

УДК 56(11):551.763.3(571.1)

## БИОФАЦИАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ УСТЬ-ЕНИСЕЙСКОГО РАЙОНА ПО ПАЛИНОМОРФАМ

© 2008 г. Н. К. Лебедева

*Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск*

Поступила в редакцию 10.04.2007 г.

Представлены результаты биофациального анализа верхнемеловых отложений Усть-Енисейского района по палиноморфам. Выявлены закономерности фациальной приуроченности и индикаторных свойств отдельных групп палиноморф, морфотипов и таксонов диноцист, которые позволяют использовать их для палеогеографических реконструкций. На основании количественных соотношений морфологических группировок и таксономических единиц выделено семь ассоциаций палиноморф, характеризующих континентальные, прибрежно-морские, мелководные и глубоководные фации. Несовпадение границ биостратонов по диноцистам с границами этапов фациальных изменений свидетельствует о достаточно слабой фациальной зависимости диноцист, по крайней мере, в пределах Западно-Сибирского эпиконтинентального бассейна. В то же время существует зависимость между распределением определенных морфотипов диноцист и других микрофитофоссилий и трансгрессивно-регрессивными циклами, что делает палиноморфы полезными для реконструкции палеообстановок.

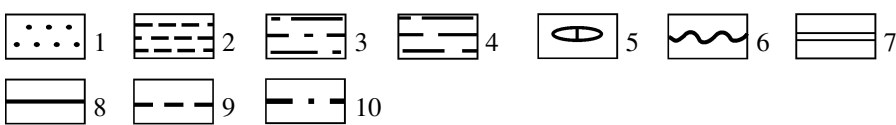
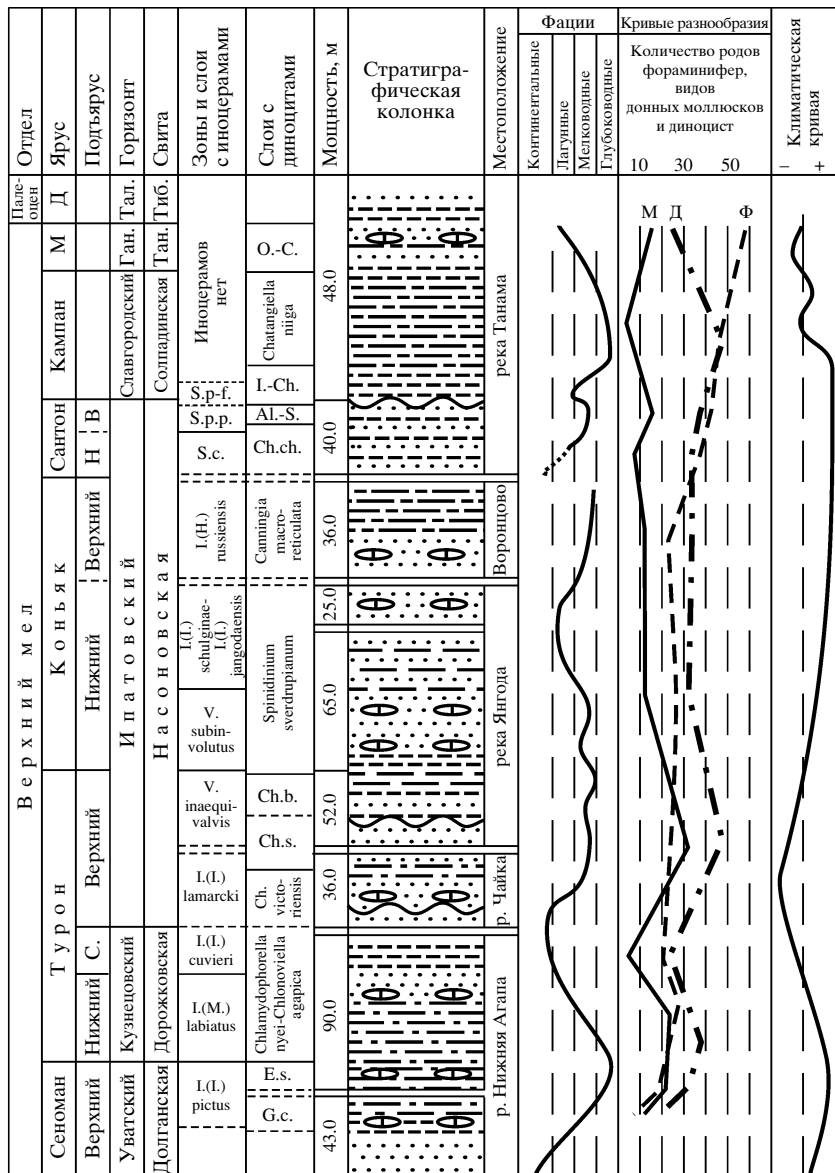
**Ключевые слова.** Диноцисты, акритархи, прازیнофиты, верхний мел, биофации, Усть-Енисейский район.

### ВВЕДЕНИЕ

Комплексное изучение различных групп палиноморф (спор и пыльцы наземных растений, цист динофлагеллат, прازیнофитов, акритарх, зигнемовых водорослей и таксонов неясного систематического положения) в разнофациальных отложениях, выявление основных закономерностей их распределения в зависимости от воздействия абиотических факторов среды и установление палеоэкологических характеристик является актуальной задачей для решения ряда проблем при фациальных, палеогеографических и палеоландшафтных реконструкциях. Споры и пыльца наземных растений захороняются в осадках различного генезиса от континентальных до морских и могут служить, наряду с другими данными, показателями положения береговой линии, источников сноса, направления течений и т.д. В составе одноклеточных водорослей присутствуют формы с широким спектром обитания от пресноводных до глубоководноморских. Основными источниками информации для выявления зависимости микрофитопланктона от каких-либо факторов среды являются, во-первых, сведения об экологии современных таксонов, во-вторых, установление пропорций палиноморф в палинологических комплексах, динамики таксономического разнообразия, доминирования и относительного обилия отдельных родов и видов в хорошо изученных разрезах, где фации реконструированы седи-

ментологическими, палеонтологическими, геохимическими методами. При интерпретации ископаемых комплексов обязательно используется весь состав микрофитофоссилий, выделяемых при обработке образцов на палинологический анализ. Среди них встречаются, помимо спор и пыльцы наземных растений и диноцист, прازیнофиты (отдел Chlorophyta, класс Prasinophyceae), споры зигнемовых водорослей (отдел Chlorophyta, класс Zygnemataceae), акритархи (группа неясного систематического положения).

В настоящей работе предпринята попытка установить зависимость некоторых таксонов палиноморф, состава и структуры палинокомплексов от определенных обстановок, восстановленных по литологическим и палеонтологическим признакам в разрезе верхнемеловых отложений Усть-Енисейского района. Разрез сеноман-маастрихтских отложений сложен чередующимися континентальными и морскими породами с преобладанием последних (рис. 1). Его формирование происходило в неглубоком заливе на северо-востоке эпиконтинентального Западно-Сибирского бассейна. Этот разрез был выбран в качестве эталонного, поскольку он наиболее полон, хорошо изучен, представлен разнофациальными отложениями с большим количеством макрофауны и богатыми комплексами растительных микрофоссилий.



**Рис. 1.** Сводный разрез верхнего мела Усть-Енисейского района и главные события биотической и абиотической природы (по Захарову и др., 2003).

Ярусы и подъярусы: М – маастрихт, Д – даний; Н – нижний, С – средний, В – верхний;  
 Горизонты и свиты: Ган. – ганькинский, Тал. – талицкий, Тан. – танамская, Тиб. – тибесская.  
 Зоны и слои с иноцерамами: I. (I.) – Inoceramus, M – Mytiloides, V – Volviceras, H – Haenleinia, S – Sphenoceras, c – cardissoides, p – patotensis; p-f – patootensiformis.  
 Слои с диноцитами: G. c. – Geiselodinium cenomanicum; E. s. – Eurydinium saxoniense; Ch. s. – Chatangiella spectabilis – Oligosphaeridium pulcherrimum; Ch. b. – Chatangiella bondarenkoi – Pierceites pentagonum; Ch. ch. – Chatangiella chetiensis; Al. S. – Alterbidinium spp. – Spindinium echinoideum; I.-Ch. – Isabelidium spp. – Chatangiella verrucosa; O.-C. – Operculodinium centrocarpum – Cerodinium diebelii.  
 1 – пески; 2 – алевриты; 3 – глины алевритовые; 4 – глины; 5 – конкреции известковые; 6 – седиментационные перерывы; 7 – перерывы в наблюдениях.  
 Кривые разнообразия. Линии: сплошная – виды донных моллюсков, штриховая – роды фораминифер, штрих-пунктирная – виды диноцист.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужила коллекция образцов, собранная автором во время полевых исследований в Усть-Енисейском районе (разрезы верхнего мела на реках Нижняя Агапа, Чайке, Янгоде, Тамнаме и у пос. Воронцово). Детальный отбор образцов и разнообразие микрофитофоссилий в большинстве изученных разрезов дали возможность проанализировать распределение различных групп палиноморф в зависимости от фаций. Для этого были построены диаграммы таксономического состава, разнообразия, количественного участия отдельных родов и видов, а также морфологических группировок в палинокомплексах морских микроскопических водорослей, видового разнообразия диноцист, процентного участия празинофитов, акритарх, микрофораминифер, зигнемовых водорослей. При определении соотношения наземной (споры и пыльца, пресноводные водоросли) и морской (диноцисты, празинофиты, акритархи) составляющей за 100% принималось участие всех палиноморф. При подсчете процентного содержания различных групп в составе микрофитопланктона за 100% принималась совокупность только диноцист, акритарх, празинофитов.

Для выявления фациальной зависимости цист динофлагеллат использованы не только отдельные таксоны, но и морфологические типы, объединяющие группы родов со сходным морфологическим строением. Ниже приведен состав основных родов для каждой из групп. Группы *Spiniferites* и *Cyclonephelium* обособлены согласно Х. Ли и Д. Хабибу (Li, Habib, 1996). Spiniferites: *Spiniferites*, *Achomospaera*, *Oligospaeridium*, *Hystriospheraeridium*, *Hystriospheraeridium*, *Hystrichodinium*, *Avelodinium*. Cyclonephelium: *Cyclonephelium*, *Exochospaeridium*, *Cleistospaeridium*, *Kiokansium*, *Micrhystridium*, *Sentusidinium*.

