

В.П. ТВЕРДОХЛЕБОВ, Г.И. ТВЕРДОХЛЕБОВА, М.В. СУРКОВ

## КОНТИНЕНТАЛЬНЫЕ ПАЛЕОЭКОСИСТЕМЫ РУБЕЖА ПАЛЕОЗОЯ И МЕЗОЗОЯ (РАННЕТАТАРСКОЕ—УРЖУМСКОЕ ВРЕМЯ) НА ЮГО-ВОСТОКЕ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Почти на всем востоке европейской части России в конце палеозоя—начале мезозоя существовал аридный пояс осадконакопления. Биота в таких условиях полностью зависела от изменчивости среды обитания. Наиболее драматические изменения в позднем палеозое произошли в татарском веке. Рассматривается начало экосистемных изменений и их связь с основными ландшафтными элементами в раннетатарском (уржумском) времени.

Основой для обобщений по данной тематике послужили материалы геологических съемок и геологического доизучения масштаба 1 : 200000 на большей части Южного Предуралья и юго-восточного склона Волго-Уральской антеклизы, проведенных при участии авторов. Описаны несколько тысяч точек наблюдений, открыты около трехсот местонахождений остатков тетрапод и на порядок выше остатков беспозвоночной фауны, что дало неопределимый материал для построения палеогеографических карт на отдельные отрезки времени поздней перми и триаса.

Существенно новые данные как по рассматриваемому региону, так и по смежным территориям получены при выполнении комплексных исследований по теме «Эволюция континентальных экосистем на рубеже палеозоя и мезозоя на востоке Европейской России».

В работе использованы определения остатков неморских остракод и обобщение материалов по этой группе фауны, выполненные И.И. Молостовской, анализ микрофлоры — И.С. Макарова, определения ихтиофауны — А.В. Миних.

### Некоторые аспекты экосистемных исследований

История становления экосистемных и палеоэкологических исследований в той или иной мере рассматривались многими авторами [1, 6, 10, 14, 15].

Понятие «экосистема» введено в 1935 г. А. Генсли [22], который понимал под ним совокупность живых и неживых элементов, в результате взаимодействия которых создается стабильная саморегулирующаяся система. Сходное с «экосистемой» понятие «биогеоценоз» дано В.Н. Сукачевым [16], создавшим широко признанное учение о биогеоценозах.

Как и большинство природных систем, экосистема является дискретной, гетерогенной, саморегулирующейся, находящейся в динамическом равновесии.

С.В. Мейен [9] усматривал в уровнях перестройки палеоэкосистем стратиграфические границы, а в полученных подразделениях, отвечающих периодам стабильности, — стратоны различных рангов. Системная природа стратонов в достаточной мере раскрыта И.В. Крутем [7]. Им среди геологических объектов наряду с вещественной (минерально-фациальной) и структурной (геотектонической) ли-

ниями геосистем выделяется стратиграфическая линия организации, которая представлена специфическими историческими системами — стратоконкомплексам. Существенным компонентом многих стратоконкомплексов в их активной стадии, по его мнению, выступают экосистемы, т. е. объекты биоценотической организации, которые в стадии захоронения проявляются в виде биостратиграфических подразделений.

В качестве основного объекта экосистемных исследований [18] рассматриваются стратоны ранга горизонтов, что обусловлено разрешающей способностью основной группы фауны — тетрапод, на основании изучения этапности которой происходило становление схемы стратиграфического расчленения континентальных образований в поздней перми и триасе [19]. Пространственные границы палеоэкосистем в какой-то мере условны и определяются границами *континентального бассейна седиментации* — области, где динамика седиментогенеза и состав отложений зависят от определенной питающей области. К подобному бассейну можно отнести юго-восточный склон Волго-Уральской антеклизы и Предуральский прогиб, где седиментационные процессы и распределение органического мира напрямую зависели от режима основной питающей области — Южного Урала.

На этой территории, как и почти на всем востоке европейской части России, в конце палеозоя—начале мезозоя существовал аридный пояс осадконакопления, прилегающий к палеошироте  $\approx 30^\circ$ , к которой тяготели аридные области Земли на протяжении всего фанерозоя.

Подавляющая часть известных в геологической литературе экосистемных исследований выполнена палеонтологами и посвящена морским седиментационным бассейнам. В большинстве их абиотическая часть представляет лишь фон для описания биот.

На континенте, особенно в аридных и семиаридных зонах, седиментационные, ландшафтные и соответственно экологические условия отличаются значительным динамизмом. Биота здесь полностью зависит от условий, определяемых резкой изменчивостью среды обитания, при этом отсутствует обратное влияние. Таким образом, в реконструкции континентальных аридных экосистем на одно из первых мест выходит исследование абио-

тической составляющей — генетических и литогенетических типов отложений и осадков, условий седиментогенеза, позволяющих с той или иной степенью достоверности реконструировать палеоландшафты.

Переход от палеозоя к мезозою не был геологически мгновенным, он представлял собой как бы «переходную эпоху» [2, 3, 13]. Наиболее полно изменения в палеозое, связанные с перестройкой систем, отразились в татарском ярусе верхней перми, а завершилась «переходная эпоха» к концу среднего триаса.

Охарактеризовать в одной статье все этапы развития экосистем переходного периода практиче-

ски невозможно. Данная работа посвящена характеристике уржумского (раннетатарского) биогеоценоза (экосистемы) с описанием палеоландшафтов и биоты.

### Палеоландшафтные элементы

На территории Южного Предуралья и юго-восточного склона Волго-Уральской антеклизы для уржумского времени выделяются следующие палеогеографические (ландшафтные) единицы: аллювиально-дельтовая, озерно-пролювиальная, озерно-дельтовая и озерная равнины (рисунок).

