ПАЛЕОИХНОЛОГИЯ

ВВЕДЕНИЕ В ИЗУЧЕНИЕ ИСКОПАЕМЫХ СЛЕДОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ

РАДЕК МИКУЛАШ - АНДРЕЙ ДРОНОВ

2006

Геологический институт Академии наук Чешской Республики

ПАЛЕОИХНОЛОГИЯ

ВВЕДЕНИЕ В ИЗУЧЕНИЕ ИСКОПАЕМЫХ СЛЕДОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ

РАДЕК МИКУЛАШ – АНДРЕЙ ДРОНОВ

ПРАГА – 2006

УДК 56.012:56.07
ISBN 978-80-903511-5-8

Рецензент: doc. RNDr. Jaroslav Marek, CSc. [Ярослав Марек]
(Институт геологии и палеонтологии, Факультет естественных наук, Карлов ун-т., Прага)

Микулаш Р., Дронов А.
Палеоихнология – введение в изучение ископаемых следов жизнедеятельности. – Геологический институт Академии наук Чешской Республики, 122 с., Прага

Книга представляет собой учебное пособие по курсу палеоихнологии. В ней изложены основные сведения о следах жизнедеятельности ископаемых организмов, преимущественно беспозвоночных, и возможностях их использования для целей палеоэкологического, стратиграфического и седиментологического анализа. Освещено современное состояние и тенденции развития учения об ископаемых следах жизнедеятельности. Важное место отведено обсуждению направлений, возникших в течение последних 10-15 лет. Рассчитана на студентов геологических специальностей и широкий круг стратиграфов, палеонтологов и седиментологов. Может быть полезна всем, интересующимся ихнофоссилиями.
Ил.: 85. Прилож.: 16. Библ.:115 назв.

Mikuláš R., Dronov A. (2006): Palaeoichnology – Introduction to the study of trace fossils. – Institute of geology, Academy of Sciences of Czech Republic, pp. 122, Prague

This publication is a text-book on paleoichnology. It contains basic information on trace fossils, mainly those produced by invertebrates, and discusses the possibilities of their utilization for paleoecological, stratigraphic and sedimentological analyses. Latest research and modern trends in paleoichnology are considered, with special attention given to investigations in the last 10-15 years. The book is intended for students of geology and a wide community of stratigraphers, paleontologists, and sedimentologists. It should be equally useful for all those who are interested in trace fossils. Text-fig.: 85. App.: 16. Ref.: 115.

© Микулаш Радек, Дронов Андрей, 2006
© Геологический институт Академии наук Чешской Республики, 2006

Содержание

Содержание	**3**
Предисловие	**5**
Введение в палеоихнологию	**7**
История палеоихнологических исследований	7
Палеонтологическое значение ихнофоссилий	9
Палеоэкологическое значение ихнофоссилий	10
Седиментологическое значение ихнофоссилий	10
Стратиграфическое значение ихнофоссилий	11
Основные понятия и определения	**12**
О понятиях «структура» и «текстура»	12
Общие понятия и термины	13
Основные описательные и интерпретационные термины в ихнологии, относящиеся непосредственно к следам жизнедеятельности	18
Вопросы классификации	**28**
Топономические классификации Вассоевича, Зейлахера и Мартинссона	29
Этологическая классификация следов	31
Некоторые широко распространенные ихнотаксоны	**35**
Arenicolites Salter, 1857	35
C*hondrites* Brongniart, 1828	36
Cruziana d'Orbigny, 1879	37
Diplocraterion Torell, 1870	37
Gastroμhaenolites Leymerie, 1842	38
Palaeophycus Hall, 1847	39
Paleodictyon Meneghini, 1850	39
Planolites Nicholson, 1873	40
Skolithos Haldeman, 1840	41
Teichichnus Seilacher, 1955	42
Thalassinoides Ehrenberg, 1944	42
Trypanites Magdefrau, 1932	43
Zoophycos (Massalongo,1855)	44
Концепция ихнофаций	**46**
Основные ихнофации	47
Общие ограничения моделей ихнофаций	55
Более подробная характеристика избранных ихнофаций	57
Ихнотекстурный анализ	**61**
Концепция ихнотекстур	61
Ихнотекстуры, динамика седиметации и эрозия	68
Латеральные и вертикальные изменения ихнотекстур в специфических условиях	73
Ихнотекстуры и окисление воды и донного осадка	77
Ихностратиграфия	**84**

Практическая палеоихнология	**91**
Работа на обнажении	91
Работа с керновым материалом	92
Сбор образцов для лабораторных исследований и музейных коллекций	93
Лабораторные исследования	93
Благодарности	**94**
Литература	**95**
English summary	**102**
Приложения	**105**

Предисловие

Следы жизнедеятельности древних организмов (ихнофоссилии), в отличие от раковинной фауны, до сих пор привлекали к себе сравнительно мало внимания, несмотря на то, что лишь редкие слои в фанерозое не содержат те или иные биогенные структуры и текстуры. Следы смещения живыми организмами донного осадка морского, озерного или речного происхождения, а также другие проявления жизнедеятельности организмов, запечатленные в породе, могут быть носителями ценной информации о среде, в которой проходило накопление осадка или, во всяком случае, о ее отдельных параметрах, а также об обитавших здесь организмах и их образе жизни.

Конечно, для реконструкции обстановок осадконакопления можно использовать первично-осадочные текстуры (ламинарную слоистость, знаки ряби или следы течения в подошве пластов), однако нередко бывает, что они оказываются полностью уничтоженными в ходе переработки осадка живыми организмами (биотурбации). В этом случае, ихнофоссилии и ихнотекстуры становятся едва ли не единственными носителями информации о среде, в которой происходило накопление осадков, и ее обитателях. Кроме того, в ряде случаев, при сходстве литологического состава, ихнотекстуры оказываются одним из основных признаков, по которым проводят различие между смежными литостратиграфическими подразделениями. Особенно часто такая ситуация встречается при работе с керновым материалом.

Наиболее известным представителем русской ихнологической школы второй половины XX века является Олег Степанович Вялов, ушедший из жизни в 1988 г. Кроме отдельных публикаций на русском и английском языках, касающихся различных типов ископаемых следов жизнедеятельности и их группировок, О. С. Вялов является автором первых, на русском языке, монографий, целиком посвященных следам жизнедеятельности (Вялов, 1966; 1987). Вместе с Р.Ф. Геккером, Н.Б. Вассоевичем и О. Палием, О.С. Вялов создал своеобразную школу ихнологического мышления, которая нашла лишь частичное отражение в английской и немецкой ихнологической литературе. Между тем наибольший вклад в развитие ихнологии как науки в XX веке внесли именно немецко- и англоязычные авторы. Это касается, в частности, концепции ихнофаций, ихнотекстурного анализа, этологической сущности следов жизнедеятельности и их таксономической классификации.

Бурное развитие ихнологии на протяжении последних 10-15 лет практически не нашло своего отражения в российской геологической литературе. Да и в целом ихнологические исследования в России в это время проводились лишь эпизодически и не носили планомерного систематического характера. Одним из существенных препятствий в развитии ихнологических исследований в России является отсутствие современной литературы по этому направлению на русском языке. Чтобы в какой-то степени исправить создавшееся положение, кафедра исторической геологии Санкт-Петербургского государственного университета совместно с Геологическим институтом Российской Академии наук и Геологическим институтом АН Чешской Республики решили подготовить настоящее учебное пособие, призванное облегчить студентам восприятие читаемых на кафедре спецкурсов по ихнологии и секвентной стратиграфии.

Целями пособия являются систематическое изложение подходов, методов, задач и стадий ихнологического анализа, определение и объяснение основных понятий и представление современного состояния науки об ископаемых следах жизнедеятельности. Планируется рассмотреть связи ихнологии с седиментологией, стратиграфией, и палеонтологией, а также применение анализа ихнофоссилий в геологической практике и распознавание наиболее распространенных ихнотаксонов в поле. Авторы надеются, что настоящая публикация будет полезна как студентамгеологам, так и всем, кто занимается геологическим картированием и стратиграфической корреляцией.

Ограниченный объем пособия не позволяет равномерно осветить все стороны и аспекты современной ихнологии, тем более что бурное развитие этого направления исследований за последние 15 лет существенно расширило область его применения и объем вовлеченного в исследования материала. В настоящее время обобщающей сводки по современному состоянию дел в литературе по палеоихнологии не существует.

Авторы настоящего учебного пособия ставили перед собой прежде всего практическую цель. Нам бы хотелось, чтобы в памяти читателя остались какие-то «зацепки», которые позволили бы ему в дальнейшем распознавать и анализировать, в соответствии с современными представлениями, встречаемые в поле биогенные структуры и текстуры. Известно, что человек в подавляющем большинстве случаев видит только то, что знает. Неизвестные явления и объекты зачастую не фиксируются и не распознаются в поле. Им просто не придается значение и не уделяется должное внимание. Поэтому одной из важнейших целей, которую ставили перед собой авторы, было визуальное представление основных ихнологических текстур. Мы хотели также обратить внимание на то, что биогенные текстуры не возникают мгновенно, а образуются в течение иногда довольно существенных промежутков времени, начиная от времени формирования следа животным и кончая диагенезом осадка.

Выпуск учебного пособия по ихнологии на русском языке представляется нам своевременным и оправданным по нескольким причинам. Во-первых, иностранные тексты, как правило, трудно доступны и достаточно дороги, особенно для студентов. Во-вторых, их изучение требует времени, и часть терминов и представлений, тем не менее, остаются не до конца понятыми. В-третьих, из этих текстов читатель не сможет получить представления об ихнологической терминологии на русском языке, которым он пользуется, излагая материалы собственных наблюдений и исследований. Следует подчеркнуть, что совсем не обязательно быть специалистом-ихнологом, для того чтобы грамотно оценить, описать и опубликовать результаты изучения биогенных структур и текстур какого-либо местного стратиграфического подразделения. Если эта книга придаст импульс и будет способствовать такого рода исследованиям и описаниям, авторы сочтут свою задачу выполненной.

Введение в палеоихнологию

Геологическое значение следов жизнедеятельности велико и до сих пор еще не всеми исследователями достаточно оценено и осознано.

Следы жизнедеятельности изучаются преимущественно в рамках таких дисциплин как **палеонтология**, **седиментология**, **стратиграфия** и **палеоэкология**. Еще 20 лет назад каждая из этих дисциплин характеризовалась своим собственным подходом к изучению следов жизнедеятельности и использовала не только различную терминологию, но и разную методологию. Некоторая унификация в подходах и терминах произошла лишь в последнее время благодаря усилиям ведущих специалистов-палеоихнологов и политике редакторов таких специализированных журналов как «Ichnos», «Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology», «Palaios», «Lethaia». Многие современные палеоихнологические работы зачастую представляют собой комплексные, интегральные исследования, в которых в той или иной степени уделяется внимание всем четырем из выше отмеченных аспектов. Есть, правда и более специализированные работы, целиком посвященные какому-либо одному из этих аспектов. Это в значительной степени зависит от исследователя, его предшествующего опыта, специализации, области интересов и тех задач, которые он перед собой ставит, изучая ту или иную ихнофоссилию или комплекс ихнофоссилий.

История палеоихнологических исследований

Палеоихнология как самостоятельная научная дисциплина, занимающая пограничное положение между палеонтологией и седиментологией - довольно молода. Осознание того, что взаимодействие организма и осадка – это самостоятельная область исследований, пришло довольно поздно, несмотря на то, что различные биогенные структуры и текстуры давно уже привлекали внимание седиментологов, а история палеонтологического описания и изучения разнообразных следов жизнедеятельности древних организмов насчитывает более двух столетий.

В истории развития палеоихнологии можно выделить, с некоторой долей условности, пять этапов или периодов: 1) «Фукоидный», или водорослевый период (прибл. 1810–1881); 2) период неопределенности (1881–1920); 3) период становления (1920–1962); 4) начальный период развития (1962–1990); 5) современный период (1990–…).

Начало «Фукоидного» периода относится к началу XIX века, когда многие палеонтологи и естествоиспытатели, в своем стремлении описать и дать название представителям флоры и фауны древних геологических периодов, описывали в том числе и следы жизнедеятельности, принимая их, как правило, за остатки древних водорослей. Отсюда берут начало традиция давать ихнофоссилиям бинарные названия и широкое распространение таких названий как *Fucoides*, *Chondrites* и др., заимствованных от родовых названий современных водорослей. В России описания ихнофоссилий, принятых за водоросли и другие «телесные» остатки, встречаются в работах Ф. фон Вальдгейма (1812), Э. Эйхвальда (1860), Г. Д. Романовского (1890), В. В. Богачева (1909), А. Н. Криштофовича (1911) и др.

Начало следующего периода удобно приурочить к выходу в свет монографии шведского палеоботаника Альфреда Натхорста (1881), в которой впервые была

дана развернутая критика представлений о водорослевой природе «фукоидов» и сделан вывод о том, что большинство из них представляют собой следы морских беспозвоночных, в частности многощетинковых червей. Не все исследователи сразу согласились с этими выводами и ихнофоссилии еще довольно долго продолжали описываться как водоросли, но тенденция изменилась и их все чаще стали именовать уже не «фукоидами», а «следами червей».

Следующий период, в течение которого произошло становление современных представлений о следах жизнедеятельности и методологических подходов к их изучению, связан с проведением систематических и планомерных сравнительных исследований современных и древних следов жизнедеятельности, начатых в 20-е годы XX века немецким палеонтологом Рудольфом Рихтером. В опубликованных им сериях работ приведены описания и объяснения различных следов беспозвоночных, и ископаемый материал освещается наблюдениями, проведенными в современных условиях, на побережье Северного моря (Richter 1920, 1921, 1927, 1931). Исследования Р. Рихтера, деятельность основанного им института «Зенкенберг на море», и работы его прямых и косвенных учеников (В. Хенцшеля, Ф. Трусгейма, В. Шефера, Г.-Э. Рейнека, А. Зейлахера и др.) оказали существенное влияние на развитие палеоихнологии (см. Геккер, 1961).

В этот же период появляются первые сводные работы по следам жизнедеятельности червей и других беспозвоночных (Richter, 1927; Abel, 1935; Lessertisseur, 1955), предлагаются первые схемы их классификации (Krejči-Graf, 1936, Seilacher, 1953) и разрабатывается концепция ихнофаций (Seilacher, 1953). В отечественной геологической литературе исследования по следам жизнедеятельности в это время немногочисленны и связаны преимущественно с именами Р. Ф. Геккера (1930, 1938, 1954, 1957), Н. Б. Вассоевича (1932, 1948, 1953) и В. А. Гроссгейма (1946), причем два последних автора сосредоточились исключительно на ихнофоссилиях из флишевых отложений.

Важной вехой в истории палеоихнологии, отмечающей начало нового этапа ее развития, явился выход в свет в 1962 г. сводки В. Хенцшеля, посвященной следам жизнедеятельности в «Treatise on Invertebrate Paleontology». Второе, расширенное издание было опубликовано в 1975 г. (Häntzschel, 1975). В этой работе впервые были приведены все названия и описания следов жизнедеятельности, до того рассеянные в литературе посвещенной разным странам и опубликованней на разных языках, иногда очень древней и труднодоступной. С этого момента номенклатура ихнофоссилий обрела устойчивость, и стали возможны ревизионные работы.

Количество публикаций по следам жизнедеятельности в течение 60-х, 70-х и 80-х годов XX века значительно увеличивается. В Советском Союзе исследования по следам жизнедеятельности получили существенный импульс после выхода в свет работы О. С. Вялова «Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение» (Вялов, 1966). Деятельность этого исследователя оказывала определяющее влияние на развитие палеоихнологии в СССР в течение долгого времени, вплоть до распада страны. В своих работах он не только продемонстрировал важность исследования следов жизнедеятельности, но и разработал оригинальную основу их систематики и классификации. Расширению исследований способствовала и организация специальной комиссии по изучению следов жизни при Научном совете по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов», которую также

возглавил О. С. Вялов. Начиная с 1967 г. под его руководством периодически проводятся всесоюзные семинары и специализированные экскурсии по этому направлению.

Крупным событием этого периода был созыв в 1970 г. в Ливерпуле 1-й Международной конференции по ископаемым следам с изданием ее трудов «Trace Fossils» Geological Journal, special issue, №3 (Crimes & Harper, 1970). В 1975 г. вышел сборник статей, под редакцией Р. Фрея (Frey, 1975), по принципам проблемам и методам ихнологических исследований. А в 1976 г. в Австралии состоялась 2-я Международная конференция по ископаемым следам, по результатам которой был выпущен сборник «Trace fossils-2» опубликованный в Geological Journal, special issue, №9 (Crimes & Harper, 1977). Из отечественных работ этого периода следует отметить монографию Р. Ф. Геккера «Следы беспозвоночных и стигмарии в морских отложениях нижнего карбона Московской синеклизы» (Геккер, 1980), вышедшую в трудах Палеонтологического института АН СССР и сборники статей (Следы жизнедеятельности…, 1978; Ископаемые следы…, 1987; Следы жизнедеятельности…, 1993).

Начало современного периода в развитии палеоихнологии удобно совместить с 1990 г., когда увидел свет первый учебник по изучению следов жизнедеятельности (Bromley, 1990), хотя, конечно, границы периодов довольно условны. Современный период характеризуется резким ростом числа публикаций по этой тематике во всем мире и интенсификацией международного сотрудничества. Широкое распространение получил специализированный журнал «Ichnos», основанный в 1989 г. В 2004 г. в Аргентине прошел Первый палеоихнологический конгресс, который будет теперь проводиться каждые 4 года. Готовится новое издание «Treatise» посвященное ископаемым следам жизнедеятельности.

Палеонтологическое значение ихнофоссилий

Следы жизнедеятельности зачастую являются единственными свидетельствами существования в геологическом прошлом бесскелетных организмов, т. е. организмов лишенных раковины или других твердых скелетных остатков. Кроме того, хорошо известно, что существуют определенные типы/фации осадочных пород, неблагоприятные для сохранения раковин и других скелетных остатков организмов, подверженных растворению. В этом случае следы жизнедеятельности также являются единственными свидетельствами некогда существовавшей и, возможно, достаточно обильной и разнообразной древней жизни. Этот факт даже сегодня игнорируется или, во всяком случае, недооценивается многими специалистами, изучающими события вымирания в геологическом прошлом нашей планеты. Они склонны полагаться на литературные данные о найденных и определенных остатках организмов из какого-либо периода или стратиграфического интервала, не рассматривая вероятность не сохранения скелетных остатков и не учитывая свидетельства, предоставляемые следами жизнедеятельности.

Однозначная диагностика организма, оставившего след в осадке, однако, не всегда бывает возможна. Ихнологи обычно не любят, когда им задают прямой вопрос: «Кто оставил этот след?». Вместе с тем существует множество достаточно характерных ихнофоссилий, по отношению к которым ответ на этот вопрос не столь уж и затруднителен. Это относится, например, к определенным следам

трилобитов, следам хождения насекомых, покусам и гнездам, а также к сверлениям, проделанным моллюсками и губками. Существенно в этом случае совместное нахождение следа и организма, ответственного за его образование, например находки трилобита внутри его следа покоя, скелета позвоночного животного в конце цепочки его следов, раковин моллюсков внутри оставленных ими сверлений и т. д. Однако даже и в таких случаях, следует быть предельно осторожными, поскольку скелетные остатки могут быть занесены внутрь следа (особенно в случае вертикальной шахтообразной норки) уже после его образования придоными течениями или норка может быть занята животным, поселившимся в ней после смерти организма, который эту норку выкопал или просверлил.

К палеонтологии относится также исследование эволюции поведения организмов. Это очень сложная, комплексная и до сих пор слабо разработанная тема. Однако из уже существующих данных можно сделать вывод, что эволюция поведения животных имеет другие законы, чем биологическая.

Палеоэкологическое значение ихнофоссилий

Интересно отметить, что следы жизнедеятельности являются наиболее распространенными фоссилиями во всех системах фанерозоя на всех континентах, хотя сохранность не всегда позволяет их уверенно диагностировать. Они, в отличие от костных остатков, никогда не бывают перенесены придонными течениями. Поскольку следы жизнедеятельности представляют собой, в некотором смысле, «окаменевшее поведение» вымерших животных и ответ организма на вызовы окружающей среды, они фиксируют множество важных ее параметров. Поэтому палеоэкологическая информация, получаемая в результате изучения следов жизнедеятельности, обычно считается наиболее существенным вкладом ихнологии в геологию в целом, и в этой книге основное внимание уделено именно палеоэкологическому аспекту изучения следов жизнедеятельности. Здесь мы лишь отметим, что ихнофоссилии могут, например, показать следующее: 1) технику получения пищи в определенных обстановках, что указывают на количество питательных веществ (нутриентов) и содержание кислорода в воде и в осадке; 2) жизненную стратегию организма и его адаптацию к обстановкам с различной (высокой или низкой) гидродинамической энергией среды и с разным (волны или течения) доминирующим механизмом воздействия на донные осадки; 3) технику проходки норок, что может иллюстрировать степень твердости донного субстрата. Все вышеперечисленные характеристики будут более подробно рассмотрены в разделах, посвященных концепции ихнофаций и ихнотекстурному анализу.

Седиментологическое значение ихнофоссилий

Поскольку цель седиментологического исследования зачастую состоит в реконструкции условий осадконакопления и соответственно обстановок прошлого, то не всегда оказывается возможным провести четкую грань между палеоэкологическим и седиментологическим аспектами следов жизнедеятельности. В последнем случае, мы хотели бы обратить внимание на следующие ситуации,

когда следы жизнедеятельности имеют очевидное седиментологическое значение и обладают предсказательным потенциалом:

1) переработка осадка обитающими в нем организмами (биотурбация), зачастую приводит к утере первичных механогенных седиментационных текстур, таких как, например, косая слоистость, тонкая горизонтальная (ламинарная) слоистость, градационная слоистость и т. д. Отсутствие таких текстур в биотурбированной породе не должно рассматриваться как свидетельство того, что они там вообще никогда не существовали; 2) следы жизнедеятельности часто бывают срезаны во время эпизодов эрозии субстрата. Если более чем одна генерация следов жизнедеятельности присутствует в данном пласте, по характеру срезания и заполнения оказывается возможным дешифрировать всю историю эпизодов эрозии, ненакопления и накопления осадков; 3) организмы имеют тенденцию изменять состав осадка, форму и распределение зерен осадка, особенно, если осадок проглатывается и пропускается через желудочный тракт организма. Сверлящие организмы могут вообще преобразовать карбонатную породу или раковины в тонкий микритовый осадок; 4) организмы могут создавать новые текстуры в осадке, которые могут быть ошибочно приняты за первичные механогенные седиментационные текстуры (например, биогенная градационная слоистость).

Стратиграфическое значение ихнофоссилий

Говоря о том, как изучение следов жизнедеятельности может помочь в стратиграфических исследованиях, следует упомянуть такие ситуации: 1) как палеонтологические объекты некоторые ихнофоссилии имеют характеристики видов-индексов, особенно в тех случаях, когда определенный след связан конкретным следопроизводителем (например, с определенным родом трилобитов); 2) следы жизнедеятельности могут помочь при распознавании ключевых поверхностей на границах осадочных секвенций и трактов седиментационных систем; 3) в региональном плане (площадь региона иногда может быть очень большой) литостратиграфические подразделения с конкретной ихнотекстурой могут быть непосредственно скоррелированы. В последнем случае, однако, необходима осторожность, поскольку ассоциации ихнофоссилий могут мигрировать во времени, т. е. во время трансгрессий и регрессий. В разделе «Ихностратиграфия» использование ихнофоссилий в стратиграфии будет рассмотрено более детально.

Основные понятия и определения

Существует два способа представления содержания основных понятий и терминов. Первый заключается в последовательном введении каждого последующего понятия вслед за предыдущим по мере изложения материала и развития логической необходимости. Второй способ предусматривает введение сразу большого списка используемых понятий с краткими пояснениями, с тем, чтобы читатель мог в дальнейшем к нему возвращаться по мере изучения материала. Мы решили использовать преимущества того и другого подходов. В этом разделе проведен краткий обзор основных, наиболее широко распространенных понятий и терминов палеоихнологиии и обсуждены некоторые спорные моменты словоупотребления. Содержание вводимых и определяемых понятий будет затем раскрываться более подробно по мере их обсуждения и анализа в ходе последовательного изложения материала.

О понятиях «структура» и «текстура»

Известно, что термины «структура» и «текстура» в геологической литературе понимаются различно и не всегда четко различаются. Так, например, в немецкой и американской литературе значение этих терминов трактовалось прямо противоположным образом: то, что американские петрографы называли текстурой, немецкие относили к структурам (Дмитриева и др., 1962). В России до последнего времени употребление упомянутых терминов следовало скорее в фарватере немецкой, чем американской традиции. Поэтому такой, например, термин как «sedimentary structures» переводился как «осадочные текстуры», точно так же как и термины «sedimentary textures» или «sedimentary fabrics». В случае с биогенными текстурами и структурами, с которыми в основном и имеет дело палеоихнология, это вызывает ряд разночтений и недоразумений.

Для того чтобы не порывать с отечественной традицией и в то же время не отходить далеко от общемировой тенденции, мы предлагаем несколько модифицировать и дополнить существующую систему терминов, адаптировав ее к современным условиям. Предлагается, в частности, проводить различие между понятиями «осадочные структуры» и «структуры осадочных горных пород». Так, например, пласт песчаника мелкозернистой псаммитовой структуры и косослоистой текстуры может содержать какой-то весьма характерный единичный след жизнедеятельности (ихнофоссилию). Этот след, в соответствии с общемировой тенденцией, предлагается именовать биогенной осадочной или седиментационной структурой (biogenic sedimentary structure), а не текстурой, как было до сих пор принято в отечественной литературе.

В самом деле, единичная ихнофоссилия на поверхности напластования (верхней или нижней) или внутри пласта может не иметь никакого отношения ни к самой осадочной породе, из которой образован этот пласт, ни к процессу ее осаждения или изменения. Поэтому она не может рассматриваться ни как структура, ни как текстура данной осадочной горной породы. В то же время эта ихнофоссилия является результатом взаимодействия биологического организма и осадка, поэтому она с полным правом может именоваться биогенной осадочной структурой. Если ихнофоссилий много и они полностью покрывают поверхность

пласта, образуя на ней характерный рисунок, то тем самым они изменяют его внешний облик и формируют биогенную текстуру.

То же самое относится и к биогенной переработке осадка живущими в нем организмами (биотурбации). Отдельные фрагменты систем ходов рытья *Thalassinoides*, например выпадающие из породы или видимые на поверхностях напластования, являются биогенными осадочными структурами. Если же порода полностью переработана этими ходами до однородной массы, состоящей из отдельных желваков и вмещающего их матрикса, то можно говорить о талассиноидной текстуре породы. Ниже приводится список наиболее употребительных в палеоихнологии терминов, сопровожденный краткими пояснениями.

Общие понятия и термины

Биогенные структуры – это любые следы **жизнедеятельности** ископаемых и/или современных организмов, зафиксированные в породе или осадке. В это понятие не включены следы пассивого соприкосновения тела организма и осадка (т. е. отпечатки). Биогенные структуры делятся на биогенные осадочные и биогенные эрозионные (биоэрозионные).

Биогенные осадочные структуры – это биогенные структуры возникшие за счет деятельности организмов на поверхности или внутри незатвердевшего осадка. Они подразделяются на биотурбационные, биостратификационные и биодепозиционные.

А. Биотурбационными называются биогенные осадочные структуры, которые свидетельствуют о нарушении предшествующих физических или биогенных элементов строения осадка (прежде всего ламинарная слоистость не затвердевшего осадка и т. п.) в результате жизнедеятельности организмов (рис. 1).

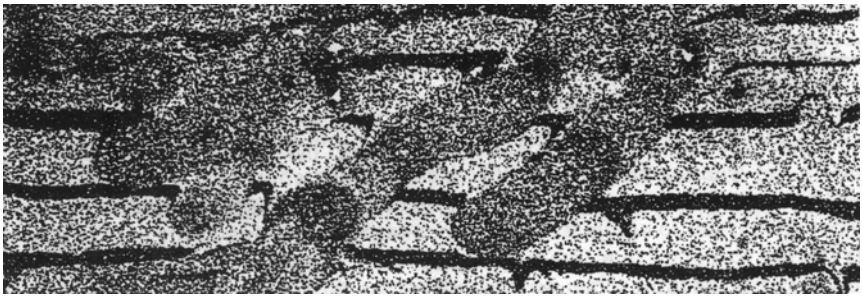


Рис. 1: Биотурбационные структуры, нарушающие первичную слоистость песчаного осадка. Следы жизнедеятельности современного морского ежа *Echinocardium mediterraneum*. По Р. Бромли (Bromley, 1996)

Б. Биостратификационными называются биогенные осадочные структуры, представленные слоистостью, возникшей в результате жизнедеятельности организмов (бактериально-водорослевые маты, биогенная градационная слоистость, слоистость нарастания, строматолиты и т. п.) (рис. 2).

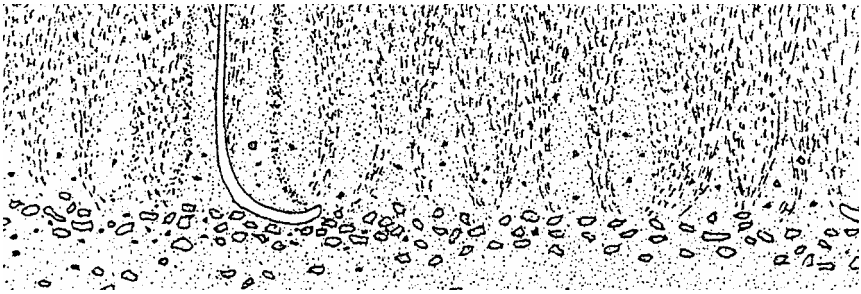


Рис. 2: Биогенная градационная слоистость (биодепозиционная текстура), возникшая в результате жизнедеятельности морских червей *Arenicola marina.* По Р. Бромли (Bromley, 1996).

В. Биодепозиционными называются биогенные осадочные структуры, составленные из материала образовавшегося и/или скопившегося в результате жизнедеятельности организмов (исключая сами тела организмов и элементы их скелета) – фекальные грануляты, копролиты и шнуры, скопления продуктов биогенной эрозии и т. п. (рис. 3).

Рис. 3: Норка рытья рака *Callichirus major*, заполненная фекальными пеллетами. Сочетание биотурбационной и биодепозиционной структур. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Биоэрозионные структуры – это биогенные структуры возникшие в результате механической или биохимической деятельности организмов в твердом субстрате (сверления, погрызы, укусы, царапины и т. п.) (рис. 4 и 5).

Ихнология: учение о биогенных осадочных структурах, главным образом ископаемых следах жизнедеятельности, включая их описание, классификацию и генетическую интерпретацию. Ихнология обычно подразделяется на **палеоихнологию** (ископаемый материал) и **неоихнологию** (современный материал).

След жизнедеятельности (англ. – trace, лат. – ichnus): отчетливо различимая индивидуальная биогенная структура, форма которой обусловлена **морфологией** животного, оставившего этот след (отпечатки, следы ползания, норы, сверления,

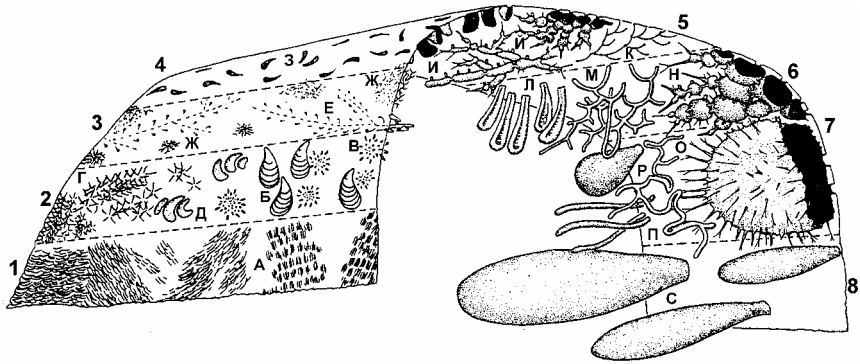


Рис. 4: Восемь этажей биоэрозионных ихнофоссилий. (1-8). А - *Radulichnus inopinatus*; Б - *Centrichnus eccentricus*; В - *Podichnus centrifugalis*; Г - *Gnathichnus pentax*; Д - *Renichnus arcuatus*; Е - *Spathipora pungens*; Ж - микросверления водорослей; З - *Rogerella lecointrei;* И - *Entobia cateniformis*; Й - *E. ovula*; К - *Talpina ramosa*; Л - *Caulostrepsis taeniola*; М - *Conchotrema canna*; Н - *Entobia magna*; О - *Maeandropolydora decipiens*; П - *Entobia gigantea;* Р - *Gastrochaenolites lapidicus*; С - *G. morpedo*; Т - *Trypanites solitarius*.

Рис. 5: Биогенная деструкция наземных консолидированных субстратов в идеализированном ландшафте плейстоцена и современности Средней Европы. Деструкция дерева: А - бобр, Б - грибы, В - птицы, Г - личинки; Биоэрозия известняков: Д - лишайники, Е - водоросли, Ж - улитки, З - царапины от когтей пещерного медведя, И - гладкий известняк в пещере; Й - следы корней, К - камни, вырванные корнями; Биоэрозия песчаников: Л - муравьи, М - пчелы, Н - следы деревьев, О - нора барсука.

копролиты и т. п). Биостратификационные текстуры обычно к следам не относятся.

Ихноценоз: ассоциация следов жизнедеятельности, связанная со средой их возникновения (или последовательностью смен среды). Включает **ихнофауну** (следы животных) и **ихнофлору** (растительные ихнофоссилии).

Ихнофоссилии: ископаемые следы жизнедеятельности (**Trace fossils**).

Ихнофация: Геологическая запись ихноценоза. Отдельные ихнофации могут быть очень устойчивыми и мало меняться с течением геологического времени (**рекуррентные ихнофации**). Очень часто они характеризуют определённые условия или **параметры окружающей среды** (волнение, течение, привнос питательных веществ и т. П.) (рис. 6).

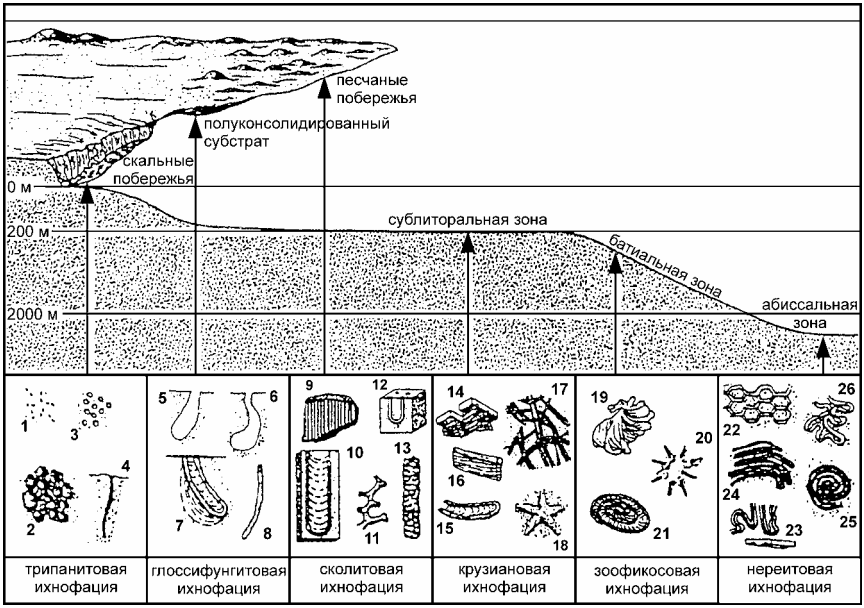


Рис. 6: Схема расположения «классических» ихнофаций на идеализированном профиле. Ихнофоссилии: 1 - *Caulostrepsis*, 2 - *Entobia*, 3 - *Circolites*, 4 - *Trypanites*, 5-6 - *Gastrochaenolites*, 7 - *Diplocraterion*, 8 - *Psilonichnus*, 9 - *Skolithos*, 10 - *Diplocraterion*, 11 - *Thalassinoides*, 12 - *Arenicolites*, 13 - *Ophiomorpha*, 14 - *Phycodes*, 15 - *Rhizocorallium*, 16 - *Teichichnus*, 17 - *Crossopodia*, 18 - *Asteriacites*, 19 - *Zoophycos*, 20 - *Lorenzinia*, 21 - *Zoophycos*, 22 - *Paleodictyon*, 23 - *Taphrhelminthopsis*, 24 - *Helminthoida*, 25 - *Spirorhaphe*, 26 - *Cosmorhaphe*. По Фрею и Пембертону (Frey & Pemberton, 1984), см. также Crimes (1975) и Frey & Seilacher (1980).

Этология: в ихнологии под этологией понимают изучение и интерпретация поведения организмов на основании изучения их следов жизнедеятельности (рис. 7).

Топономия: в ихнологии под топономией понимается описание и классификация следов жизнедеятельности по **способу их сохранения** и по отношению к

слоистости. Включает аспект **стратиномии** (строения осадка), **тафономии** (деструкция осадочных текстур) и **упорядочение** следов (рис. 8).

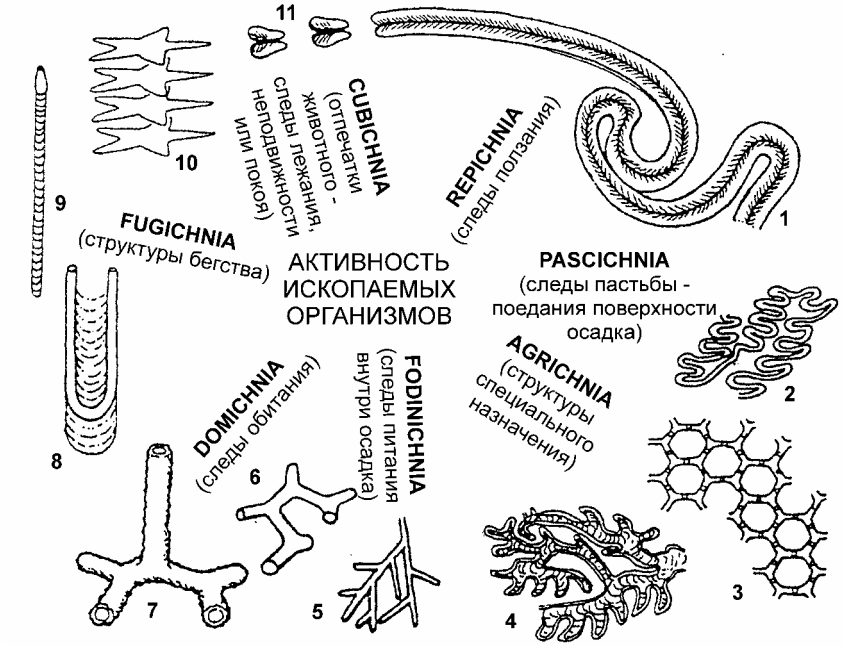


Рис. 7: Этологичские категории ископаемых следов жизнедеятельности. 1 - *Cruziana;* 2 - *Cosmorhaphe*; 3 - *Paleodictyon*; 4 - *Phycosiphon*; 5 - *Chondrites*; 8 - *Thalassinoides*; 7 - *Ophiomorpha*; 8 - *Diplocraterion*; 9 - *Gastrochaenolites*; 10 - *Asteriacites*; 11 - *Rusophycus.*

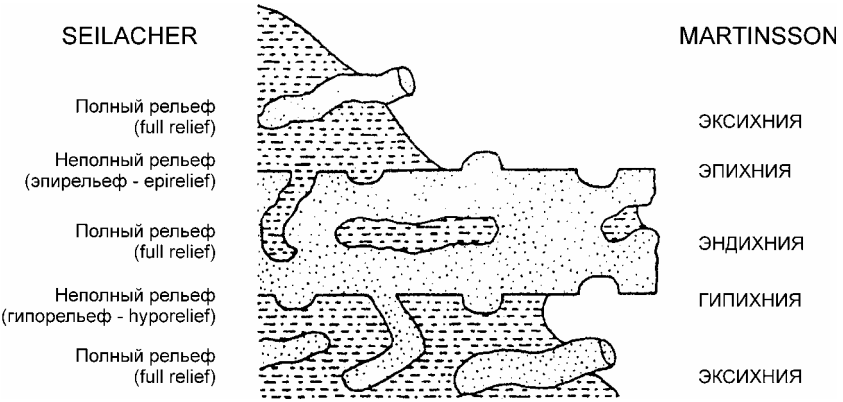


Рис. 8: Топономическая классификация ископаемых следов жизнедеятельности. По Зейлахеру (1964) и Мартинссону (1970).