Каватные цисты: *Eurydinium*, *Trithyrodinium*, *Palaeohystrichophora*, *Alterbidinium*, *Odontochitina*, *Deflandrea*, *Subtilisphaera*, *Spinidinium*, *Isabelidinium*, *Chatangiella*.

Проксиматные, проксимохоратные: *Gonyaulacysta*, *Rhyptocorys*, *Microdinium*, *Eisenackia*, *Glyphanodinium*, *Trichodinium*, *Cribooperidinium*, *Apteodinium*, *Kallosphaeridium*, *Canningia*, *Cyclonephelium*, *Circulodinium*, *Laciniadinium*, *Dorocysta* и др.

Хоратные: представители группы *Spiniferites*, а так же *Surculosphaeridium*, *Heterospaeridium*, *Exochospaeridium*, *Coronifera*, *Pterodinium*, *Florentinia*, *Cleistospaeridium*, *Pervospaeridium*, *Raetiaedinium*, *Membranilarnacia* и др.

Голокаватные: *Chlonoviella*, *Chlamydophorella*, *Membranisphaera*.

Pterospermella-комплекс: *Pterospermella*, *Cymatiosphaera*.

Paralecaniella-комплекс: *Paralecaniella*, *Leiosphaeridia*.

Shizosporis-комплекс: *Shizosporis*, *Shizocysta*, *Hydropteris*.

### НЕКОТОРЫЕ СВЕДЕНИЯ ОБ ЭКОЛОГИИ ДИНОФЛАГЕЛЛАТ, ИХ ЦИСТ И ДРУГИХ ГРУПП ПАЛИНОМОРФ

Экология современных динофлагеллат очень разнообразна. Они обитают в морских, солоноватых и пресных водах. Согласно Ф. Тэйлору (Taylor, 1987), 90% современных динофлагеллат являются морскими и только 10% – пресноводными. Остановимся на некоторых наиболее важных факторах, влияющих на распределение современных динофлагеллат.

**Температура** – основная характеристика воды, контролирующая широтное распределение динофлагеллат. Они могут жить в широком спектре температур от  $-27^{\circ}\text{C}$  до  $+38^{\circ}\text{C}$ , хотя толерантность к этому параметру среди видов различна (Taylor, 1987). Большинство динофлагеллат имеют ограниченную широтную приуроченность. Виды подразделяются на эвритермные, которые являются космополитами, и стенотермные, ограниченные обычно теплыми водами. Температура влияет на вязкость и плотность воды. Относительное доминирование динофлагеллат в тропических, а диатомовых – в субполярных районах может быть отражением вязкости. С другой стороны, важное значение имеет вертикальная миграция организмов из поверхностных, бедных питательными веществами вод, в более глубокие, богатые ими слои. Динофлагеллаты, как активные пловцы, могут занимать оптимальную позицию в столбе воды.

Образ жизни оказывает влияние на морфологию тек. Установлено, что тропические виды имеют более тонкослойные теки и более длинные рога и выросты, чем холодноводные виды. Увеличение площади поверхности клетки в условиях меньшей вязкости приобретает еще большее значение для цистообразующих видов. Так, например, гониаулякоидные формы, продуцирующие в основном хоратные цисты, обычны в тропических и умеренных неритических обстановках. Перидиниоидные виды, образующие главным образом цисты проксиматного типа, являются чаще всего холодноводными, хотя встречаются и в умеренно-теплых водах.

**Биогенные элементы.** Для нормальной жизнедеятельности водорослям требуются макроэлементы (углерод, водород, кислород, фосфор, азот) и микроэлементы (магний, железо, медь, марганец, цинк, молибден, сера, калий и кальций). Из наиболее важных для жизнедеятельности биофильных элементов кислород и углекис-

лый газ обычно присутствуют в достаточных количествах. Фактором, лимитирующим рост и продуктивность в морских обстановках, является азот, в пресноводных – фосфор. Так как азот удаляется из фотической зоны, когда фитопланктон опускается в более глубокие воды, то гидродинамика и конвекционные потоки играют очень важную роль (Zonneveld et al., 2001). В зонах апвеллинга происходит привнос питательных веществ, приводящий в результате к повышению продуктивности. Поглощение питательных веществ у динофлагеллат происходит через поверхность клетки, поэтому отношение площади клетки к объему (S/V) возрастает в средах с дефицитом биогенных элементов (Harrison et al., 1977), т.е. в олиготрофных (бедных питательными веществами) водах получают преимущество мелкие водоросли с высоким отношением S/V.

**Соленость.** Большинство ныне живущих динофлагеллат приурочены к морским водам соленостью более 20–30‰. Пресноводные виды не выживают в условиях солености выше 5‰. Различные таксоны имеют разный диапазон адаптаций и чувствительности к изменениям солености и могут быть эвригалинными и стеногалинными (Taylor, 1987). Только эвригалинные динофлагеллаты занимают ниши эстуариев. Влияние солености на жизнь динофлагеллат недостаточно хорошо изучено. Высказываются только общие соображения о распределении динофлагеллат в неритических, солоноватоводных и пресноводных обстановках. В комплексах фитопланктона на северо-западе Атлантического океана Э. Халбарт (Hulburt, 1963) обнаружил, что в открытом океане популяции обычно маленькие, на континентальном шельфе они более крупные и самые большие в эстуариях. В эстуариях наблюдается сокращение видового разнообразия и иногда доминирование одного вида в комплексе.

Изучение динофлагеллат в заливе Масан в южной Корее (Yoo, 1991) и эксперименты в морских экосистемах (Hinga, 1992) показали четкую положительную корреляцию их изобилия от pH среды. Предполагается, что pH – один из важных факторов, управляющих цветением динофлагеллат в прибрежных водах.

В ископаемом состоянии сохраняются устойчивые спорополлениновые оболочки цист динофлагеллат. Однако недостаточная изученность процессов цистообразования значительно усложняет возможности палеофациальных и палеоэкологических реконструкций. Трудность состоит в сопоставлении двух типов сообществ. Планктонная, вегетативная стадия динофлагеллат является составной частью биоценоза, тогда как накапливающиеся в осадке диноцисты представляют собой проекцию на дно весьма разнородных в эко-

логическом смысле планктонных сообществ в стратифицированной водной колонке.

Одной из крупных сводок по изучению распространения современных цист является работа Д. Уолла с соавторами (Wall et al., 1977), где проанализировано 168 комплексов из образцов, отобранных в условиях эстуариев, континентального шельфа, склонов и абиссальных равнин. В материале представлены 14 географических районов на севере и юге Атлантики, Карибское и Средиземное моря, юго-восточная часть Тихого океана. Авторами сделаны следующие предположения: 1. Главным фактором, контролирующим распределение цист в осадках, являются взаимоотношения между видами и типом воды. Выделено четыре морских обстановки: эстуарии, прибрежная, переходная прибрежно-океаническая и океаническая. Хотя большинство видов является космополитными, имеются тенденции приуроченности к определенным батиметрическим зонам. 2. Распределение цист регулируется также широтными или климатическими флуктуациями. Широтная дифференциация наиболее хорошо заметна в прибрежных обстановках. Много публикаций посвящено зависимости современных и четвертичных диноцист от условий обитания, среди которых есть обширные, всесторонние исследования (Goodman, 1987; Sarjeant et al., 1987; Harland, 1988; Mudie, Harland, 1996; Dale, 1996; Marret, Zonneveld, 2003 и др.).

Однако экологическая интерпретация современных цист далеко не всегда применима к ископаемому материалу. Во-первых, большинство древних родов, тем более видов, является вымершими, во-вторых, экологические адаптации к условиям обитания могли меняться во времени. Ниже приведены сведения по некоторым, хотя далеко не всем аспектам экологии ископаемых диноцист других микрофитофоссилий, которые нашли применение в настоящей работе.

#### *Морфолого-таксономический аспект*

Существует точка зрения, что проксиматные цисты с короткими, толстыми, зубчатыми выростами указывают на прибрежные солоноватоводные обстановки, а хоратные цисты с длинными сложными выростами на более открытые морские условия (Возженникова, 1965; Williams, 1975; Tappan, 1980; Sarjeant et al., 1987 и др.). Другие исследования показывают, что сходные по морфологии виды могут встречаться в совершенно различных обстановках. Дж. Веллер и В. Саргент (Wheeler, Sarjeant, 1990) полагают, что морфологический подход имеет большее значение для получения палеоэкологической информации, чем таксономический.

Сведения о приуроченности тех или иных таксонов диноцист к определенным обстановкам зачастую противоречивы. Например, ассоциации, где доминируют хоратные с длинными выростами *Spiniferites* считаются индикаторами открытых морских обстановок (Downie et al., 1971; Davey, Rogers, 1975; Brinkhuis, Zachariasse, 1988; Marshall, Batten, 1988; Eshet et al., 1994). Род *Spiniferites* так же рассматривается, как типичный представитель внешнего и внутреннего шельфа (Wrenn, Kokinos, 1986; Head, Wrenn, 1992). Однако в современных осадках максимального обилия группа *Spiniferites/Areoligera* достигает в эстуариях и самой внутренней шельфовой зоне (Wall et al., 1977). С.У. Халтберг и Б.А. Малмгрен (Hultberg, Malmgren, 1986), изучая распределение динофлагеллат в маастрихтских отложениях Дании и Швеции, установили соответствие увеличения количества *Spiniferites* и уменьшения общего разнообразия диноцист с регрессией и обмелением бассейна.

