу *Spirophyton* в турне Бельгии. Автор склоняется к мнению об их органической породе, но не уверен в их принадлежности к следам организмов. Наиболее удивительно то, что в большом курсе палеонтологии Л. Море (Moret) даже в 4-м его издании [1958] зоофикосы (*Cancellophycus*) безоговорочно трактуются как альционарии, близкие к горгониям.

В последнее время также появляются статьи, авторов которых не убедили доказательства, приводимые наиболее компетентными палеоихнологами нашего времени, и которые пытаются дать зоофикосам другое толкование. К таким неудачным произведениям относятся многочисленные статьи М. Плички [Plicka, 1962, 1968, 1970 и др.], затем А. Мак-Гугана [McGugan, 1963] и Э.П. Пламстед [Plumstead, 1967]. Мак-Гуган имел в своем распоряжении большой материал по зоофикосам из пермских отложений Западной Канады и даже увидел в нем поперечные сечения ходов в породе (которые не наблюдало большинство его предшественников), однако он не разобрался в их отношении к особенностям, видимым в горизонтальных сколах построек. По этой причине он склоняется к представлению о растительном происхождении части остатков. Пламстед, по-видимому, палеоботаник, после описания остатков настоящих девонских растений из Южной Африки рассмотрела частые здесь зоофикосы. Несмотря на то, что она сама по пунктам обсудила все "за" и "против" отнесения зоофикосов к следам роющих животных или к растениям, — она все же склонилась к последним: увидела в зоофикосах остатки водорослей, сохраненных на месте роста. Наконец, у Плички мы находим совершенно невероятное толкование зоофикосов как отпечатков частей нежнейшего тела многощетинковых червей из семейства Sabellidae². Пличка видит в этих бесспор-

¹ В статье "Восьмилучевой коралл или след жизни?" В. Генцшель [Hantzschel, 1958] дает обзор (в виде таблицы) самых различных толкований природы построек *Zoophycos*, в том числе как неорганических образований. Здесь я останавливаюсь только на некоторых из них.

² Станным образом такое же допущение по отношению к орной форме *Zoophycos*, а именно *Z. caputmedusae* (Massalonga) делает У.Дж. Кеннеди [Kennedy, 1970, с. 273]. Еще один автор, О. Жиротти [Girrotti, 1970], держится на основании своего материала из Италии на природу зоофикосов взглядов Плички. Двамя годами раньше, таким же было мнение Г.Р. Стивенса [Stevens, 1968] относительно зоофикосов из Новой Зеландии, в то время как Б.Д. Вебби [Webby, 1969] и Д.В. Льюис [Lewis, 1970], писавшие вслед затем о зоофикосах также из третичных отложений Новой Зеландии, полностью отрицали возможность толкования зоофикосов по Пличке.

ных следах проедания через осадок отпечатки простомиума (головных лопастей) червей, с венчиками жаберных нитей спиральной формы; при этом он обходит молчанием вопросы: как могли сохраниться, да еще в песке и в ненарушенном виде, отпечатки многоярусных образований с диаметром до 60 и более см и как совместить его представление о природе этих образований с наблюдаемым их взаимным пересечением. Пличка в семи статьях (первая вышла в 1962 г., а последняя в 1970 г.) упорно защищает и развивает свой взгляд на природу *Zoophycos*, несмотря на его обстоятельную критику со стороны чешского палеонтолога Б. Боучека [Bouček, 1964], последовавшую сразу вслед за выходом в свет первой статьи Плички: Боучек указал, что между постройками зоофикосов и простомиумами многощетинковых червей существует лишь некоторое внешнее сходство. Для С.Дж. Сарла [Sarle, 1906a,b], знавшего о самых разнообразных толкованиях природы зоофикосов, которые существовали в его время, и занимавшегося ими за полстолетия до Плички, наблюдавшихся пересечений зоофикосов было достаточно, чтобы уверенно разделить мнение тех исследователей, которые считали зоофикосов за следы деятельности роющих многощетинковых червей.

Таковы встречавшиеся еще до последнего времени разноречивые взгляды на природу зоофикосов: настоящие ли это окаменелости – отпечатки, или же следы жизни животных.

Однако для всех исследователей этих окаменелостей, за исключением небольшого числа только что названных, ясно, что зоофикосы представляют следы беспозвоночных – грунтоедов (детритофагов), оставленных в рыхлых морских осадках. Мнения этих палеонтологов расходятся в основном только по вопросу, насколько близко или различно строение этих следов, а поэтому можно ли их объединить под одним родовым названием (*Zoophycos*) или необходимо различать несколько родов, по крайней мере два – *Zoophycos* и *Spirophyton*, как это сделал С. Симпсон в статье "Notes on *Zoophycos* and *Spirophyton*" [Simpson, 1970]¹. В. Генцшель [Häntzschel, 1975] условно делит *Zoophycos* на две основные формы: на геликоидные и плоские.

Несмотря на множество работ, написанных о *Zoophycos*, полное описание этого рода следов отсутствует. Отсюда происходит множество синонимов, из которых некоторые, вероятно, будут сохранены в качестве отдельных родовых названий. Таково заключение Генцшеля в его последней работе о следах беспозвоночных [Häntzschel, 1975].

Кроме заведомых зоофикосов, за последние годы были описаны формы следов, сходные с ними, но в то же время обладающие некоторыми своеобразными особенностями, например присутствием резко выраженных радиальных ребер [см. Stevens, 1968; Girotti, 1970]. Существуют также не проверенные окончательно указания (по полевым наблюдениям), что не у всех зоофикосов имелся объемлющий ход. В связи с этим вопрос об общей системе зоофикосов до сего времени остается нерешенным и на Ливерпульской международной конференции по ископаемым следам [1970] было высказано пожелание продолжить детальное изучение этих многообразных следов, чтобы прийти к единому мнению.

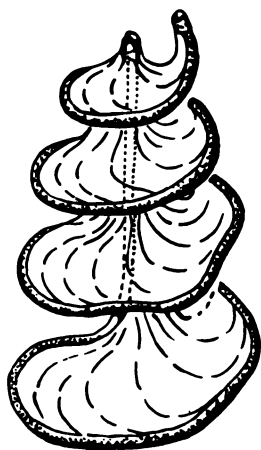
В нашей стране в самое последнее время в печати появилось предварительное сообщение В.П. Горского [1976] о массовых находениях *Zoophycos* в терригенных нижнепермских отложениях Печорского угольного бассейна, а также в визейских известняках р. Кожим.

Особенности строения *Zoophycos*. Общая форма нор зоофикосов геликоидная, форма винтовой лестницы (*Wendeltreppenbau* у Генцшеля) или штопора. Образования "винтовой" постройки *Zoophycos* можно себе легче всего пред-

¹ В этом сборнике [Trace fossils, 1970] специально следам *Zoophycos* посвящены статьи С. Симпсона и М. Плички. Много данных о зоофикосах (вследствие их частого нахождения в нижнекаменноугольных (миссисипских) отложениях) содержится также в статье Х. Родригеса и Р. Гутшика [Rodríguez, Gutschick, 1970].

ставить по рисунку, данному Зейлахером [см., например, Seilacher, 1959], на котором показаны различные направления обеих дуг объемлющего хода: одна из них занимает в постройке центральное вертикальное положение, а другая (обычно нами наблюдаемая) путем постепенного продвижения описывает винтовую поверхность (рис. 15). В верхней части постройке обе дуги соприкасаются

Рис. 15. "Модель" постройке *Zoophycos* (на самом деле обороты располагаются теснее) (A. Seilacher, 1958, табл. II, фиг. 37, увелич.)



ся (эти места постройке удается наблюдать чрезвычайно редко). Скульптура *Zoophycos* в плоскости наложения расколов очень напоминает закручивания слоев водорослей, что до сего времени продолжает вводить в заблуждение тех, кто с ними впервые встречается.

Ввиду указанной общей формы построек зоофикосов горизонтальный раскол пласта с ними неровен (№ 93-251, табл. V). Он вскрывает неполный "оборот винта", продолжение которого вниз лежит в породе, глубже поверхности раскола, а продолжение вверх сколото. Как это наблюдалось многими исследователями, очень часто внешний контур геликоидной постройке *Zoophycos* неровный, с выступами ("языками") различной длины и формы. На рис. 16 и 17 показано, что эти выпячивания нор зоофикосов могут в сторону своего наружного края то расширяться, то сужаться. Один завиток постройке имеет в поперечном сечении форму, показанную на рис. 18, а форма построек в плане показана на многих иллюстрациях.

Размеры поперечников построек *Zoophycos* бывают различными. Укажем на наиболее крупные мною наблюдавшиеся. Так, неполный размер поперечника одной спирали (карьер Заборье вблизи г. Серпухова) был равен 0,55 м (рис. 18); в другом случае (рч. Рагуша, гор. "с₂") наблюдался тот же размер.

При рассмотрении зоофикосов возникает вопрос, при движении животного по часовой стрелке или против нее (если смотреть на постройку сверху) происходило наращивание постройке? Выяснением этого вопроса занялся и подсчеты произвел Пличка [Plička, 1968]. Из рассмотренных многочисленных экземпляров зоофикосов Пличка получил одинаковое число (50%) право- и левозакрученных форм построек. Такой результат подсчетов можно было ожидать, так как для червя было безразлично, в какую сторону двигаться.

Постройке зоофикосов вообще могут иметь различную высоту; они бывают от низкокониических до более высококониических. Зоофикосы из подмосковного карбона принадлежат к низкокониическим. Несколько более высококониические формы нами наблюдались очень редко: одной из таких точек является с. Селище при истоке р. Волги из оз. Волго. Здесь слой известняка "а₈" веневского горизонта содержит несколько более высококониических формы *Zoophycos*, причем с очень резкими, грубыми "дужками".

Центр поверхности постройке в месте прохождения ее вертикальной оси обычно выпуклый (рис. 18); он может выдаваться в различной степени. Мною

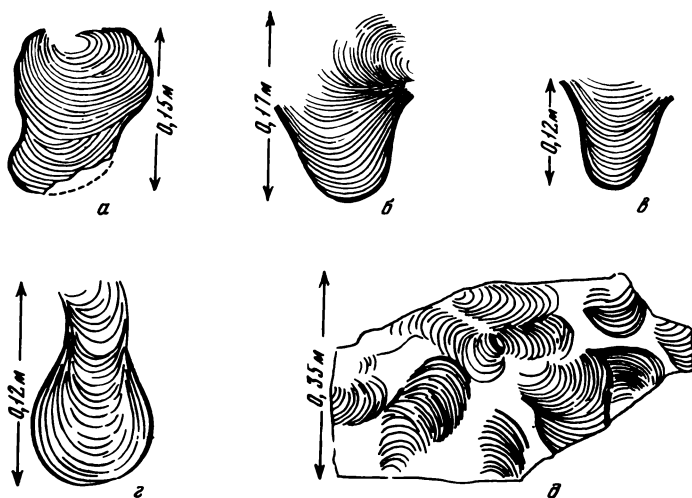


Рис. 16 а-д. Постройки *Zoophycos* sp.

а-г - участки отдельных построек с хорошо выступающим объемлющим ходом; д - скопление построек на поверхности плиты. Верхи известнякового слоя "а₇" (алексинский горизонт). Правый берег р. Мсты, против уроч. "Витцы". Полевые рисунки

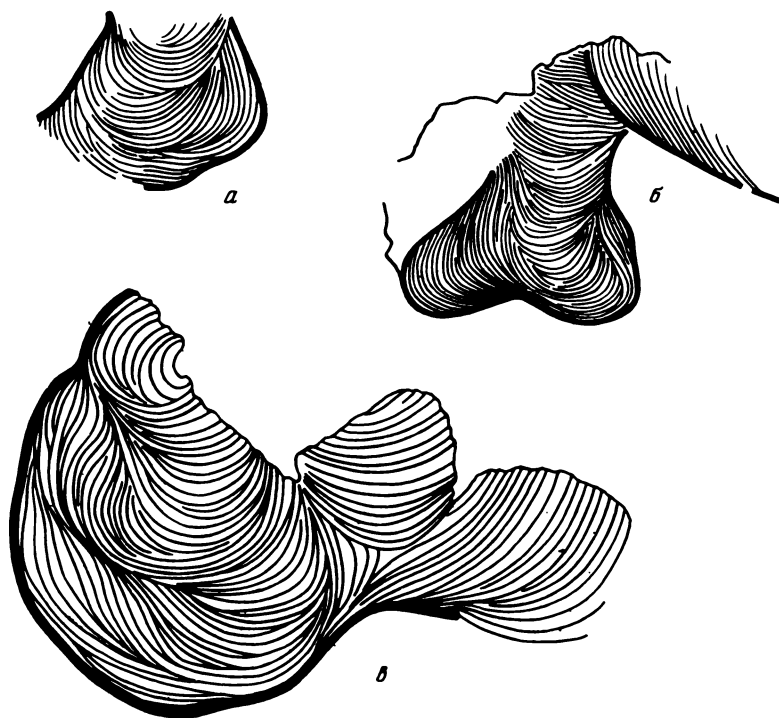


Рис. 17 а, б, в. Постройки *Zoophycos* sp. Участки отдельных построек (в более крупном масштабе). Основание карбонатной толщи стешевского горизонта ("с"). Правый берег р. Мсты, выше д. Ровное. Полевые рисунки



Рис. 18. Контур постройки *Zoophycos* sp. – выпуклостью вверх. Карьер Заборье близ г. Серпухова. Полевой рисунок

редко наблюдались постройки *Zoophycos* с углублением в центре завитка (например, в "а₂" на р. Мсте, где на одной плите я мог наблюдать постройки *Zoophycos* как с выпуклыми, так и с вогнутыми центрами)¹. Преобладание построек зоофикосов с выпуклым центром понятно: животное двигалось в осадке сверху вниз. К.Г. Войновский-Кригер [1962], наблюдавший множество зоофикосов в нижнепермских отложениях Средней Печоры, пишет, что во всех случаях приостренная конусообразная вершина их построек была направлена вверх. Эту особенность автор рекомендует использовать для установления лежачего и висячего боков слоев. Об обращенности центра норы зоофикосов вверх из иностранных авторов писали также С. Дж. Сарл [Sarle, 19066] и А. Мак-Гуган [McGugan, 1963]. Наоборот, Э. Фогт и В. Генцшель, изучавшие зоофикосов в писчем мелу северной части Западной Европы, пишут, что их вертикальные воронкообразные сечения по большей части были направлены острием вниз и что эта особенность (за некоторыми исключениями) может быть использована для определения лежачего и висячего боков слоев [Voigt, Häntzschel, 1956, с. 120]. Таким образом, наблюдения и рекомендации ученых разошлись!

Расколы плит с зоофикосами нередко проходят по характерному для них объемлющему ходу построек, вскрывая его на некотором протяжении (табл. IV, фиг 2). Это показывают наши рис. 16 и 17 с частей построек зоофикосов, в некоторых случаях с их выступами, отчетливо видимым краевым ходом. В одной из последних статей о *Zoophycos* из мест, откуда они раньше не описывались, а именно в статье Б. Бишофа [Bischoff, 1968] о *Zoophycos* из эоцена Греции, описываются его постройки с особенно отчетливо выраженным объемлющим ходом. Точно также изображение *Zoophycos* с очень рельефно выраженным объемлющим ходом дает Н.Б. Вассоевич на табл. IV в статье "О некоторых флишевых текстурах (знаках)" [1953]. Образец происходит из верхнемелового флиша Кахетии.

Как известно, присутствие этого хода является хорошим доказательством того, что зоофикосы не представляют отпечатки водорослей. Если бы М. Пличка обратил внимание на присутствие этого хода на обследованных им образцах, он должен был бы отказаться от версии, что они представляют отпечатки простомииумов червей (см. с. 28). На иллюстрациях самого Плички [Plička, 1968] участки краевого хода можно видеть на изображениях *Zoophycos circinnatus* (Brongn.) – табл. 107, фиг. 3 и *Zoophycos* sp. – табл. 108, фиг. 3.

Другие авторы, видевшие объемлющие ходы построек *Zoophycos*, понимали их неправильно. Так, Р. Рюдмен [Ruedeman, 1930] принял такой ход за самого червя – создателя постройки (!); А.П. Лоринг и К.К. Ванг [Loring, Wang, 1971] "углубили" его мнение, считая зоофикосов за морские растения; а наблюдавшегося Рюдменом "червя" они приняли за животное, пасшееся на краю водоросли перед ее захоронением!

Зоофикосы выступают в породе лучше, если они окрашены окислами железа, что можно было наблюдать неоднократно. Окрашивание известняка в первую очередь шло по более слабым местам в нем, а такие места представляли участки прежнего осадка, через которые проедались животные. Окрашивание (например, в красный цвет в верху толщи "в" на р. Мсте) облегчает обна-

¹ Е.А. Иванова [1949, табл. 8, фиг. 1–7] изображает *Zoophycos* из касимовского верхнего карбона с углубленным центром завитка.

ружение зоофикосов в породе: на светлом фоне известняка очень отчетливо, будто нарисованные, выступают ряды красных лунок — поперечные сечения построек зоофикосов (№ 93—116, табл. III, фиг. 3; рис. 19).

Они очень характерны. Это узкие пластины, в общем вытянутые параллельно напластованию слоев. В таких поперечных сечениях отдельные последовательные ходы роющего организма, за исключением последнего, объемлющего хода, имеют вид лунок, последний же ход в сечении круглый (рис. 20). Объясняется это тем, что последний ход не был смят и частично засыпан, в то время как форма всех предыдущих ходов была изменена следовавшим за ними объемлющим ходом. Поперечные лунчатые сечения отдельных ходов не абсолютно одинаковы: их форма зависит от того, насколько сильно предшествующий ход был срезан или смят последующим (№ 93—116, табл. III, фиг. 3). Литература о *Zoophycos* показывает, что лишь немногие исследователи наблюдали поперечное сечение нор в породе (ряды лунок и круглый в сечении объемлющий ход), которое так хорошо удается наблюдать на нашем материале. Этими авторами были С.Дж. Сарл [Sarle, 19066], П. Антэн [Antun, 1950], Э. Фогт и В. Генцшель [Voigt, Häntzschel, 1956], Х. Ябе [Yabe, 1950] и Вебби [Webby, 1969]; пишет и изображает объемлющий ход, без правильного его понимания, А. Мак-Гуган [McGugan, 1963].

Существует определенная разница между особенностями объемлющего хода постройки, с одной стороны, у *Ilmenichnus* и *Rhizocorallium* и, с другой, у *Zoophycos*. У первых двух родов следов объемлющий ход всегда выражен очень отчетливо, выступает резко. У *Zoophycos* же он даже не сразу бросается в глаза: как было сказано, не все исследователи его замечали. Основная же разница в объемлющем ходе заключается в том, что у *Ilmenichnus* и *Rhizocorallium* он наращивался только в вершине петли, по всей же остальной периферии постройки животное пользовалось старым объемлющим ходом. В то же время обитатель постройки *Zoophycos* надрезал свежий грунт не только в дистальном конце постройки, но по всей ее дуге значительной протяженности. Такая особенность передвижения в осадке создателя нор *Zoophycos* представляла для него несомненную выгоду по линии питания. И еще одну выгоду получал он в том же отношении: он мог использовать богатый пищевой грунт не только в горизонтальном (как *Ilmenichnus*) или вертикальном (как *Rhizocorallium*, *Diplocraterion*) направлениях — углубление в грунт по винтовой поверхности позволяло использовать его одновременно и вширь и вглубь и притом очень полно, что несомненно представляло для животного преимущество. Видимым следствием этого является то, что постройки типа *Zoophycos*, как было сказано, пользуются очень широким распространением и их создатели были удивительно долговечными — существуют до настоящего времени.

Даже основываясь только на различной активности в грунте и, следовательно, на различной степени использования его пищевых ресурсов, можно предположить, что следы *Zoophycos* безусловно являются идеальными постройками проедания, в то время как *Rhizocorallium*, *Ilmenichnus* и *Diplocraterion* представляют постройки другого назначения. Как уже было сказано, Руд. Рихтер [Richter, 1926] видел в *Rhizocorallidae* норы "ловцов планктона", т.е. норы-убежища, вырытые в грунте для того, чтобы, сидя в них, вылавливать несомую водой пищу. По-видимому, это основное назначение таких нор. Однако в случае большой длины норы, которую можно наблюдать у части ризокораллид, а именно у *Ilmenichnus*, можно предположить, что ее сооружение доставляло ее создателям также пищу: вряд ли нора такой длины была нужна для укрытия тела животного¹. Такое допущение может быть тем более правдоподобно, что именно создатели *Ilmenichnus* рыли норы горизонтально, в приповерхностном слое осадка, который содержал пищевые частицы.

Зоофикосы в нижнем карбоне Московской синеклизы. Как уже упоминалось, зоофикосы являются наиболее часто встречающимися следами беспозвоночных

¹Такую точку зрения о "двойном питании" хозяев следов *Ilmenichnus* высказывает также Б.В. Селвуд [Sellwood, 1970, с. 495].

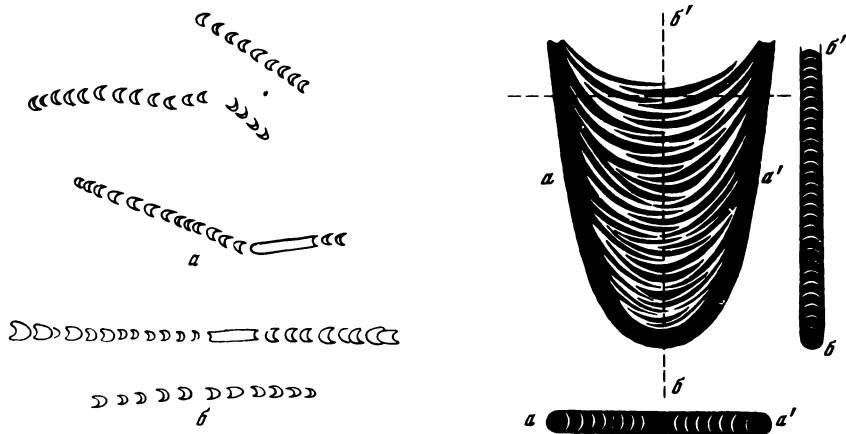


Рис. 19 а и б. Поперечные сечения построек *Zoophycos* sp. в стенках обнажений

а – северо-западное крыло Подмосковной синеклизы; б – правый берег р. Мсты, выше д. Ровное, толща "с" (стешевский горизонт). Полевые рисунки

Рис. 20. Схематический рисунок выступающей части постройки *Zoophycos* sp. и два разреза через нее. Показаны круглое сечение последнего, объемлющего хода и серповидные сечения предыдущих ходов

а-а' – поперечное сечение; б-б' – продольное сечение

в нижнем карбоне Московской синеклизы. Их можно видеть почти всюду, в многих горизонтах, в многих слоях. Благодаря этому, а также различной их сохранности, весьма ясным становится строение этих образований и хорошо выясняются условия, требовавшиеся для существования животных, оставивших эти следы. Московские зоофикосы принадлежат к наиболее обычной форме этих следов (табл. V; рис. 16, 17).

Следующим исследователем, после Фишера фон Вальдгейма и Траутшольда, который имел дело с зоофикосами в нижнем карбоне Московской синеклизы, был М.С. Швецов. Детально изучая нижний карбон южного крыла синеклизы, он находимые в нем "плоско-воронкообразные образования" принимал за стелющиеся водоросли ("травянистые растения") [1932]¹. Придерживаясь такого взгляда, Швецов обосновывал им свои выводы относительно возможных глубин моря серпуховского времени, в котором зоофикосы "произрастали". Приняв эти остатки за растения и учитывая возможные пределы вертикального распространения донных водорослей в зависимости от проникновения света на глубину, Швецов относил образование осадков тарусского горизонта, изобилующего такими "растительными остатками", но лишенных стигмариий, на глубины нескольких десятков метров, и, наоборот, глубину отложения осадков сланцеватых глин стешевского горизонта, лишенного всякой "автохтонной растительности", он определял более чем в 60 м, т.е. ниже пределов, благоприятных для жизни донных растений [Швецов, 1932, с. 107 и 114]. Заключение М.С. Швецова относительно мелководности бассейна в тех местах, которым свойственны "вихревидные образования" (зоофикосы), было правильным, но ход мыслей этого автора, приписывавшего эти образования растениям, был ошибочным.

Я познакомился с зоофикосами в 1934 г., приступив к изучению нижнего карбона северо-западного крыла Московской синеклизы, и в устных сообщениях и статьях [Геккер, 1938а,б, 1940] разъяснял природу и значение этих

¹ В работе сотрудницы М.С. Швецова Л.М. Бириной [1938] встречается название "метельчатые водоросли".

окаменелостей и других следов животных, перед тем понятию неправильно¹. После этого также другие исследователи нижнего карбона Московской синеклизы стали рассматривать следы *Zoophycos* и некоторые другие, считавшиеся проблематическими, как следы жизнедеятельности животных — обитателей дна раннекарбонического моря. Сюда относится статья Т.Г. Сарычевой [1940] о фауне мелководных отложений, в которой помещено несколько фотографий пришлифовок *Zoophycos* из южного крыла Подмосковского бассейна и дано их общее описание. В своих описаниях разрезов нижнего карбона северо-западного крыла Б.С. Соколов [1944, 1959] также правильно рассматривал *Zoophycos* как следы деятельности донных беспозвоночных (червей).

Постройки зоофикосов пронизывают слои в различной степени густо: то их немного, то значительное количество, то они переполняют пласты (табл. V). Из таких массовых местонахождений зоофикосов наиболее замечательным является расположенное в верхней трети известнякового слоя "а₂" алексинского горизонта в разреза р. Мсты. Зоофикосы встречаются здесь в огромном количестве, переполняют породу и вместе с ними ничего, кроме редких простых горизонтальных ходов, не находится. В средней части "а₂" на р. Мсте постройки *Zoophycos* также встречаются, но их не так много и не только они здесь имеются.

Много зоофикосов содержит также основание стешевского карбонатного горизонта ("с") в разрезе той же реки. Ниже этого основания в терригенной пачке имеется прослой, отмечающий первый заход стешевского моря в эту местность: в нем много различных следов беспозвоночных, в их числе также *Zoophycos*. Обильны зоофикосы в этой толще и выше по разрезу, в основании слоя с *Desmichnus* (см. рис. 34).

Богата зоофикосами, притом крупного размера, также пачка "с₂" стешевского горизонта на рч. Рагуше. Они встречаются здесь в отличие от пачки "с₁" по всей ее мощности; вместе с ними наблюдаются также простые извивающиеся горизонтальные ходы (см. с. 13).