Аллювиально-дельтовая равнина выделяется в восточной прибортовой зоне Предуральяского про-

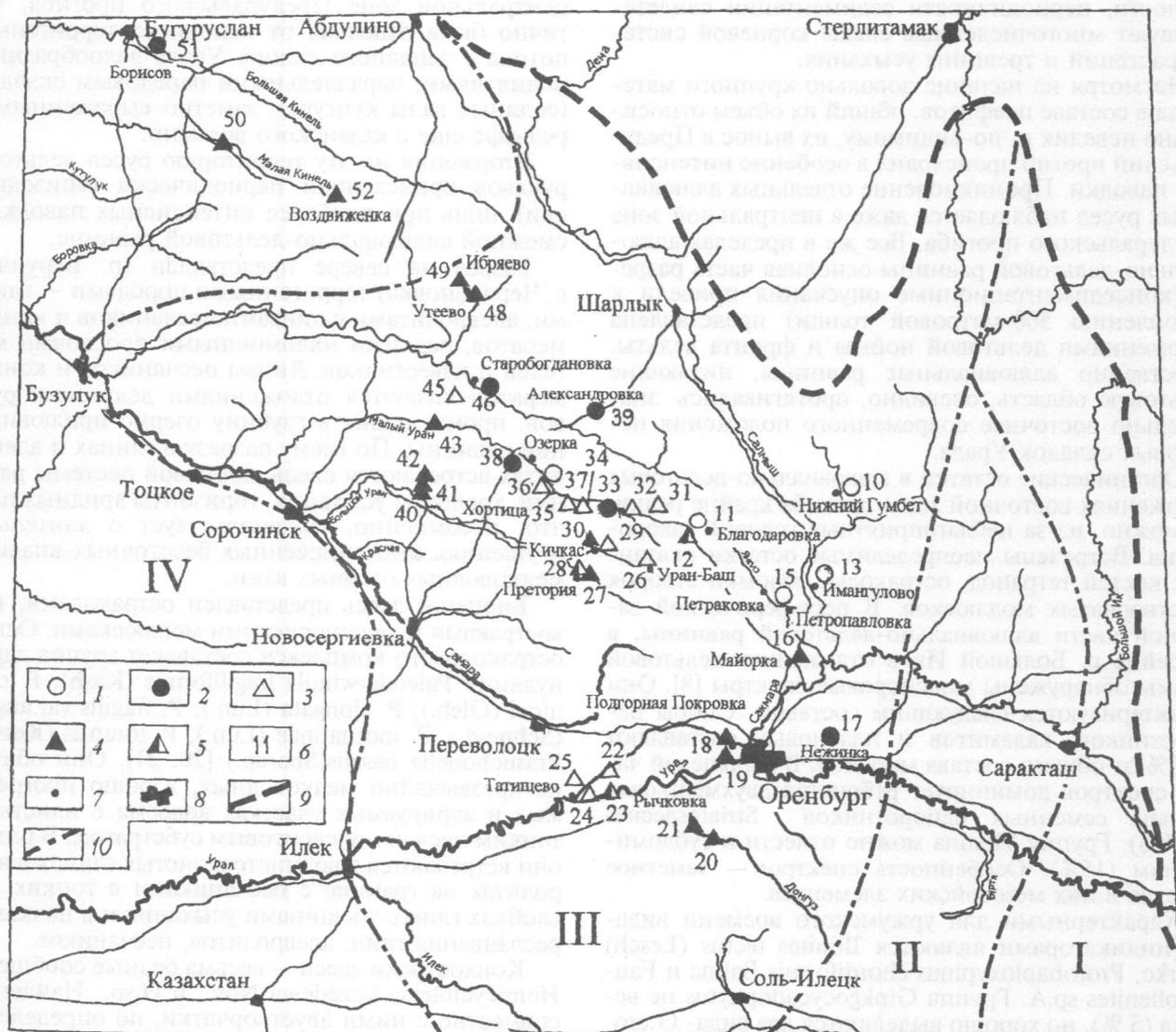


Схема местонахождений тетрапод. Нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт: 1–5 — месторождения: большекинельская свита: 1 — с тетраподами архегозавровой ассоциации; 2 — с ассоциацией Melosauridae—Syodontidae или ее элементами; аманакская свита: 3 — с Archegosauroides fam. indet.; 4 — с ассоциацией Melosauridae—Syodontidae или ее элементами; 5 — с Platyrosaurus; 6 — номер местонахождения; 7 — маленький город/поселок; 8 — город; 9 — граница распространения уржумских отложений; 10 — границы палеоландшафтных элементов; I — аллювиально-дельтовая равнина; II — озерно-дельтовая равнина; III — озерная равнина; IV — озерно-пролювиальная равнина; 11 — Благодаровка; 12 — Каргалинские рудники; 15 — Петропавловка; 16 — Майорское; 17 — Нежинка; 18 — Подгородняя Покровка-1; 19 — Подгородняя Покровка-2; 20 — Донгуз-4; 21 — Донгуз-5; 23 — Рычковка-3; 25 — Татишево-2; 26 — Уран-Баш; 28 — Претория-2; 29 — Кичкас-2; 30 — Кичкас-1; 31 — Милованский; 32 — Ново-Никольское-1 (Сухой Уран); 33 — Ново-Никольское-2; 35 — Канцеровка-2; 36 — Хортица; 37 — Дуванка; 38 — Озерка; 39 — Александровка; 43 — Малый Уран; 46 — Старобогдановка; 51 — Борисов. 42 — Дубовка-1; 48 — Утево; 49 — Ибряево; 50 — Малая Кинель, 52 — Воздвиженка; указаны местонахождения с тетраподами, определенными до надсемейственного уровня

гиба в виде узкой полосы. Разрез раннетатарских отложений здесь сложен ритмично чередующимися грубообломочными породами (мощность пластов конгломератов и песчаников до 18 м) и пачками переслаивания (до 35 м) глин и алевролитов с редкими прослоями эвапоритовых известняков.

Песчано-конгломератовые отложения содержат также и мелковалунный (до 25 см) материал, представленный мраморовидными и пелитоморфными известняками, кремнями, кварцитами, изверженными породами. По всей вероятности, песчано-конгломератовые прослои — это русловой аллювий и устьевые выносы рек с Урала, а мощные пачки глинисто-алевролитовых пород — отложения дельтовой поймы и фронтальной части дельт. О сезонности, периодичности седиментации свидетельствуют многочисленные следы корневой системы растений и трещины усыхания.

Несмотря на наличие довольно крупного материала в составе псефитов, общий их объем относительно невелик и, по-видимому, их вынос в Предуральский прогиб происходил в особенно интенсивные паводки. Проникновение отдельных аллювиальных русел наблюдается даже в центральной зоне Предуральского прогиба. Все же в пределах аллювиально-дельтовой равнины основная часть разреза (конседиментационные опускания привели к накоплению 500-метровой толщи) представлена отложениями дельтовой поймы и фронта дельты. Собственно аллювиальные равнины, питающие дельтовую область, очевидно, протягивались значительно восточнее современного положения передовых складок Урала.

