

Н.Ю. Брагин

**ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ
ТРИАСОВЫХ АКВАТОРИЙ
ПО РАДИОЛЯРИЯМ**

Радиолярии триаса – типично планктонные организмы, среди ассоциаций которых, как и современных представителей, выделяются тепловодные (тропические и субтропические) и холодноводные (бореальные и нотальные) сообщества. Холодноводные ассоциации радиолярий триаса отличаются от одновозрастных тепловодных обедненным таксономическим составом и резким количественным доминированием одного или нескольких видов. Доминантные таксоны характерны только для высоких широт и демонстрируют биполярное распространение. В целом, триасовый период характеризуется широтной дифференциацией радиоляриевых сообществ и сходной с современной картиной биогеографического распространения радиолярий. На этой основе в триасе выделяются надобласти: Бореальная, Нотальная и Тетис-Пангаласса, последняя подразделяется на области: Средиземноморскую, Западно-Тихоокеанскую и Восточно-Тихоокеанскую, характеризующиеся особыми типами комплексов радиолярий.

N.Yu. Bragin

**PALEOBIOGEOGRAPHIC REGIONALIZATION
OF THE TRIASSIC SEA BASINS
BY RADIOLARIANS**

Triassic Radiolaria are typical planktonic organisms. Their associations can be subdivided to warm-water (tropical and subtropical) and cold-water (boreal and nothal) like recent ones. Cold-water associations of the Triassic Radiolaria differ from coeval warm-water ones by less diverse taxonomical composition and by sharp quantitative domination of one or several species. These dominant taxa are typical only for high-latitude regions, displaying bipolar distribution pattern. The Triassic period is characterized generally by latitudinal differentiation of radiolarian assemblages, that has common features with recent radiolarian biogeographic distribution. The Triassic world ocean can be subdivided to three realms: Boreal, Nothal and Tethys-Pantalassa; while last realm consist of three subrealms: Mediterranean, Western Pacific and Eastern Pacific, with characteristic types of radiolarian associations.

ВВЕДЕНИЕ

Без знания условий обитания древних радиолярий невозможно применение материала по этой группе в работах по палеогеографии и фациальному анализу. Здесь необходимы методические исследования, поскольку радиолярии – относительно новая группа, широко используемая ныне. Данные по радиоляриям все чаще звучат не только в работах по стратиграфии, но и в исследованиях по палеобиогеографии, общей палеогеографии и палинспатике древних бассейнов и их окраин. Между тем, уровень наших знаний ча-

сто недостаточен для того, чтобы полноценно судить по характеру комплекса радиолярий о глубинах, морфологии и типе бассейна их обитания. Поэтому здесь будут рассмотрены такие вопросы, как образ жизни радиолярий и зависимость их комплексов от климата, а также от типа бассейна (глубина, открытость).

ОБРАЗ ЖИЗНИ СОВРЕМЕННЫХ И ДРЕВНИХ РАДИОЛЯРИЙ

Все современные *Euradiolaria* ведут планктонный образ жизни. Исследователи соглашаются и в том, что радиолярии кайнозоя и позднего мезозоя также были планктонными, но по поводу палеозойских и раннемезозойских групп существуют и иные точки зрения. М.Г. Петрушевская [1986] предложила гипотезу о происхождении радиолярий в начале палеозоя от бентосных предков, не исключая возможность существования бентосных форм радиолярий вплоть до триаса. Б.Б. Назаров [1988] предполагал возможный бентосный образ жизни для некоторых *Albaillellaria* позднего палеозоя. Гипотеза о бентосных предках радиолярий была основана на сведениях о нижнекембрийских проблематичных организмах с кремневым скелетом [Назаров, 1973], амфоровидная форма которого и наличие устья на конце трубчатого выроста были интерпретированы как следствие бентосного образа жизни. В то же время данные по наличию и характеру первичного каркаса, а также по деталям строения стенки этих организмов отсутствуют, что обусловлено их неудовлетворительной сохранностью. Некоторые исследователи считают эти остатки спикулами губок [Lipps, 1992; Жамойда, 1995].

Для гетерополярных скелетов по аналогии с современными солнечниками (*Heliozoa*) предполагалось прикрепление к субстрату с помощью пучка аксоподий, выходявшего из устья. Некоторые солнечники переходят от сидячего образа жизни к планктонному за счет нестабилизированности скелета и аксоподиальной системы [Петрушевская, 1986]. Однако не вполне ясно, являются ли сидячие солнечники первичным бентосом или планктоном, вторично переходящим к бентосному образу жизни. Кроме того, кембрийские проблематики, описанные Б.Б. Назаровым, имеют консолидированный скелет, сильно отличающийся от скелета солнечников, и вряд ли могли легко менять образ жизни. Наконец, прикрепление к субстрату – черта специализации, а наиболее примитивные бентосные саркодовые – ползающие организмы. Важным доводом против бентосного образа жизни известных нам древних радиолярий следует считать тот факт, что комплексы среднего кембрия – нижнего ордовика представлены преимущественно сферическими морфотипами с радиальными иглами и первичным каркасом в виде энтактиниидной спикулы центрального положения или микросферы [Назаров, 1988; Kozur, Mostler, Repetski, 1996; Dong et al., 1997; Aitchison, 1998; Won, Below, 1999]. Наиболее вероятно, что они вели планктонный образ жизни. Особенно интересен самый древний, среднекембрийский, комплекс, в котором встречены разнообразные морфотипы, не имеющие оболочек и состоящие из одной сложно устроенной спикулы с радиальными иглами, снабжен-

ными апофизами [Won, Below, 1999]. Невероятно, чтобы такие формы могли вести бентосный образ жизни.

Одним из доводов в пользу бентосного образа жизни древнейших радиолярий служит утверждение того, что скелет нынешних представителей этой группы является наследием их бентосных предков [Петрушевская, 1986]. Однако уже в среднем кембрии встречаются скорее всего планктонные формы. В таком случае существование «бентосных предков», от которых радиолярии могли унаследовать скелет, можно предполагать только для раннего кембрия. Но и это маловероятно, принимая во внимание такие факты, как возникновение первых организмов с кремневым скелетом не в начале кембрия, а только в атдабанском веке [Назаров, 1988]. Для эволюционного скачка, перехода от бентосной к планктонной форме существования остается очень мало времени. Наконец, непонятно, для чего мог возникнуть внутренний ажурный скелет у сидячих организмов. Раннекембрийские бентосные животные образовывали внешний скелет, раковину, служившую для защиты, но у древнейших радиолярий этого нет.

Другой проблемой является интерпретация морфологических особенностей скелета древних радиолярий как следствия их бентосного образа жизни. Эти аргументы также не представляются достаточно убедительными. Например, билатерально-симметричное строение палеозойских *Albaillellaria* не обязательно свидетельствует об их бентосном образе жизни, поскольку в составе современного планктона билатерально-симметричные организмы обычны как среди радиолярий (*Spyrida*), так и среди других групп (*Chaetognatha*). Наличие у палеозойских *Corytoecidae* и некоторых мезозойских населлярий бокового отверстия раковины (псевдофорамена) рассматривается как следствие того, что эти радиолярии могли прикрепляться к субстрату или водорослям [Афанасьева, Вишневская, 1993а, б]. Но различные боковые отверстия раковин современных планктонных радиолярий (например, *Phaeodaria*) не имеют такого значения.

В качестве довода в пользу перехода радиолярий в триасе от бентосного к планктонному образу жизни приводится и мнение о мелководности палеозойско-триасовых палеоокеанов [Афанасьева, Вишневская, 1993а], что вряд ли имеет отношение к образу жизни радиолярий, которые входят в состав планктона как древних, так и современных мелководных бассейнов. Известно множество видов, которые ныне обитают как в мелководных областях, так и над абиссальной зоной океана, и повсеместно являются планктонными. Это можно сказать и о древних ассоциациях относительно мелководных морей, например, о радиоляриях доманикового бассейна девона Русской плиты [Афанасьева, 2000], которые в условиях сероводородного заражения донных вод вели планктонный образ жизни и никак не могли существовать в придонных условиях.

Таким образом, убедительных доказательств бентосного образа жизни древних радиолярий нет. Если же вернуться к раннему мезозою, то данные по фациальной приуроченности и географическому распространению радиолярий триаса свидетельствуют как раз о их планктонном образе жизни. Самые представительные ассоциации известны в пелагических отложениях:

микритовых известняках и кремнистых породах, почти не содержащих остатки бентоса. Кроме того, среди триасовых радиолярий высок процент видов-космополитов и видов широкого географического распространения (встречающихся в Средиземноморской области и по всей периферии Тихого океана).

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТЕПЛОВОДНЫХ И ХОЛОДНОВОДНЫХ АССОЦИАЦИЙ РАДИОЛЯРИЙ ТРИАСА И ЮРЫ

Планктонный образ жизни радиолярий не означает их независимости от условий обитания. Современные радиолярии распространены во всех морских бассейнах нормальной солености, но состав их ассоциаций зависит от климатической зональности. Выделяются тропические, субтропические, бореальные и нотальные комплексы. Подобная же зависимость установлена и для кайнозойских, а в последнее время – и для юрско-меловых радиолярий. Триасовый период не является исключением – и для этого времени можно выделить характерные ассоциации различных палеобиохорий. Для этого необходимо провести сравнительный анализ типичных комплексов.