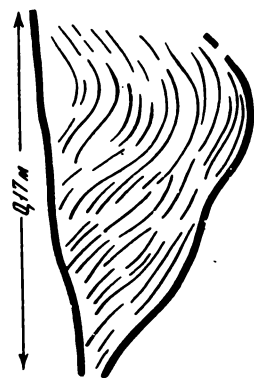
Богатое местонахождение зоофикосов имеется также в тарусском горизонте (толща "b") в разрезе Барановой Горы на Верхней Волге: слой переполнен густо расположенными следами этого рода следов. Скопления зоофикосов встречаются также во многих других местах. Более редкие постройки этих следов можно наблюдать, например, на р. Мсте, вместе с другими следами, в основании слоя "а₆" михайловского горизонта и в многих других местах и горизонтах.

В нижнем карбоне Московской синеклизы зоофикосы бывают приурочены то к маломощным морским пачкам, то содержатся в пачках слоев большей мощности (например, в верхней трети "а₂" разреза р. Мсты). Это говорит о существовании то кратковременных, то длительных поселений грунтоедов на одном и том же участке морского дна. Нередко наблюдалось, что в маломощных пачках известняков, подстилаемых и покрываемых терригенными образованиями и представляющих "клинья" карбонатных морских осадков в терригенной толще, частота построек *Zoophycos* в вертикальном направлении уменьшается. Например, в слое "а₄" разреза р. Мсты, который содержит много зоофикосов, их число особенно велико в его нижней и верхней частях; в середине слоя оно меньше. Это хорошо понятно, так как грунтоеды, образовавшие постройки *Zoophycos*, были обитателями особенно мелких вод, а низ и верх морского известнякового "клина" представляют более мелководные карбонатные морские отложения, чем его середина.

Та же закономерность, а именно приуроченность многочисленных зоофикосов к верхней части известнякового "клина", наблюдается в разрезе рч. Охотли в слое "а₁" и в разрезе рч. Прикши в известняках "а₁" и "а₆".

¹ Позже я писал о следах жизни в ряде работ, преимущественно методического содержания [Геккер, 1955, 1956, 1957, 1964; Геккер, Осипова, 1957] и поместил некоторые формы в разделе "Черви" справочника "Основы палеонтологии" [Геккер, Ушаков, 1962].

Рис. 21. Пересечение постройки *Zoophycos* sp. прямым ходом. Верхни известнякового слоя "a₂" (алексинский горизонт). Правый берег р. Мсты, против уроч. "Витцы". Полевой рисунок



Таким образом, собранные нами данные о распределении построек *Zoophycos* в нижнем карбоне Московской синеклизы однозначно показывают, что их строители жили на мелководных участках моря¹. Этот вывод противоречит представлению А. Зейлахера о том, что постройки *Zoophycos* приурочены к тиховодной, относительно глубоководной зоне морского дна (третьей считая от берега), которую он так и называет "зоной фации *Nereites*" [Seilacher, 1963а,б, 1967]. Это расхождение во взглядах может быть объяснено тем, что наши данные относятся к палеозойским зоофикосам, Зейлахер же имел дело в Германии с мезозойскими местонахождениями. В ходе геологической истории, очевидно, изменились места жизни создателей построек *Zoophycos*: из мелководья они перешли жить на большие глубины. Таким образом, в истории этих животных также имел место процесс, хорошо известный для других групп обитателей моря. перешли жить на большие глубины. Таким образом, в истории этих животных также имел место процесс, хорошо известный для других групп обитателей моря.

Что же касается общих обстановок жизни, то наш материал полностью подтверждает мнение многочисленных других исследователей о том, что создатели построек *Zoophycos* были обитателями только моря. Мне стало известно только одно указание, а именно Дж. Галлоуэй [Galloway, 1922] на нахождение *Zoophycos* в солоноватоводных дельтовых отложениях. Однако для этого случая вполне можно допустить, что автор статьи имел дело с кратновременным заходом моря в область развития преимущественно речных отложений: строители *Zoophycos* находились в авангарде морской фауны, лишь ненадолго проникшей в область дельты.

В слоях с массой построек зоофикосов других окаменелостей (не следов беспозвоночных) встречается мало. Да это и понятно: морской грунт, через который проедались создатели этих построек, должен был быть тонкозернистым и обогащенным органическим веществом. Более крупные частицы осадка или какие-нибудь предметы (раковины, их обломки и др.) были для них помехой. Поэтому эти животные могли образовывать густые поселения только там, где они не встречали препятствий. В случае густых поселений создатели нор должны были скоро соприкоснуться. Проедаться через осадок, уже использованный соседом, было невыгодно для животных, и они переходили в другие места, где закладывали новые постройки. Пересечения одних построек другими все же наблюдаются — см., например, статью Б. Боучека [Bouček, 1964]. В густых поселениях (как, например, в "a₂" на р. Мсте) размеры построек зоофикосов редко могли достигать возможных максимальных размеров, а при разреженных поселениях можно встретить более крупные постройки.

Можно думать, что норы *Zoophycos* вырывались быстро и что сами животные за время создания каждой постройки не сильно увеличивались в размерах. Но они все же росли, и на различные их индивидуальные размеры указывают различные поперечники отдельных ходов, составляющих постройки. Максимальные наблюдавшиеся поперечники ходов *Zoophycos* достигают 7 мм. Э. Фогт и В. Гемпшель [Voigt, Häntzschel, 1956] также допускают, что одно и то же животное за свою жизнь могло создать несколько построек.

¹ О малых глубинах участков морского дна, на которых обитали *Zoophycos* в карбоне (раннем миссисипи) Сев. Америки, пишут Р.Г. Осгуд и Э. Шмук [Osgood, Szmuc, 1972]. О мелководности различных отложений с *Zoophycos* писали также Г.А. Купер [Cooper, 1957] и Р.Г. Осгуд [Osgood, 1970].

Таким образом, мы хорошо знаем пути животных, создателей построек *Zoophycos* в осадке. Однако не всегда они передвигались по "предначертанным" путям, наиболее выгодным в смысле добывания пищи: иногда им приходилось прокладывать свой путь иначе. По-видимому, таково происхождение изолированного хода, наблюдавшегося в случае, изображенном на рис. 21. Этот ход пересекает, почти по прямой линии, проеденный участок осадка. Вероятно, животное, кормясь по соседству, использовало осадок полностью и было вынуждено покинуть это место в поисках нового "пастбища".

Относительно систематической принадлежности животных-строителей *Zoophycos* высказывается предположение, что это ходы проедания червей [См., например, Sarle, 1906, Bischoff, 1968]. Основанием для этого служит малый поперечник ходов. Это предположение и мне кажется наиболее вероятным.

Подгруппа б. „Постройки-штабели“ и „постройки-пучки“

К подгруппе "построек-штабелей" и "построек-пучков" принадлежат следы менее распространенные, чем следы с перемычкой. Из них были давно известны след *Phycodes* Reinh. Richter, 1850 и сближаемые с ним. В нижнем карбоне Московского синеклизы они не встречены. След *Teichichnus* был впервые описан А. Зейлахером [Seilacher, 1955]. Сведения о находках следов типа *Desmichnus* gen. nov. в литературе пока отсутствуют.

Teichichnus Seilacher, 1955

Род следов *Teichichnus* А. Зейлахер установил в нижнем кембрии Соляного края (Пакистан). В дальнейшем он приводил его также из других мест и отложений другого возраста из определенной фации — фации *Cruziana* [Seilacher, 1963, 1964, и др.]. С этого времени след *Teichichnus* стали отмечать также другие авторы. Так, А.Г. Мюллер [Müller, 1959] указал на присутствие *Teichichnus* в триасе (нижнем раковинном известняке) ГДР, а в 1966 г. он описал отсюда же особую форму *Mixoteichichnus coniungus* n.g.n. sp., у которого "стена" усложнена прободающим ее горизонтальным извивающимся ходом, пройденным, по мнению автора, тем же животным¹. В самое последнее время постройка *Teichichnus* была обнаружена в современных абиссальных известковых илах к северо-востоку от Соломоновых островов в Тихом океане на глубине 1597 м [Ekdale, Berger, 1978].

А. Зейлахер [Seilacher, 1955, с. 378] определил "след-штабель" *Teichichnus* (от греч. *teichos* — стена) как стенообразную постройку, состоящую из длинных желобообразных пластин и напоминающую "штабель водосточных желобов". Постройки ориентированы вертикально, имеют в ширину более 1 см и в высоту до 5 см, довольно прямые, почти всегда неразветвленные и образованные перемещением снизу вверх (редко в обратном направлении) горизонтально расположенных ходов. Ходы первоначально круглого сечения, но каждый следующий сминает нижележащий, сечение которого становится лунчатым (серповидным).

А. Зейлахер поместил *Teichichnus* вместе с *Corophioides* и *Rhizocorallium* в группу "построек проедания с перемычкообразным перемещающимся телом" (Fressbauten mit spreitenartigem Versatzkörper). В. Генцшель же [Häntzschel, 1962, с. W 218; 1965, с. 91; 1975, с. W 114] пишет в диагнозе *Teichichnus* уже прямо: постройки с перемычками². На мой взгляд, о присутствии перемычки у *Teichichnus* говорить нельзя: у него последовательные (серий-

¹ По моему мнению, *M. coniungus* представляет сочетание ходов двух различных животных, а именно пронизывание уже имевшейся постройки *Teichichnus* ходом другого илоеда. Подобные сочетания наблюдаются и у других ископаемых следов.

² Впрочем, А. Зейлахер под словом "перемычкообразный" также понимал перемычку (Spreite) других авторов.

ные) ходы постройки имеют лунчатое строение, как это характерно для *Rhizocorallium* и *Diplocraterion*, но уплощенной перемычки, свойственной этим родам, в "конструкции" *Teichichnus* нет: она не могла в ней образоваться.

Из ранее известных построек проедания, по моему мнению, *Teichichnus* генетически ближе всего стоит к следу *Phycodes* Reinh. Richter, описанному еще в 1850 г., и к *Arthropycus* Hall, 1852. Но А. Зейлахер [Seilacher, 1955, с. 386], рассмотрев этот вопрос, счел лучшим объединить *Phycodes* с *Arthropycus* под первым названием и отнести их к другой, чем *Teichichnus*, группе пучкообразных построек (*Fressbauten mit büschelig verzweigtem Versatzkörper*; там же, с. 383). В то же время А. Мюллер [Müller, 1962], говоря о *Phycodes*, указывает, что его отдельные ходы похожи на таковые *Teichichnus*. В. Геншель в своих сводных работах [Häntzschel, 1962, 1965, 1975] рассматривает *Phycodes* и *Arthropycus* отдельно, как самостоятельные таксоны.

Характерных *Teichichnus*, хотя и оставленных без названий, в нормандском ордовике наблюдали Л. Данжар и М. Риу [Dangeard, Riout, 1959; рис. С и D]. Также и Г.Э. Фарро [Farrow, 1966], рассмотревший комплексы следов беспозвоночных в юре Англии, указывал в числе других *Teichichnus*; этот род, вместе с *Thalassinoides* и *Asterosoma*, входит здесь в один из его сублитеральных икноценозов.

В нижнем карбоне Московской синеклизы постройки *Teichichnus* были встречены в северо-западном крыле в ряде слоев и мест: в известняке "а₆" михайловского горизонта на рч. Мде и Рагуше, "b" на рч. Охотле и в "с" на р. Мсте; кроме того, они наблюдались на Верхней Волге в стене карьера в Тарусских известняках (толща "b").

Наиболее интересно мстинское местонахождение теихихнусов. Здесь в толще "с", в слое, сложенном вторичным доломитом серого цвета, можно было наблюдать в обнажении на левом берегу р. Мсты у выхода подземной рч. Понеретки и рядом, в долине Сухой Понеретки, длинные, иногда извивающиеся, направляющиеся косо вниз кремневые конкреции цилиндрической формы, обычно уплощенные с боков (рис. 22а,б и рис. 23, а, б). Своей необычной формой и белым на поверхности цветом эти конкреции хорошо выделяются на фоне слоя. При встрече с ними я предположил, что они связаны с ходами илоедов. Так оно и оказалось. Поперечные разломы конкреций показали, что они образовались вокруг длинных "стенообразных" серийных ходов, у которых каждый следующий кверху ход в значительной степени захватывал предыдущий, его сминая. В результате все ходы, за исключением последнего (самого верхнего) приобрели в поперечнике лунчатую форму.

Таким образом, эти мстинские следы оказались типичными постройками *Teichichnus*. На рис. 23а,б воспроизведены полевые рисунки кремней с *Teichichnus* в вертикальных разломах, показывающие их ориентировку в разрезе. На табл. VI, фиг. 1-3 (№ 93-177, -183, -185) и на рис. 24а,б изображены поперечные сечения построек *Teichichnus* на шлифовках поперечных разломов таких конкреций. Если контуры построек и последний, верхний ход на разломах выступают достаточно ясно, этого нельзя сказать о серповидных сечениях смятых ходов: они очень сближены и не всюду ясно видны на протяжении сечений построек; подсчитать их количество невозможно. Разламывая конкреции с *Teichichnus* можно только наблюдать, что количество ходов в постройках на их протяжении быстро увеличивается. На начальных стадиях образования построек сечения смятых ходов имеют другой вид (табл. VI, фиг. 4).

Рассмотренные постройки *Teichichnus* окружены кремнем: точно кожухом. Возникновение в карбонатном (первоначально известняковом) слое кремневых конкреций по ходам илоедов понятно. Животное, проедавшееся через осадок, его разрыхляло, а последний ход и до сих пор иногда остается пустым (рис. 24, б). Поэтому такие постройки проедания представляли удобные пути - "проводящие каналы" - для циркуляции подземных вод, которые, в слу-

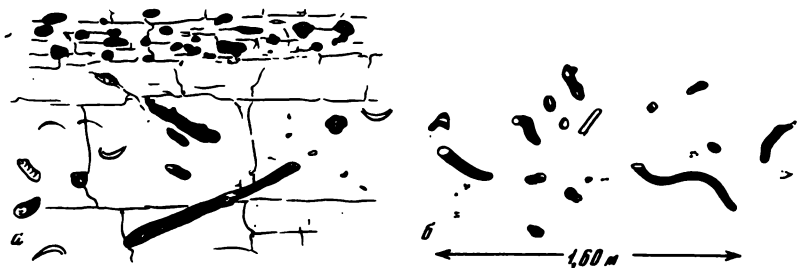


Рис. 22 а, б. Слой доломита "i" и "k" стешевского горизонта (толща "с") с длинными кремневыми конкрециями по постройкам *Teichichnus* sp. Левый берег р. Мсты

а - устье рч. Понеретки; б - Сухая Понеретка. Полевые рисунки

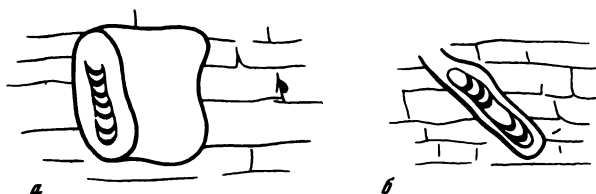


Рис. 23 а, б. Кремневые конкреции по постройкам *Teichichnus* sp. в слое "k" стешевского горизонта (толща "с"). Левый берег р. Мсты, рч. Сухая Понеретка. Полевые рисунки

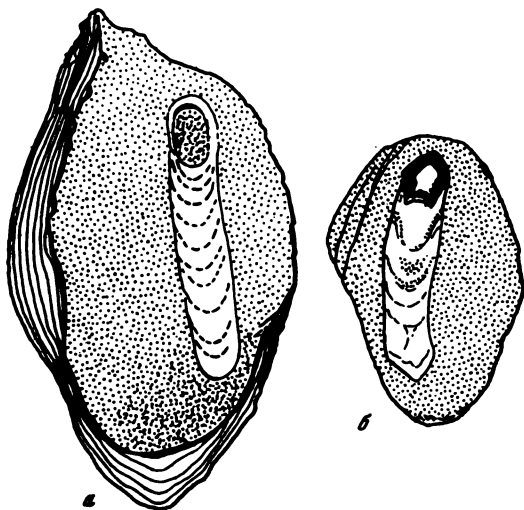
чае карбона Московской синеклизы, часто нести в растворенном виде кремнекислоту. Она и осаждалась как в ходах, так и в осадке, их окружающем¹.

В известняковой толще "а₆" на рч. Мде постройки *Teichichnus* имеют другой вид и другую сохранность, чем в толще "с" мстинского разреза; они не заключены в кремневые конкреции. На рис. 25 изображено мдинское обнажение части толщи "а" ("а₆"). На нем показаны наблюдавшиеся в нем постройки *Teichichnus* и *Desmichnus* (см. дальше). Постройки *Teichichnus* в слое много. Видно, что *Teichichnus* и *Desmichnus* занимают различные уровни в разрезе и вместе не встречаются. Кроме того, в слоях "б" и "в" и только в них встречены постройки *Zoophycos* (неизображенные на рисунке): в слое "б" их очень много, слой "в" они переполняют. Постройки *Teichichnus* имеют вид, показанный на рисунке. Ориентировка пучков ходов близкая к горизонтальной, со слабым изгибом и наклоном дистального конца вверх или вниз; в последнем случае наблюдалось слабое расхождение ходов в пучке. Наблюдалась здесь также формы построек, несколько отличающиеся от описанных А. Зейлахером. Более высоко лежащие ходы постройки могут не обязательно лежать в одной вертикальной плоскости с предыдущими ходами, а могут даже располагаться в пределах очень сильно изогнутой, подковообразной в сечении, вертикальной поверхности (рис. 26). Такая подковообразная форма *Teichichnus* изображена также в статье Дж. Чизхолма [Chisholm, 1970].

¹ Относительно связи кремней с норами беспозвоночных пишут Э. Фогт и В. Генцшель в статье о зоофиксах в писчем мелу северной части Западной Европы: здесь "серые ленты" (так названы постройки зоофиксов в вертикальном сечении. - Р.Г.) очень часто представляют "места зарождения" кремневых образований [Voigt, Häntzschel, 1956, с. 108]. Как и в нашем случае, материал, заполняющий постройки зоофиксов, благоприятствовал выпадению кремнекислоты и замещению карбонатного осадка кремнеземом (с. 109).

Рис. 24. а, б. Постройки *Teichichnus* sp. в вертикальных сечениях длинных кремневых конкреций. Слои "j" и "k" стешевского горизонта

а — левый берег р. Мсты, устье рч. Понеретки; б — последний ход представляет пустой канал в конкреции. № 93—177 и 93—185 (табл. VI, фиг. 1 и 3), × 4/5



На рч. Рагуше была встречена часть прямолинейной постройки *Teichichnus* в верхней части известнякового слоя "а₆" (как и на р. Мде); в этих же слоях присутствует *Zoophycos*.

В отвалах небольшой ломки в известняках толщи "в" на шоссе Боровичи—Шереховичи, при пересечении дорогой рч. Охотли, были собраны в обломках и наблюдались в обнажении в одном прослое в 0,15 м длинные кремневые конкреции (длина обломков до 13 см). Подобно конкрециям в толще "с" на р. Мсте, эти конкреции показали, что в их основе также находятся норы илоедов. И здесь это *Teichichnus*, однако с небольшим числом "этажей", почему и сечение конкреций близко к круглому. Судя по небольшому числу лунок в поперечных сечениях конкреций, это начала построек *Teichichnus*, рост которых вскоре прекращался. Отсюда происходит также один образец "многоэтажного" *Teichichnus*. Особенности строения этой постройки такие же, как у образцов, происходящих из толщи "с" р. Мсты.

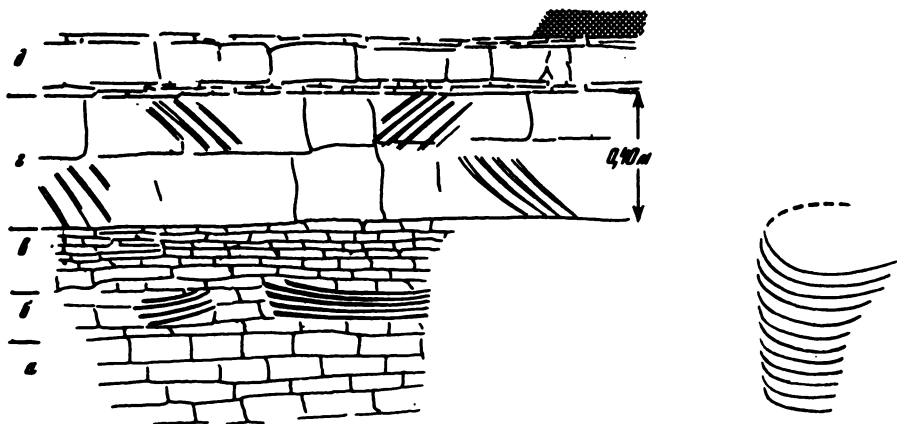


Рис. 25. Обнажение известняков слоя "а₆" (михайловский горизонт) на р. Мде с постройками *Teichichnus* sp. в слое "б" и *Desmichnus* sp. в слое "г". Полевой рисунок

Рис. 26. Постройка *Teichichnus* sp. с подковообразно изогнутыми ходами. Слой "а₆" (михайловский горизонт) на р. Мде. Уменьшено. Полевой рисунок

Второй из встреченных в подмосковном нижнем карбоне следов из подгруппы "следов-штабелей" и "следов-пучков" некоторыми чертами напоминает только что рассмотренный след *Teichichnus*, однако при полном развитии во многом отличается от него. Эти постройки заслуживают выделения в самостоятельный род, названный мною *Desmichnus* ichnogen. nov. (см. ниже, с. 47). Своеобразие этого типа следов побудило меня включить его в раздел "Черви" "Основ палеонтологии" [Геккер, Ушаков, 1962] еще до его полного изучения. По причине сходства с *Phycodes* Reinh. Richter след был там описан под этим названием с знаком вопроса.

Рассматриваемый след имеет такой вид, будто постепенно раздвигая пальцы, пятерней прошлись по тесту косо снизу вверх. Следы этого типа встречаются в "с" на р. Мсте, в "а_б", "с" и "d" на рч. Рагуше, в "а_б" на р. Мде, а также в толще "в" на Верхней Волге.

Лучше всего постройки *Desmichnus* можно наблюдать на р. Мсте в середине карбонатной толщи стешевского горизонта ("с") (№ 93-258, табл. VI, фиг. 5; рис. 27). Здесь на правом берегу реки, у порога Гверстка, постройки

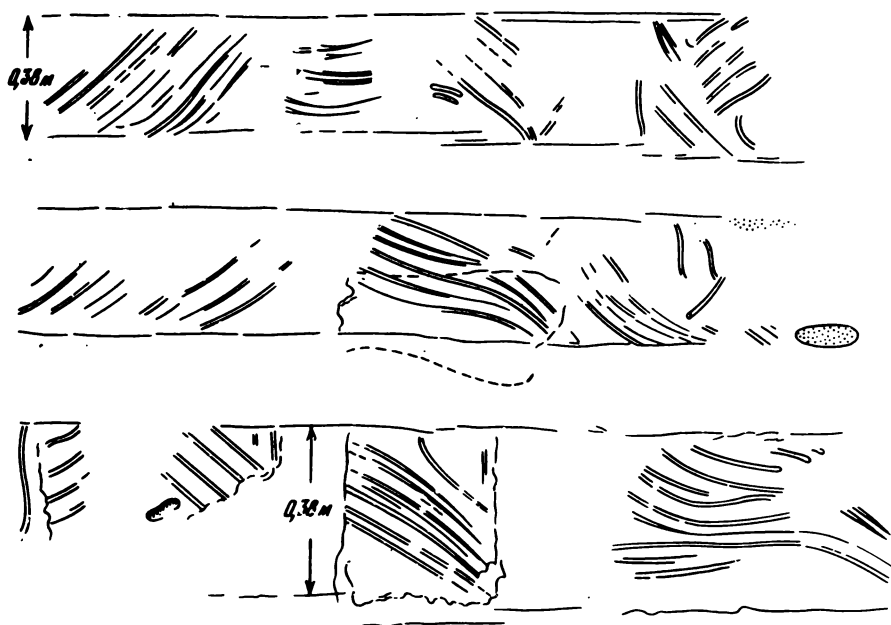


Рис. 27. Постройки *Desmichnus porschniakovi* ichnogen. et ichnosp. nov., пронизывающие слой доломита № 14 стешевского горизонта (толща "с"). Друг над другим изображены три участка этого слоя. Слева в нижнем ряду вертикальный ход, предположительно опускавшийся с поверхности морского дна к основанию постройки — месту отхода пучка косых ходов. Правый берег р. Мсты, выше д. Ровное у порога Гверстка. Полевые рисунки в различных масштабах

Desmichnus porschniakovi ichnogen. nov. et ichnosp. nov. густо пронизывают один слой на всем его видимом в обнажении протяжении. Начинаясь у основания слоя, ходы занимают всю его мощность, равную 0,38 м. Они образуют косо поднимающиеся от основания слоя в разных направлениях пучки с различным наклоном отдельных ходов; в разных частях одного пучка наклон ходов может меняться. Угол наклона пучков различен: у многих он около 45° , редко больше; но бывает также пологие (и даже горизонтальные) пучки или части пучков. Расстояния между смежными ходами в отдельных пучках или даже в одном и том же пучке также могут быть различными. Начало ходов в основании

пучка наблюдается редко по той причине, что они изгибаются в сторону и их хождение оказывается лежащим вне вертикальной стенки обнажения (вообще вследствие изгиба пучки не удается видеть на всем их протяжении). О длине ходов можно судить по рисункам: она иногда превышает 60 см. В отдельных пучках насчитывается до 10 ходов, обычно их меньше.

Поперечное сечение ходов на всем наблюдавшемся протяжении серповидное, часто очень узкое (рис. 28, а-в); оно напоминает сечение внутренних ходов

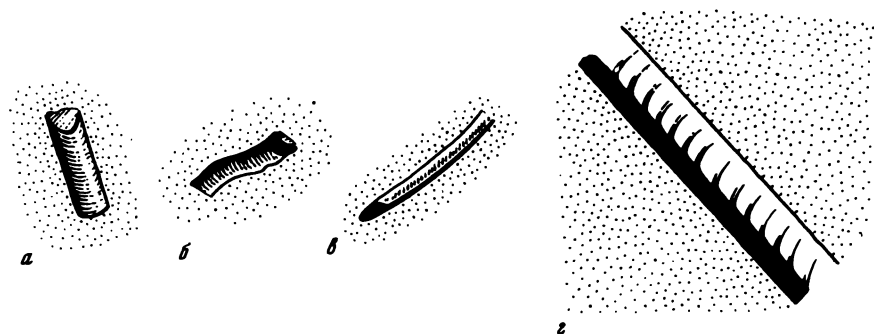


Рис. 28 а, б, в, г. Вскрытые участки косых ходов *Desmichnus porschniakovi* chnogen, et ichnosp. nov.