Ассоциации с цистами, подобными *Cyclonephelium*, отражают более прибрежные обстановки (Liengjareen et al., 1980; Brinkhuis, Zachariasse, 1988; Marshall, Batten, 1988; Eshet et al., 1994). В то же время А. Дж. Харрис и В.А. Точер (Harris, Tocher, 2003), изучая сеноман-туронские разнофациальные отложения североамериканского Внутреннего Западного бассейна, показали, что внутри рода существуют виды с различной фациальной приуроченностью. Например, *Circulodinium brevispinatum* (Mill.) Faus. и *Cyclonephelium vannophorum* Dav. типичны для обстановок с пониженной соленостью, тогда как *Cauveridinium membraniphorum* (Cook. et Eis.) Mas., *Cyclonephelium compactum* Defl. et Cook. – для наиболее удаленных от береговой линии. Также *Oligosphaeridium pulcherrimum* (Defl. et Cook.) Dav. et Will. связывается с обстановками с пониженной соленостью, а *O. totum* Brid. – с нормальной соленостью. Авторы отмечают значительно большее содержание хоратных форм с длинными выростами в глубоководных частях (*Dapsilidinium*, *Huyschodinium pulchrum*, *Surculosphaeridium longifurcatum* (Firt.) Dav. et al.), однако многие хоратные цисты обнаруживаются и в краевых частях бассейна (*Coronifera oceanica* Cook. et Eis., *Echospheraeridium phragmites* Dav. et al., виды *Florentinia*, *Huyschospheraeridium*, *Oligosphaeridium*) (Harris, Tocher, 2003).

Ассоциации с доминирующими перидиниоидными цистами, такими, как *Wetzelia*, позволяют предполагать лагунные или солоноватоводные обстановки (Downie et al., 1971; Davey, 1971; Wall et al., 1977; Vujak, 1984). При изучении распределения представителей рода *Chatangiella* в разрезе прибрежно-морских сантон-кампанских отложений Усть-Енисейского района замечена преимущественная их приуроченность к песчаным алевритам и мелкозернистым пескам (Хлонова,

Лебедева, 1988; Лебедева, 2001). Ф. Мэй (May, 1980) указывал количественный пик *Chatangiella tripartita* (Cook. et Eis.) Lent. et Will. в обстановках от внутреннего до внешнего шельфа. Ассоциации с перидиниоидными (в том числе разнообразными хатангиеллами) и хоратными диноцистами в морских обстановках с различной степенью пониженной солености установлены для внутренних территорий североамериканского континента (Harker et al., 1990).

Доминирование *Dinogymnium* в верхнемеловых отложениях Нью-Джерси при низком разнообразии фитопланктона предполагается в эстуариевых обстановках (May, 1980). Каналы в стенках и гофрированная структура некоторых *Dinogymnium* могут служить для предотвращения повреждения клетки путем изменения ее объема при экстремальных флуктуациях солености в эстуариевых обстановках.

#### Аноксидные условия

В последнее время стало появляться много данных о поведении диноцист и другого микрофитопланктона в связи с аноксидными явлениями (так называемыми “стагнационными уровнями”). История этого вопроса нашла отражение в ряде публикаций (Лебедева, Зверев, 2003; Lebedeva, 2002).

#### Соленость

Несмотря на то что многие работы содержат указания на прибрежные – глубоководные, неритические – океанические комплексы микрофитопланктона, влияние солености на эти группы мало件нятно. Детальные послойные комплексные (литологические, геохимические, палеонтологические) исследования верхнесеноманских-нижнетуронских отложений были проведены в североамериканском Западном Внутреннем бассейне в нескольких разрезах по профилю – от самых прибрежных, с пониженной соленостью, через глубоководные – с нормальной соленостью, до прибрежно-морских – с нормальной соленостью (Harris, Tocher, 2003). Авторы пришли к выводу, что соленость оказывает большее влияние на распространение диноцист, чем глубина, или расстояние от береговой линии. Ими выделены три типа видов с фациальными предпочтениями: 1. Эвригалинные (толерантные или, возможно, предпочитающие пониженную соленость): *Canningia reticulata* Cook. et Eis., *Circulodinium colliveri* (Cook. et Eis.) Helby, *C. brevispinatum*, *Coronifera oceanica*, *Cribroperidinium cooksoniae* Norv., *Cyclonephelium vannophorum*, *Oligosphaeridium pulcherrimum* и др. 2. Стеногалинные (предпочитающие нормальную соленость): *Arteodinium deflandrei* (Clarke et Verd.) Luc.-Clark, *Eurydinium eyrensis* (Cook. et Eis.) Stov. et Evitt, *Leberidocysta deflocata* (Dav. et Verd.) Stov. et Evitt, *Subtilisphaera pirnaensis*

(Alb.) Jain et Mill. и др. 3. Удаленные от берега: *Adnatosphaeridium tutulosum* (Cook. et Eis.) Morg., *Chlamydothorella discreta* Clarke et Verd., *C. nyei* Cook. et Eis., *Dapsilidinium laminaspinosum* (Dav. et Will.) Lent. et Will., *Ellipsodinium rugulosum* Clarke et Verd., *Isabelidinium magnum* (Dav.) Stov. et Evitt, *Pterodinium cingulatum* (Wetz.) Bel., *P. ?cornutum* Cook. et Eis., *Rhptocorys veligera* (Defl.) Lej.-Carp. et Sarj. и др. Многие виды оказались распространены в широком диапазоне обстановок. Авторами (Harris, Tocher, 2003) установлено доминирование перидиниоидных цист в обстановках с пониженной соленостью и высоким содержанием наземной составляющей.

*Степень удаленности от береговой линии, трансгрессивно-регрессивные события и т.д.*

Большинство исследований направлено на определение группировок динофлагеллат, отражающих удаленность зоны обитания классифицируемых ассоциаций от берега. Зачастую последовательную смену комплексов фитопланктона исследователи связывают с трансгрессивно-регрессивными фазами. М. Праусс (Prauss, 1989) установил последовательность комплексов микрофитопланктона, обусловленную трансгрессивно-регрессивной тенденцией развития тоар-ааленского бассейна северо-западной Германии. Цикл: диноцисты – акритархи – празиофиты характеризует регрессивную фазу, обратный цикл – трансгрессивную. Эта модель поддерживается данными В.А. Федоровой (Шахмундес, 1973) по нижнемеловым отложениям Северного Прикаспия.

Видовое разнообразие – параметр, широко применяемый в палеоэкологии диноцист. В основном видовое разнообразие изменяется при удалении от берега. Удаленный береговой шельф отличается более богатыми комплексами, чем прибрежный (Wall et al., 1977; Dale, 1983). Подобно другим организмам, количество видов динофлагеллат в целом пропорционально размерам площади, занимаемой ими. Таким образом, расширение континентального шельфа в результате морской трансгрессии обеспечивает больше мест обитания и приводит к увеличению видового обилия (MacArthur, Wilson, 1967). Зависимость видового разнообразия диноцист и трех циклов изменения относительного уровня моря рассмотрены Д. Хабибом (Habib et al., 1992).

Некоторые исследователи указывают, что эвстатическое поднятие уровня моря приводит к быстрому увеличению количества видов динофлагеллат и что подобное “динофлагеллатовое вторжение” может быть использовано для интерпретации этого явления (Partridge, 1976). Д. Уолл с соавторами (Wall et al., 1977) показал, что индекс видового разнообразия для современных цист увеличивается в направлении от берега в Ат-

лантическом океане. Ф. Мэй (May, 1980) отмечал, что относительно низкое разнообразие современных видов и доминирование одного или двух видов является характерным признаком комплексов из прибрежных (эстуариевых) осадков. Д. Хабиб и Дж. Миллер (Habib, Miller, 1989) указывали, что значительное увеличение видового разнообразия динофлагеллат в совокупности с аморфогеном отражает морскую трансгрессию.

Р. Харланд (Harland, 1973) предложил использовать коэффициент гониаулякоидности (соотношение количества гониаулякоидных видов диноцист к перидиниоидным) для качественного определения степени мористости. Чем выше коэффициент, тем выше степень мористости. Интерпретация данного параметра неоднозначна, поскольку и гониаулякоидные, и перидиниоидные цисты, как уже было показано выше, очень разнообразны по экологическим предпочтениям. Б. Дейл (Dale, 1976) указывал, что в современных комплексах микрофитопланктона во фьордах Норвегии доминируют акритархи, и гониаулякоидные цисты превышают количество перидиниоидных цист, несмотря на огромное обилие перидиниоидных тек в живущем планктоне. С.Д. Харкер с соавторами (Harker et al., 1990) отмечают, что индекс гониаулякоидности не принимает в расчет количество индивидуумов, только количество видов, некоторые из которых могут быть представлены единичными экземплярами, принесенными течениями или занесенными из других обстановок. Авторы считают неправильным доверять только индексу гониаулякоидности как рабочему инструменту для определения Т-Р фаз осадконакопления.

Ф. Мэй (May, 1980) проанализировал распределение диноцист в кампан-маастрихтских отложениях, формировавшихся в обстановках от прибрежных до внешнего шельфа. Им установлено 4 типа ассоциаций: 1. *Dinogymnium pustulicostatum*. Значительное количество *D. pustulicostatum* May, *Spinidinium ornatum* (May) Lent. et Will., *Palaeohystrichophora infusorioides* Defl., *Trithyrodinium robustum* Ben. Незначительное видовое разнообразие (36 видов), доминирование 1–2 видов предполагает, возможно, обстановки либо эстуариев, либо прибрежного залива. 2. *Chatangiella tripartita*. Значительное количество *Hystriochosphaeridium tubiferum* (Ehr.) Defl., *Membranilarnacia angustivela* (Defl. et Cook.) McMinn, *Spiniferites ramosus ramosus* Ehr., *Spongodinium delitiense* (Ehr.) Defl., *Cerodinium striatum* (Drugg) Lent. Et Will., *Chatangiella tripartita*, *Trithyrodinium robustum*. Высокое разнообразие диноцист (82 вида). Внутренний, внешний шельф. 3. *Palaeocystodinium australinum*. Доминируют *Kleithriasphaeridium truncatum* (Ben.) Stov. et Evitt, *Cribroperidinium wetzeli* (Lej.-Carp.) Hel., *Palaeocystodinium australinum* (Cook.) Lent. Et Will., *Pierceites pentagonus* (May) Hab. et Drugg. Относительно высокое разнообразие диноцист (55).

Нормально-морские условия прибрежного залива. 4. *Areoligera* sp. – *Exochosphaeridium bifidum*. Высокое обилие *Areoligera* sp., *Exochosphaeridium bifidum* (Clarke et Verd.) Clarke et al., *Cleistosphaeridium placacanthum* (Defl. et Cook.) Eat. et al., *Chatangiella tripartita*, *Trithyrodinium striatum* Ben. Относительно высокое разнообразие диноцист (53), но в комплексе доминирует *Areoligera* и *Exochosphaeridium bifidum*. Не совсем нормальные морские обстановки прибрежного залива.