Таксономия: в ихнологии означает классификацирование ихнофоссилий (применимая с некоторым ограничением и к современным следам) в ихнологи-

ческую систему по правилам ихнологической номенклатуры. Наиболее распространенными ихнотаксонами являются ихнород (ichnogenus; сокращенно igen.) и ихновид (ichnospecies; сокращенно isp.) (рис. 9).

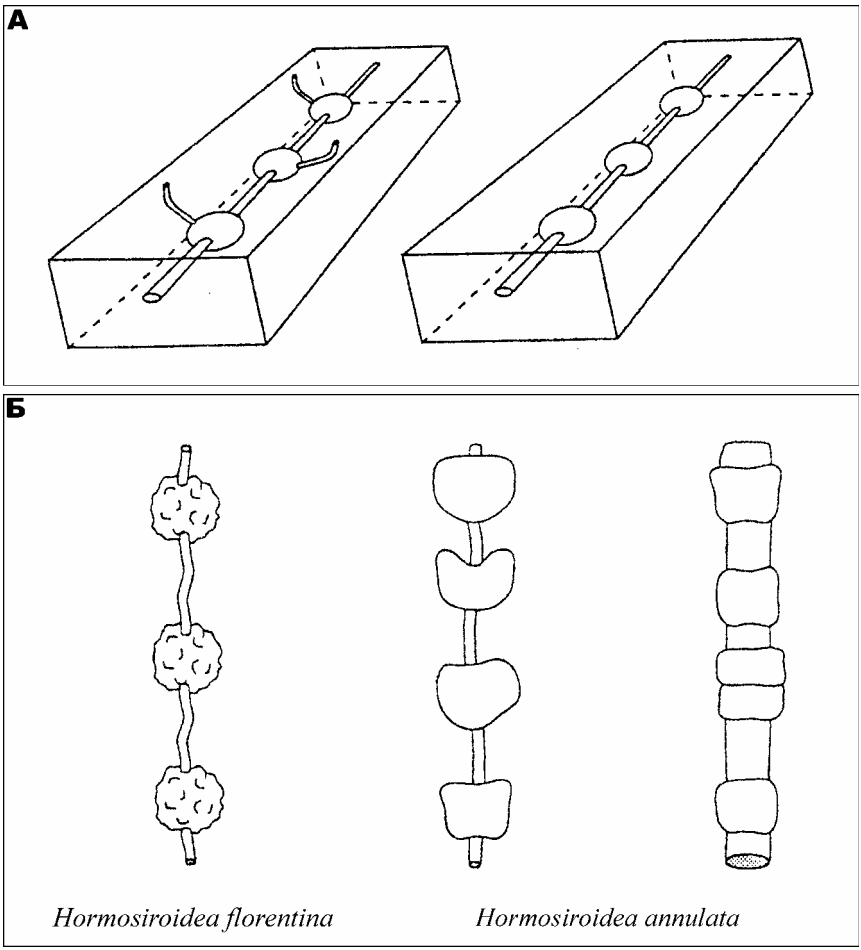


Рис. 9: Типичные различия между ихнородами (А) и ихновидами (Б). По А. Ухману (Uchman, 1998) с изменениями.

Основные описательные и интерпретационные термины в ихнологии, относящиеся непосредственно к следам жизнедеятельности

След хождения (track), см. рис. 10. Под следом хождения мы понимаем отпечаток конечности животного на поверхности осадка, т. е. след s. stricto, который является самым распространенным типом следа, оставляемым наземными позвоночными животными. Одновременно этот термин ближе всего к тому, что неспециалистами обозначается как «след» (след волка, собаки, лисы, кошки и

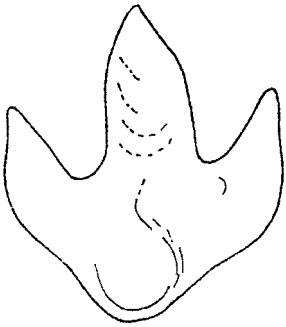


Рис. 10: След хождения. По Фрею (Frey ed., 1975).

т. д.). Сохранность следов хождения и качество их отпечатков могут быть различны в зависимости от характера субстрата. Так, например, в одной из пещер на покрывающей пол глине были найдены очень древние отпечатки босых человеческих ступней с характерными линиями на коже. А в песке, наоборот, только что оставленные следы имеют нечёткие очертания или вообще представлены лишь овальными углублениями. Очень важным, поэтому, является представление о генезисе структуры, которую мы наблюдаем на поверхности породы. След хождения возникает только на поверхности осадка в результате «проседания» субстрата под давлением массы животного (см. также «субслед»).

Следовая дорожка (trackway), см. рис. 11. Следовая дорожка представляет собой запись следов, образовавшихся при движении животного. Следовые дорожки или цепочки следов, так же как и отдельные следы, могут иметь разную степень сохранности. Длина следовых дорожек, находимых в ископаемом состоянии, может достигать сотен метров (у динозавров). Реконструкция отдельных следовых дорожек, взаимные отношения их с другими следами и дорожками следов, способ сохранения и т. д. могут нести уникальную информацию, например, о социальном поведении некоторых групп вымерших животных.

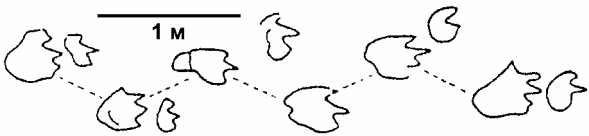


Рис. 11: Следовая дорожка. По Фрею (Frey ed., 1975).

Тропка (runway). Этим термином иногда обозначают многократно наложенные друг на друга следовые дорожки, превратившиеся в поверхностные желобки или траншеи, многократно используемые как маршрут движения. Это явление очень часто можно наблюдать зимой на снегу. Ископаемая запись таких тропинок очень редка (рис. 12).

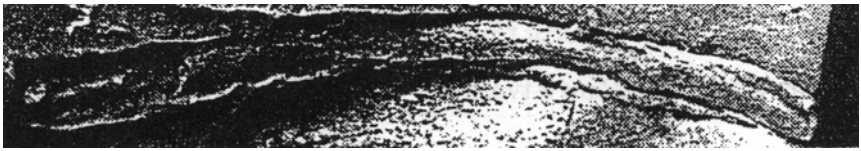


Рис. 12: Ископаемая тропинка. По Пикериллу (Pickerill, 1994).

Субслед (undertrack). В результате деформации тонких слойков (ламин) осадка под следом хождения может возникнуть структура, которая своей проекцией и глубиной рельефа существенным образом отличается от самого следа ступни следообразователя. Такая структура, возникшая в слое осадка, который не-

посредственно подстилает тот слой на поверхности которого отпечатался собственно след хождения, называется субследом (рис. 13).

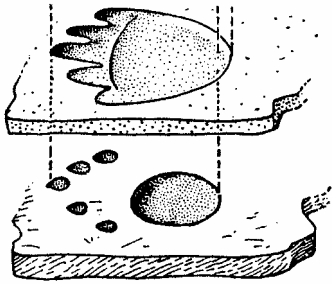


Рис. 13: Субслед. По Фрею (Frey ed., 1975).

След рытья (burrow), см. рис. 14. Наиболее многочисленными из всех следов жизнедеятельности, изучаемых ихнологией, являются следы, образовавшиеся внутри рыхлого осадка, которые обозначаются как следы рытья (*burrows)*. В эту категорию не попадают следы хождения, следовые дорожки, тропинки, «субследы» и биоэрозионные структуры.

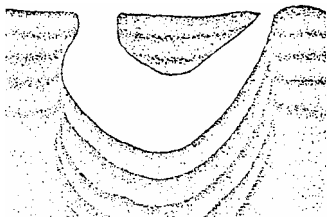


Рис. 14: Следы рытья, созданные голотурией *Thyone briareus* при быстрой аккреции морского дна. По Р. Бро-мли (Bromley, 1996).

След сверления (boring), см. рис. 15. След жизнедеятельности, возникший внутри плотного субстрата (камень, раковина, кость, древесина и другие) обозначается как сверление. Оно может быть механическим и тогда организм, разрушающий субстрат производит кластический материал, который часто может быть источником нового осадка, или химическим, когда субстрат, например карбонатный, растворяется организмами. Очень сложно, а иногда и практически невозможно провести четкую границу между рытьем и сверлением. Очень часто в качестве критерия приводится наблюдение над соотношениями стенки следа (хода) и биокластов вмещающего осадка. Если стенка следа срезает (сечет) отдельные биокласты, то это считается следом сверления, а если биокласты сдвигаются, вращаются, но не срезаются – то это считается признаком рытья. Этот критерий, однако, не всегда применим.

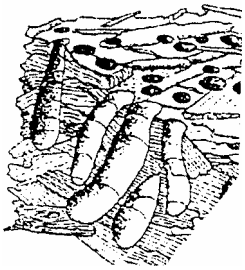


Рис. 15: Следы сверления. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

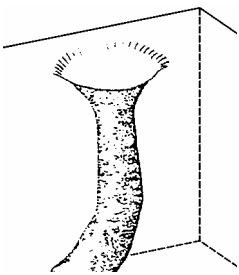


Рис. 16: Шахта современного рака *Squilla empusa*. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Возможно ли, например, считать листья деревьев «биокластами»? Что делать в случае, когда животное при образовании следа одни биокласты (например, панцири трилобитов) пересекает, а другие ломает? Как отличить сверление от рытья в глинистых породах? В этих случаях граница терминов не является очень чёткой. К счастью в настоящее время существует шкала терминов, отражающих консистенцию субстрата. Например: жидкое дно (soupground), мягкое дно (softgroung), уплотненное дно (stiffground), плотное дно

(firmground), твердое дно (hardground), скальное дно (rockground). Их использование позволяет в сжатой форме объяснить наши представления о консистенции субстрата, с которым имело дело животное, оставившее тот или иной след.

Шахта (shaft). Шахтами называют вертикальные, цилиндрические следы рытья. Шахта может быть составной частью более обширной системы ходов разных падения и формы; например горизонтальной, сетчато упорядоченной системы коридоров созданных на определённой глубине под поверхностью осадка. Система коридоров связана с поверхностью дна шахтами. (рис. 16)

Туннель (tunnel), см. рис. 17. Туннелями называют горизонтальные цилиндрические следы рытья. Аналогично предшествующему термину, туннель может быть составной частью системы ходов разных падения и формы.

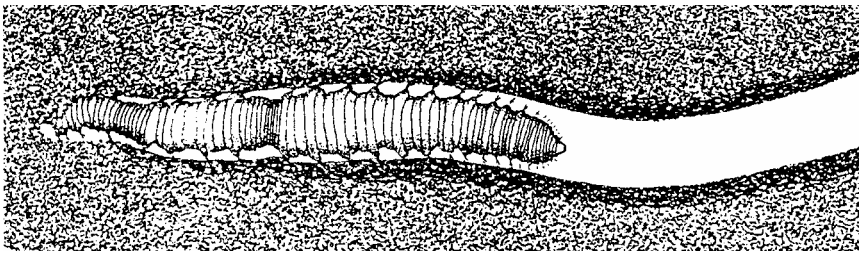


Рис. 17: Туннель, проделываемый в илу полихетой *Polyphysia crassa*. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Ячейка (cell), см. рис. 18. Ячейками называют утолщения обычно яйцевидной или шаровидной формы, соединенные с тоннелем и зачастую расположенные на его окончании. Термин используется при описании как сверлений, так и следов рытья в рыхлых осадках.

Рис. 18: Ячейки в микросверлениях водорослей и грибов. По Фрею (Frey ed., 1975).

Футеровка стенки (burrow lining или wall lining), см. рис. 19. Футеровкой называется усиление стенки следа обычно создаваемое следопроизводителем для укрепления стенок места своего обитания и предохранения их от обрушения. Этот признак позволяет отличить однократные лазейки в осадке от постоянно обитаемых жилищ. К сожалению, зачастую очень трудно бывает отличить футеровку стенки от диагенетических эффектов, возникших позже на границе заполнения следа и вмещающего осадка. Иногда помогает изучение шлифов или исследование большого количества материала разной степени сохранности.

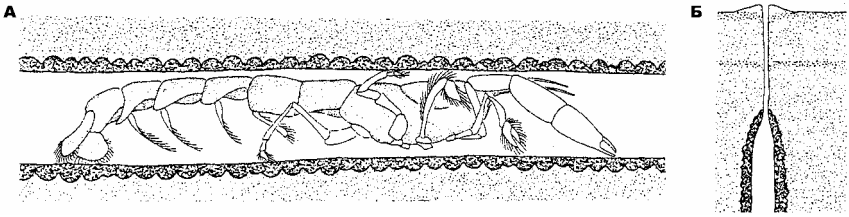


Рис. 19: Футеровка стенки хода. А - *Ophiomorpha*, туннель; Б - *Ophiomorpha*, шахта. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

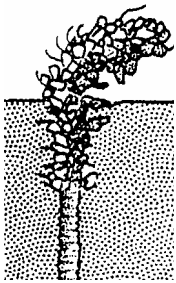


Рис. 20: Труба, надстраивающая жилую шахту современной полихеты *Diopatra cuprea*. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Труба (chimney), см. рис. 20. Цилиндрическая надстройка, созданная, как правило, как продолжение шахты под поверхностью осадка называется трубой. В осадках современных морей такие надстройки встречаются сравнительно часто, однако вероятность их сохранения в геологической летописи довольно мала.

Заполнение следа (burrow fill or boring fill). Под заполнением следа понимается осадок, выполняющий след рытья или сверления. Заполнение следов рытья может быть пассивным (без участия следопроизводителя) или активным (созданным следопроизводителем). Термин **возвратное заполнение** (backfill) используется в случаях, когда животное заполняло ход позади себя во время движения осадком. Характерным проявлением возвратного заполнения является текстура в виде вложенных друг в друга полумесяцев (meniscate). Заполнение сверлений почти всегда пассивное (рис. 21).

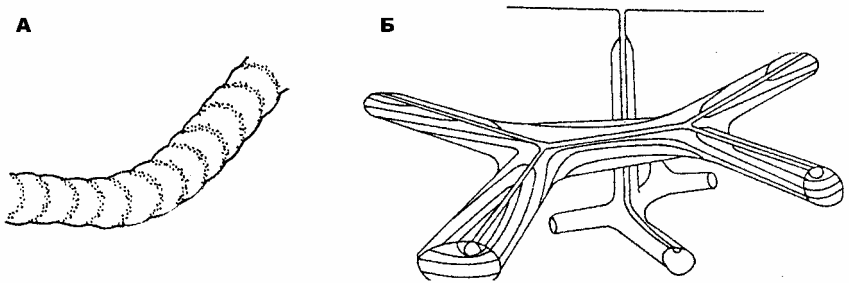


Рис. 21: Возвратное (А) и пассивное (Б) заполнение следа. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Конфигурация (configuration). Термином «конфигурация» в ихнологии обозначается пространственное положение следов и их ориентировка по отношению к поверхностям напластования и сторонам света. (рис. 22)

Рис. 22: Полностью биотурбированные илы содержащие *Chondrites*, *Teichichnus*, *Phycosiphon*, *Planolites* и проявления *Thalassinoides* перекрывают береговые пески с *Ophiomorpha*. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Шпрейт (spreite), см. рис. 23. Это термин немецкого происхождения, который не имеет аналогов в английском и русском языках. Р. Геккер (1980) использовал для его обозначения термин «перемычка». Шпрейт даже на немецком чётко не выражает соответствующее явление и обычно отражает сектор площади, зачастую параболически, гиперболически или спирально изогнутый, составленный из серии повторяющихся параллельных, веерных или концентрических, обычно пищевых следов. Шпрейт часто заполняет пространство между боковыми шахтами или туннелями следов U-образной формы. В случае когда шпрейт расширяется в направлении вниз, или в направлении от внедрения животного в осадок, он называется **протрузивным**; в противоположном случае он именуется **ретрузивным**.

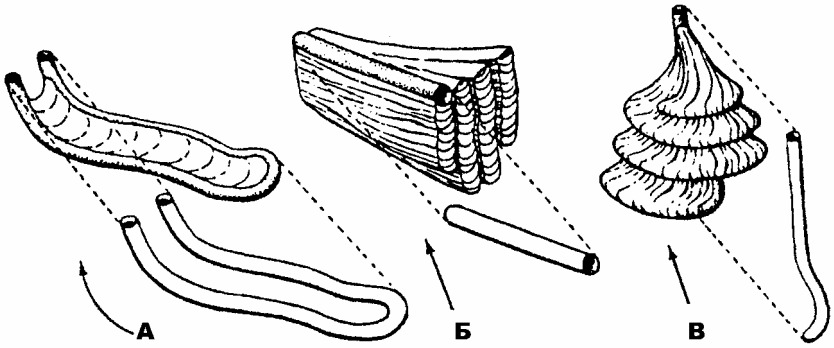


Рис. 23: Следы с перемычкой (шпрейтом). А - *Rhizocorallium*; Б - *Teichichnus*; В - *Zoophycos*. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Ксеноглиф (xenoglyf). Ксеноглифом называется орнамент на стенке следа, переданный текстурой осадка и эту текстуру дублирующий (древесина, арагонитовые раковины кораллов или устриц и т. д.) (рис. 24).

Биоглиф (bioglyf). В русском и чешском, реже в английском языке слово биоглиф обычно используется для обозначения ископаемого следа. Этот термин был предложен Н. Б. Вассоевичем в 1953 г. В последнее время в английском языке термин **биоглиф** обычно означает орнамент на стене следа созданный**,** рытьем или сверлением следообразователя. Это значение термина было установлено Пембертоном с соавторами (Pemberton et al., 1984) (рис. 25).

Рис. 24: Ксеноглиф в ходе сверления по древесине. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Ризолит (rhizolit), см. рис. 26. Общим термином для обозначения ископаемых растительных корней и их отпечатков является ризолит. Переход между физически сохраненными ископаемыми корнями и ихнофоссилиями в этом случае постепенный и неопределенный. Любой растительный корень вызывает движение частиц субстрата; любой корень, конечно, в течение долгого срока представлял составную часть живого растительного тела. Форма этого живого органа была тождественна с пространством, из которого корень вытеснил в течение своего роста минеральные зерна. Ризолиты, следовательно, не отвечают полностью определению скелетного ископаемого или ихнофосилии.

Рис. 25: Биоглиф (орнамент на стенке следа). По Р. Бромли (Bromley, 1996).

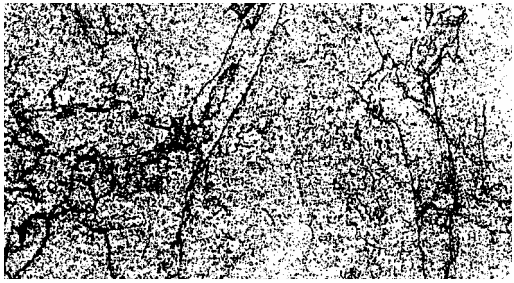


Рис. 26: Ризолит. По Бокели (Bockelie, 1994).

Графоглиптид (graphoglyptid). Этим термином обозначают сложную, как правило, симметрично устроенную систему туннелей, располагающихся обычно непосредственно под поверхностью осадка. Эта система тоннелей приспособлена либо под постоянное жильё, либо для выращивания пищи, либо

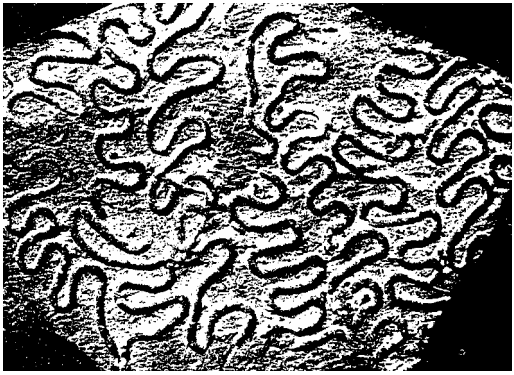


Рис. 27: Графоглиптид из третичных турбидитов Италии. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

служит как своеобразная ловушка. (рис. 27)

Гиероглифы (греч. τερογλυψά) – своеобразные и характерные текстуры поверхностей напластования, генезис которых считается загадочным. Раньше к ним относили все неровности на поверхностях напластования, за исключением знаков ряби, трещин усыхания, отпечатков капель дождя, града.

Гипоглифы – текстурные знаки (не слепки), наблюдающиеся на нижней поверхности пластов мелкообломочных осадочных пород, например знаки внедрения. Термин предложен Н. Б. Вассоевичем (1948, 1953)

Тафоглифы – углубления (отпечатки), образованные в пелитовом осадке трупами животных. Обычно встречаются в виде слепков на нижней поверхности песчаных или алевритовых пород. Термин предложен Н. Б. Вассоевичем (1953).

Экзоглифы – текстурные знаки, образующиеся либо на нижней (гипоглифы), либо на верхней (эпиглифы) поверхности слоя, т. е. знаки, внешние по отношению к данному слою, например знаки течения, знаки внедрения, знаки ряби и др. (Вассоевич, 1953).

Эндоглифы – текстуры, образующиеся внутри слоя, т. е. текстуры, внутренние по отношению к данному слою, например слоистость, ходы сверлящих животных и др. (Вассоевич, 1953).

Эпиглифы – текстурные знаки на верхней поверхности пластов осадочных пород, например следы струй течения, знаки стекания, волочения и др. (Вассоевич, 1948, 1953).

Биотурбация. Под этим, очень распространённым в ихнологии термином понимается переработка, т. е. перемешивание рыхлого осадка деятельностью обитавших в нем организмов. Переработка осадка мельчайшими организмами живущими между кластами субстрата называется криптобиотурбацией (рис. 28). Криптотурбацию, как правило, нельзя макроскопически заметить в породе, но ее нужно учитывать при изучении ориентировки зерен в шлифах, особенно если на основании этого делаются какие-либо выводы относительно обстановки осадконакопления.

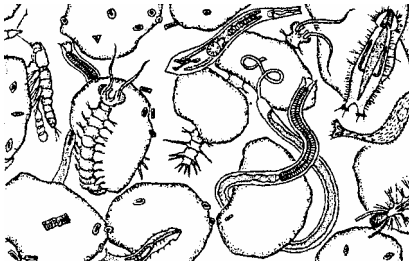


Рис. 28: Мельчайшие организмы, обитающие в межзерновом пространстве современных морских песков и вызывающие криптотурбацию осадка. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Биотурбационная текстура (рис. 29 и 30). Наблюдаемая невооружённым глазом выразительная текстура, созданная организмами, перерабатывающими осадок, называется биотурбационной текстурой. Обычно она является наложе-

нием нескольких генераций следов разной морфологии, из которых только самая последняя генерация может быть таксономически определена. Предыдущие генерации следов бывают обычно уничтожены в ходе последующего перемешивания осадка.

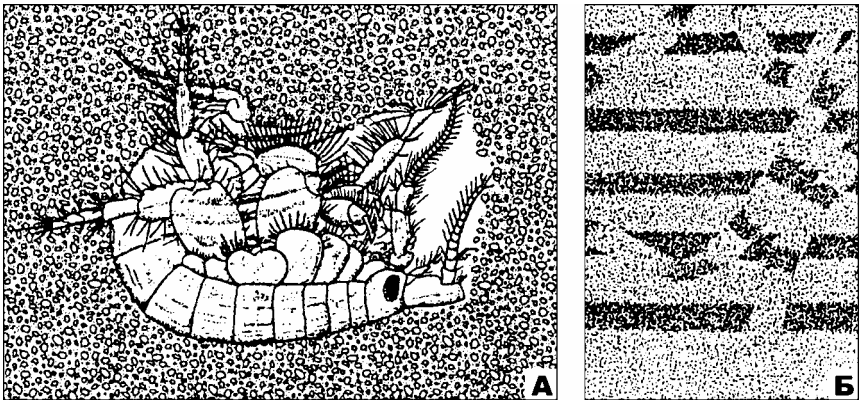


Рис. 29: А - Амфипод *Bathyporeta sarsi* перераспределяет песок в своей норке. Б - Структуры заполнения, созданные в слоистом песке амфиподами *Haustorius sp.* (изображение из радиографа). По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Рис. 30: Биотурбационная ихнотекстура в меловых (маастрихтских) отложениях Дании. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Литотурбация. Этот процесс в определенной мере циклический и заключается в последовательных эпизодах: 1) биоэрозии; 2) осадконакопления эродированного материала; 3) цементации эродированного материала; 4) новой

стадии биоэрозии. Термин используется мало, хотя процесс очень важен, особенно в случае накопления микритовых известняков.

Ихнотекстура (*ichnofabric*), рис. 31. С начала 1990-х годов этот термин применяется в литературе очень часто и является в то же время одним из наиболее ошибочно используемых в ихнологии. Под ихнотекстурой обычно понимаются все элементы и аспекты текстуры и структуры осадочных пород созданных биотурбацией и биоэрозией. Как правило, имеется в виду ихнотекстура отдельно взятого изолированного образца или, более часто, одного слоя. Говорят о типичной ихнотекстуре, преобладающей в какой-либо толще или пачке. Описание ихнотекстуры является в этом случае описанием морфологических проявлений деятельности организмов на субстрат и описанием последовательности этих действий в результате которых возникла рассматриваемая ихнотекстура. Несколько другой смысл этот термин имеет в таких, например, словосочетаниях, как «планолитовая ихнотекстура», «лингулихновая ихнотекстура» и т. п. В этом случае можно говорить о типичном повторяющемся облике и стиле биогенной переработки породы, и в этой связи термин «ихнотекстура», в какой-то мере приближается к понятию «ихнофация», хотя и не совпадает с ним. Термином «ихнотекстура» никогда не обозначается изолированный ископаемый след.

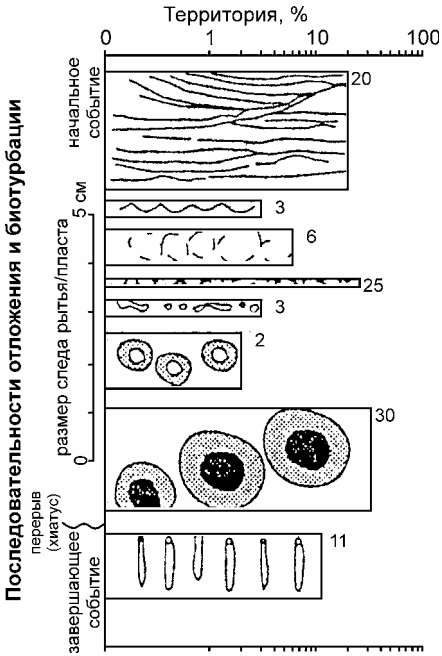


Рис. 31: Ихнотекстурная диаграмма. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Вопросы классификации

Различные попытки систематизации следов жизнедеятельности предпринимались неоднократно (Lessertisseur, 1955; Вялов, 1966 и др.), однако создание естественной системы, подобной той, которое существует для палеонтологических объектов, в случае ихнофоссилий наталкивается на значительные трудности. За редким исключением, невозможно уверенно судить о том, какое животное оставило те или иные следы или возможно судить об этом лишь приблизительно. Одно и то же животное, как мы можем наблюдать на современных примерах, может оставлять морфологически очень разные следы, его поведение может принципиально меняться на протяжении жизни. Вместе с тем, совершенно различные по своему систематическому положению животные могут оставлять очень похожие следы жизнедеятельности. Поэтому в палеоихнологии давно уже отказались от попыток привязать палеоихнологическую систематику к палеобиологической.

От периода «фукоидов» палеоихнология унаследовала бинарную номенклатуру и порядка двух сотен имен характерных следов жизнедеятельности беспозвоночных, которые были первоначально ошибочно описаны как остатки водорослей, губок и других «телесных» остатков растений или животных. Именно эти, ранее всего появившиеся названия, и составляют, согласно правилу приоритета, основу современной ихнотаксономии. В качестве примера можно привести такие широко распространенные ихнорода как *Cruziana, Zoophycos* и *Chondrites*, которые были первоначально установлены для водорослей или *Nereites*, для червей. Современной ихнотаксономией мы обязаны В. Хенцшелю (Häntzschel, 1962, 1975), проделавшему огромную работу по выявлению наиболее ранних из существующих названий ихнотаксонов и проследившим синонимы.

В настоящее время широко используются только два ранга ихнотаксонов: ихнород и ихновид, сокращаемые обычно до **igen.** и **isp.** Ряд специалистов используют в своих работах и группировки более высокого ранга, но общего признания это пока не получило.

Отсутствие ихнотаксонов надродового уровня заставило В. Хенцшеля в его сводках расположить все известные родовые названия следов жизнедеятельности просто в алфавитном порядке. Введение ихносемейств в настоящее время активно обсуждается. В любом случае, однако, система следов жизнедеятельности неизбежно будет искусственной (паратаксономической) и основанной на внешних морфологических признаках.

Помимо систематики следов жизнедеятельности, которая строится индуктивно, путем объединения наблюдаемых ихнофоссилий в иерархически соподчиненные группировки (ихновиды, ихнороды и т. д.) в ихнологии, как и в других науках, существуют различного рода «целевые» или «относительные» классификации, строящиеся дедуктивно, путем разделения множества ихнообъектов на группировки по заранее согласованным признакам, важным в каком-либо отношении. Наибольшим распространением в настоящее время пользуются топономическая и этологическая классификации.

Согласно топономии, ископаемые и современные следы жизнедеятельности можно разбить на несколько групп. Итоговая классификация опирается на процессы осадконакопления, ответсвенные за сохранение следов, а также частично на технику возникновения следов (ползание, содействие конечностей, с

помощью техники двойного якоря, движение на границе рыхлого и плотного субстрата и т. д.). Термины топономической классификации **ни в коем случае нельзя считать за надродовые категории систематической ихнологии.** Во многих случаях следы, относящиеся в топономической классификации к одной категории, могут относиться к различным систематическим категориям (ихнотаксонам). Топономические категории используются для общего макроскопического описания разреза, а также для описания и обсуждения любого конкретного ископаемого следа.

Топономические классификации Вассоевича, Зейлахера и Мартинссона

В топономических классификациях подразделение следов жизнедеятельности на группы базируется преимущественно на их соотношении с пластами осадочных горных пород. Так Н. Б. Вассоевич (1953) подразделил все неясного генезиса знаки (**гиероглифы**), встречающиеся на поверхностях и внутри пластов флишевых отложений, включая и биоглифы и механоглифы, на **эндоглифы** (внутри пласта) и **экзоглифы** (на поверхностях напластования). Среди экзоглифов он выделял **эпиглифы**, расположенные в кровле пласта, и **гипоглифы**, находещиесе в его подошве.

Топономическая классификация Зейлахера (Seilacher, 1953, 1964) также основана на соотношении ихнофоссилий и вмещающего осадка. В ней следы жизнедеятельности подрозделен на группы полного рельефа ***(full relief)***, в случае когда ихнофоссилии находятся внутри пласта и целиком заключены во вмещающем осадке, и неполного рельефа ***(semirelief)***, когда ихнофоссилии срезаются поверхностью напластования или формируются на ней. В случае полного рельефа сохраняются нижняя и верхняя поверхности следа. В случае неполного рельефа сохраняется только одна из поверхностей следа, а вторая либо была уничтожена эрозией, либо она вообще не существовала. Рельеф может быть проявлен на нижней поверхности напластования слоя (**гипорельеф**) или на верхней поверхности напластования слоя (**эпирельеф**). Неполный рельеф может быть вогнутый или выпуклый. Выпуклый **гипорельеф** и вогнутый **эпирельеф** встречаются чаще всего (см. рис. 8).

Еще один тип рельефа, возникающий, как правило, в тонкослоистых осадках, обусловлен продавливанием следов ходьбы или других видов следов. Принцип образования можно сравнить с использованием копировальной бумаги в печатной машине и обозначается он как «**рельеф продавливания**» или «**рельеф слоистости**» (cleavage relief).

Классификация, предложенная Мартинссоном (1965, 1970) использует другие, менее однозначные термины, которые также встречаются в современной ихнологической литературе. Биогенные текстуры, сохранившиеся в полном рельефе, созданные на поверхности осадка и связанные с поверхностями напластования слоев, Мартинссон (1965, 1970) обозначает как **эксихния**. В эту же группу он включает биогенные текстуры созданные на поверхности слоев и сохранившиеся в неполном рельефе (вогнутом, выпуклом, положительном и отрицательном). Термином **эндихния** в его схеме обозначаются биогенные структуры, сохранившиеся внутри осадка, который эти структуры заключает. Рельеф следов является полным. Гипихния обозначает биогенные текстуры

сохранившиеся в положительном или отрицательном полурельефе (вогнутый и выпуклый) на нижней поверхности слоя.

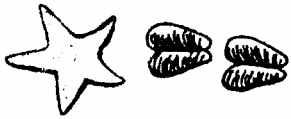
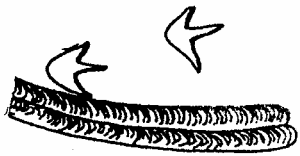
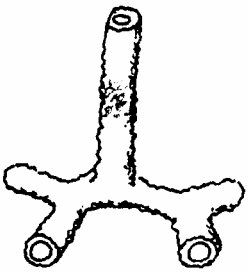
Следы	Пример	
C u b i c h n i a (следы лежания, неподвижности или покоя)	*Asteriacites, Ichnocumulus, Lockeia, Rusophycus*	
R e p i c h n i a (следы перемещения)	*Aulichnites, Climactichnites, Crossopodia, Scolicia*	
Pascihnia, agrichnia (следы пастьбы на поверхности осадка)	*Helminthoida, Nereites, Paleodictyon, Polycampton*	
F o d i n i c h n i a (следы проедания внутри осадка)	*Daedalus, Planolites, Phycodes, Rhizocorallium*	
D o m i c h n i a (следы обитания)	*Ophiomorpha, Arenicolites, Skolithos, Cylindricum, Thalassinoides*	

Рис. 32: Этологические категории по А. Зейлахеру (Seilacher, 1964).

Этологическая классификация следов

Поскольку следы жизнедеятельности представляют собой, в некотором смысле, «окаменевшее поведение» ископаемых организмов, то вполне естественно попытаться подразделить множество ископаемых следов на группы в зависимости от характера деятельности животного, оставившего эти следы. Разбивка множества ископаемых следов на экологические (этологические) группы была предложена А. Зейлахерем в 1953 году (Seilacher, 1953). В дальнейшем, она дополнялась и развивалась как самим Зейлахером (Seilacher, 1964), так и другими авторами (Bromley, 1996).

Первоначальные этологические категории по Зейлахеру (1964)

Первоначальная схема А.Зейлахера (1953) состояла из пяти категорий. В результате, схема приобрела нижеследующий вид (см. рис. 32):

Цубихния (следы отдыха) это мелкие вмятины на поверхности осадка, созданные животными, которые временно поселялись на поверхности осадка, или в него зарывались. Форма таких следов, как правило, в определённой мере отражает форму тела и размер животного. Структуры обычно изолированы от других таких же структур, расположенных на той же самой поверхности напластования слоя.

Репихния (следы перемещения). Это могут быть отпечатки конечностей позвоночных, артропод или других животных, т. е. следовые дорожки, или следы ползания, представленные, как правило, небольшими по размеру горизонтальными бороздами выпахивания, во многих случаях извилистыми, иногда с характерной штриховкой на внутренней поверхности, созданной организмами, движущимися из одного места в другое.

Oichnus paraboloides

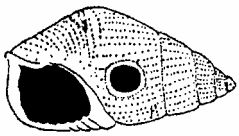


Рис. 33: След хищничества (Предихния) *Oichnus paraboloides.* По Пеку и Микулашу (1996).

Пасцихния (следы пастьбы, поверхностные пищевые следы) бывают обычно представлены бороздами, ямочками и желобками, созданными движущимися поедателями субстрата (илоедами) на поверхности дна или непосредственно под этой поверхностью.

Chondrites isp.

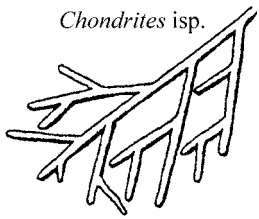


Рис. 34: Хемихния. *Chondrites* isp. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Агрихния (следы культивации) иногда морфологически сходны с предыдущими но возникают внутри субстрата и целью животного было, вероятно, создание условий для культивации бактерий или другой пищи (в условиях, когда трудно получить пищу фильтрацией воды или поеданием субстрата).

Фодинихния (следы проедания, подповерхностные пищевые следы) является записью однократного проникновения следообразователя в субстрат, и использования его определённой доли для усвоения органической компоненты. Это могут быть простые туннельные следы зачастую с активным заполнением, либо более сложные структуры, представленные шпрейтами (spreite).

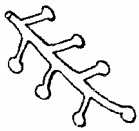


Рис. 35: Цалихния (след гнездования). По Р. Бромли (Bromley, 1996).

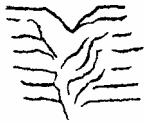


Рис. 36: Фугихния (след бегства). По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Домихния (жилые норки, берлоги) – это могут быть как простые вертикальные или U-образные норки, так и более сложные подповерхностные системы коридоров с горизонтальными и вертикальными сегментами.

Последующие этологические категории (по разным авторам)

Этологическая классификация следов жизнедеятельности А. Зейлахера приобрела широкую известность и популярность. В дальнейшем она расширялась и дополнялась другими авторами, которые предложили еще ряд важных этологических категорий.