а-в — просвет желоба (зачернен) и валик породы, в него вдающийся; г — внутренний вид одного хода постройки *Desmichnus*, выше просвета хода суживший его валик породы с поперечными бороздами. Правый берег р. Мсты, выше г. Ровное у порога Гверстка. Полевые рисунки в различных масштабах

Zoophycos, но в постройке последнего такая форма сечения обусловлена тем, что каждый последующий, более объемлющий ход частично проходил по предыдущему и его сминал. Поперечник отдельных ходов у *Desmichnus* значительно больше, чем у *Teichichnus* и особенно у *Zoophycos* — он доходит до 2 см, изредка даже больше. Серповидное сечение имеют также все соприкасающиеся ходы у *Phycodes*, в то время как не соприкасающиеся, отходящие от пучка более высоко лежащие ходы у этого типа следов имеют круглое сечение [см. Häntzschel, 1975, с. W 93, рис. W 94,2]. Ходы *Desmichnus* при их прорытии несомненно также имели круглое сечение. Однако они в отличие от ходов *Zoophycos* и *Teichichnus* оставались пустыми, незаполненными экскрементами животного, и, будучи пройдены в рыхлом, податливом осадке, в дальнейшем почти полностью спались. Возможно, полному спаданию стенок ходов препятствовало то, что они были скреплены слизью, выделенной илоедом. Давление, действовавшее на полость хода, было двояким: от веса вышележащего осадка и от вдавливания в прорытый ход осадка илоедом, продвигавшимся в илу на более высоком уровне. При этом последний (наиболее высоко расположенный) ход в пучке должен был бы сохранить круглое сечение; однако таких ходов в поле наблюдать не удалось.

В одном вскрытом продольно участке хода *Desmichnus* можно было видеть на поверхности вдающегося в него валика породы борозды, напоминающие сегментацию (рис. 28, г). Возможно, это результат растрескивания (под давлением) жгута осадка, выжатого в полость хода?

Изредка в толще "с" на р. Мсте вместе с косыми ходами *Desmichnus* встречаются единичные вертикальные, слабо изогнутые ходы с таким же значительным поперечником, что и ходы в пучках (рис. 27, крайний левый пучок в нижнем ряду). Вероятно, эти ходы представляют необходимый для *Desmichnus* канал сообщения с поверхностью морского дна, по которому животное поднималось для выбрасывания экскрементов (подобно современным *Arenicola marina*). При таком допущении хорошо объясняется, почему у *Desmichnus* ходы постройки оставались пустыми. Относительная редкость наблюдения вертикаль-

ных ходов стоит в связи, по-видимому, с тем, что у каждой постройке имелся только один вертикальный ход при наличии, как было сказано, до 10 косых ходов в пучке.

Очень похожи на мстинские постройку *Desmichnus* в известняковом слое "а₆" на р. Мде, из которого были описаны также и постройку *Teichichnus* (с. 39, рис. 25). Здесь двухраздельный слой, известняка такой же мощности, как и на р. Мсте (0,40 м), пронизан постройками *Desmichnus* и в нижней, и в верхней половине. *Desmichnus* имеют на Мде такой же наклон (около 45°) к поверхностям напластования слоев, но отличаются от мстинских тем, что у них наблюдалось не более 6 ходов в одной постройке и расстояния между отдельными ходами в разных постройках значительно разнились между собой.

Отмеченные отличия мдинских *Desmichnus* от мстинских не существенны: мы имеем дело со следами поведения животных, которые в зависимости от обстоятельств могли в чем-то разниться.

На нижней поверхности перевернутой плиты известняка у подножия карбонатной толщи "а₆" на р. Мде, содержащей постройку *Teichichnus* и *Desmichnus*, можно было наблюдать два горизонтально стелющихся валика ("жгута"). В разломе плиты видно, что выше они переходят в несколько разобренных лунчатых в сечении ходы (рис. 29), представляющие нечто среднее между *Desmichnus* и *Teichichnus*. Отсюда можно заключить, что в своем начале постройку *Desmichnus* имеют строение, близкое или одинаковое с постройками *Teichichnus* и лишь дальше отдельные ходы постройку расходятся. Да о другом начальном их строении нельзя было и думать, рассматривая стену толщи "с" у порога Гверстка, в которой видно, как ходы *Desmichnus* сближаются к основанию пласта, их содержащего. Здесь в большой свалившейся плите можно было наблюдать нижнюю поверхность слоя доломита, заключающего

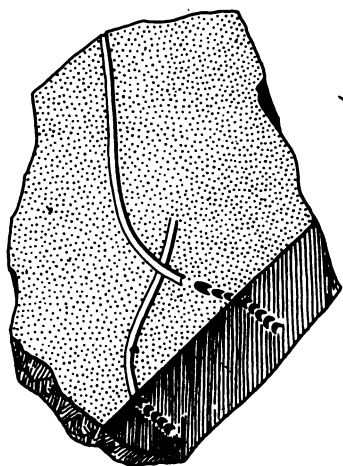


Рис. 29

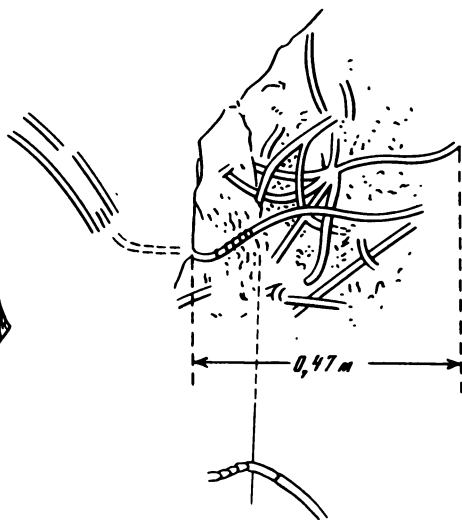


Рис. 30

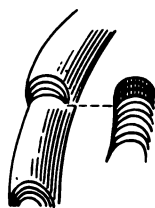


Рис. 31

Рис. 29. Постройки *Teichichnus* sp. или *Desmichnus* sp. в нижней части известнякового слоя "а₆" на р. Мде. Полевой рисунок нижней и боковой поверхностей перевернутой плиты. Полевой рисунок

Рис. 30. Валики, по-видимому, представляющие основания построек *Desmichnus porschniakovi* ichnogen. et ichnosp. nov. на нижней поверхности слоя № 14 стешевского горизонта ("с"). Правый берег р. Мсты, порог Гверстка. Полевой рисунок

Рис. 31. Валики на нижней поверхности плиты доломита, принадлежащие *Desmichnus* sp., и их сечения в протвинском горизонте (толща "d") на рч. Рагуше. Полевой рисунок

постройки *Desmichnus*. Она оказалась покрытой тянущимися в различных направлениях валиками — "жгутами" — с поперечником в 1,25 см. В изломе на плите эти ходы показали такое же строение, как постройки *Teichichnus* (рис. 30). О таком же строении свидетельствуют плиты доломита из толщи "d" (протвинского горизонта) на рч. Рагуше, на поверхности которых выступают валики с уплощенными боковыми сторонами. Разбивая их, можно видеть, что валики в этой части постройки *Desmichnus* состоят из многочисленных вложенных друг в друга "водосточных желобов" (по выражению Зейлахера), т.е. имеют строение *Teichichnus* (рис. 31).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Ревизия тех или иных групп ископаемых следов беспозвоночных не входила в задачи настоящего исследования. Поэтому в этой главе приводятся лишь диагнозы рассмотренных выше "родовых" таксонов с теми необходимыми изменениями и дополнениями, которые вытекают из имеющихся в моем распоряжении данных, а также описание вновь установленных форм следов — *Vermichnus*, *Ilmenichnus* и *Desmichnus*.

Поскольку система ископаемых следов является весьма искусственной, в сводках выделенные таксоны описываются просто в алфавитном порядке. Мне представляется более правильным группировать их по способу образования и по морфологии, как это и сделано в основной части работы. Ввиду искусственности таксонов следов в зарубежной литературе принято писать *ichnogenus* и *ichnospecies* вместо *genus* и *species*; в отечественной литературе это пока не делается.

ПОВЕРХНОСТНЫЕ СЛЕДЫ

Cruziana Orbigny, 1842

Табл. I, фиг. 1а,б

Cruziana: Orbigny, 1842, p. 30; Lessertisseur, 1955, p. 44–47; Seilacher, 1955, p. 364–367; Häntzschel, 1965, p. 27; Osgood, 1970, p. 303; Häntzschel, 1975, p. W55 (синонимика).

Bilobichnium: Krejci-Graf, 1932, p. 31.

Тип рода¹ — *Cruziana furcifera* Orbigny, 1842, p. 30.

Диагноз. Удлиненные лентовидные борозды (на нижней поверхности покрывающего слоя соответственно валики), покрытые гребешками, расположенными "в елочку"; вне сходящейся "елочкой" части следа часто имеются две наружные зоны, гладкие или с тонкой продольной струйчатостью, иногда с боковыми углублениями. Размеры следов различны: ширина от 0,5 до 8 см, длина до 1 м, обычно 10–20 см. Угол схождения "елочки" может меняться от острого до тупого даже на протяжении одного следа. Параллельно основному следу с каждой стороны его иногда идет по одной узкой (1–2 мм) бороздке. *Cruziana* рассматриваются как следы рытья или передвижения трилобитов или других трилобитоподобных членистоногих, частью, возможно, меростомат; сходные образования в пресноводных отложениях приписываются нотостракам. Много видов.

Сравнение. От других следов трилобитообразных, в частности от наиболее близкого по скульптуре *Rusophycus* Hall, 1842, отличается значительно большей относительной длиной следа.

Распространение. Верхний докембрий–девон, повсеместно; нижний карбон (визейский ярус, михайловский горизонт) Русской платформы; триас Восточной Гренландии.

¹ Из-за искусственности таксонов ископаемых следов я считаю более правильным в данном случае писать "тип рода", а не "типовой вид", как это принято в других изданиях Палеонтологического института.

ВНУТРЕННИЕ СЛЕДЫ

ВЕТВЯЩИЕСЯ ХОДЫ

Chondrites Sternberg, 1833 (non M'Coy, 1848)

Chondrites: Sternberg, 1833, p. 1-80, S. 25; Simpson, 1957, p. 475-479; Геккер, Ушаков. 1962, с. 457; Osgood, 1970, p. 489; Häntzschel, 1975, p. W 49- W52 (синонимика).

Тип рода - *Fucoides lycopodioides* Brongniart, 1828, p. 72.

Диагноз. Система мелких цилиндрических сильно ветвящихся туннелей, образующая дендритовый рисунок, напоминающий растение. От одной или многих главных осей, открывающихся на поверхность, отходит ряд туннелей, направленных сперва вниз, а затем располагающихся параллельно наслоению и разветвляющихся в высшей степени разнообразно; веточки могут располагаться перисто или радиально, угол ветвления может быть изменчивым или постоянным; туннели никогда не пересекаются. Диаметр туннелей от 0,5 до 5 мм, в пределах одной системы остается постоянным. Считались остатками водорослей; принадлежность к следам животных убедительно показана Р. Рихтером [Richter, 1927, 1931]. Несомненно представляют собой следы питания илоедных животных. Животные, оставляющие следы, достоверно неизвестны; скорее всего это черви-илоеды, по мнению С. Симпсона [Simpson, 1957], - сипункулиды. Несколько десятков трудно различаемых видов.

Сравнение. От большинства других ветвящихся ходов илоедов отличается постоянством рисунка в каждой системе и способом заложения туннелей, отходящих от общей оси.

Распространение. Кембрий (?); ордовик-неоген, повсеместно. В нижнем карбоне Московской синеклизы - михайловский горизонт (основание слоя "а₆") северо-западного крыла.

Vermichnus Hecker, ichnogen. nov.

Табл. II, фиг. 1, 3, 4

Название рода от лат. *vermis* - червь и *ichnus* - след.

Тип рода - *Vermichnus mstensis* Hecker, ichnogen. et ichnosp. nov., нижний карбон, визейский ярус (михайловский горизонт) Московской синеклизы (р. Мста).

Диагноз. Мелкие, неправильно ветвящиеся на конце ходы круглого сечения (диаметром в среднем 1 мм) длиной до нескольких сантиметров, вытянутые в горизонтальном направлении, но несколько отклоняющиеся вверх или вниз. Ходы не пересекаются, что является характерным признаком следов питания. Известен один вид.

Сравнение. Сходные следы в литературе не описаны. От встречающихся в нижнем карбоне Московской синеклизы *Chondrites* Sternberg *Vermichnus* отличается способом заложения следа, в котором нет главной оси, а также отсутствием правильности в ветвлении.

Распространение. Нижний карбон (окский надгоризонт визейского яруса и серпуховский ярус) северо-западного крыла Московской синеклизы.

Vermichnus mstensis Hecker, ichnogen. et ichnosp. nov.

Табл. II, фиг. 3, 4

Название вида по р. Мсте. Голотип - ПИН № 93-141. Правый берег р. Мсты, д. Егла, нижний карбон (михайловский горизонт).

Мелкие, неправильно ветвящиеся на конце ходы круглого сечения диаметром 1 мм, длиной до нескольких сантиметров, вытянутые в горизонтальном направлении, но несколько отклоняющиеся вверх или вниз. Ходы не пересекаются.

Распространение. Нижний карбон северо-западного крыла Московской синеклизы: визейский ярус, окский надгоризонт (основание слоев "а₁", "а₅" и "а₆"); серпуховский ярус (тарусский, стешевский и протвинский горизонты).

Постройки с перемычкой

Rhizocorallium Zenker, 1836

Табл. II, фиг. 1, 2; табл. IV, фиг. 1

Rhizocorallium: Zenker, 1836, S. 219; Müller, 1959 (part.); Геккер, Ушаков, 1962, p. 459 (part.); Häntzschel, 1975, p. W 101 (part.).

Glossifungites: Zomnicki, 1886, p. 99.

Тип рода — *Rhizocorallium jenense* Zenker, 1836. Триас ГДР.

Диагноз. Норы-постройки языковидной формы, сооруженные по принципу "U в U", короткие, петлевидные, ориентированные вертикально или косо к наслению (при тесных поселениях возможна частично горизонтальная ориентировка). Ветви петли соединены перемычкой, в начальной части постройки хорошо обособленной от объемлющего хода, а дальше часто с ним сливающейся. Перемычка заполнена переотложенным материалом; на ее поверхности имеются дугообразные следы прежнего положения вершины постройки. Поверхность всей постройки покрыта следами царапин, однако последние иногда не сохраняются. Постройки могут иметь более 12 см в длину при ширине до 6–7 см; диаметр объемлющего хода обычно около 1 см. Рассматриваются как норы-убежища беспозвоночных — зарывающихся сестонофагов ("удильщиков"). Ряд видов.

Сравнение. От рода *Ilmenichnus* Hecker отличается малой относительной длиной постройки, ее вертикальным или косым заложением и присутствием царапин; от *Diplocraterion* Torell, 1870 — присутствием царапин и отсутствием воронок у выходных отверстий на поверхности насления.

Распространение. Кембрий-неоген, повсеместно. В нижнем карбоне Московской синеклизы — окский надгоризонт (михайловский горизонт) и серпуховский ярус (тарусский горизонт) северо-западного крыла.

Ilmenichnus Hecker, *ichnogen. nov.*

Табл. III, фиг. 2

Название рода — от оз. Ильмень и *ichnus* (лат.) — след.

Rhizocorallium: Richter, 1926, S. 211 (part.); Seilacher, 1955, S. 377; Müller, 1959, Fig. 4; Геккер, Ушаков, 1962, с. 459 (part. — *Rhizocorallium devonicum* Hecker, табл. IV, фиг. 4); Häntzschel, 1965, S. 79 (part.); Häntzschel, 1975, p. W101 (part.).

Corophioides: Abel, 1935, S.455 [*C. devonicus* (Hecker)].

Тип рода — *Rhizocorallium devonicum* Hecker, 1930. Верхний девон Главного девонского поля [Геккер, 1930, с. 150–156, табл. XVI, фиг. 1]. № 6/37, Горный музей Ленинградского горного ин-та.

Диагноз. Горизонтально ориентированные норы-постройки, сооруженные по принципу "U в U", с длиной, значительно превышающей ширину. Боковые ветви прямые или слабо изгибающиеся, параллельные (реже постройка плоско-спиральная), соединены перемычкой, частично сохраняющей дугообразные следы прежнего положения вершины постройки. Поверхность ветвей и перемычки всегда гладкая, без царапин. Длина постройки может превышать 85 см, ширина до 7–8 см; поперечник хода от 5–7 до 20 мм. Постройки беспозвоночных, проедавшихся через грунт, а также использовавших ход как убежище. Несколько видов.

Сравнение. От *Rhizocorallium* Zenker, 1836 отличается длинной и относительно узкой формой постройки, всегда горизонтальной, и отсутствием царапин; от *Diplocraterion* Torell, 1870 — горизонтальной ориентировкой постройки и ее большой длиной.

Распространение: кембрий [По Зейлахеру — Seilacher, 1955]; девон-пермь СССР. В нижнем карбоне Московской синеклизы — окский надгоризонт (михайловский горизонт) южного крыла и серпуховский ярус (тарусский горизонт) северо-западного крыла.

Diplocraterion: Torell, 1870, p. 13; Кнох, 1973, p. 141–142 (синонимика); Fürsich, 19746, p. 957 (синонимика); Häntzschel, 1975, p. W62 (синонимика).

Corophioides: Smith, 1893, p. 292; Геккер, Ушаков, 1962, с. 458; Häntzschel, 1975, p. W53.

Arenicoloides: Blånckenhorn, 1916, S. 39.

Polyupsilon: Howell, 1957, p. 151.

Тип рода – *Diplocraterion parallelum* Torell, 1870, p. 13; нижний кембрий Швеции.

Диагноз. Вертикально ориентированные относительно короткие норы-постройки, сооруженные по принципу "U в U", нарастающие в вершине или также с боков. Боковые ветви параллельные, с базальным расширением или дивергирующие на конце. Перемычка протрузивная, реже ретрузивная или ретрузивно-протрузивная. Верхние концы объемлющего хода, выходящие на поверхность дна, иногда с воронковидным расширением, но часто они срезаны в результате размыва. Диаметр трубок от 5 до 15 мм, расстояние между ветвями 4–7 см, глубина зарывания обычно от 2 до 15 см (максимально 35 см). Поверхность ходов гладкая.

Норы-убежища зарывающихся сестонофагов, обитавших, по-видимому, в условиях сильной подвижности воды. Ряд видов.

Сравнение с наиболее сходными формами построек с перемычкой – *Rhizocorallium* Zenker и *Ilmenichnus* Hecker – дано при их описании (см. выше).

Распространение. Кембрий-карбон Европы, Азии, Сев. Америки; юра-мел Европы, Сев. и Южн. Америки. В нижнем карбоне Московской синеклизы – серпуховский ярус (тарусский горизонт) северо-западного крыла.

Zoophycos Massalongo, 1855

Табл. IV, фиг. 2; табл. V

Zoophycos: Massalongo, 1851, p. 39 (nom. nud.); 1855, p. 48; Геккер, Ушаков, 1962, стр. 459; Häntzschel, 1975, p. W120 (синонимика).

Umbellularia longimana: Fischer de Waldheim, 1811, p. 31.

Taonurus: Fischer-Ooster, 1858, p. 41.

Spirophyton: Hall, 1863, p. 78 (part.); Häntzschel, 1975, p. W108 (part.?).

Sagminaria: Trautschold, 1867, S. 46.

Cancellophycus: Saporta, 1872–1873, p. 126.

Тип рода – *Zoophycos caputmedusae* Massalongo, 1855, p. 48.

Диагноз. Постройки проедания по принципу "U в U", дугообразные, образующий винтовую (геликоидную) поверхность. Имеют вид низкого конуса (хотя имеются формы с относительно высоким конусом), ось которого перпендикулярна плоскости наложения, а склоны направлены наружу; диаметр последующих оборотов книзу увеличивается, очертания оборотов могут быть круглыми, дугообразными или лопастными. Каждый последующий ход постройки вплотную примыкает к предыдущему, несколько сплющивая его, в результате чего все ходы приобретали серповидное сечение, и поэтому в разрезе постройки видна характерная лунчатость; только у последнего, объемлющего хода сохранялось округлое сечение. Общие размеры постройки нередко до 60 см в поперечнике; диаметр ходов обычно не превышает 7 мм.

Постройки питания бесскелетных илоядных животных, по-видимому, червей, часто сплошь пронизывающие осадок. Много видов.

Сравнение. От всех других построек с перемычкой, известных в нижнем карбоне Московской синеклизы, отличаются образованием по геликоидной поверхности, а также меньшим поперечником ходов.

Распространение: кембрий (?) – неоген, повсеместно; современные – в глубоководной части Тихого океана [Seilacher, 1957]. В карбоне Московской синеклизы – в большей части морских отложений визейского и серпуховского ярусов, а также среднего и верхнего отделов карбона.

Постройки-штабели и постройки-пучки

Teichichnus Seilacher, 1955

Табл. VI, фиг. 1-3

Teichichnus: Seilacher, 1955, S. 378; 1957, S. 203, и др.; Martinsson, 1965, p. 216; Müller, 1966 и др.; Häntzschel, Reineck, 1968; Häntzschel, 1975, p. W114; Häntzschel, 1975, p. W142.

Тип рода — *Teichichnus rectus* Seilacher, 1955; нижний кембрий Соляного кряжа (Пакистан).

Диагноз. Постройки питания, образованные серией горизонтальных или слегка наклонных к напластованию ходов, располагающихся друг над другом в одной плоскости (или поверхности) в направлении снизу вверх (редко сверху вниз), образуя стенку. Каждый последующий ход сминает предыдущий, сечение которого становится серповидным; последний ход имеет круглое сечение. В результате постройка имеет вид "штабеля" серповидных (U-образных) в сечении желобков, заканчивающегося наверху трубкой. Могут достигать 10 см в высоту при длине 50 см и более; поперечник отдельных ходов до 1 см.

Животные, оставившие ходы, неизвестны; сходные следы оставляет современная полихета *Nereis diversicolor* (Seilacher, 1957). Ряд видов.

Сравнение. От *Phycodes* Reinh. Richter, 1850 отличается тесным примыканием отдельных ходов в постройке и их серповидным сечением (у *Phycodes* отдельные ходы расходятся пучком и в сечении круглые); от *Desmichnus* Hecker — нерасходящимися на всем протяжении, заполненными (кроме последнего) ходами и меньшим их поперечником.

Распространение. Кембрий—ордовик Европы, Азии, Сев. Америки; девон—карбон СССР и Зап. Европы; триас—юра Европы и Гренландии; мел Сев. Америки; палеоген Европы; современные — Тихий океан на глубинах более 1500 м [Ekdale, Berger, 1978]. В нижнем карбоне Московской синеклизы — окский надгоризонт визейского яруса (михайловский горизонт) и серпуховский ярус (тарусский и стешевский горизонты) северо-западного крыла.

Desmichnus Hecker, ichnogen. nov.

Название рода от *desme* (греч.) — связка, пучок и *ichnus* (лат.) — след.
? *Phycodes*: Геккер, Ушаков, 1962, с. 458.

Тип рода — *Desmichnus porschniakovi* Hecker ichnogen. et ichnospp. nov. Нижний карбон (стешевский горизонт) северо-западного крыла Московской синеклизы (р. Мста) — см. табл. IV, фиг. 5.

Диагноз. Постройки проедания в виде пучков ходов. Вначале ходы соприкасаются (постройка по типу *Teichichnus*), затем расходятся вверх в косом направлении (угол до 45°, редко больше), плавно изгибаясь; редко располагаются почти горизонтально. Длина постройки превышает 60 см; в пучке от 4 до 10 ходов серповидного сечения, до 2 см в поперечнике; ходы не заполнялись фекалиями животного, а оставались пустыми и поэтому их стенки спадались. Животные—строители неизвестны. Описан один вид.

Сравнение. От выше описанного *Teichichnus* Seilacher, 1955 отличается расходящимися в виде пучка не заполненными ходами и большим их поперечником; от *Phycodes* Reinh. Richter, 1850 — тем, что в расходящейся части ходы имеют серповидное, а не круглое сечение.

Распространение. Нижний карбон Московской синеклизы — визейский ярус (михайловский горизонт) и серпуховский ярус (тарусский — протвинский горизонты) северо-западного крыла и Верхнего Поволжья.

Desmichnus porschniakovi Hecker ichnogen. et ichnospp. nov.

Табл. VI, фиг. 5

Название вида в честь Сергея Николаевича Поршнякова, исследователя Боровичского края и создателя музея в г. Боровичи (Новгородская область). Голотип — ПИН № 93-252. Р. Мста у порога Гверстка, н. карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт (толща "с").

?*Phycodes* sp.: Геккер, Ушаков, 1962, с. 458, табл. IV, фиг. 6.

Постройки проедания в виде косо, с разным наклоном поднимающихся от основания слоя пучков ходов. Наклон в пределах одного пучка может меняться от почти горизонтального до 45° (редко больше). Расстояния между смежными ходами в разных пучках и даже в одном пучке неодинаковы. Длина пучков превышает 60 см; в пучке до 10 ходов узко-серповидного сечения с выпуклостью, обращенной вниз, до 2 см в поперечнике. В начальной стадии пучка ходы соприкасаются, и постройка сходна с *Teichichnus*, затем расходятся. Вместе с пучками единично встречаются вертикальные ходы; возможно, по ним животные поднимались к поверхности осадка для выбрасывания экскрементов.

Распространение. Нижний карбон Московской синеклизы: — михайловский, тарусский, стешевский и протвинский (?) горизонты северо-западного крыла и Верхнего Поволжья.

ФАЦИАЛЬНАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ СЛЕДОВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

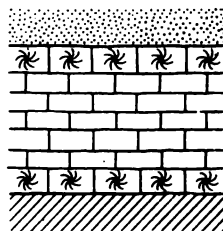
При рассмотрении разных типов следов беспозвоночных в нижнем карбоне я отчасти уже останавливался на вопросах возникновения этих следов в рыхлых морских осадках и передвижения животных, оставивших их. Было также указано, где и в каких отложениях были встречены те или иные следы. Обобщая изложенный выше материал, вернемся еще раз к этому второму палео-экологическому вопросу и попытаемся выяснить, какие условия были оптимальными для жизни различных организмов, оставивших в осадках ясные следы своей деятельности.