Детальный анализ верхнесеноманских – верхнеконьякских отложений южной Англии ясно показал связь диноцист с определенными геохимическими параметрами, предполагающую их различную экологическую приспособленность к условиям среды (Pearce et al., 2003). Кластерный анализ обилия и разнообразия диноцист, сопоставленный с геохимическими данными, выявил три различные видовые группы, характеризующие определенные геохимические ассоциации.

Исследования распределения диноцист в турон-коньякских отложениях Северного моря, Англии и Франции (по Pearce et al., 2003) определили два различных комплекса. “*Spiniferites – Palaeohystrichophora*” (S-P) комплекс характеризуется высоким таксономическим разнообразием в сочетании с обилием гониаулякоидных (*Spiniferites*, *Achomosphaera*, *Pterodinium*) и перидиниоидных цист (особенно *Palaeohystrichophora infusorioides* в Англо-Парижском бассейне, плюс *Chatangiella*, *Isabelidium*, *Trithyrodinium* в Северном море). “*Circulodinium – Heterosphaeridium*” (С-Н) комплекс отличается низким разнообразием и доминированием гониаулякоидных (*Circulodinium*, *Heterosphaeridium*) форм, указывающих на прибрежные водные массы. Для северо-западных окраин Англо-Парижского бассейна характерен С-Н комплекс. В центральных районах, более глубоководных зонах бассейна преобладает разнообразный S-P комплекс (Pearce et al., 2003).

Соотношение *Spiniferites/Cyclonephelium* в качестве индикатора условий осадконакопления было использовано Х. Ли и Д. Хабибом (Li, Habib, 1996). Авторы приводят группу *Spiniferites* как показатель обстановки открытого морского шельфа и группу *Cyclonephelium* как характерную для прибрежных или относительно замкнутых обстановок. Показатель S/C увеличивается в направлении от берега. Причем авторы полагают, что S/C соотношение может быть более чутким индикатором изменения среды, чем видовое разнообразие (Li, Habib, 1996).

**Акритархи.** Во многих работах указывается приуроченность акритарх к мелководному шельфу и возможность использования их для установления начальной и конечной стадии трансгрессии (Downie et al., 1971). Мелкие шиповатые акритархи встречаются в широком диапазоне морских об-

становок. Акритархи, празиофиты и динофлагеллаты обнаружены в высокопродуктивных апвеллинговых условиях в маастрихтских черных илах Арктического океана (Firth, Clark, 1998). Однако наиболее обычны мелкие акритархи группы *Michrystidium* в песчаных прибрежных обстановках. Во многих случаях наблюдается доминирование акритарх в грубозернистых осадках в противовес преобладанию других палиноморф в тонкозернистых отложениях. Д. Уолл (Wall, 1965) указывал приуроченность *Michrystidium* с длинными выростами в юрских отложениях к спокойным условиям, а виды с редуцированными выростами к песчаникам, отражающим более активную гидродинамику. Г. Фехнер (Fechner, 1996) обнаружил богатый комплекс мелких акритарх в литоральных песчаных фациях и разнообразный комплекс крупных динофлагеллат в перекрывающих глинах (олигоцен, Германия). Мелкие акритархи, обсуждаемые в работе Е. Шранка (Schrank, 2003), получены из кампан-маастрихтских отложений, сформировавшихся на плоском шельфе. В фосфатной формации, представляющей начальную фазу морской трансгрессии и сложную относительно грубозернистыми осадками с биотурбацией, доминируют мелкие акритархи. Другие палиноморфы исключительно редки и включают споры и пыльцу наземных растений 10–20 мкм и диноцисты рода *Dinogymnium*. Крупные динофлагеллаты доминируют в 10-сантиметровой ленте глин, залегающей в фосфатных песчаниках.

А.Дж. Харрис и В.А. Точер (Harris, Tocher, 2003), изучая сеноман-туронские разнофациальные отложения североамериканского Внутреннего Западного бассейна, установили приуроченность *Eurea nebulosa* Cook. et Eis., *Leiofusa jurassica* Cook. et Eis., *Michrystidium recurvatum* Val. к мелководным обстановкам с пониженной соленостью. Некоторые виды, например, *Michrystidium stellatum* Defl., *Scuticabulus lapidaries* (O. Wetz.) Loeb. III предположительно указывались как стеногалинные, а виды *Tetraporina* и *Wuroia* были ограничены глубоководными обстановками (Harris, Tocher, 2003).

**Празиофиты.** Парадокс этой группы зеленых водорослей заключается в том, что их массовая встречаемость отмечается либо в глубоководных бескислородных обстановках, либо в прибрежных осадках с сильным опреснением. Дж. Ричардсон (1984) отметил приуроченность *Leiosphaeridia* и *Tasmanites* к глубоководным сланцам силура и девона. Автор указал на морфологическое сходство лейосферидий и тасманитесов с современными водорослями *Halosphaeridia* и *Pachysphaera*. Они являются обитателями пелагиали, могут опускаться до глубин более 2000 м и быстро возвращаться в поверхностный слой воды.

В.И. Ильина (1985) проследила распределение микрофитопланктона в сравнительно глубоководных осадках верхней юры–нижнего мела на п-ве Нордвик (Хатангский район). Ею выделено два типа комплексов, чередующихся в разрезе. Первый приурочен к достаточно глубоководной обстановке с нормальной аэрацией придонных вод (с разнообразной бентосной фауной). Он характеризуется присутствием диноцист, небольшим количеством акритарх и прازیнофит. В глубоководных осадках с дефицитом кислорода, возможно, сероводородным заражением диноцисты встречаются очень редко, комплекс состоит в основном из *Leiosphaeridia* и *Pterospermella*.

В работе М. Прауса и В. Ригеля (Prauss, Riegel, 1989) обсуждается вопрос, касающийся экологии современных прازیнофитов и их места в древних осадках. На основании палеогеографического и климатического анализа, изучения соотношения стабильных изотопов отложений, содержащих прازیнофиты (на примере нижнетюрских “посейдониевых” сланцев Европы), а также современных условий обитания этой группы организмов они установили, что расцвет современных прازیнофитов наблюдается в холодных морских водах со значительно пониженной соленостью. Ими сделано предположение, что прازیнофиты приурочены к черным сланцам, которые образовались в условиях расслоения воды, обусловленного соленостью. Черные сланцы с комплексами фитопланктона, в которых прازیнофиты ассоциируют с диноцистами и акритархами, могут формироваться ниже термоклина или в апвеллинговых зонах, а не в связи со стратификацией, вызванной соленостью (Prauss, Riegel, 1989). На эти факторы, очевидно, накладываются и специфические требования к питанию.

**Paralecaniella.** Род *Paralecaniella* первоначально относили к вольвоксовым водорослям, затем к диноцистам (Elsik, 1977), а сейчас к группе неясного систематического положения (Fensome et al., 1990). Количественный анализ состава палиноморф в маастрихтских отложениях Нидерландов выявил доминирование в комплексах либо диноцист, либо *Paralecaniella* (Schioler et al., 1997). Предполагается, что обилие *Paralecaniella* отражает очень прибрежные обстановки с возможными стрессовыми условиями и высокой гидродинамической активностью (Brinkhuis, Schioler, 1996). Комплексы с богатыми ассоциациями диноцист, по-видимому, указывают на внешние неритические условия или осадконакопление с низкой гидродинамической активностью. Смена двух типов комплексов объяснялась авторами как периоды относительного колебания уровня моря. Г. Хернгрином с соавторами (Herngreen et al., 1998) в мел-палеогеновых отложениях Нидерландов также было установлено два типа комплексов: 1) относительно бедный с доминированием *Paralecaniella*

и 2) богатый, где доминируют диноцисты. Распределение *Paralecaniella* в разрезе верхнемеловых отложений Усть-Енисейского района показывает четкую их приуроченность к лептохлоритовым пескам. Этот вид образует нередко монодоминантную ассоциацию с очень низким таксономическим разнообразием диноцист или полным их отсутствием (Лебедева, Зверев, 2003).

#### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПАЛИНОМОРФ В РАЗРЕЗАХ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ УСТЬ-ЕНИСЕЙСКОГО РАЙОНА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФАЦИЙ

Детальные литологические и палеонтологические исследования верхнемеловых отложений Усть-Енисейского района позволили проследить фациальные изменения и построить трансгрессивно-регрессивную кривую для сводного разреза (рис. 1) (Захаров и др., 1991, 2003; Sahagian et al., 1996).

В разрезе удалось выявить закономерную смену нескольких типов ассоциаций растительных микрофоссилий, которые можно считать фациальными. Под ассоциацией здесь понимается совокупность спектров с устойчивым сочетанием определенных групп палиноморф. Количественные соотношения этих групп могут меняться в наибольших пределах. Выделенные типы ассоциаций были выстроены по увеличению степени мористости (от континентальных до относительно глубоководных), на основании седиментологических и палеонтологических данных, использованных для построения кривой колебаний уровня моря для усть-енисейского разреза (рис. 1).

Остановимся на характеристике каждого типа ассоциации.

1. Породы. Пески косослоистые с обугленной древесиной, янтарем, прослоями углефицированного растительного детрита, глинистого алевролита, редко – глини.

Характеристика ассоциации. Споры и пыльца доминируют (90–100%). Нередки споры водных папоротников. Микрофитофоссилии представлены пресноводными *Schizosporis*, *Schizocystia*, *Tetragonina*.

2а. Породы. Пески, пески с лентами глини, алевролиты, часто биотурбированные, с редкими известковистыми и фосфатными конкрециями.

Характеристика ассоциации. Споры и пыльца доминируют. В составе фитопланктона содержание пресноводных водорослей составляет 0–10%, акритарх (*Micrhystridium*, *Veryhachium*, *Leiofusa*) – 0–8%, прازیнофитов (*Pterospermella*, *Cymatiosphaera*) – 0–12%, *Paralecaniella* – 5–45%. В составе диноцист количественно доминирует гониаулякоидная группа. Хоратные формы (*Pervosphaeridium*, *Spiniferites*, *Oligosphaeridium*, *Exochosphaeri-*



dium, Downiesphaeridium) составляют 0–40%, многочисленны и разнообразны каватные цисты (*Chatangiella*, *Trithyrodinium*, *Alterbidinium*, *Palaeohystrichophora infusorioides*). Голокаватные (*Chlamydothorella*, *Chlonoviella*) могут содержаться в небольших количествах (до 6%). Характерно присутствие группы проксимохоратных цист *Cyclonephelium-Circulodinium*, а так же *Fromea*, *Microdinium* (иногда более 5%).