Предихния (следы хищничества). Пример – *Oichnus paraboloides*. Чаще всего следы хищничества проявляются как нарушение плотной раковины механической или химической „атакой". Изображенный случай является типичным способом, каким хищные улитки преодолевают плотную раковину других моллюсков и употребляют в пищу её содержимое. (рис. 33)

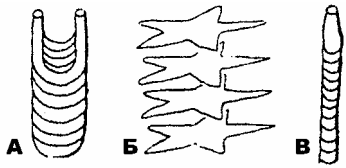


Рис. 37: Эквилибрихния (след равновесия). А - *Diplocraterion*; Б – *Asteriacites*; В - След равновесия, оставленный двустворкой. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Хемихния (следы хемосимбиоза). Пример – *Chondrites* isp. (рис. 34) Хемихния является интересной категорией следов, изучение которой началось относительно недавно. Изучение современной донной фауны показало, что осадки, богатые сероводородом или метаном, могут поддерживать жизнь инфауны посредством бактерий, метаболические свойства которых делают пригодными для дыхания эти ядовитые соединения. Следы хемосимбиоза являются таким образом подводными каналами названных газов и своеобразными «сосудами для культивации бактерий».

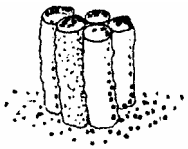


Рис. 38: Аэдифицихния. Песчаные трубки сабеллидид. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Фугихния (следы бегства) (рис. 36). При быстром поступлении осадка в бассейн седиментации и стремительном засыпании поверхности дна осадком

часть обитателей субстрата спасается прогребанием вверх на исходную глубину под поверхностью дна. Часто так возникают очень глубокие (по существу «очень высокие») перпендикулярные поверхностям напластования следы, которые, в отличие от жилых норок, не имеют укрепленных стенок.

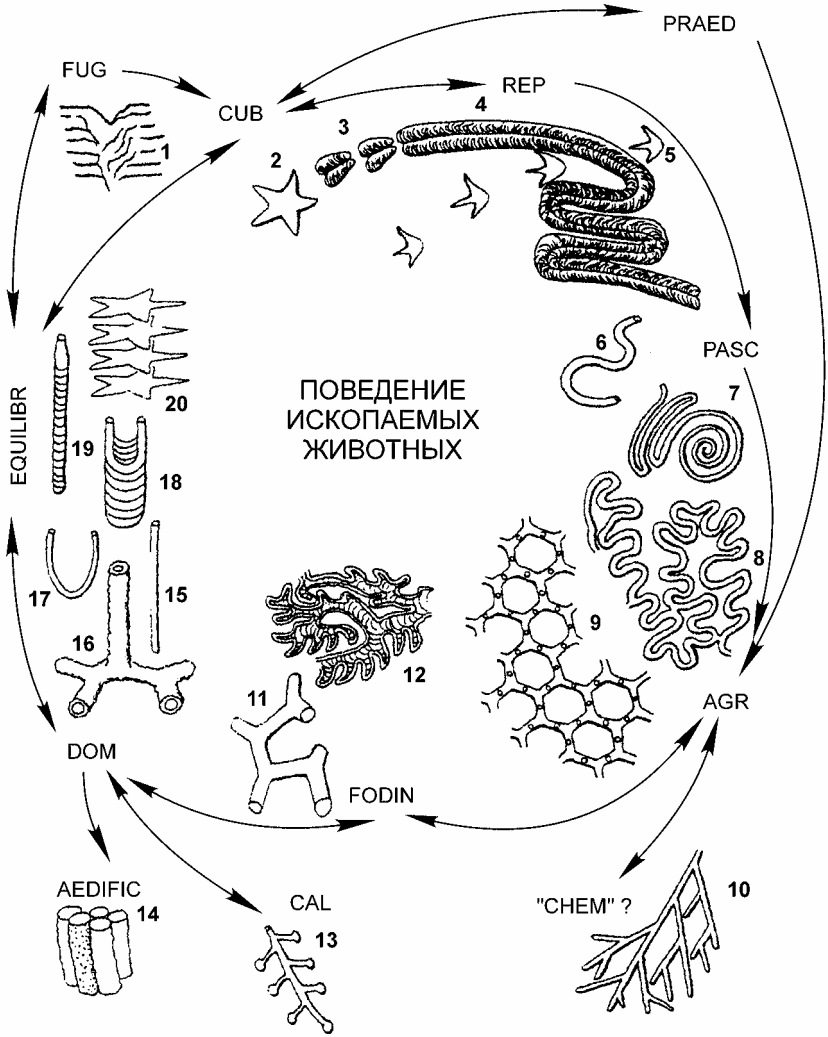


Рис. 39: Этологическая классификация ихнофоссилий: 1 - следы бегства; 2 - *Asteriacites;* 3 - *Rusophycus;* 4 – *Cruziana;* 5 - следы двуногих позвоночных; 6 - *Helminthopsis* или *Planolites;* 7 - *Helminthoida;* 8 - *Cosmorhaphe;* 9 – *Paleodictyon;* 10 – *Chondrites;* 11 - *Thalassinoides;* 12 - *Phycosiphon;* 13 - гнездо насекомых; 14 - песчаные трубки сабеллидид; 15 – *Skolithos;* 16 - *Ophiomorpha;* 17 – *Arenicolites;* 18 - *Diplocraterion;* 19 - следы двустворок; 20 - вертикальное повторение *Asteriacites.* По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Цалихния (следы гнездования, которые часто бывают у насекомых) – это сооружения, созданные, для того, чтобы здесь происходила часть онтогенеза (рис. 35).

Эквилибрихния (следы сохранения положенния относительно поверхности субстрата). Является аналогом структуры бегства. Точно так же, как быстрое засыпание осадком, популяцию инфауны может подвергнуть опасности и быстрая эрозия (т. е. удаление того слоя осадка, в котором скрываются организмы). Животное в этом случае вынуждено быстро зарываться глубже в осадок, что приводит к образованию характерных следов (рис. 37).

Аэдифицихния (сооружения построенные, например, термитами). Эта категория следов в сущности морфологическо-этологическая. Этологической функцией является обитание и гнездование, специфическим – строительство «сооружений» в высоту над поверхностью субстрата (рис. 38).

Взаимное отношение отдельных этологических категорий. Очевидно, что некоторые этологические категории частично перекрываются, как это видно на рис. 39.

Некоторые широко распространенные ихнотаксоны

Определение ихнофоссилий на уровне ихнородов и ихновидов (в том случае, если ихнород уже определен) до сих пор представляет собой довольно сложную задачу. К сожалению, в настоящее время мы не можем указать ни одной публикации, которая могла бы быть рекомендована в качестве современного введения в систематическую ихнологию.

Соответствующему тому второго издания Третиза (Häntzschel, 1975) уже более 30 лет, а новое издание еще только начинает подготавливаться. Тем не менее классическая работа В. Хенцшеля (Häntzschel, 1975) все еще остается основным источником информации по систематике и идентификации ихнотаксонов. Можно также рекомендовать работы Филлиона и Пикерилла (Fillion and Pickerill, 1990), а также Ухмана (Uchman, 1998), в которых содержится много современных описаний и исчерпывающих диагнозов большой группы ихнотаксонов, снабженных к тому же качественными изображениями. Для целей предварительного грубого определения ихнофоссилий определенную помощь может также оказать веб-страница в Интернете, редактируемая А. Мартином (http://www.envs.emory.edu/ichnology/images.htm).

В этом разделе мы постараемся кратко охарактеризовать несколько основных, наиболее часто встречающихся и наиболее часто упоминаемых в литературе ихнородов, с тем, чтобы читатель имел возможность составить себе представление об ихнофоссилиях, прежде чем перейдем к анализу ихноценозов, ихнофаций и ихнотекстур. Представители описываемых ихнородов, в упрощенном виде, воспроизведены на рисунках к следующей главе, посвященной концепции ихнофаций. Часть из них показана также в вертикальном сечении (стр. 57-59).

Arenicolites Salter, 1857. Следы жизнедеятельности, относимые к ихнороду *Arenicolites,* представлены простыми U-образными ходами рытья без прогнутых субгоризонтальных перемычек (шпрейтов) переработанного материала между вертикальными шахтами. Расстояние между вертикальными составляющими хода – несколько сантиметров. Диаметр хода обычно несколько миллиметров. Вертикальный размер структуры достигает нескольких сантиметров, но может быть существенно редуцирован в результате эрозии.

Ходы *Arenicolites* интерпретируются как норки обитания/питания роющих беспозвоночных организмов, таких как черви аннелиды (Chamberlain, 1978) или ракообразные (Goldring, 1962). Чаще всего ходы *Arenicolites* встречаются в мелководных морских обстановках (Fillion and Pickerill, 1990), хотя известны также из глубоководных морских осадков (Crimes et al., 1977) и, не так уж редко, из неморских отложений (Bromley and Asgaard, 1979). Интервал стратиграфического распространения *Arenicolites* довольно широк. Он появляется в раннем кембрии, одновременно с ихновидом-индексом *Treptichnus pedum* (Seilacher, 1955) и встречается далее во всех геологических системах вплоть до голоцена и даже до современных, не содержащих раковинной фауны осадков.

Следы *Arenicolites* могут быть идентифицированы как в вертикальном сечении пласта, т. е. в сечении, где проявляется его U-образная форма, так и на верхней поверхности напластования, где они представлены парами округлых отверстий. Стенки трубок могут быть покрыты или не покрыты футеровкой. Неморской след *Arenicolites carbonarius* (Binney, 1852) характеризуется воронко-

образными расширениями на верхних концах, выходящих на поверхность трубок. Этот же ихновид демонстрирует также вложенные структуры «U в U», фактически представляя несколько ихнофоссилий, которые соответствуют стадиям роста организма, ответственного за их образование. Самому маленькому по размеру «U» всегда соответствует норка наименьшего диаметра. Подразделение следов *Arenicolites* на ихновидовом уровне представляет трудную задачу и является объектом оживленных дискуссий. Кроме того, для видовой диагностики необходим материал хорошей сохранности, что встречается редко. Большинство авторов, описывавших эти следы, обычно ограничиваются термином *Arenicolites* isp. или ispp., в том случае, если существует более чем одна форма этого следа в изучаемом стратиграфическом подразделении, фации или на изучаемой территории.

Chondrites Brongniart, 1828. Типичный след жизнедеятельности, относимый к ихнороду *Chondrites,* представляет собой систему мелких цилиндрических сильно ветвящихся ходов-туннелей, образующую дендритовый рисунок, напоминающий обращенное вершиной вниз растение. От одного или немногих главных стволов-шахт, открывающихся на поверхность морского дна, отходит ряд туннелей, направленных сперва вниз, а затем располагающихся параллельно плоскостям напластования и разнообразно разветвляющихся. Отдельные ответвления могут располагаться перисто или радиально, угол ветвления может быть изменчивым или постоянным. Следует специально подчеркнуть, что туннели *Chondrites* никогда не пересекаются. Их диаметр обычно от 0,5 до 5 мм. В пределах одной системы он остается постоянным.

В породе следы жизнедеятельности, относимые к *Chondrites*, как правило, представлены в виде групп сечений сближенных туннелей. В вертикальных срезах породы преобладают эллиптические сечения приплюснутых горизонтальных или наклонных туннелей. В некоторых случаях хорошо сохранившиеся и контрастные (обычно темные) заполнения туннелей демонстрируют радиальную композицию и два или три порядка ветвления могут находиться на пластовых поверхностях. Обычный размер всей системы – несколько сантиметров по горизонтали и по вертикали.

Благодаря своему дендроидному облику следы *Chondrites* в течение всего XIX века принимались за остатки водорослей. Лишь в XX веке Р. Рихтером была убедительно продемонстрирована их принадлежность к следам животных (Richter, 1927, 1931). Животные, оставлявшие эти следы, достоверно неизвестны. Долгое время считалось, что это черви-илоеды, по мнению С. Симпсона – сипункулиды (Simpson, 1957). Однако А. Зайлахер обратил внимание на то, что животное, ответственное за формирование ходов *Chondrites,* не перерабатывало осадок внутри туннелей полностью, что характерно для илоедов, а оставляло пространство туннелей незаполненным (Seilacher, 1990). Такой тип туннелей гораздо больше соответствует животным-хемосимбионтам, таким, например, как двустворчатые моллюски семейства *Lucinacea* (Kotake, 1989; Fu, 1991).

Следы *Chondrites* обычно приурочены к отложениям, обогащенным органическим веществом. Часто они отмечаются в осадке, заполняющем следы рытья, оставленные более крупными организмами, в частности, в системах ходов *Thalassinoides*.

Стратиграфический интервал распространения *Chondrites* охватывает практически весь фанерозой, от кембрия до современности.

Cruziana d'Orbigny, 1879. Следы крузиана представляют собой длинные лентообразные, слегка изгибающиеся двухлопастные следы на горизонтальной поверхности плоскостей напластования. На верхней поверхности пласта это канавки, а на нижней соответственно выпуклые двойные валики, покрытые характерной штриховкой из гребешков, расположенных «в елочку». Размеры следов различны: ширина от 0,5 до 8 см, длина до 1 м, обычно 10–20 см. Угол схождения «елочки» может варьировать от острого до тупого даже на протяжении одного следа. Параллельно основному следу, с каждой его стороны, может быть проявлено по одной узкой (1–2 мм) бороздке. Следы *Cruziana* интерпретируются как следы ползания (зарывания, передвижения) трилобитов или каких-то трилобитоподобных членистоногих, частично, возможно, меростомат. Двойные валики на нижней поверхности слоя отвечают двойному желобку, оставленному на поверхности морского дна обоими рядами конечностей проползавших по нему трилобитов.

Классические следы *Cruziana* распространены в морских отложениях средней глубинности. Как правило, они представлены чередованием песчаников и глин (алевролитов). Со следами *Cruziana* могут ассоциировать сходные по скульптуре следы *Rusophycus* Hall, 1842, которые также приписываются трилобитообразным. От них *Cruziana* отличается значительно большей относительной длиной следа. Следы в неморских отложениях, сходные с классическими следами *Cruziana* (но обычно меньшего размера) были описаны как *Isopodichnus* и приписываются нотостракам. В дальнейшем, однако, было решено, что обстановка седиментации сама по себе не может служить достаточным основанием для выделения нового ихнотаксона, если морфология следов сходна или тождественна с уже существующими ихнотаксонами (см. Bromley, 1996). Поэтому начиная с 1990-х годов следы в неморских отложениях, описанные как *Isopodichnus,* обычно упоминаются в литературе как *Cruziana problematica*.

Поскольку предполагалось, что следы *Cruziana* при условии хорошей сохранности, достаточно точно отражают морфологию двигательного аппарата трилобитов-следообразователей, эволюционировавшего во времени, то была предпринята попытка создать специальную «крузиановую стратиграфию» (Seilacher, 1970). Несмотря на то, что расчленение неизбежно получается довольно грубым, для терригенных фаций нижнего и среднего палеозоя Северной Африки «крузиановая стратиграфия» до сих пор не потеряла своего значения. Кроме того, следы *Cruziana* составляют интегральную часть сообщества так называемой крузиановой ихнофации. Собственно, по этим следам она и получила свое название.

Стратиграфическое распространение следов *Cruziana* охватывает весь палеозой, хотя наибольшим распространением они пользуются в интервале с кембрия по девон. Имеются сообщения о находках этих следов в верхнем докембрии и триасе Восточной Гренландии (Геккер, 1980).

Diplocraterion Torell, 1870. Это вертикально ориентированные относительно короткие U-образные структуры, образованные ходами рытья. Внутренняя их часть сформирована вложенными друг в друга по принципу «U в U» норками-

перемычками (шпрейтами). Боковые ветви параллельные, с базальным расширением или дивергирующие в конце. Перемычки протрузивные, реже ретрузивные или ретрузивно-протрузивные. Верхние концы объемлющего хода, выходящие на поверхность дна, иногда имеют воронкообразные расширения. Но эти расширения сохраняются не всегда, так как часто бывают срезаны в результате донной эрозии. Диаметр трубок составляет от 5 до 15 мм, расстояние между ветвями 4–7 см, а глубина зарывания обычно от 2 до 15 см. Максимальная отмеченная глубина 35 см. Поверхность ходов – обычно гладкая. В отличие от также U-образных ходов *Arenicolites*, в случае *Diplocraterion* вертикальные лимбы, во всяком случае, в какой-то порции хода, соединены изогнутыми слойками переработанного осадка (так называемые шпрейты).

U-образные ходы рытья типа *Diplocraterion* интерпретируются как норы-убежища зарывающихся сестонофагов, обитавших, по-видимому, в условиях высокой гидродинамической активности и сильной подвижности воды. Обычно такие условия характерны для прибрежного мелководья с песчаными грунтами. Стратиграфический интервал распространения – с кембрия по мел.

Gastrochaenolites Leymerie, 1842. Следы сверления *Gastrochaenolites* представлены каплеобразными камерами, округлой, эллиптической, миндалевидной или орехообразной формы в поперечном сечении. Форма и размер сечения в районе шейки структуры могут отличаться от таковых более нижних участков камеры. След *Gastrochaenolites* является одним из наиболее обычных и широко распространенных сверлений в карбонатных хардграундах и толстых раковинах моллюсков в отложениях начиная с юры и до современности. Как и большинство сверлений, *Gastrochaenolites* – это норка обитания. В современных морях, такие следы в массовом количестве оставляют сверлящие двустворчатые моллюски. То же справедливо и для более древних отложений вплоть до юры, поскольку известно много случаев нахождения хорошо сохранившихся раковин двустворок внутри сверлений, которые они проделали.

Для палеозоя такие находки – большая редкость. Один такой случай был описан из верхнекаменноугольных отложений Северной Америки (Wilson and Palmer, 1998). В дальнейшем Экдэйл и Бромли (Ekdale and Bromley, 2001) отнесли к ихнороду *Gastrochaenolites* известные «амфорообразные норки» из пограничных слоев нижнего и среднего ордовика Балтоскандии. Они описали соответствующие норки с острова Эланд под именем *Gastrochaenolites oelandicus*. В ордовикских отложениях Северной Америки (штат Юта) также были описаны сходные сверления (Benner et al., 2004). Некоторые авторы все еще не уверены в том, являются ли описанные из ордовикских отложений следы действительно сверлениями и, даже если это и так, можно ли их относить к ихнороду *Gastrochaenolites* (Wilson and Palmer, 2006). Современные наблюдения свидетельствуют о том, что ордовикские следы *Gastrochaenolites* могут развиваться на субстратах различной степени твердости. В частности, они, вне всякого сомнения, являются следами сверления в твердых субстратах, проходят сквозь панцири трилобитов и срезают другие биокласты, такие как фрагменты раковин брахиопод. Но, похоже, что в плотном грунте то же животное оставляло следы рытья, идентичные или близкие к сверлениям по размерам и морфологии (Dronov et al., 2006). Аналогичная ситуация была описана для следов *Gastrochaenolites* из меловых отложений Богемии (Mikuláš et al., 2003).

Что касается животного, ответственного за формирование норок *Gastrochaenolites* в ордовике, то по этому вопросу среди специалистов нет единого мнения. Вилсон и Палмер считают, что вряд ли это были двустворчатые моллюски (Wilson and Palmer, 2006). Вместе с тем, мы продолжаем считать такое предположение наиболее вероятным.

Palaeophycus Hall, 1847. Следы *Palaeophycus* характеризуются прямыми или слегка изогнутыми преимущественно горизонтальными туннелями с гладкой или орнаментированной стенкой (борозчатой или кольчатой). Ходы цилиндрические, обычно с футеровкой стенки. Ветвление, если присутствует, нерегулярное. Заполнение хода обычно массивное, бесструктурное и отличающееся от вмещающей породы. Оно произведено не организмом, создававшим туннели, а возникло в результате действия механических процессов (течения, гравитация). В результате осадок, заполняющий ход, может характеризоваться градационной слоистостью и содержать обломки разной размерности и геопетальные структуры (Narbonne, 1984).

Palaeophycus представляет собой полифациальный ихнотаксон. Чаще всего он встречается в нормально морских отложениях на глубинах между базисом воздействия обычных и штормовых волн, т. е. в области крузиановой ихнофации (Mikuláš, 1998). Однако он может встречаться и в неморских обстановках. В стратиграфическом отношении этот след жизнедеятельности распространен с позднего докембрия до современности. Наличие футеровки стенки во многих ходах *Palaeophycus* указывает на то, что эти туннели использовались животным как постоянное жилище, а не были просто следами прохождения организма сквозь осадок в целях питания. Скорее всего, создатели этих следов были фильтраторами или хищниками (Pemberton and Frey, 1982; Frey and Pemberton, 1984).

Точно так же, как и в ситуации с *Planolites*, современное понимание ихнорода *Palaeophycus* базируется на публикации Пембертона и Фрея (Pemberton and Frey, 1982). Эти авторы указывали, что из ихнорода *Palaeophycus* должны быть исключены петлеобразные, изгибающиеся и меандрирующие туннели, которые скорее следует относить к таким ихнородам как *Gordia*, *Helminthopsis* и *Cochlichnus*. Правильно и систематически ветвящиеся туннели также должны быть отнесены скорее к ихнородам *Thalacsinoides* или *Megagrapton*. Очевидно, что между упомянутыми ихнородами существует множество промежуточных форм, и поэтому по отдельному небольшому фрагменту следа бывает очень трудно и даже невозможно определить его ихнородовую принадлежность. Но, если мы уверены в определении ископаемого следа на уровне ихнорода, дальнейшая его идентификация на уровне ихновида оказывается довольно простым делом. Ихновидовые признаки базируются на характере футеровки стенки хода (тонкая или толстая, ровная, борозчатая, колчатая и т. д.). Эти признаки, как правило, хорошо сохраняются и ясно видны даже в небольших фрагментах ходов. Такая ситуация не является необычной в ихнологической систематике.

Paleodictyon Meneghini, 1850. Следы *Paleodictyon* относятся, пожалуй, к наиболее узнаваемым и в то же время наиболее загадочным из всех палеоихнологических объектов. Это одна из наиболее широко известных проблематик, дискуссия по которой продолжается уже более полутора столетий. *Paleodictyon* довольно широко рас-пространена во флишевых отложениях Альпийско-

Гималайской горной системы и впервые был описан в Европе уже в середине XIX века. Интересно отметить, что один из наиболее ранних случаев нахождения заведомого палеодиктиона, зафиксированных в геологической литературе, происходит из России. Эдуард Эйхвальд сопоставил загадочную сетку, найденную в юрских отложениях Крыма между Алупкой и Ялтой, с ископаемой губкой (Эйхвальд, 1846). Изображение найденной тогда окаменелости было им позже опубликовано под названием *Cephalites* (Eichwald, 1868).

Типичный *Paleodictyon* представляет собой характерный гиероглиф (биоглиф), встречающийся чаще всего в подошве прослоев песчаника во флишевых толщах. Он имеет вид сетки, состоящей из правильных шестиугольных ячеек, разделенных сплошными рельефными валиками, и отчасти напоминающей пчелиные соты. Ячейки-полигоны обычно имеют размер от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров в диаметре и разделены перегородками толщиной 0,5–2 мм. Сетка *Paleodictyon* может покрывать большую площадь, вплоть до 1 м^2. Многоугольники иногда бывают удлинены, вероятно, под воздействием течений.

Пожалуй, ни одна из известных ихнофоссилий не вызывала такого многообразия гипотез о своем происхождении. Сторонники неорганического происхождения *Paleodictyon* видели в нем результат заполнения трещин усыхания ила, следы интерференции волновой ряби на мелководье, следы ударов о грунт дождевых капель или результат вспучивания осадка пузырьками газа. Гипотезы об органическом происхождении этой структуры можно разделить на несколько групп: 1) фоссилизированные остатки древних организмов – кораллов, губок или водорослей; 2) отпечатки организмов или их продуктов размножения: коры деревьев, икры (рыб, лягушек или гастропод), кожных чешуй динозавров, водорослей и т. д.; 3) следы жизнедеятельности: ископаемые пчелиные или осиные соты, заполнение следов ползания илоедов; лунки, образованные движением хвостиков головастиков.

В настоящее время после наблюдений в глубинах океана (А. Зейлахер), палеодиктион интерпретируется как след разведения микробов (farming trace). Предполагается, что животное, ответственное за образование этих следов, формирует правильную сетку ходов, стенки которых выстланы органическим материалом (мукусом). После того как колонии микробов поселяются и разрастаются на этих обогащенных органическим веществом поверхностях, животное поедает их. Это наиболее типичный след для глубоководных отложений. Он характерен для флишевых фаций и относится к нереитовой ихнофации. Распространение – с кембрия до современности.

Planolites Nicholson, 1873. Следы жизнедеятельности *Planolites* представлены прямыми или слегка изгибающимися, как правило, не разветвляющимися ходами, расположенными на плоскостях поверхностей напластования. Ходы-туннели горизонтальные или слегка наклонные с гладкими или слегка орнаментированными стенками без футеровки. Вертикальное сечение туннелей округлое или овальное (сдавленное); диаметр для представителей одного ихновида, как правило, остается постоянным. Заполнение туннелей бесструктурное, но может рассматриваться как активное, т. е. туннели заполнены осадком при участии самого организма, проделывавшего ходы, непосредственно после того, как орга-

низм прошел соответствующий участок хода. Обычно материал, заполняющий ходы, несколько отличается от вмещающей породы.

С момента своего установления Никольсоном и до настоящего времени следы *Planolites* рассматриваются как наиболее распространенные ихнофоссилии из всех известных. Стратиграфический интервал их распространения – от верхнего докембрия (редькинский горизонт венда русской платформы (Narbonne and Hofmann, 1987)) до голоцена – современных осадков. Следы *Planolites* встречаются в различных фациях от пресноводных до открыто морских (Chamberlain, 1978; Mikuláš, 1993). Они обычно интерпретируются как следы илоедов, т. е. каких-то «червеобразных» организмов, питавшихся илом и, возможно, относящихся к нескольким различным (обычно нераспознаваемым) родам или семействам (Pemberton and Frey, 1982).

Благодаря частоте их встречаемости в условиях разных субстратов и при различной степени диагенетических изменений, нередко другие, похожие ихнофоссилии оказалось, ошибочно принятыми за *Planolites*. Более подробно этот вопрос рассматривается в работе Пембертона и Фрея (Pemberton and Frey, 1982). Отметим лишь, что все явно ветвящиеся формы не должны относиться к *Planolites*. Скорее они представляют какие-то фрагменты систем *Chondrites*, *Phycodes* или *Treptichnus*. Точно так же к *Planolites* не относятся морфологически, быть может, сходные ходы с ярко выраженной футеровкой стенки. В последнем случае, если заполнение хода пассивное, то это скорее *Palaeophycus*, а если активное, то *Macaronichnus*. Однако, мы иногда не можем быть уверены в генезисе прослойки между заполнением хода и вмещающей породой, т. е. в том, образовалась ли она за счет жизненной активности организма, сделавшего ход, или возникла в результате диагенеза. Точно так же и характер заполнения хода (активное или пассивное) не всегда очевиден. Из приведенных примеров видно, что даже простейшую, в морфологическом отношении, и наиболее распространенную ихнофоссилию бывает не так-то просто определить.

Skolithos Haldeman, 1840. Ходы *Skolithos* являются, по-видимому, наиболее простыми в морфологическом отношении и довольно широко распространенными следами жизнедеятельности беспозвоночных организмов, обитающих в осадке. Они представлены вертикальными или несколько скошенными, обычно прямыми или слегка изогнутыми норками-трубками небольшой ширины. Трубки неразветвленные и располагаются в пласте параллельно друг другу и перпендикулярно плоскостям напластования. Стенки норок гладкие, неорнаментированные; входное отверстие простое или воронкообразное. Осадок, заполняющий норки, обычно массивный, не несущий следов переработки и, по-видимому, пассивно привнесенный в норку, после того как она была покинута своим обитателем. Диаметр трубок 0,2–1 см. Горизонтальное сечение – круглое. Часто, но не всегда, норки *Skolithos* довольно тесно расположены в пласте.

Происхождение следов *Skolithos* трактовалось по-разному (Bouček, 1937). Одно время им, как и многим другим ихнофоссилиям, приписывалось растительное происхождение. Считалось также, что они имеют неорганическое происхождение и представляют собой следы поднимавшихся к поверхности осадка пузырьков газа. Рассматривались они и как кораллы, губки, следы сверления фолад и, наконец, как следы жизнедеятельности (норки обитания) червей-аннелид. Главную роль в понимании норок *Skolithos* как следов

жизнедеятельности морских червей сыграли работы Р. Рихтера (Richter, 1920, 1921). В настоящее время эта точка зрения является общепринятой, хотя не исключено, что часть вертикальных норок, включаемых в этот ихнород, могла быть образована и другими животными.

Следы *Skolithos,* особенно если они находятся в монотонной ассоциации высокой плотности, характеризуют собой морские условия высокой гидродинамической энергии. Как правило, это чаще всего мелководные песчаные пляжи и бары, а также прибрежные песчаные равнины в приливно-отливной зоне. Ихнород *Skolithos* дал свое имя классической сколитовой ихнофации, располагающейся в прибрежной, мелководной зоне с песчаными грунтами и высокой гидродинамической активностью.

Стратиграфическое распространение – с кембрия до современности.

Teichichnus Seilacher, 1955. Род ископаемых следов жизнедеятельности *Teichichnus* был впервые установлен А. Зейлахером в отложениях нижнего кембрия Соляного кряжа (Пакистан). В дальнейшем он приводил его из других мест и отложений иного возраста, но всегда из одной и той же ихнофации *Cruziana* (Seilacher, 1964). С этого времени след *Teichichnus* стали отмечать и другие авторы. А. Мюллер указал на его присутствие в триасе Германии (Müller, 1959), а Экдейл и Бергер обнаружили данный след в современных абиссальных известковых илах Тихого океана, к северо-востоку от Соломоновых островов на глубине 1597 м (Ekdale, Berger, 1978). Тем самым можно констатировать, что этот след не обязательно приурочен к относительно мелководной крузиановой ихнофации.

А. Зейлахер (Seilacher, 1955) определил *Teichichnus* как «след-штабель» (от греческого teichos – стена), т. е. как стенообразную структуру, состоящую из длинных желобообразных пластин и напоминающую «штабель водосточных желобов». Структуры ориентированы вертикально, имеют ширину более 1 см и высоту до 10 см. Они всегда довольно прямые, почти всегда неразветвленные и образованные перемещением снизу вверх (редко в обратном направлении) горизонтально расположенных ходов. Ходы первоначально круглого сечения, но каждый последующий сминает нижележащий, сечение которого становится серповидным; последний ход имеет круглое сечение. В результате структура приобретает вид «штабеля» серповидных (U-образных) в сечении желобков, заканчивающегося наверху трубкой. Длина следа может достигать 50 см и более.

Животные, ответственные за формирование ходов *Teichichnus,* неизвестны. В современных океанических осадках подобные следы оставляет полихета *Nereis diversicolor* (Seilacher, 1957). Исходя из этого, можно предположить, что и древние ходы *Teichichnus* были, скорее всего, оставлены полихетами. Стратиграфический интервал распространения *Teichichnus* охватывает весь фанерозой, с кембрия до современности. В фациальном отношении, как уже было отмечено, ходы тяготеют к крузиановой ихнофации, особенно в палеозое, хотя встречаются и в более глубоководных отложениях.

Thalassinoides Ehrenberg, 1944. Следы *Thalassinoides* чрезвычайно широко распространены в морских отложениях различных геологических систем. Они представляют собой трехмерную систему ходов рытья, состоящую преимущественно из цилиндрических туннелей с ровными стенками. Туннели разветвляются

более или менее равномерно, образуя Y- и T-образные сочленения. В точках бифуркаций туннели могут быть несколько расширены. Каждая такая система, похожая на лабиринт, обычно имеет очень существенный горизонтальный компонент (сеть подземных галерей) и вертикальные ходы (шахты), соединяющие эту сеть туннелей и подземных галерей с поверхностью дна. Диаметр шахт и галерей варьируют от 5 до 45 мм. Глубина расположения лабиринта в осадке различается от нескольких сантиметров до 1,5 м. Особенно характерна ситуация, когда лабиринт подземных галерей в осадке подстилается горизонтом твердого или плотного дна. Системы ходов *Thalassinoides* могут занимать очень большую площадь. Во всяком случае, отдельные пласты, пронизанные *Thalassinoides,* прослеживаются иногда на многие километры и могут служить реперными горизонтами при корреляции обнажений.

Следы *Thalassinoides,* развитые в песчаных отложениях разного возраста, были давно замечены как своеобразные текстурные образования, напоминающие прихотливо перепутанные сплетения веточек из того же песчаного материала, что и весь слой, но несколько более плотных и поэтому при выветривании особенно эффектно выделявшихся. В русской геологической литературе такие образования нередко называли ризолитами, а переполненные ими слои – фигурными песчаниками. Долгое время природа этих образований оставалась неясной, и им приписывалось различное происхождение. Как и в случае с другими биоглифами, их рассматривали как растительные остатки (преимущественно водоросли). Их также считали остатками кремневых губок, особенно в тех случаях, когда внутренняя часть ходов бывала окремнена, жилыми норками червей и даже ходами сверления двустворчатых моллюсков.

Истинная природа систем ходов *Thalassinoides* была выявлена К. Эренбергом в ходе исследования миоцена Венского бассейна (Ehrenberg, 1938, 1944). Этот исследователь нашел в слепом конце одной из норок *Thalassinoides* клешни десятиногого рака *Calianassa*. Анализ данных по экологии современных высших ракообразных, роющих норки в осадке в прибрежной части моря, в сочетании с этой находкой, привел его к выводу, что изучаемые им следы представляют собой ископаемые норки десятиногих раков. В настоящее время эти представления являются общепринятыми для *Thalassinoides* мезозоя и кайнозоя. До настоящего времени, однако, достоверно не известно о том, какие животные могли формировать аналогичные системы ходов в палеозойских отложениях.

Ходы *Thalassinoides* характерны для шельфовых отложений средней глубинности. Они встречаются как в терригенных, так и в карбонатных породах. Стратиграфическое распространение – с кембрия до современности.

Trypanites Magdefrau, 1932. След *Trypanites* относится, пожалуй, к наиболее простым, с морфологической точки зрения, следам сверления. Обычно это цилиндрический или субцилиндрический неветвящийся ход в твердом субстрате, имеющий округлые сечения по всей длине. Ось хода сверления может быть прямой или слегка изогнутой. Диаметр и глубина варьируют в широких пределах. Данный след сверления представляет собой норку обитания какого-то «червеобразного» животного. Неглубокие изометричные лунки на поверхности твердого дна могут быть интерпретированы как следы *Trypanites* только в том случае, если предполагается, что это остатки более глубоких шахт сверления, срезанных последующей эрозией.

Ходы *Trypanites* широко распространены по всему миру, но, как и другие сверления, приурочены в основном к твердым карбонатным субстратам, которые тесно ассоциируют с биогермами, рифами и другими органогенными постройками, широко распространенными в тропических морях. Первые следы сверления *Trypanites* появляются в раннем кембрии, где они достаточно многочисленны (James et al., 1977). Но они практически отсутствуют или очень редки в отложениях среднего и верхнего кембрия (Wilson and Palmer, 2006). *Trypanites* - это единственный след сверления, известный из доордовикских отложений. Следы *Trypanites* снова появляются в большом количестве в отложениях нижнего ордовика, и к концу ордовика–началу силура организмы, оставлявшие эти следы, становятся основными вкладчиками в процесс биоэрозии карбонатных субстратов. Эти следы продолжают оставаться наиболее обычными следами сверления в течение всего фанерозоя и присутствуют и в современных осадках. Но они никогда уже не достигают такой плотности, которая была характерна для них в позднем ордовике и раннем силуре, где они покрывали почти всю площадь твердых карбонатных субстратов (Wilson and Palmer, 2006). Вместе с тем, *Trypanites* относятся к тем не очень многочисленным следам сверления, которые типичны для всех типов твердого субстрата, а не только карбонатного. Это было одной из причин того, почему именно имя *Trypanites* было выбрано для обозначения соответствующей ихнофации, типичной преимущественно для скального дна.

Наиболее вероятными сверлильщиками, образователями следов *Trypanites,* всеми признаются черви полихеты, хотя нельзя исключить, что и другие организмы могли оставлять похожие следы сверления.

Следы *Trypanites* могут помочь при распознавании ископаемых поверхностей твердого и скального дна (хардграундов и рокграундов). Это бывает важно для региональной стратиграфической корреляции и секвенс–стратиграфической интерпретации соответствующих разрезов (Dronov et al., 2002).

Zoophycos (Massalongo,1855) является, пожалуй, одним из наиболее широко распространенных и заметных типов следов жизнедеятельности морских беспозвоночных. Интересно отметить, что первые сведения в печати об этих своеобразных структурах происходят из России. Причиной этого послужила, видимо, исключительная частота встречаемости таких следов в отложениях нижнего карбона окрестностей Москвы. Первое их описание было дано Г. Фишером фон Вальдгеймом в речи на торжественном заседании Московского общества испытателей природы, которая была опубликована в 1811 г. на французском языке, и в 1812 г. – на русском (Fischer, 1811; Фишер, 1812).

Фишер фон Вальдгейм считал, что им описанные образования – это телесные остатки кишечнополостных животных, и назвал их *Umbellularia*, по аналогии с ныне живущими кишечнополостными. В дальнейшем, такие же следы из нижнего карбона Подмосковья были описаны Г. Траутшольдом, который склонялся к мнению об их растительной природе, почему и дал им название *Sagminaria calciola* gen. nov. sp. nov. (Trautschold, 1867). В качестве следов жизнедеятельности в настоящее время, согласно правилам приоритета, для их обозначения употребляется название *Zoophycos* (Massalongo, 1855), а бывшее ранее в употреблении название *Taonurus* (Fischer-Ooster, 1858), считается младшим синонимом.

Следы жизнедеятельности *Zoophycos* представляют собой сложно построенные системы ходов внутри осадка, имеющие общую форму винтовой лестницы или штопора (см. рис. 23). Винтовая (геликоидная) поверхность состоит из дугообразных лопастей, образованных вложенными друг в друга дугами индивидуальных ходов, заполненных осадком. Общая форма постройки – конусообразная. Ось конуса ориентирована перпендикулярно поверхностям напластования, а склоны направлены наружу. Диаметр последующих оборотов книзу увеличивается. Их очертания могут быть круглыми, дугообразными или лопастными. Каждый последующий индивидуальный ход вплотную примыкает к предыдущему, в результате чего все ходы приобретают серповидное сечение и только у последнего, объемлющего хода сохраняется округлое сечение. Общие размеры постройки могут достигать 0,8–1,0 м в поперечнике; диаметр ходов обычно не превышает 7 мм.

Zoophycos интерпретируется как следы питания бесскелетных илоядных животных, по-видимому, червей. Животное систематически проедает осадок, формируя налагающиеся друг на друга «прокосы». Движение следообразователя может происходить как по часовой стрелке, так и против нее. Часто *Zoophycos* сплошь пронизывает осадок.

Zoophycos широко распространен по всему миру. В. Хенцшель в своей сводке указывает его возраст от ордовика до миоцена (Häntzschel, 1975). Р. Геккер отмечает, что наблюдал эти следы в отложениях нижнего кембрия Сибирской платформы (обнажения на р. Лене, выше г. Якутска), а также в неогене Европы (Геккер, 1980). Известны описания следа из керна скважин, пробуренных в современных глубоководных осадках Тихого океана (у Вальпараисо, Чили, на глубине 3 800 м); (Seilacher, 1967). Таким образом, стратиграфическое распространение *Zoophycos* охватывает весь фанерозой.