Примером одной из наиболее изученных тропических ассоциаций радиолярий среднего триаса может служить раннеладинский комплекс формации Бухенштейн Северной Италии [Dumitrica et al., 1980; Lahm, 1984; Kozur, Mostler, 1994]. Данный регион принадлежит к западной части Тетического бассейна, для которого в триасе устанавливаются тропические условия. Рассматриваемая ассоциация – типичный тепловодный комплекс, насчитывающий 180 видов, принадлежащих к 76 родам, включающий почти все семейства и большинство родов данного времени, а также все морфологические типы триасовых радиолярий: энтактинрии (семейства Entactiniidae, Pentactinocarpaceae, Sepsagonidae), спумеллярии (Actinommooidea и Spongodiscoidea) и населлярии (от моноциртоидных Eptingiidae и Sanfilippoellidae до многокамерных Triassocampidae и Planispinosyrtae). При незначительном количественном преобладании таких видов, как *Pseudostylosphaera coccostyla* (Rust), *P. postjaponica* Kozur et Mostler, *Triassocampe scalaris* Dumitrica, Kozur et Mostler, выраженных доминантов здесь нет.

Типичная тропическая ассоциация радиолярий позднего триаса – комплекс из нижнего нория Кипра [Bragin, Krylov, 1999], в составе которого 73 вида, принадлежащих к 42 родам. Здесь также наблюдается таксономическое и морфологическое разнообразие, присутствие всех известных для этого времени морфотипов. Следовательно, описанные черты характерны для тропических ассоциаций триаса. Известны еще несколько типичных тропических комплексов, для которых можно получить такие же результаты. Это ассоциации верхнего ладина Турции [Tekin, 1999], нижнего карния Австрии [Kozur, Mostler, 1981; Lahm, 1984], верхнего карния Сицилии [De Wever, 1982], нижнего нория Орегона [Blome, 1984] и Турции [Tekin, 1999], рэта Британской Колумбии [Carter, 1993].

Типичные бореальные ассоциации радиолярий триаса известны пока только из единственного разреза на р. Джугаджак Омолонского массива

[Aita, Bragin, 1999; Брагин, Егоров, 2000]. Наиболее представителен нижне-ладинский комплекс, в составе которого 18 видов из 15 родов: *Archaeocenosphaera* sp., *Entactinia* sp., *Ferresium* (?) sp., *Glomeropyle boreale* Bragin, *Hindeosphaera* sp. ex gr. *H. spinulosa* (Nakaseko et Nishimura), *H.* sp., *Hozmadia* (?) sp., *Laxtorum* (?) sp., *Pachus* (?) sp., *Parentactinia pygnax* Dumitrica, *P.* sp. cf. *P. inerme* Dumitrica, *Praenanina* sp., *Poulpus* sp., *Silicarmiger costatus costatus* Dumitrica, Kozur et Mostler, *S.* sp. cf. *S. latus* Kozur et Mostler, *Spongodiscoidea* gen. indet., *Spongopallium* sp. aff. *S. koppi* (Lahm), *Stauracantium* (?) sp. В данной ассоциации не представлены характерные тропические таксоны: семейства Eptingiidae, Muelleritortiinae, Oertlispongidae, Pentactinocarpidae, роды *Triassocampe* и *Yeharaia* (таблица). Помимо таксономического обеднения, ладинская ассоциация Омолонского массива характеризуется количественной доминацией одного вида: *Glomeropyle boreale* Bragin. Этот вид представлен массовыми экземплярами, все остальные – редкими или даже единичными. Таким образом, в составе комплекса есть один вид-доминант и 17 видов-акцессориев. Все виды-акцессории известны в тепловодных разрезах, в то время как доминант *Glomeropyle boreale* там не обнаружен. Преобладают таксоны с относительно простой морфологией внешнего строения, что придает комплексу своеобразный архаический облик.

Единственная пока известная ассоциация радиолярий ладина, близкая по составу к омолонской, была обнаружена в разрезах Новой Зеландии [Aita, Bragin, 1999]. В ее составе резко доминируют представители рода *Glomeropyle* Aita et Bragin, в том числе и вид *Glomeropyle boreale* Bragin, известный на Омолонском массиве. В качестве акцессориев присутствуют

Встречаемость важнейших таксонов радиолярий среднего триаса в Средиземноморье и на Омолонском массиве

Характерные таксоны ладинского яруса	Средиземноморский регион	Омолонский массив
Entactiniidae	Встречаются	Встречаются
Polyentactiniidae	"	Типичны
Pentactinocarpidae	Типичны	Неизвестны
Sepsagoninae	"	Встречаются
Muelleritortiinae	"	Неизвестны
Austrisaturnalidae	"	"
<i>Glomeropyle</i>	Неизвестны	Типичны
Actinommiidae	Типичны	Встречаются
Ferresiidae	Встречаются	Типичны
Stylosphaeridae	"	Встречаются
Oertlispongidae	Типичны	Неизвестны
Relindellidae	"	"
Eptingiidae	"	"
Sanfilippoellidae	"	"
Ultraporidae	"	Встречаются
Monicastericidae	Встречаются	Неизвестны
Tetraspinocyrtiidae	"	"
Triassocampidae	Типичны	"

Parentactinia inerme Dumitrica, *Silicarmiger costatus* Dumitrica, Kozur et Mostler. Как и на Омолонском массиве, ассоциация характеризуется бедным таксономическим составом, отсутствием ряда широко распространенных в Тетической области таксонов (семейство Oertlispongidae, подсемейство Muelleritortiinae и др.). Данный комплекс интерпретирован как нотальный и холодноводный [Aita, Bragin, 1999].

Проведенный анализ позволяет предположить, что холодноводные ассоциации радиолярий триаса отличаются от одновозрастных тепловодных обедненным таксономическим составом и резким количественным доминированием одного или нескольких видов. При этом доминантные таксоны характерны только для высоких широт и демонстрируют биполярное распространение.

Обратимся к анализу ассоциаций радиолярий других геологических эпох мезозоя и попробуем узнать, существуют ли общие закономерности. Типичный тепловодный комплекс радиолярий юры известен из келловей-оксфордских отложений Южной Греции [Baumgartner et al., 1995]. Он состоит из 97 видов, принадлежащих к 41 роду. Для сравнения, в комплексе нижне-среднего байоса Японии [Yao, 1997] описано 135 видов, принадлежащих 61 роду. Обе ассоциации характеризуются таксономическим разнообразием, присутствием всех морфотипов радиолярий этих эпох и отсутствием явной доминанции отдельных таксонов.

Проанализируем теперь ассоциацию радиолярий кимериджа центральной части Русской плиты [Bragin, 1997]. Данные отложения характеризуются смешанным составом комплексов моллюсков, среди которых встречаются и бореальные бухии, и виды аммоноидей, распространенные в Западной Европе. Комплекс радиолярий резко отличается от комплекса одновозрастных тетических и представлен 17 видами из состава 11 родов. Отсутствуют многие характерные таксоны тетической юры: семейство Williriedellidae, роды *Ristola*, *Parvivacca*, *Palinandromeda*, очень слабо представлены ставраконные спумеллярии. В составе ассоциации резко доминируют два вида: *Thecosphaera* (?) sp. A и *Praeparvicingula donnae* Bragin, остальные виды – акцессорные. Сходными чертами обладают кимериджские и волжские ассоциации радиолярий Печорской синеклизы [Козлова, 1994], единственным отличием является более бедный состав семейства Pantanelliidae в печорском кимеридже (представители этого семейства отражают тепловодное влияние, выраженное в центральных районах Русской плиты).

Таким образом, для верхней юры наблюдаются те же признаки тепловодных и холодноводных ассоциаций радиолярий, что и для среднего триаса, а именно – обедненный таксономический состав и количественная доминанция таксонов, характерных для холодноводных областей. Структура холодноводного комплекса этого времени следующая. 5–10% таксономического состава образуют эндемики холодноводной области (часто биполярного распространения), остальные 90–95% – виды-космополиты. При этом холодноводные эндемики могут составлять до 90% количественного состава ассоциации. Интересно, что для современных ассоциаций бореальных и нотальных бассейнов наблюдается весьма схожая картина таксономического состава

[Петрушевская, 1986]. Таким образом, сделанные ранее предположения о характерных чертах холодноводных ассоциаций триасовых радиолярий и их отличиях от тепловодных комплексов можно считать доказанными.