В нижнем карбоне Московской синеклизы представлены отложения широкого спектра местообитаний: I — краевых бухт, лагун и заливов, примыкавших к заболоченному берегу; II — литорали (и лагун) у незаболоченного берега; III — прибрежного мелководья; IV — мелководья, удаленного от суши; V — удаленных от берега отмелей с лагунами на них и VI — открытого, относительно глубокого моря [Осипова, Бельская, 1977; Осипова и др., 1975, и др.; см. также рис. 33]. В пределах этих зон иногда выявляются места прохождения течений. В окском надгоризонте и серпуховском ярусе северо-западного крыла синеклизы наиболее распространены отложения литорали у незаболоченного берега и прибрежного мелководья; осадки краевых бухт и заливов, удаленного от берега мелководья и зон течений встречаются реже. Отложения удаленных от берега отмелей и открытого моря известны в основном в южной части бассейна, и на прилагаемом фациальном профиле не показаны. При многократном наступании и отступании моря береговая линия проходила через территорию северо-западного крыла синеклизы более 20 (!) раз, и большая часть морских окских отложений представлена весьма мелководными образованиями.

Как известно, животные, зарывающиеся в грунт или проедающиеся через него, наиболее обильны в прибрежной полосе моря, на мелководье благодаря концентрации здесь пищи, имеющей два источника — сушу и море. Это общее положение полностью подтверждается на нашем материале: основное разнообразие следов приурочено к отложениям первых грех обстановок — литорали у незаболоченного берега, краевых бухт и заливов, и прибрежного мелководья. Нижние и верхние части морских карбонатных пачек и отдельные маломощные известковые слои среди терригенных, частью континентальных отложений дают представление о фаунистическом содержании "наружного футляра" клиньев морских осадков [Necker, 1970; Геккер, 1978; рис. 32]. При этом в одних случаях в слоях присутствует совместно ряд различных следов (ихноценоз), в других какой-нибудь один из них, но зато в большом количестве. Это связано с тем, что многие участки морского дна были благоприятны для жизни различных животных. При этом важно было, какие из них первыми осваивали эти участки и какие экологические ниши — одинаковые или разные — они занимали.

Как уже говорилось, в нижнекаменноугольных отложениях Московской синеклизы известно более 10 различных форм следов бентосных организмов. Среди них имеются следы нескольких этологических типов [по Зейлахеру — см. Seilacher, 1953; Геккер, Ушаков, 1962]: следы ползания и пастьбы

Рис. 32. Схема приуроченности к нижней и верхней частям известняков (к "наружному футляру") следов *Zoophycos*



по поверхности морского дна (*Cruziana*), постройки-жилища (*Rhizocorallium*, *Diplocraterion*, частью вертикальные и наклонные простые ходы) и главным образом следы питания (*Chondrites*, *Vermichnus*, *Ilmenichnus*, *Zoophycos*, *Teichichnus*, *Desmichnus*, внутренние горизонтальные ходы).

При анализе фацальной приуроченности следов беспозвоночных отчетливо выявляется, что одни из них были связаны только с одним определенным типом местообитаний (и, очевидно, могут рассматриваться как формы-индикаторы данной обстановки), другие распространены более широко (рис. 33).

Большинство следов принадлежат животным, обитавшим при нормальной морской солености, иногда несколько понижавшейся в литоральной зоне. Исключение представляют *Chondrites*, очень ограниченно распространенные в нижнем карбоне Московской синеклизы и приуроченные здесь к глинистым известково-доломитовым осадкам лагуны или бухты с отклоняющейся (по-видимому, несколько повышенной) соленостью. Такая лагуна существовала во второй половине михайловского времени (начало времени "а₆") на довольно обширной территории — от Пикалева до рч. Охотли [см. также Осипова, Бельская, 1970]. Однако *Chondrites* нельзя рассматривать как следы-индикаторы повышенной солености, так как в отложениях других регионов и возрастов они встречаются в разнообразных морских осадках. Необходимым условием их обитания является лишь присутствие в осадке органического вещества, служившего животным пищей.

Встреченные лишь в одном местонахождении следы *Cruziana* приурочены к отложениям литорали у незаболоченного берега (или даже пляжа).

С этим же типом местообитаний, но, вероятно, ближе к границе с зоной прибрежного мелководья было связано распространение очень характерного ихноценоза *Rhizocorallium-Vermichnus* [см. также Осипова и др., 1975, сообщество *Rhizocorallium*]. Во многих местах как в окских, так и в серпуховских отложениях, где в разрезе слабо карбонатные песчано-алевритовые осадки сменялись известковыми (основание слоев "а₅" и "а₆" михайловского горизонта мстинского разреза — см. рис. 6–8, а также рис. 47; основание слоя "а₁" алексинского горизонта на рч. Каменке; основание толщи "b" в Пикалеве и на Великом Ручье — рис. 9 и табл. IV, фиг. 1) они пронизаны бесчисленными тонкими следами проедания *Vermichnus* и постройками *Rhizocorallium*; строители и обитатели последних были сестонофагами ("удильщиками"), получавшими пищу из придонных слоев воды. Вместе с ними в небольшом количестве встречаются постройки *Zoophycos*. В других случаях скопления *Vermichnus* не сопровождаются *Rhizocorallium*. Место последних в этом ихноценозе иногда занимают переплетающиеся горизонтальные ходы—"жгуты" и вертикальные ходы, частью проникающие в подстилающие алевриты (основание толщи "d" на Рагуше), и, как исключение — *Ilmenichnus* (р. Мста, стешевский горизонт; рис. 34). Реже в слоях присутствуют только *Vermichnus*.

Судя по характеру вмещающих пород, подвижность воды в рассматриваемом местообитании была умеренной, а содержание органического вещества в осадке — небольшим (в основном, по-видимому, это был растительный детрит). С последним обстоятельством, вероятно, связаны значительная роль нор сестонофагов и редкость относительно крупных построек илоедов (*Zoophycos*, *Ilmenichnus*) в рассматриваемом ихноценозе. В отложениях других обстановок *Rhizocorallium* и *Vermichnus* в нижнем карбоне северо-западного крыла не найдены, и этот ихноценоз можно считать индикатором условий литорали у неза-

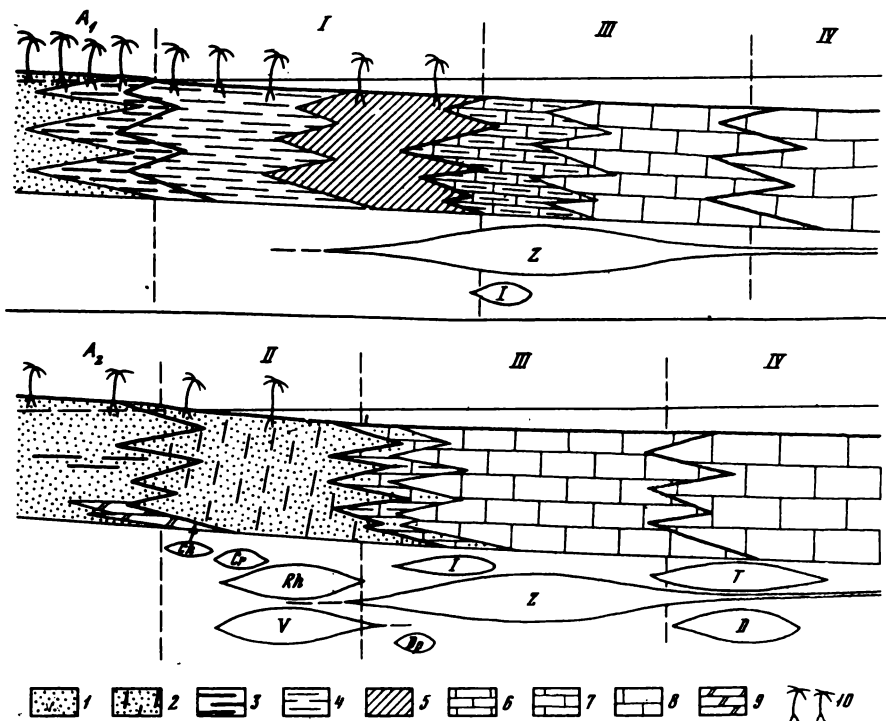


Рис. 33. Распределение следов беспозвоночных по фациальному профилю в раннекаменноугольном море северной части Московской синеклизы
 А – аллювиальная равнина (А₁ – заболоченная; А₂ – незаболоченная);
 I – бухты и заливы краевой зоны; II – литораль у незаболоченного берега;
 III – прибрежное мелководье; IV – удаленная от берега часть мелководья.
 Отложения: 1 – пески и алевриты; 2 – пески и алевриты известковистые; 3 – глины углистые и угли; 4 – глины бескарбонатные; 5 – глины известковистые; 6 – известняки глинистые; 7 – известняки песчаные; 8 – известняки детритово-фораминиферовые; 9 – доломиты глинистые; 10 – растительность мангрового типа. Следы жизнедеятельности: Cr – *Cruziana*; Rh – *Rhizocorallium*; V – *Vermichnus*; Ch – *Chondrites*; I – *Ilmenichnus*; Dp – *Diplocraterion*; T – *Teichichnus*; D – *Desmichnus* (рисунок Т.Н. Бельской)

болоченного берега. Подтверждением этого вывода может служить развитие этого икноценоза в основании слоя "а₁" только там, где известняк подстилается пестрыми алевритовыми глинами (р. Каменка). Там же, где в близ расположенных выходах известняк ложится на углистые глины с зарастаниями, ни *Rhizocorallium*, ни *Vermichnus* не встречены.

С несколько иной обстановкой связаны поселения других зарывающихся сестонофагов, создававших постройки *Diplocraterion*. Такие следы найдены только в одном месте – у верхней границы тарусской карбонатной толщи на р. Мсте. Они были вырыты в мелкозернистых известковых осадках с мелким раковинным детритом; однако образование построек происходило позже отложения карбонатных осадков, во время перерыва в осадконакоплении, при очень значительной подвижности воды, приведшей к размыву верхней части карбонатной толщи. О размыве свидетельствует заложение построек на нескольких уровнях, причем от более ранних построек сохранилась только их вершина, т.е. наиболее углубленная часть. Позднее при увеличении приноса обломочного материала началось накопление песчано-алевритовых осадков. Выше уже указывалось на приуроченность построек *Diplocraterion* к поверхностям перерыва, т.е. к условиям большой подвижности воды [см. также Goldring, 1962].

К кратковременным перерывам в осадконакоплении, вероятно, приурочено и образование вертикальных и наклонных ходов, нередко проникающих через весь маломощный слой карбонатных пород (например, в слое "а₁" мстинского разреза — см. рис. 2).

Преимущественно к верхним и нижним частям карбонатных пачек, т.е. опять-таки к очень мелководным отложениям (краевая часть прибрежного мелководья), приурочены скопления толстых извивающихся горизонтальных внутренних следов. Однако сходные образования встречаются иногда и в породах несколько иного характера, в более мористых частях карбонатных пачек (толщи "b" и "с₂" на Рагуше, толща "b" на Мсте, и др.). Возможно, что здесь мы имеем дело с морфологически сходными постройками разных животных, обитавших в неодинаковых условиях.

Наиболее широко распространенными следами в различных фациях раннекаменноугольных отложений Московской синеклизы являются *Zoophycos*. Эти постройку илоедов встречаются в глинисто-известковых осадках бухт и заливов краевой зоны, в небольшом количестве в карбонатных песчано-алевроитовых осадках литорали (вместе с *Rhizocorallium* и *Vermichnus*), в глинисто-детритовых известняках прибрежного мелководья, а также в более чистых известковых осадках. Однако наиболее обильны они в основании карбонатных пачек и снова — в их верхах. Такая приуроченность массовых поселений этих илоедов к краевой части прибрежного мелководья отчетливо видна в окских отложениях (слой "а₁" на рч. Охотле, "а₁" и "а₆" на рч. Прикше, "а₅", "а₆" и особенно "а₄" на р. Мсте), а во многих местах также в стешевских (толща "с") (см. рис. 33). Особенно демонстративна верхняя треть известняка "а₂" (алексинский горизонт) на р. Мсте, переполненная этими постройками, "виновники" которых в течение длительного времени образовывали здесь густые поселения. Судя по характеру отложений, "продукты" *Zoophycos* были в высшей степени эврибионтными организмами, которые могли существовать как при нормальной морской, так и при несколько пониженной или повышенной солености, и переносили нарушения газового режима; все породы, в которых встречаются *Zoophycos*, образовались при небольшой подвижности воды (от ничтожной до умеренной), и в массовом количестве эти постройку присутствуют обычно в отложениях с несколько повышенным содержанием органического вещества [см также Осипова и др., 1975, сообщество *Zoophycos*].

Фациальное распространение других сложных построек илоедов — *Ilmenichnus*, *Teichichnus* и *Desmichnus* — значительно уже. Большая часть находок *Ilmenichnus* (см. рис. 10–12) приурочена к слабо глинистым карбонатным породам: в михайловском горизонте южного крыла синеклизы — к микрослоистым детритовым известнякам с повышенным содержанием органического вещества (на границе с глинами), в тарусском горизонте мстинского разреза — к тонкозернистым известнякам со слоистым расположением детрита, т.е. в обоих случаях — к мелководным карбонатным отложениям, накопавшимся при небольшой подвижности воды. Лишь в одном местонахождении (низы стешевского горизонта на р. Мсте) *Ilmenichnus* встречены в более мелководных (литоральных) карбонатно-алевроитовых породах вместе с *Vermichnus* и др. (см. выше). В франских отложениях Главного девонского поля *Ilmenichnus* были приурочены также к очень мелководным сильно глинистым известковым осадкам. Постройки *Zoophycos* вместе с *Ilmenichnus* встречаются крайне редко.

Постройки *Teichichnus* и *Desmichnus* приурочены исключительно к чисто карбонатным породам — отложениям несколько более удаленных от берега частей мелководья. В сравнительно маломощных известняковых слоях окского возраста ("а₆" разрезов рек Мды и Рагуши и др.) *Teichichnus* встречаются в средней, более мористой их части (см. рис. 25). Животные, оставившие эти следы, не образовывали особенно густых поселений; вместе с *Teichichnus* обычно в большем или меньшем количестве присутствовали *Zoophycos*. Напротив, постройку *Desmichnus*, встречающиеся в сходных условиях ("а₆" на рч. Мде, стешевский горизонт мстинского разреза), густо пронизывают слой (см. рис. 25, 27), и другие следы, кроме *Teichichnus* и редких *Zoophycos*, с ними вместе не встречаются. Несомненно, однако, что поселения илоедов,

оставивших постройки *Desmichnus* и *Zoophycos*, находились неподалеку друг от друга, так как в разрезе слои с этими следами непосредственно сменяют друг друга. Необходимо иметь в виду, что слои с постройками *Teichichnus* и *Desmichnus* не являются отложениями зоны открытого моря; это мелководные образования, хотя и более удаленные от берега, чем рассматривавшиеся ранее.

Таким образом, на основании анализа распространения следов по разрезам и их приуроченности к определенным типам осадков можно наметить следующее их распределение в фациальном ряду — от наиболее прибрежных местобитаний до зоны прибрежного мелководья включительно (рис. 33): *Cruziana* → *Vermichnus* → *Rhizocorallium* → *Ilmenichnus* → *Teichichnus* → *Desmichnus*, *Zoophycos* распространены начиная от краевой зоны (как вместе с *Vermichnus* и *Rhizocorallium*, так и в бухтах, и заливах у заболоченного берега) до удаленного от берега мелководья. Распространение *Diplocraterion* ограничено зоной сильно подвижной воды, по-видимому, на границе литорали и мелководной зоны.

Последовательность смены ихноценозов в разрезе, отражающая их место в фациальном профиле, и их соотношения с поселениями беспозвоночных, оставивших скелетные остатки, хорошо может быть прослежена в окских и серпуховских отложениях на р. Мсте, где запечатлены несколько наступаний и отступаний моря (рис. 34).

В тарусском горизонте на р. Мсте (толща "b") в самых низах карбонатной пачки встречаются сравнительно немногочисленные *Zoophycos* и простые ходы. Скелетные остатки здесь редки и принадлежат преимущественно двусторчатым моллюскам и гастроподам. Выше по разрезу *Zoophycos* и горизонтальные ходы становятся более редкими и, наконец, почти совсем исчезают. В то же время остатки раковин становятся более обильными и разнообразными. Преобладают разнообразные некрупные брахиоподы, главным образом прсдуктиды. В более мористой части толщи встречены также остатки головоногих моллюсков, гастропод, трилобитов, мшанок и изредка небольших одиночных кораллов; тонкозернистый известковый осадок, общий облик фауны и характер захоронения органических остатков свидетельствуют об отложении в очень спокойной воде, хотя и на небольших глубинах. В верхней половине толщи "b" остатки фауны становятся более редкими и снова появляются *Zoophycos* (более обильные, чем в основании толщи) и простые горизонтальные и наклонные ходы. В самых верхах на некоторых поверхностях наслоения в массовом количестве встречаются брахиоподы *Schuchertella rovnensis* Jan. Следы представлены здесь *Zoophycos*, а на других поверхностях — отдельными постройками *Ilmenichnus* и их скоплениями. Наконец, перерыв в осадконакоплении на границе тарусского и стешевского времени отмечен постройками *Diplocraterion*.

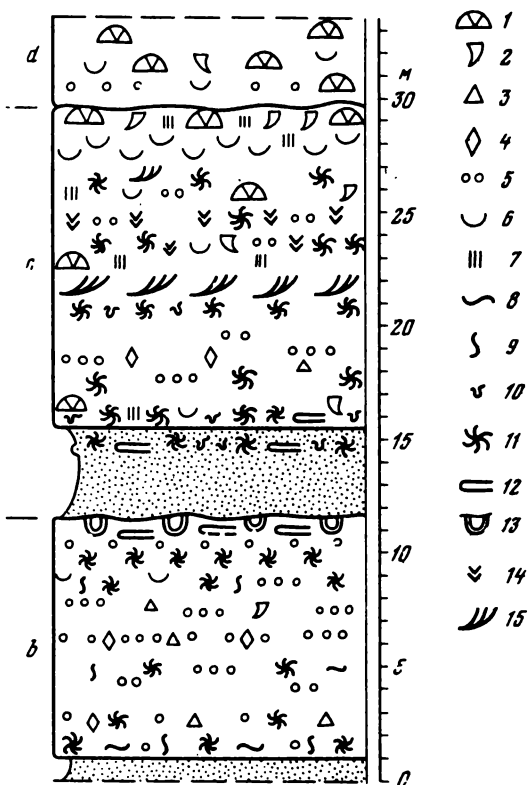
Нижняя часть стешевского горизонта сложена рыхлыми тонкозернистыми песками и алевролитами. На 0,85 м ниже основания карбонатной пачки (толщи "с") в алевролитах с доломитизированным известковым цементом и раковинным детритом присутствуют массовые *Vermichnus*, редкие *Zoophycos* и единичные *Ilmenichnus*. *Vermichnus* встречаются также в самом основании карбонатной толщи "с", а несколько выше довольно многочисленны *Zoophycos*. Затем следы становятся редкими; в доломитизированных известняках и доломитах замещения встречаются многочисленные ядра и отпечатки брахиопод (в том числе *Striatifera*, *Gigantoproductus* и *Latiproductus*), кораллов, трилобитов и др.

В средней части толщи "с" количество остатков фауны уменьшается, вновь появляются *Zoophycos* и простые ходы, а затем (слой 14) — массовые поселения *Desmichnus*. Напомним, что в разрезах, расположенных севернее, карбонатная толща стешевского горизонта разделяется пачкой терригенных пород на две ("с₁" и "с₂").

Выше уровня с *Desmichnus* остатки фауны опять становятся более многочисленными. В отдельных слоях встречаются немногочисленные *Zoophycos* и на нескольких уровнях — *Teichichnus*. Найдены здесь и *Desmichnus*, но они не образуют таких густых скоплений, как в слое 14. Отложения самых верхов стешевского горизонта — известняки с большим количеством кораллов и банками *Gigantoproductus* и *Latiproductus* — образовывались при значительной

Рис. 34. Распределение следов жизнедеятельности и некоторых скелетных остатков беспозвоночных в разрезе серпуховского яруса (толщи "b", "c" и "d") на р. Мсте

1 - хететиды и кораллы *Tabulata*; 2 - кораллы *Rugosa*; 3 - головоногие моллюски; 4 - трилобиты; 5 - различные мелкие брахиоподы; 6 - *Gigantoproductus* и *Latiproductus*; 7 - *Striatifera*; 8-15 - следы жизнедеятельности: 8 - простые горизонтальные ходы; 9 - простые вертикальные ходы; 10 - *Vermichnus*; 11 - *Zoophycos*; 12 - *Ilmenichnus*; 13 - *Diplocraterion*; 14 - *Teichichnus*; 15 - *Desmichnus*. Тонкими контурами показаны скелетные окаменелости, толстыми - следы (рисунок Т.Н. Бельской)



подвижности воды, в условиях, мало благоприятных для поселений илоедов и других зарывающихся животных и особенно для сохранения их построек.

Распределение некоторых следов в окских отложениях (толща "a") мстинского разреза показано на рис. 47.

Сравнение всего комплекса следов бентосных беспозвоночных, распространенного в нижнекаменноугольных отложениях северо-западного крыла Московской синеклизы, с немногочисленными имеющимися в литературе данными по следам из разновозрастных отложений других регионов, показывает его значительное своеобразие. Так, например, в разнообразном и обильном количественно комплексе следов из кульма Тюрингии (ГДР) общие формы следов с подмосковным карбоном полностью отсутствуют [см. Pfeiffer, 1968]. Эти отличия несомненно связаны с совершенно различным фациальным характером отложений. Комплекс следов кульма характерен для быстро накапливавшихся терригенных отложений флишевого типа. Комплекс же следов из нижнего карбона Московской синеклизы, очевидно, можно считать типичным для мелководных, преимущественно карбонатных, медленно накапливавшихся отложений эпиконтинентального моря.

Анализ фациальной приуроченности следов в раннекарбонном море и сравнение его с данными, основанными на изучении более молодых отложений [Seilacher, 1967], показывает, что по сравнению с палеозойским платформенным морем в распределении типов следов по глубинам произошли значительные изменения. Так, несомненно мелководные в палеозое постройки *Zoophycos* в мезозое характеризовали уже глубоководные обстановки, а современные известны с батимальных глубин; на больших глубинах встречены также современные постройки типа *Teichichnus*. Тем не менее и в современных морях следы жизнедеятельности беспозвоночных наиболее обильны и разнообразны именно на мелководье.

Остатки наземных высших растений часто встречаются также в прибрежных морских отложениях каменноугольного возраста; этим последние сильно отличаются от отложений девона. Также и слои морского происхождения нижнего карбона Московской синеклизы содержат немало их остатков. Они относятся к подземным дихотомически ветвящимся корневым образованиям древовидных плауновидных — к стигмариям.

Сохранившиеся участки лесов "на корню", с вертикально стоящими пнями, в Подмосковном бассейне до сих пор, по-видимому, не найдены. Это находит себе объяснение в условиях произрастания лесов, следы которых мы обнаруживаем, и в дальнейшей судьбе участков, на которых они стояли. Эти леса были приурочены к морским берегам и отмелям с крайне неустойчивой, непрерывно перемещавшейся береговой линией: здесь уничтожались все части деревьев, выступавшие над почвой.

Раннекарбоновые прибрежные леса можно сравнить с современными лесами мангрового типа, характерными для областей с тропическим климатом. Изучение их вещественных остатков (стигмарий), в особенности в поле, позволяет осветить специфику мест произрастания этих лесов. Такому анализу и посвящен настоящий раздел работы. Насколько нам известно, подобные исследования еще не проводились, а они необходимы. Подмосковный нижний карбон представляет для них благоприятный объект.

Стигмарии представляют собой не корни, как иногда до сих пор пишут в литературе, а подземные разветвления стволов, которые принято называть ризофорами (корненосцами). К ризофорам прикреплялись корни (аппендиксы), после отпадения которых на поверхности ризофоров оставались рубцы (стигмы). Стигмариями обладали растения, принадлежащие к родам *Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Lepidophloios* и может быть некоторым другим. обстоятельное описание анатомии и гистологии стигмарий дал еще в прошлом веке В. Вильямсон [Williamson, 1887].

Стигмарии, находимые в слоях нижнего карбона Московской синеклизы, обращали на себя внимание с самого начала изучения этих отложений — наравне с раковинами брахиопод, скелетами кораллов и др. Несколько позже интерес к стигмариям вырос из-за желания использовать их для стратиграфических целей. В этой связи интересно отметить, что уже один из первых исследователей подмосковного карбона Г.Д. Романовский [1854] совершенно правильно счел стигмарии непригодными для целей детальной стратиграфии. Он считал, что подразделение "продуктусового яруса" карбона на основании присутствия или отсутствия стигмарий невозможно, так как последним сопутствуют раковины то из нижнего отдела известняка, то из верхнего. Однако в дальнейшем А.О. Струве [Struve, 1886], лучший знаток подмосковного карбона в последней четверти прошлого столетия и основатель его более детальной стратиграфической схемы, которая просуществовала без существенных изменений до начала работ М.С. Швецова, т.е. до двадцатых годов нашего столетия, стал пользоваться стигмариями как руководящими для определения слоев окаменелостями. Поэтому Струве допустил ряд ошибок. Он выделил в качестве

нижнего горизонта "нижнего каменноугольного известняка" — "стигмариевые слои", причем ошибочно относил к ним заключающие стигмарию породы с различных стратиграфических уровней. Эту ошибку выявил М.С. Швецов [1932, с. 57, 64 и более ранние статьи]: он показал, что стигмарию имеют в разрезе широкое вертикальное распространение. Анализируя ошибки Струве, можно сказать следующее. Он упустил из вида два обстоятельства: во-первых, что стигмарию представляют корневидные разветвления стволов деревьев и что ввиду этого они пока непригодны для распознавания по ним отдельных видов и родов растений; это обстоятельство не позволяет проследить изменение видового состава растений (носителей стигмарий) во времени, хотя оно только и могло лечь в основу стратиграфического деления отложений. Не имеется также оснований для того, чтобы считать, что все стигмарию были связаны с отрезком геологической истории, которому соответствует только один или малое число горизонтов. Во-вторых, Струве совершенно не учитывал основное — фациальное значение появления стигмарий в разрезе. Таким образом, он сделал общую, до сих пор распространенную среди стратиграфов ошибку, о которой приходится много писать и которая была особенно большой в случае со стигмариями.