В современных морях и отложениях кайнозоя и мезозоя следы *Zoophycos* приурочены к относительно глубоководным образованиям. Согласно представлениям А. Зейлахера, ихнофации *Zoophycos* и *Nereites* являются наиболее глубоководными во всем спектре стандартных ихнофаций (Seilacher, 1967). Многочисленные находки *Zoophycos* в туронских мергелях Крыма прекрасно иллюстрируют это положение. В то же время, данные о распределении следов *Zoophycos* в нижнем карбоне Московской синеклизы однозначно свидетельствуют об их приуроченности к мелководным участкам палеобассейна (Геккер, 1980). Достаточно указать на их совместное нахождение с остатками корневых систем растений. По-видимому, в фациальной приуроченности этих следов основную роль играет не глубина, а слабая гидродинамическая активность (тиховодность). Не исключено также, что в ходе геологической истории изменились места обитания создателей следов *Zoophycos*: из мелководья в палеозое они перешли в мезозое и кайнозое к жизни на больших глубинах.

Концепция ихнофаций

Краткое определение ихнофации приведено в соответствующем разделе (см. с. 16). Обычно считается, что фация – это часть стратиграфического подразделения, отличающаяся от смежных частей своим внешним обликом. Соответственно, ихнофация – это фация, выделенная на основе ее ихнологических характеристик и отличающаяся от смежных ихнофаций преобладанием тех или иных ихнотаксонов. Если такой набор ихнотаксонов оказывается достаточно устойчивым и повторяется в осадочных бассейнах разного возраста, то данная ихнофация оказывается уже не просто частью слоя, толщи, свиты или горизонта, а отражением какой-то конкретной обстановки и в этом смысле представляет собой полезное обобщение. Распределение донных организмов в современных и древних морях характеризуется определенной зональностью, поэтому логично предположить, что она находит свое отражение и в ихнофациях, которые сменяют друг друга в направлении от суши к морю в некотором порядке, допускающем построение модельного профиля. Автор концепции А. Зейлахер (1953) определил первоначально всего три ихнофации, а в 1964 г. добавил к ним еще две (Seilacher, 1953, 1964). Таким образом, возникло 5 ихнофаций, которые в настоящее время считаются классическими. Эти ихнофации на известном рисунке Зейлахера (1967) упорядочены по глубине в гипотетическом морском бассейне в следующей последовательности: скоениевая – сколитовая – крузиановая – зоофикосовая – нереитовая. (здесь рис. 6) Несмотря на предупреждение Зейлахера о том, что батиметрическая последовательность ихнофаций является вторичным эффектом изменения таких параметров как, например, гидродинамическая энергия среды (которая чаще всего понижается с глубиной), благодаря названию работы Зейлахера (Батиметрия следов жизнедеятельности) (Seilacher, 1967), а также из-за постоянных на нее ссылок, случилось так, что ихнофации, особенно в 1970-х годах XX века считались почти универсальным «глубиномером».

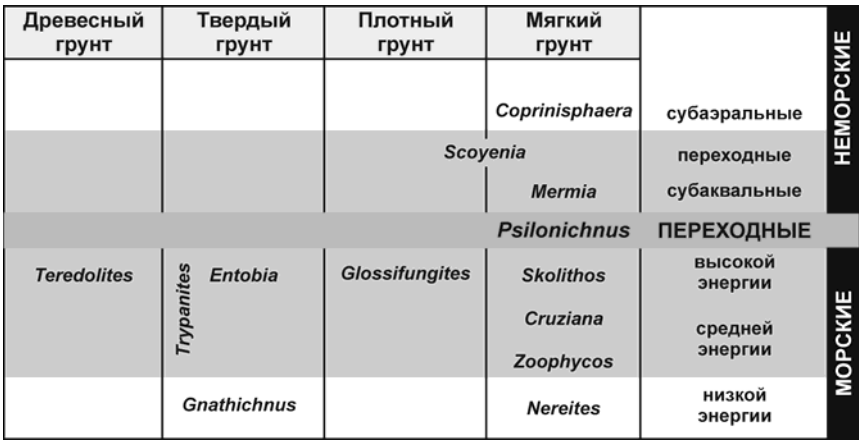


Рис. 40: Распределение основных ихнофаций в зависимости от характера грунта, положения относительно уровня моря и гидродинамической энергии среды.

Понятие ихнофации в это время использовалось, пожалуй, чрезмерно упрощенно. Также было переоценено значение идентификации ихнособщества. Вся ихнологическая работа зачастую сводилась к наименованию ихнофаций по Зейлахеру и обширным выводам из этого вытекающим. В дальнейшем, всё большее распространение получило представление о том, что ассоциации следов жизнедеятельности зависят также от консистенции грунта и к первоначальному списку были добавлены еще три ихнофации – трипанитовая, тередолитовая и глоссифунгитовая.

Самая последняя по времени схема ихнофаций (рис. 40), воспроизводимая ниже, заимствована из работы Буатоса и др. (Buatois et al., 1998) и дополнена по работе Х. Генисе и соавторов (Genise et al., 2000). В отличие от предшествующих «батиметрических» схем (см. с. 16) она исходит из нового понятия о типе субстрата (woodground, hardground, firmground, softground) и основных характеристиках среды, которая окружает субстрат (вода / воздух; высокая / низкая энергия). Представляется, что она в максимальной степени избавлена от спекуляций и интерпретаций. Из нее очевидно, что информация которую дает правильное определение ихнофаций, безусловно имеет существенное значение для геологии, но оно не совсем таково, как представлялось авторам в 1970-е годы XX века. Из этой таблицы также следует, что в ней до сих пор существуют определенные «пробелы» (см. рис. 40), которые должны быть со временем заполнены. В случае, например, если будут обнаружены ископаемые наземне древесные субстраты со следами жизнедеятельности хорошей сохранности, можно предположить, что автор находки даст общую характеристику и название этой новой ихнофации.

Основные ихнофации

Ниже приводится список наиболее часто встречающихся в литературе морских и наземных ихнофаций, расположенных вдоль гипотетического обобщенного профиля от суши к морю и далее в соответствии с увеличением глубины бассейна.

А. Копринисферовая ихнофация (англ. Coprinisphaera Ichnofacies) (рис. 41) была определена Х. Генисе с соавторами (Genise et al., 2000) для сообществ ихнофоссилий в палеопочвах. Наличие в почве разных типов ихнофосилий зависит от характера почвообразования, влажности или засушливости климата и других факторов. Характерные следы жизнедеятельности в современных и древних почвах могут оставлять различные перепончатокрылые, жуки, муравьи, термиты, корневые системы растений (ризолты) и млекопитающие («кротовины»). Термитихновая ихнофация, выделяемая рядом авторов, представляет собой частный случай копринисферовой ихнофации.

Б. Мермиовая ихнофация (англ. Mermia Ichnofacies) является сообществом ихнофоссилий озерной и речной сред, где в большинстве случаев определяющую роль играют следы беспозвоночных. Особенно характерны для нее мелкие, извилистые следы ползания «червеобразных» организмов по поверхности дна. Ихнофация была выделена Буатосом и Мангано (Buatois and Mangano, 1995) (рис. 42).

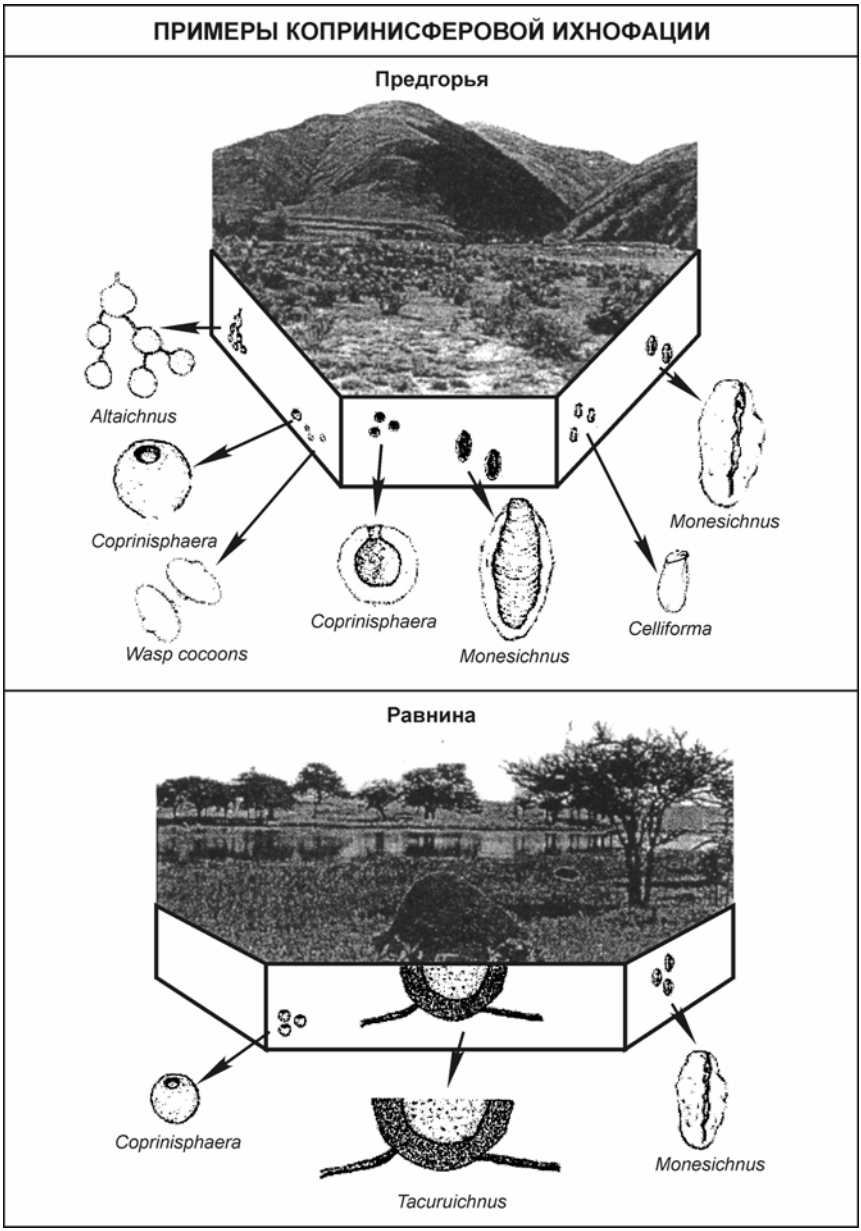


Рис. 41: Копринисферовая ихнофация. По Х. Генисе и др. (Genise et al., 2000).

В. Скоениевая ихнофация (англ. Scoyenia Ichnofacies) была первоначально предложена Зейлахером (Seilacher, 1967) для ихнососообществ из конти-

нентальных красноцветов и сходных с ними отложений. В 70-х годах XX века под этим названием понималась любая среда предположительно неморского происхождения. Ситуация изменилась, когда Фрей и Пембертон (Frey and Pemberton, 1984) ревизовали исходный смысл данного понятия и выделили собственно наземные ихнофации, ихнофации пресных вод и переходные от наземных к морским. Понятие скоениевой ихнофации в настоящее время относится к сообществам прибрежных зон, которые заливаются штормовыми приливами, а также неглубоко затопленные субстраты, которые периодически подвергаются осушению (рис. 43).

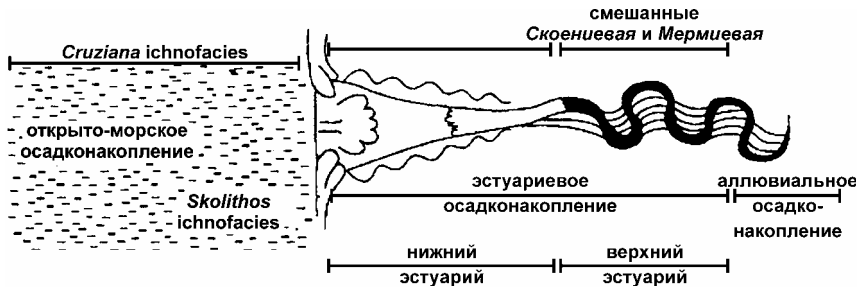


Рис. 42: Ихнофации на границе морской и наземной сред. По Буатос и др. (Buatois et al., 2000).

Г. Псилонихновая ихнофация (англ. Psilonichnus Ichnofacies), которую определили Фрей и Пембертон (Frey and Pemberton, 1987), распространена в приливно-отливной зоне (верхняя литораль и супралитораль), на рубеже морской и неморской среды. Помимо нор беспозвоночных животных, для нее характерны также корни растений и следы жизнедеятельности наземных млекопитающих. Физическая энергия среды низкая и повышается только в случае штормовых событий. Сохранение ихнофоссилий этой ихнофации возможно также в верхней зоне пляжей с карбонатными песками в тропиках и субтропиках (Багамы) (рис. 44).

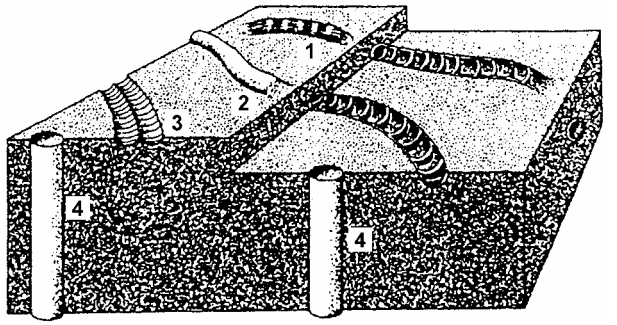


Рис. 43: Ассоциация ископаемых следов, типичных для скоениевой ихнофации.
1. *Scoyenia,*
2. *Ancorichnus,*
3. *Cruziana*,
4. *Skolithos.*
По Фрею и Пембертону (Frey and Pemberton, 1984).

Д. Сколиотовая ихнофация (англ. Skolithos Ichnofacies) была впервые выделена Зейлахером (Seilacher, 1953, 1967). Эта ассоциация ихнофоссилий связана со средой с высшим уровнем энергии волнения и течения и наиболее характерна

для прибрежной обстановки. В некоторых случаях она может находиться и в морских глубинах на подводных песчаных конусах выноса. Субстратом, как правило, являются хорошо отсортированные пески, находящиеся в процессе постоянного передвижения. Организмы реагируют на движение песчаных волн образованием глубоких, обычно вертикально ориентированных жилищ, зачастую в той или иной мере укреплённых. Преобладающей стратегией добывания пищи является фильтрация суспензии (рис. 45).

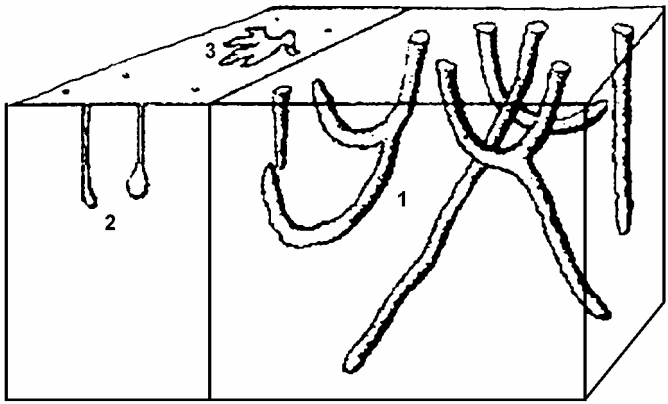


Рис. 44: Ассоциация ископаемых следов, типичных для псилонихновой ихнофации. 1 - *Psilonichnus*; 2 - *Macanopsis*; 3 - следы позвоночных. По Фрею и др. (Frey et al., 1990).

Е. Крузиановая ихнофация (англ. Cruziana Ichnofacies) была выделена Зейлахером (Seilacher, 1953, 1967). Чаще всего она развивается на плохо сортированных субстратах сублиторальной зоны выше базиса штормовых волн и ниже базиса обычных волн. Характерными ее чертами являются большое разнообразие ископаемых следов, особенно в мезозое и кайнозое, и огромная интенсивность биотурбации, что, в конечном счете, может производить впечатление монотонности в случае, когда мы не имеем достаточно быстро погребённого и тем самым «замороженного» участка субстрата (рис. 46).

Ж. Гнатихновая ихнофация (англ. Gnathichnus Ichnofacies). Ассоциацию следов этой ихнофации можно встретить на скальных поверхностях в местах с низким уровнем гидродинамической энергии среды, которыми могут быть лагуны, подводные пещеры или выходы пород на достаточно большой глубине в море. Гнатихновую ихнофацию выделили Бромли и Асгаард (Bromley and Asgaard, 1993). Сообщество состоит, как правило, из упорядоченых «царапин» на поверхности скал, которые возникают в результате соскабливания живыми организмами покрова водорослей с этих скал (рис. 47).

З. Энтобиевая ихнофация (англ. Entobia Ichnofacies). К такой ихнофации относятся поверхности скального дна (rockground) или аккумуляции

известковых раковин (shellground) в среде с высокой энергией волнения и течения. Это типичная «фация прибоя». В сравнении с предыдущим случаем она очень богата на разные формы жилых нор фильтрующих организмов. Наиболее богаты различными следами карбонатные породы из-за их способности к биохимической деструкции. Ихнофацию выделили Бромли и Асгаард (Bromley and Asgaard, 1993) (рис. 48).

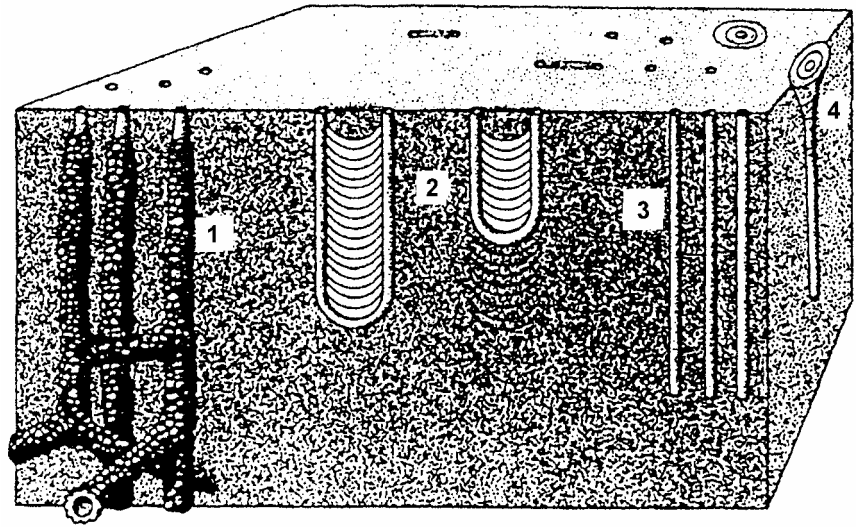


Рис. 45: Ассоциация ископаемых следов, типичных для сколитовой ихнофации. 1 - *Ophiomorpha*; 2 - *Diplocraterion*; 3 - *Skolithos*; 4 - *Monocraterion*. По Фрею и Пембертону (Frey & Pemberton, 1984).

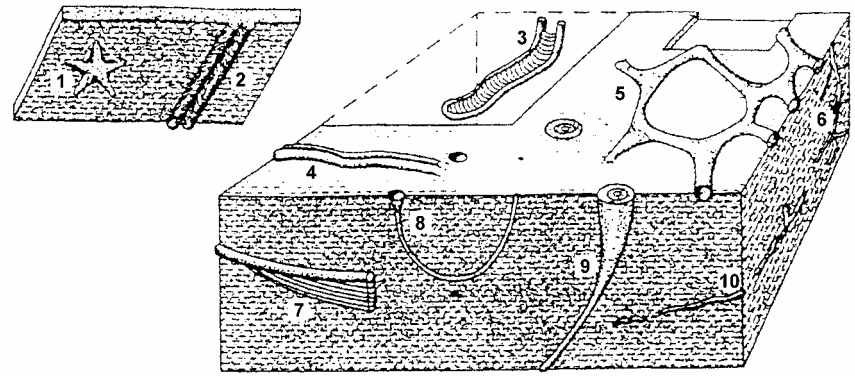


Рис. 46: Ассоциация ископаемых следов, типичных для крузиановой ихнофации. 1 - *Asteriacites*; 2 - *Cruziana*; 3 - *Rhizocorallium*; 4 - *Aulichnites*; 5 - *Thalassinoides*; 6 - *Chondrites*; 7 - *Teichichnus*; 8 - *Arenicolites*; 9 - *Rosselia*; 10 - *Planolites*. По Фрею и Пембертону (Frey & Pemberton, 1984).

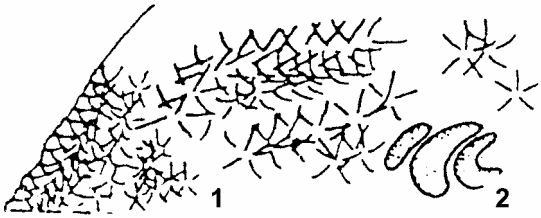


Рис. 47: Ассоциация ископаемых следов, типичных для гнатихновой ихнофации. 1 - *Gnatichnus*; 2 - *Renichnus*.

И. Трипанитовая ихнофация (англ. Trypanites Ichnofacies). По первоначальному предложению Р. Бромли эта ихнофация в сущности представляла совокупное название для всех сообществ ихнофоссилий на скальных грунтах, где преобладала биоэрозия и почти не могла происходить биотурбация (Bromley, 1970). В современном понимании трипанитовая ихнофация ограничена обстановками скального дна (rockground) и твердого дна (hardground) со средней или высокой энергией волнения и течения (рис. 49).

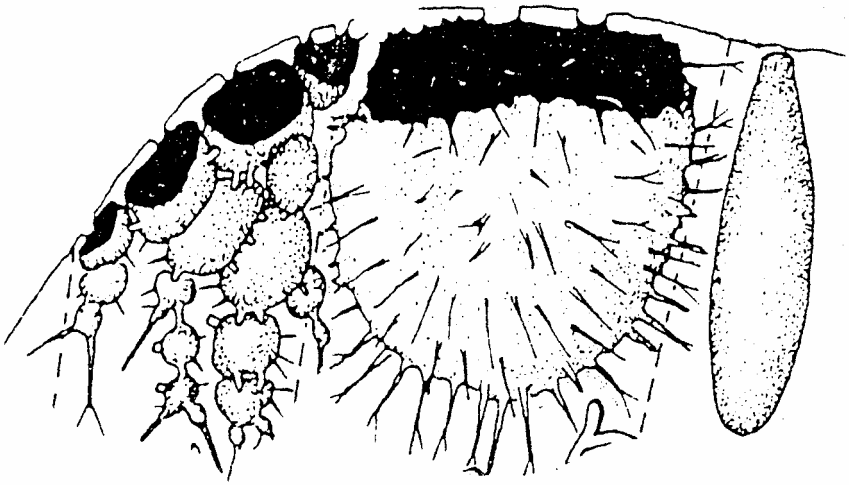


Рис. 48: Ассоциация ископаемых следов, типичных для энтобиевой ихнофации.

К. Глоссифунгитовая ихнофация (англ. Glossifungites Ichnofacies). К ней относятся плотные нелитифицированные субстраты (firmground) в морской среде с высокой энергией волнения и течения и заселенными организмами, которые могут перерабатывать очень плотные субстраты техниками, привычными для биотурбации; одновременно здесь происходит и биоэрозия. Как самостоятельная ихнофация она была определена Фрэем и Пэмбертоном (Frey and Pemberton, 1984) (рис. 50).

Л. Тередолитовая ихнофация (англ. Teredolites Ichnofacies). К ней относятся участки морского дна с большой долей древесной массы (woodground),

частые в дельтах и других прибрежных средах. Ее характеризует очень монотонное ихнообщество – сверления созданы почти исключительно поладидными и тередидными моллюсками. Как самостоятельная ихнофация это сообщество было выделено Бромли и др. (Bromly et al., 1984) (рис. 51).

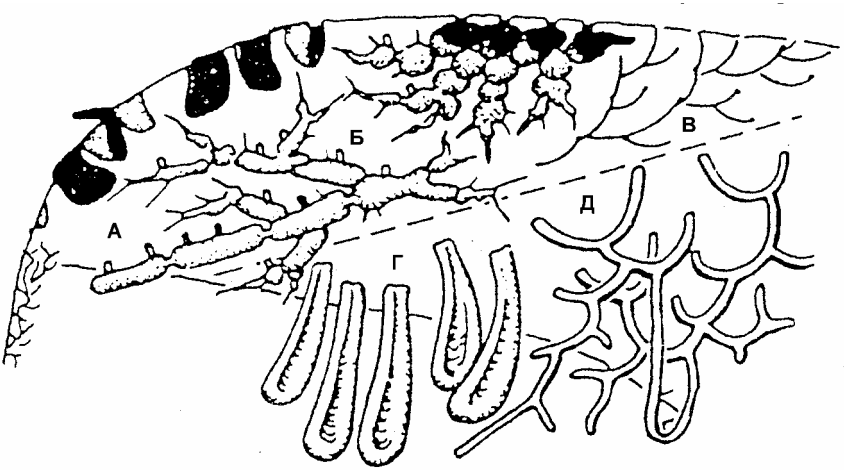


Рис. 49: Ассоциация ископаемых следов, типичных для трипанитовой ихнофации. А, Б – *Ento-bia;* В - *Talpina;* Г - *Caulostrepsis;* Д - *Conchotrema.* По Р. Бромли (Bromley, 1996).

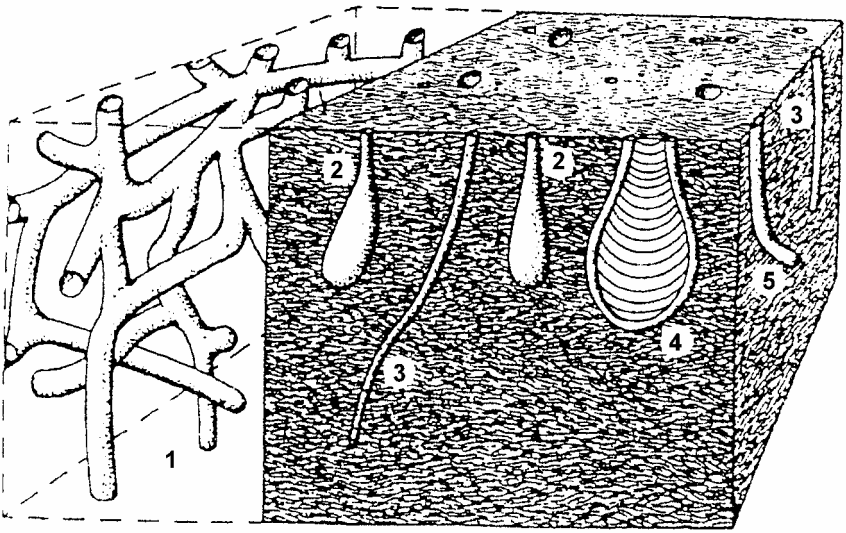


Рис. 50: Ассоциация ископаемых следов, типичных для глоссифунгитовой ихнофации. 1 - *Thalassinoides*; 2 - *Glossifungites*; 3 - *Trypanites*; 4 - *Rhizocorallium*; 5 - *Psilonichnus*. По Фрею и Пембертону (Frey & Pemberton, 1984).

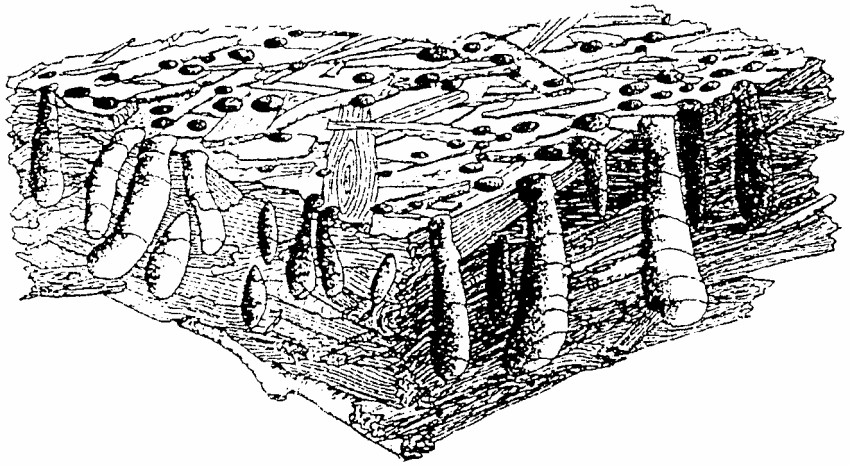


Рис. 51: Ассоциация ископаемых следов, типичных для тередолитовой ихнофации. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

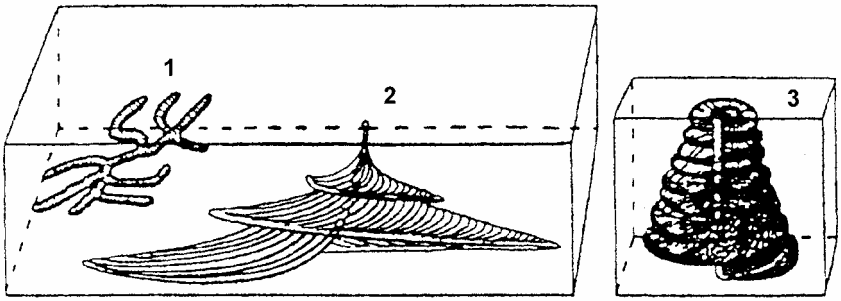


Рис. 52: Ассоциация ископаемых следов, типичных для зоофикосовой ихнофации. 1 - *Phycosiphon*; 2 - *Zoophycos*; 3 – *Spirophyton*. По Фрею и Пембертону (Frey & Pemberton, 1984).

М. Зоофикосовая ихнофация (англ. Zoophycos Ichnofacies). Согласно классическому представлению Зейлахера (Seilacher, 1967), для этого сообщества характерна низкая энергия волнения и течения, поскольку оно находится ниже базиса воздействия штормовых волн. Однако зачастую оказывается, что преобладание в сообществе следов *Zoophycos* вызвано тем, что они являются последним активным элементом биотурбации и в дальнейшем не могут уже быть стерты последующей биотурбацией. В связи с этим к идентификации и интерпретации зоофикосовой ихнофации нужно подходить со всей осторожностью (рис. 52).

Н. Нереитовая ихнофация (англ. Nereites Ichnofacies). Как правило, эта ихнофация ассоциирует с флишевыми отложениями и характерна для турбидитовой седиментации. Она имеет сложное строение, обусловленное

более или менее закономерными нарушениями придонных сообществ турбидными потоками. Речь идёт о классической ихнофации, которая была определена Зейлахером (Seilacher, 1953, 1967). В своей характерной форме она встречается начиная с силурийского периода и считается доказательством наличия глубоководно-морской эпизодической седиментации (рис. 53).

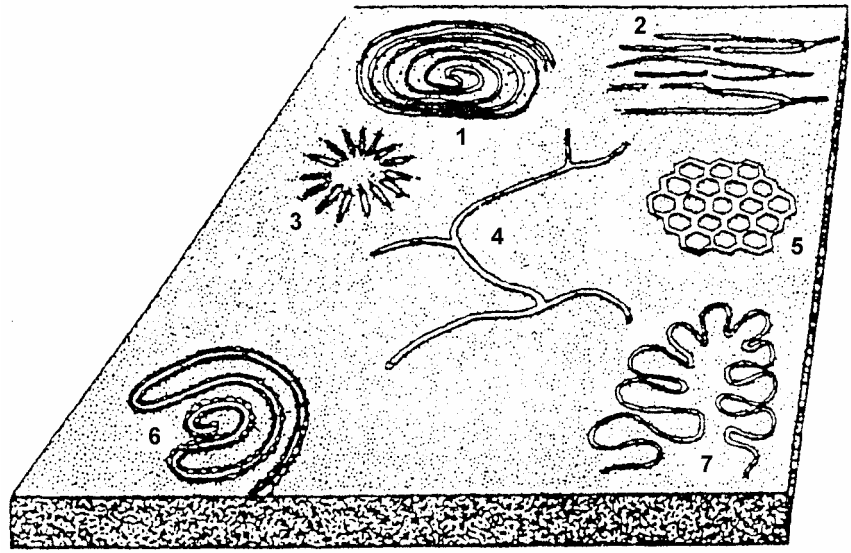


Рис. 53: Ассоциация ископаемых следов, типичных для нереитовой ихнофации. 1 - *Spirorhaphe*; 2 - *Urohelminthoida*; 3 - *Lorenzinia*; 4 - *Megagrapton*; 5 - *Paleodictyon*; 6 - *Nereites*; 7 - *Cosmorhaphe*. По Фрею и Пембертону (Frey & Pemberton, 1984).

Общие ограничения моделей ихнофаций

При работе с ихнофациями, особенно при использовании обобщенных ихнофациальных профилей, следует соблюдать разумную осторожность и помнить о том, что это всего лишь модели и не обязательно, чтобы они выдерживались для всех осадочных бассейнов различных возрастов. Вместо того, чтобы «подгонять» имеющиеся полевые наблюдения под существующие схемы, было бы разумнее начать с обобщения первичных материалов по тому конкретному бассейну, с которым имеет дело исследователь. Набор ихнофоссилий, характерный для каждой из ихнофаций, количество ихнофаций и распределение их по глубине могут в конкретном бассейне существенно отличаться от обобщенной ихнофациальной модели А. Зейлахера.

Осадочные бассейны различаются по многим параметрам, включая температуру воды, ее прозрачность, соленость, насыщенность кислородом, площадь водного зеркала, изолированность или открытость бассейна, характер циркуляции, наличие или отсутствие температурной или плотностной стратификации, наличие придонных течений, количество и состав привносимых или образующихся на месте осадков, консистенция донных грунтов и т. п.

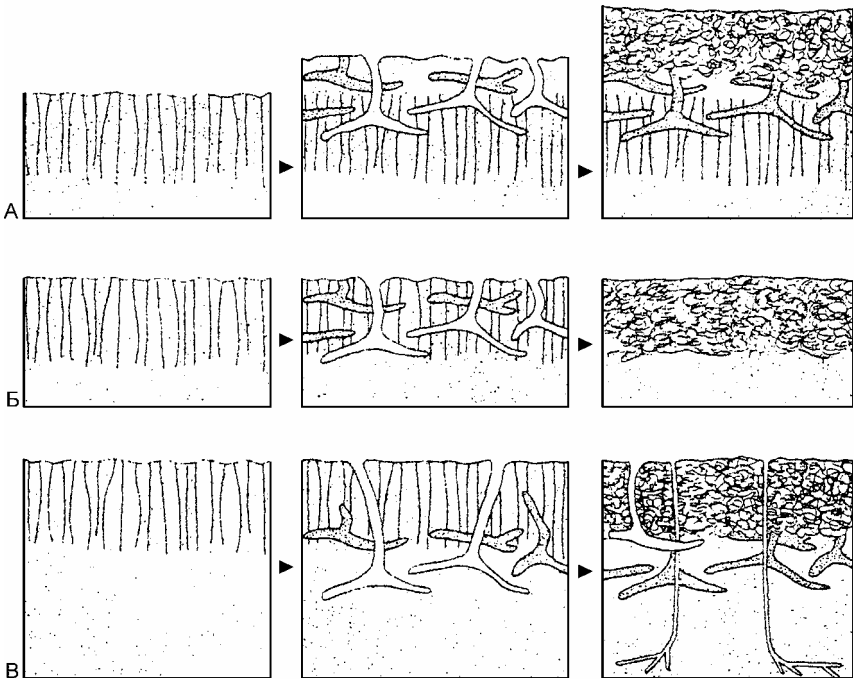


Рис. 54: Сукцессия ихноассоциаций и ихнотекстур. А - постепенное приращение слоя осадка на морском дне приводит к тому, что следы сменяющих друг друга ихнообществ могут сохраниться в осадке один над другим; Б - более характерен, однако, случай, когда быстрая сукцессия сообществ и медленная седиментация приводят к наложению на более ранние структуры более поздних и уничтожению первых; В - по мере развития тиеринга в осадке может возникнуть профиль, который внешне похож на случай показанный на (А), но радикально отличается от него по способу образования. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Естественно, что при таком многообразии параметров обстановки седиментации и соответственно обстановки обитания донных организмов могут быть очень разнообразными. Если учесть еще эволюционный фактор, влияющий на биологические организмы, и приводящий иногда к вытеснению организмов с определенными формами поведения из одних обстановок в другие (например, из мелководных в глубоководные), то становится очевидным, что анализ ихнофаций отнюдь не сводится к их подгонке под существующие схемы.

Главными затруднениями при работе с ихнофациями по сей день остаются, во-первых, широко распространенное представление о том, что ихнофацию можно без дальнейшего специального анализа применять как универсальный «глубиномер», и во-вторых, использование при ихнофациальном анализе «статистики» стандартной «коллекции ихнофоссилилий», собранной с целью изучения и описания ихнофаций.

При таком подходе, ихнофоссилии, извлеченные из породы, которая, несколько раз подвергалась переработке организмами, и отражают активность только последнего по счету обитателя субстрата (см. рис. 54), будут иметь

одинаковый статистический вес с ихнофоссилиями из верхней части случайно сохранившегося перед катастрофическим событием «замёрзшего» профиля.

Вопросы вертикальной ярусности, наложения ихнофоссилий и формирования ихнотекстур будут более подробно рассмотрены в следующем разделе, посвященном ихнотекстурному анализу. Здесь отметим, лишь что ихнотекстуры иногда могут помочь в идентификации ихнофаций, особенно в вертикальных сечениях керна скважин, а иногда, наоборот, развитие ихнотекстуры уничтожает существовавшие на ранних стадиях ихнофоссилии и тем самым затрудняет диагностику ихнофаций. В идеальном случае ихнофациальный и ихнотекстурный анализы должны дополнять друг друга.

Изучение ихнотекстуры (ichnofabric study) возможно осуществлять по вертикальному срезу породы. Однако возникает затруднение, потому что многие ихнотаксоны в двухмерных срезах трудно определяются.

Более подробная характеристика избранных ихнофаций

Не все ихнофации из приведенного списка имеют одинаковое значение для геологической практики. Более подробно мы остановимся на тех из них, с которыми чаще всего приходится иметь дело исследователю при батиметрических реконструкциях и других построениях, связанных с ихнофациями. В эпиконтинентальных бассейнах древности исследователю чаще всего приходится иметь дело со сколитовой, крузиановой, зоофикосовой и нереитовой ихнофациями.

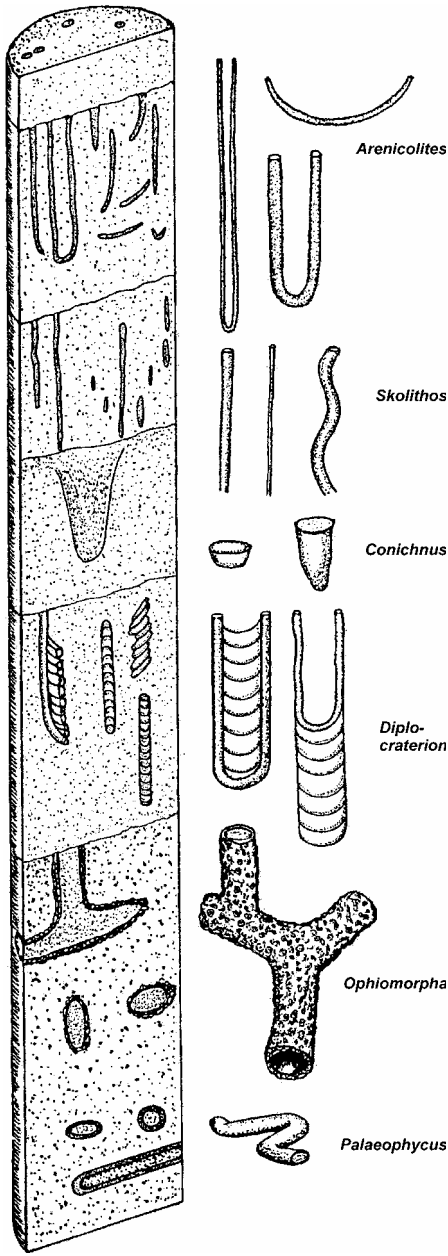


Рис. 55: Основные компоненты сколитовой ихнофации. По Экдейлу и др. (Ekdale et al., 1984).