ЗАВИСИМОСТЬ АССОЦИАЦИЙ РАДИОЛЯРИЙ ОТ ТИПА БАСЕЙНА ОБИТАНИЯ

При исследованиях современных радиолярий установлено, что при переходе от океана к краевому бассейну происходит количественное и качественное обеднение радиоляриевых ассоциаций [Кругликова, 1984]. При этом отмечена ярко выраженная количественная доминанция одного или нескольких видов, которые, как правило, относительно редки в составе типично океанической фауны. Это дает основание для анализа древних комплексов радиолярий с целью выявления их приуроченности к тем или иным типам бассейнов. В ходе исследований кайнозойских радиолярий Дальнего Востока России были выделены три экологических типа комплексов: неритический, переходный и близкий к океаническому [Витухин, 1993]. Неритический тип наиболее беден, как количественно, так и таксономически, и содержит до 12 видов. Переходный тип включает от 15 до 25 видов, причем в его составе наблюдаются мелкие циртоидные населлярии *Peripyramis*, *Artostrobos*, *Lithomitrella* и др., типичные для океанических ассоциаций. Тип, близкий к океаническому, включает более 30 видов, в числе которых мелкие населлярии становятся более обильными и разнообразными. Тем не менее, от типично океанической подобная ассоциация отличается повышенным количеством представителей семейства Spongodiscidae [Витухин, 1993]. Таким образом, кайнозойские океанические комплексы радиолярий отличаются максимальным таксономическим разнообразием, которое при переходе к мелководным областям существенно снижается при возрастающем количественном преобладании губчатых дискоидных форм семейства Spongodiscidae.

Нечто подобное можно наблюдать и при анализе меловых ассоциаций радиолярий. Виды с дискоидным губчатым скелетом обильно представлены в составе поздне меловых ассоциаций Западной Сибири [Козлова, Горбовец, 1966], Поволжья [Липман, 1952], Московской синеклизы [Брагина, 1994], где они составляют от 30% (Московская синеклиза) до 50% (Сибирь) от общего количества экземпляров комплекса. Все они существовали в мелководных эпиконтинентальных бассейнах. В составе одновозрастных океанических комплексов дискоидные губчатые морфотипы не столь многочисленны.

Эти бесспорные факты было бы соблазнительно использовать при интерпретации условий обитания триасовых ассоциаций радиолярий. Однако прямое применение критериев меловых или кайнозойских комплексов здесь затруднительно, поскольку необходимо учесть как существенно иной таксономический состав раннемезозойских комплексов по сравнению с кайнозойскими, так и данные по достоверно мелководным комплексам триаса и юры. Проанализированные в предыдущем разделе мелководные бореальные

комплексы юры Русской плиты и триаса Омолонского массива характеризуются малочисленностью дискоидных и губчатых морфотипов. В то же время им свойствен обедненный состав, а также количественная доминация некоторых видов. Именно эти черты отмечались для современных и третичных неритических комплексов северо-запада Тихоокеанской области [Кругликова, 1984; Витухин, 1993]. Но тогда можно высказать предположение о том, что такое строение кайнозойских ассоциаций вызвано в первую очередь температурным фактором, поскольку эти районы относятся к области бореального или умеренного климата.

Сходные результаты недавно получены и для современных радиолярий Южного полушария. Например, при исследованиях радиолярий Бенгельского апвеллинга [Матуль, 1998] было установлено, что в пробах, взятых на шельфе, большинство форм представлено единичными экземплярами на фоне явного доминанта *Lithomelissa setosa*. Это холодноводный вид, распространяющийся из циркумантарктической области в пределы апвеллинга. Следовательно, и здесь характерный состав сообществ можно объяснить с помощью температурного фактора, а именно: влияния холодного течения.

Поэтому представляется более корректным провести сравнение радиоляриевых ассоциаций, принадлежащих к единой тепловодной области, но встреченных в бассейнах с различными глубинами. Такое сравнение возможно для верхней юры южных и центральных областей Западной Европы. Ассоциации глубоководных отложений верхней юры Альп богаты и разнообразны, насчитывают в отдельно взятом образце до 100 и более видов. Тем не менее, среди комплексов верхнеюрских радиолярий мелководных отложений есть ассоциации, ничем не уступающие альпийским по таксономическому разнообразию. Например, в составе титонских радиолярий сланцев Золенгофена (Бавария) найдено почти 500 видов, в том числе все характерные таксоны альпийской юры [Zugel, 1997; Dumitrica, Zugel, 2003]. В этом комплексе не наблюдается доминация каких-либо видов и неизвестны типичные таксоны бореальной юры. Между тем, бассейн, где формировались золенгофенские сланцы, представлял собой мелководную лагуну, развитую среди обширной карбонатной платформы и окруженную рифами и островами [Keupp, 1977]. Донные воды лагуны были заражены сероводородом, причем такой режим был весьма стабилен из-за соленостной стратификации вод. Осадки этой лагуны представляют собой весьма чистые известняки, формировавшиеся преимущественно за счет кокколитов и отлагавшиеся в застойных условиях [Busson et al., 1992]. Проникновение радиолярий в лагуну Золенгофена не является ни единичным, ни случайным, поскольку они встречены на многочисленных уровнях разреза [Zugel, 1997]. Таким образом, в данном случае малая глубина и близость берега не привели к обеднению таксономического состава ассоциации радиолярий.

Если учитывать данные по экологии радиолярий-полицистин, то в приведенном выше примере нет ничего удивительного, так как они обитают в пределах фотической зоны (0–200 м) во всех бассейнах с нормальной соленостью (около 35‰). В составе фауны золенгофенских сланцев известны стеногалинные организмы, например, различные цефалоподы, таким обра-

зом, поверхностные воды лагуны имели нормальную соленость. Скорее всего, сообщество радиолярий прибрежного бассейна может быть обеднено в случае незначительного отклонения солености от нормальной за счет стока пресных вод с суши, что, по-видимому, не имело места в случае золенгофенской лагуны.

При детальном анализе ассоциации титонских радиолярий Золенгофена можно заметить качественное и количественное преобладание спумеллярий над населляриями [Dumitrica, Zugel, 2003]. Возможно, именно в этом сказывается влияние мелководных и гидродинамически спокойных условий, поскольку уже давно высказано предположение о том, что циртоидные морфотипы населлярий наиболее многочисленны и разнообразны в зонах с активным гидродинамическим режимом: с восходящими или иными токами вод [Жамойда, 1972]. Однако для исследования триасовых ассоциаций трудно использовать соотношение *Spumellaria/Nassellaria*, поскольку отряд *Nassellaria* появляется в это время и представлен относительно малым числом таксонов.

Имеющиеся в распоряжении данные пока не позволяют в пределах одной климатической области восстановить последовательную цепь триасовых комплексов радиолярий, начиная с океанического и кончая неритическим, подобно тому, как это было осуществлено для бореального кайнозоя Дальнего Востока [Витухин, 1993]. Тем не менее, некоторые закономерности могут быть выявлены уже сейчас. На юго-западе Кипра развита верхнетриасовая формация Вламбурос, представленная турбидитами, сформировавшимися за счет эрозии метаморфического комплекса и переотложения карбонатного материала шельфового происхождения, причем источники обломочного материала (суша и карбонатный шельф) располагались поблизости [Брагин, Крылов, 1996]. Радиоляриевый комплекс демонстрирует количественную доминацию представителей родов *Livarella* и *Praemesosaturnalis* при бедности таксономического состава. Здесь слабо представлены таксоны подсемейства *Pantanelliinae*, редки циртоидные населлярии, среди которых такой типичный для этого интервала род, как *Canoptum*, отсутствует [Брагин, Крылов, 1996]. Кроме того, здесь не встречены и характерные для океанического верхнего триаса *Risella*, *Ferresium*, *Praecitriduma*, *Laxtorum*. По-видимому, этот комплекс может считаться неритическим, или промежуточным между неритическим и океаническим. Обеднение ассоциации в этом случае можно объяснить отклонениями солености. Действительно, в разрезах формации Вламбурос наблюдается активное поступление обломочного материала с суши, обильный растительный детрит, отсутствуют находки аммоноидей и аптихов.

Чрезвычайно схожая ассоциация была обнаружена и в верхнем нории Южной Турции [Tekin, 1999]. Здесь повторяются типичные черты кипрского комплекса, что может быть связано с близостью указанных районов и с формированием отложений в сходных обстановках южной пассивной окраины Тетического бассейна. Комплексы радиолярий близки, несмотря на существенную разницу литологии разрезов Кипра и Турции. В отличие от преимущественно терригенных кипрских, верхненорийские отложения Южной

Турции представлены микритовыми известняками с незначительным участием аргиллитов и алевролитов с растительным детритом. Таким образом, состав ассоциаций радиолярий в данном случае зависит не от типа седиментации, а от близости к суше, где вследствие слабого опреснения морской воды многие виды исчезают.

В то же время далеко не всегда вблизи континента наблюдается обеднение комплексов радиолярий триаса. Например, верхненорийские и рэтские отложения островов Королевы Шарлотты (провинция Канады Британская Колумбия) [Carter, 1993] характеризуются широким развитием мощных турбидитов, что, свидетельствует об их накоплении на континентальном склоне или у его подножия. Между тем, именно здесь были обнаружены разнообразные ассоциации радиолярий, которые никак нельзя считать неритическими [Carter, 1993]. Подобные расхождения в характере ассоциаций, существовавших в областях, относительно близких к континенту, можно объяснить различиями в гидродинамике среды. Поздненорийско-рэтские комплексы радиолярий Британской Колумбии существовали в условиях крупного континентального склона с мощными вертикальными токами вод, при близости огромного бассейна Палеоопацифики, где опреснение за счет стока с суши могло не проявиться.

