



Российская Академия Наук

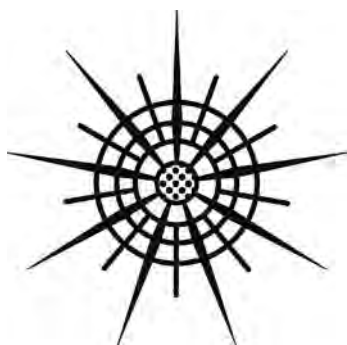
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка
Российской академии наук

Москва
2020

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
TRANSACTIONS OF THE PALEONTOLOGICAL INSTITUTE
Founded in 1932
Volume 297

M. S. AFANASIEVA

ATLAS
OF DEVONIAN RADIOLARIA
OF NORTHERN EURASIA



Moscow
2020

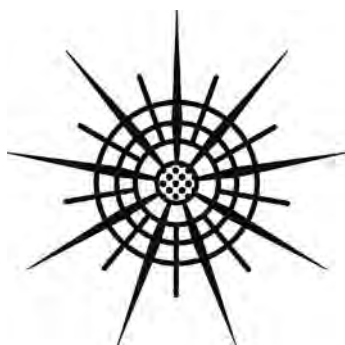
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Основаны в 1932 году
Том 297

М. С. АФАНАСЬЕВА

АТЛАС

РАДИОЛЯРИЙ ДЕВОНА

СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ



Москва
2020

УДК 563.14:551.734

ББК 28.1

A 94

Atlas of Devonian Radiolaria of Northern Eurasia/Afanasieva M.S. (Tr. PIN RAS, vol. 297). Moscow: RAS, 2020, 284 p.

ISBN 978-5-907036-85-7

This book is devoted to describing the associations of Devonian radiolarians from 15 regions of northern Eurasia. The results of new and revised studies made it possible to clarify and present in detail the radiolarian scale of the Devonian System and to describe 39 radiolarian ecozones in the Devonian, among which 24 ecozones are described for the first time: 17 ecozones are identified according to literature data, and seven ecozones are introduced based on the analysis of the author's data. The age-related distribution of the 33 ecozones corresponds to well-known conodont zones; the age of six ecozones is established based on their joint presence with foraminifers, ostracods, and/or ammonoids. The taxonomic composition and characteristics of the dominant morphotypes in the association of radiolarians differ even between neighboring offshore areas; therefore, they can be considered as indicators of environmental conditions. Data on the structure of the associations at the level of high rank taxa (classes) are a type of «certificate» or «passport» of ecozones of different paleobasins. Radiolarian ecozones replace each other in time, which allows them to be used for biostratigraphy.

The general patterns of radiolarian habitat in the Devonian of northern Eurasia are considered. Particular attention is paid to indigenous species and migrant species. It has been shown that the settlement index exceeds by 3-5 times the value of the migration index, and the introduction of radiolarians into new ecological niches was carried out by migrant species in the composition of 1-2 species in the genus. The expansion of migrant species expanded the boundaries of the distribution of taxa, but negatively affected the rate of speciation of indigenous species. The features of the habitat and distribution of disk-shaped and ellipsoidal radiolarian morphotypes are analyzed, the dominance of which can be used as an indicator of shallow-water habitat conditions and a marker of the boundaries of the transgression or regression of the paleo-sea. Four migration flows of radiolarians were established in the Famennian basins of Laurussia.

The book is intended for widespread use in paleontology, biostratigraphy, paleoecology, paleobiogeography, and in university programs.

It contains 33 figures, 5 tables, 60 plates. The list of references includes 149 names.

Keywords: Radiolaria, migrant species, aboriginal species, rate of speciation, dominant taxa, eco-zones, Devonian, Europe, Russia.



ISBN 978-5-907036-85-7

© M.S. Afanasieva, 2020

© Borissiak Paleontological Institute RAS, 2020

Рецензенты:

профессор, д.г.-м.н., А.С. Алексеев,

д.г.-м.н. В.С. Вишневская

Утверждено к печати Ученым советом

Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН

Атлас радиолярий девона Северной Евразии / М.С. Афанасьева (Тр. ПИН РАН. Т. 297). — М.: РАН. — 2020. — 284 с.

ISBN 978-5-907036-85-7

Книга посвящена описанию ассоциаций радиолярий девона из 15 регионов Северной Евразии. Результаты оригинальных и ревизионных исследований позволили уточнить и детализировать радиоляриевую шкалу девонской системы и описать в девоне 39 экзон радиолярий, среди которых 24 экзоны описаны впервые: 17 экзон выделены по литературным данным, 7 экзон введены на основании анализа собственных данных. Возрастная приуроченность 33 экзон отвечает зонам по конодонтам, возраст 6 экзон установлен на основании совместного нахождения с фораминиферами, остракодами и/или аммоноидеями. Таксономический состав и особенности доминирующих морфотипов в ассоциации радиолярий различаются даже между соседними акваториями, поэтому они могут быть рассмотрены как индикаторы условий окружающей среды. Данные о структуре ассоциаций на уровне таксонов высокого ранга (классов) являются своеобразным «сертификатом» или «паспортом» экзон отдельных палеобассейнов. Экзоны радиолярий сменяют друг друга во времени, что позволяет использовать их для целей биостратиграфии.

Рассмотрены общие закономерности обитания радиолярии в девоне Северной Евразии. Особое внимание уделено коренным видам и видами мигрантами. Показано, что индекс оседлости превосходит значение индекса миграции в 3–5 раз, а внедрение радиолярий в новые экологические ниши осуществлялось видами-мигрантами в составе 1–2 видов в роде. Экспансия видов мигрантов расширяла границы распространения таксонов, но негативно отражалась на скорости видообразования коренных видов. Проанализированы особенности обитания и распространения дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиолярий, доминирование которых может быть использовано в качестве индикатора мелководных условий обитания и маркера границ трансгрессии или регрессии палеоморя. Установлены четыре миграционных потока радиолярий в фаменских бассейнах Лавруссии.

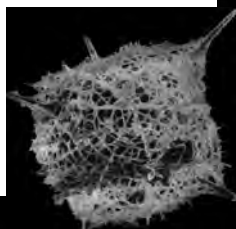
Книга предназначена для широкого использования в палеонтологии, биостратиграфии, палеоэкологии, палеобиогеографии и в вузовских программах.

Ил. 33. Текст-табл. 5. Фототабл. 60. Библ. 149.

Ключевые слова: радиолярии, виды мигранты и аборигены, скорость видообразования, доминирующие таксоны, экзоны, девон, Европа, Россия.



*Посвящается 90-летию
Палеонтологического института
им. А.А. Борисяка
Российской академии наук*



ВВЕДЕНИЕ

Поздний палеозой явился временем максимально благоприятных условий для существования и развития радиолярий в палеозое. Именно в течение девона — перми возникло и оформилось фантастическое разнообразие скелетных конструкций радиолярий палеозоя.

Происхождение, основные закономерности эволюции и крупные биотические кризисы в развитии радиолярий в палеозое были тесно связаны с геологической историей Земли. Позднепалеозойские отложения Северной Евразии отличаются большой фациальной и формационной изменчивостью, обусловленной особенностями развития различных палеотектонических структур и формированием герцинского орогена между Евразией и Гондваной (Alekseev et al., 1996; Фокин, Никишин, 1999; Мизенс, 2003).

История эволюции радиолярий в позднем палеозое очень многообразна. При этом невозможно моделировать биологические процессы без учета влияния внешних факторов. Особую роль в развитии радиолярий играли глобальные похолодания климата. Экологические условия в бассейнах позднего палеозоя контролировались, главным образом, резкими климатическими и эвстатическими колебаниями, вызванными позднепалеозойским оледенением. Периодические пульсации «похолодание-потепление» являются той движущей силой, которая заставляет биоту, в том числе радиолярий, непрерывно приспосабливаться к изменяющейся ситуации (Чумаков, 2001; Добрецов, 2003).

Повышенное межледниковое разнообразие радиолярий, установленное А.Г. Матулем (2009) для радиолярий квартера, хорошо прослеживается среди радиолярий *Polycystina* на протяжении всего фанерозоя. Радиолярии, которые были типичны для теплых фаз межледниковий (greenhouse), исчезали на переходах к оледенению или в ледниковых интервалах (icehouse), и наоборот. При этом большая часть новых видов радиолярий появляется именно в моменты потеплений, а резкое падение численности отмечено в периоды похолодания климат. Выявлена общая закономерность увеличения межледникового биоразнообразия радиолярий. Оно могло происходить при: (1) стабилизации климата; (2) увеличении продуктивности пищевой базы; (3) усложнении местообитания (Pianka, 1994; Ковалев, 2007; Афанасьева, Амон, 2009б, 2012; Матуль, 2009; Afanasieva, Amon, 2011).

Экологические изменения в окраинных морях происходили синхронно с изменением климата и общей физико-географической обстановки, при этом условия окраинных морских бассейнов были весьма благоприятны для развития различных организмов, в том числе радиолярий. Все это неизбежно отразилось на хронологической приуроченности радиолярий в различных палеобиогеографических ситуациях окраинных морей. Радиолярии палеозоя обычно встречаются в относительно мелководных и глубоководных от-

ложениях шельфа, но они менее распространены в батимальных и пелагических осадках.

Кроме этого, в течение позднего палеозоя в изменчивой морской биоте прогрессировал провинциализм, что затрудняет надежную корреляцию разновозрастных ассоциаций (Davydov et al. 2012; Schmitz, Davydov 2012). Возможно, в связи с прогрессирующим провинциализмом таксономический состав в ассоциациях радиолярий значительно различался между разными, даже соседними морскими акваториями, и только в немногих случаях удастся проследить их аналоги на удаленном расстоянии. При этом, как правило, общими являются не конкретные виды, а характерные морфотипы скелетов. Поэтому все мозаично расположенные ассоциации радиолярий позднего палеозоя могут быть рассмотрены как экозоны, отражающие прижизненную экологическую ситуацию (Стратиграфический кодекс..., 2006, с. 39, статья VII.4, ж). Новый подход к анализу значимости палеокомплексов радиолярий и рассмотрение их в статусе экозон является пионерным и никогда ранее не применялся

Автором впервые в отложениях девона различных регионов Северной Евразии получены данные о закономерностях распространения таксонов радиолярий высокого ранга (классов) и структуре сообществ экозон, основанной на соотношении между классами (в соответствии с числом видов и их относительным содержанием). Каждый палеобассейн характеризуется индивидуальными данными о структуре ассоциаций радиолярий на уровне таксонов высокого ранга (классов), которые являются своеобразным «сертификатом» или «паспортом» экозон (Afanasieva, 2020).

Результаты многолетних исследований автора радиолярий девона убедительно свидетельствуют о следующих особенностях и закономерностях:

(1) высокая чувствительность радиолярий к изменениям условий палеосреды;

(2) таксономический состав ассоциаций экозон является более стабильным критерием, чем количественная структура сообществ;

(3) таксоны высокого ранга на уровне классов несут экологическую информацию о среде обитания;

(4) таксономический состав и особенности доминирующих морфотипов в радиоляриевых экозонах являются биоиндикаторами условий окружающей среды.

Использование таксонов высокого ранга на уровне классов как индикаторов изменений условий палеосреды представляет собой модификацию методологического подхода, предложенного С.Б. Кругликовой (1995, 2013) для решения проблем экологии и биогеографии.

На основании изменения количественного соотношения высоких таксонов современных радиолярий С.Б. Кругликова (Кругликова, 1995, 2013) установила зависимость, при которой преобладание в осадке гетерополярных *Nassellaria* над сферическими *Sphaerellaria* и *Spumellaria* указывает на более холодные воды среды обитания радиолярий и наоборот. При этом

было показано, что степень доминирования тех или иных морфотипов многократно колеблется как в водной толще, так и в донных осадках в зависимости от географического положения, характера бассейна, близости к береговой линии, наличия сильных течений и пр.

Статистические исследования методом анализа соответствий высших таксонов позднепермских (чансинских) радиолярий Китая показали, что характерными интервалами обитания радиолярий должны быть глубины до 60 м для *Spumellaria* и *Sphaerellaria*, 60–200 м для *Stauraxonaria* и глубже 200 м для *Albaillellaria* (Xiao et al., 2017).

Изменение количественного соотношения сферических и иглистых таксонов позволило установить в позднем девоне палеоклиматический коэффициент $ПК=S/A$ и рассматривать преобладание в осадке иглистых *Aculearia* над сферическими *Sphaerellaria* и *Spumellaria* ($ПК \leq 1$) как свидетельство относительно холодноводных и глубоководных условий обитания радиолярий и наоборот (Афанасьева, 2000).

А.И. Жамойда (1972) допускал возможность зависимости между формой скелетов радиолярий и физическими свойствами конкретных водных масс.

Современные исследования показали, что ассоциации радиолярий девона характеризуются высокой степенью доминирования разных морфотипов, приуроченных к разным зонам окраинных палеоморей. Преобладание в ориктоценозах девона грубых и массивных дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиолярий указывает на нормально-морские, но относительно мелководные акватории внутреннего шельфа. И наоборот, отсутствие дисковидных и эллипсоидных морфотипов и развитие изящных сферические радиолярии с длинными иглами может свидетельствовать о более глубоководных обстановках внешнего шельфа в условиях наступающего палеоморя. Таким образом, диверсификация дисковидных и эллипсоидных морфотипов может быть использована в качестве возможного индикатора мелководных условий обитания и маркера границ трансгрессии или регрессии палеоморя (Афанасьева, Амон, 2014).

Вместе с тем ассоциации радиолярий сменяют друг друга во времени, а возрастная приуроченность установлен на основании совместного нахождения с конодонтами и/или фораминиферами, реже с аммоноидеями. Все это позволяет использовать экозоны радиолярий для целей биостратиграфии.

Первая биостратиграфическая шкала палеозоя по радиоляриям была разработана Б.Б. Назаровым и А.Р. Ормистонем (Nazarov, Ormiston, 1985, 1993; Назаров, 1988) и включала 18 биостратиграфических комплексов, из них в девоне было установлено три биостратона: *Tetrentactiniabarysphaera*—*Ceratoikiscum famennium* для фаменского яруса Припятского прогиба Белоруссии, *Polyentactinia circumretia* — *Bientactinosphaera egindyensis* для франского яруса Западных Мугоджар Казахстана, *Spongentactinella windjanensis* — *Bientactinosphaera nigra* для живетского яруса Западной Австралии.

Всестороннее изучение радиолярий девона из 10 регионов России, Белоруссии, Казахстана и Чешской Республики позволило М.С. Афанасьевой

Таблица 1. Экозоны радиолярий девона Северной Евразии

Система

Отдел

Ярус

Подъярус

Зоны конодонтов

Экозоны радиолярий

ДЕВОНСКАЯ

Верхний

Фаменский

Верхний

Средний

Нижний

Франский

Верхний

Средний

Нижний

Живетский

Верхний

Нижний

Средний

Эйфельский

Верхний

Нижний

Эмский

Верхний

Нижний

S. praesulcata

late

P. expansa

early

Archocyrtium dilatipes – *Holoeciscus* spp.¹

Entactinia hereulea – *Archocyrtium procerum*¹

Polyentactinia perampla – *Archocyrtium ormistoni*²

Entactinia duxsundiensis – *Spongentactinia nupera*¹⁵

P. postera

late

early

Archocyrtium effingi – *Holoeciscus elongatus*¹

Tetrentactinia spinulosa – *Popofskyellum undulatum*¹

Spongentactinella exilisipina – *Tetrentactinia teuchestes*¹

Natgorella hirsuta – *Spinoalium melekesensis*⁷

P. marginifera

late

early

P. rhomboidea

Tetrentactinia barysphaera – *Ceratoikiscum famennium*⁵

P. crepida

late

early

Haplentactinia flagellifera – *Haplentactinia rhinophyusa*⁴

Tetrentactinia barysphaera – *Retientactinosphaera magnifica*⁶

Tetrentactinia barysphaera – *Caspiaza spinifera*⁹

Haplentactinia alekseevi – *Haplentactinia vilvaensis*¹⁰

Tetrentactinia barysphaera – *Holoeciscus auceps*⁸

P. triangularis

P. linguiformis

Bientactinosphaera echinata – *Astroentactinia paronae*⁴

Bientactinosphaera pittmani – *Russirad kazintsovae*⁶

Bientactinosphaera pittmani – *Archocyrtium riedeli*¹⁰

*Cancelli-entactinia acifera*¹³

Radiobisphaera rozanovi – *Primaritripus patella*¹³

P. rhenana

late

early

Rdm-3

Moskovistella allbororum – *Ceratoikiscum ukhtensis*⁶

Radiobisphaera domanticensis – *Radiobisphaera menneri*^{7,11}

Astroentactinia tikhomirovi – *Nazarovites mikhtailovae*¹³

*Trilonche hindea*¹³

P. jamieae

late

early

Rdm-2

P. hassi

late

early

Rdm-1

*Palaeodiscalsus punctus*⁶

*Astroentactinia biaciculata*⁶

*Palaeoellipsoides convexocylindricus*¹²

*Primaritripus chuvashovi*¹¹

P. punctata

P. transiens

late

M. falsiovalis

early

*Palaeodiscalsus saturniformis*¹³

Palaeoellipsoides planoconvexus – *Palaeodiscalsus shuldakensis*¹²

Astroentactinia stellata – *Trilonche davidi*¹³

P. disparilis

P. hermanni

P. varcus

P. hemiansatus

P. ensensis

late

early

T. kockelianus

late

early

Entactinia spongius – *Staurodrupe* sp.¹

Apophisphaera hystricuosa – *Spongentactinia fungosa*³

Apophisphaera hystricuosa – *Entactinia herculea*³

Bientactinosphaera polyacanthina – *Entactinia addiiva*³

Primaritripus kariukmasensis^{11,12}

T. australis

P. costatus

P. partitus

P. patulus

P. serotinus

P. inversus

P. nothoperbonus

P. arauhorai

Entactinia addiiva sp. indet.¹

Primaritripus buribayensis – *Entactinia rostriformis*¹¹

*Bientactinosphaera tortilisipina*¹⁴

и Э.О. Амону (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012) установить в девоне 16 биостратиграфических комплексов.









Новое оригинальное и ревизионное исследование автора опубликованных ранее данных¹ и вновь открытых местонахождений радиолярий девона из 15 регионов Северной Евразии позволяет в настоящее время рассматривать в качестве валидных 39 экозон радиолярий девона (*текст-табл. 1*), среди которых 24 экозоны установлены впервые: 17 экозон выделены по литературным данным, 7 экозон введены на основании анализа собственных данных. Возраст 6 экозон установлен на основании совместного нахождения с фораминиферами, остракодами и/или аммоноидеями. Возрастная приуроченность 33 экозон отвечает зонам по конодонтам (Afanasieva, 2020).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор приносит свою искреннюю благодарность А.Ю. Розанову, А.В. Лопатину, А.С. Алексею, С.В. Рожнову, П.Ю. Пархаеву и Т.Б. Леоновой, без постоянного содействия и помощи которых эта книга не могла бы быть написана; А.И. Жамойде — за консультацию и ряд ценных советов по функциональной морфологии радиолярий; Э.О. Амону — за многолетнее и плодотворное сотрудничество; В.С. Вишневской — за всестороннее обсуждение вопросов радиоляриологии и любезное разрешение переопубликования фотографий радиолярий Польши (Vishnevskaya et al., 2002); Л.И. Кононовой — за консультации по конодонтам, ценные советы и замечания; David B. Lazarus, Galina P. Nestell, Merlynd K. Nestell, С.В. Николаевой — и за конструктивные советы и помощь при подготовке монографии; А.В. Андрееву и И.Е. Батрак — за любезно предоставленные образцы с радиоляриями

¹ При анализе литературных данных рассматривались только изображенные виды радиолярий и не учитывались списки таксонов.

Обозначения:

- | | |
|---|---|
|  | (1) Германия, Франкенвальд; (2) Франция: Эльзас, Северные Vogezы; |
|  | (3) Чешская республика, Пражский бассейн; (4) Польша, Свентокшиские горы; |
|  | (5) Белоруссия, Припятский бассейн; (6, 7) Россия: (6) Тимано-Печорский бассейн, (7) Волго-Уральский бассейн; (8) Казахстан, Прикаспийский бассейн; |
|  | (9–11) Россия: (9) Полярный Урал, (10) Средний Урал, (11) Южный Урал; |
|  | (12) Казахстан, Западные Мугоджары; |
|  | (13, 14) Россия, Западная Сибирь: (13) Рудный Алтай, (14) юг Западной Сибири; |
|  | (15) Россия, Восточная Сибирь, Приколымское поднятие; |
|  | радиолярии не встречены. |

Экозоны подчеркнуты, если их возраст установлен на основании совместного нахождения с фораминиферами, остракодами или аммоноидеями.

Южного Урала; А.Л. Анфимову, А.З. Бикбаеву, К.С. Иванову, Г.А. Мизенсу и Б.И. Чувашову — за консультации по геологии девона Большого Урала и предоставленную возможность ознакомиться с образцами, содержащими радиолярии; Я.М. Гутаку и В.Н. Ляхницкому — за консультации по геологии девона Рудного Алтая и за любезно предоставленные образцы с радиоляриями; А.Л. Юриной — за консультации по геологии девона Пражского бассейна и за любезно предоставленные образцы с радиоляриями; О.Т. Обут и Т.А. Щербаненко — за любезное разрешение переопубликования фотографий радиолярий Рудного Алтая (Obut, Shcherbanenko 2008); М.К. Емельяновой, А.А. Ермакову и М.М. Ларичевой за помощь при подготовке монографии к печати и художественное оформление книги.

Эта книга не могла бы быть написана в полном объеме без любезного разрешения HR Mag. T. Hofmann («© Publishing Unit Geological Survey of Austria»), Emmanuel Côté и Claire Margerie («© Publishing Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris»), Dr. A. Nägele («© Schweizerbart science publishers, journal's» website: www.schweizerbart.de/journals/njgpa) и RNDr Zuzana Tasáryová, Ph.D. («© Bulletin of Geosciences») на переопубликование фотографий радиолярий Германии, Франции и Чешской Республики (Schmidt-Effing, 1988; Braun et al., 1992; Kiessling, Tragelehn, 1994; Budil, 1995).

Книга написана в рамках бюджетной программы (государственного задания) ПИН РАН и при поддержке программ фундаментальных исследований Президиума РАН: «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем» (2009–2011 гг.), «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» (2012–2014 гг.), «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (2015–2017 гг.), «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов» (2018–2020 гг.), а также при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проекты: № 10–04–00143 «Эволюция и палеобиогеография радиолярий позднего палеозоя и мезозоя» и № 12–05–91155 «Сравнительное совместное исследование радиолярий девона России и Китая: биоразнообразие, биостратиграфия и палеобиогеография».

Систематика радиолярий приведена по работам автора (Афанасьева, 2000; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

Исследование морфологии радиолярий проводилось на сканирующем электронном микроскопе CamScan на базе Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН.

Коллекции радиолярий девона Рудного Алтая № 5253, Южного Урала № 5247, Тимано-Печорского бассейна № 5311, Полярного Урала № 5312, Пражского бассейна № 5323, Среднего Урала № 5369 и Западных Мугоджар № 5474 хранятся в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН. Коллекция шлифов радиолярий верхнего франа Среднего Урала № 5510 хранится в Институте геологии и геохимии им. А.Н. Заварицкого УрО РАН.

Глава 1

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАДИОЛЯРИЙ ДЕВОНА

История изучения радиолярий девона Северной Евразии начинается с монографии Д. Рюста (Rüst, 1892), в которой по шлифам описаны девонские радиолярии Германии и России (рис. 1, б, и–л). Судя по тому, с какой любовью и тщанием Рюст описывает породы, вникая в мельчайшие детали, он, прежде всего, был литологом, и только во вторую очередь — палеонтологом. И, надо полагать, что при определении радиолярий Д. Рюст, ученик

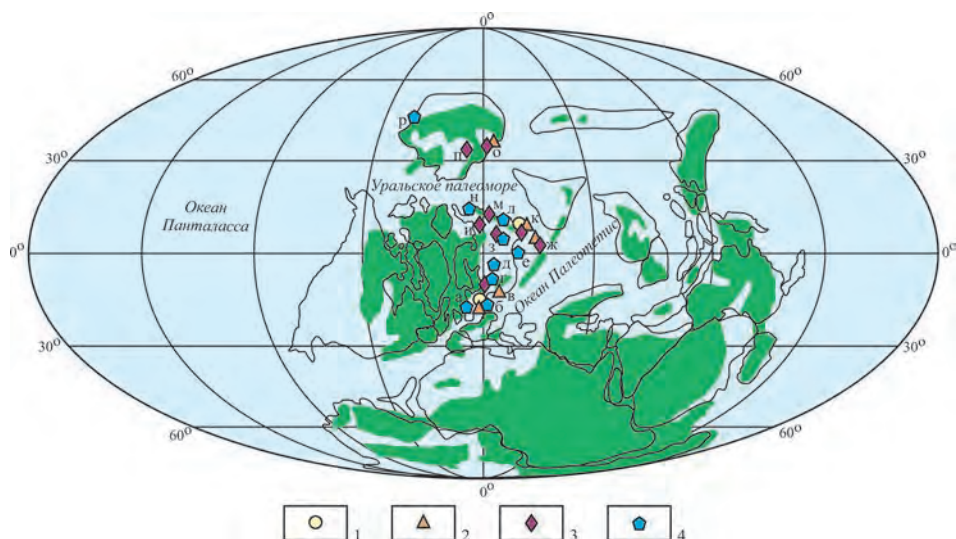


Рис. 1. Распространение радиолярий девона в Северной Евразии:

а – Франция: Эльзас, Северные Вогезы; б – Германия: Франкенвальд и горы Гарц; в – Чешская республика, Пражский бассейн; г – Польша, Свентокшские горы; д – Белоруссия, Припятский бассейн; е, ж – Казахстан: е – Прикаспийский бассейн, ж – Западные Мугоджары; з–р – Россия: з – Волго-Уральский бассейн, и – Тимано-Печорский бассейн, к – Южный Урал, л – Средний Урал, м – Северный Урал, н – Полярный Урал, о – Рудный Алтай, п – юг Западной Сибири, р – Восточная Сибирь, Приколымское поднятие.