Органические остатки в аллювиально-дельтовых отложениях восточной зоны прогиба крайне редки, возможно, из-за неблагоприятных условий захоронения. Встречены неопределимые остатки окатанных костей тетрапод, остракоды, обломки створок двустворчатых моллюсков. В периферической западной части аллювиально-дельтовой равнины, в бассейне р. Большой Ик в отложениях дельтовой поймы обнаружены миоспоровые спектры [8]. Они характеризуются следующим составом. Споры папоротников, каламитов и плауновых составляют 3—6% от общего состава миоспор. В пылевой части спектров доминирует ребристая двухмешковая пыльца семенных папоротников *Striatosaccites* (46,6%). Группу *Vitatina* можно отнести к субдоминантам (15%). Особенность спектров — заметное участие в них мезозойских элементов.

Характерными для уржумского времени видами-индикаторами являются *Illinites tectus* (Lesch) Clarke, *Protohaploxypinus chordiformis* Balme и *Faunipollenites* sp.A. Группа *Ginkgocycadophytus* не велика (5%), но хорошо выделяются два вида — *G. egosus* (Lub) и *G. tunguskensis*, встречающиеся в верхней перми Кузбасса.

Обращают на себя внимание зерна *Cardaitina rotata* (Lub.) Samoil. (2%), которые можно рассматривать как реликтовый ангарский элемент казанской флоры. Здесь следует отметить большую преобладанность раннетатарских палиноспектров (соответственно и флоры), в которые переходят целые группы (турмы) миоспор из верхней казани. К их числу относятся *Striatosaccites*, *Vitatina*, *Alisporites*. Сокращается видовое разнообразие *Striatosaccites*,

почти исчезают представители рода *Striatoabieites*. Обновляется видовой состав *Alisporites*.

В уржумское время впервые появляются *Protohaploxypinus chordiformis* Balme, *Illinites tectus* (Lesch) Clarke, *Falcisporites stabilis* Balme, *Faunipollenites* sp.A., *Platysaccus papilionis* Pot. et Kr., *Taeniasporites noviaulensis* Kl., *T. tener* (Sauher) Hart, *T. gracilis* Jans, *Striatopodocarpites cancellatus* Balme et Hennelly и др.

Палинокомплексы в значительной степени характеризуют местные растительные сообщества, поскольку споры папоротников, каламитов и плауновых не выдерживают значительной транспортировки и захороняются *in situ* [8].

**Озерно-пролювиальная равнина** располагалась в центральной зоне Предуральского прогиба, частично была отделена от основного терригенного потока с западного склона Урала валообразными поднятиями, параллельными передовым складкам (соляные валы кунгура), заметно выраженными в рельефе еще с казанского времени.

Вторжения на эту территорию русел дельтовых рукавов происходили периодически (эпизодически) лишь при наиболее интенсивных паводках в смежной аллювиально-дельтовой равнине.

Разрез на севере представлен (р. Бурунча у с. Черепановка) терригенными породами — глинами, алевролитами с линзами песчаников и конгломератов, редкими маломощными прослоями мергелей и известняков. Линзы песчаников и конгломератов являются отложениями дельтовых рукавов, проникавших в глубину озерно-пролювиальной равнины. По всему разрезу в глинах и алевролитах встречаются следы корневой системы растений, трещины усыхания, горизонты аридных почв, что, несомненно, свидетельствует о длительных осушениях многочисленных бессточных впадин и мелководных озерных ванн.

Биоценоз здесь представлен остракодами, конхостраками и двустворчатыми моллюсками. Основу остракодового комплекса составляет группа дарвинуляций *Paleodarwinula fragiliformis* (Kash), *P. chromi* (Gleb.), *P. elongata* (Lun.), *P. fragilis* var. *angusta* (Schneid.), *P. inornatinae* (Lun.), *P. torensis* (Kotsch), *Prasuchonella nasalis* (Sharap.) [20, 21]. Они обитали на чрезвычайно мелководных, хорошо прогреваемых и аэрируемых участках водоема с илестым и тонким песчано-алевролитовым субстратом. В разрезе они встречаются в волнистослоистых глинах и алевролитах на границе с песчаниками в тонких прослойках глин с трещинами усыхания и в пачках переслаивания глин, алевролитов, песчаников.

Конхостраки здесь — весьма бедные сообщества *Hemicycloleaia kuzedeica* Nov. и *H. sp.* Найденные совместно с ними двустворчатки, по определению Г. В. Кулевой, принадлежат окскому комплексу: *Palaeomutela plana* Amal., *P. inconcinna* Plotn., *P. ovalis* Amal., *Palaeonodonta carinata* Plotn., *Opokiella tschernyschewi* Plotn.

Южный разрез (район р. Бурли) отложений озерно-пролювиальной равнины отличается лишь меньшим содержанием песчано-конгломератовых линз. Выделяются два остракодовых биоценоза [20, 21]. Ранний — те же комплексы, что и в северном разрезе у с. Черепановка. Вскрытая мощность отложений, содержащих раннеуржумский комп-

$$k \sin \varphi_0 = \sin \frac{\gamma}{2} \quad (6)$$

На рис. 3 изображены полученные одиночные складки изгиба для углов  $\gamma$  10, 30 и 50°. Формы представленных складок различаются наличием или отсутствием точек перегиба на внутренних отрезках кривой (в теории к точке перегиба также относится конечная точка, к которой приложена сосредоточенная сила без момента, который опускается нами при характеристике складок). Бесперегибными являются складки нижнего ряда, характеризующиеся минимальными, критическими для данной формы неустойчивости, значениями силы ( $\beta = \beta_{\min}$ ), относящиеся к симметричному наклонному типу. Остальные складки являются перегибными (имеют точку перегиба во внутренней части кривой), следовательно, являются «истинно» асимметричными вследствие неравенства крыльев. Точка перегиба (как и длинное крыло) проявляется со стороны внешнего реактивного момента, действующего на заделанном конце (рис. 2, а). Данный пример показывает генетическое единство двух данных типов складчатости.

Наибольшая для показанных на рис. 3, а складок деформация отвечает приблизительно двукратному сжатию. При этом длинное крыло складки в точке перегиба и касательная в ней занимают перпендикулярное положение относительно сжимающей силы — складка становится изоклиальной. Следующая стадия упругого деформирования заключается в формировании пережатых — кольцеобразных — складок, когда угол касательной к точке перегиба становится больше 90° (рис. 3, б).