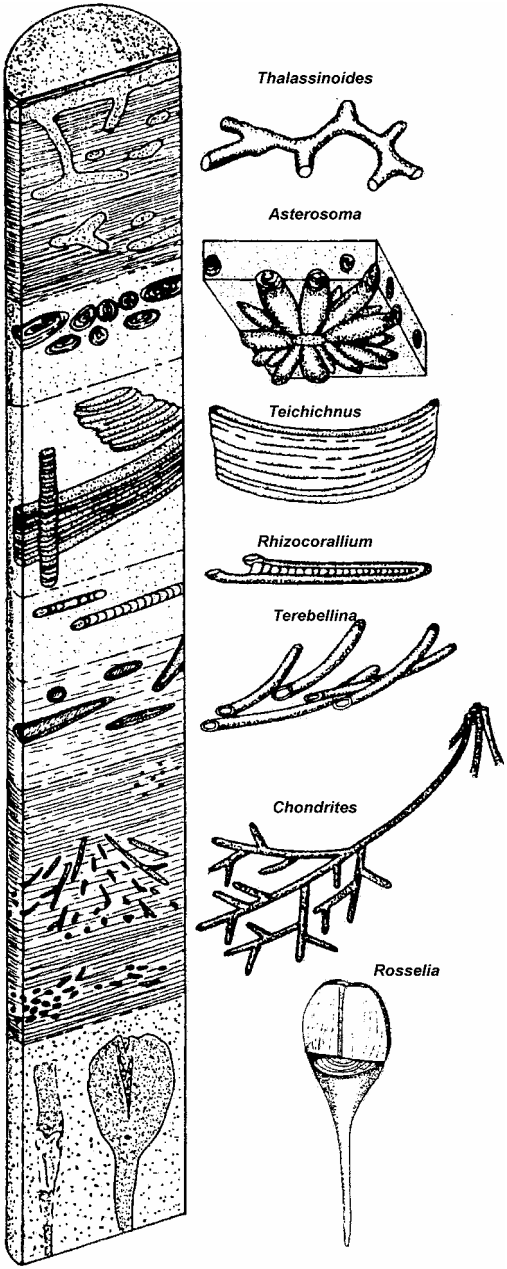


Рис. 56: Основные компоненты крузиановой ихнофации. По Экдейлу и др. (Ekdale et al., 1984).

Основные компоненты склитовой ихнофации (рис.55). Как уже было упомянуто в предшествующем разделе, большинство организмов склитовой ихнофации являются фильтраторами и норки, которые они роют в субстрате, служат прежде всего для защиты и поддержания их тела. Организмы склитовой ихнофации как правило, роют глубокие, в большинстве случаев постоянно обитаемые, жилые структуры (домихния). Организмы, живущие в сыпучем осадке, очень часто имеют жилые структуры с прочными уплотненными стенками, которые могут быть созданы из слизи и песка, склеенного органическими продуктами секреторной деятельности из материала, богатого хитином. Большинство индивидуальных нор оказывается простыми вертикальными шахтами. В более сложных системах ходов также преобладает вертикальная составляющая. Глубокое зарывание является, помимо прочего, еще и способом противодействия постоянному движению зерен песчаного материала на дне в условиях высокой гидродинамической активности.

Основные компоненты крузиановой ихнофации (рис. 56). Бентосные организмы крузиановой ихнофации также используют в качестве источника питания суспензию (фильтраторы) или осадок (илоеды, sediment feeders).

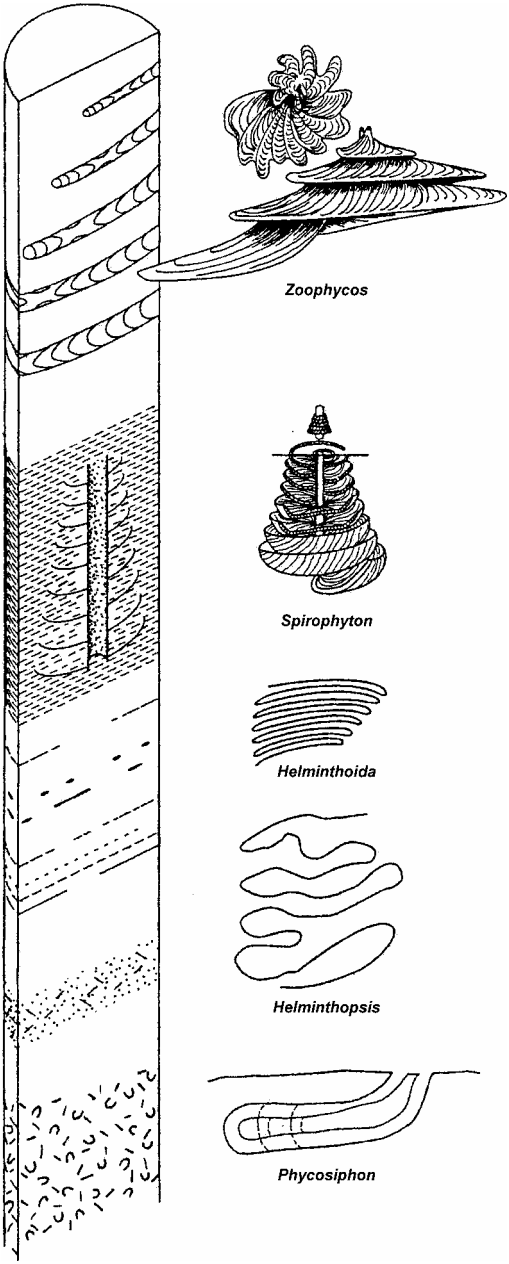


Рис. 57: Основные компоненты зоофикосовой и нереитовой ихнофаций. По Экдейлу и др. (Ekdale et al., 1984).

В ряде случаев один из этих способов питания может существенно преобладать. Кроме фильтраторов и илоедов, для этой ихнофации характерны также хищники и животные, питающиеся падалью (scavengers). По сравнению со сколитовой ихнофацией, осадок на дне здесь лишь в слабой степени перемешивается энергией волнения и сгонными течениями, поэтому его обитатели строят себе обычно неглубокие системы туннелей, в которых преобладают горизонтальные компоненты. Реже встречаются субвертикальные шахты или сильно наклонные норы. Помимо следов жилых структур (домихний) здесь очень многочисленны следы ползания (репихния) и следы отдыха (цубихния), которые, правда, на перпендикулярном сечении породы обычно очень плохо заметны. Некоторые следы отдыха и ползания (например, следы ползания трилобитов – *Cruziana* isp.) очень подробно фиксируют анатомические детали своего производителя и поэтому могут иметь существенное биостратиграфическое значение.

Основные компоненты зоофикосовой и нереитовой ихнофаций (рис. 57). В типичных случаях зоофикосовая и нереитовая ихнофации содержат кроме ведущего ихнорода, давшего им название, также и некоторые другие характерные следы. Изобильным, в частности, является *Chondrites*. В тонкозернистых осадках преобладающей компонентой может быть *Phycosiphon*, который, пожалуй, является и наиболее типичной составляющей нереитовой ихнофации.

Методы получения пищи в условиях большой глубины моря направлены на максимальную эффективность, которая заключается в наиболее полном применянии всех источников питания. В случае илоедов это означает, в частности, тщательное использование всего доступного пространства в ходе пожирания осадка. Преобладают поверхностные следы или следы, расположенные неглубоко под поверхностью осадка с характерной формой: сетчатой (*Paledictyon*, *Megagrapton*, *Protopaleodictyon*), спиральной (*Spirorhaphe*), меандрирующей (*Nereites*, *Cosmorhaphe*), параллельной (*Urohelminthoida*) или звездчатой (*Lorenzinia*). Некоторые «сети» представляют открытые системы коридоров, которые служили ловушками для мелких организмов. Другие были, вероятно приспособлены к пассивному протеканию воды через них и могут поэтому фиксировать направление потоков воды возле дна. Большинство этих структур почти «незаметны» в вертикальных сечениях. По этой причине запись зоофикосовой и нереитовой ихнофаций, наблюдаемых в кернах скважин, бывает очень похожей.

Ихнотекстурный анализ

Ихнотекстурный анализ – это одно из последних по времени своего появления направлений развития палеоихнологических исследований. Как явствует из названия, ихнотекстурный анализ предполагает изучение текстурных особенностей породы, возникших за счет взаимодействия осадка и живых организмов. При этом акцент делается не только на диагностике какого-то определенного следа жизнедеятельности, а также на истории и условиях возникновения текстуры породы, которая может быть результатом сложного и длительного процесса, в котором на разных этапах участвовали различные организмы. Изучение ихнотекстур находит свое приложение в местной и региональной литостратиграфии и секвентной стратиграфии (корреляция разрезов, диагностика и прослеживание ключевых поверхностей) и седиментологии (оценка скорости осадконакопления, глубины эрозии, консистенции грунта, содержания в нем кислорода и т. д.). Кроме того, ихнотекстурный анализ представляет собой необходимую коррекцию данных для ихнофациальной концепции.

Концепция ихнотекстур

В недавнем прошлом одним из источников серьезных конфликтов между приверженцами концепции ихнофаций и основоположниками концепции ихнотекстур был совершенно различный подход к ихнотаксономии. В ихнофациальном анализе обычно используются только ихнофоссилии отличной сохранности, в то время как концепция ихнотекстур делала упор на работу с вертикальными сечениями породы в целом. Критерии определения ихнофоссилий в сравнении с предшествующей практикой казались спекулятивными и весьма размытыми. Это противоречие было постепенно преодолено в связи с возрастающим опытом определения следов по вертикальному сечению, а также с повысившейся осторожностью при их определении. В случае когда в распоряжении исследователя имеется большое обнажение, а не только керн, всегда используется сочетание классического сбора ихнофоссилий с добросовестным изучением вертикального сечения следов жизнедеятельности для оценки их систематической принадлежности.

Для облегчения «корреляции» между изображением следов на вертикальных сечениях породы и превосходно препарированными трехмерными индивидуальными ихнофоссилиями в настоящем разделе приводим изображения основных ихнородов в кернах рядом с их трёхмерной реконструкцией (см. рис. 55-57).

Ярусность следов жизнедеятельности в осадках – тиеринг (tiering). Одним из открытий последнего времени, которое легло, в том числе в основу концепции ихнотекстур и привело к постепенному уменьшению значения простых схем в интерпретациях, основанных на ихнофациях являлось открытие ярусности размещения различных следов в осадке. В конце 80-х годов XX века разные авторы показали, что основные ихнотаксоны, участвующие в переработке осадка, имеют характерное для каждого из них распределение по глубине проникновения в осадок, т. е. ярусность.

Самый верхний ярус сыпучих или мягких осадков является местом жизнедеятельности улиток, двустворчатых моллюсков и т. п. Характерными ихнофоссилиями этой части профиля осадков дна можно считать ихнороды *Planolites* (хорошо заметные в горизонтальных и вертикальных сечениях породы),

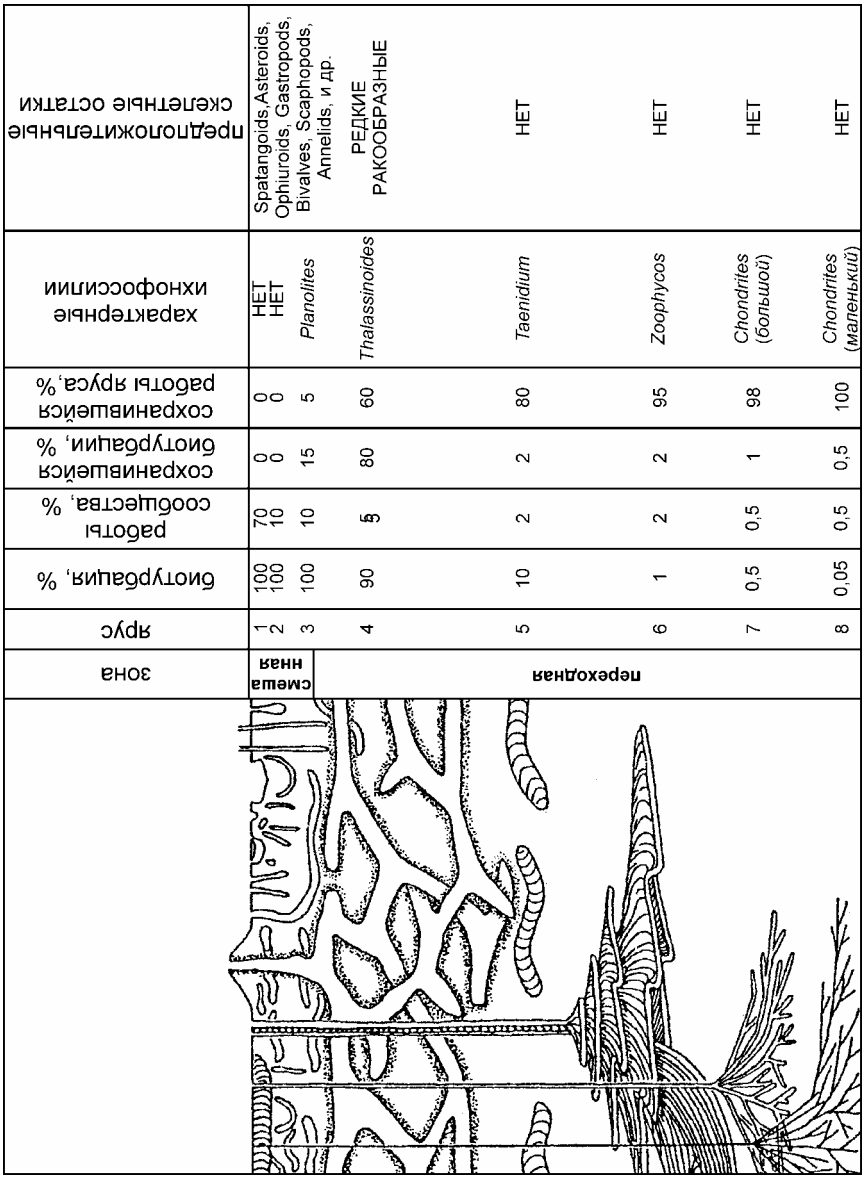


Рис. 58: Генерализованная диаграмма ярусности следов в осадке (тиеринга) для меловых отложений (маастрихтский ярус) Дании. Можно видеть 8 ярусов следов, из которых верхние два являются гипотетическими, но отмечены раковинной фауной. Статистические данные в колонках представляют собой наиболее вероятные количественные оценки, базирующиеся на многочисленных наблюдениях. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Asteriacites, *Cruziana*, *Curvolithus* (в вертикальных сечениях это очень мало

заметные формы) и др. Биотурбация самого высокого яруса оказывается зачастую настолько интенсивной, что осадок практически полностью и неоднократно перемешивается так, что кроме малозаметной «пятнистности», в нем не сохраняются никакие другие характерные следы жизнедеятельности.

Глубже в осадке (зачастую на глубине приблизительно 10 см под поверхностью дна, но в некоторых случаях и значительно глубже) преобладают горизонтальные неровные сети туннелей ихнорода *Thalassinoides*. Ещё более глубокий ярус (*tier*) в основном характеризуется винтообразными или веерообразными следами ихнорода *Zoophycos*. Самой большой глубины проникновения в осадок достигают, как правило, тонкие, радиально разветвляющиеся туннели ихнорода *Chondrites*. Эта схема, однако, весьма приблизительна. Любая изучаемая стратиграфическая единица имеет собственную специфику и поэтому всегда следует перепроверять «модель ярусности» и в случае необходимости ее изменять и переинтерпретировать. При анализе ярусности особенно помогает, например, ситуация когда развивающийся ихнотекстурный профиль был мгновенно перекрыт очень мощным слоем осадка (например, темпестита или

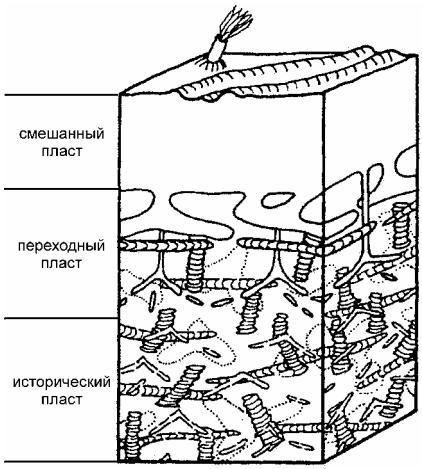


Рис. 59: Смешанный, переходный и исторический пласты. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

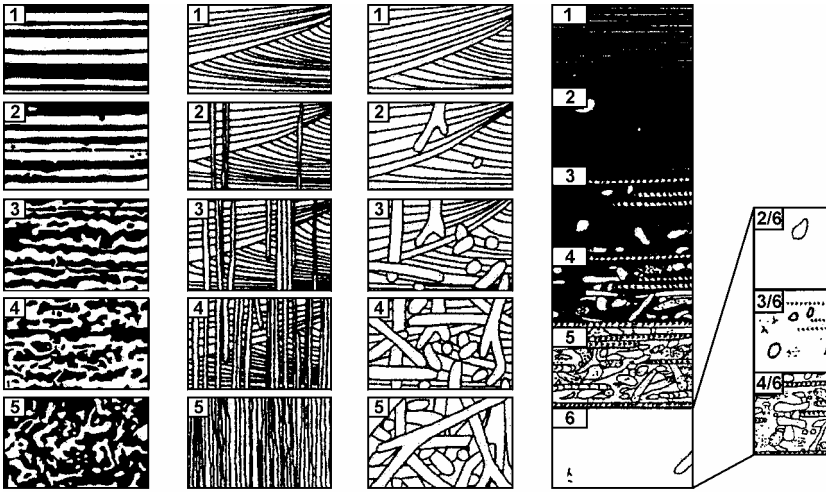


Рис. 60: Ихнотекстурный индекс для различных видов осадочных пород (А-Г). По Дрозер и Боттйер (Droser & Bottjer, 1986).

турбидита) и тем самым оказался предохраненным от дальнейшей биотурбации и эрозии. Такого рода профиль называется «замороженным ихнотекстурным профилем» или «замороженным профилем ярусности» (frozen tiring profile).

Интенсивность биотурбации в отдельных «ярусах» и её последствия. Верхний слой осадка на дне бассейна седиментации может быть многократно перемешан до однородной массы, так что очень часто бывает сложно отличить его слой других слоев, которые вообще никогда не подвергались биотурбации (главным образом в метаморфических породах, например сланцах, в которых давление создало вторичное расслоение – сланцеватость). Этот верхний слой ихнотекстурного профиля обозначают как слой перемешивания (*mixed layer*).

Начиная с определённой глубины полное перемешивание в осадке уже не происходит и встречаются только покинутые организмами норки. Здесь, по сути дела, уже начинается окончательная геологическая запись биотурбации и слой, который здесь начинается, обозначают как исторический (*historical layer*). Между слоем перемешивания и историческим выделяют обычно переходный слой (*transition layer*) (рис. 59).

Количественная оценка биотурбации. Еще в XIX веке были предприняты первые попытки количественно оценить биогенную активность, запечатленную в осадочной породе. Так, например, скопления близкорасположенных вертикальных трубок обозначались ихнородовым названием *Skolithos*, в то время как тождественные по форме и размерам следы встречающиеся редко рассеянными в породе – как *Tigillites*. Такой подход к таксономическим различиям сообществ на основе высокой или низкой интенсивности биотурбации был уже давно оставлен. Первую вполне удовлетворительную количественную классификацию биотурбации, которая в свое время не была в полной мере оценена по достоинству, предложил Реинек (Reineck, 1967). Она предлагает шесть так называемых градаций биотурбации:

Градации	Биотурбация,%	Классификация
0	0	Небиотурбированный
1	1-5	Очень слабо биотурбированный
2	5-30	Слабо биотурбированный
3	30-60	Средне биотурбированный
4	60-90	Сильно биотурбированный
5	90-99	Интенсивно биотурбированный (но некоторые физические структуры все же различимы)
6	100	Полностью биотурбированный

В настоящее время для количественной оценки биотурбации очень часто используется так называемый ихнотекстурный индекс (*ichnofabric index,* сокращение ii) предложенный Дрозер и Боттиер (Droser & Bottjer 1986; см. рис. 60). Две основные модификации индекса имеют пять или шесть степеней. Степень 6 вводится в случае, когда возможно «на фоне» полностью переработанного осадка различить последующие поколения следов, число которых определяется самостоятельно. Результат приводится в виде дроби, например 3/6.

Ихнограмма, приведенная на рис. 61 основана на анализе ii буровой скважины и может быть очень хорошим подспорьем для корреляции, главным образом в случаях, когда нет других данных, например, когда раковинные фосси-

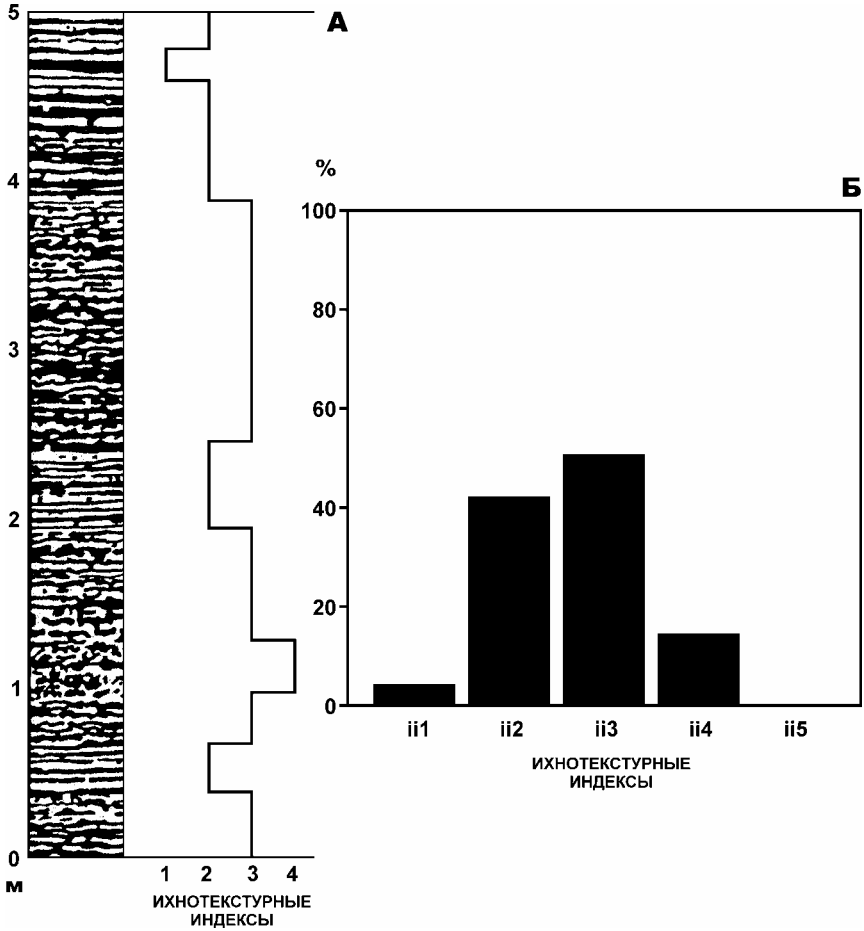


Рис. 61: Ихнограмма разреза. По Ботье и Дрозер (Bottjer & Droser, 1991).

лии, построенные из кальцита или арагонита, оказываются растворенными при диагенезе (рис. 62).

Ихнотекстурная диаграмма в настоящее время является стандартным средством для описания и анализа биогенных текстур. На основе интерпретации изображения взаимно пересекающихся ихнофоссилий на диаграмме определяются последовательность седиментационных и биогенных процессов и процент площади, на которой результаты этих процессов сохранились. Построение и описание таких диаграмм представляют сначала некоторые сложности. Постепенно, однако, с возрастающим опытом исследователя построение ихнотекстурных диаграмм становится рутинной работой. По горизонтальной оси откладывается в процентах площадь, которую занимает определённая осадочная механическая или биогенная структура от вертикального сечения породы. Для облегчения графического построения эта шкала, как правило, делается логарифмической. На вертикальную

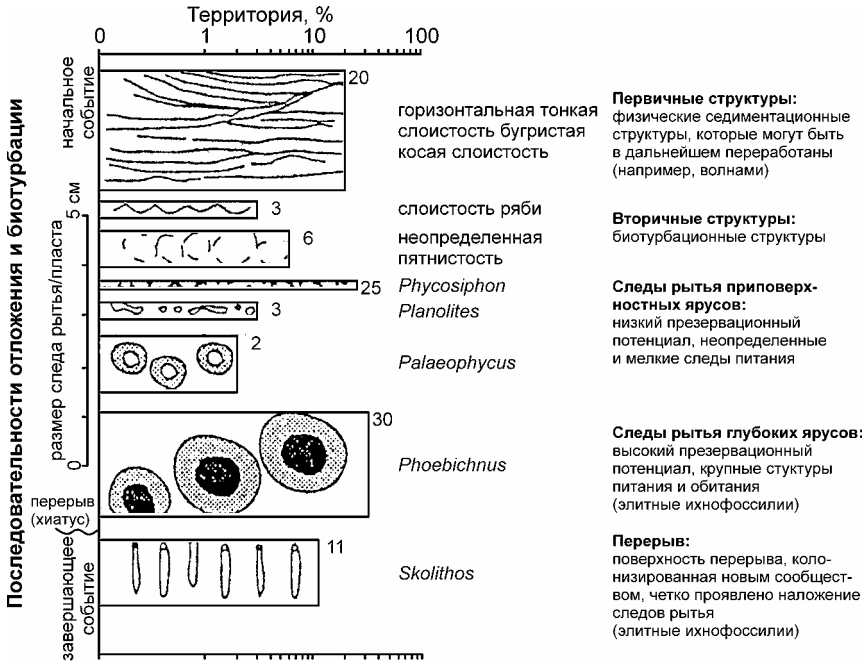


Рис. 62: Ихнотекстурная диаграмма. По Р. Бромли (Bromley, 1996)

ось выносятся значки, схематически изображающие отдельные осадочные события и ихнотаксоны в такой последовательности, в которой они образовались. Последовательность образования выявляется обычно с помощью анализа пересечения отдельных биогенных структур. Структура, которая образовалась позже, всегда пересекает структуру, образовавшуюся ранее. При полевых исследованиях необходимо уделять значительное внимание изучению вертикальных сколов или срезов и пришлифовок породы, с тем, чтобы выяснить эти соотношения. Условные обозначения, как правило, рисуются таким образом, чтобы была видна относительная величина слоев с определённым типом ламинации, туннелей, шпрейт-структур и т. п.). Очень удобна документация отдельных элементов ихнотекстуры в натуральную величину.

Типичные примеры ихнотекстурных диаграмм при разной степени биотурбации (см. рис. 63). Очень полезно перед изучением ихнологической литературы и построением собственных диаграмм попытаться «пересказать» историю развития ихнотекстурного профиля для каждого из изображенных субстратов. Шесть диаграмм на рис. 63 отражают большинство типичных обстановок, с которыми обычно сталкиваются исследователи в ходе полевой практики.

Примеры ихнотекстур и ихнотекстурных диаграмм, приведенные на рис. 64 подводят нас к интерпретационному понятию колонизационного окна (*colonisation window*). Этим термином обозначается определённый период времени, в течение которого данный субстрат в данном месте был открыт для колонизации его организмами. Этот период начинается с осаждения осадка и

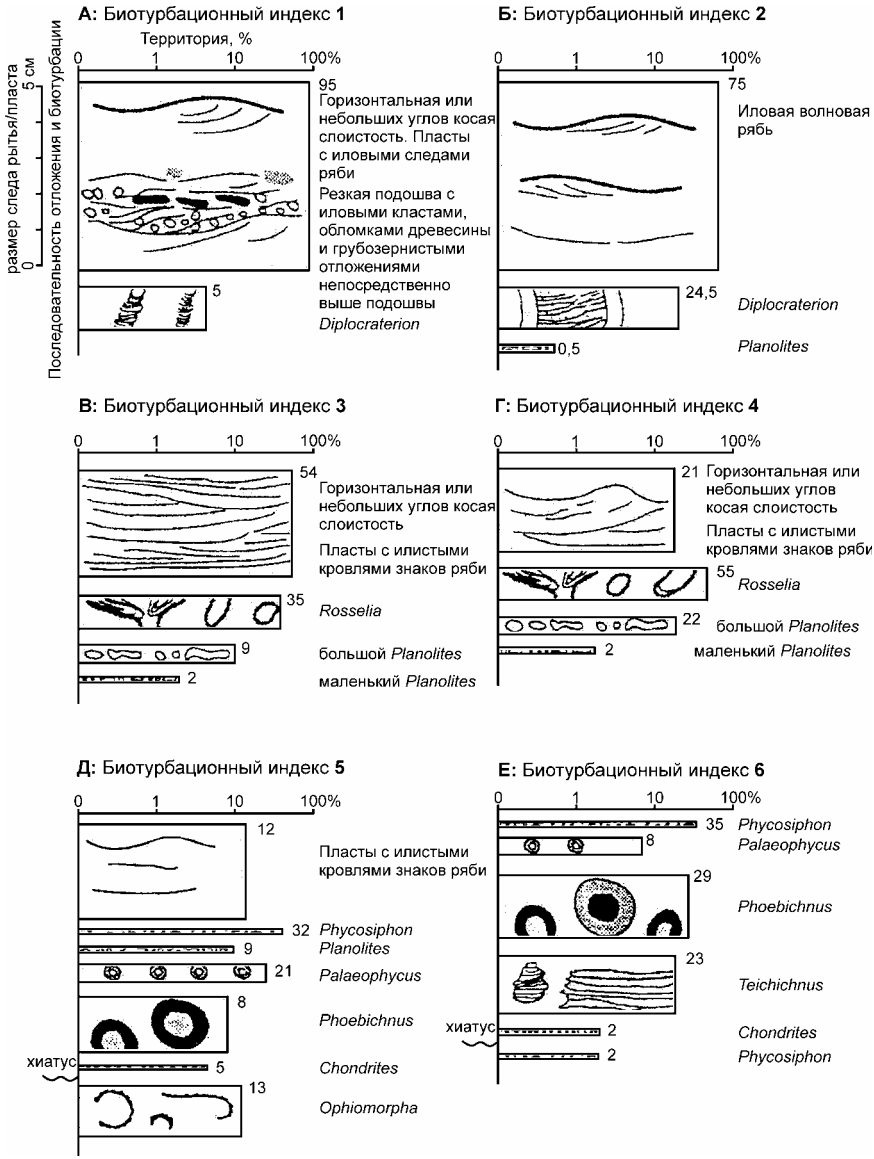


Рис. 63: Градации ихнотекстурного (биотурбационного) индекса.

завершается его эрозией или перекрытием таким мощным слоем последующего осадка, что дальнейшая его переработка инфауной уже невозможна. Типичная береговая (shoreface) ихнотекстура (см. левый столбец) характеризуется почти

непрерывным колонизационным окном. Субстрат песчаного бара перед береговой линией (левый средний столбец) может быть открытым для колонизации несколько месяцев и даже лет. Баровые отмели в эустариях подвергаются колонизации только в течение промежутка времени от нескольких часов до нескольких дней (правый средний столбец). Заполнения каналов в эстуариях (правый столбец) подвергаются колонизации очень неравномерно. Началом колонизационного окна может быть событийный вброс осадков или, с почти одинаковой вероятностью, глубинная эрозия осадка, который до этого времени не подвергался колонизации.

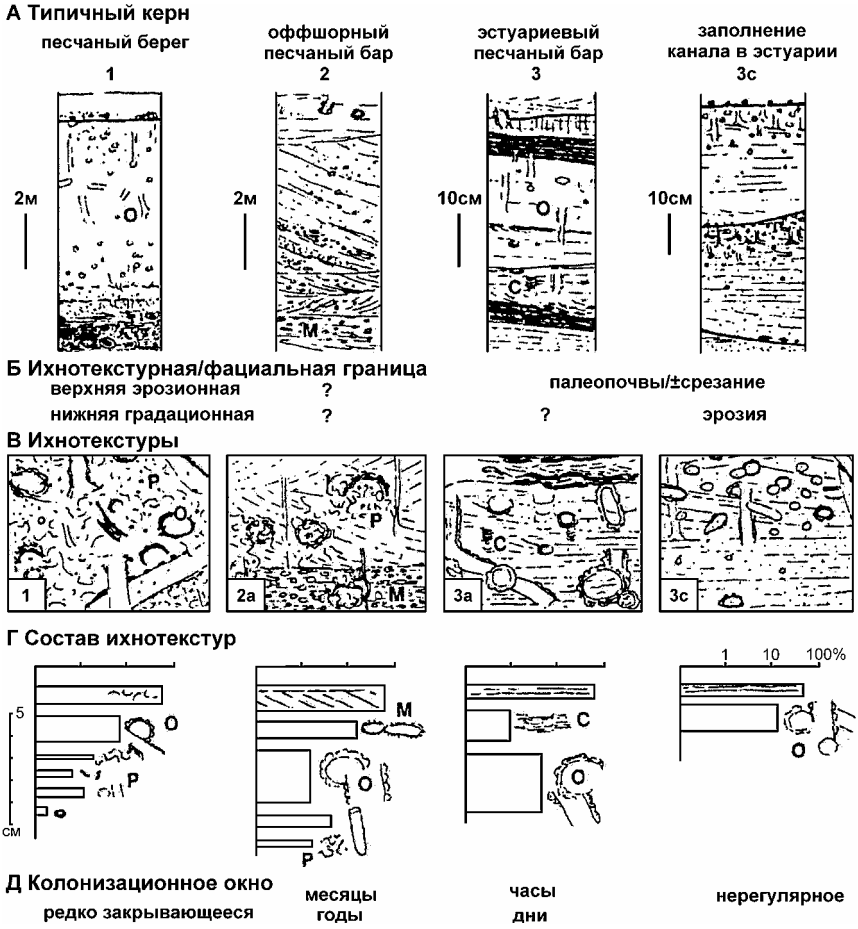


Рис. 64: Иллюстрация понятия колонизационного окна. По Пембертону (Pemberton, 1989).

Ихнотекстуры, динамика седиметации и эрозия

До сих пор при разборе ихнологической записи основное внимание обращали на изложение устойчивых обстановок (ихнофаций) или событий, для которых предполагается более или менее циклическая повторяемость (ихнотекстура

с характерной «ярусностью» и способом взаимного пересекания следов). Изменение ихнологического содержания записи может, конечно, означать более принципиальное изменение среды. Выявление этих изменений является одной из основных задач палеоихнологического анализа разреза. С точки зрения анализа среды, очень важно, что ихнологическая запись во многих случаях наиболее полна, ее легко исследовать и интерпретировать. Приведем примеры, которые иллюстрируют различные изменения среды седиментации, зафиксированные изменением в ихностроении. Они относятся к юрскому периоду и взяты из работы Боцкелие (Bockelie, 1991) (см. рис. 65).

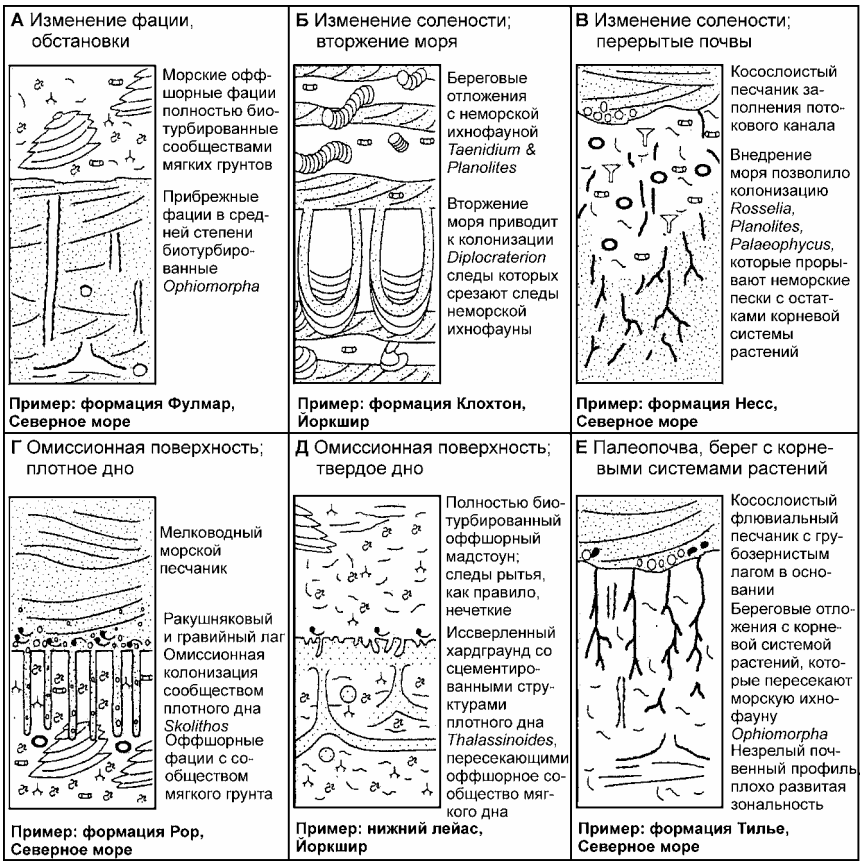


Рис. 65: Изменения условий осадконакопления, зафиксированные в ихнотекстурах. По Боцкелие (Bockelie,1991).

А. ***Изменение фации и среды.*** В нижней части рисунка показаны косослоистые пески с биотурбацией, представленной ихнородом *Ophiomorpha*, что характерно для предфронтальной зоны пляжа. Налегающая порция осадка полностью подвержена биотурбации с несколькими до сих пор хорошо сохранившимися компонентами (шпрейты – *Teichichnus*; петляющие следы –

Phycosiphon), что показывает диверсификацию прибрежной среды. С точки зрения классической схемы ихнофаций Зейлахера, можно сказать, что это изменение означает передвижение береговой линии и переход в данном пункте от сколитовой ихнофации к крузиановой.

Б ***Изменение засолённости – кратковременная морская трансгрессия*.** Аллювиальные речные отложения с характерными нерегулярной формы активно заполненными туннелями, которые сверху пересекаются хорошо проявленными следами U-образной формы с перемычками – шпрейтами (ихнород *Diplocraterion*) являются доказательством морской трансгрессии. Поскольку море на данном месте не оставило никаких осадков (действие морской среды заключалось в преобладающей эрозии), следы ихнорода *Diplocraterion* являются единственным доказательством этой трансгрессии. Эти следы вновь заполнены материалом речной поймы, а в перекрывающем слое имеются гетерогенные аллювиальные отложения с ихнородами *Taenidium* (туннели с обратным заполнением формы «месяца») и *Planolites* (простые туннели).