Обозначения: 1 – ранний девон, 2 – средний девон, 3 – поздний девон, франкий век, 4 – поздний девон, фаменский век.

Местонахождения радиолярий нанесены на схему глобальной реконструкции континентов и океанов для раннего девона (Scotese, 2001).

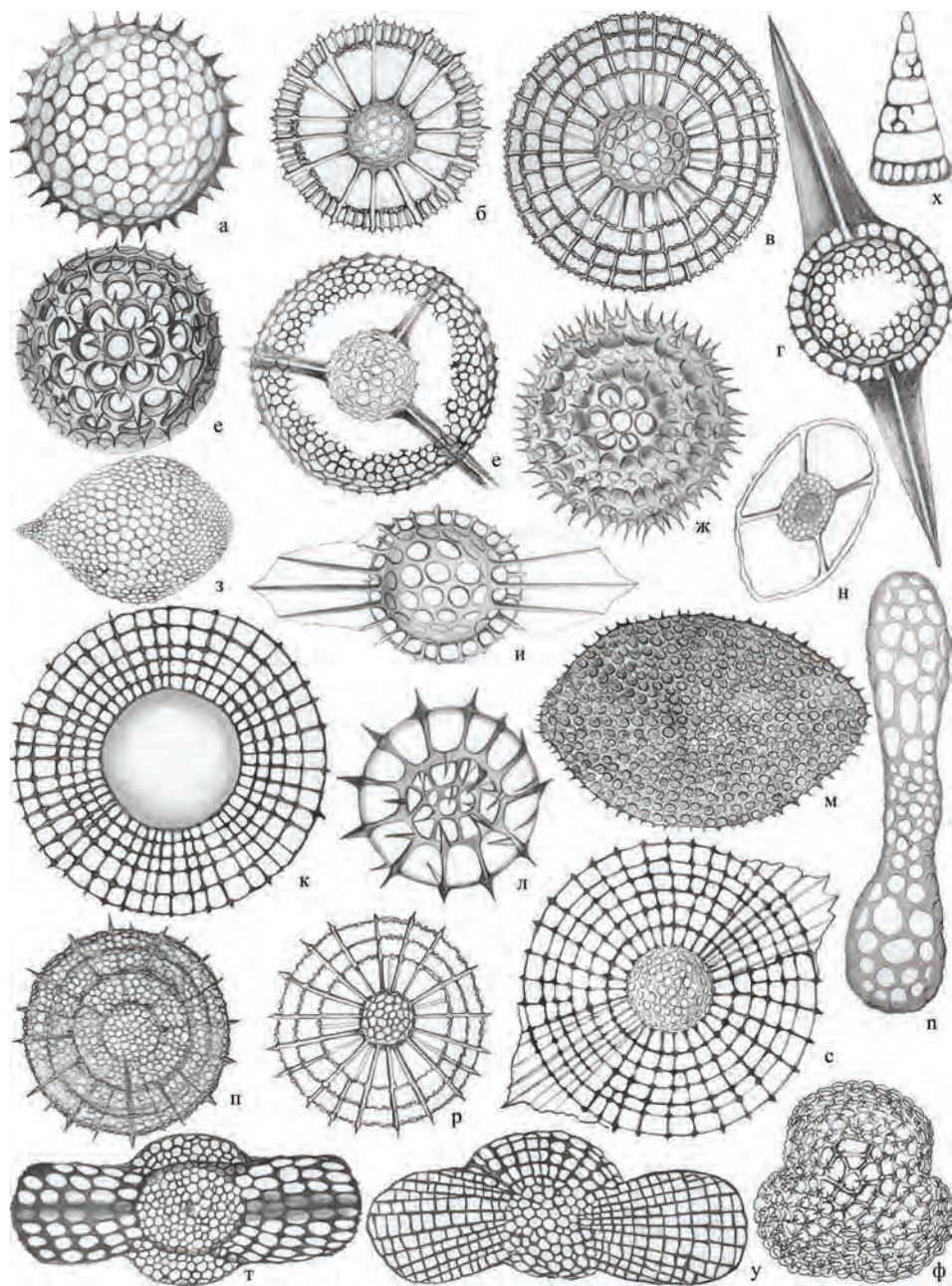


Рис. 2. Радиоларии верхнего девона гор Гарц в северной Германии, описанные Д. Рюстом (Rüst, 1892):

а – *Cenosphaera castanea* Rüst, 1892 (pl. 6, fig. 5), диаметр 137 мкм; б – *Rhosphaera devoniensis* Rüst, 1892 (pl. 7, fig. 10), диаметр 184 мкм; в – *Caryosphaera grodeckii* Rüst, 1892 (pl. 9, fig. 1), диаметр 184 мкм; г – *Xiphosphaera macrostyla* Rüst, 1892 (pl. 9, fig. 10), →

Э. Геккеля, пользовался известными в то время атласами, а они были составлены главным образом для мезозоя и кайнозоя. Поэтому Д. Рюст отнес новые девонские виды к известным меловым и палеогеновым родам.

Вместе с тем исследование Д. Рюстом (Rüst, 1892) радиолярий из верхнего девона Германии (рис. 2) и девона России (рис. 3; рис. 4), описание им новых таксонов и первое изображение радиолярий палеозоя имеет не только огромное историческое значение, но и является основой для осмысления новых фактов и пересмотра старых данных с новых позиций научных знаний.

В отложениях верхнего девона Германии, горы Гарц (рис. 1, б; рис. 5, л), Д. Рюст установил и описал 20 видов из 18 родов радиолярий (рис. 2). Возможно, часть из них, действительно, обитала в водах позднего девона.

Первые указания на находки в регионе Большого Урала древних радиоляритов, изобилующих остатками девонских радиолярий, появились в начале 1890-х гг. в работах Ф.Н. Чернышева и А.П. Карпинского и сопровождались микрофотоснимками (Хабаков и др., 1959). Собранные коллекции радиолярий были переданы Чернышевым для дальнейшего монографического изучения немецкому естествоиспытателю Д. Рюсту. К сожалению, лично Рюст не работал на Урале.

Д. Рюст (Rüst, 1892) опубликовал описания по шлифам 36 видов из 17 родов радиолярий достаточно хорошей сохранности (рис. 3) из нижнедевонских красных сургучных яшм следующих местонахождений Среднего и Южного Урала (рис. 1, к, л; рис. 6, II–V, IX): гора Юкалы, район г. Верхнеуральск, деревни Абзелилово и Кирдасово близ г. Магнитогорска, и месторождение светло-красных яшм Оренбургской губернии. При этом ссылки на местонахождения этих первых находок радиолярий очень скупы, а в объяснениях к палеонтологическим таблицам полностью отсутствуют привязки видов к конкретным разрезам и возрастным интервалам и указано только: девон, Южный Урал, что было обычно для монографий XIX в. В связи с этим данные Рюста нельзя корректно соотносить с какими-либо определенными подразделениями современной стратигра-

→ диаметр 127 мкм; д – *Acrosphaera herzynica* Rüst, 1892 (pl. 9, fig. 3), диаметр 147 мкм; е – *Hexalonche palaeozoica* Rüst, 1892 (pl. 12, fig. 7), диаметр 184 мкм; ж – *Actinomma schaeberholzianum* Rüst, 1892 (pl. 14, fig. 5), диаметр 137 мкм; з – *Cenellipsis cepaeformis* Rüst, 1892 (pl. 16, fig. 1), размер 296x174 мкм; и – *Lithomespilus steinvorthi* Rüst, 1892 (pl. 17, fig. 2), диаметр 147 мкм; к – *Lithocyclia macrococcus* Rüst, 1892 (pl. 22, fig. 4), диаметр 327 мкм; л – *Trochodiscus recurvispinus* Rüst, 1892 (pl. 15, fig. 7), диаметр 157 мкм; м – *Spongodiscus herzynicus* Rüst, 1892 (pl. 25, fig. 2), размер 254x175 мкм; н – *Prunulum armeniacum* Rüst, 1892 (pl. 18, fig. 4), размер 184x104 мкм; о – *Spongurus lacunosus* Rüst, 1892 (pl. 18, fig. 12), размер 583x117 мкм; п, р – *Stylodictya zittelii* Rüst, 1892 (pl. 23, fig. 6, 7), диаметр 265 мкм; с – *S. polaris* Rüst, 1892 (pl. 25, fig. 1), диаметр 230 мкм; т – *Amphimenium krautii* Rüst, 1892 (pl. 24, fig. 1), размер 227x93 мкм; у – *A. alienum* Rüst, 1892 (pl. 24, fig. 2), размер 326x117 мкм; ф – *Rhopalodictyon astrictum* Rüst, 1892 (pl. 25, fig. 7), размер 183x164 мкм; х – *Dictyomitra pumilio* Rüst, 1892 (pl. 28, fig. 10), размер 147x67 мкм. *pumilio* Rüst, 1892 (pl. 28, fig. 10), размер 147x67 мкм.

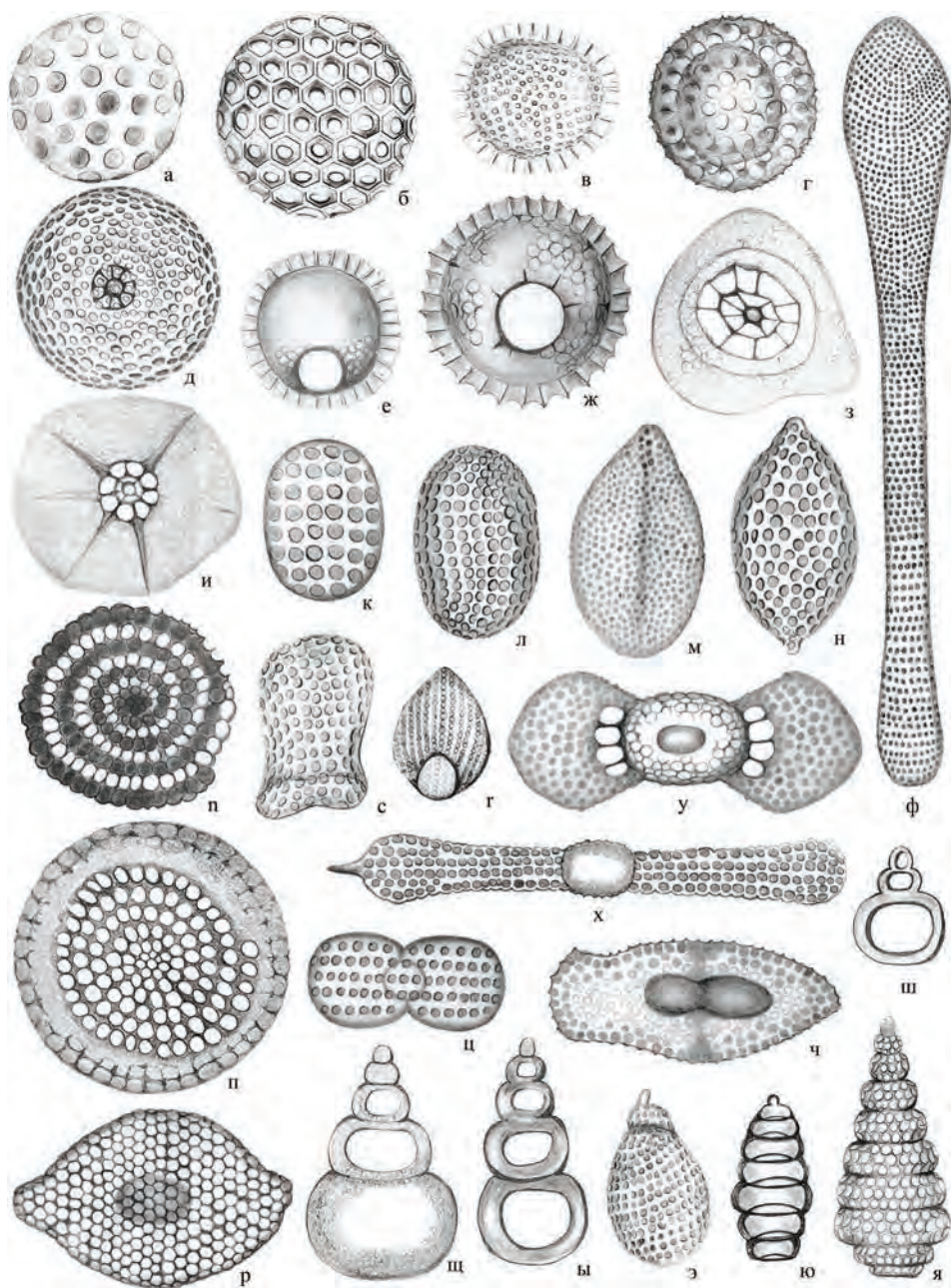


Рис. 3. Радиолярии нижнего девона Южного Урала, описанные Д. Рюстом (Rüst, 1892):

а – *Cenosphaera uralensis* Rüst, 1892 (pl. 6, fig. 3), диаметр 117 мкм; б – *C. apiaria* Rüst, 1892 (pl. 6, fig. 6), диаметр 133 мкм; в – *C. rossica* Rüst, 1892 (pl. 6, fig. 9), диаметр 106 мкм; г – *Liosphaera devoniensis* Rüst, 1892 (pl. 7, fig. 5), диаметр 147 мкм; д – *Cromyosphaera distans* Rüst, 1892 (pl. 8, fig. 6), диаметр 147 мкм; е – *Sphaeropyle laevis* Rüst, 1892 (pl. 9, fig. 5), →

→ диаметр 103 мкм; ж – *S. dreyeri* Rüst, 1892 (pl. 9, fig. 6), диаметр 120 мкм; з – *Spongodictyon triquetrum* Rüst, 1892 (pl. 8, fig. 10), диаметр 194 мкм; и – *Spongosphaera induta* Rüst, 1892 (pl. 5, fig. 3), диаметр 150 мкм; к – *Cenellipsis rectipora* Rüst, 1892 (pl. 15, fig. 6), размер 135x88 мкм; л – *C. curvatopora* Rüst, 1892 (pl. 15, fig. 7), размер 157x99 мкм; м – *C. cyrpidina* Rüst, 1892 (pl. 15, fig. 9), размер 350x204 мкм; н – *C. citrura* Rüst, 1892 (pl. 15, fig. 8), размер 316x147 мкм; о – *Porodiscus intricatus* Rüst, 1892 (pl. 23, fig. 5), диаметр 120 мкм; п – *P. rossicus* Rüst, 1892 (pl. 22, fig. 6), диаметр 190 мкм; р – *Druppula cembra* Rüst, 1892 (pl. 17, fig. 8), размер 204x147 мкм; с – *Cyrtocalpis obtusa* Rüst, 1892 (pl. 26, fig. 15), размер 174x127 мкм; т – *C. serieporata* Rüst, 1892 (pl. 26, fig. 16), размер 62x28 мкм; у – *Peripanartus deficiens* Rüst, 1892 (pl. 19, fig. 7), размер 326x117 мкм; ф – *Amphibrachium inaequale* Rüst, 1892 (pl. 23, fig. 10), размер 700x114 мкм; х – *A. devoniense* Rüst, 1892 (pl. 20, fig. 8), размер 933x76 мкм; ц – *Cyphanta quiniseriata* Rüst, 1892 (pl. 19, fig. 6), размер 175x88 мкм; ч – *C. piscis* Rüst, 1892 (pl. 19, fig. 5), размер 347x147 мкм; ш – *Tricolocapsa obesa* (Rüst, 1888) (Rüst, 1892, pl. 28, fig. 2); щ – *Stichocapsa conglobata* Rüst, 1885 (Rüst, 1892, pl. 30, fig. 3); ы – *S. zinckenii* Rüst, 1885 (Rüst, 1892, pl. 30, fig. 4); э – *Sethocapsa obstipa* Rüst, 1892 (pl. 27, fig. 6), размер 214x88 мкм; ю – *Lithocampe orenburgensis* Rüst, 1892 (pl. 29, fig. 5), размер 204x88 мкм; я – *L. tschernyschewii* Rüst, 1892 (pl. 29, fig. 8), размер 245x122 мкм.

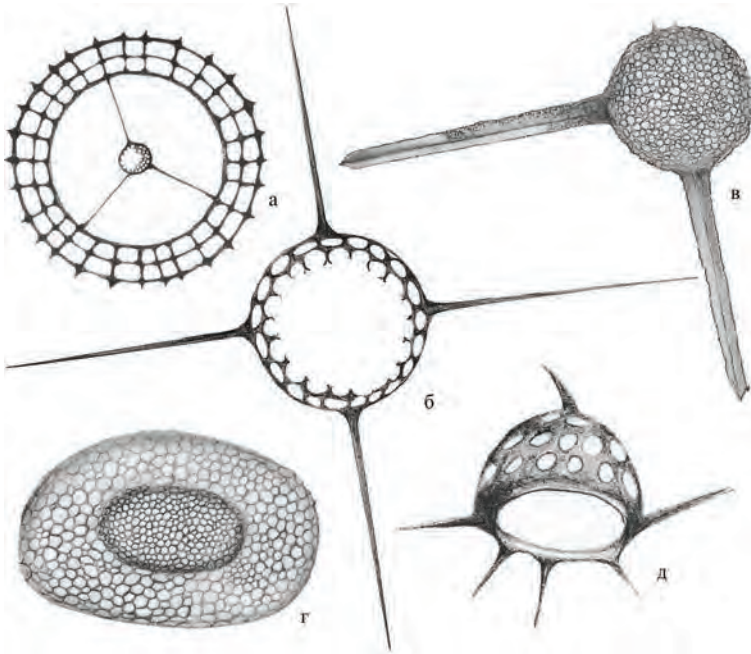


Рис. 4. Радиоларии Печорского региона, описанные Д. Рюстом (Rüst, 1892):

а – *Cromyosphaera petschorae* Rüst, 1892 (pl. 8, fig. 3), диаметр 230 мкм; б – *Staurosphaera setispina* Rüst, 1892 (pl. 10, fig. 6), диаметр 147 мкм; в – *Staurostylus xiphophorus* Rüst, 1892 (pl. 11, fig. 1), диаметр 117 мкм; г – *Druppula amygdalina* Rüst, 1892 (pl. 17, fig. 7), размер 184x115 мкм; д – *Halicalyptra aculeata* Rüst, 1892 (pl. 26, fig. 7), размер 93x88 мкм.

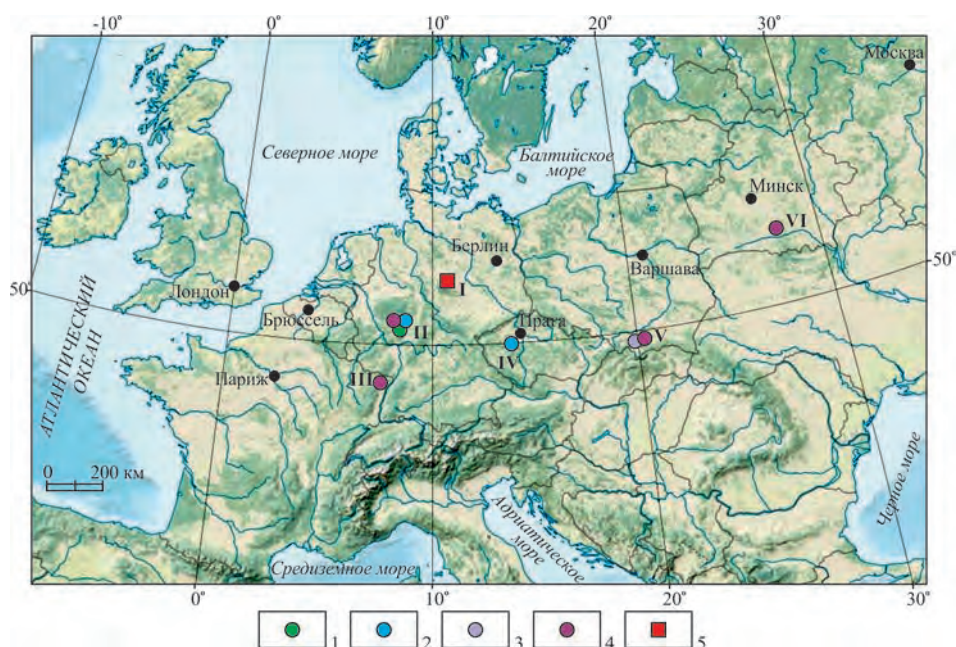


Рис. 5. Местонахождения радиолярий девона в Европе:

I, II – Германия: I – горы Гарц, II – Франкенвальд; III – Франция, Эльзас, Северные Vogезы; IV – Чешская республика, Пражский бассейн; V – Польша, Свентокшиские горы; VI – Белоруссия, Припятский прогиб.

Обозначения: 1 – ранний девон, эмский век, 2 – средний девон, эйфельский век, 3 – поздний девон, франкий век, 4 – поздний девон, фаменский век, 5 – поздний девон.

фической шкалы палеозоя. Можно только догадываться, что все описанные радиолярии были найдены в верхних толщах южноуральских красных яшм, и, скорее всего, они раннедевонского возраста.

Кроме этого, в монографии Д. Рюста (Rüst, 1892) приведено описание 5 видов из 5 родов радиолярий из черных фосфатных конкреций с большим количеством железа и кремнезема (рис. 4) из карбона Печорского региона. При этом Д. Рюст ошибочно позиционировал Печорский регион на Южном Урале². Между тем радиолярии Печоры по своему морфологическому облику, судя по изображению Д. Рюста (рис. 4), удивительно напоминают радиолярии из раннефаменской экзозоны *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiatza spinifera* Полярного Урала (рис. 1, н), которая будет описана ниже. В связи с этим можно предположить, что Д. Рюст описал радиолярии нижнего фамена в восточной части Тимано-Печорского бассейна (рис. 1, и).

² Phosphorit aus der Petschora im Süd-Ural. Es ist diess eine schwarze im Inneren stark poröse Concretion aus phosphorsaurem Kalke, ziemlich viel Eisen und Kieselsäure bestehend (Rüst, 1892, p. 110).

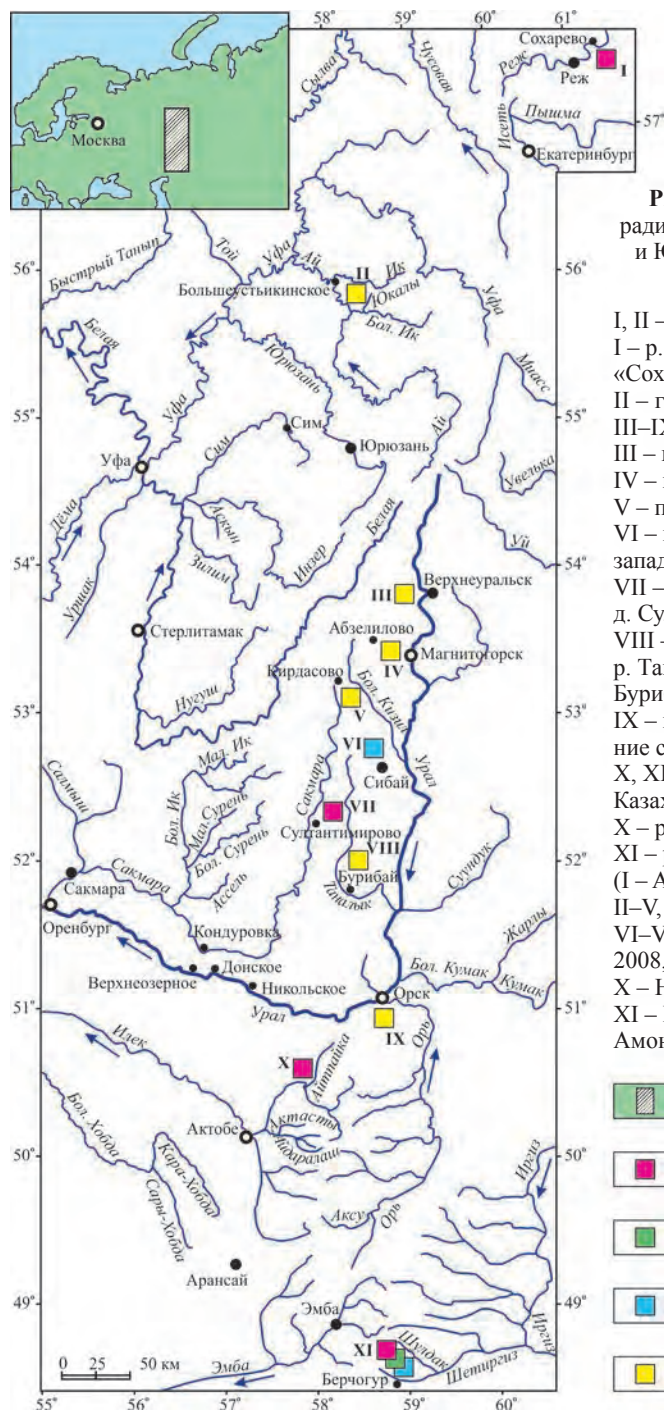


Рис. 6. Местонахождения радиоларий девона на Среднем и Южном Урале и Западных Мугоджарах:

I, II – Средний Урал:
 I – р. Реж, типовой разрез «Сохарево» у села Сохарево,
 II – гора Юкалы;
 III–IX – Южный Урал:
 III – г. Верхнеуральск,
 IV – пос. Абзелилово,
 V – пос. Кирдасово,
 VI – гора Карьюкмас, к северо-западу от города Сибай,
 VII – гора Аргаган, д. Султантимирово,
 VIII – Урочище Каменная гора, р. Таналык, к северу от города Бурибай,
 IX – город Орск, месторождение светло-красных яшм;
 X, XI – Западные Мугоджары, Казахстан:
 X – р. Айтпайка,
 XI – р. Шулдак
 (I – Afanasieva, Amon, 2011;
 II–V, IX – Rüst, 1892;
 VI–VIII – Афанасьева, Амон, 2008, 2009;
 X – Назаров, 1975;
 XI – Назаров, 1988, Афанасьева, Амон, 2012).