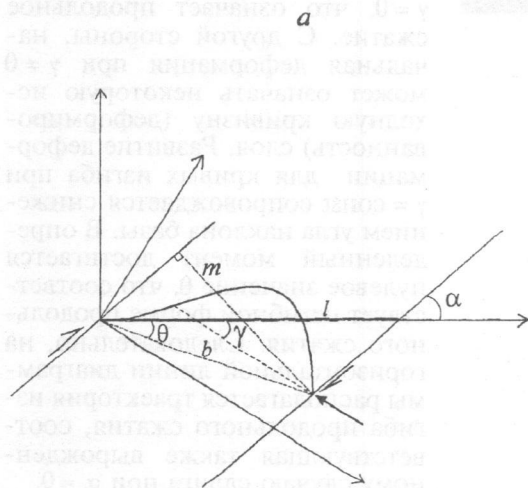
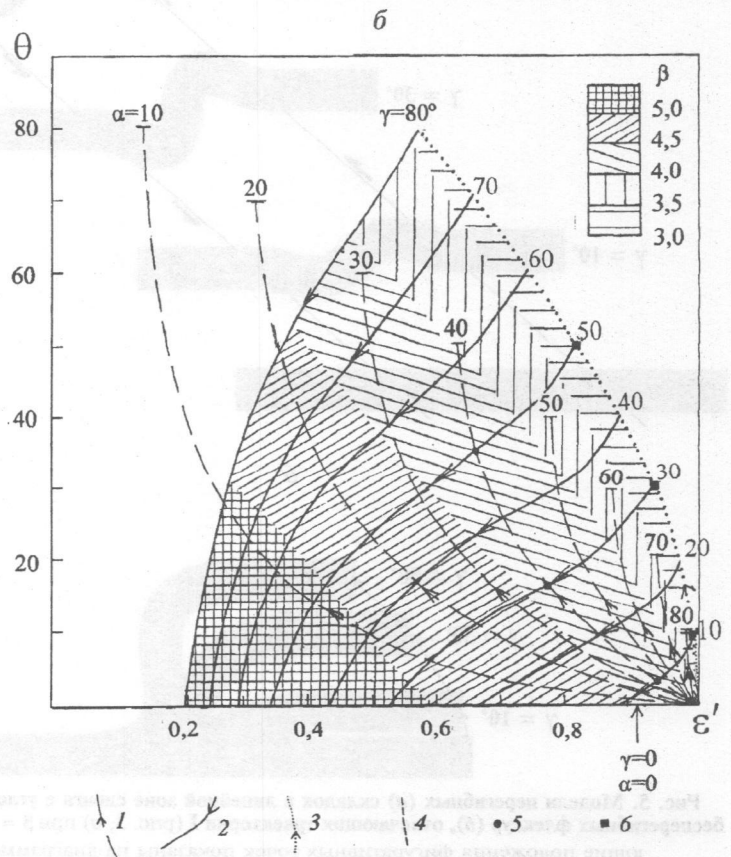


Рис. 4. Схема совместного развития линейной сдвиговой зоны и складки изгиба (а) и синтетическая диаграмма, соединяющая параметры сдвиговой деформации и изгиба (б):  $b$  — база складки и линия текущего геометрического сжатия изначально горизонтального слоя  $l$ ,  $m$  — положение базы в момент максимального сжатия,  $\theta$  — угол наклона базы,  $\alpha$  — угол наклона зоны сдвига; точками на диаграмме показано положение складок, изображенных на рис. 5; 1—3 — траектории сдвиговой деформации (сжатие+вращение) для линейных сдвиговых зон (1), изгибных складок с фиксированными значениями  $\gamma$  (2) и бесперегибных складок (3); 4 — траектория «нулевой точки», в которой направление силы оказывается перпендикулярным направлению сдвига; 5, 6 — точки, которым отвечают складки, показанные на рис. 5 а, б соответственно

Аналоги упругопережатых складок в природе приведены на рис. 1, б. Для их образования необходимы, по-видимому, особые реологические условия (повышенная жесткость слоя, высокая скорость деформирования), препятствующие достижению предела пластичности.

Пользуясь полученными данными, формально можно представить различные направления развития складок. Стрелками на рис. 3, а показаны три возможных тренда: I — для начальных наклонных состояний при различных наклоне силы, характеризующихся наклонными симметричными формами, II — траектория, для которой увеличение  $\gamma$  сопровождается ростом асимметрии складки, III — развитие при постоянном наклоне силы. Нарастание изгиба в случае I (бесперегибные складки) сопровождается значительными относительными вертикальными смещениями крыльев на фоне их вращательного движения. В случае развития складок по траектории II (перегибные складки) ситуация в общем обратная — относительные вертикальные движения крыльев малы, однако существенным оказывается латеральное сжатие.

Складки типа I могут быть легко распознаны в природе на основании их характерной бесперегибной формы, когда при переходе от крыла к недеформированному слою знак кривизны не изменяется. Такие складки представлены на рис. 1, в, г. К перегибным относятся мелкие складки слоя 1, к слабоперегибной — складка «а» слоя 3, (рис. 1, а), однако обстановка их проявления предполагает, как это видно из рисунка, наличие линейной сдвиговой зоны. Поэтому далее следует обратиться к определению условий, позволяющих количест-



венно увязать сдвиговые смещения и рассматриваемую нами модель изгибной деформации.

*Развитие складок линейной сдвиговой зоны и флексур.* Для адекватного описания складок изгиба, связанных с линейной сдвиговой зоной, необходимо количественно связать параметры сдвига и изгиба. Рассмотрим геометрическую схему деформирования в зоне простого сдвига (рис. 4, а). Сжатие складки и геометрическое сжатие материальных линий будем определять общей величиной  $\epsilon'$ : отношением базы изгибной складки  $b$  — линии, соединяющей начальную и конечную точки кривой, к исходной длине горизонтального слоя  $l$ :

$$\epsilon' = \frac{b}{l} = \frac{\sin \alpha}{\sin(\alpha + \theta)}, \quad (7)$$

где  $\alpha$  и  $\theta$  — углы наклона зоны сдвига и базы соответственно. Максимальная геометрическая деформация сжатия становится при  $b = m$ , когда база занимает перпендикулярное положение по отношению к направлению сдвига. Далее, при продолжающемся сдвигании, наступает геометрическое растяжение линии, совпадающей с базой. Угол текущего поворота базы  $\theta$  и угол наклона оси перегиба  $\gamma$ , отвечающий и углу наклона силы  $P$ , могут совпадать лишь в случае бесперегибной складки, когда  $\beta = \beta_{\min}$ . В остальных случаях  $\gamma > 0$ .