Таким образом, обеднение ассоциаций радиолярий не всегда связано с климатическим фактором и может вызываться отклонением солености вод. Для того чтобы разграничить эти факторы, необходим отдельный анализ. Поэтому вновь вернемся к современному материалу. Среди видов холодноводных районов различаются эндемики, биполярные виды и космополиты [Петрушевская, 1986], кроме того, разнообразие ассоциаций невелико, а доминирование отдельных видов хорошо выражено [Кругликова, 1984]. Эта доминация отдельных видов свойственна и неритическим сообществам, значит, различия между холодноводными и тепловодными неритическими комплексами будут проявляться на качественном уровне. В составе холодноводных ассоциаций присутствуют эндемики, выделяющиеся среди обедненного комплекса, остальная часть которого представлена космополитами. Именно такое строение присуще ассоциациям среднего триаса Омолонского массива, и это является доводом в пользу их холодноводности. В то же время неритические сообщества верхнего триаса Кипра и Южной Турции не содержат эндемичных видов, и это отличает их от типичных холодноводных.

ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ТРИАСОВЫХ БАССЕЙНОВ ПО РАДИОЛЯРИЯМ

Ранний триас

Радиолярии раннего триаса изучены пока из немногих местонахождений Японии, Сихотэ-Алиня, Таиланда, Китая, Румынии и Турции, и данные по ним недостаточны. Как известно, ранний триас является эпохой широкого распространения таксономически бедных, однообразных и почти не проявляющих биогеографическую дифференциацию ассоциаций организмов

[Дагис и др., 1979]. Раннетриасовые комплексы радиолярий [Брагин, 1991; Sugiyama, 1997; Sashida, Igo, 1992; Kozur, Kaya, Mostler, 1996] отличаются однообразием, таксономической бедностью и схожестью между собой. Не исключено, что, помимо прочих причин, это может быть обусловлено слабой биогеографической дифференциацией радиолярий в раннем триасе.

Средний триас

Детальное рассмотрение палеобиогеографического районирования по радиоляриям триаса целесообразно начать с хорошо исследованных ладинских ассоциаций, известных в Тихоокеанском подвижном поясе (Корякское нагорье, Сахалин, Сихотэ-Алинь, Япония, Филиппины, Новая Зеландия, Орегон), в Омане, Средиземноморье (Италия, Венгрия, Румыния, Турция), на Северо-Востоке Сибири (Омолонский массив). Раннеладинские ассоциации почти всех местонахождений западной части Тихоокеанского подвижного пояса обнаруживают значительное сходство между собой [Yao, 1982; Cheng, 1989; Брагин, 1991; Sashida et al., 1999; Sugiyama, 1997; Брагин, 2000]. Типичные, наиболее распространенные виды этих ассоциаций встречаются в этом регионе почти повсеместно. К ним относятся: *Eptingium manfredi*, *Hindeosphaera spinulosa*, *Pentactinocarpus fusiformis*, *P. awaensis*, *Pseudostylosphaera japonica*, *P. coccostyla coccostyla*, *Silicarmiger costatus*, *Triassocampe scalaris*, *T. deweveri*, *Yeharaia elegans*, *Y. japonica*. При хорошей сохранности обнаруживаются Oertlispongidae: представители родов *Oertlispongius*, *Falcispongius* и *Baumgartneria*.

Исключением выглядит ладинская ассоциация радиолярий, недавно обнаруженная в терригенных фосфатосодержащих отложениях разрезов Манихепуа и Балл Крик Новой Зеландии [Aita, Braгин, 1999]. Она резко отличается от одновозрастных комплексов местонахождений Японии или Сихотэ-Алиня. Как было показано выше, данная ассоциация является холодноводной, и с этим связаны особенности ее состава. Если исключить этот комплекс, остальные сообщества будут рассматриваться как принадлежащие к единой фаунистической Западно-Тихоокеанской области [Брагин, 1994].

Раннеладинские комплексы Средиземноморья [Dumitrica et al., 1980; Kozur, Mostler, 1981; Gorican, Buser, 1990; Kozur, Mostler, 1994] при общем сходстве с западнотихоокеанскими обнаруживают некоторые отличия. Список типичных видов близок, но здесь пока не встречены такие виды, как *Yeharaia elegans* и *Y. japonica*. В то же время, здесь присутствует ряд неизвестных или сравнительно редких в Западно-Тихоокеанской области родов и видов: *Anisicyrtis recoarensis*, *Archaeospongoprimum bispinosum*, *Gomberellus hircicornus*, *Karnospongella transita*, *Livinallongella lahmi*, *Monicasterix gabiolaensis*, *Paurinella mesotriassica*, *Spongosilicarmiger italicus*, *Tandarnia recoarensis*. В целом отмечается большее разнообразие представителей семейств Oertlispongidae, Eptingiidae и Triassocampidae. При сравнении между собой комплексы радиолярий ладина различных районов Средиземноморского пояса обнаруживают значительное сходство. Этого достаточно, чтобы наметить вторую фаунистическую область – Средиземноморскую [Брагин, 1994].

Ассоциация ладинских радиолярий Орегона [Yeh, 1989] характеризуется некоторым сходством с комплексами Западно-Тихоокеанской области. Здесь присутствуют такие типичные виды, как *Parasepsagon variabilis*, *Pseudostylosphaera japonica*, *Yeharaia elegans*. Однако данный комплекс значительно беднее: отсутствуют комплексы семейств Eptingiidae и Oertlispongidae, слабо представлен род *Triassocampe*. Нельзя исключить, что обеднение этого сообщества связано с какими-либо особенностями условий формирования вмещающих отложений или просто является результатом неполной сохранности. Находки подобных комплексов в других районах Северной Америки подтверждают выделение в ладине самостоятельной Восточно-Тихоокеанской области. Ассоциации радиолярий трех данных областей сходны между собой, но резко отличаются от ассоциаций Бореальной и Нотальной надобластей. Это дает повод объединить три области: Средиземноморскую, Западно-Тихоокеанскую и Восточно-Тихоокеанскую в единую надобласть Тетис-Панталасса.

Ассоциации радиолярий позднего ладина Западно-Тихоокеанской области известны по всему Дальнему Востоку России [Брагин, 1991] и в ряде районов Японии [Nakaseko, Nishimura, 1979; Sugiyama, 1997]. В их составе доминируют *Muelleritortis cochleata*, *Pseudostylosphaera helicata*, *P. goestlingensis*, *P. nazarovi*, *Silicarmiger costatus*, *S. latus*, *Yeharaia elegans*, обычны также *Hungarosaturnalis piletus*, *Pylostephanidium clavator* и *Tritortis kretaensis dispiralis*. Позднеладинские комплексы Средиземноморской области известны в Венгрии [Kozur, Mostler, 1994], Омане [Otsuka et al., 1992], Турции [Tekin, 1999]. Здесь, при доминации тех же видов, что и в Западно-Тихоокеанской области (кроме *Yeharaia elegans*, отсутствующего в Средиземноморье) наблюдаются значительно более многочисленные и разнообразные Oertlispongidae – *Baumgartneria*, *Spongoserrula*, *Scutispongus*, *Steigerispongus*, *Pterospongus*. Следовательно, Средиземноморская область сохраняет своеобразие и в позднем ладине.

От всех комплексов перечисленных районов значительно отличаются ладинские ассоциации Северо-Востока Сибири (Омолонский массив) [Брагин, Егоров, 2000]. Наблюдается большое сходство этой ассоциации с ладинским комплексом Новой Зеландии [Aita, Bragin, 1999], в то время как от сравнительно близких географически одновозрастных комплексов Корякского нагорья она резко отличается. Эти отличия настолько велики, что позволяют наметить особую, Бореальную, надобласть в пределах Северо-Востока Сибири и сопоставлять ее с Нотальной надобластью в пределах Новой Зеландии [Брагин, 1994].