-  район исследований
-  верхний девон, франский ярус
-  средний девон, живетский ярус
-  средний девон, эйфельский ярус
-  нижний девон, эмсский ярус

К сожалению, в настоящее время точно определить место отбора конкретных с радиоляриями не представляется возможным.

Миф о *хорошей* изученности радиолярий палеозоя Урала складывается из-за того, что в существующей обширной литературе по геологии Урала *упоминается* присутствие радиолярий в виде светлых точек в породах тех или иных стратонов палеозоя. Вместе с тем история изучения ископаемых радиолярий Урала не изобилует значительным количеством проведенных тематических исследований и специальных палеонтологических публикаций по данной группе фауны. Еще в 1934 г. А.В. Хабаков отмечал, что после Д. Рюста, обрабатывавшего коллекцию Чернышева, долгие десятилетия никому не удавалось обнаружить на Урале остатки древних радиолярий удовлетворительной сохранности, так что фактически уральские девонские местонахождения радиолярий оказались утраченными (Хабаков, 1934).

Только в 1947 г. Е.А. Кузнецов опубликовал первую статью по радиоляриям Южного Урала. Радиолярии девона были встречены в шлифах кварцитовых сланцев, расположенных южнее Екатеринбурга. Стратиграфическое положение этих сланцев неясно. По мнению Кузнецова, они принадлежат к толще пород нижнего девона. Скелеты радиолярий «состоят из мельчайших кристалликов граната, многочисленные мелкие додекаэдры которых рассеяны в массе породы» (Кузнецов, 1947, с. 127). Уникальный случай замещения кремнезема скелета радиолярий гранатом был установлен этим исследователем впервые и более никем не наблюдался. Среди радиолярий преобладают формы с шипами, которые имеют сходство на родовом уровне с нижнедевонскими радиоляриями, описанными Рюстом из яшм Южного Урала, но более точно эти виды не могут быть идентифицированы.

В регионе западного склона Волго-Уральского бассейна, Северного и Южного Урала и радиолярии девона были впервые изучены Е.В. Быковой в 1955 году в шлифах карбонатных пород (Быкова, 1955) (*рис. 1, з,к,м*).

Первое упоминание об обильном присутствии радиолярий в стратотипе доманиковой свиты по р. Доманик Ухтинского района Тимано-Печорского бассейна (*рис. 1, и*) было сделано Т.И. Кушнаревой в 1959 году. Первое же изображение доманиковых радиолярий в шлифах (без определения и описания) приведено С.В. Максимовой (1970).

Всестороннее исследование выделенных из пород богатейших комплексов радиолярий из франских и фаменских отложений Тимано-Печорского бассейна позволило М.С. Афанасьевой разработать новую систему радиолярий палеозоя и создать детальную биостратиграфию франского и фаменского ярусов (Афанасьева, 1997, 2000; Афанасьева, Михайлова, 2001; Афанасьева, Эчисон, 2001).

Впервые скелетные остатки девонских радиолярий были выделены из карбонатных конкреций егиндинской свиты франского яруса в разрезе по ручью Айтпайка Западных Мугоджар и детально изучены Б.Б. Назаровым (1973, 1975) только в середине 70-х годов XX века (*рис. 1, ж; рис. 3, X*).

Б.Б. Назаров впервые установил и описал комплекс верхнефаменных радиолярий из отложений елецкого горизонта Припятского прогиба Белоруссии (*рис. 1, д; рис. 2, VI*) (Кручек, Назаров, 1977; Назаров, 1988). Кроме этого, радиолярии фамена были обнаружены Б.Б. Назаровым (Назаров и др., 1981; Назаров, 1988) на Приколымском поднятии Восточной Сибири в отложениях дуксундинской свите позднего девона — раннего карбона. Приколымский комплекс радиолярий фамена отличается развитием здесь только сферических форм (*рис. 1, p*).

М.С. Афанасьева (1987, 2000) установила радиолярии фамена на севере Прикаспийской впадины в органогенных отложениях зарождающегося биогерма Карачаганак (*рис. 1, e*). И впервые в Волго-Уральском бассейне она описала истинные радиолярии среднего фамена (*рис. 1, з*) (Афанасьева, 2019a).

Радиолярии фамена в шлифах были установлены Э.О. Амоном и А.В. Коровко (1992) в Режевской структурно-фациальной зоне на восточном склоне Среднего Урала (*рис. 1, л; рис. 3, I*).

В 2005–2014 гг. М.С. Афанасьевой и Э.О. Амоном было проведено всестороннее изучение радиолярий девона (Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006, 2008, 2009a, 2009b, 2012, 2013, 2014; Афанасьева и др., 2009; Afanasieva, Amon, 2011): (1) детализирована радиоляриевая шкала девонской системы и установлено в девоне 16 биостратиграфических комплексов; (2) рассмотрены общие закономерностям обитания радиолярии в девоне Русской платформы; (3) разработан сценарий волновой экспансии радиолярий в девоне; (4) выделены четыре радиоляриевые провинции: Лаврусская, Сибирская, Палеоазиатская и Австралийская.

Сведения о находках верхнедевонских радиолярий в шлифах встречаются в многочисленных отчетах по материалам из скважин, пробуренных в юго-восточных районах Западной Сибири. Первые находки девонских радиолярий были отмечены в опорной скважине Барабинская-1 (инт. 2234–2470 м) на юге Западной Сибири (*рис. 1, n*), из которой Р.Х. Липман (Балахматова, Липман, 1955) выделила комплекс радиолярий, отнесенный к силуру (?) — девону. К сожалению, в настоящее время очень сложно воспользоваться первыми публикациями по радиоляриям девона Западной Сибири (Балахматова, Липман, 1955; Липман, 1979; Богуш и др., 1975), поскольку исследование радиолярий проводилось только в шлифах. Первые достоверные раннедевонские (позднеэмские) радиолярии России были описаны Т.А. Липницкой (2002) из светло-коричневых шламовых известняков в скв. Герасимовская-16 на юге Западной Сибири (*рис. 1, n*).

Первые данные о радиолариях из отложений верхнего девона Рудного Алтая были получены В.Н. Ляхницким и Я.М. Гутаком (Ляхницкий, Гутак, 1998; Гутак и др., 2000). Проведенные независимые исследования позволили М.С. Афанасьевой и О.Т. Обут с коллегами получить новые интересные и дополняющие друг друга данные о радиолариях среднего и позднего девона Рудного Алтая (Umeda et al., 2004; Obut, Shcherbanenko, 2008; Афанасьева и др., 2009) (рис. 1, о).

В Германии Р. Шмидт-Эффинг (Schmidt-Effing, 1988) впервые установил фаменский комплекс радиоларий в кремнистых сланцах Франкенвальда Северной Баварии (рис. 1, б; рис. 5, II). А. Браун с коллегами (Braun et al., 1992) описал фаменский комплекс радиоларий из отложений Северных Вогезов в Эльзасе Франции (рис. 1, а; рис. 5, III). В. Кисслинг и Х. Трагелен (Kiessling, Tragelehn, 1994) установили и описали радиоларии из восьми горизонтов нижнего, среднего и верхнего девона массивов Гейзерберг и Родахсранген в Северной Баварии (Франкенвальд) (рис. 1, б; рис. 5, II). Кроме этого, они впервые установили несомненное первое появление в Европе раннедевонских (раннеэмских) радиоларий.

В.С. Вишневская и Г. Раки с коллегами (Vishnevskaya et al., 1997, 2002; Racki, Balinski, 1998; Racki, 1999, Racki et al., 2002) установили в опорном разрезе Ковала Свентокшиских гор Польши (рис. 1, г; рис. 5, V) очень интересные, последовательно сменяющие друг друга ассоциации радиоларий из пограничных отложений франа и фамена (конодонтонные зоны *linguiformis-triangularis-crepida*). Разрез Ковала представлен ритмично построенной карбонатной толщей с прослоями кремней и соответствует пост-рифовой фазе эволюции шельфа. При этом комплекс радиоларий франа очень обеднен по сравнению с богатой ассоциацией радиоларий Тимано-Печорского бассейна; а радиоларии фамена не столь разнообразны, как комплексы Припятского бассейна и Полярного Урала. Более того, польский комплекс позднефранских радиоларий отличается отсутствием иглистых видов.

Первые радиоларии Пражского бассейна Чешской Республики (рис. 1, в; рис. 5, IV) в породах стратотипа Баррандиен были отмечены в шлифах из двухметровой толщи известняков хочетских слоев формации Хотеч в интервалах конодонтонных зон *Polygnathus costatus partitus*, *Tortodus kockelianus australis* и *Tortodus kockelianus kockelianus*, что охватывает практически весь эйфель (Fabian, 1933; Petránek, 1946; Šejchan, 1987). Позднее, благодаря исследованиям П. Будила и А. Брауна (Budil, 1995a,b; Braun, Budil, 1999), радиоларии были впервые выделены и описаны из пород в верхней части формации Хотеч в 50 см ниже границы с отложениями Качак. Радиолариевая биота принадлежит самой верхней части конодонтонной зоны *kockelianus*.

Среди радиолярий были установлены 19 видов, из которых 13 видов относятся к классу Sphaerellaria.

Исследование М.С. Афанасьевой и Э.О. Амона (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012) радиолярий из известняков формации Хотеч, отобранных в 60 см ниже границы со слоями Качак, показало наличие более разнообразного комплекса, объединяющий 31 вид радиолярий, из которых 24 вида относится к сферическим морфотипам.

В настоящее время накоплен оригинальный и литературный материал по радиоляриям девона Северной Евразии, который потребовал осмысления с новых позиций всей информации по радиоляриям, включая пересмотр старых данных, лежащих в основе радиоляриевых шкал палеозоя. Это дает возможность уточнения и детализации радиоляриевых зон девонской системы в рамках радиоляриевой шкалы палеозоя для территории Европы, Русской платформы, Большого Урала, Западных Мугоджар, Западной и Восточной Сибири (Afanasieva, 2020).

Согласно биостратиграфической схеме Б.Б. Назарова и А.Р. Ормистона (Назаров, 1981, 1988; Nazarov, Ormiston, 1985, 1993; Назаров, Ормистон, 1990) в девоне было установлено три биостратона: *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium* для фаменского яруса Припятского прогиба Белоруссии, *Polyentactinia circumretia* — *Bientactinosphaera egindyensis* для франского яруса Западных Мугоджар Казахстана, *Spongentactinella windjanensis* — *Bientactinosphaera nigra* для живетского яруса Западной Австралии.

В настоящей работе на основании анализа литературных данных и оригинальных исследований радиолярий девона из 15 регионов Северной Евразии в качестве валидных рассматриваются 39 экозон радиолярий (текст-табл. 1), среди которых 24 экозоны установлены впервые: 17 экозон выделены по литературным данным, 7 экозон введены на основании анализа собственных данных. Возрастная приуроченность 33 экозон радиолярий соответствует зонам по конодонтам.

Глава 2

РАДИОЛЯРИИ ДЕВОНА

Регрессия моря и длительная геократическая эпоха в конце силура и начале девона привели к крупному биотическому кризису и практически полному исчезновению всех типично раннепалеозойских таксонов — 66.7% родов и 91.0% видов (Afanasieva et al., 2005).

Скорость видообразования

В девоне Северной Евразии наблюдается максимум таксономического разнообразия радиоларий палеозоя — 368 видов. Видовое разнообразие радиоларий изменялось от 26 видов в раннем девоне до 76 видов в среднем девоне. В позднем девоне отмечается взрыв таксономического разнообразия, которое увеличивается до 332 видов, из них 283 вида появляются впервые со

средней скоростью видообразования 12.1 вид/млн лет.

Средняя скорость видообразования радиоларий девона составляла 6.1 вид/млн лет. При этом из века в век она существенно варьировала и составляла: 1.0 вид/млн лет в эмском веке раннего девона; 8.6 вид/млн в эйфеле и 2.2 вид/млн лет в живете среднего девона; 13.8 вид/млн лет во франском веке и 10.4 вид/млн лет в фаме-не позднего девона (рис. 7).

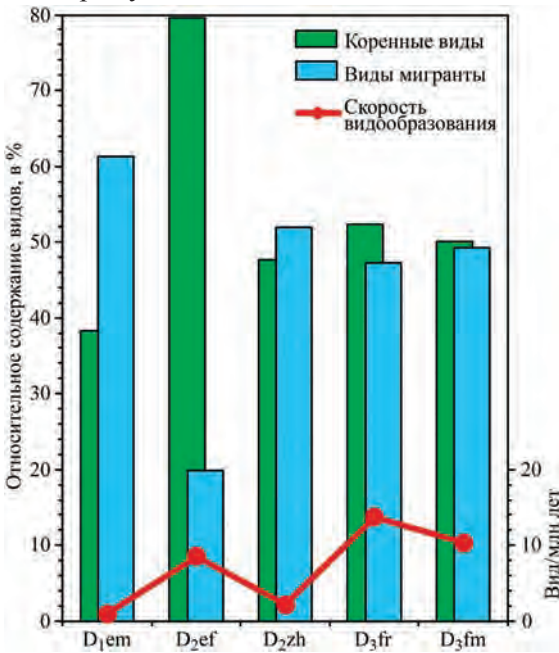


Рис. 7. График соотношения видов аборигенов и мигрантов и средняя скорость видообразования радиоларий в девоне Северной Евразии

Основные направления развития

Девон отличается интенсивным преобразованием скелетов и становлением новых морфотипов, а эволюция ра-

диолярий характеризуется одним общим планом развития основных скелетных элементов у пористых *Sphaerellaria*, губчатых *Spumellaria* и радиолярий с пилломом из отряда *Pylomariata*:

- внутренний каркас становится менее массивным в виде шести- и многолучевой спикеры;
- прогрессивно увеличивается количество внутренних оболочек скелета;
- происходит преобразование формы основных игл скелета: изначально цилиндрические и конусовидные иглы постепенно утратили ведущую роль в морфотипах, и на смену им пришли разнообразные трехгранные иглы.

В девоне ярко доминируют сферические пористые *Sphaerellaria*, представители которых достигают в ассоциациях радиолярий 36.4–54.8% от видового состава и характеризуются в своем большинстве формированием морфотипов с массивными трехгранными иглами (рис. 8). Однако *Sphaerellaria* полностью отсутствуют в нижней части разреза среднего фамена массива Родахсранген, Франкенвальд, Германия.

Сферические губчатые *Spumellaria* в раннюю и среднюю эпохи девона имели подчиненное значение на уровне 3.9–20–8.7%; и только во фране и фамене позднего девона их роль возрастает в целом до 24.2–24.6% (рис. 8).

В девоне были достаточно широко распространены разнообразные

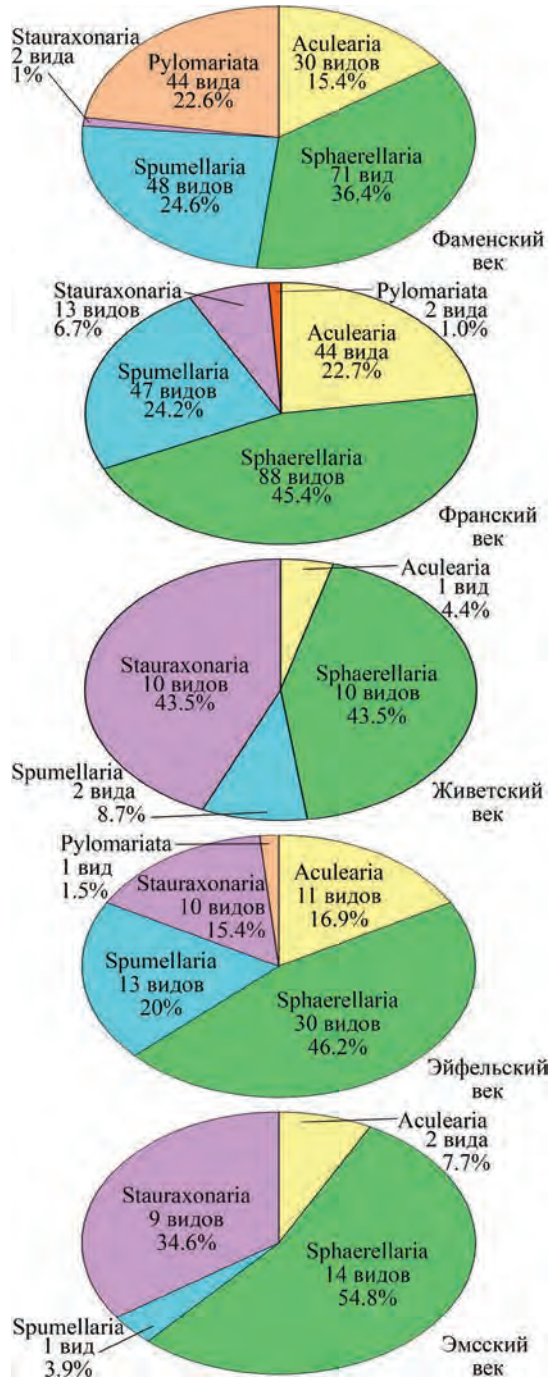


Рис. 8. Диаграммы соотношения классов радиолярий в разные века девона

представители иглистых *Aculearia* из отрядов *Fasciculata* и *Triangulata* и отмечены первые шаги в становлении *Albaillellata* (рис. 8).

Относительно медленно происходит развитие класса *Stauraxonaria*. Ассоциации радиолярий девона очень часто содержат представителей грубых и массивных дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиолярий из отряда *Palaeodiscata*. Таксономический состав отряда в эмском–франском веках составляет 8–10 видов (15.4–43.5%), однако количество особей может достигать 62.5% и даже 100% от общего числа радиолярий. В фамене содержание дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиолярий резко снижается до 2 видов (1%) (рис. 8).

В конце девона, в фамене отмечено широкое распространение радиолярии с пилломом из отряда *Pylomariata* (рис. 8): *Popofskyellidae* и *Archocyrtiinae*, а также появление своеобразных представителей из рода *Caspiaza*. Отличительной особенностью комплексов радиолярий массива Родахсранген, Франкенвальд, Германия, является широкое распространение радиолярии с пилломом из подсемейства *Archocyrtiinae*, которые доминировали на уровне 38.9–48.6% от общего таксономического состава ассоциаций.

Глава 3

ЭКОЗОНЫ РАДИОЛЯРИЙ ДЕВОНА СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Девонские отложения Русской платформы и Большого Урала отличаются цикличностью осадконакопления. При этом каждый цикл девонской истории развития отражает время одного расширения и сокращения площади морских отложений.

В раннем-среднем девоне северная окраина Русской платформы располагалась субпараллельно палеоэкватору, протягиваясь в субширотном направлении, возможно, вдоль палеошироты 15°с.ш. по одним оценкам, или около 5–8°с.ш. — по другим (Пучков, 2000; Мизенс, Свяжина, 2007; Рихтер, 2008).

На восточной окраине Русской платформы в течение среднего и позднего девона существовали эпиконтинентальные шельфовые моря, площадь акватории и глубина которых неоднократно изменялись.

Девонский палеомегабассейн Большого Урала, южной составной частью которого были территории современных Западных Мугоджар, представлял собой Уральский палеоокеан, располагавшийся в экваториальном и тропическом поясах с теплым климатом и с нормальными гидрологическими характеристиками (размер, глубины, соленость и проч.). Ширина Уральского палеоокеана к началу раннего девона могла составлять 1600–2000 км и более. В течение девонского периода территория Большого Урала переживала активную геодинамическую эволюцию, в частности, отмечались неоднократные трансгрессии Уральского палеоокеана на запад в прилегающие районы Русской платформы. (Тихомиров, 1995; Фокин, Никишин, 1999; Пучков, 2000; Мизенс, 2002; 2003; Мизенс, Свяжина, 2007; Рихтер, 2008).

Экологические изменения в девоне Уральского палеоокеана и окраинных морей восточной окраины Русской платформы происходили синхронно с изменением общей физико-географической обстановки, при этом условия окраинных морских бассейнов в девоне были весьма благоприятны для развития различных организмов, в том числе радиолярий.

В девонской истории радиолярий Русской платформы обращает на себя внимание избирательное размещение областей наибольшего богатства биоразнообразия радиолярий, устойчиво сохранявшееся на протяжении всего позднедевонского времени. Это области развития отложений доманикового типа, обогащенных органическим веществом и биогенным кремнеземом,

которые широкой полосой прослеживаются вдоль восточной окраины Русской платформы, но отсутствуют в ее центральных частях (Тихомиров, 1995). Массовое развитие кремневых организмов (губок и радиолярий) происходило только в восточных акваториях Русской платформы (Быкова, 1955; Максимова, 1975; Афанасьева, 2000).

Благоприятная палеогеографическая обстановка способствовала становлению богатых девонских ассоциаций радиолярий Уральского и Тимано-Печорского бассейнов. Экозоны веточного обрамления Русской платформы значительно превосходят по степени обилия и биоразнообразия комплексы экзон радиолярий Западной Сибири и Рудного Алтая, которые в девоне обитали намного севернее.

Прикаспийская впадина является глубочайшим осадочным бассейном мира, особенности строения которого в верхнем палеозое позволяют отнести его, предположительно, к структурам «субокеанического» типа. По северной периферии Прикаспийской впадины разрез верхнего палеозоя представлен несколькими относительно мелководными карбонатными толщами верхнего девона нижней перми.

Территория юга Западной Сибири представляла собой в палеозое шельфовую окраину Сибирского континента, просуществовавшую с ордовика до начала карбона (Ёлкин и др., 2003, 2007). В нижнем и среднем девоне здесь преобладали, в основном, образования мелководных фаций, тогда как верхнедевонские отложения характеризуются более мелководными условиями осадконакопления, что хорошо проявлено в разрезах Рудного Алтая (Гутак и др., 2000; Бахарев и др., 2004; Yolkin et al., 2005).

Приколымское поднятие является ключевым в девонской структуре Восточной Сибири, поскольку расположено в центре постепенного перехода (в восточном направлении) от мелководных терригенных флишoidных комплексов через обширную зону шельфовых терригенно-карбонатных отложений к прибрежно-морским осадкам и наземным вулканитам Омолонского массива. Территория характеризуется чрезвычайно сложным строением, слабой обнаженностью и трудной доступностью. Наиболее хорошо обнаженные разрезы известны в береговых обрывах рек Колыма, Ясачная, Поповка и их притоках (Гагиев, 2009).

РАННИЙ ДЕВОН

Ранний девон справедливо заслужил название геократической эпохи в развитии Земли. В начале девонского периода Русская платформа испытала максимальное воздымание и представляла собой обширную окраинную сушу Лавруссии. В это время она полностью освободилась от эпиконтинентальных морей, и только ее окраины находились ниже уровня моря.

На западе Урала вследствие общих региональных воздыманий раннедевонский морской бассейн сократился. Вместе с тем на юго-востоке море представляло собой активную восточную окраину Уральский палеоокеана. Имеются разные оценки величины этого океанского бассейна: от весьма узкого, щелевидного до 2000 км или более в ширину (Пучков, 2000).

В целом, на обширной территории Русской платформы и Большого Урала в раннем и среднем девоне установлены: (1) на западе — образования пассивной окраины Русской платформы, среди которых выделяются обстановки мелкого и глубокого шельфа, континентального склона и континентального подножия; (2) на востоке — океанские образования, связанные с островной дугой; (3) на юго-востоке — Восточно-Уральский, Уральский (=Восточно-Мугоджарский) микроконтинент, погруженный под уровень моря на разную глубину (Пучков, 2000; Мизенс, 2002, 2003).

В раннем девоне радиолярии отчетливо тяготели к сравнительно неглубоким и спокойным обстановкам континентальных окраин — как Русской платформы, так и Восточно-Уральского микроконтинента. Причиной такого явления могли служить гидродинамика и гидрохимия бассейнов обитания в этих районах, более благоприятные для процветания радиолярий, нежели в более восточных беспокойных океанских акваториях.

Достоверные радиолярии раннего девона долгое время не были известны ни в России, ни в Германии, ни где-либо еще в Северной Евразии.

Наиболее древними в Северной Евразии являются раннеэмские радиолярии, обнаруженные В. Кисслингом и Г. Трагеленом (Kiessling, Tragelehn, 1994) в обнажении массива Гойзерберг в Северной Баварии (Франкенвальд).

Первые достоверные раннедевонские (позднеэмские) радиолярии России были описаны Т.А. Липницкой (2002) на юге Западной Сибири.

Радиолярии раннего девона впервые были обнаружены на Южном Урале к северу от города Бурибай на р. Таналык (Афанасьева, Амон, 2008).

ЭМССКИЙ ВЕК

В настоящее время в эмском веке раннего девона Северной Евразии обнаружено 26 видов радиолярий (*текст-табл. 2*) и отмечена наименьшая в позднем палеозое средняя скорость видообразования — 1.0 вид/млн лет. Вместе с тем 16 видов (61.5%) продолжили освоение акваторий Северной Евразии, что может свидетельствовать о первой волне распространения видов мигрантов после катастрофического вымирания на рубеже силура и девона.