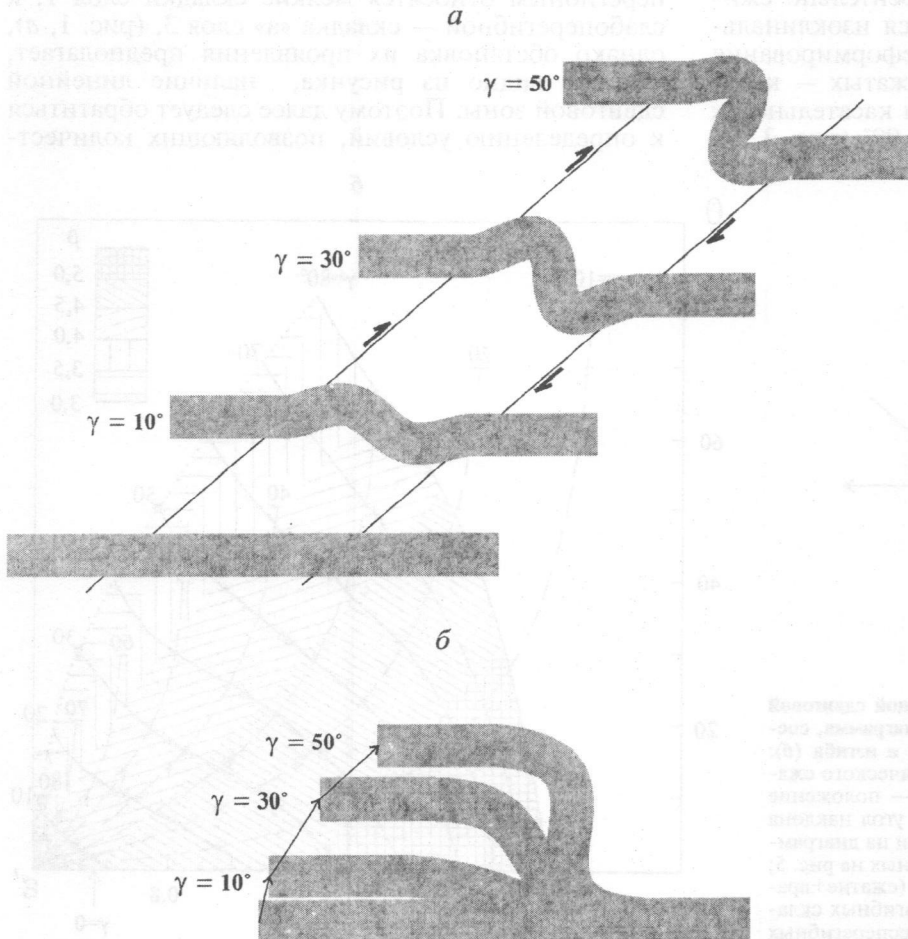


Рис. 5. Модели перегибных (а) складок в линейной зоне сдвига с углом наклона  $\alpha = 40^\circ$  и бесперегибных флексур (б), отвечающих траектории I (рис. 3, а) при  $\beta = \beta_{\min}$ ; соответствующие положения фигуративных точек показаны на диаграмме рис. 4, б

На построенной синтетической диаграмме (рис. 4, б) пунктирными линиями показаны кривые изменения угла наклона базы в зоне сдвига для различных  $\alpha$  относительно сжатия  $\epsilon'$ , рассчитанного по (7), и траектории, связывающей те же параметры для складок при различных углах  $\gamma$ , полученных в ходе моделирования с использованием формул (2)—(6). Кроме того, обозначено поле изменения коэффициента силы  $\beta$  для одиночных складок. Таким образом, на диаграмме соединены характеристики деформации сдвига и изгиба, что позволяет проследить взаимодействие двух механизмов.

В первую очередь отмечается принципиальное расхождение траекторий для сдвига и изгиба. Все кривые сдвига начинаются из нулевой точки деформации сжатия ( $\epsilon' = 1$ ) и прогрессируют в направлении роста угла наклона базы. Конечная деформация зависит от угла наклона зоны сдвига: чем он выше, тем она больше. По мере нарастания сдвиговой деформации соответствующие кривые  $\alpha = \text{const}$  пересекаются с различными кривыми развития изгибной деформации для постоянных углов  $\gamma$ . Точки пересечения на них отмечают те складчатые формы, которые соответствуют данным стадиям развития сдвига. Некоторые из них (для  $\gamma = 10, 30, 50^\circ$ ), соответствующие зоне сдвига с наклоном  $40^\circ$ , отмечены точками и показаны на рис. 5, а.

Траектории складок изгиба для  $\gamma = \text{const}$  начинаются при некоторой отличной от нуля величине деформации, это стартовое значение  $\epsilon'$  тем выше, чем больше  $\gamma$ . Отсюда следует, что первоначально выведение слоя из горизонтального положения возможно только при  $\gamma = 0$ , что означает продольное сжатие. С другой стороны, начальная деформация при  $\gamma \neq 0$  может означать некоторую исходную кривизну (деформированность) слоя. Развитие деформации для кривых изгиба при  $\gamma = \text{const}$  сопровождается снижением угла наклона базы. В определенный момент достигается нулевое значение  $\theta$ , что соответствует изгибной форме продольного сжатия. Следовательно, на горизонтальной линии диаграммы располагается траектория изгиба продольного сжатия, соответствующая также вырожденному случаю сдвига при  $\alpha = 0$ .

Таким образом, стартовой для всех линейных зон сдвига, генерирующих складчатость, является ситуация продольного сжатия, когда  $\gamma = 0$ . По мере развития сдвиговой деформации траектории  $\alpha = \text{const}$  поднимаются вверх и пересекают траектории  $\gamma = \text{const}$  все дальше от линии продольного сжатия, что означает смену складчатых форм, близких к продольному сжатию, следовательно, слабо

лекс остракод 300 м. Верхнеуржумский остракодовый биоценоз характеризуется малой встречаемостью в разрезе и бедностью видов. Он представлен прасухонеллами — *Prasuchonella nasalis* (Sharap.) и редкими экземплярами трех видов цитерид: *Tscherdynzeviana squamosa* Kotsch., *Wetluginella* (?) *tatarica* Molost. и *Kaschevaroviana delicata* Molost. Причины обеднения комплекса в почти 400-метровой толще, возможно, связаны с более интенсивными процессами почвообразования, а последние — с более длительными периодами осушения.