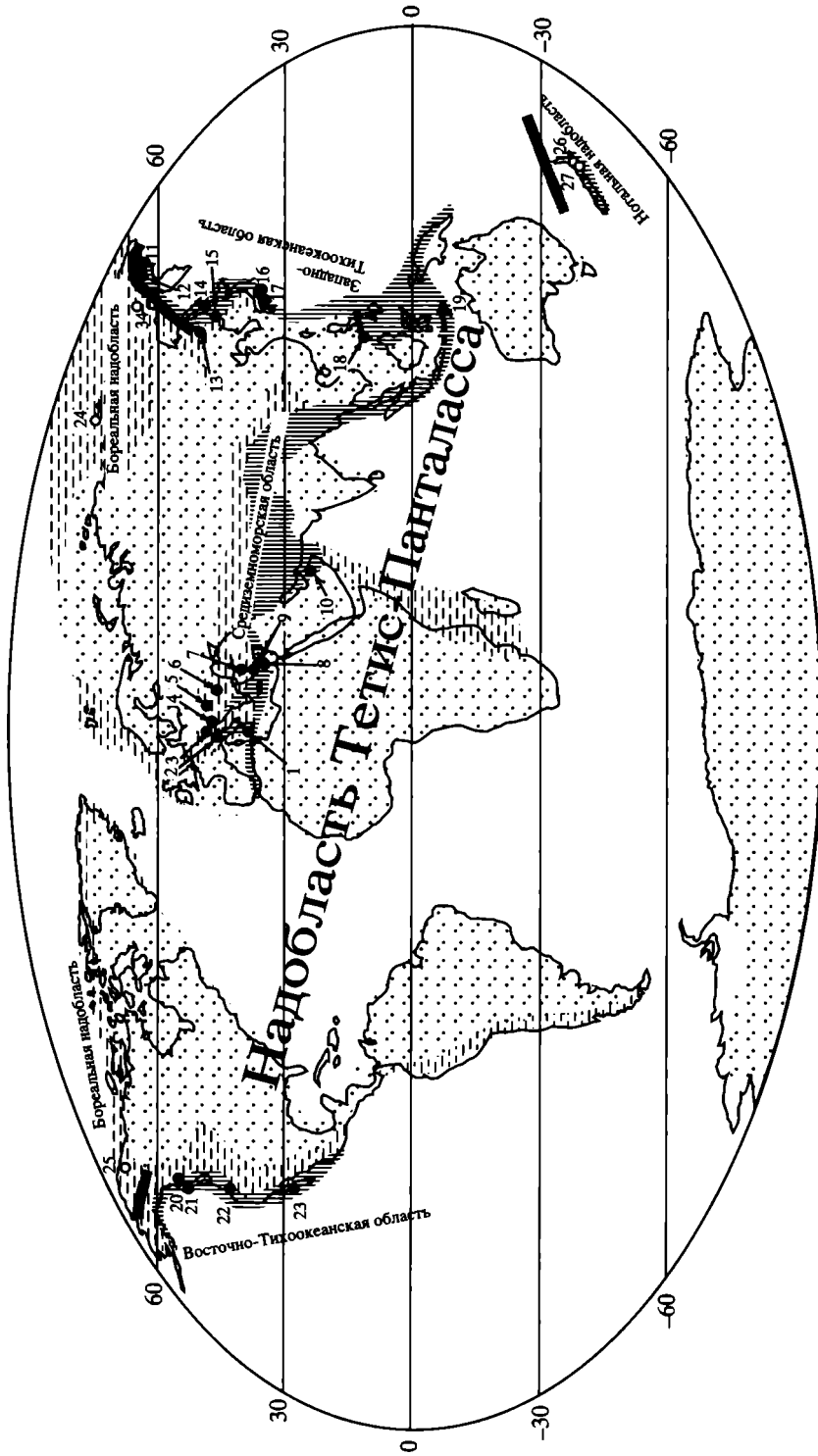
Верхний триас

Раннекарнийские ассоциации известны в Средиземноморской [Kozur, Mostler, 1994; Tekin, 1999], Западно-Тихоокеанской [Брагин, 1991; Sugiyama, 1997], Восточно-Тихоокеанской [Cordey et al., 1988] областях и в Бореальной надобласти [Брагин, Егоров, 2000]. В Средиземноморье и на Дальнем Востоке России встречаются *Muelleritortiinae* (род *Tritortis*) и виды рода

Pseudostylosphaera со спиральными иглами (мало известные на западе Северной Америки). Восточно-Тихоокеанская и Средиземноморская области характеризуются обилием поздних Oertlispongidae (род *Spongoserrula*), редко встречающихся на Дальнем Востоке России. В разрезе Омолонского массива (Бореальная надобласть) встречен таксономически бедный комплекс, в котором присутствуют *Pseudostylosphaera* с прямыми иглами и ранние *Ferresium*. По-видимому, и в раннем карнии сохраняется резкая обособленность Бореальной надобласти.

Позднекарнийские и ранненорийские радиолярии известны из большого числа местонахождений Средиземноморской [Kozur, Mostler, 1981, 1994; De Wever, 1982; Bragin, Krylov, 1999; Tekin, 1999], Западно-Тихоокеанской [Nakaseko, Nishimura, 1979; Yao, 1982; Брагин, 1991; Sugiyama, 1997] и Восточно-Тихоокеанской [Pessagno et al., 1979; Blome, 1984; Yeh, 1989] областей. Повсеместно наблюдается изобилие представителей семейства Carnuchosphaeridae и подсемейства Carnodocinae, однако видовой состав этих таксонов различается по областям. Наиболее обильны и разнообразны они в Восточно-Тихоокеанской области [Blome, 1984]. Ассоциации Западно-Тихоокеанской области в целом несколько беднее средиземноморских и североамериканских, однако на востоке Корякского нагорья обнаружены роды *Pentaspongodiscus*, *Orbiculiforma*, *Veghicyclia*, *Karnospongella*, типичные для Средиземноморской области [Брагин, 1994].

Ассоциации верхнего нория и рэта известны в целом ряде районов Западно-Тихоокеанской области [Yao, 1982; Брагин, 1991; Yeh, Cheng, 1996; Sugiyama, 1997]. Для них типично обилие представителей семейства Saturnalidae (*Praemesosaturnalis*, *Pseudoheliodiscus* и др.), семейства Pantanelliidae (*Betraccium*, *Pantanellium*), родов *Canoptum* и *Livarella*. Состав ассоциаций почти неизменен от Корякского нагорья до Японии и Филиппин. В Средиземноморской области разновозрастные комплексы известны во многих районах [Kozur, Mostler, 1981; Брагин, Крылов, 1996; Bragin, Tekin, 1996; Tekin, 1999] и имеют довольно близкий состав на уровне родов, несколько отличаясь на видовом уровне (это особенно касается видовой состава представителей семейства Saturnalidae). Напротив, большинство ассоциаций Восточно-Тихоокеанской области заметно отличаются большим разнообразием семейства Pantanelliidae (*Betraccium*, *Cantalum*, *Pantanellium*), а также мультициртоидных населлярий (*Laxtorum*, *Globolaxtorum*, *Squinabolella*). Такие комплексы известны в Мексике, Британской Колумбии и на юге Аляски [Pessagno et al., 1979; Blome, 1984; Carter, 1993]. В то же время на севере Аляски (хребет Брукса) наблюдаются существенно обедненные ассоциации, отличающиеся низким таксономическим разнообразием родов *Pantanellium* и *Ferresium* [Blome, 1987]. Схожая ассоциация была обнаружена в верхнем нории Новой Зеландии [Blome et al., 1987]. Это напоминает ситуацию, сложившуюся для ладинского яруса, когда радиоляриевые ассоциации Бореальной надобласти демонстрируют значительное сходство с новозеландскими. По-видимому, хребет Брукса и Омолонский массив принадлежат к единой Бореальной надобласти.



ВЫВОДЫ

Анализ распространения комплексов радиолярий позволяет наметить для среднего и верхнего триаса три палеобиогеографические надобласти: Тетис-Панталасса, Бореальная и Нотальная, для каждой из которых характерны особые ассоциации. Надобласть Тетис-Панталасса охарактеризована наиболее богатыми и разнообразными комплексами радиолярий, ассоциирующих с тепловодными сообществами других организмов. Данная надобласть подразделяется на три области: Средиземноморскую, Западно-Тихоокеанскую и Восточно-Тихоокеанскую, которые характеризуются заметными отличиями в составе комплексов радиолярий, возможно, определявшимися особенностями бассейнов, развитием физических барьеров и другими факторами. Более детальное подразделение на провинции будет возможно лишь после более полного изучения радиолярий. Бореальная и Нотальная надобласти характеризуются совершенно иными сообществами радиолярий среднего и верхнего триаса, сходными между собой, но существенно отличающимися от комплексов Средиземноморья, Японии и других тепловодных регионов. Сопутствующие группы фауны этих провинций (аммоноидеи, двустворчатые) считаются холодноводными [Дагис и др., 1979]. Характерные черты радиоляриевых ассоциаций этих районов обусловлены именно температурным фактором.