2б. Породы. Пески с редкими лентами глин, иногда слаболептохлоритовые, часто с сидеритовыми конкрециями.

Характеристика ассоциации. Споры и пыльца доминируют. Чрезвычайно обедненный комплекс морских палиноморф. Все группы присутствуют в незначительных количествах, только содержание пресноводных водорослей составляет 5–20% и *Paralecaneilla* до 50%. Разнообразие диноцист крайне низкое. Наиболее существенную роль играет *Fromea*. Присутствуют *Cyclonephelium-Circulodinium*, *Chatangiella*, *Spiniferites*, *Oligosphaeridium*.

3. Породы. Пески, в основном лептохлоритовые с многочисленными фосфатными, известковистыми, песчанистыми конкрециями с разнообразной фауной.

Характеристика ассоциации. Доминирует *Paralecaneilla* (80–100%). Диноцисты отсутствуют или состав их весьма однообразен. Характерно отсутствие хоратных цист, представителей *Pterospermella*- и *Schizosporis*-комплексов.

4. Породы. Пески иногда с лентами глин, известковистыми конкрециями, реже фосфатными, алевроиты, чередование песков, алевроитов, алевроитов глинистых.

Характеристика ассоциации. Споры и пыльца доминируют. Пресноводные водоросли – 0–10%, акритархи – 0–20%, прازیнофиты – 0–12%, *Paralecaneilla* – 0–20%. В составе диноцист доминирует перидиниоидная группа в основном за счет каватных форм (*Chatangiella*, *Trithyrodinium*, *Alterbidinium*, *Palaeohystrichophora infusorioides*). Среди проксиматных могут быть многочисленны *Microdinium*, *Rhaptocorys*, *Glyphanodinium*. Содержание хоратных 0–24%, но состав их очень однообразен.

5. Породы. Алевроиты, алевроиты глинистые, песчанистые с прослоями песков, иногда с известковистыми, реже фосфатными конкрециями.

Характеристика ассоциации. Споры и пыльца доминируют. Пресноводные водоросли – 0–5%, акритархи – 0–15%, прازیнофиты – 1–25%, *Paralecaneilla* – 0–40%. В составе диноцист доминируют перидиниоидные цисты. Каватные и проксиматные формы содержатся примерно в равных пропорциях и состав их разнообразен. Хоратные и голокаватные редки.

6. Породы. Глины, глины алевроитовые с известковистыми конкрециями.

Характеристика ассоциации. Доминирует морской микрофитопланктон. Пресноводные водоросли, акритархи, прازیнофиты, *Paralecaneilla* иногда присутствуют в небольших количествах. Среди диноцист может доминировать как гониаулякоидные, так и перидиниоидные, характерно чередование доминант. Каватные и проксиматные формы содержатся примерно в равных пропорциях и состав их разнообразен. Содержание хоратных до 40%.

7. Породы. Глины, глины алевроитовые.

Характеристика ассоциации. Доминирует морской микрофитопланктон. Пресноводные водоросли и акритархи отсутствуют. Прازیнофиты и *Paralecaneilla* составляют небольшой процент. Среди диноцист доминируют перидиниоидные за счет каватных форм. Диноцисты представлены всеми морфотипами и разнообразны.

Анализ распределения ассоциаций палиноморф в изученных разрезах в соответствии с кривой фаций, имеющиеся литологические и палеонтологические данные позволили выстроить ряд вышеописанных типов ассоциаций по увеличению степени “мористости” и отнести их к четырем фациям: континентальным (ассоциация 1), прибрежно-морским (ассоциации 2а, 2б, 3), мелководным (ассоциации 4, 5), глубоководным (ассоциации 6, 7).

Названия “мелководный”, “глубоководный” являются достаточно условными, поскольку микрофитопланктон не дает четких свидетельств глубин бассейна. Эти термины отражают в большей степени удаленность от береговой линии, которая может выражаться в соотношении наземной/морской составляющей, содержании пресноводных водорослей, акритарх, прازیнофитов, различных морфотипов диноцист.

На основании выделенных ассоциаций, закономерностей распределения различных групп микрофитофоссилий, экологических сведений был проведен биофациальный анализ верхнемеловых отложений Усть-Енисейского района.

В основании разреза верхнего мела залегает толща континентальных аллювиально-дельтовых песков долганской свиты, вскрывающихся на р. Н. Агапа. Выше наблюдается постепенная смена обстановок от континентальных фаций до фаций глубокого шельфа (рис. 1). Мелководно-морские отложения содержат богатые комплексы беспозвоночных, цисты динофлагеллат. Трангрессия происходила быстро с постоянным нарастанием глубин. Затем фиксируется быстрая регрессия, следы которой отмечаются в разрезе пачкой песков и алевроитов, практически лишенных макрофоссилий и содержащей только палиноморфы как морского, так и континентального

происхождения. Детальное описание литофаций и характеристика структуры ассоциаций палиноморф опубликованы (Лебедева, Зверев, 2003).

Среднетуронские отложения на р. Чайке начинаются косослоистыми континентальными песками с преобладанием пресноводных микрофоссилий (рис. 2). Далее формирование разреза происходило в прибрежной зоне и обстановках мелкого шельфа с активной гидродинамикой, быстрой сменой условий и локальными опреснениями. В нижней части разреза (пачка I), которые интерпретируются как отложения солоноватоводного залива (Зверев, 1999), состав диноцист очень беден. В больших количествах содержатся *Circulodinium distinctum*, *Trithyrodinium suspectum*, иногда *Fromea*. Гониаулякоидные доминируют над перидиниоидными. Хоратные цисты редки, но в глинистых прослоях иногда составляют 20–30% (*Pervosphaeridium*, *Spiniferites*). Макрофауна отсутствует. В пачке II, рассматриваемой как отложения малого устьевого бара и предфронтальной зоны пляжа (Зверев, 1999), к доминирующим группам добавляются *Chatangiella* и *Chloповиella*. Вышележащие отложения шельфового комплекса (Зверев, 1999) характеризуются преобладанием перидиниоидных цист над гониаулякоидными, присутствием *Pterospermella*, *Sumatiosphaera*. Доминирует *Trithyrodinium suspectum*. Прибрежно-морские осадки включают богатейший комплекс иноцерамов. Для разреза на р. Чайке характерна частая смена ассоциаций (большая часть 2 и 3). Состав диноцист относительно беден и количество их невелико, что, очевидно, связано с периодическим понижением солености и активной гидродинамикой. Наиболее устойчивыми группами к меняющимся условиям среды являются перидиниоидные, каватные цисты (*Trithyrodinium*, *Chatangiella*). Лептохлоритовые пески содержат монодоминантные **ассоциации 3** с *Paralecaniella*, *Leiosphaeridia*. Здесь же отмечается и резкое снижение количества спор и пыльцы, которые, возможно, не сохранились в условиях активной гидродинамики.

Верхнетуронские – верхнеконьякские отложения на р. Янгода также отличаются значительной пестротой в условиях осадконакопления. Однако в нижней части намечается практически полный фациальный ряд, отражающий трансгрессивную направленность от прибрежных до шельфовых фаций (рис. 3). В нижней части разреза (пачка I) отмечается исключительно низкое содержание и разнообразие диноцист, доминирует *Trithyrodinium suspectum*. В пачке II количество таксонов увеличивается, превалируют *Chatangiella* и *Microdinium*. Фиксируются две монодоминантные **ассоциации 3** с *Paralecaniella*; преобладание гониаулякоидных цист над перидиниоидными. В пачках III–X, интерпретируемых как комплекс шельфовых отложений (по сообщению К.В. Зверева), преоблада-

ют перидиниоидные цисты, главным образом, каватные. Практически исчезают хоратные формы, увеличивается количество прازیнофитов и акритарх, уменьшается содержание *Paralecaniella* и пресноводных водорослей. В составе диноцист доминирует *Chatangiella*. Пик трансгрессии приходится на ярозитизированные глины на границе турона-коньяка (пачка VIII). Наибольшее разнообразие диноцист наблюдается несколько выше (пачка IX, **ассоциация 6**). В пачках XI–XIV фиксируются локальные опреснения, резко сокращается число и разнообразие диноцист. В значительных количествах содержится только *Fromea*. Акритархи и прازیнофиты редки. Увеличивается содержание *Paralecaniella* и пресноводных микрофоссилий, спор водных папоротников. В отложениях содержится много сидеритовых конкреций, что говорит об относительной мелководности обстановок, в верхней части фауна исчезает. Выше (пачки XVI–XX) количество морского микрофитопланктона снова возрастает. Среди цист преобладают гониаулякоидные за счет увеличения процента хоратных форм (*Oligosphaeridium*, *Spiniferites*). Акритархи и прازیнофиты немногочисленны или отсутствуют. В верхнем коньяке (пачки XXII–XXV) содержание гониаулякоидных цист выше или одинаково с перидиниоидными. В небольших количествах встречены *Paralecaniella* и акритархи.

Верхнеконьякские отложения у пос. Воронцово относятся к фациям мелкого шельфа с общей трансгрессивной направленностью вверх по разрезу (рис. 4). В нижней части разреза (пачки I–II) чередование **ассоциаций 2а** и **3** отражает мелководные, нестабильные условия с активной гидродинамикой. Разнообразие диноцист невелико, в значительных количествах содержатся только *Trithyrodinium suspectum*, *Chlamydophorella nyei*, *Fromea*. Выше (**ассоциации 4** и **6**) отмечается присутствие всех морфогрупп диноцист, слабые колебания количественного содержания, отсутствие пресноводных микрофоссилий, что указывает на нормальную соленость и достаточно ровные условия обитания. В **ассоциации 6** преобладают гониаулякоидные цисты за счет хоратных форм (*Pervosphaeridium*, *Spiniferites*).