В. ***Переход от наземной к морской среде***. Песок с хорошо сохранёнными корневыми следами растений указывает на колонизацию осадка высшими растениями и соответственно наземную среду (внизу). Этот слой неравномерно переработан сверху морскими следами жизнедеятельности *Rosselia*, *Palaeophycus* (туннели с футеровкой стенки) и *Planolites* (более простые туннели). Как и в предыдущем случае, это свидетельствует о кратковременной морской трансгрессии. Непосредственно выше залегают осадки грубозернистого выполнения речного русла без биотурбации.

Г. ***Поверхность ненакопления (omission surface) в форме плотного дна (firmground)*.** Нижний слой в этом изображении полностью подвергнут биотурбации с несколькими хорошо сохранившимися компонентами (шпрейты – *Teichichnus*; петляющие следы – *Phycosiphon* и др.), что указывает на прибрежную среду. Данный слой резко «просверлен» вертикальными шахтами, которые возникли, вероятно, в частично закрепленном плотном грунте (firmground) и похожи на представителей ихнорода *Skolithos.* С одинаковой вероятностью можно предположить, что плотный осадок изрыт следами *Thalassinoides* (см. ниже). Налегающий слой представляет собой сложнопереслаивающиеся пески без биотурбации.

Д. ***Поверхность ненекопления (omission surface) в форме твердого дна (hardground)*.** Нижний слой в этом изображении аналогичен предшествующему случаю. Этот слой пересечен хорошо сохранившимися мощными туннелями ихнорода *Thalassinoides*, которые возникли в период, когда поверхность ненакопления была лишь частично уплотнена (firmground). На следующем этапе произошло дальнейшее укрепление грунта с его полной цементацией и возникновением следов сверлений (?*Gastrochaenolites*). Налегающий слой опять полностью подвергнут биотурбации с несколькими сохраненными компонентами, что говорит о возвращении к обычной обстановке седиментации прибрежной среды.

Е. ***Зарастание предфронтальной зоны пляжа наземной растительностью*.** В самой нижной части находятся косослоистые пески с ихнородом *Ophiomorpha*, которые пересекаются корнями растений. Общее перемещение субстрата вверх по профилю может указывать на начальные стадии поч-

вообразования (в случае подтверждения методами почвоведения). Выше следует грубозернистое выполнение речного русла.

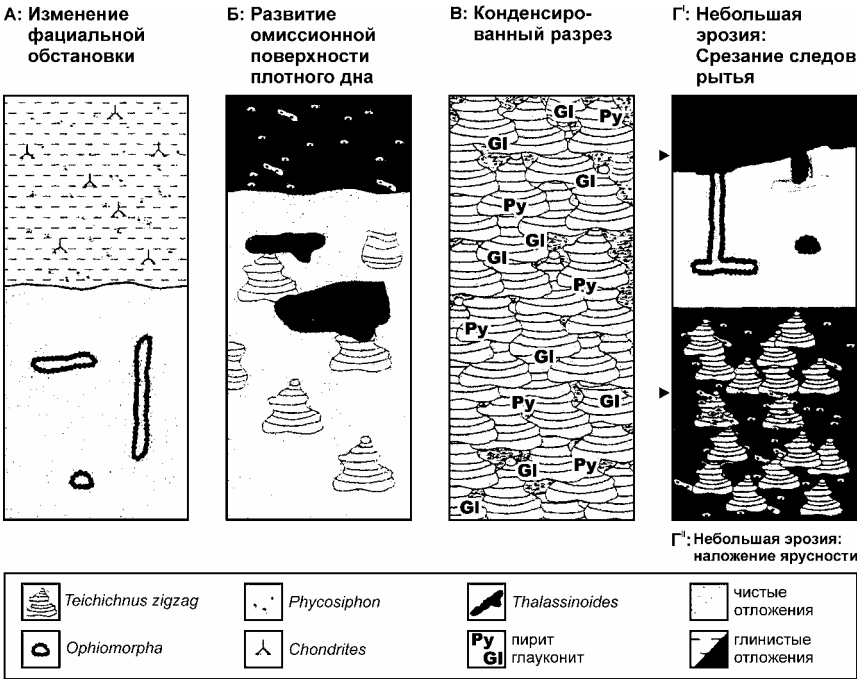


Рис. 66: Динамика седиментации и эрозии в ихнотекстурах фулмарской свиты (мел Северного моря). По Боцкелие (Bockelie 1991).

Менее диверсифицированные ихнососообщества также могут показывать изменение среды или специфическую динамику седиментации и эрозии, как это видно на примерах ихнотекстур из фулмарской свиты (Мел Северного моря). Эти примеры (рис. 66) также заимствованы из работы Боцкелия (Bockelie, 1991).

А. ***Смена гидродинамической энергии среды.*** Изменение фаций в этом случае отмечено переходом от песков с нечёткой слоистостью и периодическим наличием следов *Ophiomorpha* к серым аргиллитам со следами *Chondrites*. Такое изменение может обозначать переход от отложений высокой гидродинамической энергии к отложениям низкой гидродинамической энергии, например от предфронтальной зоны пляжа к забаровой среде, характеризующейся определённым стрессом (пониженная солёность воды, ограниченные источники питания и т. п.).

Б. ***Развитие плотного дна (firmground).*** Ранняя стадия развития плотного дна фиксируется песчаником с карбонатным цементом и следом *Teichichnus*, который пересекается туннелями *Thalassinoides*. Эти туннели практически не деформированы и выполнены черным аргиллитом, который находится над песчаником. Если бы песок не был частично уплотнен, следы *Thalassinoides* не могли бы существовать и туннели разрушились бы перед выполнением их

илистой массой из перекрывающего слоя. Аргилит имеет единственный, заметный элемент биотурбации, которым являются следы *Phycosiphon*. Эти ихнофоссилии интерпретируются как следы проедания осадка, как правило, в условиях пониженного содержания в нем кислорода.

В. ***Формирование конденсированного разреза.*** Конденсированный разрез (медленное, но непрерывное осадконакопление без возникновения поверхностей плотного и твердого дна) отмечен пересекающими друг друга следами *Teichichnus* и гнездами пирита и глауконита.

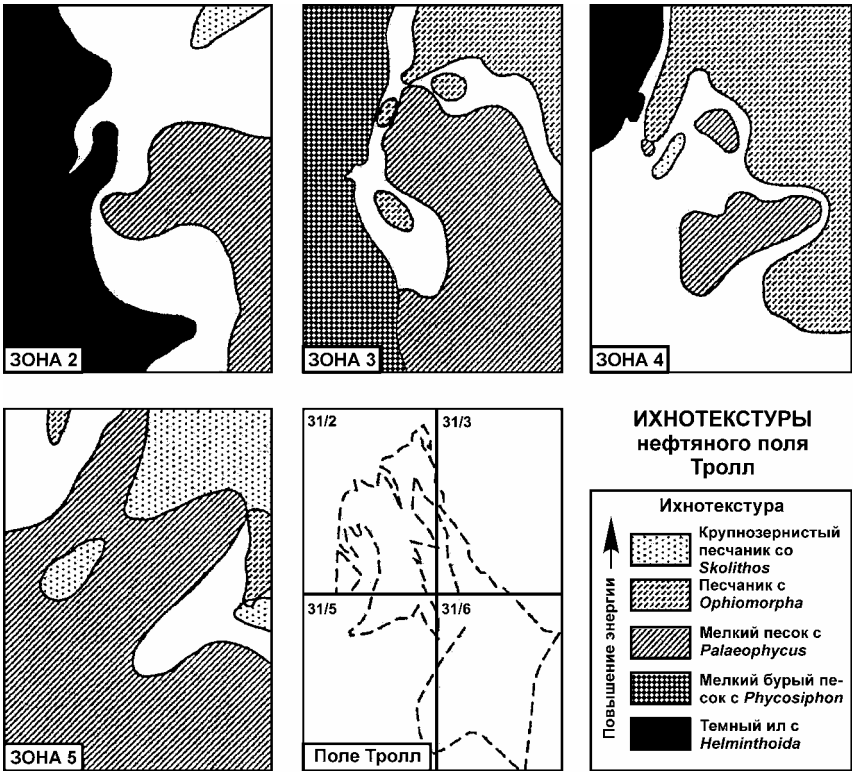


Рис. 67: Карты ихнотекстур нефтяного поля Тролл для последовательных временных срезов, демонстрирующие изменение динамики среды. По Боцкелие (Bockelie 1991).

Г. ***Доказательство эрозии на поверхности дна.*** На уровнях, обозначенных стрелками, подлежат эрозии несколько сантиметров ранее отложенного осадка. Верхняя стрелка показывает горизонт из которого начинаются шахты следов *Thalassinoides*. Из сравнения со следами того же ихнорода в таком же слое видно, что верхняя часть следов *Thalassinoides* должна была быть срезана эрозией. Нижняя стрелка показывает на обстановку, когда след верхнего яруса (тиера), в данном случае *Phycosiphon*, пересекает след более глубокого яруса, которым в изображенном случае является *Teichichnus*. Эту

ситуацию нельзя объяснить иначе как эрозией нескольких сантиметров ранее отложившегося осадка.

Латеральные и вертикальные изменения ихнотекстур в специфических условиях.

Пример использования ихнотекстур для палеогеографических и седиментологических реконструкций демонстрируют работы Боцкелие (Bockelie, 1991). В осадочном чехле Северного моря (нефтяное поле Тролл) им были составлены карты ихнотекстур для четырёх залегающих одна на другой хроностратиграфических единиц (здесь обозначены как зоны; рис. 67). В общем случае он различает следующие типы ихнотекстур: (1) с преобладанием следа *Phycosiphon*, (2) с преобладанием следа *Palaeophycus*, (3) с преобладанием следа *Ophiomorpha* и (4) с преобладанием следа *Skolithos*. Все изучаемые породы литологически отвечают песчаникам или пескам, хотя связанные с *Phycosiphon* несколько более мелкозернистые, по сравнению с песчаниками и песками связанными со *Skolithos.* Таким образом, ихнотекстуры помогают понять изменение распределения областей с высокой и низкой гидродинамической энергией в бассейне. На первом этапе существовал большой контраст между западной частью поля (фикосифоновая ихнотекстура) и северо-восточной частью (сколитовая ихнотекстура). На следующем этапе развития произошло частичное уменьшение контраста и в заключительной стадии фактически исчезла низкоэнергетическая среда.

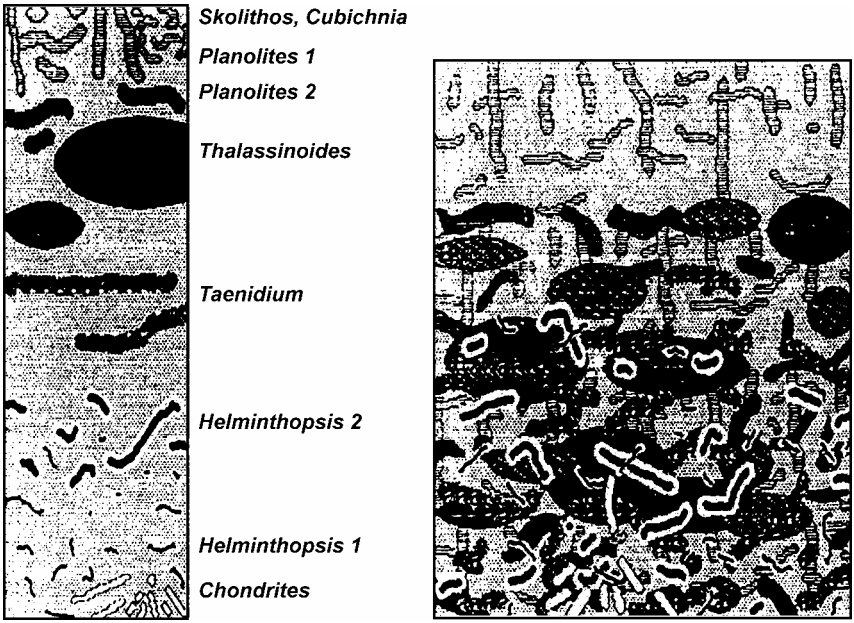


Рис. 68: Анализ взаимного пересечения биогенных структур. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

Реконструкция ихнотекстуры производится на основе анализа взаимного пересечения биогенных структур. Когда ихнотекстура образована более сложной

комбинацией ихнотаксонов, она может служить своего рода «справочником» об определённом этапе геологической истории субстрата. Чтобы провести такую реконструкцию, необходимо проанализировать довольно большое количество вертикальных срезов породы и обнаружить образец, где, по крайней мере хотя бы частично сохранилось исходное вертикальное распределение следов. С наибольшей вероятностью, такое распределение сохраняется в верхней части донного профиля, где осадконакопление было внезапно завершено, а эрозия не произошла. В случае прошедшей эрозии сохранившийся образец представлял бы ихнотекстуру более глубокой части профиля. Наглядный пример был опубликован Бромли (Bromley, 1996; см. рис. 68). Первая диаграмма справа на рисунке показывает ихнотекстуру мелкозернистого осадка мелкого моря. В нижней части профиля можно различить несколько морфологически разнообразных типов туннелей и наблюдать их взаимные пересечения. По этой части профиля нельзя однозначно определить, на какой глубине от поверхности осадка возникали отдельные типы туннелей. Нельзя также достоверно выяснить, отражает ли очередность их пересечений, кроме глубины рытья, еще и влияние изменений в донном сообществе. Однако в результате анализа всего образца можно получить достоверную картину глубинного распределения отдельных типов туннелей, а также убедиться, что изменения сообщества обитателей дна в данном случае не имеют большого влияния на ихнотекстуру.

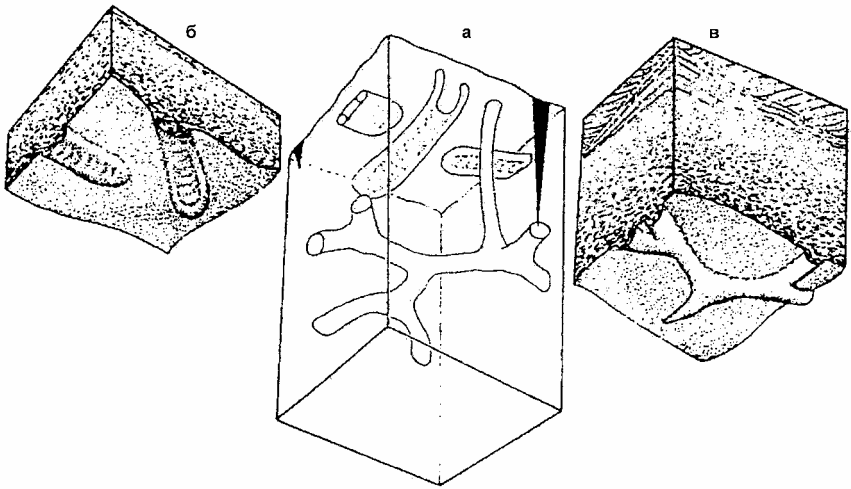


Рис. 69: Оценка глубины эрозии на основе анализа ихнофоссилий.

Знание распределения следов жизнедеятельности по глубине, получение которого объяснено на предшествующем примере, позволяет оценить глубину эрозии на основе анализа ихнотекстуры. Например, известно, что в слоях данной свиты обнаружены следы ихнорода *Rhizocorallium* в 2 см под поверхностью дна и сеть туннелей *Thalassinoides* в 20 см под дном (рис. 69а). В случае, когда в этой свите в подошве слоев присутствует *Rhizocorallium,* сохранившийся как выпуклый гипорельеф, можно быть уверенным, что произошла эрозия именно 2 см осадка

(рис. 69б). Аналогично *Thalassinoides*, сохраненный как выпуклый гипорельеф в подошве слоя, доказывает эрозию 20 см субстрата (рис. 69в).

Схема ярусности следов во флише палеогена Апеннокин, опубликованая Ухманом (Uchman, 1995; см. рис. 70), иллюстрирует следующий важный момент вертикальных изменений ихнотекстур в некоторых слоистых разрезах. Наличие тех или иных ихнотаксонов в разрезах четко слоистых толщь, как правило, оценивается по отдельным слоям, которые обычно пронумерованы. Оказывается, что некоторые животные были способны «рыть» так глубоко, что своими туннелями пересекали несколько слоев. Это обстоятельство может быть обнаружено только на очень качественных и наглядных обнажениях. Но его всегда следует иметь в виду, чтобы избежать ошибочного определения ихнотаксона в том слое, для которого он на самом деле является чужеродным.

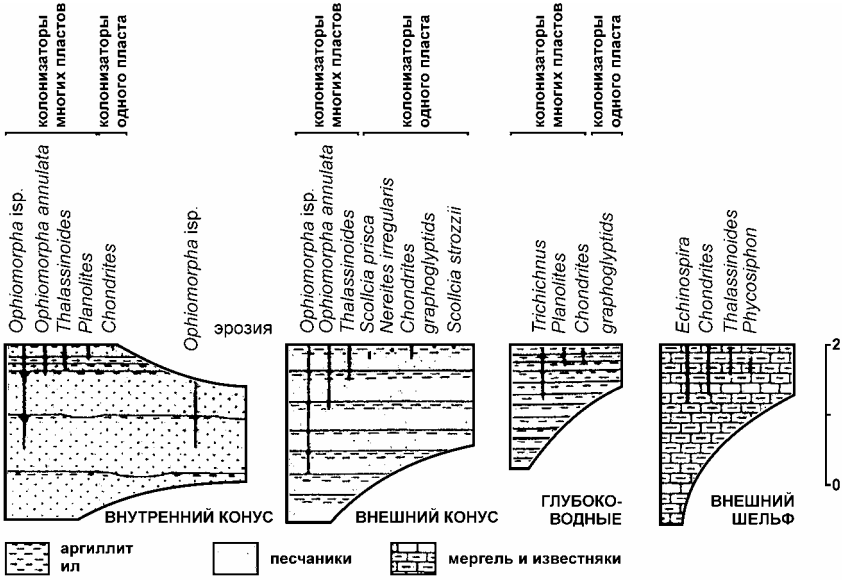


Рис. 70: Ярусность (тиеринг) ихнофоссилий во флише. По Ухману (Uchman, 1995).

Разрушение структур осадочных пород биотурбацией (рис. 71; Бромли 1996) может иметь различный глубинный диапазон. Когда глубина биотурбации меньше, чем обычная ритмичность осадконакопления, которую отделяют частные колонизационные окна (А), ихнологическая запись хорошо разборчива. В случае же, когда биотурбация глубокая, отдельные колонизационные окна могут в записи совпадать (Г), или вообще быть неотличимыми (Д).

Из приведенных примеров вытекает, что вертикальная ярусность ихнотекстур в значительной мере зависит от скорости осадконакопления (рис. 72). Рисунок 72А показывает типичную картину биотурбации в случае медленного непрерывного осадконакопления, когда скорость биотурбации выше, чем скорость накопления осадка. Рисунок 71Б показывает быстрое накопление осадка или быстрое наступление аноксии или оба эти случая одновременно. Чередование медленного и быстрого накопления осадка (72В) ведёт к ритмическому

чередованию биотурбированного осадка и осадка, в котором сохранилась исходная, тонкая слоистость. Ритмическая седиментация, сопровождаемая эрозией (72Д), имеет похожий эффект. В результате медленного, постепенного

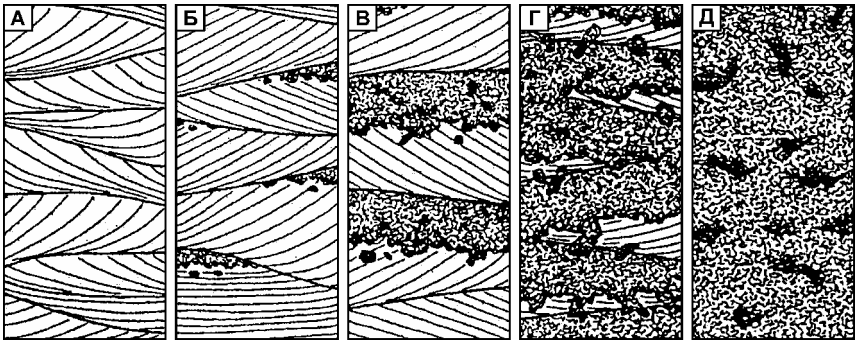


Рис. 71: Серия моделей, иллюстрирующих равновесие между глубиной эрозии и мощностью элементарных осадочных подразделений, при постоянной скорости и глубине биотурбации. В случае равновесия между глубиной эрозии и мощностью осадочных подразделений, образуются сбалансированные ритмы (В); в случае (Б) эрозия глубже и срезает поверхности биотурбации и большую часть биотурбированного осадка; В случае (А) следы биотурбации не сохраняются, однако было бы опрометчиво считать, что данная обстановка седиментации была лишена жизни и биотурбация здесь не происходила; в случае (Г) мощности элементарных осадочных подразделений меньше и лишь небольшие островки косослоистой текстуры сохраняются не затронутыми биотурбацией; в случае (Д) механогенные осадочные текстуры полностью уничтожены биотурбацией. По Р. Бромли (Bromley, 1996).

осадконакопления, прерываемого периодами без осадкообразования (72Г), возникает ритмическое чередование ихностроений с преимущественно вертикальными компонентами и ихностроений с преимущественно « горизонтальными» компонентами.

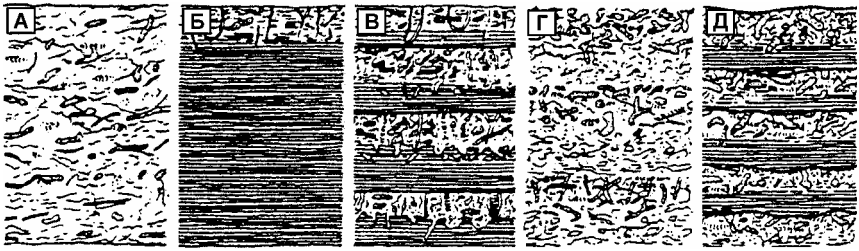


Рис. 72: Соотношение ихнотекстур и скоростей осадконакопления. По Пембертону (Pemberton, 1992). Более подробное разъяснение в тексте (страницы 75-76).

Когда многократно повторяется относительно небольшое вмешательство организма в осадок, это может вызвать постепенное исчезновение первичной текстуры осадка и даже замену преобладающего типа седиментационных зерен в породе. Рисунок из работы Тедесцо и Уонлесс (Tedesco & Wanless, 1991; см. рис. 73) показывает норы ихнорода *Asterosoma*, которые заполняются в результате штормовых событий транспортируемым сгонными течениями материалом. Осадок, перемещаемый штормами (рис. 73А), не имеет возможности осаждаться в

данной части бассейна (не хватает аккомодационного пространства), и единственной возможностью его сохранения являются именно засыпки нор. Учитывая медленную аккумуляцию и повторное образование нор (рис. 73Б-Г), исходный субстрат постепенно оказывается полностью замещенным (Д). Похожую обстановку можно обнаружить в ордовикских отложениях окрестностей С.-Петербурга. В разрезе волховского горизонта таким способом местами аккумулировался глауконит, а в кундаское время – железистые ооиды.

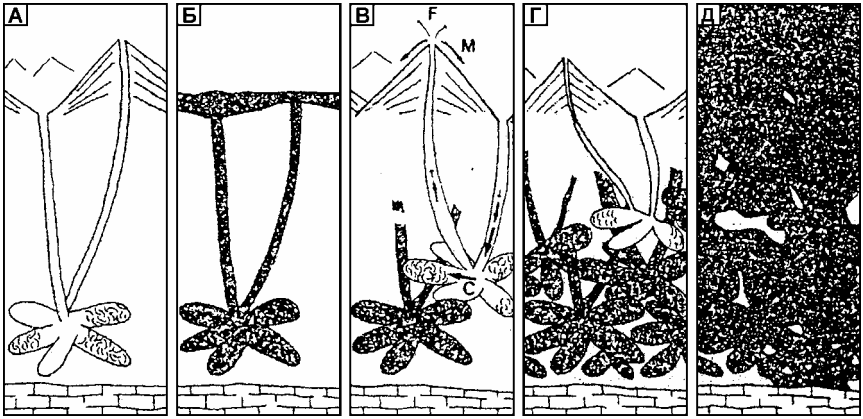


Рис. 73: Замщение одного типа осадка другим в результате деятельности инфауны. По Тедеско и Уонлесс (Tedesco & Wanless, 1991). Более подробное разъяснение в тексте (страницы 76-77).

Следует обратить внимание на то, что некоторые следы жизнедеятельности связаны с определённой глубиной субстрата, тогда как другие встречаются в довольно большом диапазоне глубин. Это хорошо отражает рис. 74, заимствованный из работы Ухмана и Ветзела (Uchman & Wetzel, 1991), который показывает основные ихнотаксоны, участвующие в формировании ихнотекстур карпатского флиша. К ихнотаксонам с более широким диапазоном распространения в данном случае принадлежит *Scolicia*, и наоборот, ихнотаксоном, связанным с определённой глубиной, является *Nereites*.

Чередование седиментации и эрозии дна может быть очень хорошо зафиксировано в ихнологической записи следами, обозначаемыми как «эквилибрихния» (*Diplocraterion*) или жилыми норками (*Ophiomorpha*). Способ такой записи показывает рис. 75.

Ихнотекстуры и окисление воды и донного осадка

Следствием нехватки кислорода в воде и в донном осадке (т. е. в воде заполняющей поры) является общее понижение интенсивности жизнедеятельности на поверхности дна и внутри осадка, также развитие специфических жизненных стратегий, которые позволяют своим носителям выживать, несмотря на неблагоприятные условия среды.

Понижение интенсивности использования субстрата зачастую проявляется в уменьшении мощности смешанного и переходного слоев осадка; начиная с не-

которого уровня дефицита кислорода в осадке оба слоя исчезают совершенно и остается только неповреждённая первичная ламинация (рис. 76).

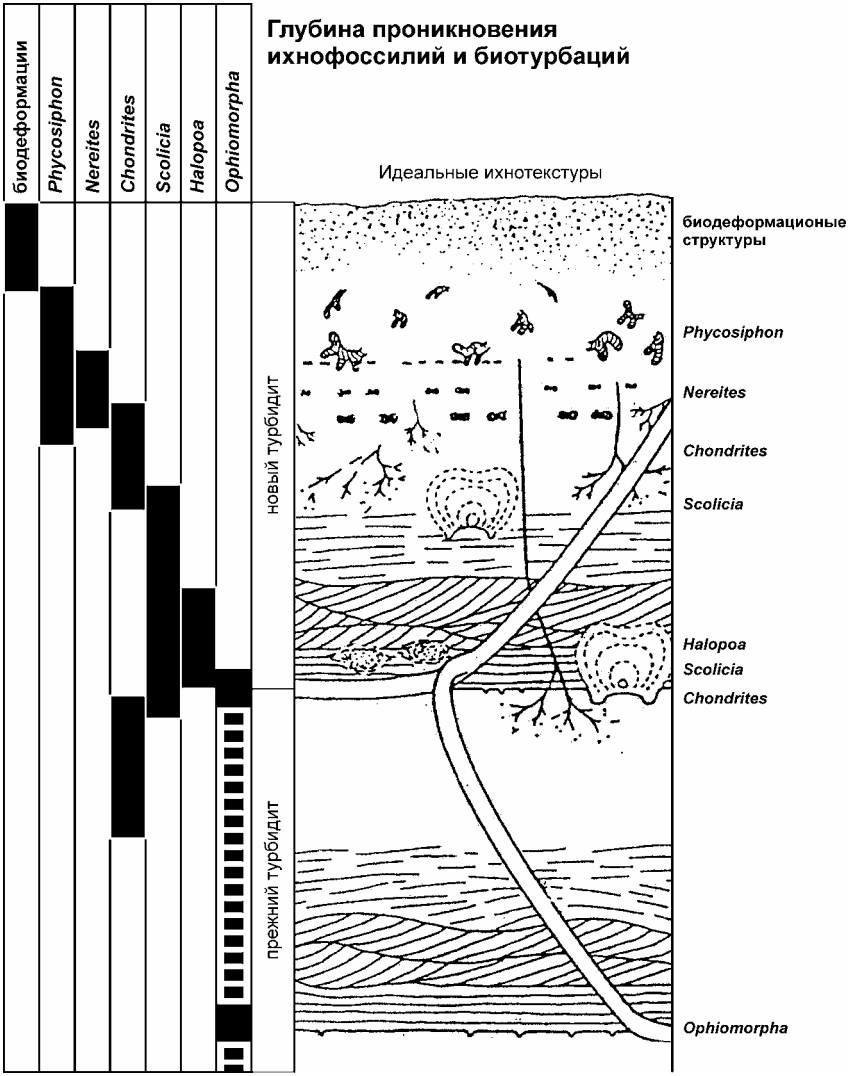


Рис. 74: Распределение ихнотаксонов по вертикали в турбидитовых отложениях. По Ухману (Uchman, 1991).

Модификацией этого случая может быть «косое» (при достаточно глубоком срезе породы) расположение отдельных ихнофоссилий глубоких «ярусов» по отношению к поверхности дна (рис. 77 А, Б).

Взаимносвязь ихнотекстур с окислением воды и донного осадка описывают ряд моделей, анологичных модели рекуррентных ихнофаций. Наиболее общей, полезной и в то же время практичной является модель, опубликованная Саврдой и Боттйером (Savrda & Bottjer, 1986; рис. 77Б).

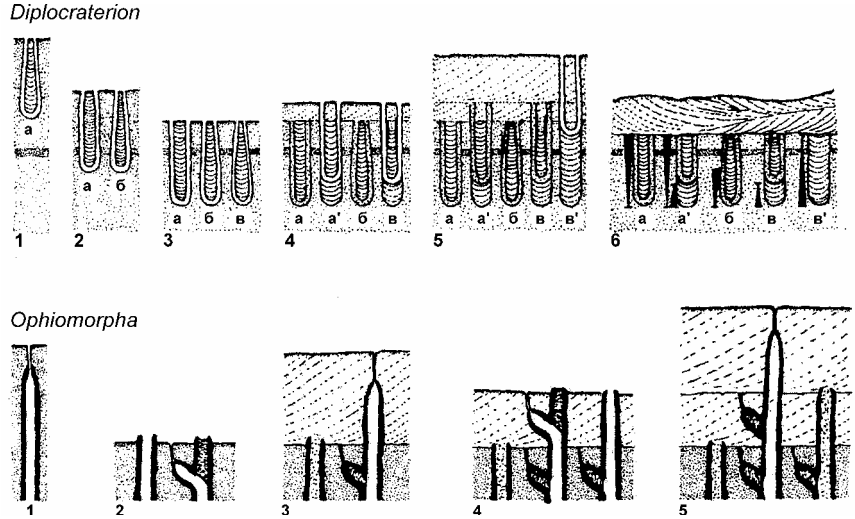


Рис. 75: Примеры чередования эпизодов эрозии, седиментации и биотурбации по Фрею (Frey, 1975).

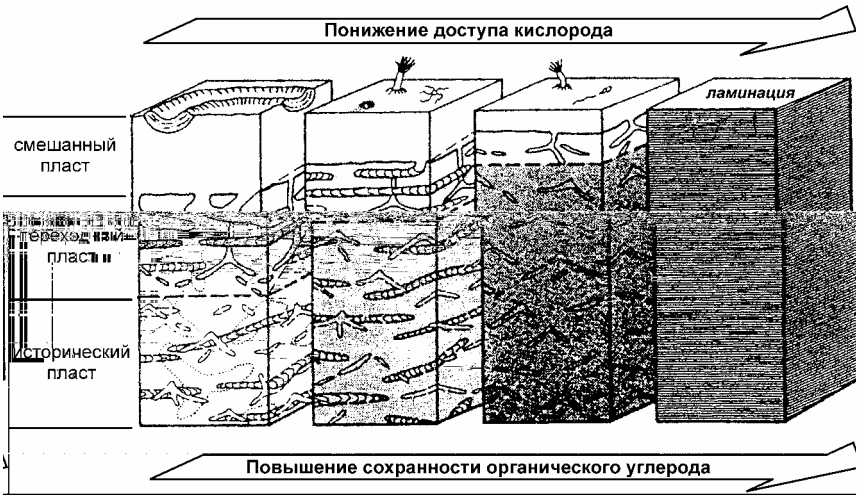
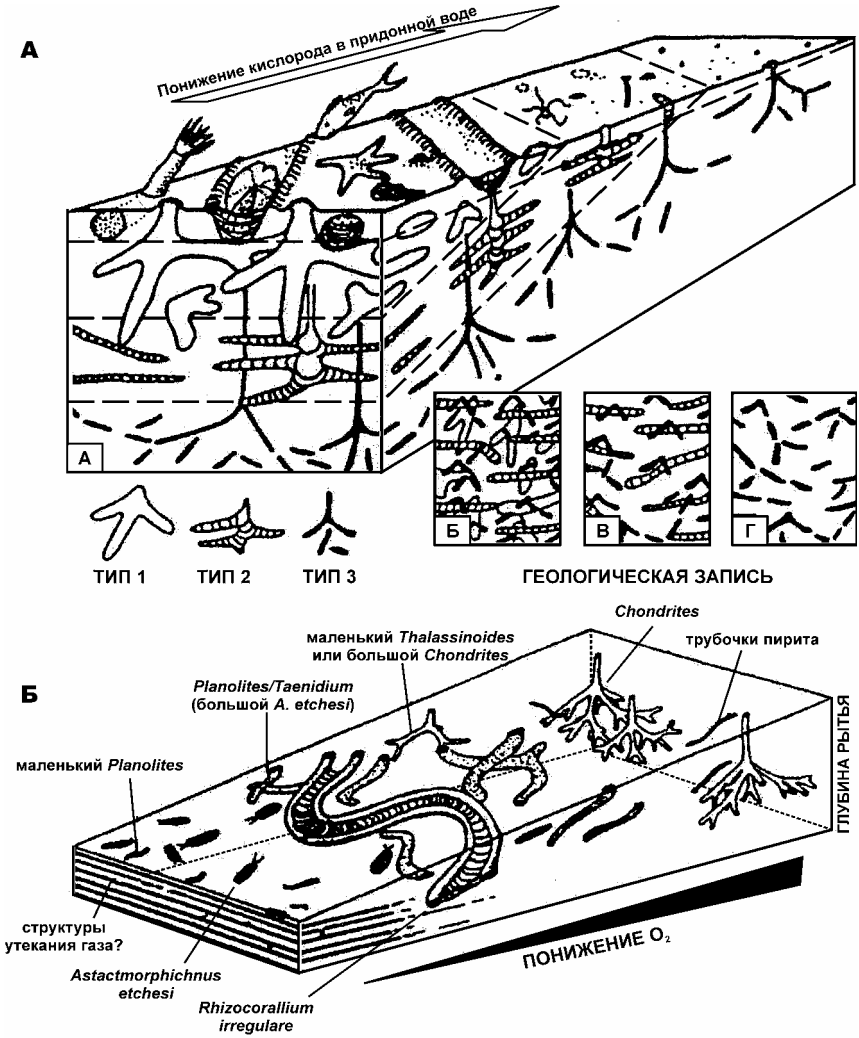


Рис. 76: Понижение интенсивности использования субстрата, живущими в осадке организмами при понижении содержания в нем кислорода. По Саврда и Боттйер (Savrda & Bottjer, 1986).

Рис. 77 (следующая страница)**:** Модели взаимосвязи ихнотекстур и содержания кислорода в воде и осадке. По Саврда и Боттйер (Savrda & Bottjer, 1986).


А
Понижение кислорода в придонной воде
А
Б
В
Г
ТИП 1
ТИП 2
ТИП 3
ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ЗАПИСЬ
Б
маленький Thalassinoides
или большой Chondrites
Chondrites
трубочки пирита
Planolites/Taenidium
(большой A. etchesi)
маленький Planolites
ГЛУБИНА РЫТЬЯ
структуры
утекания газа?
Astactmorphichnus
etchesi
Rhizocorallium
irregulare
ПОНИЖЕНИЕ O2
ОКИСЛЕНИЕ ВОДЫ ДНА
В
Хорошо окисленный осадок
Анаэробный осадок
Planolites
Thalassinoides
Zoophycos
Chondrites
Thalassinoides
Zoophycos
Chondrites
Zoophycos
Chondrites
Chondrites
глубина в осадке
окисление поровых вод
размер ходов рытья

Ихнотекстурная запись содержания кислорода в воде и донном осадке в ходе седиментации также имеет соответствующие ограничения, как и другие приложения концепции ихнотекстур. Прежде всего следует иметь в виду, что животное очень часто роет норку в слое осадка, который был осажден уже значительное время. Организм, таким образом, создаёт след в осадке, условия возникновения которого могли быть для него совершенно неблагоприятными. Слой тёмного субстрата возникшего в условиях дизоксии или аноксии и «просверленный» сверху туннелями возникшими в эпизоде окисления обозначается специфическим термином «piped zone» (трубчатый слой или трубчатя зона; рис. 78).

Используя все упомянутые подходы и принципы и применяя их к анализу керна скважин возможно реконструрировать кривую содержания кислорода в осадке по величине изменений ихнотекстуры и по скорости их протекания. Гипотетическую стратиграфическую колонку с соответствующей кривой содержания кислорода опубликовали Саврда и Боттйер (Savrda & Bottjer, 1986; рис. 79).

Рисунок 80 иллюстрирует положение, по которому не только изменение количества кислорода в воде и осадке способствует распространению организмов с различными стратегиями воспроизведения потомства.

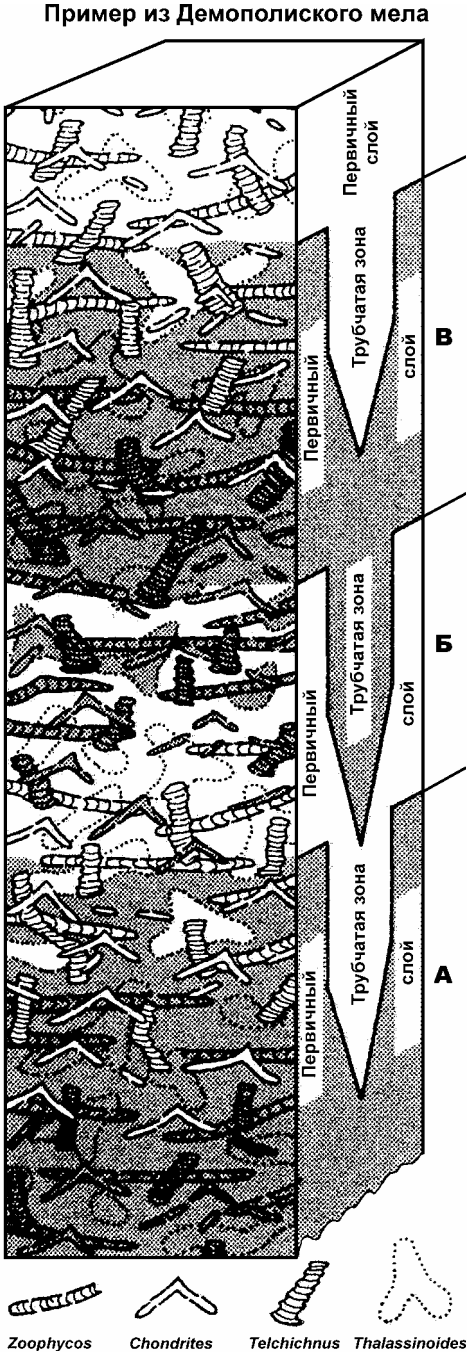


Рис. 78: Проникновение осадков позднее отложенного слоя в отложения предшествующего слоя по ходам роющей фауны и формирование «трубчатой зоны». По Саврда и Боттйер (Savrda & Bottjer, 1986).