При рассмотрении взаимного положения выделенных палеобиогеографических областей для среднего и верхнего триаса на карте с современным положением материков (рис. 1) наблюдаются чрезвычайно широкое площадное распространение тепловодных комплексов радиолярий и соответственно очень большие размеры надобласти Тетис-Панталасса. Основная часть этой надобласти принадлежит к территориям, занимающим и ныне низкоширотное положение; единственным исключением является Коряжское нагорье, где местонахождения тепловодных комплексов радиолярий известны

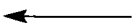
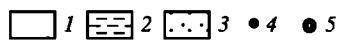
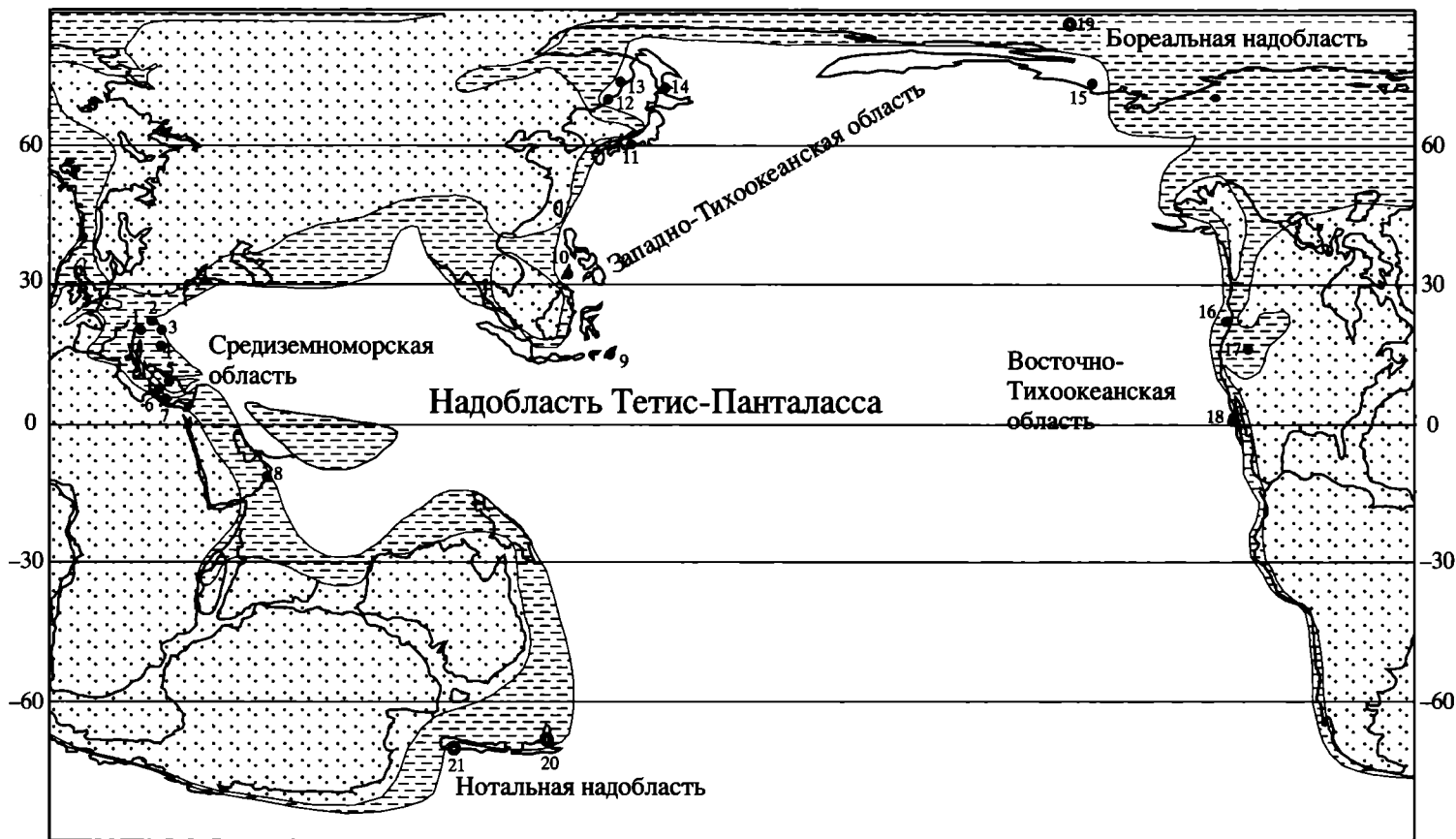


Рис. 1. Палеобиогеографическая схема для среднего и верхнего триаса по радиоляриям (при современном положении материков)

1 – глубоководные бассейны; 2 – окраинные и шельфовые моря; 3 – суша; 4 – границы надобластей; 5, 6 – местонахождения комплексов радиолярий: 5 – тепловодных, 6 – холодноводных

Цифрами обозначены местонахождения: 1–10 – Средиземноморская область: 1 – Сицилия [De Wever, 1982], 2 – Северная Италия [Dumitrica et al., 1980; Kozur, Mostler, 1994], 3 – Австрия [Kozur, Mostler, 1981], 4 – Словения [Gorican, Buser, 1990], 5 – Венгрия [Kozur, Mostler, 1994], 6 – Румыния [Dumitrica, 1978a, b], 7 – Центральная Турция [Bragin, Tekin, 1996], 8 – Кипр [Bragin, Krylov, 1999], 9 – Южная Турция [Tekin, 1999], 10 – Оман [Dumitrica et al., 1997]; 11–19 – Западно-Тихоокеанская область: 11 – восток Коряжского нагорья [Брагин, 1991], 12 – центр Коряжского нагорья [Брагин, 1991], 13 – окрестности Жабаровска [Брагин, 1991], 14 – Южный Сахалин [Брагин, 1991], 15 – Дальнегорский район [Брагин, 1991, 2000], 16 – Инуяма [Yao, 1982; Sugiyama, 1997], 17 – Юго-Западная Япония [Nakaseko, Nishimura, 1979], 18 – Филиппины [Cheng, 1989], 19 – Тимор [Sashida et al., 1999]; 20–23 – Восточно-Тихоокеанская область: 20 – Канадские Кордильеры [Cordey et al., 1988], 21 – о-ва Королевы Шарлотты [Carter, 1993], 22 – Орегон [Blome, 1984; Yeh, 1989], 23 – п-ов Калифорния [Pessagno et al., 1979]; 24, 25 – Бореальная надобласть: 24 – Омолонский массив [Брагин, Егоров, 2000], 25 – хребет Брукса [Blome, 1987]; 26, 27 – Нотальная надобласть – Новая Зеландия [Blome et al., 1987; Aita, Bragin, 1999]



севернее 60° с.ш. В некоторых комплексах Корякского нагорья (хребет Кэн-кэрэн) тепловодные радиолярии встречаются совместно с сообществами тропических моллюсков [Бычков, Дагис, 1984]. Местонахождения холодноводных радиолярий Бореальной и Нотальной надобластей занимают высокоширотное, северное или южное положения, причем их предполагаемая площадь относительно невелика. Эти результаты хорошо согласуются с представлениями о теплом климате триасового периода [Жарков, Чумаков, 2001]. Таким образом, полученная картина вполне логична, за исключением аномально северного положения комплексов Корякского нагорья.

Отдельный интерес представляет положение триасовых палеобиогеографических поясов и областей с учетом мобилистских реконструкций для материков. Здесь целесообразно использовать две проекции: цилиндрическую для всего мира и проекцию Ламберта отдельно для Северного и Южного полушарий [Smith et al., 1981]. Цилиндрическая проекция удобна для показа низкоширотных областей (рис. 2), напротив, проекция Ламберта предоставляет возможность отобразить районы высоких широт практически без искажений (рис. 3).

При анализе полученных карт можно отметить следующее. Во-первых, все местонахождения Средиземноморской области, а также часть тепловодных местонахождений Тихоокеанских районов оказываются в экваториальных или тропических широтах. Такие районы, как Альпы, Турция, Оман, оказываются даже южнее своего нынешнего положения (см. рис. 2). Во-вторых, Бореальная и Нотальная надобласти занимают еще более высокоширотное, практически полярное положение (см. рис. 2). Эти данные очень хорошо согласуются со сделанными ранее выводами, таким образом, применение мобилистской реконструкции для этих регионов оказалось удачным. Иначе обстоит дело с наиболее проблемным районом – Корякским нагорьем. На данных реконструкциях Корякское нагорье оказывается в приполярной области. Более того, множество местонахождений тепловодных радиолярий триаса Сихотэ-Алиня, Сахалина и большей части Японии тоже

←

Рис. 2. Палеобиогеографическая схема для среднего триаса на мобилистской основе [Smith et al., 1981]. Цилиндрическая проекция

Условные обозначения к рис. 2 и 3

1 – глубоководные бассейны; 2 – окраинные и шельфовые моря; 3 – суша; 4,5 – местонахождения комплексов радиолярий: 4 – тепловодных, 5 – холодноводных

Цифрами обозначены местонахождения: 1 – Северная Италия [Dumitrica et al., 1980; Kozur, Mostler, 1994]; 2 – Австрия [Kozur, Mostler, 1981]; 3 – Венгрия [Kozur, Mostler, 1994]; 4 – Румыния [Dumitrica, 1978a, b]; 5 – Центральная Турция [Bragin, Tekin, 1996]; 6 – Южная Турция [Tekin, 1999]; 7 – Кипр [Bragin, Krylov, 1999]; 8 – Оман [Dumitrica et al., 1997]; 9 – Тимор [Sashida et al., 1999]; 10 – Филиппины [Cheng, 1989]; 11 – Япония [Yao, 1982; Sugiyama, 1997]; 12 – Южное Приморье, Дальнегорский район [Брагин, 1991]; 13 – окраины Хабаровска [Брагин, 1991]; 14 – Южный Сахалин [Брагин, 1991]; 15 – восток Корякского нагорья [Брагин, 1991]; 16 – о-ва Королевы Шарлотты [Carter, 1993]; 17 – Орегон [Blome, 1984; Yeh, 1989]; 18 – п-ов Калифорния [Pessagno et al., 1979]; 19 – Омолонский массив [Брагин, Егоров, 2000]; 20, 21 – Новая Зеландия [20 – Aita, Bragin, 1999, 21 – Blome et al., 1987]