Разрез на р. Танаме начинается монотонными алевритами континентального генезиса, лишенными макро- и микрофауны, диноцист, охарактеризованные только спорами и пылью наземных растений, пресноводными водорослями. Выше залегает трансгрессивная песчано-алевритовая толща. Сантон характеризуется изобилием морской фауны, свидетельствующей о нормально-морском режиме бассейна (Захаров и др., 1991). Количественное содержание различных групп палиноморф в морской части достаточно стабильно по всему разрезу (рис. 5). В нижней и верхней частях (пачки I и III) установлена **ассоциация 4**, в ко-



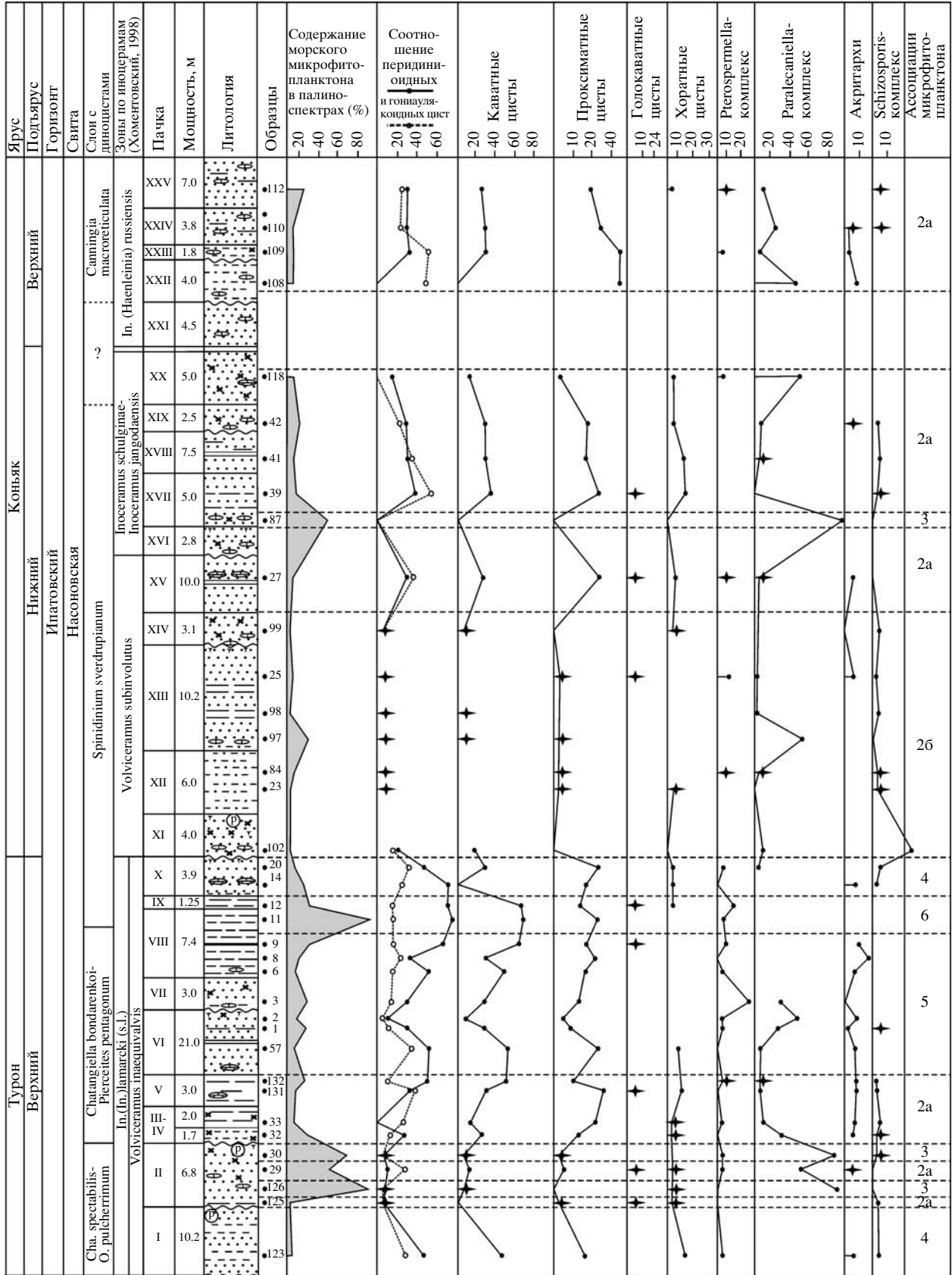


Рис. 3. Процентные соотношения различных групп микрофитофоссилий в разрезе на р. Янгоде (усл. обозначения см. на рис. 1, 2).

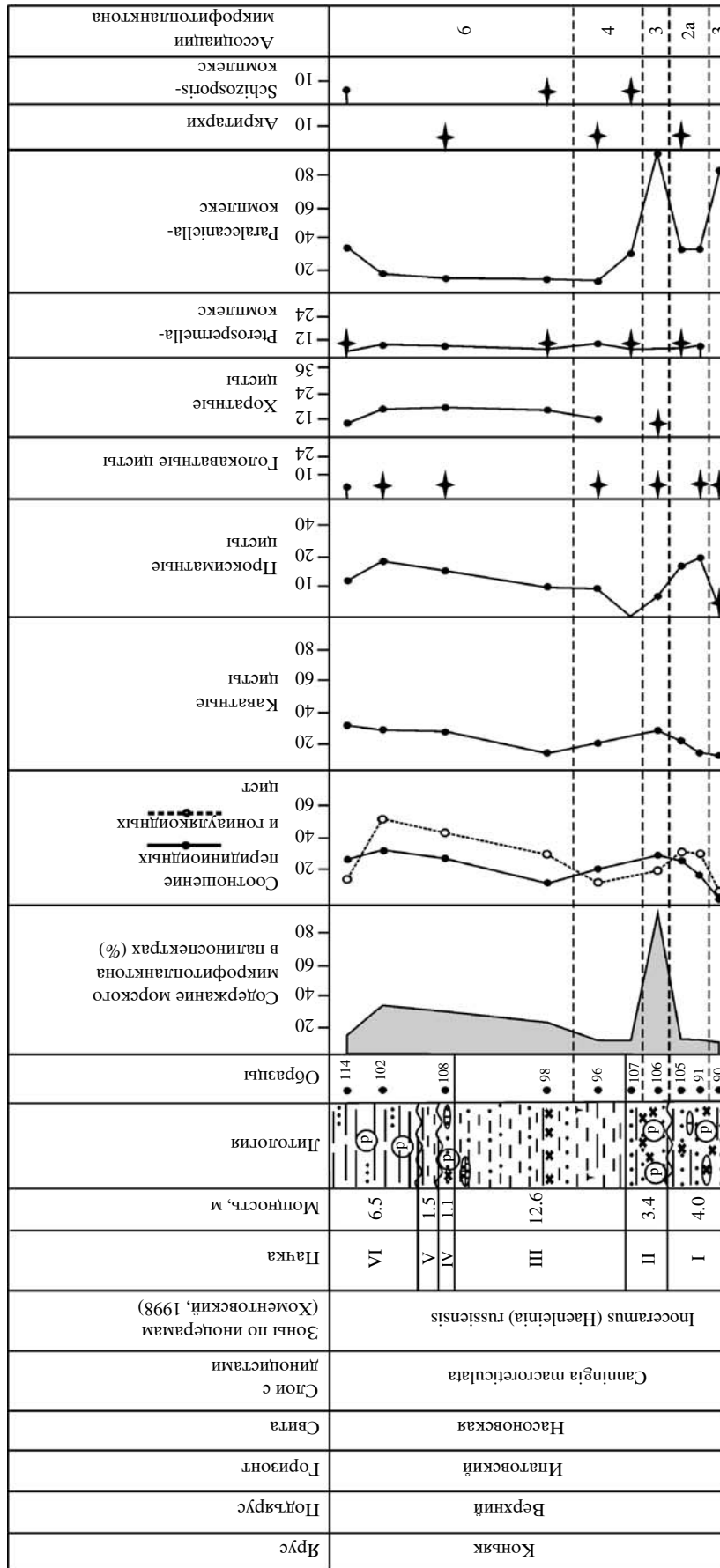


Рис. 4. Процентные соотношения различных групп микрофитофоссилий в разрезе у пос. Воронцово (усл. обозначения см. на рис. 1, 2).