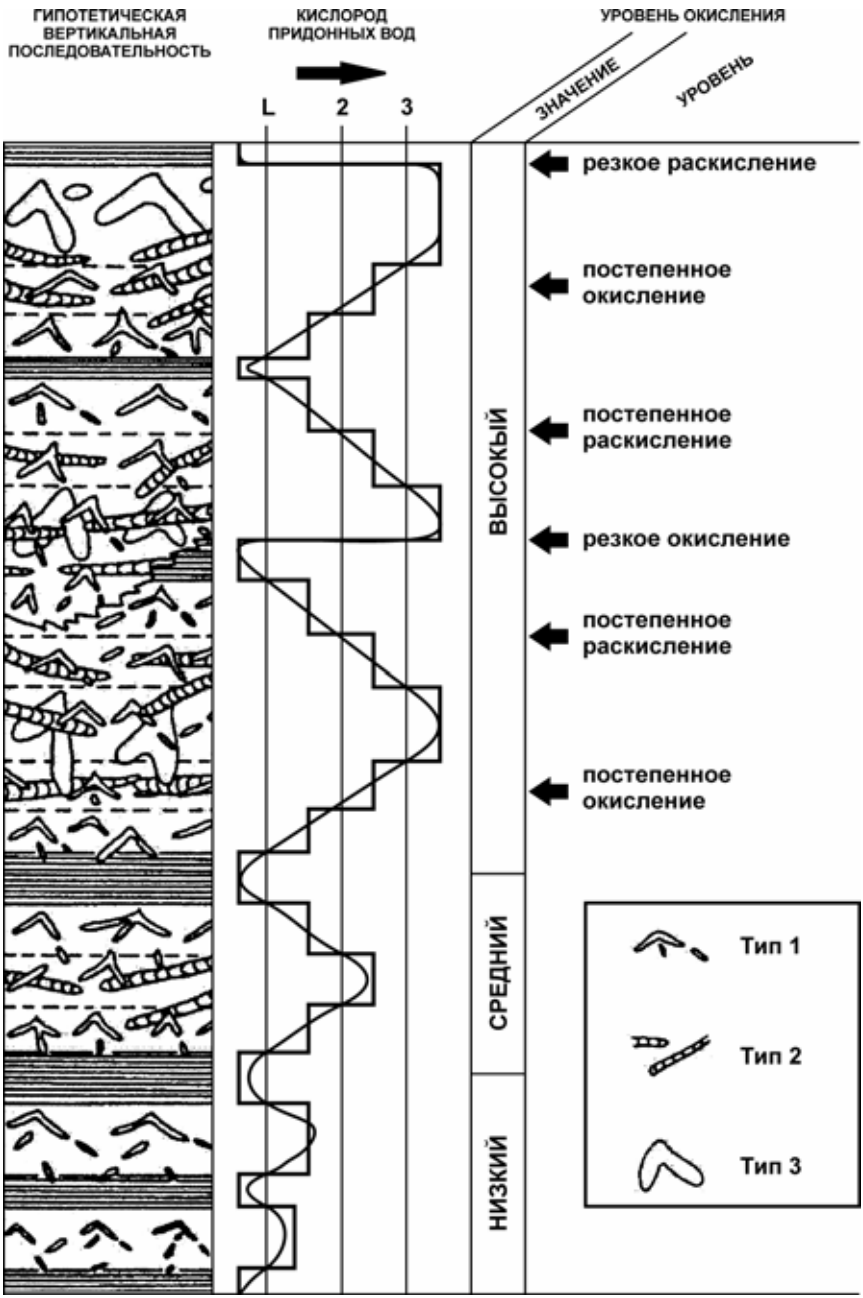


Рис. 79: Реконструкция кривой содержания кислорода в осадке по ихнотекстурам. По Саврда и Боттйер (Savrda & Bottjer, 1986).

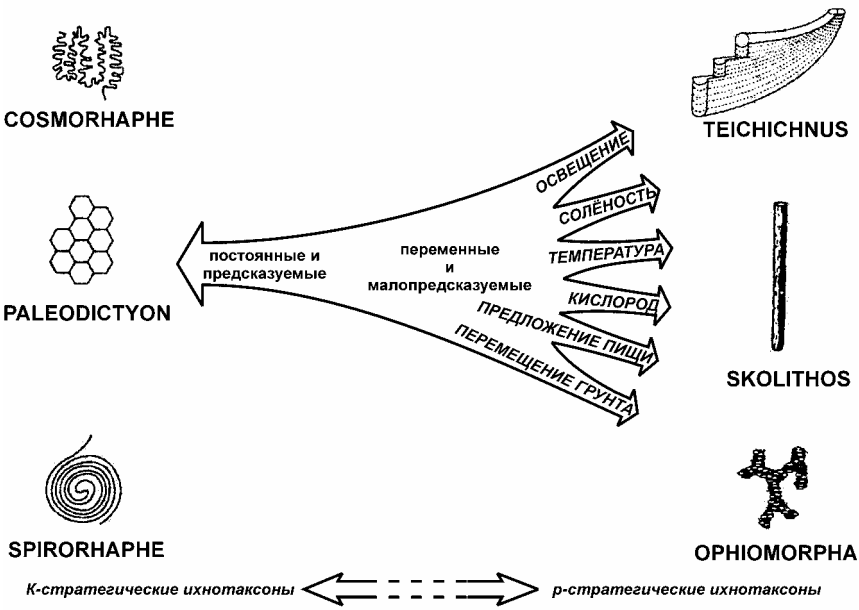


Рис. 80: Факторы, влияющие на стратегии воспроизведения потомства у организмов, ответственных за формирование ихнотаксонов. По Экдейлу и др. (Ekdale et al., 1984).

Ихностратиграфия

Давно уже стало общеизвестным высказывание, что следы жизнедеятельности не имеют такого стратиграфического значения, как остатки самих животных и/или растений. Действительно, по следам жизнедеятельности мы очень редко можем достоверно судить о том, какое животное было ответственно за их формирование. Известно также, что различные во всех других отношениях животные в определенных ситуациях могут оставлять практически неразличимые или очень сходные следы жизнедеятельности. В месте с тем, одно и то же животное может оставлять, в зависимости от условий среды, морфологически очень несходные следы.

По меткому выражению Р. Ф. Геккера (1964), следы жизнедеятельности представляют собой «окаменевшее поведение» животного, а поведение, как известно, может меняться даже в процессе онтогенеза. В то же время определенный тип поведения может быть характерен для различных, даже не родственных животных и быть очень устойчивым во времени и в пространстве. Может быть поэтому многие известные ихнороды характеризуются очень широким диапазоном стратиграфического распространения. Все это, казалось бы, полностью отрицает какую-либо стратиграфическую значимость следов жизнедеятельности. Однако из-за того, что ихнофоссилии не имеют такого биостратиграфического значения, как «телесные» ископаемые, вовсе не значит, что они не имеют вообще никакого стратиграфического значения.

Существуют по меньшей мере три случая, когда ихнофоссилии могут быть успешно использованы для целей стратиграфического анализа. Во-первых, в случае, когда след является различимым отпечатком животного или морфология следа тесно связана с конкретным организмом, ответственным за его формирование. Во-вторых, в случае, когда возможно исследовать направление развития поведения отдельных групп животных или целых сообществ. Наконец, в-третьих, в случае, когда с помощью ихнологического анализа возможно существенно детализировать описание разреза и использовать ихнофоссилии как критерий для локальной и региональной корреляции (см. рис. 81)

Первую из отмеченных возможностей иллюстрирует, например, «крузиановая стратиграфия» разработанная А. Зейлахером (Seilacher, 190). Следы *Cruziana* широко распространены в отложениях нижнего и среднего палеозоя и поскольку следы трилобитов определенной морфологии теснейшим образом связаны с отдельными родами и семействами трилобитов, они являются очень хоро-шими руководящими ископаемыми, особенно, в тех случаях, когда остатки самих животных не сохранились. А. Зейлахер описал около 30 видов следов *Cruziana,* каждый из которых имеет сравнительно узкий стратиграфический интервал распространения (Seilacher, 1970). В результате при условии хорошей сохранности по этим ихнофоссилиям возраст содержащих их отложений оказывается возможным определить с точностью до системы, а в ряде случаев и до отдела.

«Крузиановая стратиграфия» успешно применяется для датировки нижнепалеозойских отложений, особенно на уровне границы кембрия и ордовика. В Южной Америке, Ньюфаундленде, Западной Европе, Северной Африке и на Аравийском полуострове отложения пограничного между кембрием и ордовиком интервала представлены кварцевыми песчаниками, мощностью, до 500 м, содержащими многочисленные ихнофоссилии, включая следы *Cruziana,* и практически

без скелетных остатков фауны. «Крузиановая стратиграфия» является в таком случае простейшим и, по сути дела, единственным методом определения возраста этих отложений.

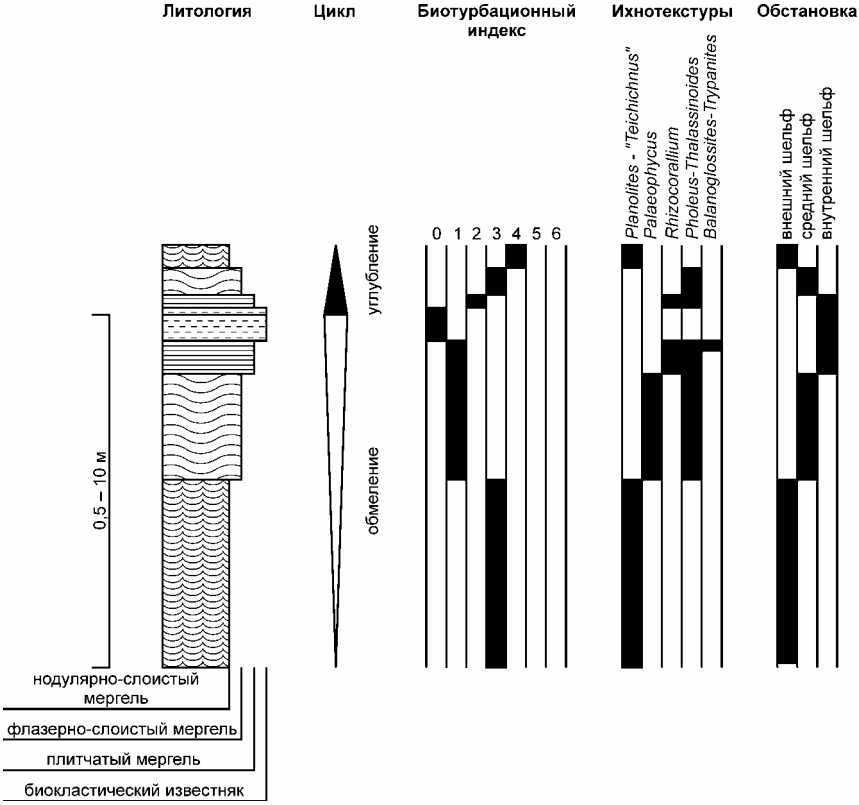


Рис. 81: Распространение следов жизнедеятельности в идеализированном циклите известняка «Мушелькальк». Мезозой Западной Европы. По Кнаусту (Knaust, 1998).

Вторую из отмеченных возможностей иллюстрирует использование следов жизнедеятельности при проведении границы между кембрием и докембрием и соответственно подошвы фанерозойской эонотемы. Интенсивность биотурбации и характер развития ихнценозов в ряде случаев используются для глобальной корреляции подразделений ордовикской системы (на уровне отделов) (Sprinkle et al., 1999; см. рис. 82). Сюда же относится учет постепенного уменьшения плотности и частоты встречаемости сколитовых поселений («pipe rock») в течение палеозойской эры (рис. 83).

Следует также отметить уточнение с помощью ихнофоссилий интервала стратиграфического распространения некоторых биотаксонов, например наземных рептилий (Сенников, 2006), и некоторых важных биотических событий, в частности, начала колонизации суши артроподами (MacNaughton at al., 2002; Trewin and McNamara, 1995).

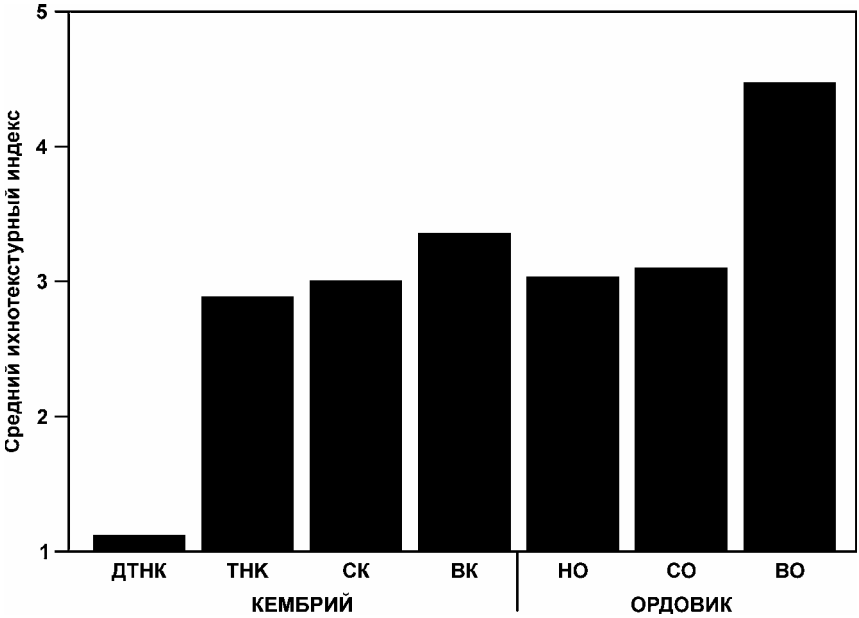


Рис. 82: Интенсивность биотурбации в кембрии и ордовике: ДТНК – до-трилобитный нижний кембрий; ТНК – трилобитный нижний кембрий; СК – средний кембрий; ВК – верхний кембрий; НО – нижний ордовик; СО – средний ордовик; ВО – верхний ордовик. По Экдейлу и др. (Ekdale et al., 1984).

В качестве иллюстрации третьей возможности можно привести использование ихнотекстур при выделении и корреляции местных стратиграфических подразделений (свит) по керну скважин в ордовикских отложениях Северной и Центральной Эстонии. Хорошим примером может также служить основанная на ихнотекстурах детальная послойная корреляция разрезов волховского горизонта (средний ордовик) вдоль линии Балтийско-Ладожского глинта на территории России и соседней Эстонии (Дронов и др., 1993; Dronov et al., 1996; 2000). Последний пример рассмотрим несколько подробнее.

Относящаяся к волховскому и частично к подстилающему его биллингенскому горизонту толща твердых плитчатых известняков, так называемых «дикарей», непрерывно разрабатывается на строительный камень со времени основания Санкт-Петербурга (1703 г.). Из этих известняков сложены фундаменты и лестничные ступени практически всех зданий в исторической части Санкт-Петербурга, включая Зимний Дворец и царские резиденции в окрестностях города. До наступления эры асфальта даже тротуары в северной столице были выложены плитами ордовикских известняков с узорами ихнофоссилий на их отполированных ботинками тысяч прохожих поверхностях. «Узорчатые мостовые» Санкт-Петербурга в XVIII и XIX веках считались одной из его архитектурных достопримечательностей.

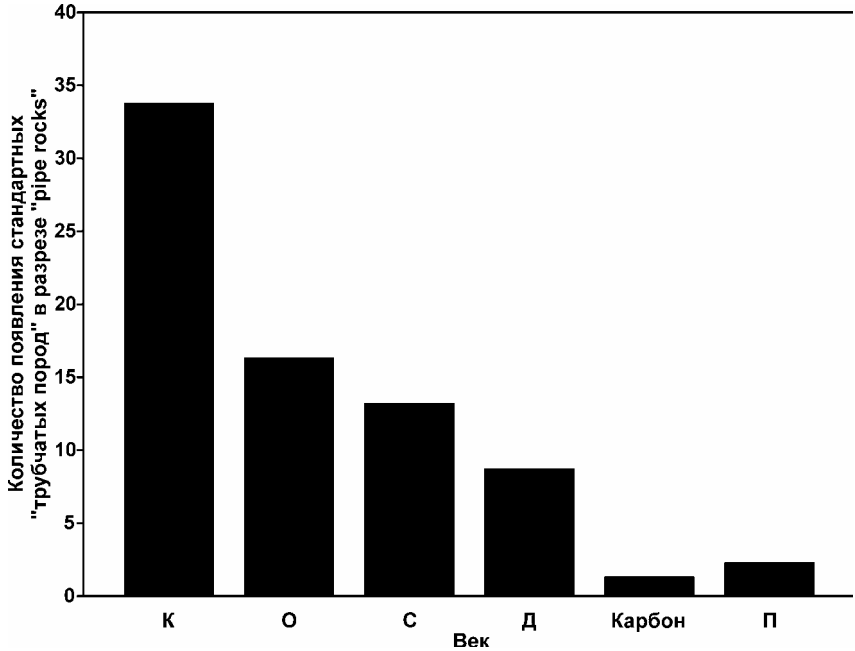


Рис. 83: Уменьшение плотности и частоты встречаемости сколитовых поселений в течение палеозоя. По Экдейлу и др. (Ekdale et al., 1984).

В результате почти трехвековой непрерывной деятельности по добыче известняков для строительных целей в карьерах, расположенных вдоль линии Балтийско-Ладожского глинта, среди карьерных рабочих сложилась определенная «народная стратиграфия» добываемых известняков. В толще «глауконитовых известняков» (волховская свита) было выделено в общей сложности 29 пластов и пачек, мощностью от 1 до 70 см, прослеживающихся в карьерах и за их пределами. Внутри толщи строительных известняков («дикарей») выделяется 15 пластов с собственными названиями (рис. 85), мощностью от 3 до 27 см. Благодаря индивидуальным и хорошо распознаваемым ихнотекстурным характеристикам, каждый из пластов четко различается не только от выше- и нижележащего, но и от других пластов толщи.

Характерные для каждого из пластов ихнотекстуры позволяют распознавать все 15 пластов даже в фундаментах зданий в Санкт-Петербурге и пригородах. В естественных обнажениях и карьерах, расположенных вдоль линии Балтийско-Ладожского глинта, эти пласты, несмотря на постепенное сокращение мощностей в направлении с востока на запад, могут быть прослежены на расстояние более чем 300 км (Dronov et al., 2000). Внутри толщи «дикарей» все 15 пластов прослеживаются вдоль глинта от р. Сясь на востоке до пос. Тойла в Северо-Восточной Эстонии (см. рис. 84). Далее эта полоса поворачивает к югу, и отдельные пласты в «дикарях» могут быть идентифицированы в керне скважин в Центральной Эстонии и, тем самым, прослеживаются на расстояние в 400 км. Подобное послойное сопоставление разрезов позволяет повысить разрешимость

региональной стратиграфической корреляции в 7–8 раз до уровня в 200–400 тыс. лет!

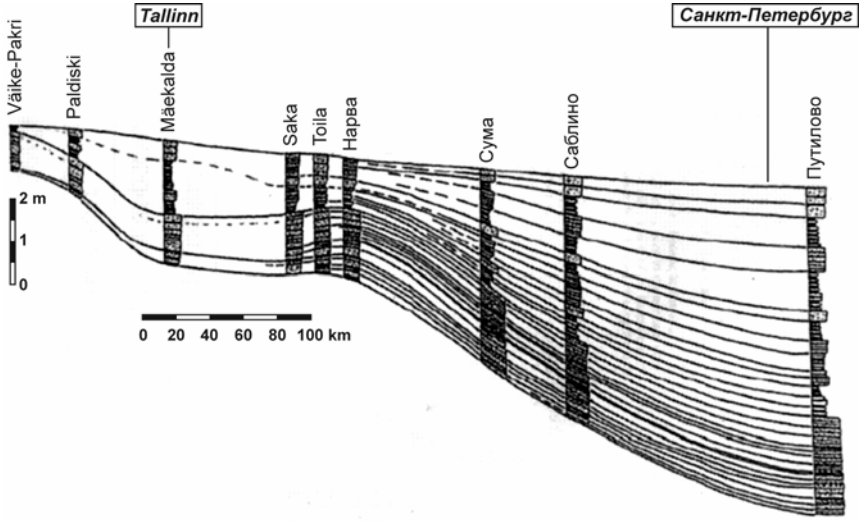


Рис. 84: Корреляция пластов толщи «дикарей» (нижний-средний ордовик) вдоль линии Балтийско-Ладожского глинта, основанная на ихнотекстурах. Дронов и др. (2000).

Та часть толщи «дикарей», которая относится к волховскому горизонту, состоит из одиннадцати пластов с собственными названиями. Снизу вверх это: 1) Зеленый; 2) Старицкий; 3) Красный; 4) Бутина; 5) Желтый; 6) Наджелтый; 7) Мягонький; 8) Конопластый; 9) Переплет; 10) Братвенник; 11) Буток. Каждый из пластов имеет свою индивидуальную палеоихнологическую характеристику, т. е. для каждого из них характерны свои специфические ихнофоссилии и/или ихнотектсуры, которые вкратце рассмотрим ниже.

Буток – в кровле имеет поверхность твердого дна со сверлениями *Trypanites*, благодаря чему легко отличается от других пластов. Дополнительная характеристика – следы *Bergaueria* в подошве пласта.

Братвенник – пласт, разделяющийся на две части системой ходов рытья *Thalassinoides*, по которой развивается вторичная доломитизация. Сдавленные *Bergaueria* в подошве пласта.

Переплет – пласт, переработанный системой ходов *Thalassinoides* до такой степени, что отдельные слои, по меткому выражению карьерных рабочих, «переплетаются».

Мягонький – присутствуют следы *Thalassinoides,* но без «переплетения».

Конопластый – пласт с характерными глубокими (до 6 см) и тонкими (3–4 мм) ходами сверления, получившими из-за внешнего сходства название «карандаши». Это следы сверления, относимые к ихнороду *Trypanites*, но к другому виду, нежели *Trypanites* в кровле Бутка.

Наджелтый – пласт, переработанный системой ходов *Thalassinoides* с отдельными поверхностями твердого дна, но без сверлений *Trypanites.*

Желтый – ходы *Thalassinoides* и желтые, импрегнированные гидрогетитом поверхности твердого дна.

Бутина – пласт красного мергеля с ходами *Palaeophycus* и тонкими *Thalassinoides*.

Красный – пласт с ходами рытья *Thalassinoides* и тремя горизонтами ходов сверления *Trypanites* вида «карандашей».

Старицкий – пласт с ходами рытья *Thalassinoides*, но без ходов сверления.

Зеленый – пласт, содержащий внутри одну или несколько поверхностей твердого дна с проявленными на них крупными следами сверления *Gastrochaenolites oelandicus*.

Следует отменить, что уровень с *Gastrochaenolites oelandicus* является первоклассным региональным стратиграфическим маркером. Благодаря этим характерным ихнофоссилиям, подошва волховского горизонта легко распознается и прослеживается как в обнажениях, так и в керне скважин на расстояние более чем 1000 км. Ее можно проследить от долины реки Сясь в России на востоке до выходов ордовикских отложений в районе грабена Осло в Норвегии на западе и от озера Сильян в Швеции на севере до скважин в районе северной Польши на юге. Из этих примеров видно, какую роль отдельные характерные ихнофоссилии и анализ ихнотекстур могут играть при детальной корреляции обнажений и отдельных стратиграфических подразделений и поверхностей на местном и региональном уровнях.

Еще одним направлением стратиграфического анализа, в котором следы жизнедеятельности играют существенную роль, является секвентная стратиграфия, имеющая дело с анализом геометрических соотношений пластов и пачек и прослеживанием ключевых поверхностей, ограничивающих генетически взаимосвязанные фациальные ряды (тракты седиментационных систем). Именно при прослеживании, особенно в обнажениях и керне скважин характерных ограни-

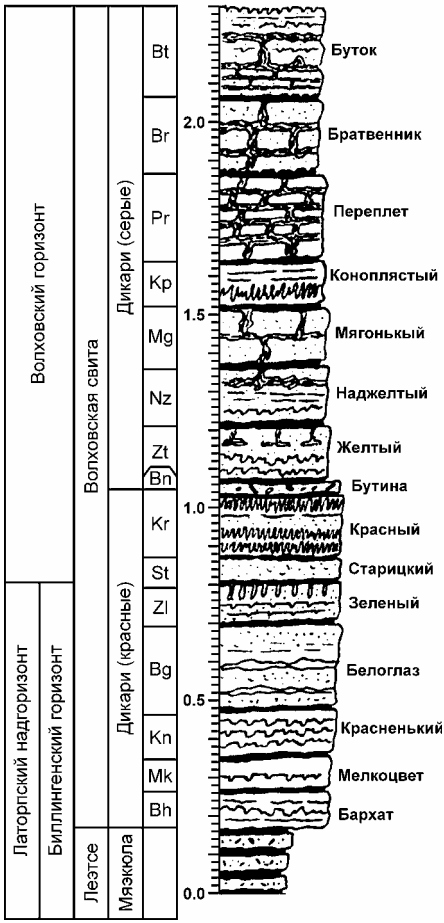


Рис. 85: Характерные ихнотекстуры в пластах толщи «дикарей» волховской свиты (нижний-средний ордовик). По Дронову и др. (1993).

чивающих поверхностей, ихнофоссилии зачастую играют ключевую роль. Понимание запечатленных в ихнофоссилиях особенностей поведения животных и развития ихнотекстуры позволяет идентифицировать важные в секвенс-стратиграфическом смысле пластовые поверхности, которые в других условиях могли бы быть пропущены.

Ихнофоссилии позволяют распознать поверхности перерывов, эрозии и ненакопления, особенно в тех случаях, когда продолжительность перерывов и глубина эрозии не столь значительны, чтобы фиксироваться обычными биостратиграфическими методами. Важным преимуществом ихнофоссилий является также и то, что они не могут быть переотложены, в отличие от микрофаунистических остатков, и в случае возникновения противоречий в биостратиграфических датировках пространственно сближенных проб именно анализ ихнофоссилий может помочь разобраться в ситуации.

Отдельные ихнофоссилии, такие, например, как *Diplocraterion parallelum* считаются весьма надежными индикаторами поверхностей морского затопления. Развитие корневых систем наземных растений и связанных с ними ихнофоссилий на ограничивающих поверхностях могут служить надежными индикаторами субаэральной экспозиции и соответственно признаками, позволяющими идентифицировать границы осадочных секвенций.

В уже рассмотренных примерах из ордовика Балтоскандии поверхность внутри Зеленого слоя толщи «дикарей», отмеченная характерными следами сверления *Gastrochaenolites oelandicus* интерпретирована как граница осадочных секвенций. Поверхность твердого дна в кровле толщи «дикарей», отмеченная следами сверления *Trypanites*, интерпретирована как поверхность морского затопления и граница трактов седиментационных систем низкого и высокого стояния Волховской осадочной секвенции (Dronov and Holmer, 1999; Dronov et al., 2002). Границы других осадочных секвенций в карбонатном ордовике Балтоскандии также зачастую приурочены к поверхностям твердого и плотного дна, на которых развиваются специфические сообщества ихнофоссилий (Dronov and Holmer, 1999).

Практическая палеоихнология

Детальные полевые стратиграфические и седиментологические исследования должны, по возможности, включать также палеоихнологический анализ. Практические приемы и методы полевой документации ихнофоссилий могут быть достаточно разнообразными и зависят от многих факторов, среди которых основную роль играют характер изучаемых обнажений, специфика ихнофоссилий, представленных в данном разрезе, а также количество времени, которое отведено на полевую документацию. Однако следует подчеркнуть, что всегда необходимо стремиться к равномерному изучению разреза, в зависимости, конечно, от конкретных условий, и необходимо отмечать в дневнике используемые при изучении методы. В большинстве случаев, палеоихнологическое исследование включает в себя сбор образцов для лабораторных исследований и музейных коллекций. В этом разделе остановимся на некоторых практических аспектах палеоихнологических исследований и полезных советах.

Работа на обнажении

Для того чтобы уверенно определить исходную морфологию ископаемых следов, направления горизонтальных и вертикальных ходов (туннелей и шахт) в системе, соотношения раньше/позже между различными ихнотаксонами и т. д., мы в большинстве случаев, **должны иметь трехмерный образ** ихнотекстуры. Поэтому следует обращать внимание не только на форму индивидуальных ихнофоссилий и ихнотекстур на плоскостях напластования и сколах, параллельных поверхностям напластования, но и на вертикальные сколы и вид ихнофоссилий в вертикальных срезах и пришлифовках.

Изучая биогенные структуры на поверхностях напластования, следует стараться выбрать для сравнения одинаковые по размеру площадки. Их размер определяется эмпирически, исходя из размера самой биогенной структуры. Если в изучаемом пласте содержатся крупные ископаемые следы (часто 10–30 см), то оптимальный размер изучаемой поверхности напластования обычно более 1 кв. м. Если же мы работаем с пластом, содержащим ископаемые следы небольшого размера (например, систему туннелей максимальным размером несколько миллиметров), то размер изучаемого фрагмента пласта (образца) может быть гораздо меньше, например, 10x10 см. Выбранный в качестве типового фрагмент пласта не должен содержать редких и необычных структур. Их следует описывать отдельно. Также следует исключить из рассмотрения участки пласта, характеризующиеся необычайно плотной или, наоборот, необычайно разреженной ихнотекстурой. Документируемый уровень должен быть отображен на схематическом профиле. В дальнейшем следует сделать общую прорисовку профиля и отдельных его деталей. Как правило, рисовка сопровождается фотографированием, и при этом одно не исключает другого.

Документация вертикальных аспектов ихнотекстуры на вертикальных сколах пласта (или механических вертикальных срезах или пришлифовках) не отличается принципиально от описанной для горизонтальных поверхностей. Обычно достаточно задокументировать фрагмент пласта (пачки) мощностью 1 м. Ихнотекстура очень редко бывает хорошо видна на сухой поверхности свежего вертикального скола. Но она зачастую проявляется на слегка выветрелой поверхности. Очень

часто, для того чтобы получить более контрастную картину ихнотекстуры, бывает достаточно смочить поверхность породы водой. Рекомендуется также полить породу разбавленными чернилами, а затем смыть их водой. Чернила останутся в некоторых местах (в зависимости от пористости и состава заполнения биогенной структуры), а в других будут полностью удалены (Farrow, 1975). Тем самым получается естественная контрастная прорисовка биогенных структур.

Наиболее сложной задачей, которую (по крайней мере, частично) палеоихнолог решает в поле, является построение ихнотекстурной модели или модели ярусности. Для того чтобы построить такую модель, мы должны знать не только вертикальное и горизонтальное распределение и форму отдельных ихнофоссилий, но и их взаимопересечения друг с другом (и в этом отношении, их временные соотношения). Если мы не можем доставить в лабораторию достаточно крупные образцы с тем, чтобы распилить их (что часто невозможно), следует попытаться взять из изучаемого пласта несколько крупных образцов. Обычно для площади в 1 кв. м., это будет 15–30 образцов. Первые несколько образцов следует отколоть с помощью геологического молотка и зубила (в случае литифицированной породы) последовательно от подошвы пласта к его кровле, внимательно изучая изменения в ихнотекстуре породы. Если мы чувствуем, что уловили общую ориетировку ихнотекстуры и в состоянии распознать все видимые ихноструктуры, то в дальнейшем документация отбора последующих образцов ведется при помощи карандашных рисунков, отмечающих места взятия образцов из пласта, словесных описаний и фотодокументации. В конечном счете, следует сделать интерпретационные рисунки – ихнотекстурные модели и модели ярусности, которые должны содержать все те данные, которые были получены и зафиксированы в ходе предшествовавшей документации и не противоречние этим пердыдущим данным. На то, чтобы сделать хороший интерпретационный рисунок, обычно уходит несколько часов для каждого из изучаемых слоев.

При работе с нелитифицированными породами можно использовать нож вместо молотка. Глинистые сланцы (типичные, например, для дистального флиша) могут быть эффективно срезаны непосредственно в поле с помощью водонепроницаемой наждачной бумаги. Образец при этом обычно кладется на деревянную подставку, частично погруженную в воду (метод, предложенный Альфредом Ухманом).

Работа с керновым материалом

Ихнологический анализ керна буровых скважин может очень много дать для детальной стратиграфической корреляции разрезов скважин, пробуренных вдоль определенного профиля. Он также может помочь при уточнении характера проницаемости породы, что важно при поисково-разведочных работах В керновом материале В керновом материале на нефть и газ. Как правило, гораздо лучше проявлен вертикальный, нежели горизонтальный аспект ихнотекстуры. Определенные типы следов (например поверхностные следовые дорожки или следы ползания) практически невидимы в керне скважин. Аналогично тому, как это уже отмечалось для естественных обнажений, ихнотекстура гораздо лучше видна в керне скважин, если керн предварительно смочить водой или другой подходящей жидкостью (спиртом, глицерином, маслом и т.д.). Палеоихнологическая документация керна скважин не отличается принципиально от таковой для пород

из естественных обнажений или карьеров (словесное описание, рисунки, фотографии). В ходе интерпретации ихнотекстуры по керновому материалу необходимо учитывать, что горизонтальные составляющие ихнотекстуры могут быть недооценены, и, конечно, необходимо корректно интерпретировать косые сечения вертикальных или субвертикальных ходов (так, например, косые сечения вертикальных составляющих ходов *Thalassinoides* в керне скважин часто ошибочно описывают как *Conichnus*).

Сбор образцов для лабораторных исследований и музейных коллекций

Поскольку во многих обнажениях практически любой образец породы представляет собой, в то же время, и ихнологический образец, следует очень внимательно отнестись к тому, какие из этих образцов следует взять для лабораторного анализа и для составления музейной коллекции. Основные критерии отбора следующие: 1) предпочтение следует отдавать образцам, собранным непосредственно из разреза, перед теми, что собраны из осыпи; 2) для целей ихнотаксономии каждый ихновид должен быть охарактеризован несколькими репрезентативными образцами. Эти образцы не должны быть сильно нарушены последующей биотурбацией. Если возможно, они не должны быть также срезаны эрозией. Разумное количество представительных образцов для каждого ихнотаксона – 5–7; 3) отбираются также образцы, демонстрирующие явление наложения ихнотаксонов (эти образцы следует отбирать во время работы над построением ихнотекстурной и ярусной модели). Размер образцов зависит, в основном от наших возможностей их транспортировать. Крупные образцы, в большинстве случаев, более информативны.

Собранные образцы лучше всего пронумеровать прямо на обнажении, используя водозащитный маркер. Маркером на камне следует отметить название обнажения, номер слоя (пачки), номер образца, а также его ориентировку в пространстве (верх-низ с помощью стрелки). Пронумерованные образцы аккуратно упаковываются (в бумагу, материю и/или полиэтиленовые пакеты) и складываются в контейнер (коробку, ящик).

Лабораторные исследования

Наиболее распространенная техника лабораторных исследований ихнофоссилий – это изготовление пришлифовок и шлифов. Иногда полезны бывают химические анализы заполнения следа или его стенки. Некоторые другие техники лабораторных исследований (изготовление латексных или эпоксидных отпечатков, рентгеновские снимки и т. д.) описаны в специальной литературе (см. Farrow, 1975). Эти исследования, как правило, должны проводиться в лаборатории и предназначены для определенного вида изучаемых пород.

Благодарности

Авторы благодарны многим людям, организациям и обстоятельствам, без которых настоящая книга никогда не увидела бы свет. Не претендуя на то, чтобы поименовать всех, мы хотели бы особо поблагодарить Анну Жигову (Прага) за перевод первоначальных вариантов рукописи, выполненных Радеком Микулашем с чешского на русский. Мы также благодарны Мартину Мазуху за техническую помощь при подготовке рукописи к публикации. Ричард Бромли любезно согласился на использование своих (обычно адаптированных) рисунков в качестве иллюстраций. Первоначальным вкладом в то, что, в конце концов, превратилось в эту книгу, была серия рисунков, использовавшихся Альфредом Ухманом (Краков) на его семинарах по ихнологии. Радек Микулаш хотел бы поблагодарить своих студентов, которым он объяснял ихнологическе теории. Андрей Дронов также благодарен своим студентам, магистрантам и аспирантам, помогавшим в сборе ихнологических коллекций и принимавших участие в занятиях и семинарах по курсу «Палеоихнологического анализа», читавшемуся на кафедре исторической геологии Санкт-Петербургского государственного университета в рамках магистерской программы «Секвентная стратиграфия».

Эта книга издана при поддержке Чешского научного фонда, грант № 205/04/0151 и при поддержке Геологического института Академии Наук Чешской Республики.

Литература

Богачев В.В. (1909) Проблематическая водоросль *Taonurus* в русском палеогене. Ежегодник по геологии и минералогии России, т. X, вып. 7-8.

Вассоевич Н.Б. (1932) О некоторых признаках, позволяющих отличить опрокинутое положение флишевых образований от нормального. Труды ГИН АН СССР, т. II.

Вассоевич Н.Б. (1948) К методике палеонтологического изучения флиша. Материалы ВСЕГЕИ. Палеонтология и стратиграфия. Сборник 5.

Вассоевич Н.Б. (1953) О некоторых флишевых текстурах (знаках). Труды Львовского геол. общества при Государственном университете име.ни Ивана Франко, геол. сер., вып. 3, с. 17-85.

Вялов О.С. (1966) Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Киев. Наукова думка. с.1-219.

Вялов О.С. (1987) Палеоихнология – учение о следах жизнедеятельности организмов. Львов. Изд-во ин-та геологии и геохимии горючих ископаемых АН УССР. Препринт № 87-2. с.1-54.

Геккер Р.Ф. (1964) Современное состояние изучения следов вымерших беспозвоночных (палеоихнология беспозвоночных). Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. Труды VII сессии Всесоюзного палеонтологического общества. М., «Недра», с. 178-192.

Геккер Р.Ф. (1930) К находке *Rhizocorallium* в волховском девоне. – Ежегодник Русск. Палеонт. о-ва, т. 8 (1928-1929), с.150-156.

Геккер Р.Ф. (1938) К постановке палеоэкологического изучения нижнего карбона Ленинградской области. – В кн.: Материалы по региональной и прикладной геологии Ленинградской обл. и Карельск. АССР, сб. № 2. Изд-во Ленгеолтреста, с. 3-15.

Геккер Р.Ф. (1954) Наставление для исследований по палеоэкологии. Наставления по сбору и изучению ископаемых органических остатков. VI. Палеонтол. Ин-т АН СССР. М.: Наука, 1-е изд., с.1-40.

Геккер Р.Ф. (1957) Введение в палеоэкологию. М.: Госгеолтех-издат, 1957, с.1-127.

Геккер Р.Ф. (1980) Следы беспозвоночных и стигмарии в морских отложениях нижнего карбона Московской синеклизы. Труды Палеонтологического ин-та АН СССР, том 178, М., «Наука», с. 1-80.