Детальные стратиграфические, литологические и палеогеографические исследования М.С. Швецова проходили на южном крыле Подмосковского бассейна. Здесь он столкнулся (преимущественно в михайловском горизонте) с широким распространением слоев морских известняков со стигмариями ("стигмариевыми слоями" предшествующих авторов), свидетельствующими о крайне мелком море и временном осушении мест произрастания древесных растений [1932, 1938]¹. Первоначально Швецов усмотрел в этих слоях мелководные образования вдоль берега материка, но в дальнейшем пришел к другому выводу. Он стал рассматривать остатки стигмарий как свидетельства зарослей мангрового типа на обширных, далеких от суши отмелях, при обмелении моря превращавшихся в низкие острова [1938, с. 4]. На этом основании М.С. Швецов рисовал очень обширную, занятую отмелями площадь посреди моря михайловского времени (там же, рис. 20)². Гипотетическую узкую полосу отмелей с мангровой растительностью Швецов изобразил также на карте алексинского времени (там же, рис. 19). Стигмарий, наблюдаемые в слоях известняков на северо-западной окраине Московской синеклизы, не являются указанием на существование таких отмелей; это были образования деревьев, произраставших вдоль берега материка.

Из всех отложений Подмосковского бассейна — наземных и прибрежноморских, в которых встречаются стигмарию, особый интерес представляют для нас те карбонатные слои морского происхождения, которые включают разнообразную типичную морскую фауну и вместе с ней также стигмарию, притом часто в большом количестве. Совместное нахождение в одних и тех же слоях стигмарий и остатков морских беспозвоночных представляет особый интерес в тех случаях, когда стигмарию автохтонны. Автохтонный же характер части стигмарий в известняках южного крыла был признан уже давно, во

¹ "Стигмариевые слои" Струве в поле изучала также М.А. Болховитинова [1929].

² Относительно термина "стигмариевые слои" (в разрезе нижнего карбона южного крыла бассейна) в работе М.С. Швецова и Л.М. Бириной [1935, с. 66] было сделано следующее предложение. Так как стигмариевая растительность селилась на поверхности известкового осадка (выпавшего химическим путем в полузамкнутом усыхавшем бассейне), который ей служил почвой и который она пронизывала своими отростками, эти слои рекомендуется называть "подстигмариевыми". Это новое обозначение слоев является более логичным, так как оно указывает на генезис слоев, но вряд ли стоит заменять им старый термин, так как и он является правильным по существу: стигмариевые слои суть слои, содержащие остатки стигмарий (как аппендиксы, так часто и ризофоры).

второй четверти прошлого столетия, многими исследователями [см. Швецов, 1932, с. 49]. Оставалось лишь подробнее рассмотреть этот интересный вопрос.

Для южного крыла Подмоскownого бассейна это было сделано М.С. Швецовым в ряде работ [1922, 1932, 1938]. Этот автор уже в 1922 г. воссоздал палеогеографические условия образования многочисленных уровней известняков с автохтонными стигмариями. Он писал: "... значительное большинство стигмарий росли на месте, росли в известковом илу, как не содержавшем ископаемых - быть может, лагунного происхождения, но также и в солержавшем в изобилии морскую фауну... за продолжительный период, в течение которого отлагались слои со стигмариями, и при том на обширной площади море бывало временами настолько мелким, что в нем росли древовидные растения. Возможно, что периодические появления и исчезновения стигмарий отражают колебания его уровня. Незначительное углубление вод вело за собой уничтожение стигмарий, новое обмеление позволяло вновь развиться растительности" [1922, с.230]. М.С. Швецов проводил очень детальные наблюдения над стигмариями. Так, он писал (там же), что опускающиеся в слои аппендиксы:

- 1) при встрече с горизонтально лежащими одиночными кораллами их огибает: сперва стелются по их поверхности и затем снова вертикально опускаются;
- 2) при встрече с открытой залегающей в естественном положении брюшной створкой *Gigantopoductus* собираются в створке как в вазе и ниже не проникают.

О стигмариях в михайловском горизонте в южном крыле Подмоскownого бассейна М.С. Швецов [1932, с. 96] писал, что они всегда стелются в естественном положении роста по поверхности слоя, что от них кверху, в стороны и вниз отходят тонкие и крупные корневые органы, пронизывающие породу в некоторых случаях почти на 1 м. Швецов добавлял, что "эти органы, конечно, не могли бы сохраниться, тем более сохранить естественное положение, если бы они были не автохтонны". Точно также в совместной работе с Л.М. Биринной [1935, например с. 44, 46] речь идет исключительно об автохтонных стигмариях. В то же время Л.М. Биринна [1938, с. 62, 76, 77, 79, 83] позже упоминала о находках в окских слоях южного крыла также аллохтонных стигмарий. Так, например, она указывала [с. 62] на присутствие в михайловском темно-сером массивном микрозернистом известняке с "обычно горизонтально расположенными отпечатками стигмарий со спутанными и как бы свисающими плетями ризоидами, говорящими об аллохтонности этих остатков...". Эти наблюдения, на наш взгляд, отнюдь не говорят об аллохтонности стигмарий. Я сам видел в карьере на левом берегу р. Оки под г. Алексиним в этом слое михайловского горизонта стигмарии с аппендиксами. Один горизонтально ориентированный ризофор с короткими аппендиксами, отходящими в разные стороны, можно было проследить на 3 м.

На ряд моментов, связанных со "стигмариевым вопросом", для северо-западного крыла я указал впервые в 1938 а и 1940 гг. Условия нахождения стигмарий на этом крыле бассейна и те выводы, которые из них могли быть сделаны, приобрели в свое время тем больший интерес, что М.С. Швецов, побывавший на р. Мсте и издавший здесь стигмарии в известняковых слоях окской "толщи переслаивания "а", отрицал их автохтонность. Он писал [1938, с. 41]: "На северо-западе автохтонные стигмарии в известняках, по-видимому, совершенно отсутствуют и редкие находки стигмарий представляют отпечатки мертвых кусков, находящихся не в прижизненном положении. Автохтонная растительность приурочена здесь к песчано-глинистым слоям"¹.

Последнее утверждение М.С. Швецова правильно, но мнение относительно отсутствия стигмарий *in situ* в слоях известняков ошибочно: М.С. Швецов видел на р. Мсте слой "а₄" с вертикально или косо расположенными бесспор-

¹ М.С. Швецов считал, что по мере приближения к берегу (т.е. при движении в северо-западном направлении) "известняковые стигмариевые слои исчезают и сменяются песчано-глинистыми прослоями со следами размывов" [1938, с. 41].

но автохтонными стигмариями. Других известных нам северо-западных разрезов с автохтонными стигмариями М.С. Швецов увидеть не мог, так как он побывал только на р. Мсте и рч. Рагуше. Мнение Швецова связано, по-видимому, с тем, что он наблюдал в южном крыле Подмосквового бассейна меньшее разнообразие типов стигмарий, чем в слоях северо-западного крыла, и не вдумывался в особенности их захоронения.

Перед тем, как перейти к описанию стигмарий из нижнего карбона Московской синеклизы, рассмотрим характер их сохранности.

Стигмарии – ризофоры и их аппендиксы – представляли наверно относительно жесткие образования¹. В слоях их всегда видно отчетливо. Этому благоприятствует то, что часто они окрашены окислами железа то в охристый, то в красный цвет. Иногда наблюдались в свежих изломах пород аппендиксы, окрашенные в черный цвет, наверно, от сохранившейся органики.

В известняковых слоях ризофоры могут иметь самую различную сохранность: они могли полностью или почти полностью сохранить свой объем, что встречается редко, или быть сплюснены – сохраниться в породе в виде шели. Первый случай мы наблюдали у одной стигмарии в слое "а₆" на рч. Охотле (рис. 39,б), второй – в слое "а₇" на р. Мсте (рис. 38). Наблюдаются также промежуточные стадии деформации ризофоров (см. другие рисунки). Ризофоры сохранялись объемно, в виде ядра, когда полость в осадке, получавшаяся после сгнивания растительной ткани, быстро целиком заполнялась осадком; при неполном заполнении у горизонтально расположенных стигмарий получались сплюсненные ядра (например, рис. 37,а); так как в полость от ризофора осадок проникал со стороны ствола дерева, сплюсненным оказывался тонкий дистальный конец ризофора.

Вертикально ориентированные ризофоры обычно представлены отпечатками спавшихся помятых стенок; в некоторых случаях отчетливо запечатлевалось давление, которое испытал ризофор: рубцы (стигмы) на ризофоре сплюснены (рис. 44,а). Во всех случаях сохранности хорошо видны места отхождения аппендиксов – рубцы – либо на поверхности ядер, либо на отпечатке поверхности ризофора в породе. Аппендиксы обычно сплюснены, имеют вид помятых лент.

На рис. 35 изображена уникальная находка куска пиритизированного ризофора стигмарии, происходящая из угленосной толщи (тульский горизонт) нижнего карбона под г. Боровичи. В известковых и песчаных ядрах ризофоров изредка можно наблюдать центральный сосуд (например, на рис. 46,а), в этом же образце особой сохранности щеткой пирита покрылись как этот продольный сосуд ризофора, так и радиальные сосуды, отходившие от него к периферии, к местам отхода аппендиксов.

В северо-западном крыле в известняках можно выделить три типа захоронения стигмарий. Во-первых, здесь имеются стигмарии с горизонтально стелющимися ризофорами; во-вторых, стигмарии с вертикально или косо стоящими ризофорами, и, в-третьих, наблюдаются случаи,

¹ Н.А. Рупке [Rupke, 1969] предостерегает считать стигмарии с сохранившимися аппендиксами обязательно за автохтонные. Он предполагает, что аппендиксы были не мягкими, как думали многие другие авторы, а жесткими образованиями и, располагаясь радиально у отмерших деревьев, захороненных аллохтонно, могли внедряться в осадок. Он приводит ряд своих наблюдений над стигмариями в Канаде, а именно: 1) ориентировку ризофор согласно с косой слоистостью осадков, 2) их фрагментарность; 3) заполнение фрагментов стигмарий осадком, отличным от окружающей породы и 4) свидетельства быстрого накопления осадка в слоях, заключающих стигмарии. Как увидим дальше, эти признаки у описываемых нами стигмарий отсутствуют. Однако, встречая стигмарии с горизонтально ориентированными ризофорами, их необходимо каждый раз тщательно обследовать, так как таким образом могут залегать ризофоры как в автохтонных, так и в аллохтонных местонахождениях.



Рис. 35 а, б. Пиритизированная стигмария. В разломе видны центральный сосуд и отходящие от него радиальные сосуды, ведущие к рубцам

а – продольный разлом; б – поперечный разлом. Окрестности г. Боровичей, х 1/1

когда только аппендиксы пронизывают известняковые слои, опускаясь в них сверху; ризофоры, залегавшие выше, отсутствуют. Такие же случаи наблюдаются в песках. Эти различные типы расположения стигмарий и аппендиксов обычно хорошо выдерживаются в отдельных слоях; значительно реже в одном и том же слое можно наблюдать различные типы сохранности вместе. Некоторые данные о различных типах нахождения стигмарий и соотношения относительно их значения были высказаны мною в статье 1938 г. [Геккер, 1938а].

Обращаясь к профилю морских отложений всего северо-западного крыла с нанесенными на нем находками остатков стигмарий, мы увидим одну общую закономерность: известняки, в которых встречены стигмарии, представляют образования мелкого моря – они являются его прибрежными осадками (рис. 36). В профиле это маломощные выклинивающиеся в северо-восточном направлении известняковые слои различного возраста, преимущественно окского¹. К мелководным образованиям относятся также нижняя и верхняя части более мощных известняковых слоев и целых горизонтов.

Так как маломощные, более или менее быстро выклинивающиеся слои известняков, заключенные среди песчано-глинистых отложений, характерны для толщи "а" (алексинского, михайловского и веневского горизонтов), мы в ней встречаем особенно много стигмарий. В толще "b" (тарусском горизонте), сравнительно более мощной и монолитной на всем ее протяжении, захваченном профилем, стигмарии были встречены только в восточной части полосы выходов, на рч. Тутоке, в верху толщи. Значительно более мощная, нерасщепляющаяся известняковая толща "d" (протвинский горизонт) стигмарий нигде не заключает. Что же касается толщи "с" (стешевского горизонта), то она мощна и монолитна на юго-западе, дальше же к северо-востоку расщепляется на две известняковые пачки ("с₁" и "с₂"), постепенно утоняющиеся в этом направлении. И на рч. Тагажме в одной из них встречены стигмарии, что является очень показательным.

Таким образом, учет всех находок стигмарий на северо-западной окраине Московской синеклизы показывает, что наиболее мощные пачки карбонатных пород стигмарий не содержат, в менее мощных слоях стигмарии встречаются редко (чаще вверху, чем внизу), и лишь в маломощных известняковых слоях стигмарии встречаются по всей их толще. Однако не нужно думать, что эта приуроченность стигмарий к отдельным уровням разреза нижнекаменноугольных отложений отражает только фациальные возможности их нахождения здесь. Она связана также с изменением климатических условий во времени, с постепенной аридизацией гумидного климата к концу раннекаменноугольной эпохи [Осипова, Бельская, 1965, 1967; Hecker, Osipova, 1970].

¹ На южном крыле Московской синеклизы стигмарии встречаются почти исключительно в окских отложениях.

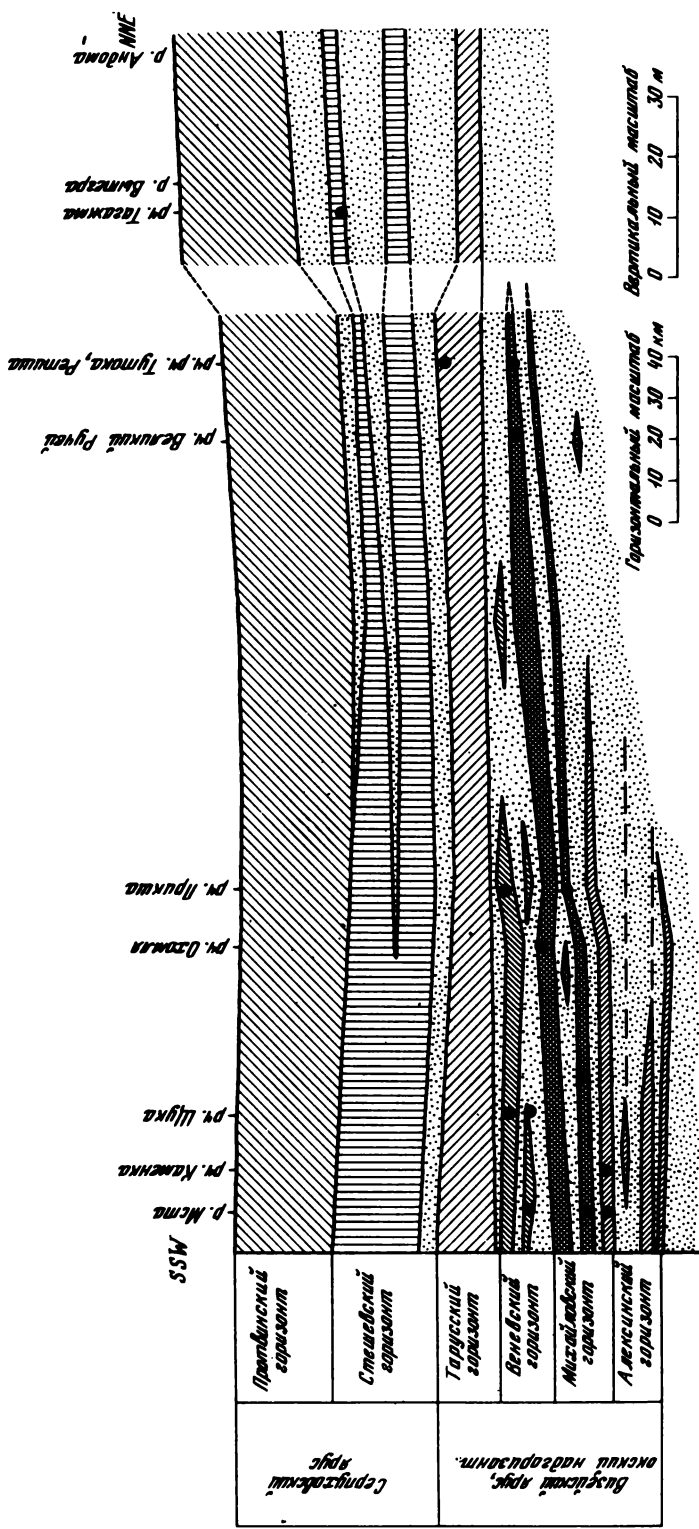


Рис. 36. Стратиграфический профиль нижнего карбона северо-западного крыла Московской синеклизы с показом мест находок стигмарий. Длина профиля – 400 км.

Условные обозначения: различные штриховка – морские отложения, пунктир – континентальные

Уже указанная общая картина распределения стигмарий в известняковых слоях может служить доказательством автохтонности, если не всех, то большинства их остатков, которые были обнаружены: мы встречаем стигмарины как раз там, где они должны были появляться вслед за некоторым перемещением фаций и наступанием лесов на море. Действительно, в случае допущения аллохтонности стигмарий, их отрыва от мест укоренения (в прибрежной ли части моря или на берегу реки), переноса и погребения в другом месте было бы трудно объяснить, почему стигмарины отсутствуют (или очень редки) в тех частях известняковых слоев, которые образовывались не около самого морского берега, а в более глубоких водах вдали от него. Ведь ризофоры, будучи оторваны от субстрата, могли переноситься водой и вследствие этого могли захороняться не только в береговой полосе моря. С другой же стороны, образования скоплений вымытых и перенесенных стигмарий несомненно наиболее естественно ожидать именно здесь, в полосе действия прибойной волны.

Исходя из этих соображений, необходимо тщательно изучать местонахождения стигмарий первого типа — с горизонтально расположенными ризофорами (см. с. 57). Так ориентированные стигмарины мы наблюдали в верхней части известнякового слоя "а₅" (рис. 37, а, б, в) и слое "а₇" (рис. 38) разреза р. Мсты; в верхней трети известняка "а₆" на р. Охомле (рис. 39, б); в известняке "а₆" у д. Великий Ручей (рис. 39, а) и в том же слое на рч. Ретише (рис. 40); в верху известняковой толщи на р. Тутоке (рис. 41, а), а также в основании слоя "с₂" на рч. Тагажме (рис. 41, б, в). В перечисленных местонахождениях мы встречаем ризофоры вместе с аппендиксами; последние отходят от ризофоров во все стороны. Иногда аппендиксы коротки, а в некоторых случаях полностью отсутствуют. Малая их длина не первоначальна, хотя описаны случаи нахождения стигмарий, о которых трудно предположить, что они подвергались переносу, с короткой "щеткой" ризоидов [Потонье, 1934, с. 122, рис. 46]. Вполне можно допустить, что часто фоссилизировались лишь проксимальные части аппендиксов, а дистальные, более тонкие, сгнивали после отмирания дерева и поэтому не сохранились. Когда невозможно проследить аппендиксы на большую длину, трудно увериться в том, имеем ли мы перед собой автохтонные или перенесенные стигмарины. Не исключена возможность, что к последним должны быть причислены также указанные выше стигмарины, встреченные в "а₆" на рч. Ретише. Эти стигмарины имеют перемещенный вид. Скорее всего они были вымыты из почвы, несколько перемещены и сгружены в кучу.

Относительно упомянутых находок стигмарий на р. Мсте (в слоях "а₅" и "а₇"), на речках Тутоке (толща "в") и на Тагажме (в "с₂") можно с полной уверенностью говорить об их автохтонности. Так, у стелящихся горизонтально довольно толстых (до 9 см в поперечнике) ризофоров, находимых на р. Мсте в верху слоя известняка "а₅" (см. рис. 37), большая часть аппендиксов далеко не прослеживается, однако в некоторых местах у них наблюдаются также длинные аппендиксы, до 40 см, притом отходящие вниз, что никак не могло иметь место у аллохтонных остатков стигмарий. На рч. Тутоке стигмарины наблюдались в верхней, монолитной части толщи "b" (мощность в 0,55 м). Хотя на ризофорах здесь сохранились аппендиксы небольшой длины, положение ризофоров, как горизонтальное, так у некоторых и вертикальное (подробности о вертикальной ориентировке см. ниже), свидетельствует об их автохтонности.

Особый интерес представляет находка, сделанная на рч. Тагажме (рис. 41, б и в). Это единственный наблюдавшийся на северо-западе случай, когда стигмарины были встречены в основании более мощного известнякового слоя, в то время как во всех других случаях они наблюдались в верхней части слоев. Именно такое отношение частоты находок стигмарий в верхней и нижней частях известняковых слоев естественно и оно опять-таки может представить аргумент в пользу автохтонного нахождения остатков стигмарий. Дело в том, что лесами были охвачены низкие болотистые морские берега. Лесная полоса перемещалась в зависимости от наступания и отступления моря. В периоды трансгрессий вместе с надвигавшейся в глубь суши береговой линией леса

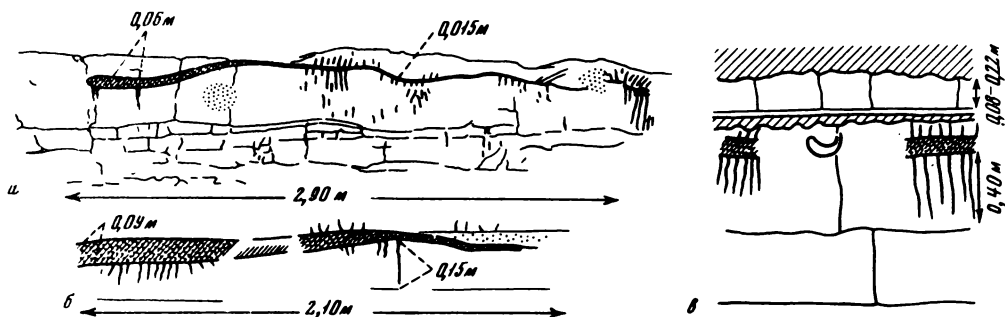


Рис. 37 а, б, в. Автохтонные стигмарии с горизонтально стелющимися ризофорами в верхней части известнякового слоя "а₅" (михайловский горизонт), под глинистым прослоем.

а – ризофор почти на всем протяжении сплюснут, аппендиксы сохранились частично. В двух местах показаны колонии кораллов. Правый берег р. Мсты, д. Егла, у устья руч. Варушеньки; б – аппендиксы сохранились частично. Там же; в – аппендиксы сохранились хорошо. Д. Егла. Видна раковина *Gigantopoductus* в прижизненном положении. Полевые рисунки

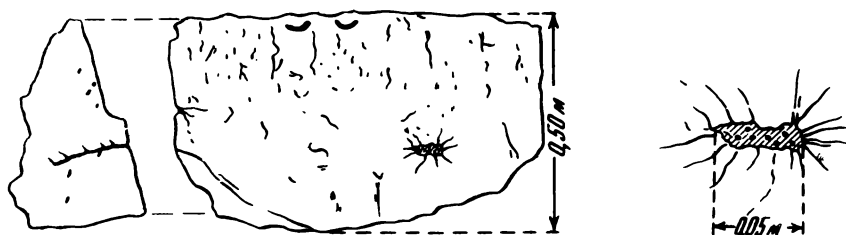


Рис. 38. Автохтонная стигмария с сплюснутым ризофором с аппендиксами в известняковом слое "а₇" (веневский горизонт). Вертикальный раскол слоя. Видны также аппендиксы, пронизывающие слой в вертикальном направлении. Правый берег р. Мсты, д. Егла. Полевой рисунок

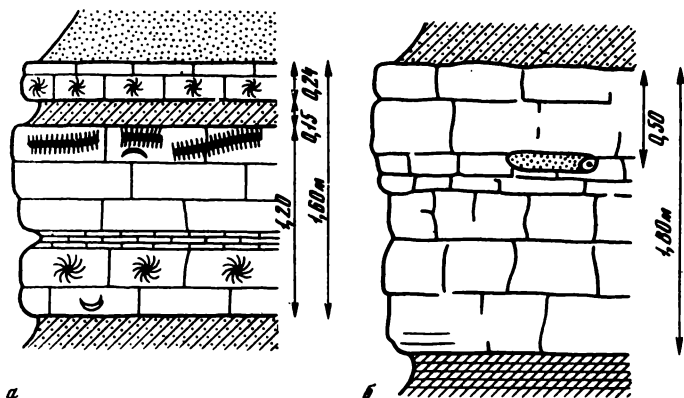


Рис. 39 а, б. Стигмарии с горизонтально ориентированными ризофорами в известняковом слое "а₆" (михайловский горизонт)

а – в верхней части основной пачки слоя, под глинисто-песчаным прослоем. Д. Великий Ручей; б – ризофор внутри известнякового слоя. Рч. Охomla. Полевые рисунки

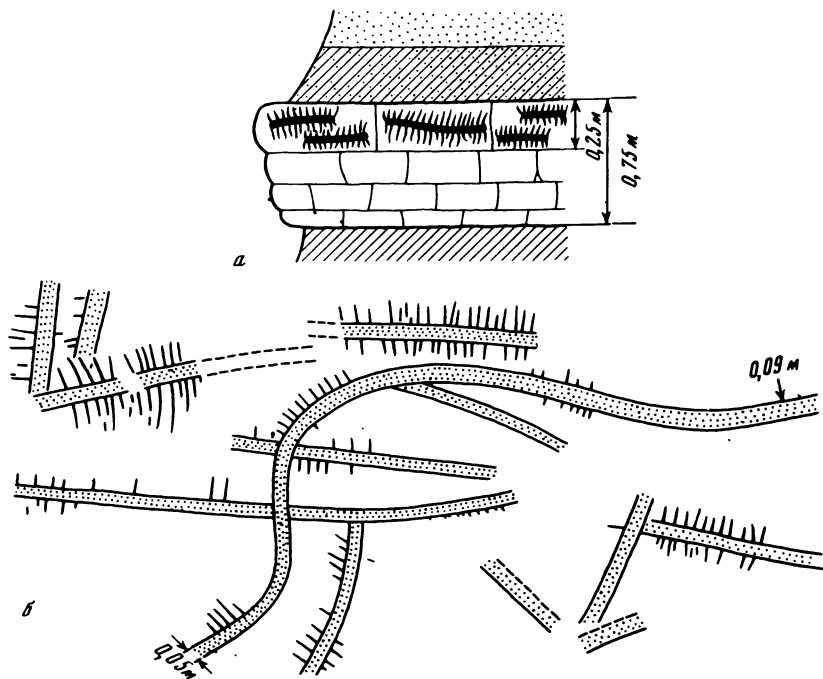


Рис. 40 *а, б*. Стигмари с горизонтально ориентированными ризофорами с частично сохранившимися аппендиксами в верхней части известнякового слоя "а₆". Рч. Ретиша, выше д. Верховье
а – в разрезе, *б* – в плане. Полевые рисунки

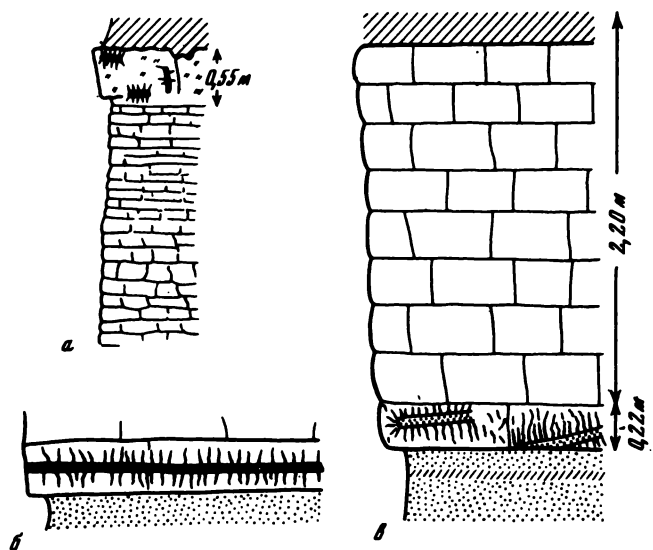


Рис. 41 *а, б, в*. Автохтонные стигмари с различно ориентированными ризофорами

а – горизонтально и вертикально ориентированные стигмари в верху толщи "б" (тарусский горизонт). Левый берег рч. Тутоки, ниже д. Опоха; *б* и *в* – горизонтально ориентированные стигмари в основании пачки "с" (стешевский горизонт). Рч. Тагажма. Полевые рисунки

отступали и, наоборот, они наступали на недавнее дно моря при его обмеле-нии и уходе в периоды регрессий. В регрессивные моменты леса завладевали морскими участками в последние моменты отложения на них карбонатных или других осадков или же непосредственно после их отложения. Уходящее море не успевало разрушить корневые образования деревьев. Поэтому они хорошо сохранялись на месте их произрастания, и большинство остатков автохтонных стигмариий приурочено к верхней части (более мощных) известняковых пачек. В то же время в трансгрессивные фазы леса могли появляться на морских осадках лишь в тех случаях, когда наступание моря временно прекращалось или сопровождалось непродолжительным отступанием. В случаях непрерывного наступания моря на сушу леса на морских осадках расти не могли: они могли только отступать вместе с берегом. По этой причине так редки находки стигмариий в основании известняковых пачек. В единственном указанном наблюдавшемся случае нахождения стигмариий в основании известняковой пачки (на р. Тагажме) их ризофоры с отходящими от них во все стороны аппендиксами заключены в нижних 0,22 м верхнего известнякового "клина" толщи "с" - в "с₂". Наблюдавшиеся части ризофор либо полностью расположены внутри этого слоя, либо касаются нижней его поверхности (рис. 41, б и в). Последнее обстоятельство указывает на то, что стигмария, помещаясь в известковом илу, своими аппендиксами проникала как в него, так и в лежавший глубже песок.