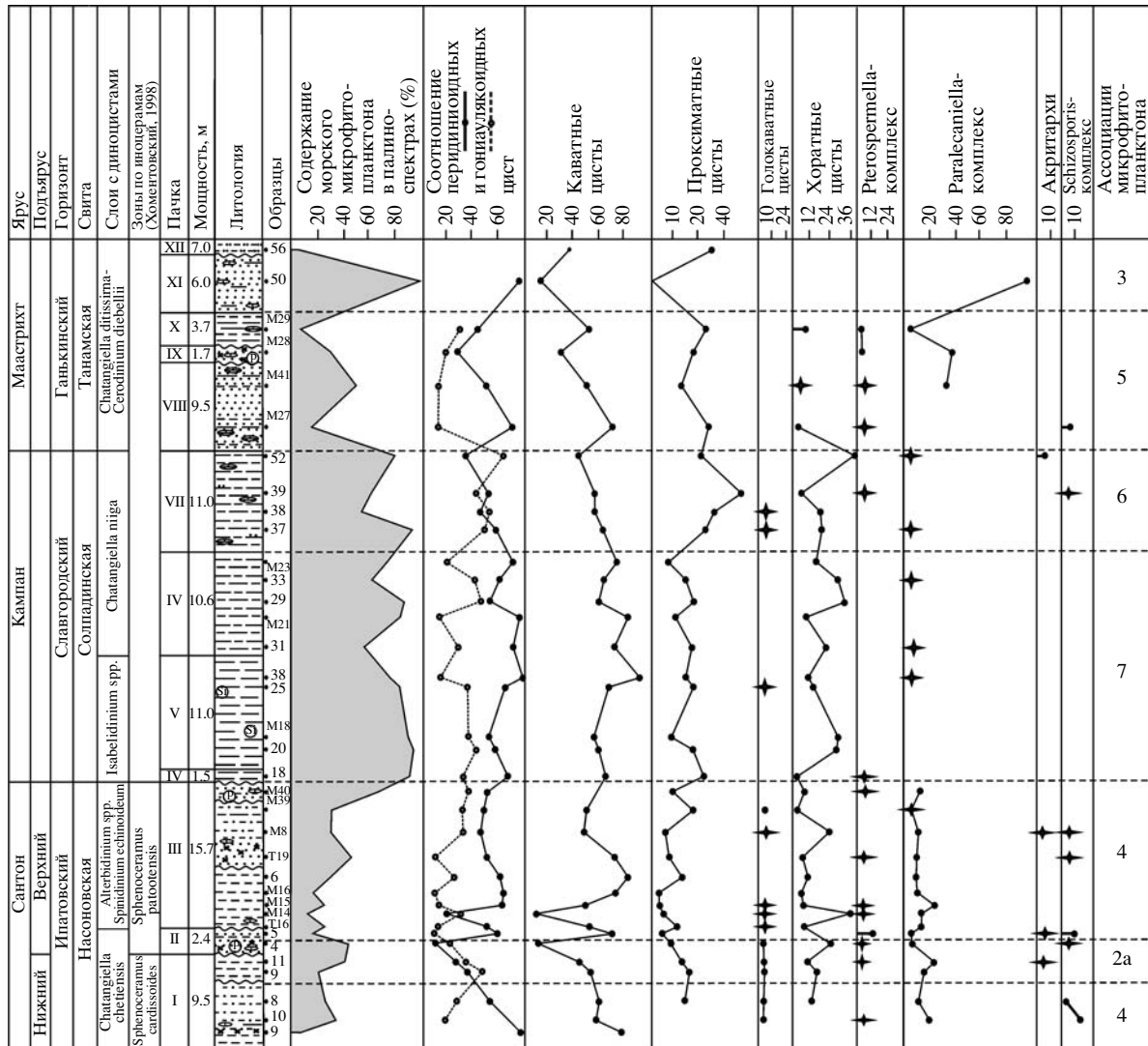


Рис. 5. Процентные соотношения различных групп микрофитофоссилий в разрезе на р. Танаме (усл. обозначения см. на рис. 1, 2).

торой доминируют перидиниоидные цисты за счет родов *Trithyrodinium*, *Chatangiella*, *Alterbidinium*. В алевритовых слоях содержание хоратных форм (*Fibrocysta*, *Oligosphaeridium*, *Spiniferites*) – до 36%. В небольших количествах присутствуют *Paralecaniella*-комплекс, *Pterospermella*-комплекс, голокаватные цисты. Содержание пресноводных водорослей составляет до 10% (особенно в нижней части разреза). В пачке II и низах пачки III отмечаются резкие колебания численности перидиниоидных и гониолауктоидных групп, за счет уменьшения количества хатангиелл, увеличения содержания *Fromea*, *Microdinium*. По своим характеристикам эта ассоциация соответствует ассоциации 2а, однако отличается отсутствием группы *Cyclonephelium*.

На сантонских отложениях с глубоким размывом залегают кампанские опоковидные глины. В

донных сообществах полностью исчезают иноцераты и другие морские организмы, изобильные в сантонской части разреза. Резко меняется состав и количественные соотношения палиноморф (рис. 5). В пачках V и IV доминируют диноцисты (80–100%). Существенно преобладают перидиниоидные формы (*Trithyrodinium*, *Chatangiella*, *Isabelidium*, *Alterbidinium*). Достаточно многочисленны (до 30%), но не разнообразны хоратные диноцисты (*Fibrocysta*, *Oligosphaeridium*, *Spiniferites*, *Prolixosphaeridium*). В группе проксиматных обильны представители рода *Laciniadinium*. Присутствует в заметных количествах *Fromea* (особенно в пачке IV). Постоянны, но немногочисленны *Odontochitina*, группа *Cyclonephelium/Circulodinium*, *Microdinium*, *Palaeohystrichophora infusorioides*.

Кампан-маастрихтский разрез на р. Танаме представляет собой ярко выраженную единую

регрессивную толщу (Захаров и др., 1991). В пачке VII (**ассоциация 6**) увеличивается содержание спор и пыльцы наземных растений, появляются пресноводные водоросли. В составе диноцист наблюдается попеременное доминирование перидиниоидных и гониаулякоидных форм. Каватные и проксиматные цисты содержатся примерно в равных количествах. В пачках VIII–X маастрихтской части разреза выявлена **ассоциация 5**, в которой доминируют споры и пыльца наземных растений. Перидиниоидные преобладают над гониаулякоидными, каватные и проксиматные содержатся в равных пропорциях, хоратные цисты представлены единично, появляется *Paralecaniella* (до 40%). В XI пачке (**ассоциация 3**) установлен монодоминантный комплекс *Paralecaniella*. Разрез перекрывается континентальными песками датского возраста.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Литературный обзор, посвященный экологии современных динофлагеллат и их цист, а так же ископаемых диноцист, показал недостаточность и даже разноречивость имеющихся сведений, которые могли бы стать основой для детальных фациальных реконструкций. Это определяет необходимость дальнейших исследований, касающихся выявления связей ископаемых диноцист и других групп палиноморф с различными факторами среды, что может быть осуществлено на разрезах, хорошо изученных палеонтологически и седиментологическими методами. Поэтому в качестве эталонного был выбран разрез верхнемеловых отложений в Усть-Енисейском районе, который является прекрасным объектом для выявления фациальных закономерностей распределения диноцист и другого микрофитопланктона.

Проведено комплексное изучение различных групп палиноморф (спор и пыльца наземных растений, цист динофлагеллат, празиофитов, акридарх, зигнемовых водорослей и других таксонов неясного систематического положения) в разнофациальных разрезах верхнемеловых отложений с целью выявления основных закономерностей их распределения в зависимости от воздействия как локальных, так и глобальных факторов среды и установление их палеоэкологических характеристик.

Базируясь на количественных соотношениях наземной и морской составляющих в палинокомплексах, морфологических группировок и таксономического состава микрофитопланктона выделено семь ассоциаций палиноморф. На основании состава доминирующих групп и с учетом их экологических особенностей, опираясь на общегеологические и седиментологические данные, они были отнесены к четырем фациям: континен-

тальные, прибрежно-морские, мелководные и глубоководные.

Сравнительный анализ стратиграфического расчленения верхнемеловых отложений по диноцистам и биофаций по палиноморфам показал, что границы биостратонов далеко не всегда совпадают с границами фациальных изменений. Это свидетельствует о достаточно слабой фациальной зависимости диноцист, по крайней мере, в пределах изучаемого Западно-Сибирского эпиконтинентального бассейна. Все это еще раз подтверждает их высокое стратиграфическое значение и корреляционный потенциал. Однако выявленные тенденции распределения морфотипов диноцист и других групп палиноморф, обусловленные трансгрессивно-регрессивными циклами, делает их полезными для реконструкции палеообстановок.

Работа подготовлена при поддержке грантов РФФИ № 06-05-64224, 06-05-64291.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Возженникова Т.Ф.* Введение в изучение ископаемых перидиниевых водорослей. М.: Наука, 1965. 154 с.
- Захаров В.А., Бейзель А.Л., Лебедева Н.К., Хоментовский О.В.* Свидетельства эвстатики мирового океана в верхнем мелу на севере Сибири // Геология и геофизика. 1991. Т. 8. С. 9–14.
- Захаров В.А., Лебедева Н.К., Маринов В.А.* Биотические и абиотические события в позднем мелу Арктической биогеографической области // Геология и геофизика. 2003. Т. 44. № 11. С. 1093–1103.
- Зверев К.В.* Особенности терригенного осадконакопления в неокоме Северного Приобья и позднем мелу Усть-Енисейского района: Автореф. дис. ... канд. Геол.-мин. наук. Новосибирск: ОИГГИМ СО РАН. 1999. 24 с.
- Ильина В.И.* Палинология юры Сибири. М.: Наука, 1985. 237 с.
- Лебедева Н.К.* Род *Chatangiella* (цисты динофлагеллат): стратиграфическое значение и географическое распространение // Новости палеонтологии и стратиграфии: Приложение к журналу Геология и геофизика. 2001. Т. 42. Вып. 4. С. 125–133.
- Лебедева Н.К., Зверев К.В.* Седиментологический и палинологический анализ сеноман-туронского события на севере Сибири // Геология и геофизика. 2003. Т. 44. № 8. С. 769–780.
- Ричардсон Дж.Б.* Палинология, фации и корреляция среднего палеозоя // Докл. 27-го МГК, стратиграфия. М.: Наука, 1984. С. 159–169.
- Хлонова А.Ф., Лебедева Н.К.* Палинологическое расчленение сантон-кампанских отложений на р. Танаме (Усть-Енисейский район) // Микрофитофоссилии и стратиграфия мезозоя и кайнозоя Сибири / Ред. Шацкий С.Б. Новосибирск: Наука, 1988. С. 7–18.
- Шахмундес В.А.* Микрофитопланктон как показатель фациальной принадлежности // Микрофоссилии древнейших отложений. М.: Наука, 1973. С. 50–57.