Гроссгейм В.А. (1946) О значении и методике изучения гиероглифов (на материале кавказского флиша). Изв. АН СССР, сер. геол., № 2.

Дмитриева Е.В., Ершова Г.И., Орешникова Е.И. (1962) Атлас текстур и структур осадочных горных пород. М.: Госгеолтехиздат, Ч. I. с. 1-578.

Дронов А.В., Савицкий Ю.В., Цыганова Е.А. (1993) Карбонатный ордовик окрестностей Санкт-Петербурга: стратиграфия дикарей. Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 7. геол., геогр. Вып.3, №21, с. 36-42.

Ископаемые следы жизни на территории Средней Азии. Душанбе. Дониш. 1987. с. 1-56.

Криштофович А.Н. (1911) Проблематические водоросли *Toanurus – Spirophyton* из юры побережья Уссурийского края. Изв. Геол. ком., т. XXX.

Романовский Г.Д. (1890) Материалы для геологии туркестанского края, вып. III, СПб.

Сенников А.Г. (2006) Читая следы сегнозавров. Природа, №5, с. 58-67.

Следы жизнедеятельности древнейших организмов и проблемы реконструкции палеогеографических обстановок прошлого. Апатиты, 1978.

Следы жизнедеятельности древних организмов. – М., Наука, 1993. с. 1-125.

Фишер Г. (1812) Исследования об ископаемых, в Московской губернии находящихся. Об энкринитах, полицеритах (многорогах) и умбеллюларитах или щитоносках; с приложением известия о преднамереваемом описании Московской губернии. М., с. 1-32.

Эйхвальд Э.И. (1846) Геогнозия преимущественно в отношении к России. СПб., Ч. 2.

Abel, O. (1935) Vorzeitliche Lebensspuren. Fischer, Jena, 644p.

Benner, J.S., Ekdale, A.A. and De Gibert, J.M. (2004) Macroborings (Gastrochaenolites) in the Lower Ordovician hardgrounds of Utah: sedimentologic, palaeontologic and evolutionary implications. Palaios, 19, 543-550.

Bockelie, J.F. (1991) Ichnofabric mapping and interpretation of Jurassic reservoir rocks of the Norwegian North Sea. Palaios, 6, 206-215.

Bockelie, J.F. (1994) Plant roots in core. In: S.K. Donovan (ed.), The Paleobiology of trace fossils. Wiley, Chichester, 177-199.

Bouček, B. (1937) Über skolithen-artige Grabsspuren aus den Drabover Quartziten des böhmischen Ordoviziums. Paläontologische Zeitschrift, 19, 3-4, 244-253.

Bottjer, D.J and Droser, M.L. (1991) Ichnofabric and basin analysis. Palaios, 6:199-205

Bromley, R.G. (1970) Borings as trace fossils and Entobia cretacea Portlock, as an example. In: T.P. Crimes and J.C. Harper (eds.), Trace Fossils. Geological Journal, Special Issue 3, 49-90.

Bromley, R.G. (1990) Trace Fossils: Biology and Taphonomy: Unwyn Hyman, London, 280 p.

Bromley, R.G. (1996) Trace fossils. Biology, taphonomy and applications. Chapman and Hall, London, 361 p.

Bromley, R.G. and Asgaard , U. (1979) Triassic freshwater ichnocoenoses from Carlsberg Fjord, East Greenland. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 28, 39-80.

Bromley, R.G. and Asgaard, U. (1993) Endolithic community replacement on a Pliocene rocky coast. Ichnos, 2, 93-116.

Bromley, R.W., Pemberton, S.G. and Rahmani, R.A. (1984) A cretaceous woodground: the Teredolites ichnofacies. Journal of Paleontology, 58, 488-498.

Buatois, L. A. and Mangano, M. G. (1995) The paleoenvironmental and paleoecological significance of the lacustrine Mermia ichnofacies: an archetypal subaqueous nonmarine trace fossil assemblage. Ichnos, 4, 151-161.

Buatois, L. A., Mángano, M G, Genise, J. F. and Taylor, T. N. (1998) The ichnologic record of the continental invertebrate invasion: evolutionary trends in environmental expansion, ecospace, utilization and behavioral complexity. Palaios 13, 217-240.

Buatois, L.A., Mángano, M.G., Fregenal-Martínez, M.A. and de Gibert, J.M. (2000) Short-term Colonization Trace-fossil Assemblages in a Carbonate Lacustrine Konservat-Lagerstätte (Las

Hoyas Fossil Site, Lower Cretaceous, Cuenca, Central Spain). - Facies 43, 145-156.

Chamberlain, C.K. (1978) recognition of trace fossils in cores. SEPM Short Course, 5, 119-166.

Crimes, T.P., Harper, J.C. /ed./ (1970) Trace fossils. Geological Journal, Special Issue 3. Liverpool.

Crimes, T.P. (1975) The Stratigraphical Significance of Trace Fossils. In: R.W. Frey (ed.), The Study of Trace Fossils. Springer-Verlag, New York, 109-130.

Crimes, T.P. - Harper, J.C. /ed./ (1977) Trace fossils 2. Geological Journal, Special Issue 9. Liverpool.

Crimes, T.P., Legg I., Marcos A. and Arboleya M. (1977) Trace fossils of and Eocene deep-sea sand fan, northern Spain. In: T.P. Crimes and J.C. Harper (eds.), Trace fossils 2. Geological Journal. Special Issue 9, 71-90.

Dronov, A.V., Savitsky, J.V., Fedorov, P.V., Tsyganova, E.A. (1996) Detailed lithostratigraphy of the Ordovician lower Volkhovian limestone along the eastern part of the Baltic-Ladoga Glint, northwestern Russia. – Geol. Fören. Förh., 118, Stockholm, p. 19-24.

Dronov, A.V. and Holmer, L.E. (1999) Depositional sequences in the Ordovician of Baltoscandia. In: P. Kraft and O. Fatka (eds.), Quo vadis Ordovician? Short papers of the 8th International Symposium on the Ordovician System. Acta Universitis Carolinae, Geologica, 43, 1/2, 1999, 133-136.

Dronov A.V., Meidla T., Ainsaar L. and Tinn O. (2000) The Billingen and Volkhov stages in the northern East Baltic: detailed stratigraphy and lithofacies zonation. Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geol., 49, 3-16.

Dronov, A.V., Mikuláš, R. and Logvinova, M. (2002): Trace fossils and ichnofabrics across the Volkhov depositional sequence (Ordovician, Arenig of St. Petersburg Region, Russia). Journal of the Czech Geological Society, 47, 3, 133-146.

Dronov, A.V., Mikuláš, R. and Savitskaya M. (2006) Gastrochaenolites oelandicus and similar „amphora-like“ borings and/or burrows in the Ordovician of Baltoscandia. In: R. Mikuláš and A. Rindsberg (eds.) Abstract Book, Workshop on Ichno-taxonomy – III, Prague and Moravia, Czech Republic, September 2006. Praha, Institute of Geology AS CR, 7-8.

Droser, M.D. and Bottjer, D.J. (1986) A semiquantitative field classification of ichnofabric. Journal of Sedimentary Petrology, 56, 556-559.

Eichwald, E., 1860-1868. Lethaea Rossica ou paleontology de la Russie. Décrite et Figuréc. Volume I (1860), Atlas (1868). E. Schweizerbart, Stuttgart, pp. 1-1657.

Ehrenberg, K. (1938) Bauten von Decapoden (Callianassa sp.) aus dem Miozän (Burdigal) von Burgschleinitz bei Eggenburg im Gau Nieder-Donau (Niederösterreich). – Paläontol. Zs., Berlin, 20, 3-4.

Ehrenberg, K. (1944) Ergänzende Bemerkungen zu den seinerzeitaus dem Miozän von Burgschleinitz beschiebenen Gangkernenund Bauten dekapoder Krebse. Paläontologische Zeitschrift, 23, 354-359.

Ekdale, A.A., Bromley, R.G. and Pemberton, S. G. (1984) Ichnology: the use of trace fossils in sedimentology and stratigraphy. SEPM Short Course 15, 1-317.

Ekdale, A.A. and Berger, W.H. (1978) Deep-sea ichnofacies: modern organism traces on and in pelagic

carbonates of the western equatorial Pacific. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 23, 263-268.

Ekdale, A.A. and Bromley, R.G. (2001) Bioerosional innovation for living in carbonate hardgrounds in the Early Ordovician of Sweden. Lethaia, 34, 1-12.

Farrow, G.E. (1975) Techniques for the study of fossil and recent traces. In: R.W. Frey (ed.), the Study of Trace Fossils. Springer-Verlag, New York, 537-554.

Fillion, D. and Pickerill, R.K. (1990) Ichnology of the Upper Cambrian to Lower Ordovician Bell Islands and Wabana groups of eastern Newfoundland, Canada. - Palaeontographica canad., 7, 119 p. Ottawa.

Fischer G. Notice des fossils du gouvernement de Moscou. III. Recherches sur les Encrinites, les Polycères et des Ombellulaires, accompagnèes d'une notice de la description projetée du gouvernement de Moscou. Moscou, 1811, p.1-32.

Fischer-Ooster C. (1858) Die fossilen Fucoiden der Schweizer Alpen nebst Erörterun-gen über deren geologisches Alter. Bern, pp. 1-72.

Frey, R.W., ed. (1975) The Study of Trace Fossils. Springer-Verlag, New York, 562 p.

Frey, R.W. and Pemberton, S.G. (1984) Trace fossils facies models. In: R.G. Walker (ed.): Facies Models, 2nd Ed. Geoscience Canada reprint series, 189-207.

Frey, R.W., Pemberton, S.G. and Saunders, T.D. (1990) Ichnofacies and bathymetry: a passive relationship. Journal of Paleontology, 64, 155-158.

Frey, R.W. and Seilacher, A. (1980) Uniformity in marine invertebrate ichnology. Lethaia, 13, 183-207.

Fu, S. (1991): Funktion, Verhalten und Einteilung fucoider und lophocteniider Lebensspuren. Courier Forschungs-Institut Senckenberg, 135, 1-79.

Genise, J.F., Mángano, M.G., Buatois, L.A., Laza, J.H. and Verde, M. (2000) Insect trace fossil associations in paleosols: the Coprinisphaera ichnofacies. Palaios, 15, 49-64.

Goldring, R. (1962) The trace fossils of the Baggy Beds (Upper Devonian) of North Devon, England. Paläontologische Zeitschrift, 36, 232–251.

Häntzschel, W. (1962) Tarce fossils and Problematica. In: Moore, R.C. (ed.), Treatise on invertebrate Paleontology, Part W. The Geological Society of America and The University of Kansas, New York, Lawrence, pp. W177-W245

Häntzschel, W. (1975) Trace fossils and problematica. In: C. Teichert (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W. Geological Society of America and Kansas University Press, Boulder and Lawrence.

Howard, J.D. and Elders, C.A. (1970) Burrowing patterns of haustoriid amphipods from Sapelo Island, Georgia. In: T.P. Crimes and J.D. Harper (ed.), Trace Fossils. Geological Journal, Special Issue 3, 243-262.

James, N.P., Kobluk, D.R. and Pemberton, S.G. (1977) The oldest macroborers: Lower Cambrian of Labrador. Science, 197, 980-983.

Knaust, D. (1998) Trace fossils and ichnofabrics on the Lower Muschelkalk carbonate ramp (Triassic) of Germany: tool for high-resolution sequence stratigraphy. Geologische Rundschau, 87, 21–31.

Kotake, N. (1989) Paleoecology of the Zoophycos producers. Lethaia, 22, 327-341.

Krejci-Graf, K. (1932) Zur Natur der Fucoiden. Senckenbergiana, 18: 308-315

Lessertisseur, J. (1955): Tracen fossiles ďactivité animace et leur significance paleobiologique. Soc. Gél. France, Mémoir 74, 150 pp.

MacNaughton, R.B., Cole, J.M., Dalrymple, R.W., Braddy, S.J., Briggs, D.E.G. and Lukie, T.D. (2002): First Steps on Land: Arthropod Trackways in Cambrian-Ordovician Eolian Sandstone, Southeastern Ontario, Canada. Geology, 30, 391-394.

Martinsson, A. (1965) Aspects of a Middle Cambrian thanatotope on Öland. Geologiska Förening in Stockholm Förhandlingar, 87, 181-230.

Martinsson, A. (1970) Toponomy of trace fossils. In: T.P. Crimes and J.C. Harper (eds.), Trace Fossils. Geological Journal. Special Issue 3, 323-330.

McIlroy, D. (ed.) (2004) The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis. Geological Society of London Special Publications, 228.

Mikuláš, R. (1993) Bioturbation of freshwater sediments of the Semily Formation (Late Craboniferous, Podkrkonoší basin, Czech Republic). Časopis pro Mineralogii a Geoogii, 38, 3-4, 183-188.

Mikuláš, R. (1998) Trace fossils from the Letná Formation (Ordovician, Czech Republic). Sborník geologických Věd - Journal of Geological Sciences, Paleontologie, 34, 5-24, I-XXIV.

Mikuláš, R., Žítt, J. and Nekovařík, Č. (2003) The ichnogenus Gastrochaenolites and its tracemakers from firmgrounds of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic). Ichnos, 10, 15-23.

Müller, A.H. (1959) Weitere Beiträge zur Ichnologie, Stratinomie und Ökologie der germanischen Trias. Teil II. – Geologie, Bd. 8, p. 239-261.

Narbonne, G. M. (1984) Trace fossils in Upper Silurian tidal flat to basin slope carbonates of Arctic Canada. Journal of Paleontology, 58: 398-415.

Narbonne, G.M., and Hofmann, H.J. (1987) Ediacaran biota of theWernecke Mountains, Yukon, Canada. Palaeontology, 30, 4,647–676.

Nathorst, A.G. (1881) Om Spar og nagra evertebredale djur m.m. och deras paleontologiska betydelse. Handl. Kongl. Sevenska vetensakad., XVIII, 7, 1-104

Nicolaisen, W. and Kanneworff, E. (1969) On the burrowing and feeding habits of the amphipods Bathyporeia pilosa Lindström and Bathyporeia sarsi Watkin. Ophelia, 6, 231-250.

Pek, I. and Mikuláš, R. (1996) The ichnogenus Oichnus Bromley, 1981 - predation traces in gastropod shells from the Badenian in the vicinity of Česká Třebová (Czech Republic). Bulletin of the Czech Geological Survey, 71, 2, 107-120.

Pemberton, S. G. (1992) Applications of ichnology to petroleum exploration: A core workshop. SEPM Core Workshop No. 17, 429 p.

Pemberton, S.G. and Frey, R.W. (1982) Trace fossil nomenclature and the Palaeophycus-Planolites dilemma. Journal of Paleontology, 56, 843-881.

Pickerill,R.K. 1994. Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils. In: S.K. Donovan (ed.), The Paleobiology of Trace Fossils. Wiley, Chichester. 3-42

Raukas, A. and Teedumäe, A. (eds.) Geology and Mineral Resources of Estonia. Estonian Acad. Publ., Tallinn, p. 1-208.

Reineck, H.-E. (1967) Zonierung von Primärgefügen und Bioturbation.

Senckenbergiana Maritima, 8, 155-1679.

Richter, R. (1920) Ein devonischer "Pfeifenquarzit" verglichen mit der heutigen "Sandkoralle" (Sabellaria, Annelidae). – Senckenbergiana, Frankfurt a. M., 2.

Richter, R. (1921) Scolithus, Sabellarifex und Geflechtquarzite. - Senckenbergiana, Frankfurt a. M.,3.

Richter, R. (1927) Die fossilen Fährten und Bautene der Würmer, ein Überlick über ihre biologische Grundformen und deren geologische Bedeutung. Palaeont. Zeitschr., Bd. IX, H. 1/3.

Richter, R. (1931) Tierwelt und Umwelt im Hunsrückschiefer, zur Entstehung eines schwarzen Schlammsteins. – Senckenbergiana, Bd. 13, s. 299-342.

Savrda, C.E. and Bottjer, D.J. (1986) Trace fossil model for reconstruction of paleo-oxygenation in bottom waters. Geology, 14, 3-6.

Seilacher, A. (1953) Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 96, 421-452.

Seilacher, A. (1955) Spuren und Legendweise der Trilobiten. Abhandlungen der Akademie der wissenschaften und der Literatur, Mainz, mathematisch-naturwissen-schaftliche Klasse, Jahrgang 1955, 342-372.

Seilacher, A. (1957) An-aktualisches Wattenmeer? Paläontologische Zeitschrift, 31, 198-206.

Seilacher, A. (1964) Biogenis sedimenttary structures. In: J. Imbrie and N. Newell (eds.), Approaches to Paleoecology. Wiley, New York, 296-316.

Seilacher, A. (1967) Bathymetry of trace fossils. Marine Geology, 5, 413-428.

Seilacher, A. (1970) Cruziana stratigraphy of "non-fossiliferous Palaeozoic sandstones. In: T.P. Crimes and J.C. Harper (eds.), Trace Fossils. Geological Journal. Special Issue 3, 447-476.

Seilacher, A. (1990) Aberrations in bivalve evolution related to photo- and chemosymbiosis. historical Biology, 3, 289-311.

Seilacher, A. (1992) An updated Cruziana stratigraphy of Gondwanian Palaeozoic sandstones. In: M.J. Salem (ed.), The Geology of Libya, Part 8. Elsevier, Amsterdam, 1565-1580.

Sprinkle, J., Guensburg, T.E., Rozhnov, S.V. (1999) Correlation anomaly shown by Ordovician shelly and trace fossils in Baltic Russia: Redating the Ordovician radiation. In: Kraft, P., Fatka, O. (eds.): Quo vadis Ordovician? Short papers of the 8th International Symposium on the Ordovician System. – Acta Universitatis. Carolinae - Geologica, 43, 1-2, 471-474.

Simpson, S. (1957) On the trace fossil Chondrites. Quarterly Journal of the Geological Society, London, 107, 475-499.

Tedesco, L.P. and Jones, H.R. (1991) Generation of sedimentary fabrics and facies by repetitive excavation and storm infilling of burrow networks, Holocene of south Florida and Caicos Platform, B.W.I. Palaios, 6, 326-343.

Trautschold H.A. (1867) Einige Crinoiden und andere Thierreste des jüngeren Bergkalks im Gouvernment Moskau. Bull. Soc. Nat. Moscou, 40, N3, 1-49.

Trewin, N.H. and McNamara, K.J (1995) Arthropods invade the land: trace fossils and palaeoenvironments of the Tumblagooda Sandstone (?late Silurian) of Kalbarri, Western Australia. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 85, 177-210.

Uchman, A. 1995. Taxonomy and palaeoecology of flysch trace fossils: the Marnoso-arenacea Formation and

associated facies (Miocene, northern Apennines, Italy). Beringeria, 25, 1-115.

Uchman, A. (1998) Taxonomy and ethology of flyschtrace fossils: revision of the Marian Ksiazkiewicz collection and studies of complementary material. Annales Societatis Geologorum Poloniae, 68, 105-218.

Uchman, A. (1991) Diverse tiering patterns in Paleogene flysch trace fossils, Magura Nappe. Carpathians. Ichnos, 1, 287-292.

Wilson, A.M. and Palmer, T.J. (1998) The earliest Gastrochaenolites (Early Pennsylvanian, Arkansas, U.S.A.): au Upper Paleozoic bivalve boring? Journal of Paleontology, 72, 769-772.

Wilson, A.M. and Palmer, T.J. (2006) Patterns and Processes in the Ordovician Bioerosion revolution. Ichnos, 13, 109-112.

English summary

Palaeoichnology
Introduction to the study of trace fossils

The "**Russian ichnologic school**" was established and advanced chiefly between 1940 and 1990 by N.B. Vassoevich, R.F. Hecker, O.S. Vyalov and O. Paliy, a.o. In spite of the numerous discoveries and unique ideas, the work of the mentioned authors was only from minor part cultivated during the enormous research activity in ichnology from 1970s to the present. In this time, literature was published nearly exclusively in English. Till 1990s, the Russian ichnologic research remains limited to very narrow areas. Therefore, the aims of the present book are (1) to provide the reader with a summary of the present state of the ichnologic research, the first one in Russian language after a long time, in the form of a practical guide to the fieldwork, documentation and interpretation of trace fossils; (2) to point out the contribution of the Russian ichnologists; (3) to give examples of prominent ichnological features selected from the geologic record in Russia (see appendix). Our belief is that the book will attract students to advance the ichnologic research in Russia, and that the professional geologists will pay attention to ichnological phenimena during the fieldwork, documentation of drill cores, and study of collections.

The today's ichnology was enormously upgraded by the concept of **ichnofacies**, established by A. Seilacher more than 50 years ago. This concept is still growing and open for further discoveries, especially in the non-marine realm, and still represents a basic concept for understanding the character of the ichnofossil record. On the other hand, it is no more the aim of the research to "pigeonhole" the assemblages of trace fossils to particular ichnofacies. The **concept of ichnofabric**, developed during 1980s and 1990s (though, of course, evolved from previous ideas) is the most intensively developing part of ichnology now. The study of ichnofabric can be very often used for straightforward interpretations of original substrate consistency, regime of sedimentation and erosion, oxygen content, nutrition value of the substrate; more complex interpretations can be focused, e.g., on sequence stratigraphy, bathymetry, paleoecology, evolution of behaviour.

The **determination of trace fossils,** both on ichnogeneric, and on ichnospecific level, is complicated: there is no single publication that could give a modern introduction to systematic ichnology. In this book, we have given only a very brief list of frequently occurring ichnogenera.

The geologic record of Russia brings numerous excellent examples of both trace fossils themselves, and the interpretations based on them. For instance, individual members and strata of the Ordovician sediments of the St Petersburg Region can often be recognized by ichnofabrics; in practice, quarrymen of the 18th and 19th century elaborated their own empirical "ichnostratigraphy". A review of the problems to be solved shows that, in our opinion, the **stratigraphic importance of trace fossils** is generally somewhat underestimated by the current research, with a notable exception of a comprehensive book edited by D. McIlroy (2004). This aspect of ichnology should be further developed in the Lower Palaeozoic sediments of the Baltic Region, in the cover of the Siberian Platform and in some flysch sequences, in order to solve regional problems and enhance the general profit of ichnology.

Whatever the source of theoretical knowledge, the result of the work relies on "**practical ichnology**", seldom discussed in general ichno-books. The methods of ichnologic documentation can differ depending on the nature of the studied outcrops, on the specific features of the present ichnologic record, and also on the amount of time available for the fieldwork. However, it is always necessary to study the whole sequence unirormly, and it is also necessary to properly record the used methods. In most cases, ichnologic research involves the collection of samples for laboratory and museum purposes.

To determine correctly the original morphology of fossil traces, the courses of tunnels and shafts, the complex cross-cutting relationships between different ichnotaxa and so on, we usually have to obtain a three-dimensional image of the ichnofabric. Therefore, we must focus on the appearance of individual traces and the whole ichnofabric both on bedding planes (and on rock fractures parallel to bedding), as well as on vertical rock fractures or cut/polished sections.

When studying horizontal bedding planes, we should try to choose an equal dimension of each of the studied planes. Its size can be derived from the size of biogenic structures themselves. If the beds contain large traces (often 10-30 cm), the optimum dimension of the studied segment is one square meter. If we work on beds with small-size traces (e.g., tunnel systems having several millimeters at maximum size), the size of the studied bed/sample can be much smaller, for instance 10x10 cm. The segment of the bed should be selected to exclude rare or unusual finds; instead, we should describe these finds separately; we should also exclude parts of the bed showing unusually dense (or, contrary, unusually sparse) ichnofabric. The documented level has to be sketched in a schematic profile. Subsequently, we should make clear drawings of the whole and of the details; as a rule, the same views are to be documented also photographically.

Documentation of vertical aspects of ichnofabric in vertical rock fractures (or vertical cut/polished sections, if available) is analogous. It is usually appropriate to document a 1 m-long segment of the studied bed in its whole thickness. Ichnofabric is only rarely well visible on a dry surface of a fresh rock fracture. Sometimes, the ichnofabric is visualized by natural weathering. Pouring water over the rock can very often help to get a more contrast picture; it is recommended also to cover the rock by diluted ink, and to apply water afterwards. The ink remains at some places (depending on porosity and composition of fillings of biogenic structures) and is washed out in other places (cf. Farrow 1975).

The most complicated task we face (at least partly) in the field is the construction of an ichnofabric model and a tiering model. To be able to construct these models, we have to know both surface and vertical distribution of traces and their cross-cutting relationships (this way, also the time order of their appearance). Provided that we cannot transport adequately large samples to the laboratory and to cut them, we should remove several large samples from the studied bed (usually corresponding to the area of one square meter; 15-30 rock samples). The first few samples are to be broken by a geologic hammer and/or a chisel (in the case of lithified rocks) from the base of the layer to the top, carefully observing the ichnofabric. If we feel that we have obtained a rough "orientation" in the ichnofabric of the rock and that we are able to recognize all the visible structures, we should document the subsequently broken remaining samples by pen or pencil drawings, verbal descriptions, and a photo-documentation. Finally, we make interpretative drawings of ichnofabric and tiering models, which should contain all the data obtained during the previous documentation, and which should not be in

contradiction with any of these data. Obtaining of a good interpretative drawing usually takes several hours for each bed.

If we work in non-lithified rocks, we can use a knife instead of a hammer. Shales (typical for distal flysch, for example) can be effectively cut directly in the field by grinding by a waterproof emery paper underlain by a wood plank, partly submerged to water (the method introduced by Alfred Uchman).

Ichnological evaluation of **drill cores** can contribute to the correlation of borehole vertical sections, as well as the correct evaluation of rock properties (e.g., distribution of porosity in the rock, which is crucial for the oil research). The cores, as a rule, show much better the vertical aspect of ichnofabric than the horizontal one; certain types of traces (e.g., surface footprints and crawling traces) are practically invisible in the cores. Similarly as outcrops, drill cores show usually ichnofabric much better if they are moistened by water (alcohol, glycerin, oil etc.). Drill cores should be documented in the same manner as rocks from outcrops (verbal descriptions, drawings, photos). When interpreted, it is necessary to know that horizontal aspects of the ichnofabric have escaped our notice, and, of course, we have to interpret correctly oblique cuts of vertical or subvertical shafts (e.g., obliquely cut shafts of *Thalassinoides* are often erroneously described as *Conichnus*).

Collection of samples for laboratory work and museum housing is an integral part of the ichnologic research. Because nearly each rock sample is also an ichnologic sample at many localities, we should carefully consider which samples are to be taken for laboratory work and museum housing. The criteria are as follows: 1) we should prefer specimens collected directly in outcrop from those found in debris; 2) we should select representative specimens of each ichnospecies for ichnotaxonomic purposes. These specimens should not be much disturbed by subsequent bioturbation; if possible, they should not be truncated by erosion. Five to seven specimens of each ichnotaxon is a reasonable number of samples. 3) We should also select specimens showing crosscutting relationships of ichnotaxa (these specimens can be taken during the construction of ichnofabric and tiering models). Size of the samples depends on our possibilities of transport – larger samples are usually more informative.

The selected specimens are to be numbered directly on the rock by a waterproof marker (locality name, number of bed, number of specimen, **orientation of the sample**), then packed carefully (newspaper, wood-pulp, cotton, bags etc) and put into the container.

The most common **laboratory techniques** are polished and thin sections. Chemical analysis of the trace wall or filling is sometimes useful. Numerous other techniques (e.g., draining from hollow tunnels in non-lithified or soluble substrates, latex and epoxy casts, varnish films, x-ray images) are described in a specialized literature (e.g., Farrow 1975). These methods, as a rule, have to be carefully tested and reconditioned for each particular rock type.

Приложения

(объяснения к фотографиям)

I. Вертикальные норки обитания (шахты) ихнорода *Skolithos* в кварцевых песках тосненской свиты. Нижний ордовик, тремадокский ярус, пакерортский горизонт, пакерортская секвенция. Долина р. Тосны, ж. д. станция Саблино. Ленинградская область (стр. 107).

II. Следы передвижения (хождения) членистоногих (близки к ихнороду *Diplichnites*). Верхний кембрий (лопарский горизонт). Река Кулюмбэ, Сибирская платформа (стр. 108).

III. Вверху: Структуры обитания, относящиеся к ихнороду *Diplocraterion* – вид сверху на плоскость напластования; внизу: вертикальные норки рытья (следы обитания). Верхний кембрий – нижний ордовик (няйский горизонт). Река Кулюмбэ, Сибирская платформа (стр. 109).

IV. *Polykladichnus* – редкий тип структуры обитания в пласте кварцевого песчаника. Средний ордовик, вихоревский горизонт, гурагирская свита. Река Кулюмбэ, Сибирская платформа (стр. 110).

V. Сложная ихнотекстура (несколько генераций разных ихновидов *Trypanites*, ихнороды Thalassinoides и *Chondrites*) в среднеордовикских известняках толщи «дикарей». Волховский горизонт, волховская свита, волховская секвенция. Карьер Бабино. Ленинградская область (стр. 111).

VI. Поверхность твердого дна со сверлениями *Trypanites* isp. в кровле толщи «дикарей». Средний ордовик, волховский горизонт, волховская свита. Поверхность интерпретируется как трансгрессивная, маркирующая подошву трансгрессивного тракта седиментационных систем волховской секвенции. Каньон р. Тосны у ж. д. станции Саблино, Ленинградская область (стр. 112).

VII. Система ходов рытья ихнорода *Thalassinoides* в глауконитовых известняках толщи «дикарей», подчеркнутая доломитизацией осадка пассивно заполнявшего ходы. Средний ордовик, волховский горизонт, волховская свита, волховская секвенция. Карьер Бабино, Ленинградская область (стр. 113).

VIII. Сложные пищевые и хемосимбиотические следы жизнедеятельности *Spirophyton* (вверху) и *Chondrites* (внизу). Верхнедевонские известняки снетогорских слоев. Река Великая, обнажение Снетная Гора, Псковская область (стр. 114).

IX. След питания двустворчатого моллюска, *Lophoctenium* (вверху) и следы покоя того же самого моллюска *Lockeia* (внизу в середине). Верхний девон. Изборск, Псковская область (стр. 115).

X. Следы сложной стратегии питания илоядных организмов *Zoophycos* isp. Нижний карбон, визейский ярус, алексинский горизонт, мстинская свита. Долина р. Мсты в окрестностях Боровичей, Новгородская область (стр. 116).

XI. Следовая дорожка парейзавра Sukhonopus. Верхняя пермь, северодвинский ярус. Река Сухона, Вологодская область. Фотография В. К. Голубева (стр. 117).

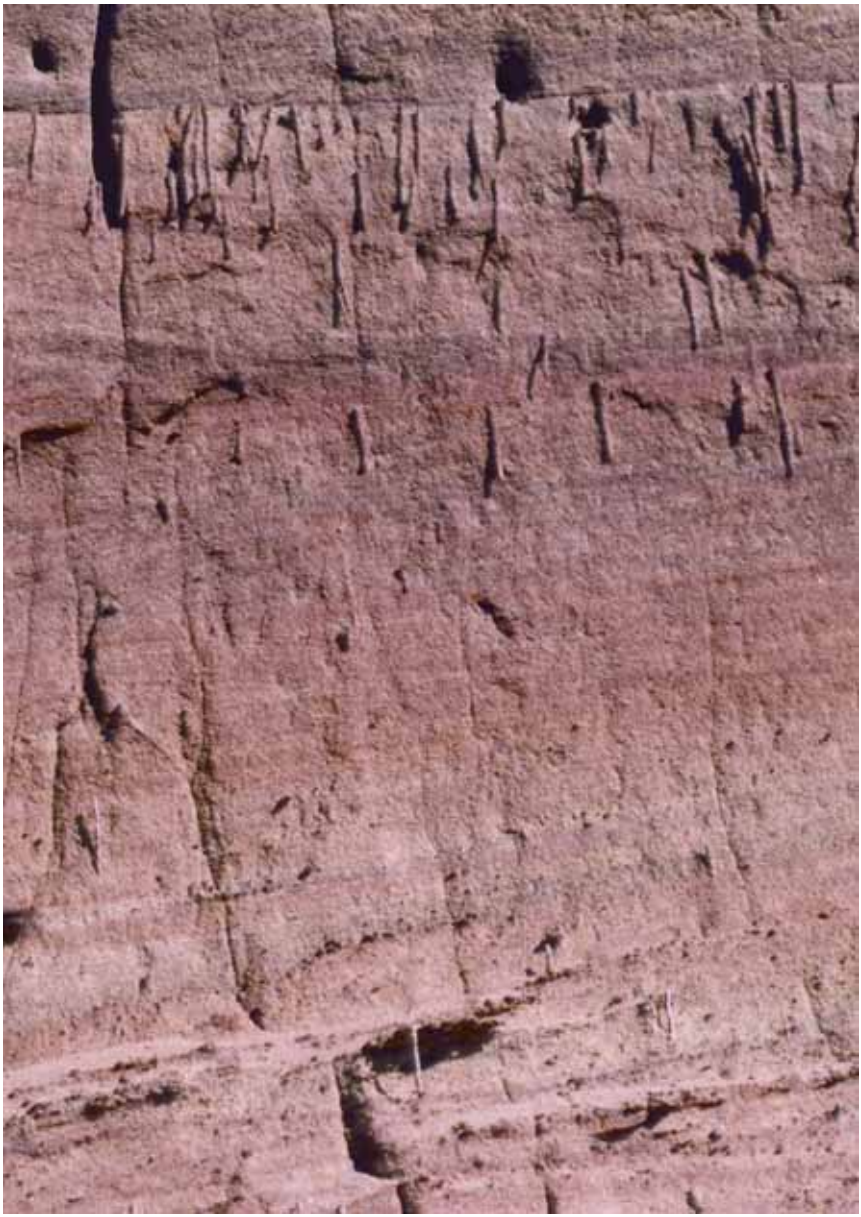
XII. Следы *Thalassinoides* isp. (большие) и *Gordia* isp. (маленькие) на нижней поверхности напластования пласта песчаника во флишевых отложениях. Верхний триас. Река Кара (стр. 118).

XIII. Окремненная древесина со сверлениями морских двустворок, *Teredolites* isp. Меловые отложения Саратовской области (стр. 119).

XIV. Раковина двустворки с эпибионтными организмами и кустарничковым сверлением *Talpina* isp. Нижний мел, валанжинский ярус. Река Хета, север Сибирской платформы (стр. 120).

XV. Норки современных насекомых (ос) в слабо сцементированном кварцевом песчанике верхнего девона. Подснетогорские (Аматские) слои. Река Великая, Псковская область (стр. 121).

XVI. Следы передвижения личинок современных насекомых в илистом осадке на дне пересыхающей лужи в Путиловском карьере. Ленинградская область (стр. 122).



Приложение I: Вертикальные норки обитания (шахты) ихнорода *Skolithos* в кварцевых песках тосненской свиты. Нижний ордовик, тремадокский ярус, пакеортский горизонт, пакеортская секвен-ция. Долина р. Тосны, ж. д. станция Саблино. Ленинградская область. Увеличение 0.6×.

Приложение II: Следы передвижения (хождения) членистоногих (близки к ихнороду *Diplichnites*). Верхний кембрий (лопарский горизонт). Река Кулюмбэ, Сибирская платформа. Увеличение 0.8×.

Приложение III: Вверху: Структуры обитания, относящиеся к ихнороду *Diplocraterion* – вид сверху на плоскость напластования; внизу: вертикальные норки рытья (следы обитания). Верхний кембрий – нижний ордовик (няйский горизонт). Река Кулюмбэ, Сибирская платформа. Увеличение 0.8×.

Приложение IV: *Polykladichnus* – редкий тип структуры обитания в пласте кварцевого песчаника. Средний ордовик, вихоревский горизонт, гурагирская свита. Река Кулюмбэ, Сибирская платформа.

Приложение V: Сложная ихнотекстура (несколько генераций разных ихновидов *Trypanites*, ихнороды *Thalassinoides* и *Chondrites*) в среднеордовикских известняках толщи «дикарей». Волховский горизонт, волховская свита, волховская секвенция. Карьер Бабино. Ленинградская область. Увеличение 1.6×.

Приложение VI: Поверхность твердого дна со сверлениями *Trypanites* isp. в кровле толщи «дикарей». Средний ордовик, волховский горизонт, волховская свита. Поверхность интерпретируется как трансгрессивная, маркирующая подошву трансгрессивного тракта седиментационных систем волховской секвенции. Каньон р. Тосны у ж. д. станции Саблино, Ленинградская область. Увеличение 0.8×.

Приложение VII: Система ходов рытья ихнорода *Thalassinoides* в глауконитовых известняках толщи «дикарей», подчеркнутая доломитизацией осадка пассивно заполнявшего ходы. Средний ордовик, волховский горизонт, волховская свита, волховская секвенция. Карьер Бабино, Ленинградская область. Увеличение 0.8×.

Приложение VIII: Сложные пищевые и хемосимбиотические следы жизнедеятельности *Spirophyton* (вверху) и *Chondrites* (внизу). Верхнедевонские известняки снетогорских слоев. Река Великая, обнажение Снетная Гора, Псковская область. Увеличение 1.7×.

Приложение IX: След питания двустворчатого моллюска, *Lophoctenium* (вверху) и следы покоя того же самого моллюска *Lockeia* (внизу в середине). Верхний девон. Изборск, Псковская область. Увеличение 1.5×.

Приложение X: Следы сложной стратегии питания илоядных организмов *Zoophycos* isp. Нижний карбон, визейский ярус, алексинский горизонт, мстинская свита. Долина р. Мсты в окрестностях Боровичей, Новгородская область. Увеличение 1×.

Приложение XI: Следовая дорожка парейзавра Sukhonopus. Верхняя пермь, северодвинский ярус. Река Сухона, Вологодская область. Фотография В. К. Голубева..

Приложение XII: Следы *Thalassinoides* isp. (большие) и *Gordia* isp. (маленькие) на нижней поверхности напластования пласта песчаника во флишевых отложениях. Верхний триас. Река Кара. Увеличение 1×.

Приложение XIII: Окремненная древесина со сверлениями морских двустворок, *Teredolites* isp. Меловые отложения Саратовской области. Увеличение 2.5×.

Приложение XIV: Раковина двустворки с эпибионтными организмами и кустарничковым сверлением *Talpina* isp. Нижний мел, валанжинский ярус. Река Хета, север Сибирской платформы. Увеличение 1×.

Приложение XV: Норки современных насекомых (ос) в слабо сцементированном кварцевом песчанике верхнего девона. Подснетогорские (Аматские) слои. Река Великая, Псковская область.

Приложение XVI: Следы передвижения личинок современных насекомых в илистом осадке на дне пересыхающей лужи в Путиловском карьере. Ленинградская область.

РАДЕК МИКУЛАШ
АНДРЕЙ ДРОНОВ

ПАЛЕОИХНОЛОГИЯ

ВВЕДЕНИЕ В ИЗУЧЕНИЕ ИСКОПАЕМЫХ СЛЕДОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Тираж 500 экз.

Издатель:
Геологический институт Академии наук Чешской Республики –
Geologický ústav Akademie věd České republiky,
Rozvojová 269, Praha 6 – Lysolaje, 165 00

Печать:
NEOSET, Neklanova 17, Praha 2 – Vyšehrad, 128 00