Среди радиолярий раннего девона Северной Евразии в эмском веке установлены три экозоны радиолярий (*текст-табл. 1*).

Таблица 2. Радиолярии раннего и среднего девона

Система		ДЕВОНСКАЯ											
Отдел		Нижний		Средний									
Ярус		Эмский		Эйфельский							Живетский		
Экозоны радиолярий		<i>Entactiniata</i> gen. et sp. indet.	<i>Bientactinosphaera tortilisphaera</i>	<i>Primaritripus buribayensis</i> – <i>Entactinia rostriformis</i>	<i>Primaritripus kariukmasensis</i>	<i>Bientactinosphaera polyacanthina</i> – <i>Entactinia additae</i>	<i>Apophisisphaera hystrixuosa</i> – <i>Entactinia herculea</i>	<i>Apophisisphaera hystrixuosa</i> – <i>Spongactinia fungosa</i>	<i>Entactinia spongites</i> – <i>Stauodruppa</i> sp.	<i>Palaeoellipsoides planconvexus</i> – <i>Palaeodiscalsus shuldaensis</i>	<i>Palaeodiscalsus saturniformis</i>	<i>Astroentactinia stellata</i> – <i>Trilonche davidi</i>	
Радиолярии	Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Palaeoscenidium</i> sp.													
<i>Entactiniata</i> gen. et sp. indet.													
<i>Bientactinosphaera limpida</i> (Lipnitskaja, 2002)													
<i>Bientactinosphaera tortilisphaera</i> (Lipnitskaja, 2002)													
<i>Bientactinosphaera</i> sp. A													
<i>Bientactinosphaera echinata</i> (Hinde, 1899)													
<i>Entactinia holdsworthi</i> (Furutani, 1990)													
<i>Entactinia isensis</i> (Kurihara et Sashida, 2000)													
<i>Entactinia rostriformis</i> Afanasieva et Amon, 2008													
<i>Pseudospongoprimum sagittatum</i> Wakamatsu, Sugiyama et Furutani, 1990													
<i>Astroentactinia tenuis</i> (Furutani, 1990)													
<i>Bientactinosphaera vetusta</i> (Hinde, 1899)													
<i>Primaritripus chuvashovi</i> Afanasieva et Amon, 2008													
<i>Theodiscus hastatus</i> Hinde, 1899													
<i>Trochodiscus planatus</i> Hinde, 1899													
<i>Bientactinosphaera elegans</i> (Hinde, 1899)													
<i>Bientactinosphaera pittmani</i> (Hinde, 1899)													
<i>Palacantholithus stellatus</i> Deflandre, 1973													
<i>Primaritripus buribayensis</i> Afanasieva et Amon, 2008													
<i>Palaeodiscalsus cribrarius</i> (Hinde, 1899)													
<i>Entactinia horrida</i> (Furutani, 1990)													
<i>Palaeodiscalsus tumefactus</i> Afanasieva et Amon, 2008													
<i>Radiobisphaera rozanovi</i> Afanasieva et Amon, 2009													
<i>Spongactinia fungosa</i> Nazarov, 1975													
<i>Palaeodiscalsus punctus</i> (Hinde, 1899)													
<i>Primaritripus patella</i> (Hinde, 1899)													
<i>Bientactinosphaera obtusa</i> (Hinde, 1899)													
<i>Hozmodia ozawai</i> Sugiyama, 1992													
<i>Primaritripus kariukmasensis</i> Afanasieva et Amon, 2009													
<i>Bientactinosphaera</i> cf. <i>polyacanthina</i> (Foreman, 1963)													
<i>Bientactinosphaera</i> sp. 1													
<i>Bientactinosphaera</i> sp. 2													
<i>Ceratoikiscum</i> cf. <i>bujugum</i> Foreman, 1963													

Таблица 2. (Продолжение)

Ярус	Эмский			Эйфельский						Живетский		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Радиоларии												
<i>Ceratoikiscum</i> cf. <i>spinosiarcuatum</i> Foreman, 1963												
<i>Entactinia</i> sp. A												
<i>Helioentactinia</i> ? sp.												
<i>Nazarovites</i> cf. <i>pinnula</i> Afanasieva, 2000												
<i>Spongentactinella</i> cf. <i>intracata</i> Aitchison, 1993												
<i>Entactinia</i> <i>additiva</i> Foreman, 1963												
<i>Bientactinosphaera</i> <i>cancellicula</i> (Foreman, 1963)												
<i>Palaeoscenidium</i> <i>robustum</i> Aitchison, 1993												
<i>Astroentactinia</i> <i>stellata</i> Nazarov, 1975												
<i>Astroentactinia</i> <i>paronae</i> (Hinde, 1899)												
<i>Palaeoscenidium</i> <i>cladophorum</i> Deflandre, 1953												
<i>Ceratoikiscum</i> sp.												
<i>Entactinia</i> aff. <i>herculea</i> Foreman, 1963												
<i>Entactinosphaera</i> <i>riedeli</i> Foreman, 1963												
<i>Apophisisphaera</i> <i>hystricuosa</i> (Aitchison, 1993)												
<i>Entactinia</i> <i>proceraspina</i> Aitchison, 1993												
<i>Bientactinosphaera</i> (= <i>Heliosphaera</i>) <i>clavata</i> (Hinde, 1899)												
<i>Ceratoikiscum</i> <i>lyratum</i> Ishiga, 1988												
<i>Entactinia</i> <i>crustescens</i> Foreman, 1963												
<i>Entactinia</i> <i>faveolata</i> Nazarov, 1975												
<i>Entactinia</i> <i>parva</i> Won, 1983												
<i>Entactinia</i> <i>paula</i> Foreman, 1963												
<i>Nazarovites</i> <i>bioculus</i> Afanasieva, 2000												
<i>Palaeoscenidium</i> <i>tabernaculum</i> Aitchison, 1993												
<i>Palaeothalamnus</i> <i>quadriramosus</i> (Foreman, 1963)												
<i>Pluristratoentactinia</i> <i>conspissata</i> Nazarov in Nazarov et al., 1981												
<i>Pluristratoentactinia</i> <i>trisphaerata</i> Afanasieva et Amon, 2011												
<i>Polyentactinia</i> <i>circumretia</i> Nazarov et Ormiston, 1993												
<i>Somphoentactinia</i> <i>multisphaerata</i> Afanasieva et Amon, 2011												
<i>Spongentactinella</i> <i>exilis</i> (Foreman, 1963)												
<i>Spongentactinella</i> <i>intracata</i> Aitchison, 1993												
<i>Spongentactinella</i> <i>velis</i> (Foreman, 1963)												
<i>Spongentactinella</i> <i>windjanensis</i> Nazarov, 1982												
<i>Spongentactinia</i> <i>marina</i> Afanasieva et Amon, 2011												
<i>Entactinia</i> (= <i>Dorysphaera</i>) <i>echinata</i> (Hinde, 1899)												
<i>Spongentactinia</i> <i>diplostraca</i> (Foreman, 1963)												
<i>Astroentactinia</i> sp. A												
<i>Entactinia</i> <i>spongites</i> Foreman, 1963												
<i>Entactinia</i> sp. B												
<i>Polyentactinia</i> (?) sp. C												
<i>Staurodrupe</i> sp.												
<i>Astroentactinia</i> <i>crassata</i> Nazarov, 1975												
<i>Palaeodiscaleksus</i> <i>shuldakensis</i> Afanasieva et Amon, 2012												
<i>Palaeoellipsoides</i> <i>convexocylindratus</i> Afanasieva et Amon, 2012												
<i>Palaeoellipsoides</i> <i>planoconvexus</i> Afanasieva et Amon, 2012												

Таблица 2. (Окончание)

Ярус	Регион	Эмский			Эйфельский						Живетский		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Радиолярии													
<i>Palaeoellipsoides scutellatus</i> (Hinde, 1899)													
<i>Spongontactinia</i> sp. A													
<i>Palaeodiscalsus saturniformis</i> Afanasieva et Amon, 2011													
<i>Trilonche davidi</i> (Hinde, 1899)													
<i>Trilonche inusitata</i> (Foreman, 1963)													
<i>Trilonche minax</i> (Hinde, 1899)													
<i>Trilonche palimbola</i> (Foreman, 1963)													

Обозначения: (1, 9) Германия, Северная Бавария, Франкенвальд, массив Гейзерберг (Kiessling, Tragelehn, 1994): (1) обр. G1/4, (9) обр. G2/3, G2/5, G2/7; (2) Россия, юг Западной Сибири (Lipnitskaja, 2002); (3, 4) Россия, Южный Урал: (3) урочище Каменная гора (Афанасьева, Амон, 2008, 2012; Afanasieva, Amon, 2011), (4) гора Карьюкмас (Афанасьева, Амон, 2009, 2012; Afanasieva, Amon, 2011); (5, 10) Казахстан, Западные Мугоджары, р. Шульдак (Афанасьева, Амон, 2012, 2013); (6–8) Чешская Республика, Пражский бассейн, Баррандиан: (6) (Budil, 1995a,b), (7) (Braun, Budil, 1999), (8) (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012); (11, 12) Россия, Рудный Алтай: (11) реки Шипуниха и Корбалиха (Афанасьева и др., 2009), (12) р. Золотуха (Obut, Shcherbanenko, 2008).

Экозона *Entactiniata* gen. et sp. indet.

Раннеэмский комплекс радиолярии G1, обнаруженный В. Кисслингом и Г. Трагеленом (Kiessling, Tragelehn, 1994) в обнажении массива Гейзерберг в Северной Баварии, Франкенвальд (рис. 1, б; рис. 5, II), является самой древней достоверной ассоциацией радиолярий в Северной Евразии.

Комплекс радиолярий представлен крупными сферическими морфотипами с короткими крепкими шипами из отряда *Entactiniata*, а также некоторыми иглистыми *Palaeoscenidiidae* (текст-табл. 2; рис. 9). Помимо этих конкретных морфотипов, В. Кисслинг и Г. Трагелен (Kiessling, Tragelehn, 1994) упоминают (без изображения) формы с двумя массивными полярными шипами и простые сферы.

Эта самая древняя достоверная экозона *Entactiniata* gen. et sp. indet. относится к раннеэмскому веку благодаря совместному нахождению радиолярий с конодонтами *Polygnathus gronbergi* Klapper et Johnson и *Ozarkodina steinhornensis steinhornensis* (Ziegler) (текст-табл. 1).

Экозона *Bientactinosphaera tortilispira*

Т.А. Липницкая (2002) впервые описала первые достоверные раннедевонские (позднеэмские) радиолярии из светло-коричневых шламовых известняков в скв. Герасимовская-16 (инт. 2952.2–2941.2 м) на юге Западной Сибири в верховье р. Чижалки (рис. 1, п; рис. 10, II). В составе комплекса радиолярий доминируют крупные сферические пористые *Sphaerellaria* с длинными массивными иглами, объединяющие четыре вида из рода *Bientactinosphaera* (текст-табл. 2; рис. 11). Единичными экземплярами представлены яют роды *Entactinia* и *Spongontactinia*.

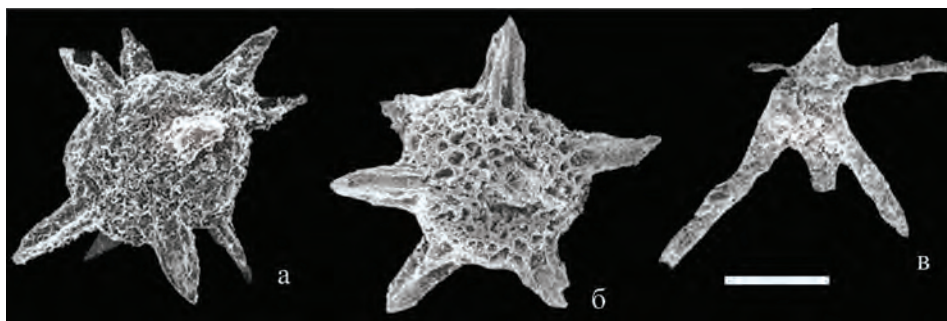


Рис. 9. Экозона Entactiniata gen. et sp. indet.

Нижний девон, нижнеэмский подъярус. Германия, Северная Бавария, Франкенвальд, массив Гейзерберг, обр. G1/4 (Kießling, Tragelehn, 1994, pl. 6, figs. 11, 21, 22): а, б – Entactiniata gen. et sp. indet., раннедевонские радиоларии с массивными трехгранными иглами, штрих = 100 мкм; в – *Palaeoscenidium* sp., штрих = 50 мкм. Авторские права на фотографии радиоларий принадлежат «© Publishing Unit Geological Survey of Austria» и используются с любезного разрешения заведующего библиотекой HR Mag. T. Hofmann.

Анализ таксономического состава комплекса радиоларий позволяет выделить новую позднеэмскую экозону *Bientactinosphaera tortilisipina* (текст-табл. 1).

Позднеэмский возраст экозоны обоснован совестными находками остракод и тентакулитов, объединенных на этом стратиграфическом уровне в комплексную фаунистическую зону *Clathroceilonabeona*, *Berounella spinosa*, *Nowakia richteri* (Исаев и др., 1992).

Экозона *Primaritripus buribayensis* — *Entactinia rostriformis*

Радиоларии раннего девона были впервые обнаружены на Южном Урале (рис. 1, к; рис. 6, VIII) в разрезе урочища Каменная гора к северу от города Бурибай на р. Таналык в разрезе баймак-бурибайской свиты (Афанасьева, Амон, 2008).

Позднеэмский комплекс радиоларий представлен 20 видами из 11 родов (текст-табл. 2). Среди радиоларий доминируют сферические пористые *Sphaerellaria* (табл. 1, фиг. 2–14), объединяющие девять видов из четырех родов (45%), и дисковидные *Stauraxonaria* (табл. 2, фиг. 3–15), относящиеся к восьми видами из четырех родов (40%). Губчатые *Spumellaria*, иглистые *Aculearia* и эллипсоидные *Stauraxonaria* представлены только одним видом каждый (табл. 1, фиг. 1, 15; табл. 2, фиг. 1, 2).

Доминирование в ориктоценозе дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиоларий (45%) может указывать на сравнительно мелководный морской характер бассейна осадконакопления Южного Урала в раннем девоне.

Ассоциация радиоларий рассматривается в качестве характерного комплекса экозоны *Primaritripus buribayensis* — *Entactinia rostriformis* (текст-табл. 1), отвечающей интервалу верхнего эмса в объеме конодонтовой зоны *patulus*.

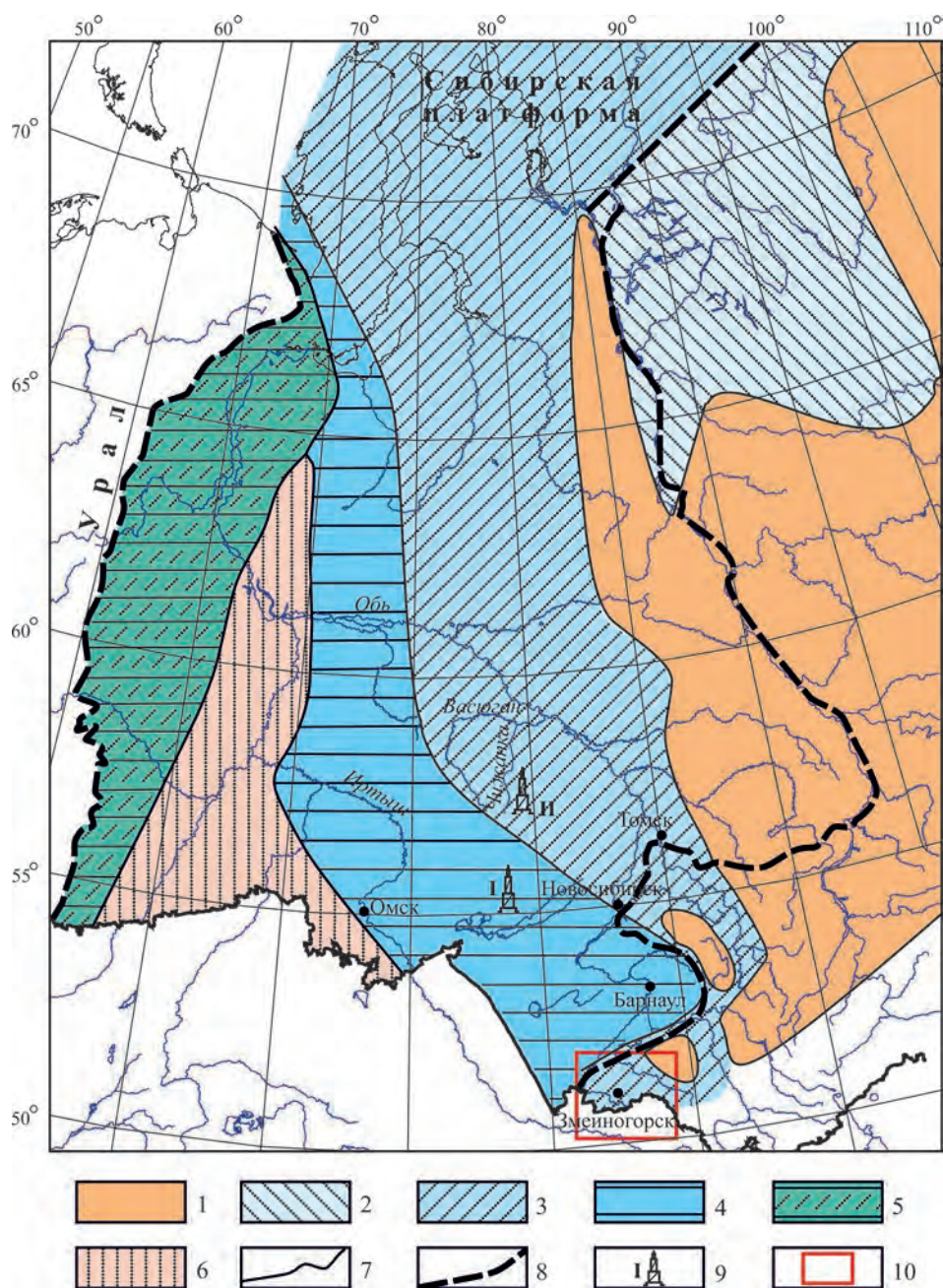


Рис. 10. Палеогеографическая карта Западной Сибири в позднем девоне (Ёлкин и др., 2007)

Обозначения: 1 – суша, 2 – эпиконтинентальное море, 3 – открытый шельф Сибирского континента, 4 – открытое море Палеоазиатского океана, 5 – островодужные комплексы Восточного склона Урала, 6 – Казахстанский континент, 7 – границы фациальных мегазон, 8 – граница складчатого обрамления, 9 – скважины: I – Барабинская-1 и II – Герасимовская-16, 10 – район работ на Рудном Алтае.

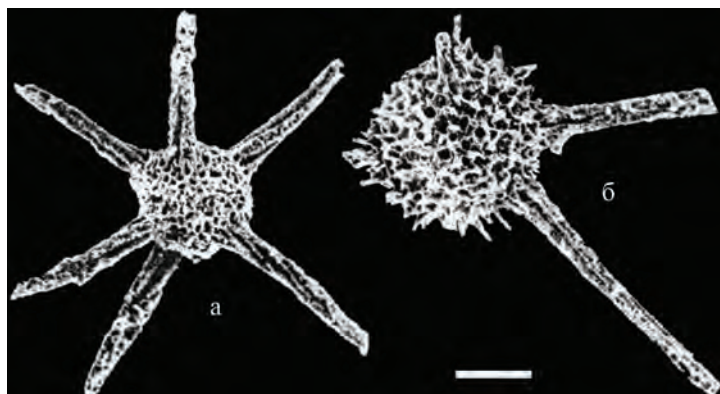


Рис. 11. Ecozone *Bientactinosphaera tortilisphaera*

Нижний девон, верхнеэмский подъярус; Россия, юг Западной Сибири, верховье р. Чижалки, скв. Герасимовская-16 (инт. 2952.2-2941.2 м) (Липницкая, 2002, рис. 3, 4): а – *Bientactinosphaera tortilisphaera* (Lipnitskaja, 2002), штрих = 83 мкм; б – *Bientactinosphaera* (= *Heliosoma*) *echinata* (Hinde, 1899), штрих = 53 мкм.

СРЕДНИЙ ДЕВОН

В начале среднего девона начался новый этап развития региона. Главной особенностью этого этапа было постепенное погружение Русской платформы и, как следствие, трансгрессия Уральского палеоокеана с востока.

Географическое распространение радиоларий среднего девона известно в настоящее время в пяти местонахождениях северной Евразии: в Европе (рис. 1, б, в), на Южном Урале (рис. 1, к), Западных Мугоджарах (рис. 1, ж) и на Рудном Алтае (рис. 1, о).

ЭЙФЕЛЬСКИЙ ВЕК

В начале раннего эйфеля Русская платформа была еще высоко поднята, и море в ее пределах занимало относительно небольшие участки. Часть платформы была занята лагуной с повышенной соленостью вод, имевшей только «одностороннюю» связь с мелководным морем восточной части Русской платформы, что не способствовало развитию радиоларий. На востоке Русской платформ постепенно формировались мелководно-морские условия окраинного моря Уральского палеоокеана (Тихомиров, 1995; Фокин, Никишин, 1999).

В конце раннего эйфеля началось опускание восточной части Русской платформы, и уже к середине века морской бассейн с нормальной соленостью распространился со стороны Урала на восточную окраину континента от Южной Башкирии до Восточного Притиманья. В этих условиях в аквато-

риях Южного Урала и Западных Мугоджар сформировалась ассоциация радиолярий *Primaritripus kariukmasensis*.

Это было общее повышение эвстатики планетарного уровня — трансгрессия охватила Западную Европу, север Африки, Северо-Восток России. Позднеэйфельская трансгрессия значительно расширила границы Уральско-палеоокеана и привела к установлению открытого мелководного окраинного бассейна. При этом северо-западная часть Русской платформы превратилась в обширную прибрежно-морскую равнину. В Германии (Рейнская область) ее максимум отмечается на уровне конодонтовой зоны *late ensensis*, в Бельгии — *australis*. В Польше повышение уровня моря имело место в интервале зоны *kockelianus* (Мизенс, 2003).

Высокий уровень трансгрессии в конце эйфеля, приводивший к распространению бескислородных обстановок, и последующая быстрая регрессия на рубеже эйфеля и живета привели к вымиранию многих организмов. Это катастрофичное событие в Западной Европе известно под названием «качакское». Оно было вызвано резкой сменой обстановки седиментации в бескислородных условиях придонных вод и обусловило формирование черных сланцев формации Качак в Пражском бассейне, Баррандиан, Чешской Республики (рис. 5, IV) (Fabian, 1933; Petránek, 1946; Šejchan, 1987; Budil, 1995a; House, 2002). Его влияние отразилось на позднеэйфельских радиоляриях из формации Хотеч: близ границы с черными сланцами формации Качак установлено вымирание 54.8% радиолярий (Budil, 1995b; Braun, Budil, 1999; Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012).

Несмотря на общий мало благоприятный палеогеографический фон, радиолярии в эйфельском веке продолжили осваивать акватории Южного Урала и Западных Мугоджар (рис. 1, ж, к), северной Баварии (Франкенвальд) и Пражского бассейна (рис. 1, б, в).

В эйфельском веке среднего девона Северной Евразии в настоящее время известно 65 видов радиолярий (текст-табл. 2) и отмечена высокая для позднего палеозоя средняя скорость видообразования — 8.6 вид/млн лет. При этом численность коренных видов (80%) в четыре раза превосходила количество видов мигрантов (20%). Это, скорее всего, было обусловлено стабилизацией и улучшением в целом условий существования в бассейнах эйфеля.

Среди радиолярий Северной Евразии в эйфельском веке установлено пять экозон радиолярий (текст-табл. 1).

Экозона *Primaritripus kariukmasensis*

Эйфельский комплекс радиоляриевый экозоны *Primaritripus kariukmasensis* установлен на Южном Урале в Башкирии к северо-западу от города Сибай в разрезе на юго-восточном склоне г. Карьюкмас (текст-табл. 1; рис. 1, к; рис. 6, VI) (Афанасьева, Амон, 2009а). Комплекс радиоляриевый представлен 18 видами из 11 родов (текст-табл. 2).

Среди радиолярий доминируют сферические пористые *Sphaerellaria* (табл. 3, фиг. 3–7, 9–15), объединяющие шесть видов из четырех родов (33.3%), и дисковидные *Stauraxonaria* (табл. 4, фиг. 1–15), включающие представителей девять видов из четырех родов (50.0%).

Радиолярии с пилломом из отряда *Pylomariata*, иглистые *Aculearia* и губчатые *Spumellaria* представлены только одним видом каждый (табл. 3, фиг. 1, 2, 8).

Обедненный аналог радиоляриевых комплексов экозоны *Primaritripus kariukmasensis* установлен в отложениях мугоджарской свиты на р. Шулдак, Западные Мугоджары (текст-табл. 1; рис. 1, ж; рис. 6, XI) (Афанасьева, Амон, 2013). Комплекс радиолярий представлен восемью видами из пяти родов (текст-табл. 2). Доминируют в ассоциации дисковидные морфотипы класса *Stauraxonaria* (табл. 5, фиг. 4–14), охарактеризованные пятью видами из двух родов (62.5%).

Сферические пористые *Sphaerellaria* (табл. 5, фиг. 1, 2) и губчатые *Spumellaria* (табл. 5, фиг. 3) представлены двумя и одним видом, соответственно.

Доминирование в эйфельских комплексах радиолярий Южного Урала и Западных Мугоджар дисковидных морфотипов на уровне 50.0–62.5% может указывать на сравнительно мелководный морской характер бассейнов осадконакопления в раннем девоне.