Перейдем к рассмотрению местонахождений стигмариий второго типа, характеризующихся вертикальной или косой ориентировкой ризофоров в пласте. Такая ориентировка иногда наблюдается у отдельных ризофоров среди других, ориентированных в пласте более или менее горизонтально. Один из наблюдавшихся случаев такого смешанного расположения ризофоров был указан выше (для верхов известняковой толщи "b" на рч. Туточе; рис. 41, а). То же явление наблюдалось и на рч. Прикше в слабоглинистых песках неморского происхождения, залегающих на расстоянии нескольких метров ниже известнякового слоя а₁ (рис. 42). В перечисленных случаях горизонтально стоящие ризофоры преобладают над вертикально стоящими; как у тех, так и у других в одинаковой степени сохранились аппендиксы, отходящие от ризофоров в различные стороны. Считать эти стигмарии или часть их за аллохтонные нет никаких оснований¹.

Однако наибольший интерес представляет известняковый слой "а₄" разреза р. Мсты и ее притока - рч. Каменки, в котором вертикально или косо ориентированные ризофоры настолько преобладают над горизонтально лежащими, что последние являются здесь почти исключением (рис. 43, 44). Вертикально или косо стоящие стигмарии располагаются весьма густо (в вертикальной поверхности раскола слоя по его протяжению их на 3,25 м оказалось 5). Очевидно, частота расположения стигмариий отвечает густоте расположения деревьев, которым они принадлежали. Мощность неразмывтого слоя "а₄" на р. Мсте колеблется от 1,00 до 1,50 м, на рч. Каменке она доходит до 1,30 м. В вертикальном расколе этого слоя видно, что ризофоры стигмариий пронизывают его на большую часть высоты; однако очень редко можно видеть, что ризофор начинался с его верха. Связано это с тем, что стигмарии не располагались строго в вертикальной плоскости и что верхний их отрезок выходил из плоскости раскола: на самом же деле стигмарии всегда проникали в слой известкового ила сверху. Возможно, что вертикальные и косые стигмарии слоя "а₄" образовывали над его поверхностью колено и дальше тянулись в горизонтальном направлении. В одном случае наблюдался изогнувшийся ризофор с аппендиксами, первоначально внедрившийся в ил косо сверху вниз; по-видимому, затем встретилось препятствие, и рост стигмариий продолжился в обратном направле-

¹ Г. Потонье [Potonié, 1893], полемизируя с другими авторами, видевшими в стигмариях преимущественно аллохтонные образования, приводит и изображает им часто наблюдавшиеся вертикально стоящие в слоях ризофоры с перпендикулярно от них отходящими аппендиксами. Он справедливо видит в них корневые образования деревьев, сохранившиеся на месте роста.

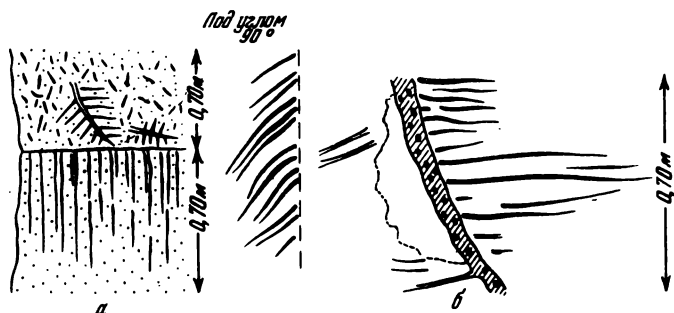


Рис. 42 а, б. Различно ориентированные автохтонные стигмари с аппендиксами в глинистом песке ниже морской толщи "а"

а - вверху - стигмари с аппендиксами, отходящими во всех направлениях, внизу - только вертикально опускающиеся аппендиксы; б - вертикально опускающийся ризофор в верхнем слое. Рч. Прикша. Полевые рисунки

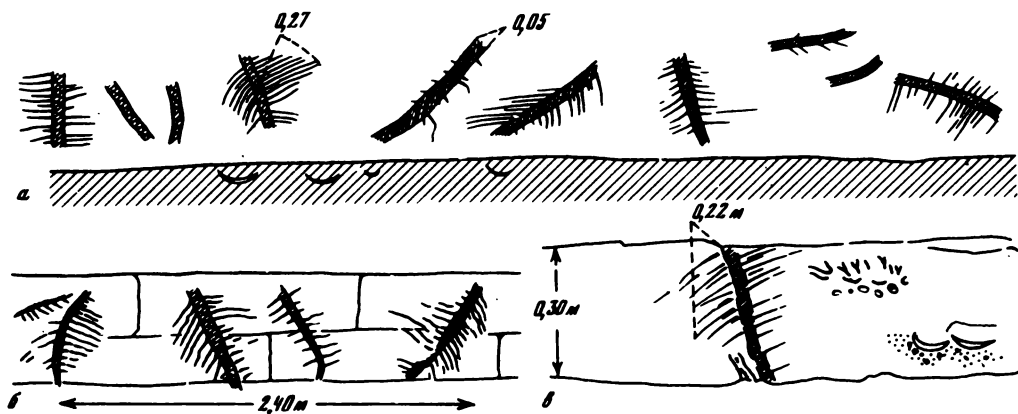


Рис. 43 а, б, в. Вертикально и косо ориентированные автохтонные стигмари с различной сохранностью отходящих в стороны аппендиксов в известняковом слое "а₄" (михайловский горизонт). На рисунках сохранены расстояния между стигмариями

а и в - правый берег р. Мсты против устья руч. Варушеньки; б - правый берег р. Мсты выше д. Путлино (уроч. "Добрыня"). На рис. а под известняковым слоем показаны створки продуктид, на рис. в - раковины продуктид и кораллы в слое известняка. Полевые рисунки

нии (рис. 44, б). В другом наблюдавшемся случае препятствием для дальнейшего углубления ризофора послужила колония ругоз.

У большинства стигмарий в слое "а₄" присутствуют аппендиксы. От ризофор они направляются то горизонтально, то изгибаются книзу или кверху, как показано на рисунках. Иногда аппендиксы достигают значительной длины (до 30 см); в некоторых случаях они очень короткие, а в других отсутствуют (рис. 43, а). Как уже было рассмотрено выше (с. 60), отсутствие аппендиксов у некоторых ризофоров может быть объяснено их сгниванием. Таким образом, плохая сохранность аппендиксов у заведомо автохтонных ризофоров, каковыми являются вертикально или косо ориентированные в известняковых слоях, с полной убедительностью свидетельствует о том, что такая сохранность аппендиксов не может указывать на то, что перед нами случаи занесенных, вторично захороненных стигмарий с оборванными аппендиксами (о чем всегда необходимо думать в случае горизонтальной ориентировки ризофоров с неполными аппендиксами).

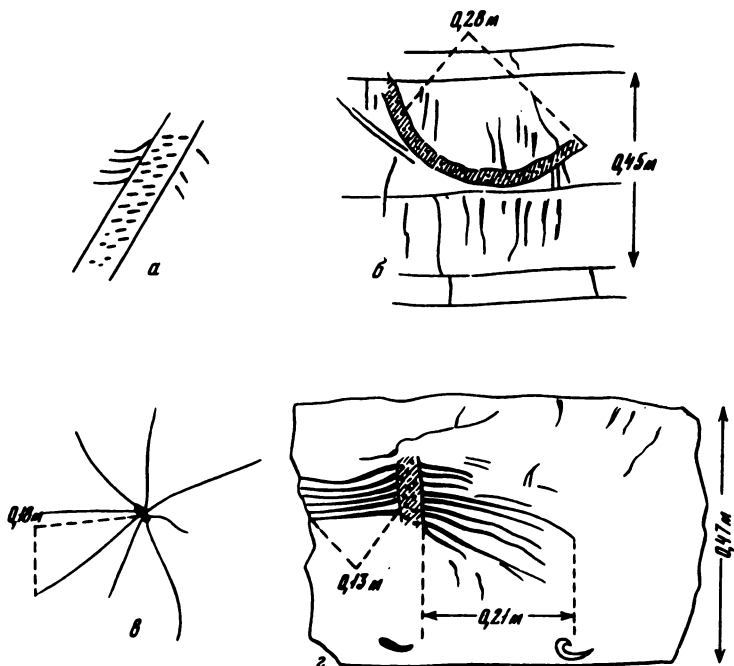


Рис. 44 а, б, в, г. Детали строения вертикально ориентированных стигмарий в известняковом слое "а₄"

а и б – левый берег р. Мсты, против устья руч. Варушеньки; в – правый берег р. Мсты, д. Егла; г – рч. Каменка; а – ризофор со сплюснутыми рубцами; б – изогнутый ризофор с аппендиксами; в – горизонтальное сечение ризофора, показывающее "розетку" отходящих от него аппендиксов; г – ризофор с хорошо сохранившимися аппендиксами, видна раковина *Gigantopproductus*. По-левые рисунки

Не менее убедительным доказательством автохтонности стигмариевого слоя "а₄" является один наблюдавшийся горизонтальный раскол этого слоя, показанный на рис. 44, в. Здесь видно, как от поперечного сечения ризофора отходят во все стороны под одинаковыми углами по прямым линиям 8 аппендиксов близкой длины (до 18 см). Это наблюдение показывает их беспрепятственное строго ориентированное проникновение в известковую почву на морском берегу.

Наблюдения, произведенные над стигмариями слоя "а₄" на р. Мсте и рч. Каменке, приводят нас к следующим выводам. Во-первых, не может подлежать никакому сомнению, что в данном случае мы имеем перед собой заведомо автохтонные стигмарии – корневые образования деревьев, произраставших на почве, состоявшей из морских известковых органогенных осадков, заключавших множество раковин и скелетов самых различных обитателей моря (см. некоторые рисунки). Во-вторых, не вполне ясен вопрос, появился ли на этом месте лес после отложения известковых осадков на всю мощность слоя, или их образование продолжалось и после появления леса, т.е. лес заходил в береговую полосу моря, в которой еще жила морская фауна. На основании некоторых данных представляется более вероятным, что корневые образования деревьев проникали в известково-илистый слой после его отложения на всю мощность. Они следующие: малое содержание в слое терригенных частиц; отсутствие ярусности в расположении стигмарий, которая могла бы иметь место при постепенном засыпании осадком корневых образований деревьев, принадлежащих нескольким генерациям лесов; стигмарии пронизывают слой известняка на всю (или почти на всю?) толщину; полное отсутствие в слое пней деревьев, которые могли бы в нем сохраниться, если бы известковый ил наращивался одновременно с ростом леса.

Глубокое проникновение корневой системы в известняковый слой "а₄" — пронизывание его ими, естественно, было возможно только тогда, когда ко времени появления на этом слое леса известковый осадок еще не затвердел, а был достаточно рыхлым и вязким для проникновения в него ризофоров с аппендиксами или одних только аппендиксов. Отсюда следует, что затвердевание этого слоя, состоявшего из фораминиферового или раковинно-детритового ила и достигавшего толщины в метр и более, происходило сравнительно медленно.

К такому же выводу приводит рассмотрение случаев захоронения стигмарий третьего из выделенных типов (см. ниже), показывающих, что в известково-илистый слой и притом глубоко проникали только аппендиксы, а ризофоры располагались выше. Если бы после появления на таких местах деревьев отложение известкового ила продолжалось, ризофоры должны были бы оказаться внутри известнякового слоя, что не наблюдается.

При анализе захоронений стигмарий второго типа мы подошли к рассмотрению деталей вопроса появления и произрастания деревьев на берегу раннекаменноугольного моря. Мы сделали это, принимая эти стигмарии за захороненные на месте произрастания деревья. Последнее обстоятельство приходится подчеркнуть, так как М.С. Швецовым (см. выше с. 56) в свое время оспаривалась автохтонность этих многочисленных, очень показательных находок. По нашему мнению, нельзя допустить, что многочисленные стигмарии, которые были сорваны с мест их произрастания, затем "воткнулись" концами в морское дно и не сгнили в своих верхних частях до полного занесения осадком: ведь на образование известнякового слоя мощностью около метра, несомненно, уходило очень много времени.

В предварительном обзоре некоторых находок стигмарий [Геккер, 1938а, с. 6-8] мною был описан из известняков венецкого горизонта у г. Андреаполя Калининской области одиночный вертикально стоящий ризофор стигмарии с видимыми с одной стороны длинными ("расчесанными") аппендиксами, направленными вниз, как у многих стигмарий в слое "а₄" мстинского разреза [табл. VII, фиг. 2; рис. 45; Геккер, 1940, табл. XVI, фиг. 1]. Эта стигмария расположена в известняковой пачке на глубине 1,25 м от ее верхней поверхности. В статье была высказана мысль, что быть может в данном случае мы имеем дело с оторванной от дерева аллохтонной стигмарией, укоренившейся в илу морского дна на большей глубине, чем обычно произрастали деревья. Наблюдения А.И. Осиповой и Т.Н. Бельской в последующие годы в стенке карьера показали, что андреапольская вертикально стоящая стигмария не представляет что-то особенное. На небольшом расстоянии выше верхнего конца ризофора в разрезе известняков были найдены следы перерыва. С этого уровня и внедрился ризофор в известковый ил. В отличие от ризофоров в слое "а₄" в разрезе р. Мсты, где их целый лес, в наблюдаемой точке виден лишь одиночный ризофор.

Переходим к третьему типу захоронения стигмарий, характеризующемуся присутствием в верхней части слоев известняков (обычно при их более значительной мощности) одних лишь аппендиксов, пронизывающих известняки сверху вниз.

Этот тип захоронения наблюдался довольно часто: то в чистом виде, то среди вертикально опускающихся аппендиксов встречаются отдельные ризофоры. Стигмарии этого типа встречены в известняковых слоях: "а₇" на р. Мсте (рис. 38), "а₈" на рч. Шуке, "а₅" на рч. Прикше, в слое "а₈" в разрезе Покшенского ручья, притока рч. Прикши; такие же аппендиксы прослежены в известняковой толще венецкого горизонта в г. Андреаполе (табл. VII, фиг. 1; рис. 45). Густую сеть ("занавес") вертикально тянувшихся аппендиксов можно наблюдать также в песчаных отложениях: см., например, рис. 42, иллюстрирующий различные типы захоронения стигмарий в глинисто-песчаных отложениях, подстилающих карбонатные морские осадки на рч. Прикше, а также в песках, подстилающих слой "а₄" на р. Мсте. В последнем месте "занавес" вертикальных аппендиксов стигмарий прободает песчаное ядро ранее заложенного

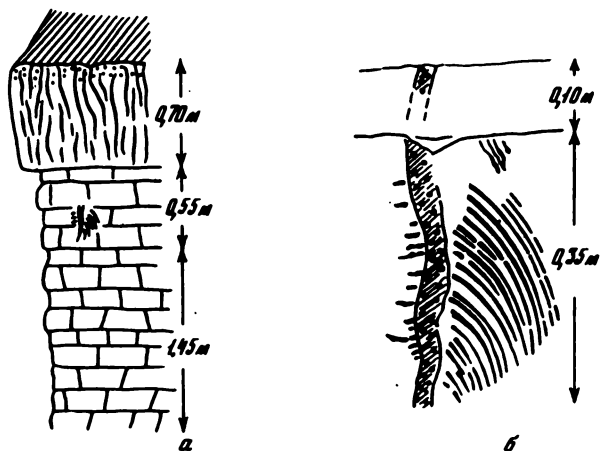


Рис. 45 а и б. Известняковый слой, в верхних 0,70 м пронизанный аппендиксами стигмарий и, ниже, с единичной вертикально ориентированной стигмацией с аппендиксами. Веневский горизонт. Г. Андреаполь, ломки известкового завода на левом берегу р. Западной Двины

а - общий вид; б - детальный рисунок. Полевые рисунки

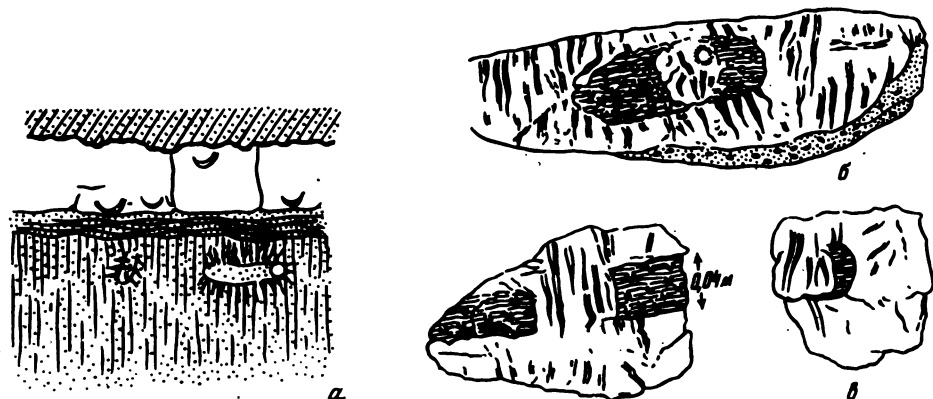


Рис. 46 а, б, в. Горизонтально ориентированные автохтонные стигмарии в песке и аппендиксы других стигмарий, вертикально опускающиеся в него от основания углистого глинисто-песчаного прослоя. Эти вторые аппендиксы пронизывают ризофоры первых стигмарий. Ниже известнякового слоя "а₄" с раковинами *Gigantoproductus*. Левый берег р. Мсты выше д. Путлино (против уроч. "Добрыня").

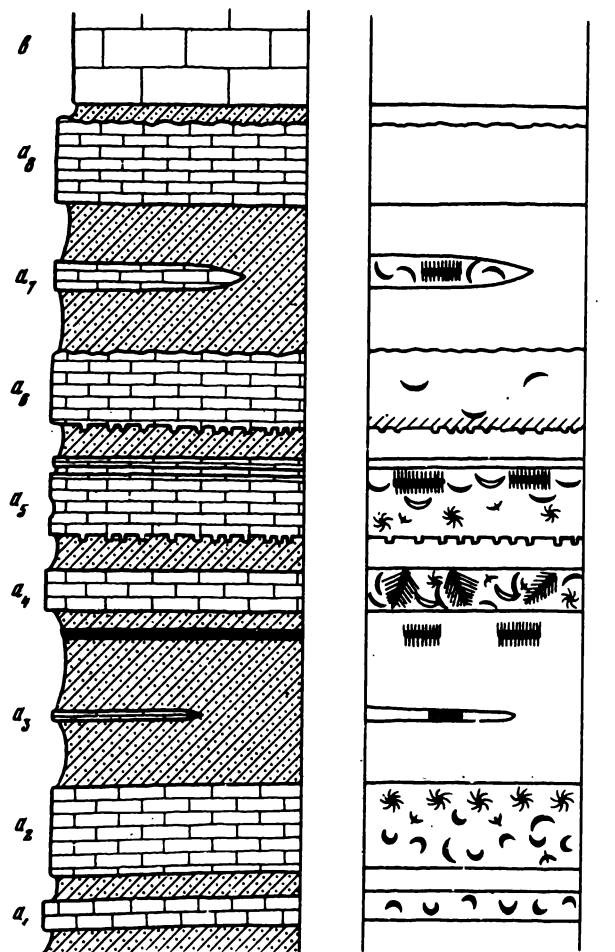
а - общий вид, б и в - детальные рисунки. Полевые рисунки

горизонтального сгнившего ризофора (рис. 46). Длина, на которую прослеживаются аппендиксы таких стигмарий, бывает различной: максимальная длина (до 1 м) наблюдалась на рч. Шукке; на Покшенском ручье она равна 0,80 м, в Андреаполе 0,70 м.

В местонахождениях стигмарий третьего типа в незатвердевший морской известковый ил проникали одни лишь аппендиксы; горизонтально стелющиеся ризофоры располагались выше этого слоя в терригенных (глинистых или песчаных) осадках. В таких местонахождениях лишь редко можно увидеть ризофоры. Не может подлежать сомнению, что третий тип захоронения стигмарий является автохтонным.

Рис. 47. Различная (вертикальная и горизонтальная) ориентировка стигмарий в смежных, очень похожих слоях известняка "а₄" и "а₅" разреза толщи "а" на р. Мсте выше г. Боровичи

1 - известняк; 2 - песчано-глинистые породы; 3 - уголь; 4 - поверхность размыва; 5 - раковины *Gigantoproductus* с обеими створками; 6 - то же, отдельные створки; 7 - *Semiplanus semiplanus* (Schwetz.); 8 - мелкие брахиоподы; 9 - постройки *Zoophycos*; 10 - *Rhizporallium* и *Vermichnus*; 11 - стигмарии с горизонтально ориентированными ризофорами; 12 - стигмарии с вертикально и косо ориентированными ризофорами



Возникает вопрос, чем были обусловлены различия в укоренении деревьев каменноугольного леса, выделенные нами в рассмотренные три типа. Эти причины могли быть двоякого рода: либо перед нами корневые образования различных по систематическому составу растений, либо различны были условия произрастания

одних и тех же деревьев. Могли быть различны твердость, вязкость или влажность почвы, различны расстояния ризофоров от отложений, в которые проникали аппендиксы и т. д. Г. Потонье отмечает [1934, с. 154], что причину непогружения на большую глубину корней деревьев, произрастающих на болотах, надо видеть в наличии достаточного количества влаги в верхнем слое почвы; потребности в воздухе; большой устойчивости на зыбкой почве дерева, обладающего горизонтально распростертой корневой системой. Такое толкование особенностей корневой системы современных деревьев - обитателей болот - может быть перенесено и на стигмарии лепидофитов, произраставших в сходных условиях. Несомненно, что корневые образования различных деревьев каменноугольного леса были построены по-разному и неодинаково вели себя при внедрении в почву.

Вначале мы указали на то, что прежде стигмариям незаслуженно придавали большое стратиграфическое значение. Наше рассмотрение различных типов стигмарий и их местонахождений подтвердило это. Однако выяснилось, что стигмарии все же могут иметь стратиграфическое значение, но только в очень узких пределах, а именно для различения отдельных слоев в разрезах. Дело в том, что если стигмарии в каком-нибудь слое встречаются в значительном количестве, они прослеживаются во всех обнажениях этого слоя по данной реке

или речке (в случае меньшего числа стигмарий – они на продолжении слоя в нем могут отсутствовать; примером может служить известняковая толща "б" на рч. Тутоке).

При использовании стигмарий для целей локальной стратиграфии важно обращать внимание не только на их присутствие или отсутствие и на их численность, но также на их ориентировку [Геккер, Осипова, 1957]. Использование этих особенностей помогло, например, при составлении сводного разреза толщи "а" на р. Мсте. До того два различных слоя, "а₄" и "а₅", содержащие стигмарии в различных количествах, различного облика и различно ориентированные, принимались за один и тот же слой [рис. 47; Геккер, 1938а и б, 1940, 1955, 1956, 1957].

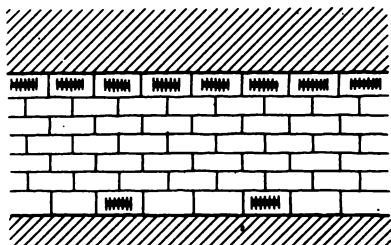
Интересен также вопрос, как далеко стигмарии могут быть прослежены в одном и том же известняковом или другого состава слое, и тем самым – насколько они могут являться хорошими "руководящими окаменелостями". Ставя такой вопрос, не надо забывать, что нахождение стигмарий в каком-нибудь слое представляет локальное явление – более локальное, чем нахождение в этом же слое остатков тех или других комплексов морских животных.

На заданный вопрос ответить трудно, так как не часто один и тот же слой бывает вскрыт на большом протяжении. Все же в бассейне р. Мсты в слое "а₄" стигмарии удалось проследить как на р. Мсте, так и на ее притоке рч. Каменке. Расстояние по прямой линии между выходами слоя "а₄" по этим рекам равно 11,5 км. Этот слой по обему рекам идентичен как по литологическим особенностям, так и по нахождению тождественной морской фауны и стигмарий. Идентичны также и биостратомические особенности стигмарий в обоих местах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение помещаю схематический рисунок, показывающий нахождение стигмарий сверху и внизу известняковых толщ на границе с континентальными песчано-глинистыми и частоту их нахождения здесь (рис. 48).