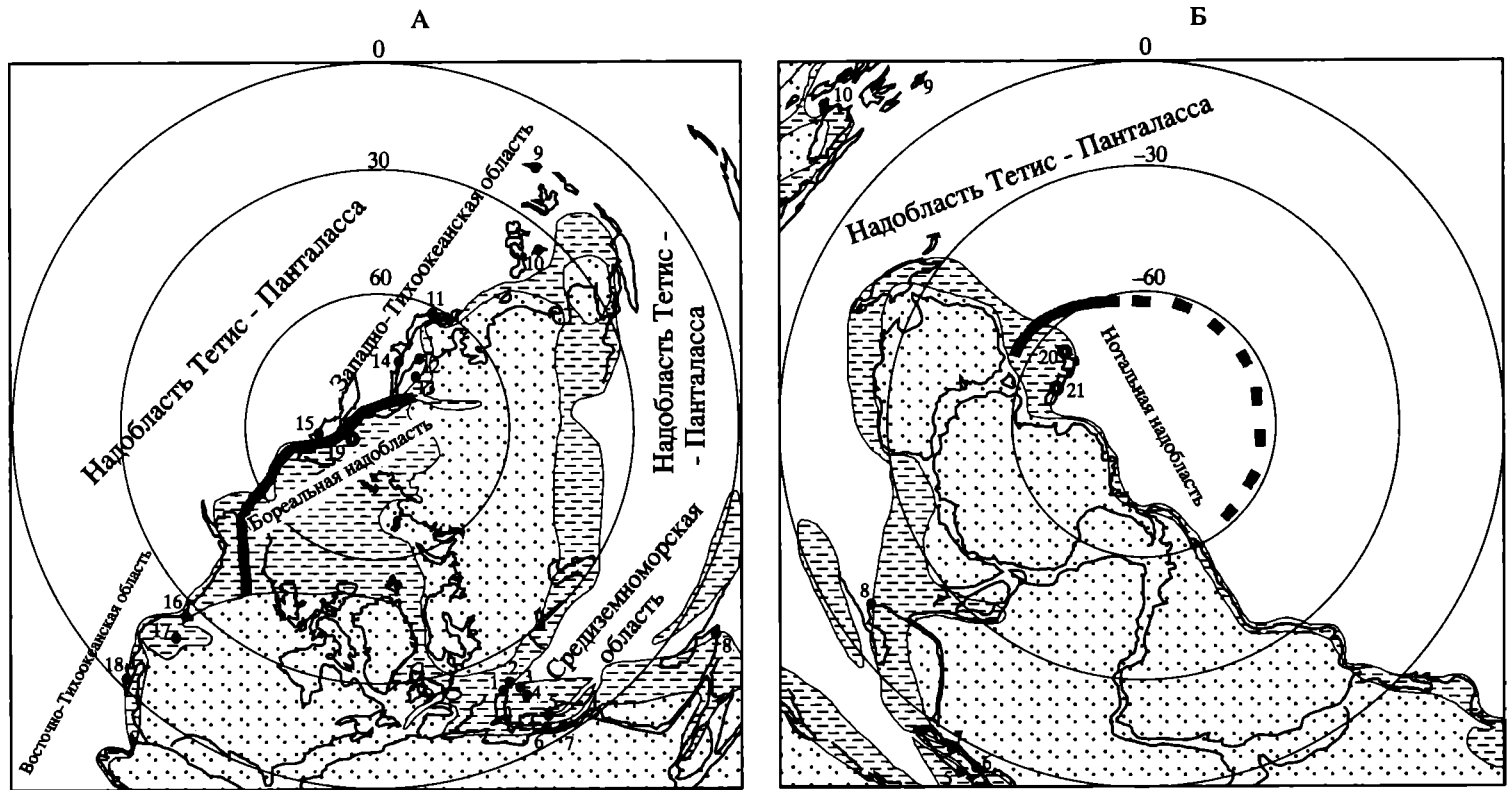


Рис. 3. Палеобиогеографическая схема для среднего триаса на мобилистской основе [Smith et al., 1981]. Проекция Ламберта
 А – Северное полушарие, Б – Южное полушарие
 Условные обозначения см. на рис. 2

попадают в приполярную область – севернее 60° с.ш. (см. рис. 2 и 3). Для решения возникшей проблемы необходимы дополнительные исследования по палеогеографии и тектонике исследуемых регионов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты №№ 00-05-64618, 03-05-64964 и 03-05-64303).

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьева М.С.* Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный мир, 2000. 480 с.
- Афанасьева М.С., Вишневская В.С.* Радиолярии: бентос и планктон // Палеонтол. журн. 1993а. № 3. С. 3–13.
- Афанасьева М.С., Вишневская В.С.* Радиолярии прошлого как индикаторы эволюции кремнисто-карбонатного осадконакопления // Литология и полез. ископаемые. 1993б. № 5. С. 52–68.
- Брагин Н.Ю.* Радиолярии и нижнемезозойские толщи Востока СССР. М.: Наука, 1991. 125 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 469).
- Брагин Н.Ю.* Радиолярии как индикаторы климата Северо-Востока Азии в триасовом периоде // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т. 2, № 1. С. 81–85.
- Брагин Н.Ю.* Радиоляриевые зоны триаса Дальнего Востока России // Там же. 2000. Т. 8, № 6. С. 59–73.
- Брагин Н.Ю., Егоров А.Ю.* Средне- и поздне триасовые радиолярии из разреза Джугаджак (Омолонский массив) // Там же. 2000. Т. 8, № 4. С. 49–58.
- Брагин Н.Ю., Крылов К.А.* Стратиграфия и литология верхнетриасовых отложений юго-западного Кипра (формация Вламбурос) // Там же. 1996. Т. 4, № 2. С. 28–37.
- Брагина Л.Г.* Радиолярии и стратиграфия верхнемеловых отложений хотьковской серии Подмосковья // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1994. Т. 69, вып. 2. С. 91–100.
- Бычков Ю.М., Дагис А.С.* Поздне триасовая фауна Корякского нагорья и ее значение для палеогеографических и палеотектонических построений // Стратиграфия, фауна и флора триаса Сибири. М.: Наука, 1984. С. 8–18.
- Витухин Д.И.* Расчленение кайнозоя Дальнего Востока России по радиоляриям. М.: Наука, 1993. 105 с.
- Дагис А.С., Архипов Ю.В., Бычков Ю.М.* Стратиграфия триасовой системы Северо-Востока Азии. М.: Наука, 1979. 240 с.
- Жамойда А.И.* Биостратиграфия мезозойских кремнистых толщ Востока СССР. Л.: Недра, 1972. 242 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Н.С.; Т. 183).
- Жамойда А.И.* О «бентосных» радиоляриях и не только // Палеонтол. журнал. 1995. № 3. С. 3–10.
- Жарков М.А., Чумаков Н.М.* Палеогеография и обстановки седиментации во время пермо-триасовых биосферных перестроек // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2001. Т. 9, № 4. С. 29–54.
- Козлова Г.Э.* Комплексы мезозойских радиолярий Тимано-Печорского нефтегазоносного региона // Поиски, разведка и добыча нефти и газа в Тимано-Печорском бассейне и Баренцевом море: Сб. докл. междунар. конф. СПб., 1994. С. 60–74.
- Козлова Г.Э., Горбовец А.Н.* Радиолярии верхнемеловых и верхнеэоценовых отложений Западно-Сибирской низменности. Л., 1966. 159 с. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 248).
- Кругликова С.Б.* Палеоэкологические реконструкции на основании изучения радиолярий // Морфология, экология и эволюция радиолярий: Материалы IV Симпоз. европ. радиоляристов «Eurogad IV». Л.: Наука, 1984. С. 41–53.
- Липман Р.Х.* Материалы к монографическому изучению радиолярий верхнемеловых отложений Русской платформы // Палеонтология и стратиграфия. Л.: Наука, 1952. С. 24–51.
- Матуль А.Г.* О радиоляриях из поверхностного слоя донных осадков северного сектора Бенгальского апвеллинга // Океанология. 1998. Т. 38, № 5. С. 759–765.