Анализ пространственного-временного распространения экозоны *Primaritripus kariukmasensis* и синтез различных данных по временной приуроченности вмещающих отложений в соответствии с выявленными остатками конодонтов позволяют рассматривать данную эйфельскую ассоциацию радиолярий в объеме конодонтовых зон *costatus* — *kockelianus* (Афанасьева, Амон, 2009а, 2012, 2013; Afanasieva, Amon, 2011).

Экозона *Entactinia spongites* — *Staurodruppa* sp.

В. Кисслинг и Г. Трагелен (Kiessling, Tragelehn, 1994) описали комплекс радиолярий G2 из пограничных эйфельских/живетских отложений массива Гойзерберг в Северной Баварии (Франкенвальд) (рис. 1, б; рис. 5, II).

Комплекс радиолярий представлен семью видами из пяти родов (текст-табл. 2), в котором доминируют сферические пористые *Sphaerellaria* (табл. 6, фиг. 1–5), объединяющие четыре вида из двух родов (57.1%). Однако отличительной особенностью ассоциации является численное преобладание очень крупных скелетов *Staurodruppa* sp. (длиной до 530 мкм) в форме вытянутого эллипсоида с губчатой оболочкой и двумя массивными трехгранными иглами (табл. 6, фиг. 7, 8). Решетчатые *Spumellaria* и иглистые *Aculearia* представлены только одним видом каждый (табл. 6, фиг. 6, 9, 10).

Анализ таксономического состава ассоциации позволил установить новую экозону *Entactinia spongites* — *Staurodruppa* sp. (текст-табл. 1).

Совместно с радиоляриями были обнаружены четыре вида конодонтов: *Polygnathus* cf. *pseudofoliatus* Wittekindt, *Pol. linguiformis linguiformis* Hinde,

‘gamma’ morphotypes, *Belodella* cf. *devonica* Stauffer, *Bryantodus pravus* (Bryant). Основываясь на бедной фауне конодонтов, В. Кисслинг и Г. Трагелен (Kiessling, Tragelehn, 1994) указали на вероятный позднеэйфелевский — раннеживетский возраст, хотя, по их данным, отложения живета в этой местности не были доказаны.

Таким образом, временное распространение экозоны *Entactinia spongites* — *Staurodruppa* sp. принимается в объеме конодонтовых зон *late kockelianus* — *early ensensis*.

Радиолярии Пражского бассейна (Баррандиан) Чешской Республики

В Чешской Республике, в Пражском бассейне (Баррандиан) (рис. 1, в; рис. 5, IV; рис. 12) из двухметровой толщи известняков формации Хотеч, близ границы с черными сланцами формации Качак, описаны три непосредственно сменяющие друг друга комплекса радиолярий (текст-табл. 1). Формация Хотеч охватывает конодонтовые зоны *partitus* — *costatus* — *australis* — *kockelianus*, т.е. практически весь эйфель (Fabian, 1933; Petráněk, 1946; Šejchan, 1987; Budil, 1995a).

Радиолярии были изучены в верхней части формации Хотеч в двух разрезах (рис. 12): Глубочепы и горы Кнези. Радиоляриевая биота принадлежит самой верхней части конодонтовой зоны *kockelianus*, характеризующей верхний эйфель:

(1) экозона *Apophisisphaera hystricuosa* — *Spongactinia fungosa*, разрез Глубочепы близ Праги, в 60 см ниже границы с отложениями формации Качак (Afanasieva, Amon, 2011);

(2) экозона *Apophisisphaera hystricuosa* — *Entactinia herculea*, разрез горы Кнези близ Карлштейна, в 1 м ниже границы с отложениями формации Качак (Braun, Budil, 1999);

(3) экозона *Bientactinosphaera polyacanthina* — *Entactinia additive*, разрез горы Кнези близ Карлштейна, в 1–1.5 м ниже границы с отложениями формации Качак (Budil, 1995b).

По мнению А. Брауна и П. Будила (Braun, Budil, 1999), изменения в систематическом составе и количественном обилии радиолярий прослеживаются с основания толщи известняков формации Хотеч. Это начинается, примерно, в 2 м ниже от границы с черными сланцами формации Качак (рис. 12), которая рассматривается как свидетельство начала биотического кризиса. В конце позднего эйфеля наблюдается значительный стресс радиоляриевой биоты перед началом кризисного события, известного в Западной Европе под названием «качакское» (Fabian, 1933; Petráněk, 1946; Šejchan, 1987; Budil, 1995a; House, 2002). Оно было вызвано резкой сменой обстановки седиментации в бескислородных условиях придонных вод и обусловило формирование черных сланцев формации Качак в бассейне Баррандиан



Рис. 12. Местонахождение радиоларий среднего девона в Пражском бассейне Чешской Республики:

а – расположение района исследований, б – Пражский бассейн, Баррандиан.

Обозначения: 1 – распространение формации Качак (Chlupáč, 1960), 2 – обнажения горы Кнези близ Карлштейн и Глубочепы.

Чешской Республики (рис. 12). Данные П. Чейхана (Čejchan, 2006) и результаты исследования М.С. Афанасьевой и Э.О. Амона (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012) подтверждают и уточняют эти наблюдения.

Анализ изменения таксономического состава установленных комплексов радиоларий выявило следующие закономерности. Сохранность фауны не всегда хорошая, но в целом ассоциация радиоларий верхней части формации Хотеч представлена 46 видами из 18 родов (текст-табл. 2). Однако общими таксонами в той или иной степени являются только семь видов, т.е. только 15.2%:

- *Apophisisphaera hystricuosa* и *Entactinia proceraspina* встречаются в нижней и средней экозонах;
- *Astroentactinia stellate*, *Bientactinosphaera cancellicula* и *Palaeoscenidium robustum* характерны для средней и верхней экозоны;
- *Entactinia additiva* и *Palaeoscenidium cladophorum* прослеживаются через весь разрез.

В ассоциациях радиоларий отмечено устойчивое доминирование сферических морфотипов радиоларий на уровне 66.7–75–77.4%, что может свидетельствовать о нормально-морских относительно глубоководных условиях обитания в древнем бассейне.

Установлено вымирание 54.8% радиолярий близ границы с черными сланцами слоев Качак. При этом необходимо особо отметить исчезновение, главным образом, относительно более глубоководных сферических губчатых видов *Spumellaria* (90.9%) на фоне вымирания 30.8% сферических пористых *Sphaerellaria* и 42.9% иглистых *Aculearia*.

Экозона *Bientactinosphaera polyacanthina* — *Entactinia additiva*

Первые радиолярии Пражского бассейна из формации Хотеч были описаны П. Будилом (Budil, 1995b) из разреза горы Кнези близ Карлштейна в 1–1.5 м ниже границы с черными сланцами формации Качак (рис. 12). Радиоляриевая биота принадлежит конодонтовой зоне *late kockelianus*, характеризующей верхний эйфель.

Среди радиолярий П. Будил (Budil, 1995b) установил 15 видов из восьми родов (текст-табл. 1). В комплексе доминируют сферические пористые *Sphaerellaria* (табл. 7, фиг. 1–6) — девять видов из четырех родов (60%).

Иглистые *Aculearia* (табл. 7, фиг. 8–12) объединяют 5 пять видов из четырех родов (33.3%), а губчатые *Spumellaria* представлены только одним видом (табл. 7, фиг. 7).

Анализ таксономического состава и морфологических особенностей радиолярий позволяет установить новую экозону *Bientactinosphaera polyacanthina* — *Entactinia additiva* (текст-табл. 1).

Экозона *Apophisisphaera hystricuosa* — *Entactinia herculea*

А. Браун и П. Будил (Braun, Budil, 1999) выделили и описали комплекс радиолярий в верхней части формации Хотеч из разреза горы Кнези близ Карлштейна в 1 м ниже границы с отложениями формации Качак (рис. 12).

В комплексе радиолярий А. Браун и П. Будил (Braun, Budil, 1999) установили восемь видов из семи родов радиолярий (текст-табл. 2).

Среди радиолярий доминируют сферические пористые *Sphaerellaria*, объединяющие шесть видов из пяти родов (75%) (табл. 8, фиг. 1–9). Иглистые *Aculearia* охарактеризованы двумя2 видами из двух родов (25%) (табл. 8, фиг. 10–15). Губчатые *Spumellaria* отсутствуют.

Анализ таксономического состава ассоциации позволяет выделить новую экозону *Apophisisphaera hystricuosa* — *Entactinia herculea*, отвечающую конодонтовой зоне *late kockelianus*.

Экозона *Apophisisphaera hystricuosa* — *Spongentactinia fungosa*

Исследование радиолярий из известняков формации Хотеч из разреза Глубочепы в 60 см ниже границы с черными сланцами формации Качак (рис. 12) показало наличие разнообразного комплекса позднего эйфеля, объ-

единяющего 31 вид из 15 родов радиолярий (текст-табл. 2) (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012).

Среди радиолярий доминируют сферические пористые *Sphaerellaria*, объединяющие 13 видов из пяти родов (41.9%) (табл. 10; табл. 11, фиг. 1–4), и губчатые *Spumellaria*, включающие 11 видов из пяти родов (35.5%) (табл. 9).

Иглистые радиолярии класса *Aculearia* представлены семью видами из пяти родов (22.6%) (табл. 11, фиг. 5–11).

Позднеэйфельская ассоциация радиолярий рассматривается в качестве характерного комплекса экозоны *Apophysisphaera hystricuosa* — *Spongontactinia fungosa* (текст-табл. 1), отвечающей возрастному интервалу в пределах позднего эйфеля в объеме конодонтовой зоны *late kockelianus*.

ЖИВЕТСКИЙ ВЕК

На рубеже эйфеля и живета (конодонтовая зона *ensensis*) море ушло со значительной части территории Русской платформы (Тихомиров, 1995; Alekseev et al., 1996; Фокин, Никишин, 1999). Образовался наиболее крупный в среднем девоне перерыв в осадконакоплении. При этом особенно интенсивными процессы эрозии были в восточной части платформы (Alekseev et al., 1996). На территории Западной Европы и Северо-Востока Азии пик регрессии наступил позже, в раннем живете (низы конодонтовой зоны *varcus*) (Мизенс, 2003). Особенно ярко живетская трансгрессия проявилась на территории Сибирской платформы, в Алтае-Саянской области и в других районах (Ёлкин и др., 2003).

В живете началась новая обширная трансгрессия Уральского палеоокеана, достигшая максимума на Русской платформе в середине века (Тихомиров, 1995; Фокин, Никишин, 1999). В конце живетского века на Русской платформе имел место кратковременный перерыв в осадконакоплении, заметно проявившийся на северо-востоке в Тимано-Печорском бассейне (Меннер и др., 2001). Признаки регрессии на этом уровне отмечаются и в других регионах, в том числе на Северо-Востоке России и в Германии (Мизенс, 2003).

Живетские радиолярии впервые были обнаружены Б.Б. Назаровым (1988) в отложениях куркудукской и шулдакской свит на р. Шулдак, Западные Мугоджары (рис. 1, ж; рис. 6, XI).

Комплекс радиолярий (приведенный без изображений) был идентифицирован Б.Б. Назаровым (1988) с живетскими радиоляриями из бассейна Кэннинг Западной Австралии (рис. 13). При этом австралийские радиолярии прекрасной сохранности послужили основой для выделения биостратиграфического комплекса с *Spongontactinella windjanensis* — *Bientactinosphaera nigra* (Nazarov et al., 1982; Назаров, 1988).

В связи с тем, что мугоджарские радиолярии не были изображены, радиолярии из куркудукской и шулдакской свит были переизучены в СЭМ по ма-

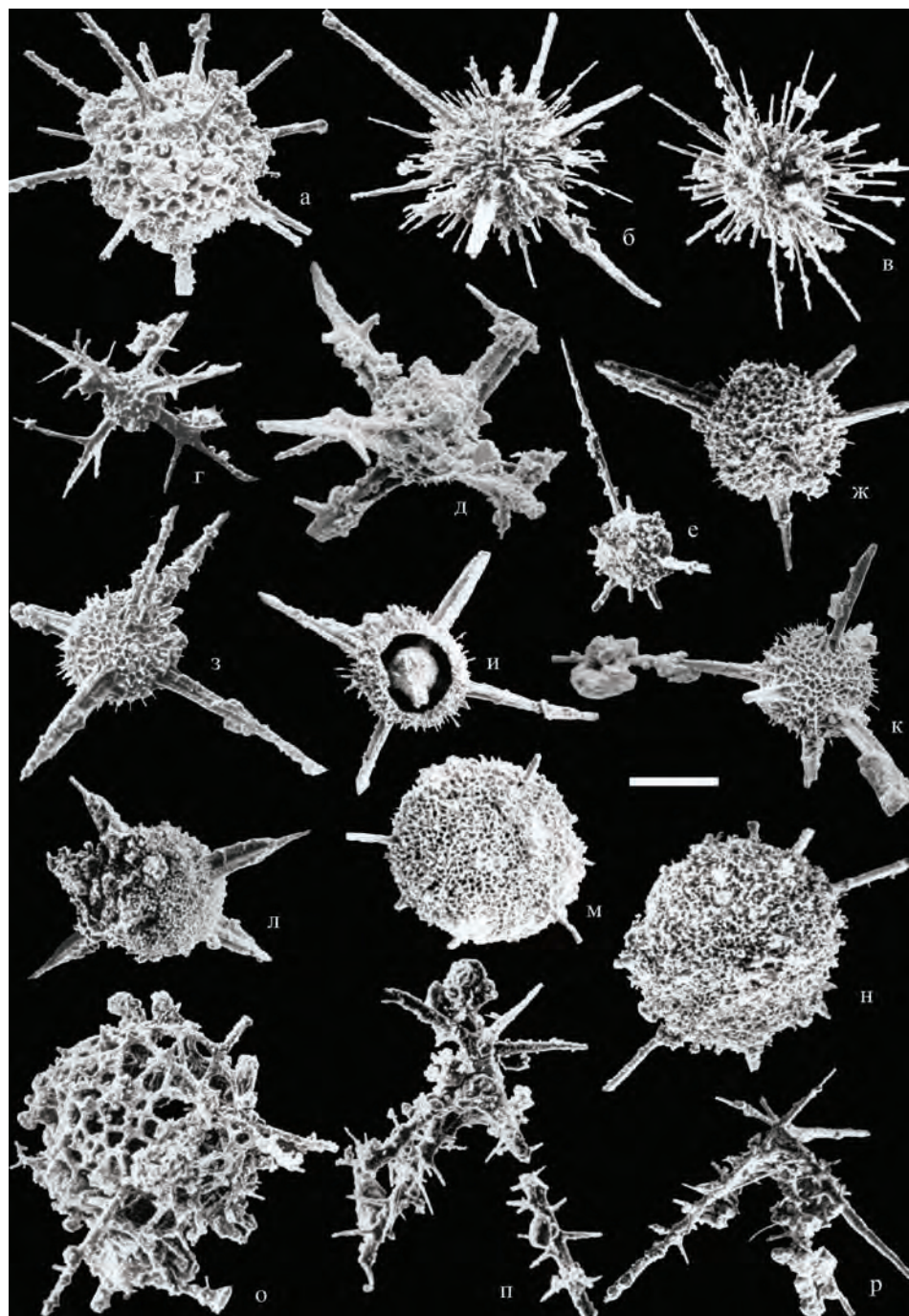


Рис. 13. Экозона *Spongentinella windjanensis* – *Bientactinosphaera nigra*
Средний девон, живетский ярус. Западная Австралия, бассейн Кэннинг,
формация Гого (фотографии радиолярий использованы из архива Б.Б. Назарова): →

териалам (11 образцов с массовыми скелетами), сохранившихся в архиве Б.Б. Назарова (Афанасьева, Амон, 2012, 2013).

Ревизионное исследование радиолярий живета (табл. 12; табл. 13) из куркудукской и шулдакской свит на р. Шулдак (Афанасьева, Амон, 2012, 2013) показало их отличие от живетского комплекса с *Spongentinella windjanensis* — *Bientactinosphaera nigra* Западной Австралии (Nazarov et al., 1982; Назаров, 1988) и от приведенного ранее Б.Б. Назаровым (1988) спичного состава эйфельско-живетского комплекса на р. Шулдак.

От своего временного аналога в бассейне Кэннинг Западной Австралии (15 видов из 12 родов) (рис. 13), комплекс радиолярий живета на р. Шулдак, Западные Мугоджары (табл. 12; табл. 13) отличается более низким таксономическим разнообразием (12 видов из семи родов) и доминированием (58.3% от общего числа особей) дисковидных и эллипсоидных морфотипов (текст-табл. 2), что указывает на нормально-морские, но относительно мелководные условия внутреннего шельфа.

Предположение о приуроченности дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиолярий к относительно мелководным отложениям внутреннего шельфа подтверждается батиметрической приуроченностью конодонтов, собранных из кремней шулдакской свиты. В комплексах конодонтов на первом месте количественно стоят представители рода *Belodella*, что, исходя из имеющихся в настоящее время данных по палеоэкологии конодонтов (Иванов, 1983), указывает на относительно мелководную обстановку осадконакопления.

В связи с вышесказанным М.С. Афанасьева и Э.О. Амон (Афанасьева, Амон, 2012, 2013) предложили сохранить название и интервал временного распространения экозоны *Spongentinella windjanensis* — *Bientactinosphaera nigra* за живетским комплексом радиолярий Западной Австралии (рис. 13) (Nazarov et al., 1982; Назаров, 1988), а радиолярии живета Западных Мугоджар рассматривать как характерный комплекс экозоны *Palaeoellipsoides planoconvexus* — *Palaeodiscaleksus shuldakensis* (текст-табл. 1; табл. 12; табл. 13).

→ а — *Astroentactinia biaciculata* Nazarov, 1975, экз. № GSWA F11699, штрих = 52 мкм; б, в — *Helioentactinia* cf. *polyacanthina* (Foreman, 1963): б — экз. № GSWA F11711, штрих = 115 мкм, в — экз. № GSWA F11712, штрих = 126 мкм; г, д — *Apophisisphaera hystriosa* (Aitchison, 1993): г — экз. № GSWA F11701, штрих = 115 мкм, д — экз. № GSWA F11702, штрих = 52 мкм; е — *Entactinia manalloeae* Foreman, 1963, экз. № GSWA F11703, штрих = 115 мкм; ж — *Radiobisphaera* cf. *assidera* (Nazarov, 1975), экз. № GSWA F11717, штрих = 115 мкм; з-к — *Bientactinosphaera* aff. *nigra* (Hinde, 1899): з — экз. № GSWA F11715, штрих = 126 мкм, и — экз. № GSWA F11716, штрих = 98 мкм, к — экз. № ГИН № 4354/23, штрих = 126 мкм; л — *Spongentinella spongites* (Foreman, 1963), экз. № GSWA F11700, штрих = 115 мкм; м, н — *Spongentinella windjanensis* Nazarov, 1982: м — экз. № GSWA F11696, штрих = 150 мкм, н — экз. № GSWA F11697, штрих = 126 мкм; о — *Polyentactinia circumretia* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. № GSWA F11720, штрих = 115 мкм; п, р — *Palaeoscenidium cladophorum* Deflandre, 1953: п — экз. № GSWA F11705, штрих = 52 мкм, р — экз. № GSWA F11704, штрих = 115 мкм.

В живетском веке среднего девона Северной Евразии известен 21 вид радиолярий (*текст-табл. 2*), из которых 10 коренных видов появились со средней скоростью видообразования — 2.0 вид/млн лет. При этом виды мигранты (53.4%) начинают доминировать над коренными таксонами.

В настоящее время в живетском веке северной Евразии установлены три экозоны радиолярий (*текст-табл. 1*).

Экозона *Palaeoellipsoides planoconvexus* — *Palaeodiscaleksus shuldakensis*

Живетский комплекс радиолярий установлен на р. Шулдак, Западные Мугджары (*текст-табл. 2; рис. 1, ж; рис. 6, XI*) (Афанасьева, Амон, 2012, 2013).

Комплекс представлен 15 видами из семи родов (*текст-табл. 2*). Среди радиолярий доминируют *Stauraxonaria* (60.0%), включающие шесть видов дисковидных морфотипов из родов *Palaeodiscaleksus* и *Primaritripus* (*табл. 13*) и три вида эллипсоидных радиолярий из рода *Palaeoellipsoides* (*табл. 12, фиг. 7–12*).

Сферические пористые *Sphaerellaria* (26.7%) объединяют четыре вида из трех родов (*табл. 12, фиг. 3–6*). Сферические губчатые *Spumellaria* представлены только двумя видами из рода *Spongentactinia* (16.7%) (*табл. 12, фиг. 1, 2*).

Живетская ассоциация радиолярий рассматривается в качестве характерного комплекса экозоны *Palaeoellipsoides planoconvexus* — *Palaeodiscaleksus shuldakensis*, отвечающей возрастному интервалу в объеме конодонтовых зон *hemiansatus* — *early falsiovalis* (*текст-табл. 1*).

Радиолярии живета Рудного Алтая

Живетская трансгрессия на территории Алтае-Саянской области (*рис. 10*) (Ёлкин и др., 2003) отразилась на таксономическом составе радиолярий. Здесь в Змеиногорской зоне (*рис. 1, о; рис. 14*) установлены две экозоны радиолярий, отличающиеся количественным и качественным составом радиолярий. Данные ассоциация радиолярий очень важны для понимания разницы между разновозрастными экозонами радиолярий, расположенных примерно в 70 км друг от друга.

Доминирование в палеобассейне рек Карболиха и Шипуниха грубых и массивных дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиолярий экозоны *Palaeodiscaleksus saturniformis* свидетельствует о сравнительно мелководных морских условиях осадконакопления внутреннего шельфа. И наоборот, отсутствие массивных дисковидных и эллипсоидных морфотипов и развитие изящных сферических радиолярий с длинными иглами экозоны *Astroentactinia stellata* — *Trilonche davidi* в палеобассейне р. Золотуха может свидетельствовать о более глубоководной обстановке палеоморя.

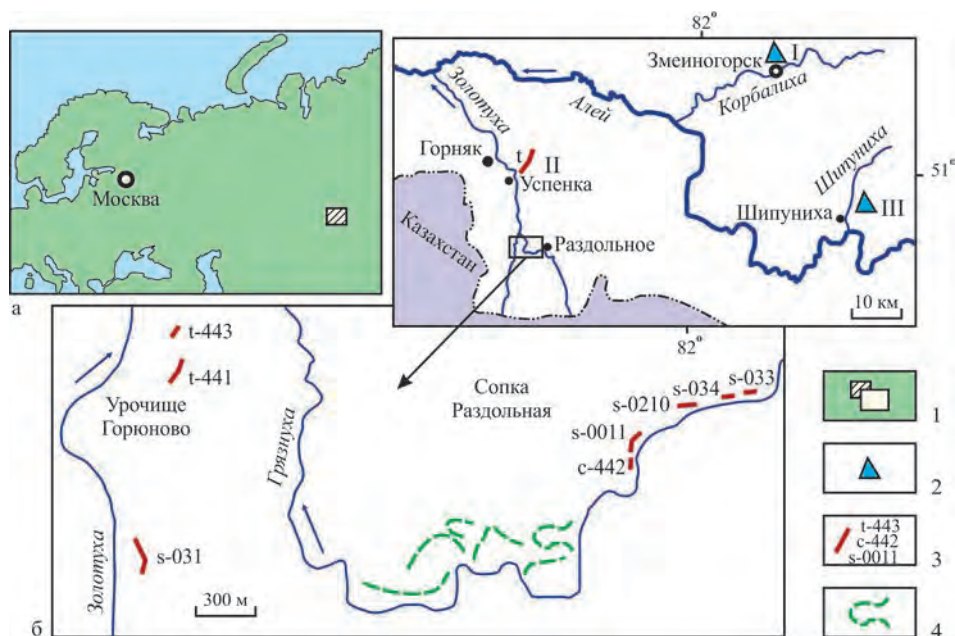


Рис. 14. Схема расположения разрезов среднего и верхнего девона Рудного Алтая:

а – расположение района исследований; б – Рудный Алтай.

Обозначения: 1 – район работ; 2 – пункты наблюдения: I – Корбалихинское месторождение (карьер), II – поселок Успенка, III – р. Шипуниха; 3 – канавы (t), расчистки (c), слои (s) и их номера; 4 – палеорифы

Экозона *Palaeodisculexus saturniformis*

Позднеживетские радиоларии Рудного Алтая обнаружены в отложениях стратотипа шипуновской свиты на р. Шипуниха и в первом парастратотипе разреза нижней подсвиты камёневской свиты в карьере Корбалихинского полиметаллического месторождения на р. Корбалиха (текст-табл. 2; рис. 14, I, II) (Афанасьева и др., 2009).

Комплексы радиоларий представлены многочисленными, но таксономически однообразными дисковидными морфотипами из класса *Stauraxonaria* (три вида из двух родов) (рис. 15, г–е): *Palaeodisculexus punctus*, *Palaeodisculexus saturniformis*, *Primaritripus patella*.

Анализ таксономического состава комплекса позволяет установить новую экозону *Palaeodisculexus saturniformis* (текст-табл. 1). Временное распространение экозоны ограничено объемом конодонтовых зон *disparilis* — *early falsiovalis* (текст-табл. 1).