**Озерно-дельтовая равнина** выделяется по северо-западной периферии Предуральяского прогиба, а также к западу от него, в верховьях рек. Дема, Ток, Большой и Малый Уран, бассейне р. Самара (от верховьев до устья р. Бузулук), рек Салмыш, Большой Юшатырь, среднее течение р. Илек. Основным источником питания ее служил Уфимский амфитеатр и западный склон Южного Урала.

Разрез уржумского горизонта представлен чередующимися, линзообразно залегающими пачками косослоистых разнозернистых песчаников и конгломератов (мощностью от 1 до 15 м, редко 20 м) — отложениями дельтовых рукавов и пачками горизонтально напластованных глин, алевролитов, тонкозернистых глинистых песчаников с прослоями эвапоритовых известняков и мергелей (образованиями междуречных частей дельтовой поймы). При чем соотношения мощностей песчаных тел и пачек переслаивания тонких пород могут быть самыми разнообразными и резко меняются даже в близких один к другому участках. В обнажениях часто видно врезание песчано-алевритовых линз в более тонкие отложения дельтовой поймы и приустьевого взморья, глубина врезов может достигать 15 м.

В уржумских отложениях озерно-дельтовой равнины встречаются многочисленные остатки тетрапод, рыб, остракод, конхострак, двустворчатых моллюсков, скопления остатков листовой флоры и детрита, окаменелой древесины.

Чрезвычайно обильны в озерно-дельтовых отложениях остатки остракод. В пределах данной равнины И.И. Молостовской выделяются два остракодовых биоценоза [20]. Первый соответствовал началу уржумского времени и состоял исключительно из дарвинуляций: *Paleodarwinula fragiliformis* (Kash.), *P. fragilis* var. *angusta* (Schneid.), *P. chramovi* (Gleb.), *P. elongata* (Lun.), *Prasuchonella nasalis* (Sharap.) и др. В большинстве местонахождений господствующее положение занимали *Paleodarwinula fragiliformis* (Kash.) и *Paleodarwinula fragilis* var. *angusta* (Schneid).

Второй остракодовый биоценоз существовал в позднеуржумское время. Остракодовые сообщества представлены теми же дарвинуляциями, но определяющими здесь являются *Paleodarwinula elongata* (Lun.) и *P. chramovi* (Gleb.). Несколько большее распространение получила *Prasuchonella nasalis* (Sharap.). Кроме остракод по всему разрезу встречаются остатки конхострак и двустворчатых моллюсков.

Растительные остатки в виде обрывков стеблей, окаменелой древесины, растительного детрита распространены чрезвычайно широко, однако сбор определенных фрагментов удалось провести лишь по двум местонахождениям: по оврагу Большой Опасовский и ручью Чукур-Буляк (бассейн р. Сал-

мыш). Отсюда С.В. Мейеном определены: *Ullmannia biarmica* Eichw., *Pursongia* sp., *Odontopteris rossica* Zal., *Compsopteris* cf. *adzvensis* Zal., *Entsovia rarisulcata* S.Meyen, *Strobilites* cf. *adzvensis* S.Meyen, *Pecopteris* sp., *Rufloia* sp. Это типичная флора Восточно-Европейской провинции. Обращает на себя внимание совместное нахождение представителей древних хвойных *Ullmannia* и разнообразных папоротников.

К области распространения озерно-дельтовой равнины (рисунок) приурочены практически все местонахождения позвоночных [17]. Обилие флоры и фауны позволяет предположить, что в пределах этой области несмотря на общий аридный или семиаридный фон даже в засушливые сезоны сохранялись водоемы, окруженные растительностью, достаточной для существования весьма богатого животного мира.

Анализ таксономического состава палеофауны тетрапод позволил выделить на территории Южного Приуралья две основных ископаемых ассоциации позвоночных: архегозавровую и мелозавро-сиодонтовую. Эти ассоциации свойственны восточно-европейской части России [5] и, наиболее вероятно, представляют собой аллохтонные тафоценозы глубоких коренных русловых потоков с интенсивной гидродинамикой и более мелководных небольших дельтовых рукавов и их прорывов. Тетраподы архегозавровой ассоциации известны из 11 местонахождений. Особенность этой ассоциации — крайне бедный таксономический состав позвоночных, который представлен в основном остатками архегозаврид и ассоциированными костями обычно крупных дейноцефалов, которые составляют в общей сложности около 20% всех находок. Остатки архегозаврид представлены черепами и их фрагментами (местонахождения Кичкас-2, Претория-2, Милованский, Каргалинские рудники), тогда как наземные тетраподы только отдельными костями, неопределимыми даже до семейственного уровня. Такое распределение находок свидетельствует о близости тафотопов с архегозавровой ассоциацией к биотопам архегозаврид — гавиало-подобных амфибий, обитавших, вероятно, в омутах быстрых рек. Редкость остатков рыб в местонахождениях с архегозаврами позволяет только предполагать существование трофической связи низкотелых рыб открытых водных пространств типа *Varialepis* и *Platyoposaurus*.

Тетраподы мелозавро-сиодонтовой ассоциации известны из 13 местонахождений. Таксономический состав фауны значительно богаче и представлен преимущественно терапсидами. Типичными местонахождениями являются: Подгородняя Покровка-1 (*Chalcosaurus* cf. *lukjanovae* (Ivachn.); *Syodon* sp.); Ново-Никольское-2 (*Konzhukovia vetusta* (Konzh.); *Chalcosaurus lukjanovae* (Ivachn.); *Titanophoneus* sp.; *Ulemica efremovi* Ivachn.; Малый Уран (*Konzhukovia vetusta* (Konzh.); *Chalcosaurus* sp.; *Syodon* sp.; *Titanophoneus adamanteus* (Orlov); *Porosteognathus* (?) sp.) и Малая Кинель (*Tryphosuchus kinelensis* (Vjusch.), *Enosuchus* cf. *breviceps* Konzh.; *Syodon* sp.; *Deuterosaurus* sp.; *Porosteognathus* (?) sp.) [4, 17]. Приблизительное соотношение таксонов семейственного уровня в местонахождениях, приуроченных к аманакской свите (количество