Рис. 48. Схема на-
хождения стигмарий
внизу и сверху из-
вестняковых толщ



Рассматривая особенности захоронения ризофоров деревьев раннекаменноугольных лесов, произраставших по морским берегам в Подмосковном бассейне, необходимо указать на недавнюю статью М.В. Ошурковой [1974]. Этот автор классифицирует типы захоронений растительных остатков и в числе восьми типов называет также тип фитоориктоценозов аппендиксов лепидодендроновых. Его характеризует нахождение исключительно аппендиксов. "Остатки других органов лепидодендронов очень редки, лишь иногда встречаются отпечатки поверхности ризоф. *Stigmara ficoides* (Stemb.) Brongn. с отходящими от них аппендиксами, единичные отпечатки коры *Lepidodendron* sp. и изредка мега-споры" (с. 91).

Таким образом, описанные нами захоронения стигмарий с обильными или более редкими ризофорами представляют нечто другое – особое, пока не описанные типы ориктоценозов. Проведенные нами полевые наблюдения в Подмосковном бассейне выявили несколько типов захоронений этих древесных остатков вдоль прежних морских берегов и позволили ближе подойти к восстановлению характера берегов раннекаменноугольного моря и жизни на них. Чрезвычайно желательно провести подобные исследования также в других аналогичных бассейнах.

- Бирин Л.М. К петрографической характеристике алексинской, михайловской и веневской толщ южного крыла Подмосковного бассейна и некоторые данные по западному крылу. — В кн.: Петрография углей и известняков Подмосковного бассейна. — Труды ВИМС, 1938, вып. 119, с. 60–100.
- Богданова З. О разрезе нижнего карбона западного и северо-западного крыла Подмосковного бассейна. — Изв. Геол. ком., 1929, т. 48, № 10, с. 149–158.
- Болховитинова М.А. Новые данные по стратиграфии юго-восточной части 58-го листа общей геологической карты. — Гос. научно-технич. горн. изд-во, 1929, с. 1–52.
- Вассоевич Н.Б. О некоторых флишевых текстурах (знаках). — Труды Львовск. геол. общ. Геол. сер., 1953, вып. 3, с. 17–85.
- Вебер В.Н. Трилобиты каменноугольных и пермских отложений СССР. Каменноугольные трилобиты. Монографии по палеонтологии; 1937, т. 71, вып. 1. 160 с.
- Войновский-Кригер К. О значении проблематических окаменелостей и о необходимости их сбора и изучения. — Ежегодн. Всерос. палеонт. о-ва, 1945, т. 12 (1936–1939), с. 145–147.
- Войновский-Кригер К.Г. Использование проблематической окаменелости *Spirophyton* (*Taonurus*) для определения истинного и опрокинутого положения пластов. — Труды V и VI сессий Всес. палеонтол. о-ва, 1962, с. 199–202.
- Вялов О.С. Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Киев: Наукова думка, 1966. 164 с.
- Вялов О.С., Горецкий В.А. О миоценовых *Rhizocorallium* Подольской плиты. — Труды Укр. н.-и. геологоразвед. ин-та, 1964, вып. 9, с. 135–150.
- Геккер Р.Ф. К находке *Rhizocorallium* в волховском девоне. — Ежегодник Русск. палеонт. о-ва, 1930, т. 8 (1928–1929), с. 150–156.
- Геккер Р.Ф. К постановке палеоэкологического изучения нижнего карбона Ленинградской области. — В кн.: Материалы по региональной и прикладной геологии Ленинград. обл. и Карельск. АССР, 1938а, сб. № 2. Изд-во Ленгеолтреста, с. 3–15.
- Геккер Р.Ф. Разрез "толщи переслаиваний (а)" окской свиты нижнего карбона на р. Мсте. — Там же, 1938б, с. 15–22.
- Геккер Р.Ф. Работы карбоновой палеоэкологической экспедиции в 1934–1936 гг. — Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1940, т. 9, вып. 4, с. 105–118.
- Геккер Р.Ф. Наставление для исследований по палеоэкологии. Наставления по сбору и изучению ископаемых органич. остатков, VI. Палеонт. ин-т АН СССР. М.: Наука, 1-е изд., 1954; 2-е изд., 1955. 40 с.
- Геккер Р.Ф. К вопросу о методах биостратиграфии. — Геол. сб. Львовск. геол. об-ва, 1956, № 23, с. 137–157.
- Геккер Р.Ф. Введение в палеоэкологию. М.: Госгеолтехиздат, 1957. 127 с.
- Геккер Р.Ф. Ископаемая фация гладкого каменного морского дна. (К вопросу о типах каменного морского дна). — Труды Ин-та геологии АН ЭССР, 1960, т. 5, с. 199–227.
- Геккер Р.Ф. Памяти Эммы и Рудольфа Рихтер. Палеонтол. сборн., № 1 Львовск. Геол. об-ва, 1961, с. 159–162.
- Геккер Р.Ф. Современное состояние изучения следов вымерших беспозвоночных (палеоихнология беспозвоночных). — В кн.: Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. М., 1964, с. 178–192.
- Геккер Р.Ф. Следы жизни, палеоэкологические и тафономические особенности нижне-каменноугольных отложений Московской синеклизы и их использование для стратиграфии. — Тезисы докладов VIII Междун. конгресса по стратигр. и геологии карбона. М.: Наука, 1975, с. 70–71.

- Геккер Р.Ф. Следы жизни, палеоэкологические и тафономические особенности нижнекаменноугольных отложений Московской синеклизы. — Бюл. МОИП. Отд. геологии, 1978, т. 53, № 3, с. 150/151.
- Геккер Р.Ф. Следы жизни нижнекаменноугольных отложений Московской синеклизы и их использование для стратиграфии. — В кн.: Региональная биостратиграфия карбона современных континентов. Т. 2. М.: Наука, 1979, с. 148–153.
- Геккер Р.Ф., Осипова А.И. Наблюдения над органическими остатками. — В кн.: Методы изучения осадочных пород. Т. I. М.: Госгеолтехиздат, 1957, с. 114–131.
- Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии, его история, осадки, фауна, флора, условия их обитания и развитие. — Палеонтол. ин-т АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1962, кн. 2, 332 с.
- Геккер Р.Ф., Ушаков П.В. Черви. Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнopolостные, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 435–464.
- Горский В.П. *Zoophycos* из нижнепермских отложений Печорского угольного бассейна. В кн.: Новые направления исследований в палеонтологии. Наука, 1976, с. 189–193.
- Иванова Е.А. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. — Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1949, т. 21, 152 с.
- Криштофович А.Н. Проблематические водоросли *Taonurus* — *Spirophyton* из юры побережья Уссурийского края. — Изв. Геол. ком., т. 30, с. 477–486.
- Осипова А.И., Бельская Т.Н. О фациях и палеогеографии серпуховского времени в Подмосковном бассейне. — Литология и полезные ископаемые, 1965, № 5, с. 4–17.
- Осипова А.И., Бельская Т.Н. Опыт литолого-палеоэкологического изучения визе-наимюрских отложений Московской синеклизы. — Литология и полезные ископаемые, 1967, № 5, с. 118–142.
- Осипова А.И., Бельская Т.Н. Палеоэкологические критерии для выявления эпигетических изменений карбонатных пород (на примере нижнекаменноугольных отложений Русской платформы). — Литология и полезные ископаемые, 1970, № 2, с. 107–129.
- Осипова А.И., Бельская Т.Н. К исследованию карбона Русской платформы — основы модели осадкообразования в эпиконтинентальном море гумидной зоны. — Литология и полезные ископаемые, 1977, № 2, с. 48–62.
- Осипова А.И., Геккер Р.Ф., Бельская Т.Н., Кабакович Н.В. Типы местообитаний и донные сообщества в визейских морях Русской платформы. — Тезисы докладов VIII Междунар. конгр. по стратиграфии и геологии карбона. М.: Наука, 1975, с. 241–242.
- Ошуркова М.В. Фациально-палеоэкологический подход к изучению fossilizованных остатков растений. — Палеонтол. журн., 1974, № 3, с. 87–96.
- Потонье Г. Происхождение каменного угля и других каустобиолитов/Под ред. А.Н.Криштофовича. Гл. ред. горно-топл. лит., 1934. 204 с.
- Пяновская И.А., Геккер Р.Ф. Скалистые берега и каменное дно мелового и палеогенового морей в Центральных Кызылкумах и их население. — В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. Наука, 1966, с. 222–245.
- Романовский Г.Д. Исследование нижнего яруса южной части Подмосковного каменноугольного образования. — Горный журн., 1854, ч. III, кн. 9, с. 305–351.
- Сарычева Т.Г. О брахиоподовой фауне некоторых мелководных отложений нижнего карбона Подмосковного бассейна. — Изв. Акад. Наук СССР, Отд. биол. наук, 1940, № 1, с. 128–137.
- Соколов Б.С. Новые данные по стратиграфии и палеогеографии севера Подмосковного бассейна (Любытинский район). — Уч. зап. Ленинградск. ун-та. Сер. геолого-почвенных наук, 1944, т. 70, вып. 11, с. 112–136.
- Соколов Б.С. Материалы по стратиграфии и палеогеографии тихвинского карбона. — Там же. Сер. геол. наук, 1959, № 2, вып. 10, с. 173–184.
- Швецов М.С. К вопросу о стратиграфии нижнекаменноугольных отложений. — Вестн. Моск. Горн. академии, 1922, т. I, № 2, с. 223–242.
- Швецов М.С. Общая геологическая карта Европейской части СССР, лист. 58. Северо-западная четверть листа. — Труды Всес. геол.-развед. объединения Н.К.Т.П., 1932, вып. 83, с. I–IV, 1–184.
- Швецов М.С. История Московского каменноугольного бассейна в динантскую эпоху. — Труды МГРИ, 1938, т. 12, с. 3–111.
- Швецов М.С., Биркина Л.М. К вопросу о петрографии и происхождении окских известняков района Михайлов-Алексин. — Труды Моск. геол. треста, 1935, вып. 10, 86 с.

- Шуйский В.П. О некоторых особенностях расположения *Rhizocorallium* в разрезе и их природе. — В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966, с. 208–213.
- Фишер Г. Исследование об ископаемых, в Московской губернии находящихся. Об энкринитах, поличеритах (многогортах) и умбеллюларитах или щитоносках; с приложением известия о преднамереваемом описании Московской губернии. М., 1812, 32 с.
- Abel O. Vorzeitliche Lebensspuren. Jena, 1935. 644 S.
- Ager D.V., Wallace P. The distribution and significance of trace fossils in the uppermost Jurassic rocks of the Boulonnais, Northern France. — In: Trace fossils. — Geol. J., Spec. Iss. N 3, Liverpool, 1970, p. 1–18.
- Antun P. Sur les *Spirophyton* de l'Emsien de l'Oesling (Grand-Duché de Luxembourg). — Ann. Soc. géol. Belg., Sér. B (1949–1950), t. 73, Bull., p. 241–262.
- Bischoff B. *Zoophycos*, a polychaete annelid, Eocene of Greece. — J. Paleontol., 1968, vol. 42, N 6, p. 1439–1443.
- Blanckenhorn M. Organische Reste im mittleren Buntsandstein Hessens. — Sitzungsber. Ges. Beförderung. gesamt. Naturwiss., Marburg, 1916, S. 21–43.
- Blanckenhorn M. Organische Reste im mittleren Buntsandstein Hessens. — Sitzungsber. Ges. Beförderung. gesamt. Naturwiss., Marburg, 1916, S. 21–43.
- Bouček B. *Zoophycos* Massalongi 1855 nebo *Palaeospirographis* Plička 1962? — Věstn. ústředn. Ústavu geol., 1964, vol. 39, N 1, p. 29–32.
- Brongniart A.T. Histoire des végétaux fossiles en recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe. Paris: G. Dufour, E. d'Ocagne, 1828, vol. 1, 136 p.
- Chisholm J.I. *Teichichnus* and related trace-fossils in the Lower Carboniferous of St. Monance, Scotland. — Bull. Geol. Surv. Gr. Brit., 1970, N 32, p. 21–51.
- Crimes P. The significance of trace fossils in sedimentology, stratigraphy and palaeoecology with examples from Lower Palaeozoic strata. — In: Trace fossils. Geol. J., Spec. Iss. N 3, Dept Geol. Univ. Liverpool, 1970, p. 101–126.
- Dangeard L. Sur les *Cancellophycus* de la "Malière" (Lias supérieur du Bessin). — Bull. Soc. Linn. Normandie. 9 sér., 1947, vol. 5, p. 20–21.
- Dangeard L., Rioult M. Observation sur les traces des organismes fuisseurs dans l'Ordovicien normand. — Bull. Soc. géol. France, 1959, vol. 1, N 3, p. 270–276.
- Ekdale A.A., Berger W.H. Deep-sea ichnofacies: modern organism traces on and in pelagic carbonates of the Western equatorial Pacific. — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1978, vol. 23, p. 263–278.
- Farrow G.E. Bathymetric zonation of Jurassic trace fossils from the coast of Yorkshire, England. — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1966, vol. 2, N 2, p. 103–151.
- Firton F. Sur la présence d'ichnites dans le Portlandien de l'île d'Oléron (Charente maritime). — Ann. Univ. Saraviens., 1958, vol. 7, N 2, p. 107–112.
- Fischer G. Notice des fossiles du gouvernement de Moscou. III. Recherches sur les Encrinures, les Polycères et des Umbellulaires, accompagnées d'une notice de la description projetée du gouvernement de Moscou. Moscou, 1811, 32 p.
- Fischer-de-Waldheim G. Oryctographie du Gouvernement de Moscou. M., 1837, p. 202+XVIII.
- Fischer-Ooster C. Die fossilen Fucoiden der Schweizer Alpen nebst Erörterungen über deren geologisches Alter. Bern, 1858, 72 S.
- The Study of Trace Fossils: A Synthesis of Principles, Problems and Procedures in Ichnology / Ed. R.W. Frey. Berlin etc.: Springer Verl., 1975, XVI+562 S.
- Fürsich F.T. Ichnogenus *Rhizocorallium*. — Paläontol. Z., 1974a, Bd. 48, N 1/2, S. 16–28.
- Fürsich F.T. On *Diplocraterion* Torell 1870 and the significance of morphological features in vertical spreiten-bearing U-shaped trace fossils. — J. Paleontol., 1974b, vol. 48, N 5, p. 952–962.
- Galloway J.J. Nature of *Taonurus* and its use in estimating geologic time. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1922, vol. 33, p. 199 (Abstr.).
- Girotti O. *Echinospira pauciradiata* g.n., sp.n., ichnofossil from the Serravallian-Tortonian of Ascoli Piceno (Central Italy). — Geol. Rom., 1970, vol. 9, p. 59–62.
- Goldring R. The trace fossils of the Baggy Beds (Upper Devonian) of North Devon, England. — Paläontol. Z., 1962, Bd. 36, S. 232–251.
- Hall J. Observations upon some spiral-growing furoidal remains of the Paleozoic rocks of New York: 16th Annu. Rept. New York State Cabinet, 1863, p. 76–83.
- Häntzschel W. Lebensspuren als Kennzeichen des Sedimentationsraumes. — Geol. Rdsch., 1955, Bd. 43, S. 551–562.
- Häntzschel W. Oktokoralle oder Lebensspur? — Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 1958, H. 27, S. 77–87.

- Häntzschel W. Trace fossils and Problematica. In: Treatise on Invertebrate Palaeontology/ /Ed. by R.C. Moore. Lawrence (Kansas): Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, 1962, pt W, p. W177-W245.
- Häntzschel W. Vestigia Invertebratorum et Problematica. Fossilium Catalogus, I: Animalia, pars 108. Den Haag, 1965. 142 p.
- Häntzschel W. Recent Contributions to Knowledge of Trace Fossils and Problematica. — Univ. Kansas Paleontol. Contrib., 1966, Pap. 9, p. 10-17.
- Häntzschel W. Trace fossils and Problematica. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology/ /Ed. by R.C. Moore. 1975, Pt W., W1-W209.
- Häntzschel W., Reineck H.-E. Fazies-Untersuchungen im Hattangium von Helmstedt (Niedersachsen). — Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 1968, H. 37, S. 5-39.
- Hecker R.F. Palaeoichnological research in the Palaeontological institute of the Academy of Sciences of the USSR. — In: Trace Fossils. Geol. J., spec. Iss., 1970, N 3, Dept Geol. Univ. Liverpool, p. 215-226.
- Hecker R.F., Osipova A.I. Regularities in distribution and changes of fauna in Viséan and Early Namurian epicontinental seas on the Russian Platform. — Comptes rendus VI Congr. intern. stratigr. et géol. Carbonif., Sheffield, 1967. Maastricht, 1970, vol. 3, p. 913-922.
- Howell B.F. New Cretaceous scoleciform annelid from Colorado. — J. Palaeontol. Soc. India, 1957, vol. 2, p. 149-152.
- Kennedy W.Y. Trace fossils on the Chalk environment. In: Trace fossils. — Geol. J., Spec. Iss. N 3, Dept. Geol. Univ. Liverpool, 1970, p. 263-282.
- Knox R.W. O.B. Ichnogenus *Corophioides*. — Lethaia, 1973, vol. 6, N 2, p. 133-145.
- Krejci-Graf K. Definition der Begriffe Marken, Spuren, Fahrten, Bauten, Hieroglyphen und Fucoiden. — Senckenbergiana, 1932, Bd. 14, N 1/2, S. 19-39.
- Kuhn O. Ichnia Tetrapodorum: Fossilium Catalogus. I. Animalia, pars 101. Den Haag, 1963, 167 p.
- Legrand R. Observations à propos des *Spirophyton* du Toumais. — Bull. Soc. Belge géol., paléontol. et hydrol., 1948, t. 57, p. 397-406.
- Lessertisseur J. Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. — Mém. Soc. géol. France. N. Sér., 1955, t. 34, fasc. 4. 150 p.
- Lewis D.W. The New Zealand *Zoophycos*. — N. Z. J. Geol. and Geophys., 1970, 13, N 2, p. 295-315.
- Łomnicki A.M. Śladowodny utwór trzeciorzędny na Podolu Galicyjskim. — Akad. Sprawozd. Krakow Kom. Fizyogr., 1886, t. 20, N 2, s. 48-119.
- Loring A.P., Wang K.K. Re-evaluation of some Devonian Lebensspuren. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1971, vol. 82, N 4, p. 1103-1105.
- Lucas G. Les *Cancellophycus* du Jurassique sont des Alcyonaires. — Compt. rend. séances Acad. sci. Paris, 1938, N 206, p. 1914-1916.
- Mägdefrau K. Über *Phycodes circinatum* Reinh. Richter aus dem thüringischen Ordoviciun. — Neues Jahrb. Mineral., Geol., Paläontol., Abh. 72, Beilage-Band, 1934, Abt. B, S. 259-282.
- Martinsson A. Aspects of a Middle Cambrian thanatotope on Öland. — Förhändl. geol. fören. i Stockholm, 1965, vol. 87, p. 181-230.
- Martinsson A. Toponomy of trace fossils. — In: Trace Fossils. Geol. J., Spec. Iss., N 3 Dept. Geol. Univ. Liverpool, 1970, p. 323-330.
- Massalongo A. Sopra le piante fossili dei terreni terziari del Vicentino. Padova: A. Bianchi, 1851. 263 p.
- Massalongo A. *Zoophycos*, novum genus plantarum fossilium. Verona, 1855. 52 p.
- Mayer G. Bisher bekannte und neue Vorkommen der Trias-Lebensspur *Rhizocorallium jenense* Zenker. — Beitr. naturk. Forsch. Südwestdeutschl., 1952, Bd. 11, H. 2, S. 111-115.
- Mayer G. Ein neues *Rhizocorallium* aus dem Mittleren Hauptmuschelkalk von Bruchsal. — Beitr. naturk. Forsch. Südwestdeutschl., 1954, Bd. 13, H. 2, S. 80-83.
- McGugan A. Problematical "*Zoophycos*" from the Permian of Western Canada. — Ann. Mag. Natur. Hist., 13th Sér., 1963, vol. 6, N 62, p. 107-112.
- Moret L. Manuel de Paléontologie animale. Paris: Masson et Cie, 1958. 771 p.
- Müller A.H. Weitere Beiträge zur Ichnologie, Stratonomie und Ökologie der germanischen Trias. Teil I. — Geologie, 1956, Bd. 5, N 4/5, S. 405-423.
- Müller A.H. Weitere Beiträge zur Ichnologie, Stratonomie und Ökologie der germanischen Trias. Teil II. — Geologie, 1959, Bd. 8, S. 239-261.
- Müller A.H. Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie fossiler Tiere. — Freiburger Forschungsh., 1962, H. C 151, S. 5-49.
- Müller A.H. Neue Lebensspuren (*Vestigia invertebratorum*) aus dem Karbon und der Trias Mitteleuropas. — Geologie, 1966, Bd. 15, H. 6, S. 712-725.
- Orbigny A. Voyage dans l'Amérique méridionale (le Brésil, la République orientale de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République de Chili, la République de Bolivie, la République de Pérou) exécuté pendant les années 1826,.

- 1827, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833. Paris: Pitois-Levrault, 1842, vol. 3, pt 4 (Paléontologie), 188 p.
- Orłowski S., Radwański A., Roniewicz P. Ichnospecific variability of the Upper Cambrian *Rusophycus* from the Holy Cross Mts. – Acta geol. pol., 1971, vol. 21, N 3, p. 341–348.
- Osgood R.G. Trace fossils of Cincinnati area. – Palaeontogr. amer., 1970, vol. 6, N 41, p. 281–409.
- Osgood R.G., Jr., Szmuc E.J. The trace fossil *Zoophycos* as an indicator of water depth. – Bull. Amer. Paleontol., 1972, 62, N 271. 22 p.
- Pfeiffer H. Die Spurenfossilien des Kulms (Dinants) und Devons der Frankenwalder Querzone (Thüringen). – Jahrb. Geol., 1966, Bd. 2, 1968, S. 651–717.
- Plička M. Rozšíření *Palaeospirographis hrabei* n. g. n. sp. (Chaetopoda, Polychaeta) v západní oblasti magurského flyše v ČSSR. – Věstn. ústředn. Ústavu geol., 1962, vol. 37, N 5, p. 359–364.
- Plička M. *Zoophycos*, and a proposed classification of sabellid worms. – J. Paleontol., 1968, vol. 42, N 3, p. 836–852.
- Plička M. *Zoophycos* and similar fossils. – In: Trace Fossils. Geol. J., Spec. Iss., 1970, N 3, Dept. Geol. Univ. Liverpool, p. 361–370.
- Plumstead E.P. A general review of the Devonian fossil plants found in the Cape system of South Africa. – Palaeontol. afr., 1967, vol. 10, p. 1–83.
- Potonié H. Eine ungewöhnliche Art der Erhaltung von *Stigmaria* als Beweis für die Autochthonie von Carbon-Pflanzen. – Z. Dtsch. geol. Ges., 1893, Bd. 45, S. 97–102.
- Radwański A. Boring animals in Miocen littoral environments of Southern Poland. – Bull. Acad. pol. sci. Sér. sci. géol. et géogr., 1964, vol. 12, N 1, p. 57–62.
- Radwański A. Dependence of rock-borers and burrowers on the environmental conditions within the Tortonian littoral zone of Southern Poland. – In: Trace Fossils. Geol. J., Spec. Iss. N 3, Liverpool, 1970, p. 371–390.
- Radwański A., Roniewicz P. Upper Cambrian trilobite ichnocoenosis from Wielka Wisnówka (Holy Cross Mountains, Poland). Acta palaeontol. pol., 1963, vol. 8, p. 259–280.
- Richter Reinhard. Aus der thüringischen Grauwacke. – Z. Dtsch. geol. Ges., 1850, Bd. 2, S. 198–206.
- Richter Rud. *Arenicola* von heute und "*Arenicoloides*" – eine Rhizocorallide des Buntsandsteins, als Vertreter verschiedener Lebensweisen. Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie, VII. – Senckenbergiana, 1924, Bd. 6, H. 3/4, S. 119–140.
- Richter Rud. Bau, Begriff und paläogeographische Bedeutung von *Corophioides luniformis* (Blankenhorn, 1917). Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie, XII. – Senckenbergiana, 1926, Bd. 8, H. 3/4, S. 200–219.
- Richter Rud. Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer, ein Überblick über ihre biologischen Grundformen und deren geologische Bedeutung. – Palaeontol. Z., 1927, Bd. 9, H. 1/3, S. 193–240.
- Richter Rud. Psychische Reaktionen fossiler Tiere. – Palaeobiologica, 1928, Bd. 1, S. 225–244.
- Richter Rud. Tierwelt und Umwelt im Hunsrückschiefer, zur Entstehung eines schwarzen Schlammsteins. – Senckenbergiana, 1931, Bd. 13, S. 299–342.
- Richter Rud. Marken und Spuren im Hunsrückschiefer. I. Gefliess-Marken, 1935; 2. Schichtung und Grund-Leben, 1936. 3. Fährten als Zeugnisse des Lebens auf dem Meeresgrunde. 1941. – Senckenbergiana, Bd. 17, N 5/6, S. 244–263; Bd. 18, N 3/4, S. 215–244; Bd. 23, N 4/6, S. 218–260.
- Richter Rud. Taxiologie und Paläotaxiologie: zwischen Psychologie und Physiologie. – Senckenbergiana lethaea, 1955, Bd. 36, N 5/6, S. 401–407.
- Rodriguez J.A., Gutschick R.C. Late Devonian–Early Mississippian ichnofossils from western Montana and northern Utah. – In: Trace Fossils. Geol. J., Spec. Iss., 1970, N 3, p. 407–438.
- Ruedeman R. Geology of the Capital district. – Bull. N.Y. State Mus., 1930, vol. 285. 200 p.
- Rupke N.A. Sedimentary evidence for the allochthonous origin of *Stigmaria*, Carboniferous, Nova Scotia. – Bull. Geol. Soc. Amer., 1969, vol. 80, N 10, p. 2109–2114.
- Saporta G. Paléontologie française ou description des fossiles de la France... continuée par une réunion de paléontologistes. 2 sér. Végétaux. Plantes jurassiques. Paris: G. Mason, 1872–1873, vol. I (1872 – p. 1–432, pl. 1–60; 1873 – p. 433–506, pl. 61–70).
- Sarle C.J. *Arthropycus* and *Daedalus* of burrow origin. – Proc. Rochest. Acad. Sci., 1906a, vol. 4, p. 203–210.