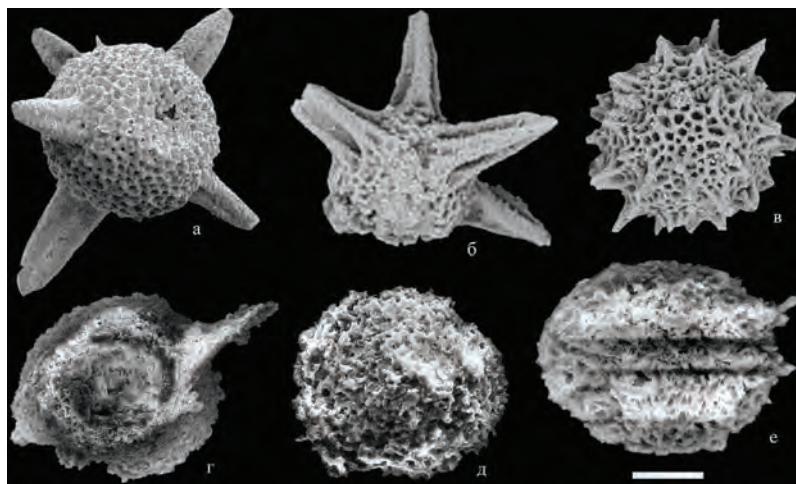


Рис. 15. Радиоларии среднего–позднего девона Рудного Алтая:

а – верхний девон, средний фран; б, в – средний – верхний девон, верхний живет – нижний фран; г–е – средний девон, верхний живет.

а, б – *Trilonche davidi* (Hinde, 1899), р. Грязнуха: а – слой s-033, экз. № 1099/22, штрих = 58 мкм (Obut, Shcherbanenko, 2008, fig. 4G), б – слой s-033, экз. № 1099/20, штрих = 45 мкм (Obut, Shcherbanenko, 2008, fig. 4E); в – *Astroentactinia stellata* Nazarov, 1975, р. Золотуха, слой s-031, экз. № 1099/10, штрих = 65 мкм (Obut, Shcherbanenko, 2008, fig. 4A); г – *Primaritripus patella* (Hinde, 1899), Корбалихинский карьер, обр. 97-45, экз. ПИН, № 253/50628, штрих = 91 мкм; д – *Palaeodiscalsus saturniformis* Afanasieva et Amon 2011, р. Шипуниха, обр. 97-59, экз. ПИН, № 5312/50712, штрих = 46 мкм; е – *Palaeodiscalsus punctus* (Hinde, 1899), р. Шипуниха, обр. 97-59, экз. ПИН, № 5312/50712, штрих = 64 мкм.

а–в – фотографии радиоларий используются с любезного разрешения О.Т. Обут и А.Т. Щербаненко.

Экозона *Astroentactinia stellata* — *Trilonche davidi*

Иной и более разнообразный позднеживетский комплекс радиоларии описали О.Т. Обут и Т.А. Щербаненко (Obut, Shcherbanenko, 2008) в разрезе правобережья р. Золотуха Рудного Алтая (рис. 14, b-031).

Радиоларии представлены семью видами из трех родов (текст-табл. 2). В комплексе доминируют представители сферических пористых Sphaerellaria — шесть видов из двух родов (85.7%) (рис. 15, б, в). Иглистые Aculearia представлены только видом *Palaeoscenidium cladophorum*.

Анализ таксономического состава комплекса позволяет установить новую экозону *Astroentactinia stellata* — *Trilonche davidi* (текст-табл. 1).

Обнаруженные вместе с радиолариями конодонты *Klapperina disparilis* (Ziegler et Klapper) и *Polygnathus ovatinodosus* Ziegler et Klapper указывают на самый верхний живетский — нижнефранский возраст экозоны *Astroentactinia*

stellata — *Trilonche davidi*, отвечающий конодонтовым зонам *disparilis* — *falsiovalis* (текст-табл. 1).

ПОЗДНИЙ ДЕВОН

Перерыв осадконакопления на рубеже среднего и позднего девона началась новая глобальная трансгрессия. В позднем девоне, особенно во франском веке, площади нормально-морского осадконакопления значительно расширились по сравнению с живетским временем.

Первая попытка дать зональную биостратиграфию по радиолариям была предпринята Б.К. Холдвортом и Д.Л. Джонсом в 1980 году для верхнего девона перми бассейна р. Юкон Восточной Аляски (Holdsworth, Jones, 1980a,b). На основании закономерностей эволюционного развития иглистых *Aculearia* в указанном возрастном интервале франские радиоларии были объединены ими в один зональный комплекс *Pre-Holoeciscus*, а фаменские отложения охарактеризованы тремя комплексами радиоларий: *Holoeciscus-1*, *Holoeciscus-2* и *Holoeciscus-3*.

Первая единая радиолариевая биостратиграфическая шкала палеозоя была разработана Б.Б. Назаровым (Назаров, 1981, 1988) и позднее дополнена совместными исследованиями Б.Б. Назарова и А.Р. Ормистона (Nazarov, Ormiston, 1985, 1993; Назаров, Ормистон, 1990) на основе детального анализа временного и пространственного распространения всех известных в то время представителей палеозойских радиоларий. Согласно биостратиграфической схеме Б.Б. Назарова и А.Р. Ормистона верхний девон охарактеризован тремя комплексами радиоларий: *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium* (фаменский ярус Припятского прогиба Белоруссии), *Polyentactinia circumretia* — *Bientactinosphaera egindyensis* (франский ярус) и *Spongentactinella windjanensis* — *Bientactinosphaera nigra* (живетский ярус Западной Австралии).

Анализ литературных и оригинальных данных по пространственно-временному распространению радиоларий Европы, Русской платформы, Большого Урала и Рудного Алтая (рис. 1) позволили внести дополнения в радиолариевую шкалу верхнего девона и установить 28 экзон радиоларий (текст-табл. 1).

ФРАНСКИЙ ВЕК

Франский век характеризуется наиболее широким в девоне распространением морских бассейнов почти на всех континентах (Johnson et al., 1985; Racki, 1997; Веймарн и др., 1998; Фокин, Никишин, 1999).

В течение раннего франа на большей части Русской платформы шло накопление преимущественно терригенных отложений в континентальных и прибрежно-континентальных условиях, сменившихся в конце раннего франа мелководно-морскими.

В начале среднего франа началась морская трансгрессия, которая распространялась со стороны обширного Уральского палеоокеана. Она постепенно захватывала все большую территорию, образуя окраинные, эпиконтинентальные моря, типа Тимано-Печорского палеоморя. В среднем фране морская трансгрессия трижды проникала на Русскую платформу, а в доманиковое время (конодонтовые зоны *transitans*, *punctata*, *early hassi*) морская трансгрессия достигла максимального значения и большая часть платформы была залита морем (Тихомиров, 1995; Alekseev et al., 1996; Yunusov et al., 1997; Фокин, Никишин, 1999).

В Тимано-Печорском и Волго-Уральском бассейнах формировались отложения так называемого «доманика». Отложения доманиковой свиты среднего франа представлены относительно глубоководными (100–400 м) депрессионными фациями, являются нефтематеринскими породами и служат индикаторами особых палеогеографических условий бассейна седиментации (Афанасьева, 1997, 2000; Афанасьева, Михайлова, 1998, 2001; Беляева и др., 1998; Меннер и др., 2001). Под термином «доманик» понимается толща переслаивания битуминозных кремнисто-карбонатных пород с прослоями горючих сланцев, отличающаяся специфическим комплексом органических остатков. Понятия «доманик» и «доманикит» обозначают не только отложения доманиковой свиты среднего франа, но и разновозрастные породы с содержанием C_{org} от 2.5 до 10–40% (Вассоевич, 1972).

В начале позднего франа после перерыва в осадконакоплении началось новое наступление моря с востока, а в конце позднефранского века отмечается значительное понижение уровня моря и практически полное осушение Русской платформы (Тихомиров, 1995; Alekseev et al., 1996; Фокин, Никишин, 1999).

Согласно палеогеографическим реконструкциям позднего девона Западной Сибири, Рудный Алтай занимал окраину Палео-Азиатского океана (рис. 10). Район исследования включает Змеиногорскую вулканическую зону, которая в позднем девоне соответствовала этапу формирования активной континентальной окраины (Ёлкин и др., 2003; Yolkin et al., 2005).

Признаки значительной регрессии среди шельфовых отложений на рубеже франа/фамена отмечаются практически по всему Земному шару: относительно глубоководные породы сменяются мелководными, появляются конгломераты и брекчии, часто встречаются гиатусы, т.е. разрывы между двумя близкими видами, выражающиеся в отсутствии переходных форм между ними. Они связываются обычно с понижением уровня мирового океана, пик которого приходился на середину конодонтовой зоны *triangularis* (Schindler, 1993; Racki, 1997, 1998; Веймарн и др., 1998).

Колебания уровня океана на границе франа и фамена были относительно высокими, но кратковременными: по разным оценкам, от 60–100 м до 170–200 м (Van Buchem et al., 1996; Racki, 1998; Беляева и др., 1998; Меннер и др., 2001). Причем нередко фиксируются два сопряженных цикла (паде-

ние-подъем), длившихся по 0.1–0.2 млн. лет и отстоящих друг от друга на 0.5 млн лет (Sandberg et al., 1992). Первое падение приурочено к концу франа (верхи конодонтовой зоны *linguiformis*), второе, наиболее сильное, к началу фамена (верхняя часть нижней подзоны зоны *triangularis*).

Во франском веке Северной Евразии в настоящее время известно 186 видов радиолярий (текст-табл. 3). Среди них установлено 86 видов мигрантов (46.2%) и 100 коренных видов (53.8%). Франский век отличается очень высокой средней скоростью видообразования 14.3 вид/ млн лет.

Среди радиолярий Северной Евразии во франском веке в настоящее время установлено 14 экозон радиолярий (текст-табл. 1), которые имеют разный объем и длительность существования.

РАННИЙ ФРАН

Радиолярии раннего франа впервые были установлены (Афанасьева, 2000) в отложениях севера и юга Тимано-Печорского бассейна (рис. 1, и; рис. 16, I, II) и в настоящей работе относятся к двум экозонам *Astroentactinia biaciculata* и *Palaeodiscaleksus punctus* (текст-табл. 1).

Данные ассоциации радиолярий являются ярким примером разницы между одновозрастными экозонами радиолярий, расположенных примерно в 500 км друг от друга.

Доминирование на севере Тимано-Печорского бассейна грубых и массивных дисковидных морфотипов радиолярий экозоны *Palaeodiscaleksus punctus* свидетельствует о не очень благоприятных для радиолярий мелководных обстановках внутреннего шельфа. И наоборот, отсутствие массивных дисковидных морфотипов и развитие изящных сферических радиолярий с длинными иглами экозоны *Astroentactinia biaciculata* на юге Тимано-Печорского бассейна может свидетельствовать о более глубоководной обстановке в условиях наступающего палеоморя.

Экозона *Astroentactinia biaciculata*

На юге Тимано-Печорского бассейна в отложениях средней и верхней подсвит устьярегской свиты на р. Чуть (рис. 16, I) установлен разнообразный, но малочисленный раннефранский комплекс радиолярий.

Радиолярии представлены девятью видами из шести родов (текст-табл. 3). Среди радиолярий доминируют сферические пористые *Sphaerellaria* (табл. 14, фиг. 1–4, 6–8), объединяющие семь видов из четырех родов (77.8%). Сферические губчатые *Spumellaria* и иглистые *Aculearia* объединяют только по одному виду (табл. 14, фиг. 5, 9).

Комплекс радиолярий позволил установить новую экозону *Astroentactinia biaciculata*, соответствующую аммоноидным зонам *Komioceras schtuckenbergi*,

Таблица 3. Радиолярии франского яруса верхнего девона

Система		ДЕВОНСКАЯ															
Отдел		Верхний															
Ярус		Франский															
Подъярус		Нижний				Средний					Верхний						
Экозоны радиолярий		<i>Palaeodisculex punctus</i>	<i>Astroentactinia biaciculata</i>	<i>Palaeoellipsoides convexocylindratus</i>	<i>Primuritripus chuvashovi</i>	<i>Trilonche hindea</i>	<i>Astroentactinia tikhonirovi</i> – <i>Nazarovites mikhailovae</i>	<i>Radiobisphaera domanicensis</i> – <i>Radiobisphaera menneri</i>	<i>Rdm-1</i>	<i>Rdm-2</i>	<i>Rdm-3</i>	<i>Polyentactinia circumrelia</i> – <i>Bientactinosphaera egindensis</i>	<i>Radiobisphaera rozanovi</i> – <i>Primuritripus patella</i>	<i>Cancellentactinia acifera</i>	<i>Bientactinosphaera pitmani</i> – <i>Archocyrtium riedeli</i>	<i>Bientactinosphaera pitmani</i> – <i>Russirad kazimovae</i>	<i>Bientactinosphaera echinata</i> – <i>Astroentactinia paronae</i>
		1	2	3	4	5	6	7	8			9	10	11	12	13	14
Радиолярии	Регион																
<i>Primuritripus patella</i> (Hinde, 1899)																	
<i>Palaeodisculex punctus</i> (Hinde, 1899)																	
<i>Ceratoikiscum spinosiarcuratum</i> Foreman, 1963																	
<i>Entactinia bogdanovi</i> Afanasieva, 2000																	
<i>Entactinia patorovaria</i> Afanasieva, 2000																	
<i>Meschedea crassicortex</i> Won, 1997																	
<i>Moskovistella deorsiacus</i> (Nazarov et Ormiston, 1993)																	
<i>Borisella maksimovae</i> Afanasieva, 2000																	
<i>Borisella bykovaе</i> Afanasieva, 2000																	
<i>Astroentactinia paronae</i> (Hinde, 1899)																	
<i>Astroentactinia biaciculata</i> Nazarov, 1975																	
<i>Entactinia horrida</i> (Furutani, 1983)																	
<i>Entactinia isensis</i> (Kurihara et Sashida, 2000)																	
<i>Entactinia rostriformis</i> Afanasieva et Amon, 2008																	
<i>Hozmodia ozawai</i> Sagiyama, 1992																	
<i>Palaeodisculex shuldakensis</i> Afanasieva et Amon, 2012																	
<i>Palaeoellipsoides convexocylindratus</i> Afanasieva et Amon, 2012																	
<i>Pseudospongoprimum sagittatum</i> Wakamatsu, Sugiyama et Furutani, 1990																	
<i>Radiobisphaera echinata</i> (Hinde, 1899)																	
<i>Palaeodisculex cribrarius</i> (Hinde, 1899)																	
<i>Primuritripus buribayensis</i> Afanasieva et Amon, 2008																	
<i>Primuritripus chuvashovi</i> Afanasieva et Amon, 2008																	
<i>Primuritripus kariukmasensis</i> Afanasieva et Amon, 2009																	

Таблица 3. (Продолжение)

Ярус		Франский													
Подъярус	Регион	Нижний		Средний						Верхний					
Радиоларии	Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Trochodiscus planatus</i> Hinde, 1899															
<i>Bientactinosphaera maslakovae</i> Afanasieva, 2000															
<i>Entactinia crustescens</i> Foreman, 1963															
<i>Bientactinosphaera aitpaiensis</i> (Nazarov, 1973)															
<i>Radiobisphaera domanicensis</i> (Bykova, 1955)															
<i>Spongentactinia diplostraca</i> (Foreman, 1963)															
<i>Bientactinosphaera vetusta</i> (Hinde, 1899)															
<i>Radiobisphaera rozanovi</i> Afanasieva et Amon, 2009															
<i>Spongentactinia fungosa</i> Nazarov, 1975															
<i>Palaeodiscalsus tumefactus</i> Afanasieva et Amon, 2008															
<i>Bientactinosphaera variacanthina</i> (Foreman, 1963)															
<i>Bientactinosphaera egindyensis</i> (Nazarov, 1975)															
<i>Astroentactinia crassata</i> Nazarov, 1975															
<i>Bientactinosphaera echinata</i> (Hinde, 1899)															
<i>Astroentactinia tenuis</i> (Furutani, 1990)															
<i>Palacantholithus stellatus</i> Defletre, 1973															
<i>Bientactinosphaera pittmani</i> (Hinde, 1899)															
<i>Trilonche davidi</i> (Hinde, 1899)															
<i>Trilonche hindea</i> (Hinde, 1899)															
<i>Trilonche minax</i> (Hinde, 1899)															
<i>Palaeoscenidium cladophorum</i> Deflandre, 1953															
<i>Astroentactinia stellata</i> Nazarov, 1975															
<i>Ceratoikiscum</i> sp.															
<i>Entactinia</i> sp. A															
<i>Haplentactinia labyrinthica</i> (Aitchison, 1993)															
<i>Astroentactinia tikhomirovi</i> Afanasieva, 2000															
<i>Bientactinosphaera hystricosa</i> (Foreman, 1963)															
<i>Haplentactinia barskovi</i> Afanasieva, 2000															
<i>Nazarovites mikhailovae</i> Afanasieva, 2000															
<i>Palaeoscenidium robustum</i> Aitchison, 1993															
<i>Ceratoikiscum planistellare</i> Foreman, 1963															
<i>Bientactinosphaera pinica</i> Afanasieva, 2000															

Таблица 3. (Продолжение)

Ярус		Франский													
Подъярус	Регион	Нижний		Средний								Верхний			
Радиолярии	Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Radiobisphaera assidera</i> (Nazarov, 1975)															
<i>Moskovistella allbororum</i> Afanasieva, 2000															
<i>Ceratoikiscum spinosum</i> Cheng, 1986															
<i>Palaeoscenidium delicatum</i> Aitchison, 1993															
<i>Palaeoscenidium tabernaculum</i> Aitchison, 1993															
<i>Spongactinella veles</i> (Foreman, 1963)															
<i>Ceratoikiscum ukhtensis</i> Afanasieva, 2000															
<i>Moskovistella victoralis</i> Afanasieva, 2000															
<i>Moskovistella mira</i> Afanasieva, 2000															
<i>Entactinia bifida</i> Afanasieva, 2000															
<i>Ceratoikiscum simplum</i> Cheng, 1986															
<i>Spongactinella corynacantha</i> Nazarov et Ormiston, 1983															
<i>Spongactinella windjanensis</i> Nazarov, 1982															
<i>Ceratoikiscum incomptum</i> Nazarov, 1975															
<i>Entactinia herculea</i> Foreman, 1963															
<i>Bientactinosphaera obtusa</i> (Hinde, 1899)															
<i>Gedania</i> (?) sp.															
<i>Palacantholithus nana</i> (Bykova, 1955)															
<i>Palacantholithus ex gr. simplex</i> (Hinde, 1899)															
<i>Staurodruppa nucula</i> Hinde, 1899															
<i>Palaeothalmus quadriramosus</i> (Foreman, 1963)															
<i>Bientactinosphaera grandis</i> (Nazarov, 1975)															
<i>Radiobisphaera menneri</i> Afanasieva, 2000															
<i>Borisella mediforma</i> (Won, 1997)															
<i>Helioentactinia gudymovae</i> Afanasieva, 2000															
<i>Magnetactinia fragilis</i> Won, 1997															
<i>Bientactinosphaera australis</i> (Aitchison, 1993)															
<i>Ceratoikiscum goodbodyi</i> Cheng, 1986															
<i>Ceratoikiscum robustum</i> Aitchison, 1993															
<i>Ceratoikiscum vimenum</i> Nazarov et Ormiston, 1983															
<i>Haplentactinia alekseevi</i> Afanasieva, 2000															
<i>Haplentactinia bornazi</i> Afanasieva, 2000															

Таблица 3. (Продолжение)

Ярус		Франский													
Подъярус	Регион	Нижний			Средний							Верхний			
Радиоларии	Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Moskovistella rozanovi</i> Afanasieva, 2000															
<i>Nazarovites aprelevkensis</i> Afanasieva, 2000															
<i>Ornatoentactinia agarkovi</i> Afanasieva, 2000															
<i>Ornatoentactinia solita</i> Afanasieva, 2000															
<i>Ornatoentactinia spartacti</i> Afanasieva, 2000															
<i>Ornatoentactinia spinisica</i> Afanasieva, 2000															
<i>Palacantholithus curvativus</i> Afanasieva, 2000															
<i>Palaeoscenidium scaurum</i> Afanasieva, 2000															
<i>Retisphaera exquisita</i> (Aitchison, 1993)															
<i>Somphoentactinia gavrilovi</i> Afanasieva, 2000															
<i>Tetragregnon quadrispinosa</i> (Foreman, 1963)															
<i>Bientactinosphaera morozovi</i> Afanasieva, 2000															
<i>Ceratoikiscum stellatum</i> Aitchison, 1993															
<i>Circulaforma delicata</i> Cheng, 1986															
<i>Astroentactinia tantilla</i> Nazarov, 1975															
<i>Bientactinosphaera conglobata</i> (Nazarov, 1975)															
<i>Polyentactinia kossistekensis</i> Nazarov, 1975															
<i>Astroentactinia vishnevskayae</i> Afanasieva, 2000															
<i>Ceratoikiscum avimexpectans</i> Deflandre, 1953															
<i>Ceratoikiscum delicatum</i> Cheng, 1986															
<i>Nazarovites bioculus</i> Afanasieva, 2000															
<i>Nazarovites pinnula</i> Afanasieva, 2000															
<i>Palaeoscenidium phalangium</i> Aitchison, 1993															
<i>Moskovistella khaini</i> Afanasieva, 2000															
<i>Russirad kazintsovae</i> Afanasieva, 2000															
<i>Entactinia parva</i> Won, 1983															
<i>Ornatoentactinia belfaeorum</i> Afanasieva, 2000															
<i>Polyentactinia zhamoidai</i> Afanasieva, 2000															
<i>Spongentactinella olafi</i> Afanasieva, 2000															
<i>Moskovistella sincera</i> Afanasieva, 2000															

Таблица 3. (Продолжение)

Ярус		Франский													
Подъярус	Регион	Нижний		Средний							Верхний				
Радиолярии	Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Bientactinosphaera symphyopora</i> (Foreman, 1963)															
<i>Moskovistella octoradiata</i> Afanasieva, 2000															
<i>Retientactinosphaera clavata</i> Afanasieva, 2011															
<i>Apophysisphaera profundisulcus</i> (Aitchison, 1993)															
<i>Astroentactinia rusaevi</i> Afanasieva, 2000															
<i>Bientactinosphaera cancellicula</i> (Foreman, 1963)															
<i>Bientactinosphaera miletenkoi</i> Afanasieva, 2000															
<i>Borisella invisitata</i> Afanasieva, 2000															
<i>Borisella mariae</i> Afanasieva, 2000															
<i>Borisella pantosompha</i> (Foreman, 1963)															
<i>Borisella primitiva</i> Afanasieva, 2000															
<i>Cancellospaera varia</i> (Won, 1997)															
<i>Ceratoikiscum araneosum</i> Afanasieva, 2000															
<i>Entactinia micula</i> Foreman, 1963															
<i>Entactinia paula</i> Foreman, 1963															
<i>Haplentactinia aperticuva</i> (Aitchison, 1993)															
<i>Haplentactinia kuzminae</i> Afanasieva et Amon, 2011															
<i>Helioentactinia aster</i> Aitchison, 1993															
<i>Helioentactinia perjucunda</i> Nazarov et Ormiston, 1983															
<i>Helioentactinia polyacanthina</i> (Foreman, 1963)															
<i>Moskovistella baccata</i> Afanasieva, 2000															
<i>Moskovistella lucet</i> Afanasieva, 2000															
<i>Moskovistella viatoria</i> Afanasieva, 2000															
<i>Munzuwonella impedita</i> (Won, 1997)															
<i>Ornatoentactinia kleitsovae</i> Afanasieva, 2000															
<i>Palaeothalomus timokhini</i> Afanasieva, 2000															
<i>Palhindeolithus ambiguus</i> Deflandre, 1973															
<i>Palhindeolithus</i> cf. <i>pulcher</i> Deflandre, 1973															
<i>Polyentactinia craticulata</i> Foreman, 1963															
<i>Polyentactinia polygonia</i> Foreman, 1963															
<i>Retentactinia kelleri</i> Afanasieva, 2000															

Таблица 3. (Продолжение)

Ярус		Франский													
Подъярус	Регион	Нижний		Средний						Верхний					
Радиоларии	Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Bientactinosphaera inusitata</i> (Foreman, 1963)															
<i>Bissylentactinia rudicula</i> Nazarov, 1975															
<i>Palaeothalomus arrhinia</i> (Foreman, 1963)															
<i>Polyentactinia propinqua</i> Nazarov, 1975															
<i>Retentactinia longa</i> Won, 1997															
<i>Haplentactinia rhinophysa</i> Foreman, 1963															
<i>Polyentactinia circumretia</i> Nazarov et Ormiston, 1993															
<i>Ceratoikiscus bujugum</i> Foreman, 1963															
<i>Polyentactinia rudihispida</i> Nazarov et Ormiston, 1993															
<i>Entactinia additiva</i> Foreman, 1963															
<i>Entactinia diversita</i> Nazarov, 1973															
<i>Bientactinosphaera guangxiensis</i> (Li et Wang, 1991)															
<i>Helioentactinia stellaepolus</i> Aitchison, 1993															
<i>Astroentactinia paucilla</i> Nazarov, 1975															
<i>Bissylentactinia penita</i> Nazarov, 1975															
<i>Ceratoikiscus echinocostatum</i> Nazarov, 1975															
<i>Ceratoikiscus orbistellerae</i> Nazarov, 1975															
<i>Ceratoikiscus perittacanthinum</i> Foreman, 1963															
<i>Ceratoikiscus rectum</i> Nazarov, 1975															
<i>Entactinia consociata</i> Nazarov, 1975															
<i>Entactinia dimidata</i> Nazarov, 1975															
<i>Entactinia dissora</i> Nazarov, 1975															
<i>Entactinia faveolata</i> Nazarov, 1975															
<i>Entactinia prodigialis</i> Nazarov, 1975															
<i>Entactinia quantilla</i> Foreman, 1963															
<i>Entactinia tenuiacerosa</i> Nazarov, 1975															
<i>Entactinosphaera riedeli</i> Foreman, 1963															
<i>Haplentactinia inaudita</i> Nazarov, 1984															
<i>Helioentactinia circumtexta</i> Nazarov, 1975															
<i>Helioentactinia secutrix</i> Nazarov, 1975															
<i>Spongactinia indisserta</i> Nazarov, 1975															
<i>Tetrentactinia gracilispinos</i> Foreman, 1963															

Таблица 3. (Окончание)

Ярус		Франский													
Подъярус	Регион	Нижний		Средний								Верхний			
Радиолярии	Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Tetrentactinia incondita</i> Nazarov, 1973															
<i>Tetrentactinia somphozona</i> Foreman, 1963															
<i>Cancellientactinia acifera</i> Obut et Shcherbanenko, 2008															
<i>Ceratoikiscum labyrinthum</i> Cheng, 1986															
<i>Ceratoikiscum mirum</i> Cheng, 1986															
<i>Circulaforma robusta</i> Cheng, 1986															
<i>Palaethalomus</i> sp.															
<i>Stigmatosphaerostylus</i> sp. A															
<i>Trilonche tanheensis</i> Luo, Aitchison et Wang, 2002															
<i>Adamasirad</i> cf. <i>cathedrarius</i> (Afanasyeva, 2000)															
<i>Archocyrtium</i> cf. <i>riedeli</i> Deflandre, 1960															
<i>Entactinia</i> cf. <i>bella</i> Afanasyeva et Amon, 2011															
<i>Spongentactinella</i> sp. D															
<i>Trilonche nigra</i> Hinde, 1899															

Обозначения: (1, 5, 9) Россия, Тимано-Печорский бассейн (Афанасьева, 1997, 2000): (1) р. Чуть и скв. Западно-Виссертынская-1 (инт. 3601–3616 м), (5, 9) Ухтинский р-н; (2) Южный Урал, гора Аргаган (Афанасьева, Амон, 2008, 2009а); (3, 7) Россия, Рудный Алтай (Obut, Shcherbanenko, 2008; Афанасьева и др., 2009); (4) Россия, Южный Урал и Волго-Уральский бассейн (Быкова, 1955; Afanasyeva, Amon, 2011); (6) Казахстан, Западные Мугоджары, р. Айттайка (Назаров, 1975); (8) Средний Урал, восточный склон, р. Реж (Afanasyeva, Amon, 2011); (10) Польша, Свентокшиские горы (Vishnevskaya et al., 2002; Афанасьева, Вишневская, 2020).