местонахождений из большекинельской свиты недостаточно для статистических оценок): Melosauridae 20%; Lanthanasuchidae 15%; Deuterosauridae 10%; Pristerognatidae 10%; Anteosauridae 10%; Syodontidae 20%. Таксономическое разнообразие внутри семейств ограничено обычно одним родом. Исключение составляют только мелозавры, представленные тремя родами: *Tyrphosuchus*, *Konzhukovia* и *Uralosuchus*. Анализ данных по возможным трофическим адаптациям тетрапод из мелозавро-сиодонтовой ассоциации свидетельствует, что все таксоны являются обитателями прибрежных экотонных и мелководных водоемов. Мелозавры были затаивающимися придонными хищниками и представлены некрупными формами, обитавшими в пределах литорали. Основным объектом охоты этих амфибий были рыбы, которые представлены в местонахождениях как актиноптеригиями (*Platysomus*, *Varialepis*, *Kichkassia*), так и хрящевыми (*Wodnika*, *Xenosynechodus*) [11]. Лантанозухиды представлены родом *Chalcasaurus* и рассматриваются М.Ф. Ивахненко [5] в качестве склерофагов, обитавших в неглубоких солоноватоводных водоемах. Терапсиды составляли наземный компонент фауны прибрежных экотонных. М.Ф. Ивахненко [5] разделяет раннетатарских терапсид Восточной Европы на три группы по преобладающему участию в трофических цепях — гидробионты (*Deuterosauridae*, *Anteosauridae*), амфибионты (*Syodontidae*, *Rhopalodontidae*, *Ulemosauridae*) и террабионты (*Pristerognatidae*, *Ulemicidae* и *Microuraniidae*), однако подобная классификация может рассматриваться только как предварительная, и применительно к территории Южного Приуралья она несомненно требует дальнейших уточнений. В рассматриваемых нами ассоциациях тетрапод довольно уверенно просматривается только амфибиотичность *Syodon* и его трофическая связь с небольшими лантанозухидами, энозухидами, лабиринтодонтами и, возможно, палеонискоидными рыбами. С другой стороны, гидробионтность хищных *Deuterosauridae* и *Anteosauridae* маловероятна, поскольку трофические связи этих таксонов не просматриваются в известных тафотопках, так как находки в основном изолированы. Учитывая, что раздутые трупы крупных особей могут транспортироваться водными потоками на значительное расстояние, можно предположить, что остатки этих животных являются элементами сухопутной фауны, обитавшей на внешней периферии прибрежных экотонных. Некоторые остатки этих животных могли быть вторично переотложены в результате боковой эрозии берегов, в качестве примера можно упомянуть найденный в песчаниках фрагмент нижней челюсти *Titanophoneus* из местонахождения Дубовка-4, альвеола которого заполнена известняком.

С озерно-дельтовой аккумулятивной равниной связаны основные поля меднорудной минерализации, известные как «Каргалинские медные рудники», где с 1703 г. разрабатывались «медистые песчаники». Этот собирательный термин объединяет проявления меди в континентальных образованиях верхней перми, хотя медьсодержащими породами помимо песчаников могут быть конгломераты, алевролиты, глины, мергели.

Не случайно основные меднорудные проявления приурочены именно к озерно-дельтовым образованиям. На наш взгляд, это связано с максимальной концентрацией здесь органики при общей бедности органического мира в аридной зоне. Максимальные концентрации солей меди наблюдаются вокруг органических остатков.

Мощность уржумских отложений озерно-дельтовой равнины изменяется от 80 до 250 м и контролируется структурными факторами.

*Озерная равнина* протягивается к западу от озерно-дельтовой уржумской равнины в бассейнах Бузулука, среднего и нижнего течений рек Малый Уран, Ток, Самара, Урал (ниже устья р. Илек), Большая и Малая Кинель меридионально-вытянутой полосой. На север она прослеживается почти до Баренцева моря, на юге соединяется с аналогичной равниной Прикаспийской синеклизы.

Подавляющее большинство озер равнины весьма мелководно и подвержено многократному осушению. Озерные отложения находятся в тесном парагенезе с дельтовыми образованиями. При этом даже крупные озерные ванны выполняются главным образом дельтовыми отложениями со всеми присущими им особенностями, типичными для аридных и семиаридных зон. Обусловлено это прежде всего тем, что седиментация дельтовых отложений благодаря ее сезонности и эпизодичности имеет «лавинный» характер. Темп ее несравненно выше скорости накопления собственно озерных осадков.

В основании разреза обычно залегают песчаники дельтовых русел мощностью 10—15 м. Не исключено, что нижняя часть базальной песчаниковой пачки аллювиального происхождения. Вверх песчаники сменяются пачкой переслаивания красно-бурых алевролитов, глин, мелкозернистых песчаников, эвапоритовых известняков. Здесь преобладает горизонтальная слоистость, часто встречаются трещины усыхания, следы илоедов, остатки корней растений, почвенные горизонты, т. е. присутствуют все признаки отложений междувальных частей дельт. Вверх по разрезу наблюдается чередование пачек переслаивания с линзообразными телами песчаников. В отдельных пачках переслаивания следы осушения почти не встречаются.

Здесь необходимо подчеркнуть, что собственно озерные образования отличаются от отложений дельтовой поймы почти полным отсутствием почвенных горизонтов и значительно менее частыми следами осушения. Прослой известняков озерного происхождения чаще всего имеют тонкую горизонтальную слоистость, содержат остатки остракод и чешуи рыб и в них отсутствуют следы корневой системы растений.

Животный мир озерной равнины представлен только мелозавро-сиодонтовой ассоциацией тетрапод, а количество местонахождений на этой территории на порядок меньше по сравнению с озерно-дельтовой равниной. Тетраподы известны только из двух местонахождений: Малая Кинель (*Tyrphosuchus kinelensis* (Vjusch), *Enosuchus* cf. *breviceps* (Konzh.), *Syodon* sp., *Deuterosaurus* sp., *Porosteognathus* (?) sp.) [4] и Борисов (*Rhopalodon* sp.). Интересно, что наиболее богатое местонахождение Малая Кинель, как и большинство местонахождений из зоны озерно-дельтовой равнины, приурочено к

линзе песчаников дельтового типа. Таким образом, с большой уверенностью можно предположить, что биотопы наземных позвоночных уржумского времени связаны с дельтовыми потоками, а вернее с их поймами. На территории последних благодаря изменчивости русел и сезонным затоплениям формировались и длительные время существовали влажные оазисы, которые в условиях изменчивого аридного климата были более стабильны, нежели прибрежные экотопы статичных водоемов.