- Назаров Б.Б.* Радиоларии из нижних горизонтов Батеневского кряжа // Проблемы палеонтологии и биостратиграфии нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1973. С. 5–13. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 49).
- Назаров Б.Б.* Практическое руководство по микрофауне СССР. Л.: Недра, 1988. Т. 2: Радиоларии палеозоя. 231 с.
- Петрушевская М.Г.* Радиолариевый анализ. Л.: Наука, 1986. 199 с.
- Aita Y., Bragin N.Yu.* Non-Tethyan Triassic Radiolaria from New Zealand and Northeastern Siberia // *Geodiversitas*. 1999. Vol. 21, N 4. P. 503–526.
- Aitchison J.C.* A Lower Ordovician (Arenig) radiolarian fauna from the Ballantrae Complex, Scotland // *Scott. J. Geol.* 1998. Vol. 34. P. 73–81.
- Baumgartner P.O., O'Dogherty L., Gorican S.* et al. Middle Jurassic to Lower Cretaceous Radiolaria of Tethys: Occurrences, systematics, biochronology. Lausanne, 1995. 1172 p. (Mem. Geol.; N 23).
- Blome Ch.D.* Upper Triassic Radiolaria and radiolarian zonation from Western North America // *Bull. Amer. Paleontol.* 1984. Vol. 85, N 1. P. 1–88.
- Blome Ch.D.* Paleogeographic significance of Lower Mesozoic radiolarians from the Brooks Range, Alaska // *Alaskan North Slope geology*. Bakersfield: Calif. Soc. Econ. Paleontol. and Miner. Pacif. Sect., 1987. Vol. 1. P. 371–380.
- Blome Ch.D., Moore P.R., Simes J.E., Watters W.A.* Late Triassic Radiolaria from phosphatic concretions in the Torlesse Terrane, Kapiti Island, Wellington // *N. Z. Geol. Surv.* 1987. Rec. 18. P. 103–109.
- Bragin N.Yu.* Radiolaria from the phosphorite basal horizons of the Volgian stage in the Moscow Region (Russia) // *Rev. Micropaleontol.*, 1997. Vol. 40, N 4. P. 283–296.
- Bragin N.Yu., Krylov K.A.* Early Norian Radiolaria from Cyprus // *Geodiversitas*. 1999. Vol. 21, N 4. P. 539–569.
- Bragin N.Yu., Tekin U.K.* Age of radiolarian-chert blocks from the Senonian Ophiolitic Melange (Ankara, Turkey) // *Island Arc*. 1996. N 5. P. 114–122.
- Busson G., Noel D., Cornee A.* Les coccolithes en «boutons de manchette» et la genese des calcaires lithographiques du Jurassique Superieur // *Rev. Paleobiol.* 1992. Vol. 11, N 1. P. 255–271.
- Carter E.S.* Biochronology and paleontology of uppermost Triassic (Rhaetian) radiolarians, Queen Charlotte Islands, British Columbia, Canada. Lausanne, 1993. 175 p. (Mem. Geol.; N 11).
- Cheng Y.-H.* Upper Paleozoic and Lower Mesozoic radiolarian assemblages from the Busuanga Island, North Palawan Block, Philippines // *Bull. Nat. Mus. Natur. Sci.* 1989. N 1. P. 129–175.
- Cordey F., De Wever P., Dumitrica P.* et al. Description of some new Middle Triassic radiolarians from the Camp Cove Formation, Southern British Columbia, Canada // *Rev. Micropaleontol.* 1988. Vol. 31, N 1. P. 30–37.
- De Wever P.* Radiolaries polycystines du Trias et du Lias de Tethys. Paris: Soc. Geol. du Nord, 1982. 303 p.
- Dong X.P., Knoll A.H., Lipps J.H.* Late Cambrian Radiolaria from Hunan, China // *J. Paleontol.* 1997. Vol. 71, N 5. P. 753–758.
- Dumitrica P.* Family Eptingiidae, n. fam., extinct Nassellaria (Radiolaria) with sagittal ring // *Dari seama. Inst. geol. geofiz. Bucharest*. 1978a. Vol. 64. P. 27–38.
- Dumitrica P.* Triassic Palaeosceniidae and Entactiniidae from the Vicentinian Alps (Italy) and Eastern Carpathians (Romania) // *Ibid.* 1978b. Vol. 64. P. 27–38.
- Dumitrica P., Immenhauser A., Dumitrica-Jud R.* Mesozoic radiolarian biostratigraphy from Masirah Ophiolite, Sultanate of Oman. Pt 1. Middle Triassic, Uppermost Jurassic and Lower Cretaceous spumellarians and multisegmented nassellarians // *Bull. Nat. Mus. Natur. Sci.* 1997. N 9. P. 1–106.
- Dumitrica P., Kozur H., Mostler H.* Contribution to the radiolarian fauna of the Middle Triassic of the Southern Alps // *Geol. Paläontol. of Mitt. Innsbruck*. 1980. Bd. 10, N 1. S. 1–46.
- Dumitrica P., Zugel P.* Lower Tithonian mono- and dicyrtid Nassellaria (Radiolaria) from the Solnhofen area (Southern Germany) // *Geodiversitas*. 2003. Vol. 25, N 1. P. 5–72.
- Gorican S., Buser S.* Middle Triassic radiolarians from Slovenia (Yugoslavia) // *Geologija*. 1990. Vol. 31/32. P. 133–197.
- Keupp H.* Ultrafazies und Genese der Solnhofener Plattenkalke (Oberer Malm, Sudliche Frankenalb // *Abh. Naturhist. Ges.* 1977. Bd. 37. S. 5–128.

- Kozur H., Kaya O., Mostler H.* First evidence of lower to middle Scythian (Dienerian – lower Olenekian) radiolarians from the Karakaya Zone of northwestern Turkey // *Geol. Paläont. of Mitt. Innsbruck*. 1996. Sonderbd. 4. S. 271–285.
- Kozur H., Mostler H.* Beiträge zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. T. IV // *Ibid.* 1981. Sonderbd. 1. S. 1–208.
- Kozur H., Mostler H.* Anisian to middle Carnian radiolarian zonation and description of some stratigraphically important radiolarians // *Ibid.* 1994. Sonderbd. 3. S. 39–255.
- Kozur H., Mostler H., Repetski J.E.* Well-preserved tremadocian primitive Radiolaria from the Windfall Formation of the Antelope Range, Eureka County, Nevada, U.S.A. // *Ibid.* 1996. Bd. 21. S. 245–271.
- Lahm B.* Spumellarienfaunen (Radiolaria) aus den mitteltriassischen Buchensteiner Schichten von Recoaro (Norditalien) und den obertriassischen Reiflinger Kalken von Grossreifling (Österreich): Systematik. Stratigraphie // *München. Geowiss. Abh. R. A., Geol. und Paläontol.* 1984. Bd. 1. S. 1–161.
- Lipps J.H.* Proterozoic and Cambrian skeletonised protists // *The Proterozoic biosphere: A multidisciplinary study*. Cambridge: Cambridge Univ. press., 1992. P. 237–240.
- Nakaseko K., Nishimura A.* Upper Triassic Radiolaria from Southwest Japan // *Sci. Rep. Coll. Gen. Educat. Osaka Univ.* 1979. Vol. 28, N 2. P. 61–109.
- Otsuka T., Kajima M., Hori R.* The Batinah olistostrome of the Oman Mountains and Mesozoic radiolarians // *Proc. of the Third Radiolarian symp. Osaka, 1992.* P. 21–34. (News of Osaka Micropaleontologists; Spec. vol. 8).
- Pessagno E.A., Jr., Finch W., Abbott P.L.* Upper Triassic Radiolaria from the San Hipolito Formation, Baja California // *Micropaleontology*. 1979. Vol. 25, N 1. P. 160–197.
- Sashida K., Igo H.* Triassic radiolarians from a limestone exposed at Khao Chiak near Phatthalung, Southern Thailand // *Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Jap. N. S.* 1992. N 168. P. 1296–1310.
- Sashida K., Kamata Y., Adachi S., Munasri O.* Middle Triassic radiolarians from West Timor, Indonesia // *J. Palaeontol.* 1999. Vol. 73, N 5. P. 765–786.
- Smith A.G., Hurley A.M., Briden J.C.* Phanerozoic paleocontinental world maps. Cambridge: Cambridge Univ. press., 1981. 102 p.
- Sugiyama K.* Triassic and Lower Jurassic radiolarian biostratigraphy in the siliceous claystone and bedded chert units of the southeastern Mino Terrane, Central Japan // *Bull. Mizunami Fossil Mus.* 1997. N 24. P. 79–153.
- Tekin U.K.* Biostratigraphy and systematics of Late Middle to Late Triassic radiolarians from the Taurus Mountains and Ankara Region, Turkey // *Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck*. 1999. Sonderbd. 5. S. 1–296.
- Won M.Z., Below R.* Cambrian radiolaria from the Georgina Basin, Queensland, Australia // *Micropaleontology*. 1999. Vol. 45, N 4. P. 325–363.
- Yao A.* Middle Triassic to Early Jurassic radiolarians from the Inuyama Area, Central Japan // *J. Geosci. Osaka City Univ.* 1982. Vol. 25. P. 53–70.
- Yao A.* Faunal change of Early – Middle Jurassic radiolarians // *News Osaka Micropaleontol.*, 1997. Spec. Vol. 10. P. 155–182.
- Yeh K.-Y.* Studies of Radiolaria from Fields Creek Formation, east-central Oregon, U.S.A. // *Bull. Nat. Mus. Natur. Sci.* 1989. N 1. P. 43–109.
- Yeh K.-Y., Cheng Y.-N.* An Upper Triassic (Rhaetian) radiolarian assemblage from Busuanga Island, Philippines // *Ibid.* 1996. N 7. P. 1–43.
- Zugel P.* Discovery of a radiolarian fauna from the Tithonian of the Solnhofen area (Southern Franconian Alb, Southern Germany) // *Paläontol. Ztschr.* 1997. Bd. 71, N 3/4. S. 197–209.