Timanites keyselingi, *Hoeninghausia nalikini* и отвечающую конодонтовым зонам *late falsilovalis* — *transitans* (текст-табл. 1).

Экозона *Palaeodiscaleksus punctus*

Радиолярии раннего франа на севере Тимано-Печорского бассейна установлены в разрезе скв. Западно-Виссертынская-1 (рис. 16, II).

Отличительной особенностью комплекса является появление в отложениях внутреннего шельфа очень многочисленных, но однообразных дисковидных *Stauraxonaria* (текст-табл. 3): *Palaeodiscaleksus punctus* и *Palaeotripus patella* (табл. 14, фиг. 10–12).

Анализ особенностей комплекса радиолярий позволяет установить новую экозону *Palaeodiscaleksus punctus*, которая соответствует конодонтовым зонам *late falsilovalis* — *transitans* (текст-табл. 1).

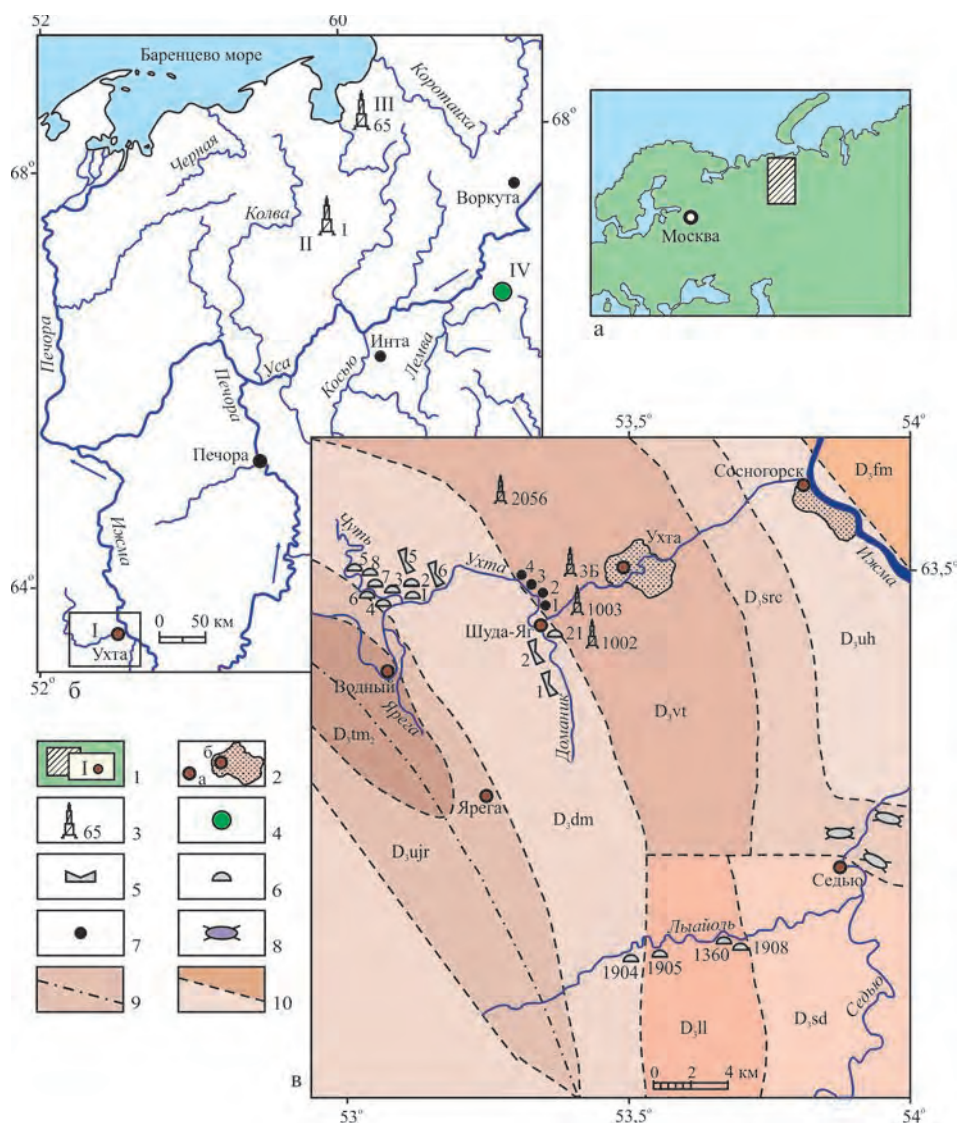


Рис. 16. Местонахождения радиоларий позднего девона в Тимано-Печорском бассейне и на Полярном Урале:

а – расположение района исследований; б – Тимано-Печорский бассейн: I – Ухтинский район, II – скв. Западно-Виссертынская-1, III – скв. Западно-Леккеягинская-65, IV – Полярный Урал, р. Пальник-Ю; в – Ухтинский район Тимано-Печорского бассейна.

Обозначения: 1 – район работ; 2 – поселки (а) и города (б); 3 – скважины и их номера: Западно-Виссертынская-1, Западно-Леккеягинская-65, Ухтинская-3Б, Шуда-Яг-1002, Шуда-Яг-1003, Вавовская-2056; 4 – обнажения; 5 – карьеры; 6 – разрезы; 7 – точки; 8 – палеорифы; 9 – ось ухтинской антиклинали; 10 – геологические границы свит и подсвит: нижнефранкий подъярус: верхнетиманская подсвита (D_3tm_1), устьерегская свита (D_3ujr); среднефранкий подъярус, доманиковая свита (D_3dm); верхнефранкий подъярус: ветласьянская свита (D_3vt), сирачойская свита (D_3src), ухтинская свита (D_3uh), лыайольская свита (D_3ll), седьюская свита (D_3sd); фаменский ярус (D_3fm).

РАННИЙ — СРЕДНИЙ ФРАН ЮЖНОГО УРАЛА И ЗАПАДНЫХ МУГОДЖАР

Радиолярии раннего-среднего франа Западных Мугоджарах (рис. 6, XI) и среднего франа Южного Урала (рис. 6, VII) очень похожи и представлены 32 видами из 12 родов, из которых 10 видов являются общими (текст-табл. 3).

Однако биоразнообразие на р. Шулдак (29 видов) в два раза превышает биоразнообразие на горе Аргаган (14 видов). При этом содержание общих видов на г. Аргаган достигает 71.4%, а на р. Шулдак составляет только 34.5%.

Кроме того, в комплексах радиолярий Южного Урала и Западных Мугоджар преобладают грубые и массивные дисковидные и эллипсоидные морфотипы. Увеличение на протяжении раннего-среднего франа доминирования этих морфотипов радиолярий от 37.9% на р. Шулдак до 57.1% на горе Аргаган указывает на трансгрессию моря на Южном Урале и углубление палеобассейна Западных Мугоджар.

Экозона *Palaeoellipsoides convexocylindratus*

Ассоциация радиолярий из миляшинской свиты нижнего-среднего франа была установлена в бассейне р. Шулдак Западных Мугоджар (рис. 1, ж; рис. 6, XI) (Афанасьева, Амон, 2013). Мильяшинская свита имеет объем в интервале верхов живета — нижнего франа — середины среднего франа и отвечает конодонтовой зоне *asymmetricus* (\approx *falsiovalis* — *early hassi*) (Иванов, 1983; Иванов и др., 1984).

Радиолярии представлены 29 видами из 11 родов, из которых 37.9% таксонов принадлежат дисковидным и эллипсоидным морфотипам (11 видов из пяти родов) (текст-табл. 3) (Афанасьева, Амон, 2013).

Сферические пористые *Sphaerellaria* (табл. 15; табл. 16, фиг. 1–4) объединяют 15 видов из четырех родов (51.7%).

Сферические губчатые *Spumellaria* включают только два вида из одного рода (табл. 16, фиг. 5–7). Радиолярии с пилломом из отряда *Pylomariata* представлены одним видом *Hozmodia ozawai* (табл. 16, фиг. 10).

Дисковидные радиолярии охарактеризованы девятью видами из трех родов (табл. 17). Эллипсоидные морфотипы класса *Stauraxonaria* представлены только двумя видами из двух родов: *Palaeoellipsoides convexocylindratus* и *Pseudospongoprimum sagittatum* (табл. 16, фиг. 8, 9).

Ревизионные исследования радиолярий раннего и среднего франа в бассейне р. Шулдак Западных Мугоджар (рис. 6, XI) позволяют установить новую экзону *Palaeoellipsoides convexocylindratus*, отвечающую по стратиграфической позиции нижнему-среднему франу в объеме конодонтовых зон *late falsiovalis* — *early hassi* (текст-табл. 1).

Экозона *Primaritripus chuvashovi*

На южном склоне горы Аргаган на Южном Урале в Башкирии (район д. Султантемирово к югу от города Баймак) установлено местонахождение радиолярий среднего франа (рис. 1, к; рис. 6, VII) (Афанасьева, Амон, 2009а). Среднефранский возраст вмещающих отложений выявлен по присутствию отпечатков конодонтов *Palmatolepis punctata* (Hinde) (Маслов, Артюшкова, 2002).

Комплекс радиолярий объединяет 14 видов из семи родов (текст-табл. 2). Среди радиолярий доминируют *Stauraxonaria* (57.1%), включающие восемь видов из трех родов дисковидных морфотипов (табл. 18, фиг. 7–19), и сферические пористые *Sphaerellaria* (35.7%), объединяющие 5 видов из трех родов (табл. 18, фиг. 1–5). Губчатые или решетчатые представители класса *Spumellaria* отсутствуют. Иглистые радиолярии класса *Aculearia* представлены одним видом *Palacantholithus stellatus* (табл. 18, фиг. 6).

Особенности таксономического состава комплекса радиолярий позволяют рассматривать его в качестве экозоны *Primaritripus chuvashovi*, отвечающей по стратиграфической позиции конодонтовой зоне *punctata* (текст-табл. 1) (Маслов, Артюшкова, 2002; Афанасьева, Амон, 2009а).

СРЕДНИЙ ФРАН

В начале среднего франа началась морская трансгрессия, которая распространялась со стороны обширного Уральского палеоокеана. Она постепенно захватывала все большую территорию, образуя окраинные, эпиконтинентальные моря, типа рассматриваемого Тимано-Печорского палеоморя. В среднем фране морская трансгрессия трижды проникала на Русскую платформу, а в доманиковое время морская трансгрессия достигла максимального значения и большая часть платформы была залита морем. В Тимано-Печорском и Волго-Уральском бассейнах формировались отложения так называемых доманиковых фаций — обогащенные органическим веществом темные микрозернистые известняки, мергели, аргиллиты, кремни и кремнеизвестняки (Тихомиров, 1995; Фокин, Никишин, 1999).

Радиолярии доманикового бассейна Русской платформы

Доманик привлекал и продолжает привлекать к себе внимание геологов и палеонтологов. Еще в конце XVII века ухтинские нефти и доманиковые горючие сланцы были хорошо известны Петру Великому, а в 1697 г. по его указанию пробы ухтинской нефти и образцы доманиковых пород были от-

правлены для исследования в Голландию. К этому же времени относится и первое упоминание о доманике в литературе сотрудником голландского посольства в России Н. Витсенем (Witsen, 1692). Он отмечал в 1692 году, что на р. Ухте на расстоянии 1.5 мили от волока из воды выделяется нефть и здесь же находится «доманик», который горит наподобие свечи. В 1745 году Ф. Прядунов начал добычу нефти на р. Ухте и построил первый в мире небольшой нефтеперегонный завод. В 1855 г. здесь была пробурена первая скважина глубиной 50 м, в то время считавшаяся глубокой (Фишман, 1991; Кузнецов, 1995).

Доманиковые отложения среднего франа широкой полосой прослеживаются вдоль восточной окраины Русской платформы.

Отличительными признаками доманиковых отложений среднего франа являются: (1) высокое содержание органического вещества: $C_{\text{орг}}$ от 2.5 до 10–40%; (2) характерные литологические фации (силициты, кремнеизвестняки, известняки, глинисто-кремнисто-карбонатные аргиллиты), отличающиеся строгой цикличностью осадконакопления; (3) повышенное значение общей кремнистости пород; (4) относительно глубоководных (100–400 м) условия осадконакопления; (5) специфические комплексы планктонных организмов; (6) отсутствие нормально-морского бентоса (Вассоевич, 1972; Афанасьева, 1997, 2000; Афанасьева, Михайлова, 1998, 2001; Беляева и др., 1998; Меннер и др., 2001).

С конца XIX в. основное внимание уделялось общегеологическим аспектам изучения отложений доманика, связанных с поисками нефти. Однако определенный интерес в исследовании проблем доманика представляет детальное изучение радиолярий, буквально «законсервированных» в карбонатных конкрециях среди кремнистых разностей пород (Афанасьева, 1997, 2000; Афанасьева, Михайлова, 2001).

Первые радиолярии среднего франа в шлифах были описаны Е.В. Быковой (1955) из кремнисто-карбонатных пород доманиковой свиты Южного Урала и Волго-Уральского бассейна (рис. 1, з, к; рис. 18).

Первое упоминание об обильном присутствии радиолярий в стратотипе доманиковой свиты по р. Доманик Ухтинского района Тимано-Печорского бассейна (рис. 1, и; рис. 16, в) было сделано Т.И. Кушнareвой в 1959 году. Первое изображение доманиковых радиолярий в шлифах известняков (без определения и описания) в стратотипе доманиковой свиты по р. Доманик приводится С.В. Максимовой (1970), а предварительное определение некоторых из этих радиолярий (без описания) было осуществлено Б.Б. Назаровым (1975, 1988). Судя по фотографиям шлифов (рис. 17), радиолярии относятся к среднефранской, доманиковой экозоне *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis* (Афанасьева, 1997, 2000).

Наиболее богатые комплексы среднефранских радиолярий были изучены М.С. Афанасьевой (Афанасьева, 1997, 2000; Афанасьева, Михайлова, 2001) из отложений доманиковой свиты юга Тимано-Печорского бассейна.

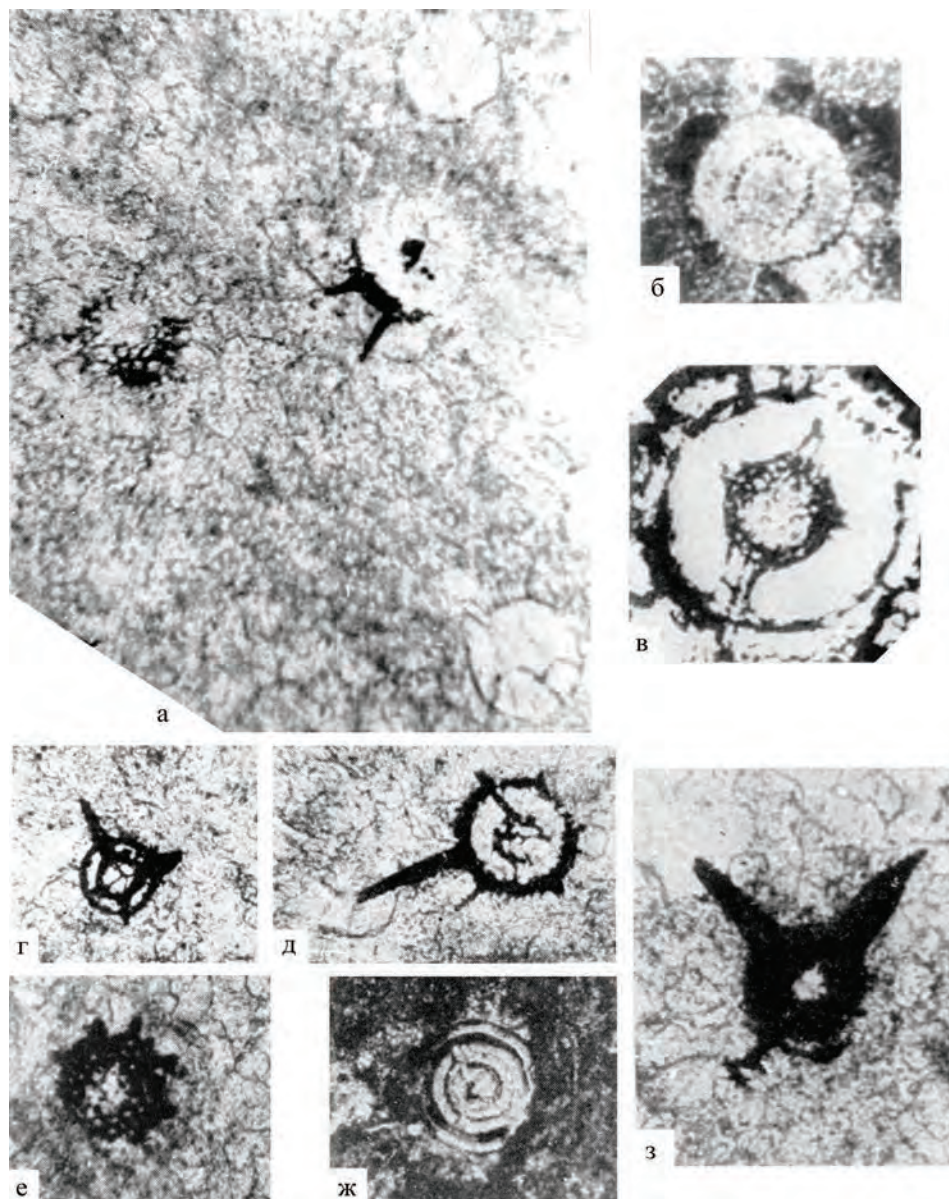


Рис. 17. Первые радиоларии доманиковой свиты среднего франа Тимано-Печорского бассейна:

а–з – фотографии шлифов с радиолариями по данным С.В. Максимовой, 1970 (табл. 5), x160, Ухтинский р-н Тимано-Печорского бассейна, определения Б.Б. Назарова (1975) и М.С. Афанасьевой (2000): а – *Astroentactinia* cf. *crassata* Nazarov, 1975, *A.* cf. *biaciculata* Nazarov, 1975, *Bientactinosphaera* spp.; б – *Helioentactinia* cf. *polyacanthina* (Foreman, 1963); в, г – *Bientactinosphaera* cf. *grandis* (Nazarov, 1975); д – *Radiobisphaera* cf. *domanicensis* (Bykova, 1955); е – *Astroentactinia* cf. *biaciculata* Nazarov, 1975; ж – *Bientactinosphaera* spp.; з – *Entactinia* cf. *patorovariva* Afanasieva, 2000.

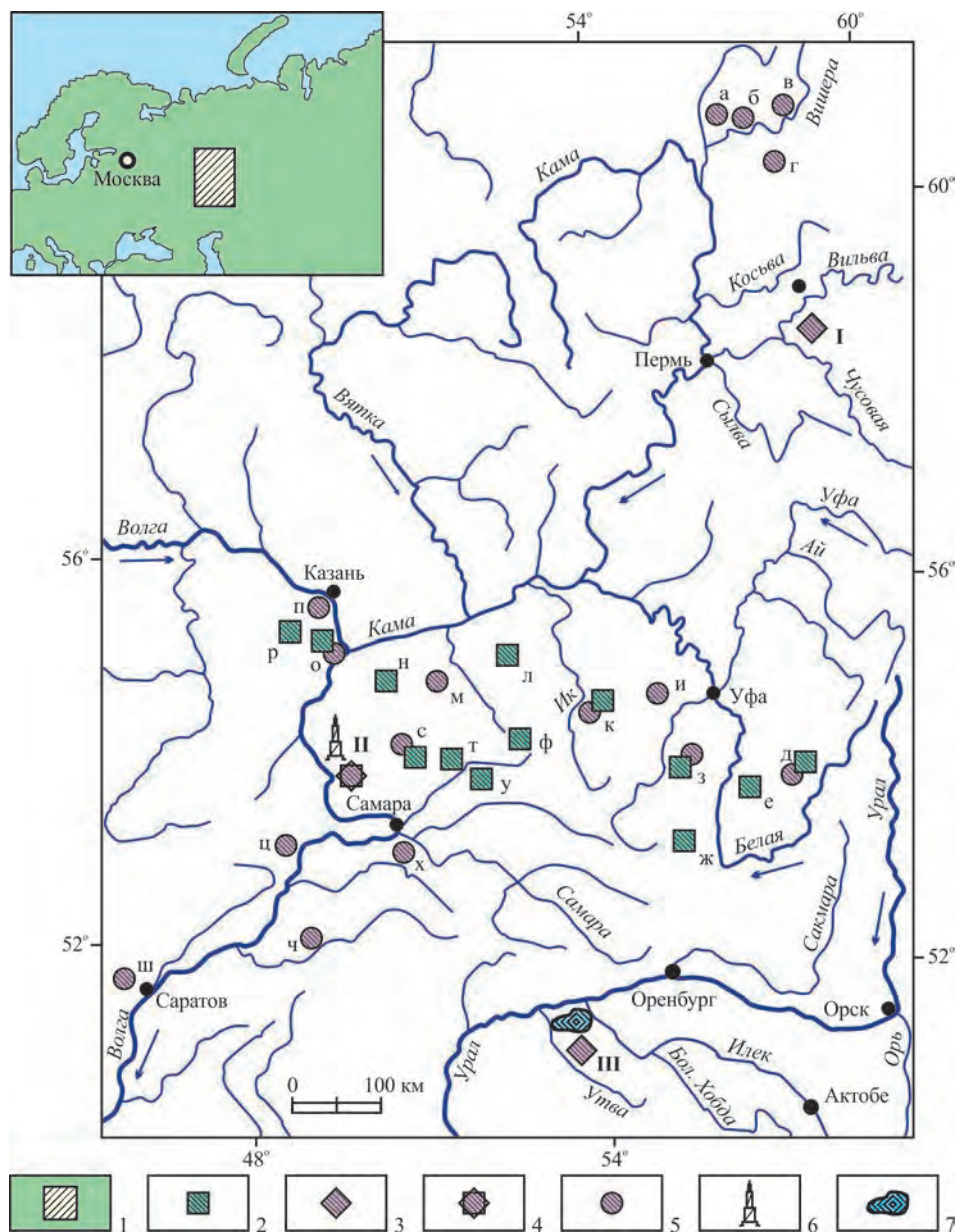


Рис. 18. Местонахождения радиолярий позднего девона на Урале, в Волго-Уральском и Прикаспийском бассейнах:

Местонахождения радиолярий: I – р. Вильва, к юго-востоку от г. Гремячинск, Средний Урал, Россия; II – скважина Мелекесская-1, Волго-Уральский бассейн, Россия; III – массив Карачаганак, Прикаспийский бассейн, Казахстан; а–ш – по Быкова, 1955: а–г – Северный Урал, Пермский край: а – р. Петруниха, б – р. Сторожевая, в – р. Вишера, г – р. Язьва; д, е – Южный Урал: д – р. Сиказа, е – р. Рязузяк; ж–ч – Волго-Уральский бассейн: ж–к – Западный Башкортостан: ж – г. Стерлибашево, з – село Елатминки (=Новокопстантиновка), и – село Каргалы, →

Экозона *Radiobisphaera domanicensis* — *Radiobisphaera menneri*

Первые представители радиоларий среднего франа были описаны Е.В. Быковой (1955) в шлифах из кремнисто-карбонатных пород доманикового горизонта Южного Урала и Волго-Уральского бассейна (Западный Башкортостан, Татарстан, Самарская область) (рис. 18). Радиоларии в некоторых частях разреза образуют массовые скопления, но в большинстве случаев имеют плохую сохранность, и в породе наблюдаются лишь округлые пустоты со следами отходящих от них шипов.