Остракодовая биота в отличие от позвоночных очень широко представлена в пределах озерной равнины. Она состоит из представителей родов *Paleodartwinula*, *Prasuchonella*, *Placidea*, *Permiana*. По видовому составу, количественному соотношению отдельных видов и последовательности их обитания во времени на данной территории остракодовая биота подразделяется на четыре биоценоза [20, 21]. Их смена четко совпадает со сменой солености, постепенным опреснением бассейна (по отношению Sr/Ba).

Конхостраки представлены видами уржумского комплекса: *Ulugkemia petri* Novojil., *Ulugborisi* Novojil., *Rossoestheria angulata* (Lut.). Встречаются также остатки двусторчатых моллюсков, рыб, растительный детрит.

Мощность уржумских отложений озерной равнины изменяется от 80 до 190 м в зависимости от структурного положения.

### Заключение

Наиболее благоприятными для развития органического мира были дельтовые системы [19]. Выделенные по анализу тафономического состава ассоциации фауны позвоночных археозавровая и

мелозавро-сиодонтовая связаны именно с дельтовыми образованиями. Дельтовые равнины уржумского времени отличались значительным своеобразием, характерным для аридных и семиаридных зон. Если в гумидных условиях при относительно стабильных водоемах в системе бассейн—дельта более изменчива дельтовая составляющая, то для аридных внутриконтинентальных бассейново-дельтовых систем наиболее неустойчива озерная часть. В ней из-за флюктуаций климата и режима питания, низкой тепловой инерции в мелководных озерных ваннах резко меняются площадь зеркала, положение береговой линии, температура и солевой состав. Все это не способствует нормальному развитию биоты.

Дельтовая часть системы даже при наличии четкой выраженной сезонности выглядит более стабильной. В уржумское время при относительно регулярном питании пресными водами с водосбора Урала по дельтовым каналам развивалась пышная растительность, которая обеспечивала кормовую базу даже крупным растительноядным животным. Районы, прилегающие к Уралу, были в какой-то мере залесены и служили укрытием от перегрева наземным тетраподам. Водоемы дельтовой поймы отличались обилием рыб и другой фауны.

Усиление аридизации в дальнейшем внесло свои коррективы в развитие ландшафта и органического мира.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 04-05-6495) и Министерства образования и науки (грант № E02-9.0-25), полевые исследования частично финансировались грантом National Geographic N 7469-03.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Гладенков Ю.Б. Экосистемный подход в стратиграфии // Изв. АН СССР. Серия геол. 1978. № 1. С. 5—23.
2. Добрускина И.А. Соотношение в развитии флоры и фауны при переходе от палеозоя к мезозою // Проблемы стратиграфии и исторической геологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 127—139.
3. Добрускина И.А. Триасовые флоры Евразии // Тр. ГИН АН СССР. В. 365. М.: Наука, 1982. 196 с.
4. Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М., Каландадзе Н.Н., Новиков И.В., Сенников А.Г., Раутиан А.С. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: Геос, 1997. 215 с.
5. Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плаката-позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь, 2001. 200 с.
6. Красило В.А. Палеоэкосистемы // Изв. АН СССР. Серия геол. 1970. № 4. С. 144—150.
7. Круть И.В. Геосистемы, экосистемы и биосистемы как компоненты стратиграфической организации // Проблемы периодизации плейстоцена. Л.: Недра, 1975. С. 75—82.
8. Макарова И.С. Возможности палинологического анализа при реконструкции экосистем на рубеже палеозоя и мезозоя. Восток Русской платформы // Тез. докл. 6-й всесоюзной палинологической конференции «Палинология и полезные ископаемые». Минск, 1989. С. 183.
9. Мейен С.В. О наиболее общих принципах исторических реконструкций в геологии // Изв. АН СССР. Серия геол. 1978. № 11. С. 79—91.
10. Мейен С.В. Палеоэкосистемный подход // Развитие учения о времени в геологии. Киев: Наук. думка, 1982. С. 286—305.
11. Миних А.В., Миних М.Г. Корреляция казанских и татарских отложений в бассейнах Сев.Двины, Средней Волги и Урала по ихтиофауне // Ученые записки геол. факультета Саратовского университета. Новая серия. 1997. В. 1. С. 60—66.
12. Миних А.В., Миних М.Г., Погуца Т.И., Гоманьков А.В. Тафономические исследования местонахождения Кичкас в позднепермских медистых песчаниках // Мат. по методам тафономических исследований. Саратов: Изд-во СГУ, 1992. С. 108—120.
13. Очев В.Г. О некоторых чертах переходного этапа от палеозоя к мезозою // Палеонтология и эволюция биосферы. Тр. 25-й сессии ВПО. Л.: Наука, 1983. С. 116—126.
14. Рейтлингер Е.А. О некоторых аспектах в изучении палеоэкосистем // Вопр. микропалеонтологии. 1979. № 22. С. 3—13.
15. Соловьева М.Н. К методу палеобиогеографических исследований // Изв. АН СССР. Серия геол. 1976. № 12. С. 74—81.
16. Сукачев В.Н. Биогеоценология и ее современные задачи // Общая биология. 1967. Т. 28. № 5. С. 501—509.
17. Твердохлебова Г.И. Каталог местонахождений тетрапод верхней Перми Южного Приуралья и юго-востока Русской платформы. Саратов: Изд-во СГУ, 1976. 88 с.
18. Твердохлебов В.П. Некоторые общие вопросы исследования аридных континентальных экосистем. Саратов: Изд-во СГУ, 1988. Деп. в ВИНТИ. 15.01.88. № 359-В 88. 54 с.
19. Твердохлебов В.П., Твердохлебова Г.И. Дельты внутриконтинентальных позднепермских водоемов и основные местонахождения тетрапод // Изв. вузов. Геология и разведка. 2000. № 2. С. 20—25.
20. Molostovskaya I.I. Stratigraphic correlation of the Upper Permian deposits from the south of the Cis-Ural marginal Trough and the adjacent areas of the Russian Plate. // Geodiversitas. 1997. 19(2). P. 247—259.
21. Molostovsky E.A. & Molostovskaya I.I. Depositional conditions in the Southern Cis-Urals basin during Late Permian (biostratigraphic, lithofacies and petromagnetic data) // Geodiversitas. 1997. 19(2). P. 261—278.
22. Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology. 1935. N 16. P. 284—307.

Саратовский государственный университет  
 Научно-исследовательский институт  
 естественных наук  
 Рецензент — Г.Н. Садовников