- Brinkhuis H., Schioler P.* Palynology of the Geuihemmerberg Cretaceous / Tertiary boundary section (Limburg, SE Netherlands) // The Geuihemmerberg Cretaceous / Tertiary boundary section (Maastrichtian type area, SE Netherlands) / Ed. by Brinkhuis H., Smit. J. Geol. Mijnb. 1996. V. 75. P. 193–213.
- Brinkhuis H., Zachariasse W.J.* Dinoflagellate cysts, sea level changes and planctonic foraminifers across the K/T boundary at El Haria, Northwest Tunisia // Mar. Micropaleontol. 1988. № 13. P. 153–191.
- Bujak J.P.* Cenozoic dinoflagellate cysts and acritarchs from the Bering Sea and North Pacific, ODP leg 19 // Micropalaeotology. 1984. № 30. P. 180–212.
- Dale B.* Cyst formation, sedimentation and preservation: factors affecting dinoflagellate assemblages in Recent sediments from Trondheimsfjord, Norway // Rev. Palaeobot. and Palynolog. 1976. V. 22. P. 39–60.
- Dale B.* Dinoflagellate resting cysts: “benthic plankton” // Survival Strategies of the Algae / Ed. Fryxell G.A. Cambridge: Cambridge University Press, 1983. 130 p.
- Dale B.* Dinoflagellate cyst ecology: modeling and geological applications // Palynology: principles and applications / Ed. Jansonius J., McGregor D.C. Amer. Assoc. Stratigr. Palynolog. Foundation, 1996. V. 3. P. 1249–1275.
- Davey R.J.* Palynology and paleoenvironmental studies, with special reference to the continental shelf sediments of South Africa // Proceedings of Second Planktonic Conference. Roma, 1971. P. 331–347.
- Davey R.J., Rogers J.* Palynomorph distribution in recent offshore sediments along two traverses off South-West Africa // Mar. Geol. 1975. V. 18. P. 213–225.
- Downie C., Hussain M.A., Williams G.L.* Dinoflagellate cyst and acritarch associations in the Paleogene of southeast England // Geoscience and Man. 1971. V. 3. P. 29–35.
- Elsik W.C.* Paralecaniella indentata (Defl. and Cook., 1955) Cookson and Eisenack 1970 and allied dinocysts // Palynology. 1977. V. 1. P. 95–102.
- Eshet Y., Almogi-Labin A., Bein A.* Dinoflagellate cysts, paleoproductivity and upwelling system: A Late Cretaceous example from Israel // Mar. Micropaleontol. 1994. V. 23. P. 231–240.
- Fechner G.G.* Septarienton und Stettiner Sand als Faziesseinheiten im Rupelium der östlichen Mark Brandenburg // Palynologisch-fazielle Untersuchungen bei Bad Freienwalde. Berl. geowiss. Abh. Reiche E. 1996. V. 18. P. 77–119.
- Fensome R.A., Williams G.L., Bars M.S. et al.* Acritarchs and fossil prasinophytes: an Index to genera, species and infraspecific taxa // AASP Contribut. ser. 1990. № 25. 771 p.
- Firth J.V., Clark D.L.* An early Maastrichtian organic-walled phytoplankton cyst assemblage from an organic-rich black mud in Core F1-533, Alpa Ridge: evidence for upwelling conditions in the Cretaceous Arctic Ocean // Micropalaeontology. 1998. V. 34. P. 1–27.
- Goodman D.K.* Chapter 15, Dinoflagellate cysts in ancient and modern sediments // The biology of dinoflagellates; Botanical Monographs, 21 / Ed. Taylor F.G.R. 1987. P. 649–722.
- Habib D., Miller J.A.* Dinoflagellate species and organic facies evidence of marine transgression and regression in the Atlantic coastal plain // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1989. V. 74. P. 23–47.
- Habib D., Moshkovitz S., Kramer C.* Dinoflagellate and calcareous nannofossils response to sea-level change in Cretaceous-Tertiary boundary section // Geology. 1992. V. 20. P. 165–168.
- Harker S.D., Sarjeant W.A.S., Cadwell W.G.E.* Late Cretaceous (Campanian) organic-walled microplankton from the Interior Plains of Canada, Wyoming and Texas: biostratigraphy, palaeontology and palaeoenvironmental interpretation // Palaeontographica. 1990. V. 219. Lfg. 1–6. № I–IV. P. 1–243.
- Harland R.* Dinoflagellate cysts and acritarchs from the Bearpaw Formation (Upper Campanian) of Southern Alberta, Canada // Palaeontology. 1973. V. 16. P. 665–706.
- Harland R.* Quaternary dinoflagellate cyst biostratigraphy of the North Sea // Palaeontology. 1988. V. 33. № 3. P. 877–903.
- Harris A.J., Tocher B.A.* Palaeoenvironmental analysis of Late Cretaceous dinoflagellate cyst assemblages using high-resolution sample correlation from the Western Interior Basin, USA // Marine Micropaleontology. 2003. V. 48. P. 127–148.
- Harrison P.J., Conway H.L., Holmes R.W., Davies C.O.* Marine diatoms growth in chemostat under silicate of ammonium limitation. III. Cellular chemical composition and morphology of Chaetoceros debilis, Skeletomea costatum, and Thalassiosira gravida // Mar. Biol. 1977. V. 43. P. 19–31.
- Head M.J., Wrenn J.H.* (eds). Neogene and Quaternary dinoflagellate cyst and acritarchs. AASP Found.: Publishers press, Salt lake City, 1992. 438 p.
- Herngreen G.F.W., Schuurman H.A.H.M., Verbeek J.W. et al.* Biostratigraphy of Cretaceous/Tertiary boundary strata in the Curfs quarry, the Netherlands // Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO. 1998. № 61. P. 3–58.
- Hinga K.R.* Co-occurrence of dinoflagellate blooms and high pH in marine enclosures // Marine Ecology Progress Ser. 1992. V. 86. P. 181–187.
- Hulbert E.M.* The diversity of phytoplanktonic population of oceanic, coastal and estuarine regions // Marine Research. 1963. V. 21. P. 81–93.
- Hultberg S.U., Malmgren B.A.* Dinoflagellate and planktonic foraminifer palaeobathymetrical indices in the boreal uppermost Cretaceous // Micropalaeontology. 1986. V. 32. P. 316–323.
- Lebedeva N.K.* Microphytoplankton and the anoxic oceanic event across the Cenomanian-Turonian boundary in the northern Siberia // The Third International Congress “Environmental Micropalaeontology, Microbiology and Meiobentology”. Vienna, Austria, 2002. P. 132–134.
- Li H., Habib D.* Dinoflagellate stratigraphy and its response to sea level change in Cenomanian-Turonian sections of the Western Interior of the United States // Palaios. 1996. V. 11. P. 15–30.
- Liengjarern M., Costa L.I., Downie C.* Dinoflagellate cyst from the Upper Eocene-Lower Oligocene of the Isle of Wight // Palaeontology. 1980. V. 23. P. 475–499.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. Princeton N.J.: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.
- Marret F., Zonneveld K.A.F.* Atlas of modern organic-walled dinoflagellate cyst distribution // Rev. Palaeobot. Palynol. 2003. V. 125. P. 1–200.



- Marshall K.L., Batten D.J.* Dinoflagellate cyst association in Cenomanian-Turonian – “Black shale” sequences of Northern Europe // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1988. V. 54. P. 85–103.
- May F.E.* Dinoflagellate cysts of the Gymnodiniaceae, Peridiniaceae and Gonyaulacaceae from the Upper Cretaceous Monmouth Group, Atlantic Highlands, New Jersey // *Palaeontographica.* 1980. Abt. B. V. 172. P. 10–116.
- Mudie P.J., Harland R.* Chapter 21. Aquatic Quaternary // *Palynology: principles and applications* / Ed. Jansonius J., McGregor D.C. Amer. Assoc. Stratigraph. Palynolog. Foundation. 1996. V. 2. P. 843–877.
- Partridge A.D.* The geological expression of eustasy in the Early Tertiary of the Gippsland Basin // *APEA Jour.* 1976. P. 73–79.
- Pearce M.A., Jarvis I., Swan A.R.H. et al.* Integrating palynological and geochemical data in a new approach to palaeoecological studies: Upper Cretaceous of Banterwick Barn Chalk borehole, Berkshire, UK // *Marine Micropaleontology.* 2003. V. 47. P. 271–306.
- Prauss M.* Dinozysten-Stratigraphie und Palynofazies im Oberen Lias und Palynofazies im Oberen Lias und Dogger von NM-Deutschland // *Palaeontographica.* 1989. Abt. B. Bd. 214. Lfg. 1–4. S. 1–124.
- Prauss M., Rigel W.* Evidence from phytoplankton associations for causes of black shale formation in epicontinental seas // *NJ Geol. and Palaeontol. Monatsh.* 1989. H. 11. S. 671–682.
- Sahagian D., Pinous O.V., Olfieriev A.G., Zakharov V.A.* Eustatic curve for the Middle Jurassic – Cretaceous based on Russian Platform and Siberian stratigraphy: zonal resolution // *AAPG Bull.* 1996. V. 80. № 9. P. 1433–1458.
- Sarjeant W.A.S., Lacalli T., Gaines G.* The cysts and skeletal elements of dinoflagellates: speculations on the ecological causes for their morphology and development // *Micropalaeontology.* 1987. V. 33. № 1. P. 1–36.
- Schioler P., Brinkhuis H., Roncaglia L., Wilson G.J.* Dinoflagellate biostratigraphy and sequence stratigraphy of the type Maastrichtian (Upper Cretaceous), ENCI Quarry, The Netherlands // *Marine Micropaleontology.* 1997. V. 31. P. 65–95.
- Schrank E.* Small acritarchs from the Upper Cretaceous: taxonomy, biological affinities and palaeoecology // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2003. V. 123. P. 199–235.
- Tappan H.* The Paleobiology of plant protists. San Francisco, 1980. 1028 p.
- Taylor F.G.R.* Chapter 11: Ecology of dinoflagellates // *The biology of dinoflagellates: Botanical Monographs* / Ed. Taylor F.G.R. 1987. V 21. P. 399–529.
- Wall D.* Microplankton, pollen, and spores from the Lower Jurassic in Britain // *Micropalaeontology.* 1965. V. 11. P. 151–190.
- Wall D., Dale B., Lohmann G., Smith W.K.* The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the north and south Atlantic oceans and adjacent seas // *Marine Micropalaeontology.* 1977. V. 2. P. 121–200.
- Wheeler J.W., Sarjeant W.A.S.* Jurassic and Cretaceous palynomorphs from the Central Alborz Mountains, Iran: their significance in biostratigraphy and palaeogeography // *Modern Geology.* 1990. V. 14. P. 267–374.
- Williams G.L.* Dinoflagellate and spore stratigraphy of the Mesozoic-Cenozoic, offshore eastern Canada // *Offshore geology of eastern Canada. Geol. Surv. Canada.* 1975. V. 2. Pap. 74–30. P. 107–162.
- Wrenn J.H., Kokinos J.P.* Preliminary comments on Miocene through Pleistocene dinoflagellate cysts from De Sot Canyon, Gulf of Mexico // *AASP Contr. Ser.* 1986. V. 17. P. 169–225.
- Yoo K.L.* Population dynamics of dinoflagellate community in Masan Bay with a note on the impact of environmental parameters // *Marine Pollution Bull.* 1991. V. 23. P. 185–188.
- Zonneveld K.A.F., Hoek R.P., Brinkhuis H., Willems H.* Geographical distribution of organic-walled dinoflagellate cysts in surficial sediments of the Benguella upwelling region and their relationship to upper oceanic conditions // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2001. V. 48. P. 25–72.

Рецензент М.А. Ахметьев