- Sarle C.J. Preliminary note on the nature of *Taonurus*. – Proc. Rochest. Acad. Sci., 19066, vol. 4, p. 211–214.
- Seilacher A. Über die Methoden der Palichnologie (Studien zur Palichnologie, I). – Neues Jahrb. Geol., Paläontol. Abh., 1953, Bd. 96, N 3, S. 421–452.
- Seilacher A.J. Spuren und Lebensweise der Trilobiten. 2. Spuren und Fazies im Unterkambrium. – In: Schindewolf O.H. und Seilacher A. Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan). – Abh. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Literatur, 1955, N 10, S. 342–399.
- Seilacher A. Der Beginn des Kambriums als biologische Wende. Neues Jahrb. Geol., Paläontol. Abh., 1956, Bd. 103, N 1/2, S. 155–180.
- Seilacher A. An-aktualistisches Wattenmeer. – Paläontol. Z., 1957, vol. 31, p.198–206.
- Seilacher A. Zur ökologischen Charakteristik von Flysch und Molasse. – Eclog. geol. helv., 1959, Bd. 51, N 3, S. 1062–1078.
- Seilacher A. Lebensspuren und Salinitätsfazies. – Fortschr. Geol. Rheinld. und Westfalen, 1963a, Bd. 10, S. 81–94.
- Seilacher A. Kaledonischer Unterbau der Irakiden. Neues Jahrb. Geol. Paläontol., Monatsh., 1963b, Bd. 10, S. 527–542.
- Seilacher A. Biogenic sedimentary structures. – In: Approaches to paleoecology/Ed. J.Imbrie, N.Newell. New York; London; Sydney, 1964, p. 296–316.
- Seilacher A. Bathymetry of trace fossils. – Mar. Geol., 1967, vol. 5, N 5/6, p. 413–428.
- Sellwood B.W. The relation of trace fossils to small sedimentary cycles of the British Lias. In: Trace Fossils. Geol. J., Spec. Iss. N 3, Dept Geol. Univ. Liverpool, 1970, p. 489–504.
- Simpson S. On the trace-fossil *Chondrites*. – Quart. J. Geol. Soc. London, 1957, vol. 112, p. 475–499.
- Simpson S. Notes on *Zoophycos* and *Spirophyton*. In: Trace Fossils. – Geol. J., Spec. Iss. N 3, Dept Geol. Univ. Liverpool, 1970, p. 505–514.
- Smith J. Peculiar U-shaped tubes in sandstone near Crawfordland Castle and in Gowkha Quarry near Kilwinning. – Trans. Geol. Soc. Glasgow, 1893, vol. 9, p. 289–292.
- Stearnberg K.M. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Verl. Fr. Fleischer, 1833, S. 5, 6, 80 S.
- Stevens G.R. The Amuri Fucoid. – N.Z. J. Geol. and Geophys., 1968, vol. 11, N 1, p. 253–261.
- Struve A. Über die Schichtenfolge in den Carbonablagerungen im südlichen Theil des Moskauer Kohlenbeckens. – Mém. Acad. sci. St. Pétersbourg. Sér. VII, 1886, t. 34, N6. 107 S.
- Torell O. Petrificata Suecana Formationis Cambricae. – Lunds Univ. Årsskr., 1870, vol. 6, pt 2, N 8, p. 1–14.
- Trace Fossils / Ed. T.P. Crimes, J.C. Harper. Geol. J. Spec. Iss. 3, Dept Geol. Univ. Liverpool, 1970.
- Trace Fossils 2 / Ed. T.P. Crimes, J.C. Harper. Geol. J., Spec. Iss. 3. Dept Geol. Univ. Liverpool, 1977.
- Trautschold H.A. Einige Crinoideen und andere Thierreste des jüngeren Bergkalks im Gouvernement Moskau. – Bull. Soc. Nat. Moscou, 1867, v. 40, N 3, p. 1–49.
- Voigt E., Hantzschel W. Die grauen Bänder in der Schreiekreide Nordwest-Deutschlands und ihre Deutung als Lebensspuren. – Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, 1956, H. 25, S. 104–122.
- Webby B.D. Trace fossils *Zoophycos* and *Chondrites* from the Tertiary of New Zealand. – N.Z. J. Geol. Geophys., 1969, vol. 12, N 1, p. 208–214.
- Weigelt J. Fossile Grabschächte brachyurer Decapoden als Lokalgeschiebe in Pommern und das Rhizocoralliumproblem. (Ein Beitrag über die geologische Tätigkeit der Krebse). – Z. Geschiebeforsch., 1929, Bd. 5, H. 1/2. S. 1–142.
- Williamson W.C. A monograph on the morphology and histology of *Stigmara ficoides*. London: Palaeontogr. Soc., 1887, vol. 15, N 1 (for 1886), 62 p.
- Yabe H. *Taonurus* from the Lower Permian of the Eastern Hills of Taiyuan, Shansi, China. – Proc. Jap. Acad. Proc., 1950, vol. 26, N 8, p. 36–39.
- Zenker J.C. Historisch-topographisches Taschenbuch von Jena und seiner Umgebungen besonders in naturwissenschaftlicher und medizinischer Beziehung. Mit einem Plane von Jena und einem geognostischen Profile. Jena, 1836. 338 S.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Таблица I

- Фиг. 1а и б. *Cruziana* sp. Следы ползания трилобита (*Phillipsia*) на поверхности мелкозернистого песчаника с обильным известковым цементом и с волновой рябью. Левый берег р. Андомы, обнажение "Красный кряж" у д. Паньковой. На глубине 2,5 м ниже основания тарусского горизонта ("b"). № 93-257
а-1/1, б-х 2

- Фиг. 2. Заполнение прямой постройки со слепами от царапин на ее стенках. Левый берег р. Волги у Стешевского порога. Стешевский горизонт ("c"). № 93-254. х1/1

Таблица II

- Фиг. 1. Вершинные дуги *Rhizocorallium* sp. и *Vermichnus mstensis* ichnogen. nov. ichnosp. nov. Правый берег р. Мсты, д. Егла. Михайловский горизонт, основание слоя "а₆". № 93-121. х1/1
- Фиг. 2. Вершинная дуга *Rhizocorallium* sp. со слепами царапин. Оттуда же. То же. № 93-252. х1/1
- Фиг. 3. *Vermichnus mstensis* ichnogen. nov. ichnosp. nov. с ветвлениями. Оттуда же. То же. Голотип. № 93-141. х7/5
- Фиг. 4. *Vermichnus mstensis* ichnogen. nov. ichnosp. nov. Оттуда же. То же. № 93-253. х1/1

Таблица III

- Фиг. 1. *Diplocraterion* sp. (несколько построек). Правый берег р. Мсты, д. Ровное. Верх тарусского горизонта (толщи "b"). 93-255 (см. рис. 13а). х3/5
- Фиг. 2. *Ilmenichnus devonicus* (Hecker). Правый берег р. Волхова, Гостинополье. Псковские слои франского яруса верхнего девона. Голотип. Ленинградский Горный музей, № 6/37 (Геккер, 1930, табл., фиг. 1). х1/1
- Фиг. 3. Разрез постройки *Zoophycos* sp.; окрашенной окислами железа в красный цвет. Правый берег р. Мсты, д. Ровное. Тарусский горизонт (толща "b"). № 93-116. х1/1

Таблица IV

- Фиг. 1. Железистый песчаник с переплетающимися вершинными дугами построек *Rhizocorallium* sp. (со следами слепков царапин) и *Vermichnus* sp. Карьер около ж.-д. ст. Пикалево. Основание известняков тарусского горизонта (толща "b") № 93-250. х3/4
- Фиг. 2. Плита глинистого детритового известняка с массовыми постройками *Zoophycos* sp. На одной из них в центре плиты виден объемлющий ход постройки. Р. Мста, правый берег, ниже д. Путлино. Алексинский горизонт, слой "а₂". № 93-256. х1/4

Таблица V

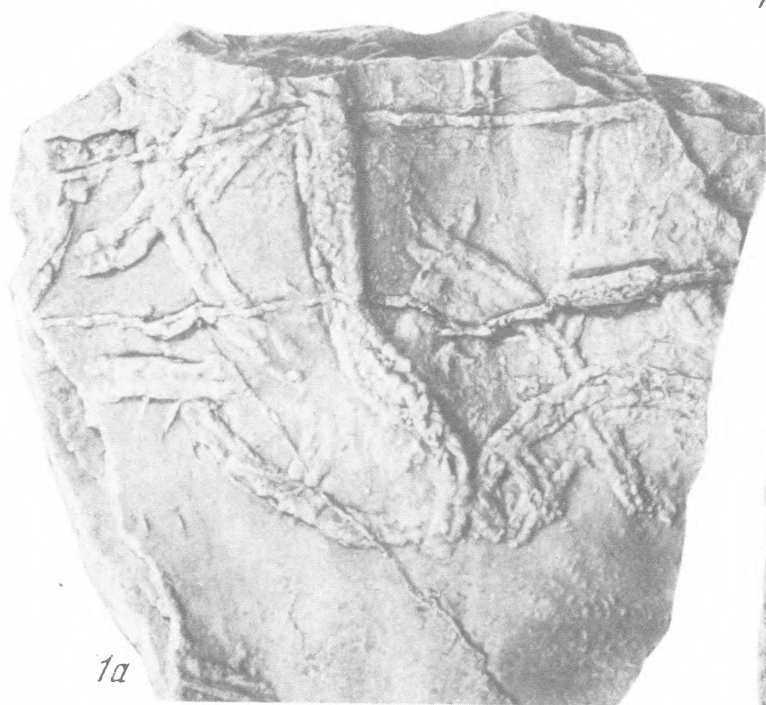
- Фиг. 1. Плита глинистого детритового известняка с массовыми постройками *Zoophycos* sp. Рч. Прикша. Алексинский горизонт (слой "а₁"). № 93-251. х2/5

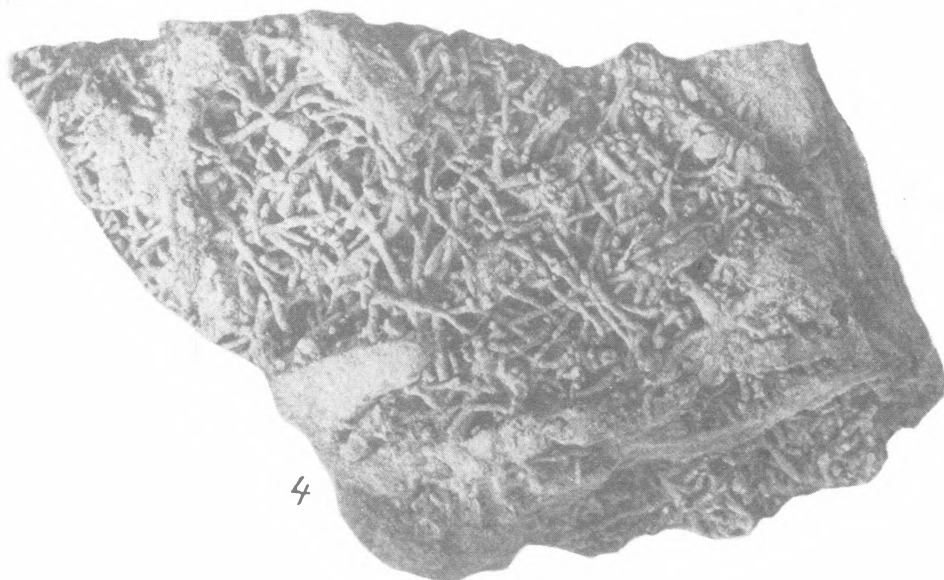
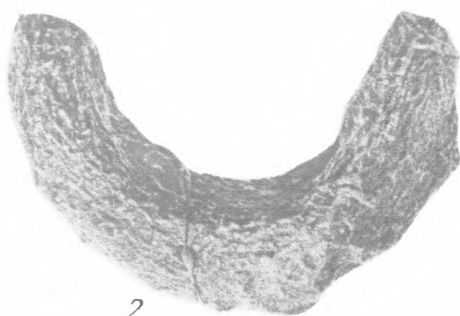
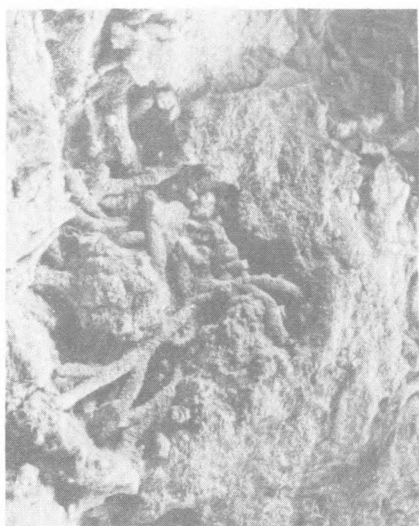
Таблица VI

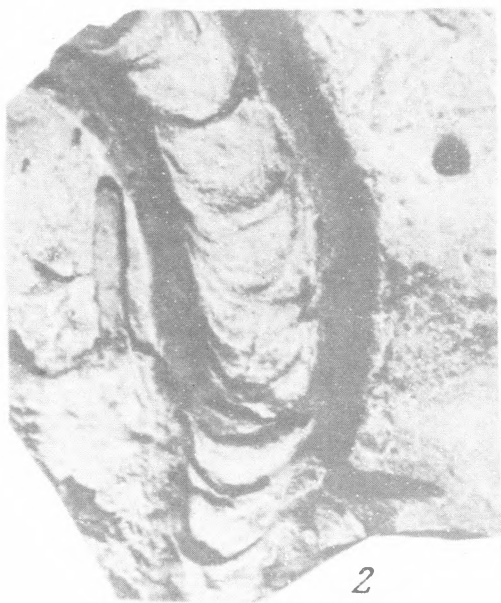
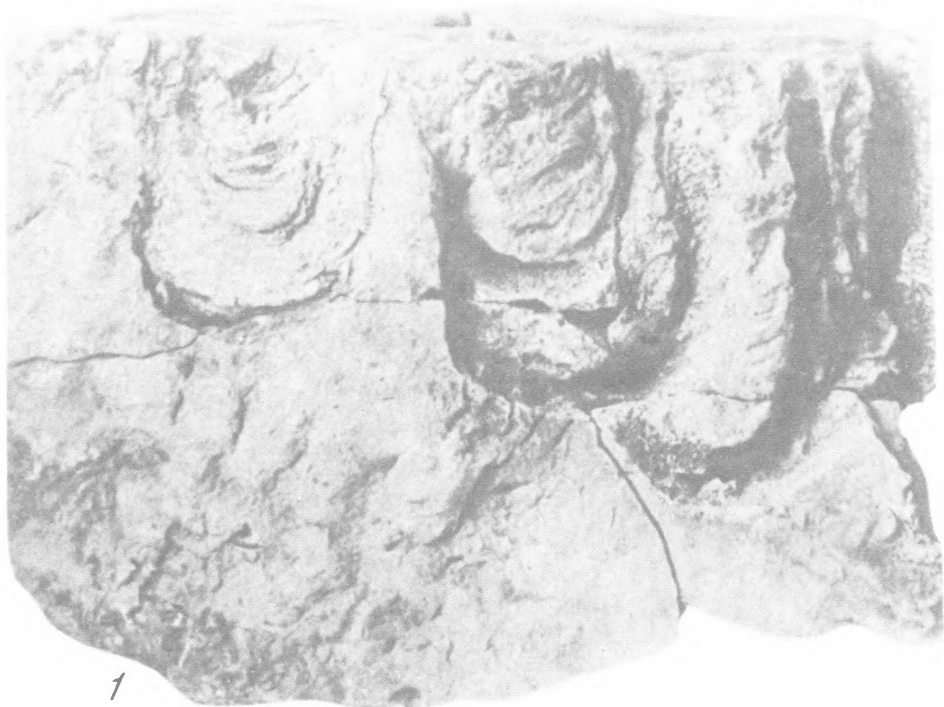
- Фиг. 1. *Teichichnus* sp. Левый берег р. Мсты, устье рч. Сухой Понеретки. Стешевский горизонт (толща "c"). № 93-177. (см. рис. 24, а). х1/1
- Фиг. 2. *Teichichnus* sp. Оттуда же. То же. № 93-183. х1/1
- Фиг. 3. *Teichichnus* sp. Оттуда же. То же. № 93-185 (см. рис. 24 б). х1/1
- Фиг. 4. *Teichichnus* sp. Р. Мста. То же. № 93-189. х1/1
- Фиг. 5. *Desmichnus porschniakovi* ichnogen. nov. ichnosp. nov. Правый берег р. Мсты, порог Гверстка. Стешевский горизонт (толща "c"). Голотип. № 93-258. х1/3

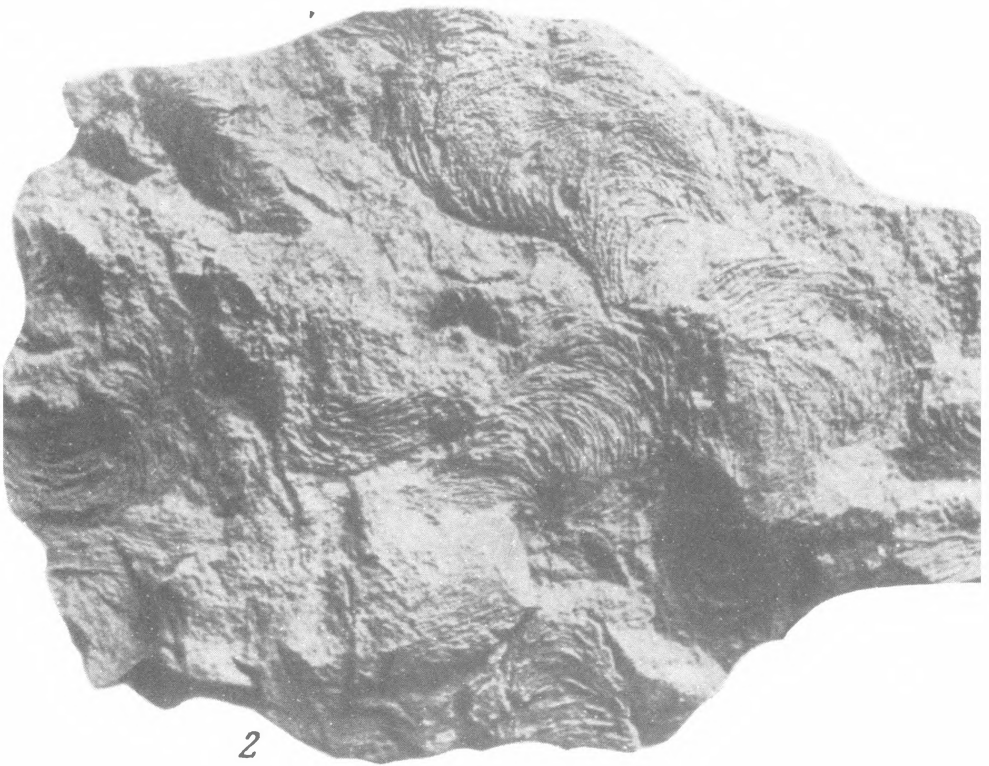
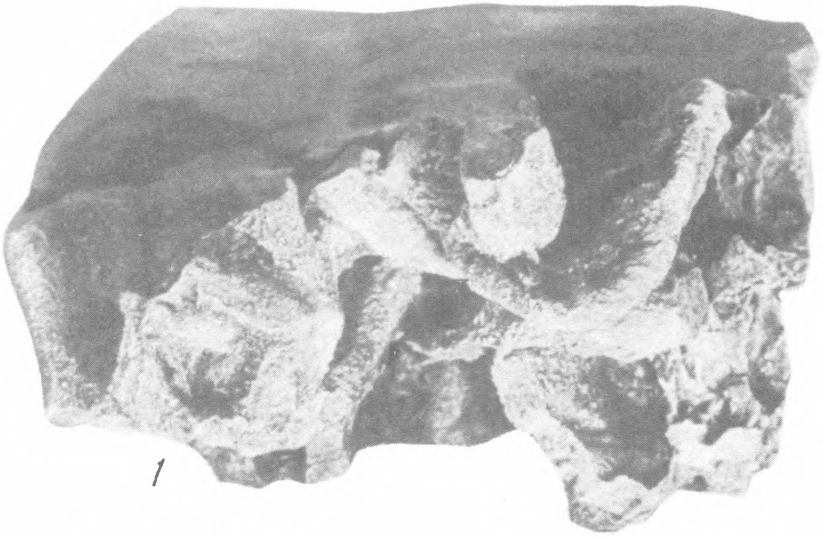
Таблица VII

- Фиг. 1. Аппендиксы стигмарий, пронизывающие верхний слой известняковой толщи веневского горизонта. Ломка на левом берегу р. Западной Двины, г. Андреаполь. (см. рис. 45)
- Фиг. 2. Одиночный ризофор с аппендиксами, видимыми с правой стороны. Оттуда же. То же (см. рис. 45, б)











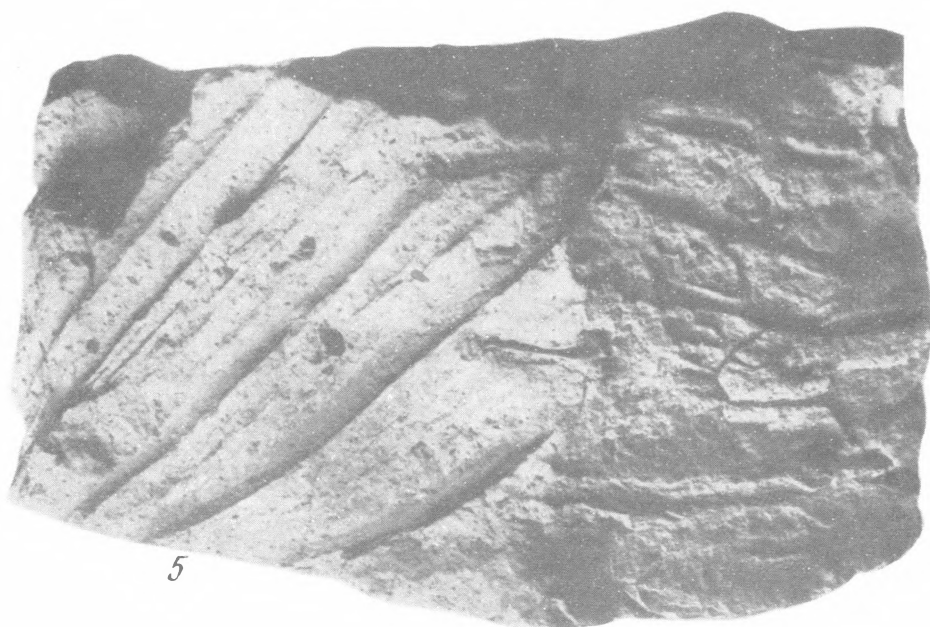
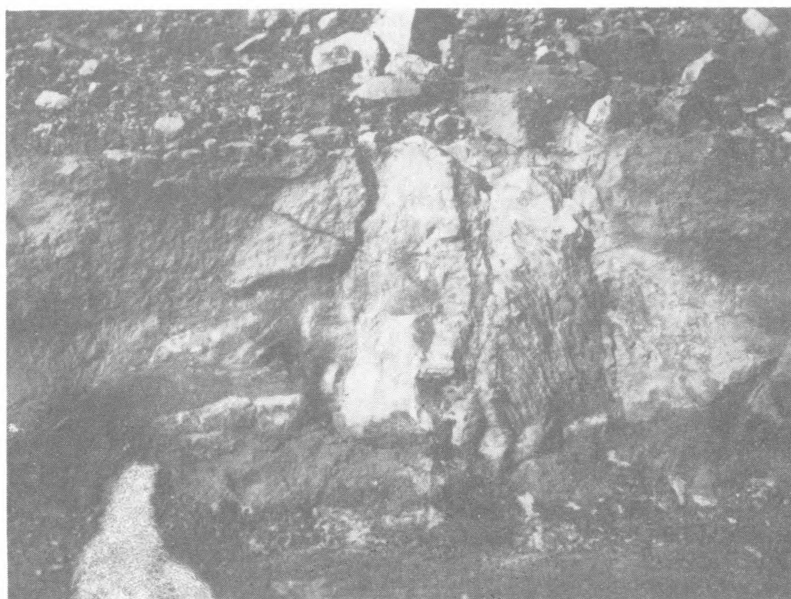


Таблица VIII



1



2

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
СЛЕДЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ	5
Введение (Изучение следов беспозвоночных)	-
Описание следов	10
Тип I. Поверхностные следы	-
<i>Cruziana</i> Orbigny, 1842	-
Тип II. Внутренние следы	11
Группа 1. Простые вертикальные ходы (<i>Skolithos</i> Haldemann, 1840)	-
Группа 2. Простые горизонтальные ходы (<i>Planolites</i> Nicholson, 1873)	12
Группа 3. Ветвящиеся ходы	14
<i>Chondrites</i> Sternberg, 1833	-
<i>Vermichnus</i> Hecker, ichnogen. nov.	-
Группа 4. "Серийные, в сечении лунчатые" постройки	16
Подгруппа а. Постройки с перемычкой	17
<i>Rhizocorallium</i> Zenker, 1836	21
<i>Ilmenichnus</i> Hecker, ichnogen. nov.	22
<i>Diplocraterion</i> Torell, 1870	24
<i>Zoophycos</i> Massalongo, 1855	26
Подгруппа б. Постройки-"штабели" и постройки-"пучки".	36
<i>Teichichnus</i> Seilacher, 1955	-
<i>Desmichnus</i> Hecker, ichnogen. nov.	40
Систематическая часть	43
Фациальная приуроченность следов беспозвоночных	48
СТИГМАРИИ	54
ЛИТЕРАТУРА	70
ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ	76

Роман Федорович Геккер

СЛЕДЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И СТИГМАРИИ В МОРСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ НИЖНЕГО КАРБОНА МОСКОВСКОЙ СИНЕКЛИЗЫ

Труды Палеонтологического института

Том 178

Утверждено к печати Палеонтологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства Р.Л. Цыбульская. Художественный редактор И.Ю. Нестерова
Технический редактор Н.М. Бузова

ИБ № 17371

Подписано к печати 23.07.80. Т - 12714. Формат 70х108 1/16. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная
Усл.печ.л. 7,4. Уч.-изд.л. 7,8. Тираж 800 экз. Тип. зак. 1450. Цена 1р. 20к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

Опечатки и исправления

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
15	1 св.	пов. (михайловский горизонт)	пов. Основание известнякового слоя "а ₆ " (михайловский горизонт)
18	4 сн.	[Zom-	[Łom-]
20	11 сн.	с. 00	с.24
23	5 св.	<i>ichnus</i>	<i>craterion</i>
35	от 18 до 23	перешли жить на большие глубины. Таким образом, в истории . . . моря. перешли жить на большие глубины. Таким образом, в истории . . . моря.	перешли жить на большие глубины. Таким образом в истории . . . моря.
57, 63, 64		ризофор	ризофоров