Комплекс радиоларий представлен 11 видами из семи родов (текст-табл. 3), среди которых доминируют сферические пористые *Sphaerellaria* — шесть видов из трех родов (54.6%) (табл. 19, фиг. 1–13). Иглистые *Aculearia* объединяют три вида из двух родов (27.3%) (табл. 19, фиг. 16–20), а радиоларии из класса *Stauraxonaria* представлены только двумя видами из двух родов (18.2%) (табл. 19, фиг. 14, 15).

Вместе с тем Е.В. Быкова (1955, с. 91) отмечала, что «сообщество радиоларий, распространенное в доманиковых слоях этих районов, конечно, гораздо богаче, чем удалось выявить».

Радиоларии доманика Южного Урала и Волго-Уральского бассейна похожи на радиоларии доманика юга Тимано-Печорского бассейна (Афанасьева, 2000). Вместе с тем особенности комплекса радиоларий позволили установить для доманикового горизонта Южного Урала и Волго-Уральского бассейна экозону *Radiobisphaera domanicensis* — *Radiobisphaera menneri* (текст-табл. 1) (Афанасьева, Амон, 2011; Афанасьева, Амон, 2012).

Экозона *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis*

Исследование радиоларий из полного разреза доманиковой свиты по скважинам и обнажениям Ухтинского района Тимано-Печорского бассейна (рис. 16, в) позволило М.С. Афанасьевой (1997, 2000) впервые выявить очень богатый комплекс радиоларий и установить экозону *Moskovistella allbororum* *Ceratoikiscum ukhtensis* (текст-табл. 1).

Среднефранский комплекс радиоларий отличаются исключительным разнообразием и объединяет 127 видов из 32 родов (текст-табл. 3).

Среди радиоларий доминируют сферические пористые *Sphaerellaria*, объединяющие 59 видов из восьми родов (46.5%). Губчатые и решетчатые

→ к – г. Туймазы; л–р – Татарстан: л – село Акташ, м – поселок Шугурово, н – поселок Аксубаево, о – поселок Камское Устье, п – село Верхний Услон, р – село Черемшан; с–ц – Самарская область: с – село Красновка, т – село Радаевка, у – село Серноводск, ф – р. Байтуган, х – село Березовка, ц – г. Сызрань; ч, ш – Саратовская область: ч – г. Пугачев, ш – село Тепловка.

Обозначения: 1 – район исследований; 2–5 – распространение радиоларий: 2 – средний фран, доманиковая свита, 3 – нижний фамен, 4 – средний фамен, 5 – фамен; 6 – скважина; 7 – палеоориф.

Spumellaria представлены 32 видами из 13 родов (25.2%). Иглистые Aculearia объединяют 33 вида из восьми родов (26%). Дисковидные радиолярии из класса Stauraxonaria представлены только тремя видами из трех родов (2.4%).

Своеобразие комплексу придают сферические морфотипы с хорошо развитыми апофизами и многочисленные иглистые формы.

Корреляция данного комплекса радиолярий со стандартными зонами по аммоноидеям *Ponticeras domanicense* — *Nordiceras timanicum* и конодонтам *punctata* — *early rhenana* позволяет отнести экзону *Moskovistella allbororum* *Ceratoikiscum ukhtensis* к среднему франу (Афанасьева, 1997, 2000; Афанасьева, Михайлова, 2001) (текст-табл. 1).

Детальный анализ радиолярий среднего франа Тимано-Печорского бассейна позволил выделить в рамках экзоны *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis* три радиоляриевые подзоны: нижняя Rdm-1, средняя Rdm-2 и верхняя Rdm-3, с существенно различным количественным и качественным составом радиолярий (Афанасьева, 1997, 2000; Афанасьева, Михайлова, 2001) (текст-табл. 1; текст-табл. 3).

Подзона Rdm-1 характеризуется относительно небольшой общей численностью радиолярий (от 100 до 1000 экземпляров на 1 г породы) и насчитывает представителей 67 видов из 21 рода (текст-табл. 3).

Среди радиолярий доминируют сферические пористые Sphaerellaria, объединяющие 30 видов из семи родов (44.8%) (табл. 20, фиг. 1–8), и иглистые Aculearia, представленные 23 видами из пяти родов (34.3%) (табл. 21, фиг. 1–7). Решетчатые и губчатые Spumellaria насчитывают 12 видов из семи родов (17.9%) (табл. 20, фиг. 9–11). Дисковидные Stauraxonaria включают представителей только двух видов из двух родов (3%) (табл. 21, фиг. 8–10).

Типичными видами подзоны Rdm-1 являются *Helioentactinia gudymovae* и *Nazarovites aprelevkensis*, распространенные, преимущественно, в низах разреза доманика (текст-табл. 3; табл. 20, фиг. 5; табл. 21, фиг. 6).

Биостратиграфическая позиция подзоны Rdm-1 отвечает аммоноидной зоне *Ponticeras domanicense* и нижней части зоны *Nordiceras timanicum*, а по конодонтам соответствует зонам *punctata* — *early hassi* (текст-табл. 1).

Подзона Rdm-2 отличается сокращением общего количества радиолярий в осадках (от 20–40 до единичных экземпляров на 1 г породы) и крайне низким видовым разнообразием: 22 вида из 11 родов (текст-табл. 3).

Среди радиолярий по-прежнему доминируют сферические пористые Sphaerellaria, объединяющие 11 видов из пяти родов (50%) (табл. 22, фиг. 1–5), и иглистые Aculearia, представленные 10 видами из пяти родов (45.5%) (табл. 22, фиг. 7–10). При этом число видов иглистых радиолярий преобладает в каждой конкретной точке разреза. Решетчатые Spumellaria пред-

ставлены только одним видом *Retientactinosphaera clavata* (табл. 22, фиг. 6).

Типичным видами подзоны Rdm-2 являются *Moskovistella mira*, встречающаяся только в данной подзоне, и *Ceratoikiscum stellatum*, известный в среднем фране (текст-табл. 3; табл. 22, фиг. 3, 8).

Среди радиоларий подзоны Rdm-2 можно отметить первое появление видов *Bientactinosphaera symphyra*, *Entactinia bifida*, *Moskovistella octoradiata*, *M. sincera* и *Retientactinosphaera clavata* (текст-табл. 3; табл. 22, фиг. 1, 2, 4–6).

Биостратиграфическая позиция подзоны Rdm-2 отвечает средней части аммоонидной зоны *Nordiceras timanicum*, а по конодонтам соответствует зоне *late hassi* (текст-табл. 1)

Подзона Rdm-3 отличается резким увеличением общего количества радиоларий (более 1000 экземпляров/г породы) и очень высоким видовым разнообразием — 124 вида из 31 родов (текст-табл. 3).

Сферические пористые *Sphaerellaria* (табл. 23; табл. 24, фиг. 1–5) ярко доминируют в позднем доманике и объединяют 58 видов из восьми родов (46.8%).

Видовое разнообразие сферических губчатых и решетчатых *Spumellaria* (табл. 24, фиг. 6–11) возрастает почти в три раза по сравнению с нижней подзоной и включает 31 вид из 13 родов (25%).

Иглистые *Aculearia* по-прежнему разнообразны и представлены 33 видами из восьми родов, однако их относительное содержание сокращается до 26.6% (табл. 25).

Дисковидные *Stauraxonaria* включают представителей только 2 двух видов из двух родов (табл. 24, фиг. 13).

Типичными видами подзоны Rdm-3 являются (текст-табл. 3) *Moskovistella allbororum*, *M. khaini*, *Radiobisphaera menneri* (табл. 23, фиг. 4, 6; табл. 24, фиг. 5) и виды, которые впервые появляются в конце доманика: *Astroentactinia rusaevi*, *Borisella mariae* (табл. 23, фиг. 1, 9) и *Palaeothalomnus timokhini* (табл. 25, фиг. 9).

Преимущественное распространение в данных отложениях имеют сферические *Sphaerellaria* и *Spumellaria* (текст-табл. 3): *Bientactinosphaera miletenkoi*, *Borisella bykovaе*, *B. maksimovae*, *Moskovistella rozanovi*, *M. victorialis*, *Ornatoentactinia solita*, (табл. 23, фиг. 2, 5, 7, 8, 13), *Retientactinosphaera clavata*, *Haplentactinia alekseevi*, *H. barskovi*, *Polyentactinia zhamoidai*, *Spongentactinella olafi* (табл. 24, фиг. 6, 8–10). Среди иглистых *Aculearia* преобладают *Ceratoikiscum ukhtensis*, *C. araneosum*, *Nazarovites bioculus*, *N. pinnula* и *Palaeoscenidium tabernaculum* (текст-табл. 3; табл. 25, фиг. 1, 2, 4, 5, 8, 11, 12).

Биостратиграфическая позиция подзоны Rdm-3 отвечает верхней части аммоонидной зоны *Nordiceras timanicum* и соответствует конодонтовым зонам *jamieae* и *early rhenana* (текст-табл. 1).

Радиоларии среднего франа Рудного Алтая

Радиоларии среднего франа Рудного Алтая (рис. 1, о; рис. 10; рис. 14) исследованы в Змеиногорской вулканической зоне, которая в позднем девоне соответствовала этапу формирования активной континентальной окраины. Здесь на правом берегу р. Золотуха вскрыты глубоководные отложения, а также соседствующими с ними на правом берегу р. Грязнуха относительно мелководные рифовые известняками с кораллами и бентосной фауной, располагавшиеся, вероятнее всего, на склонах подводных вулканов (Гутак и др., 2000; Бахарев и др., 2004; Yolkin et al., 2005).

Радиоларии из этих местонахождений характеризуют две экозоны, отличающиеся различным количественным и качественным составом радиоларий (Obut, Shcherbanenko, 2008; Афанасьева и др., 2009).

Экозона *Astroentactinia tikhomirovi* — *Nazarovites mikhailovae*

Радиоларии среднего франа обнаружены в двух разрезах нижнекаменёвской подсвиты на правом берегу р. Золотуха в Урочище Горюново (рис. 14, t-441, t-443) (Афанасьева и др., 2009).

Комплекс радиоларий представлен 38 видами из 15 родов (текст-табл. 3). Среди радиоларий доминируют сферические пористые *Sphaerellaria*, представленные 16 видами из шести родов (42.1%) (табл. 26), и иглистые *Aculearia*, объединяющие 11 видов из четырех родов (29%) (табл. 28).

Решетчатые и губчатые *Spumellaria*, охарактеризованные семью видами из трех родов (18.4%) имеют починенное значение (табл. 27, фиг. 1–6).

Отличительной особенностью комплекса является наличие относительно многочисленных (10.5%), но однообразных дисковидных *Stauraxonaria* — четыре вида из двух родов (табл. 27, фиг. 7–10).

Таксономический состав радиоларий нижнекаменёвской подсвиты позволяет рассматривать новую экозону *Astroentactinia tikhomirovi* — *Nazarovites mikhailovae* в качестве временного аналога среднефранской экозоны *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis* (текст-табл. 1), отвечающей конодонтовым зонам *punctata* — *early rhenana*.

Экозона *Trilonche hindea*

Радиоларии среднего франа установлены О.Т. Обут и Т.А. Щербаненко (Obut, Shcherbanenko, 2008) на правом берегу р. Грязнуха (рис. 14). Радиоларии были выявлены в отложениях разреза s-033 (рис. 14, s-033), условно датируемых средним франом (зона конодонта *hassii*), потому что вышележащие слои разреза s-034 (рис. 14, s-034) содержат конодонты *Polygnathus uchtensis* Ovnatanova et Kuzmin, *Palmatolepis hassii* Müller et Müller, *Palmatolepis rhenana* Müller.

Комплекс радиолярий менее разнообразный, чем на р. Золотуха, и представлен семью видами из трех родов (текст-табл. 3). При этом абсолютное доминирование в ассоциации принадлежит сферическим пористым *Sphaerellaria* — шесть видов из двух родов (85.7%) (рис. 15, а) Иглистые *Aculearia* представлены только одним видом *Palaeoscenidium cladophorum*.

Анализ таксономического состава комплекса радиолярий позволяет установить новую экозону *Trilonche hindea*, которая соответствует конодонтовой зоне *hassi* (текст-табл. 1).

СРЕДНИЙ — ПОЗДНИЙ ФРАН

Экозона *Polyentactinia circumretia* — *Bientactinosphaera egindyensis*

Радиолярии среднего-позднего франа Западных Мугоджар были изучены и описаны Б.Б. Назаровым (Назаров, 1973, 1975, 1988) в стратотипическом разрезе егиндинской свиты по ручью Айтпайка (рис. 1, ж; рис. 6, X). Карбонатные конкреции средней части разреза егиндинской свиты содержат очень богатый и разнообразный комплекс радиолярий и конодонты *Palmatolepis subrecta* Miller et Youngquist, *P. punctata* (Hinde), *P. hassi* Müller et Müller (Назаров, 1988), свидетельствующие о накоплении вмещающих пород в среднем — позднем фране (конодонтовые зоны *punctata* — *linguiformis*) (текст-табл. 1).

Комплекс радиолярий представлен 51 видом из 16 родов (текст-табл. 3). Среди радиолярий доминируют сферические пористые *Sphaerellaria*, объединяющие 25 видов из пяти родов (49%) (табл. 29, фиг. 1–4; табл. 30, фиг. 1–8, 11–13). Сферические губчатые и решетчатые *Spumellaria* включают 14 видов из семи родов (27.5%) (табл. 29, фиг. 5, 6, 9–14; табл. 30, фиг. 9, 10). Иглистые радиолярии класса *Aculearia* представлены 12 видами из четырех родов (23.5%) (табл. 29, фиг. 7, 9).

Исследование данного комплекса радиолярий позволило Б.Б. Назарову (1988) установить биостратиграфический комплекс с *Polyentactinia circumretia* — *Bientactinosphaera egindyensis*, который характеризует франский ярус в биостратиграфической схеме палеозоя Б.Б. Назарова и А.Р. Ормистона (Назаров, 1988; Назаров, Ормистон, 1990; Nazarov, Ormiston, 1993).

Анализ особенностей таксономического состава комплекса радиолярий позволяет рассматривать его в качестве экозоны *Polyentactinia circumretia* — *Bientactinosphaera egindyensis*, отвечающей по стратиграфической позиции конодонтовым зонам *punctata* — *linguiformis* (текст-табл. 1) (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012).

Экозона *Radiobisphaera rozanovi* — *Primaritripus patella*

Радиолярии среднего-позднего франа Рудного Алтая изучены в глубоководных фациях кремнисто-алевролитовых пестроцветных отложений верхнекаменёвской подсвиты (рис. 1, о; рис. 14): на р. Золотуха близ поселка Успенка и на р. Грязнуха (Гутак и др., 2000; Афанасьева и др., 2009).

Река Грязнуха. В глубоководном разрезе верхнекаменёвской подсвиты близ сопки Раздольная (рис. 14, с-442) преобладают аммоноидеи *Ponticeras* sp., *Manticoceras bullatum* Wedekind, *M. neverovi* Bog., *M. sinuosum* (Hall), *M. altaicum* Bog., *M. eliseevi* Bog., *M. drevermanni* Wedekind, *M. carinatum* (Beyrich), *Beloceras sagittarium* (Sandberger), двустворки, криноидеи и конodontы *Palmatolepis jamieae* Ziegler et Sandberg, *P. rhenana* Bischoff, *P. cf. subrecta* Mill. et Joungq., *P. hassi* Mul. et Mul., *P. aff. proversa* Ziegler, *P. gigas* Mill. et Joungq., *Synprioniodina gracilis* Stauffer, *Hindeodella subtilis* Ulrich et Bassler, *Ancyrodella nodosa* Ulrich et Bassler., *A. curvata* (Br. et Mehl), *A. lobata* Br. et Mehl, *Icriodus symmetricus* Br. et Mehl., позволяющие датировать слои средним-поздним франом (зоны *j Jamieae* — *rhenana*) (Гутак и др., 2000).

Комплекс радиолярий глубоководной фации верхней части разреза верхнекаменёвской подсвиты на р. Грязнуха менее разнообразен по сравнению с отложениями нижнекаменёвской подсвиты и представлен только 6 шестью видами из пяти родов радиолярий (табл. 31, фиг. 5, 7, 8).

Река Золотуха. На правом берегу р. Золотуха близ поселка Успенка (рис. 14, II, t) пройдена канава, в светло-серых алевролитах и силицитах которой в массовом количестве присутствуют очень мелкие тентакулиты, несколько отпечатков растений верхнего девона, много мелких двустворок *Buchiola*, несколько отпечатков створок брахиопод *Cyrtospirifer* sp. и мелкие *Spinulicosta spinulicosta* (Hall, 1857) и *Athytis concentrica* (von Buch, 1834).

Встреченный в отвалах канавы на р. Золотуха радиолярии отличаются хорошей сохранностью и объединяет девять видов из шести родов (табл. 31, фиг. 1–4, 6, 9, 10–12).

Объединенный комплекс радиолярий среднего-позднего франа из разрезов на реках Грязнуха и Золотуха представлен 12 видами из семи родов (текст-табл. 3). Среди радиолярий ярко доминируют сферические пористые *Sphaerellaria*, объединяющие девять видов из пяти родов (75%) (табл. 31, фиг. 1–9).

Губчатые *Spumellaria* представлены только 2 двумя видами из рода *Spongontactinia* (16.7%) (табл. 31, фиг. 10, 11).

Характерной особенностью ассоциации является присутствие дисковидных морфотипов, представленных одним видом *Primaritripus patella* (табл. 31, фиг. 12).

Анализ таксономического состава объединенного комплекса, доминирование сферических пористых морфотипов и присутствие в обеих ассоциациях характерных видов *Bientactinosphaera obtusa*, *Radiobisphaera rozanovi* и *Primaritripus patella* позволяет установить новую экозону *Radiobisphaera rozanovi* — *Primaritripus patella*, отвечающей по стратиграфическому положению конодонтовым зонам *jamieae* — *-rhenana* (текст-табл. 1).

ПОЗДНИЙ ФРАН

В начале позднего франа после перерыва в осадконакоплении началось новое наступление Уральского палеоокеана на восточные окраины Русской платформы. Конец позднефранского века ознаменовался общей регрессией и практически полным осушением Русской платформы (Тихомиров, 1995; Фокин, Никишин, 1999).

Экозона *Bientactinosphaera pittmani* — *Russirad kazintsovae*

Радиолярии верхнего франа впервые были выявлены М.С. Афанасьевой (2000) на юге Тимано-Печорского бассейна (рис. 1, и; рис. 1б, в) в отложениях лыайольская свиты, которая непосредственно залегает над доманиковой свитой среднего франа. В мелководных отложениях седьюсской свиты верхнего франа, перекрывающих лыайольскую свиту, радиолярии неизвестны.

Позднефранский комплекс радиолярий достаточно разнообразен и насчитывает представителей 30 видов из 16 родов (текст-табл. 3).

Сферические пористые *Sphaerellaria* являются абсолютными доминантами среди радиолярий и объединяют 16 видов из семи родов (53.3%) (табл. 32; табл. 33, фиг. 7, 8) при доминировании родов *Bientactinosphaera* (пять видов) и *Moskovistella* (четыре вида).

Сферические губчатые и решетчатые *Spumellaria* охарактеризованы шестью видами из трех родов (20%) (табл. 33, фиг. 1–6), среди которых выделяется только род *Polyentactinia* (четыре вида).

Иглистые радиолярии класса *Aculearia* представлены шестью видами из четырех родов (20%) (табл. 33, фиг. 9–13) с преобладанием рода *Ceratoikiscum* (три вида).

Позднефранский комплекс радиолярий Тимано-Печорского бассейна характеризуется присутствием очень многочисленных сферических морфотипов с двумя разнонаправленными основными иглами: *Bientactinosphaera egindyensis*, *B. obtusa* и *B. pittmani* (табл. 32, фиг. 3–5).

Однако в верхних слоях лыайольской свиты радиолярии представлены единичными сферическими *Entactinia* sp. и дисковидными *Palaeodiscalexus punctus* и *Primaritripus patella*, что может свидетельствовать о начале нового обмеления палеобассейна (табл. 33, фиг. 14, 15).

Позднефранская ассоциация радиолярий рассматривается в качестве характерного комплекса экозоны *Bientactinosphaera pittmani* — *Russirad kazintsovae*, отвечающей по стратиграфическому положению конодонтовой зоне *rhenana* и аммоноидным зонам *Manticoceras lyaiolense* и *Virginoceras ljaschenkoae* (текст-табл. 1; текст-табл. 3) (Афанасьева, 2000; Афанасьева, Михайлова, 2001).

Позднефранская экозона радиолярий (текст-табл. 1; текст-табл. 3) имеет район распространения и валидности на территории Тимано-Печорского бассейна.

Экозона *Bientactinosphaera pittmani* — *Archocyrtium riedeli*

Изучение карбонатных толщ верхнего девона на восточном склоне Среднего Урала позволило выявить в шлифах достаточно хороший комплекс радиолярий (рис. 1, л) (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012). Радиолярии обнаружены в верхнефранских известняках типового разреза «Сохарево» (рис. 6, л), расположенного по левому и правому берегам р. Реж около села Сохарево (Анфимов, Чувашов, 2008).

Комплекс радиолярий объединяет 20 видов из 12 родов (текст-табл. 3).

Среди радиолярий доминируют сферические пористые *Sphaerellaria*, представленные 10 видами из пяти родов (50%) (табл. 34, фиг. 1–8), среди которых выделяется род *Bientactinosphaera* (четыре вида).

Губчатые и решетчатые *Spumellaria* представлены семью видами из пяти родов (35%) (табл. 34, фиг. 9–15, 16–18), среди которых преобладает род *Polyentactinia* (три вида).

Дисковидные *Stauraxonaria* объединяют два вида из рода *Palaeodiscalsus* (10%) (табл. 34, фиг. 20, 21), а радиолярии с пиллом представлены только одним видом *Archocyrtium* cf. *riedeli* (табл. 34, фиг. 19).

Комплекс радиолярий из разреза «Сохарево» по систематическому составу почти идентичен ассоциации экозоны *Bientactinosphaera pittmani* — *Russirad kazintsovae* Тимано-Печорского бассейна, но менее разнообразен.

Главной отличительной особенностью сохареvского комплекса радиолярий является доминирование сферических морфотипов.

Другой отличительной чертой является отсутствие иглистых форм, тогда как в Тимано-Печорском бассейне иглистые радиолярии довольно широко представлены. Но, скорее всего, это связано с плохой сохранностью радиолярий в шлифах.

И, наконец, третьей особенностью радиолярий из разреза «Сохарево» является появление первых морфотипов с пиллом *Archocyrtium* cf. *riedeli* (табл. 34, фиг. 19), которые известны в Тимано-Печорском бассейне и на Полярном Урале только начиная с раннего фамена.

Анализ таксономического состава комплекса радиолярий из разреза «Сохарево» позволяет установить новую экозону *Bientactinosphaera pittmani* — *Archocyrtium riedeli* в рамках конодонтовой зоны *rhenana* (текст-табл. 1).

Экозона *Cancellientactinia acifera*

Позднефранская ассоциация радиоларий выявлена О.Т. Обут и Т.А. Щербаненко (Obut, Shcherbanenko, 2008) на Рудном Алтае в двух разрезах на р. Грязнуха (рис. 1, о; рис. 14, s-0210, s-0011).

Радиоларии в разрезе s-0210 представлены несколькими экземплярами *Trilonche hindea*, *Astroentactinia stellata* Nazarov, 1975, *Palaeoscenidium cladophorum*, *Palaeoscenidium* sp. Встреченные совместно с радиолариями конодонты *Palmatolepis rhenana* Bischoff, *Pal. jameiae* Ziegler et Sandberg, *Pal. gigas* Müller et Youngquist характеризуют зоны *rhenana* — *linguiformis*.

Очень разнообразная ассоциация радиоларий была установлена в разрезе s-0011. Радиоларии объединяют 27 видов из 13 родов (текст-табл. 3).

Среди радиоларий доминируют иглистые *Aculearia*, объединяющие 13 видов из пяти родов (48.2%), и сферические морфотипы — 14 видов из восьми родов (51.9%). Среди сферических радиоларий абсолютно преобладают пористые *Sphaerellaria*, представленные 11 видами из восьми родов (40.7%) (табл. 35). Губчатые *Spumellaria* объединяют только три вида из трех родов (табл. 36, фиг. 1–4).

Отличительной особенностью ассоциации является присутствие многочисленных иглистых радиоларий (табл. 36, фиг. 5–14) и своеобразного вида *Cancellientactinia acifera*, 2008, характеризующегося крупной решетчатой оболочкой скелета и стержневидными иглами (табл. 36, фиг. 1, 2).

Совместно с радиолариями были установлены конодонты *Palmatolepis ex gr. delicatula* Branson et Mehl, cf. *Pal. rotunda* Ziegler et Sandberg, *Palmatolepis* spp., *Polygnathus* sp., характерные для конодонтовых зон *late rhenana* — *linguiformis* (Obut, Shcherbanenko, 2008).

Анализ таксономического состава комплекса радиоларий из разрезов s-0210 и s-0011 позволяет установить новую экозону *Cancellientactinia acifera* в рамках конодонтовых зон *late rhenana* — *linguiformis* (текст-табл. 1).

Экозона *Bientactinosphaera echinata* — *Astroentactinia paronae*

В Восточной Польше, в опорном разрезе Ковала Свентокшиских гор (рис. 1, г; рис. 5, V) В.С. Вишневской с коллегами (Vishnevskaya et al., 1997, 2002) установлен комплекс радиоларий позднего франа, включающий 13 видов из семи родов (текст-табл. 3). Абсолютными доминантами среди радиоларий являются сферические пористые *Sphaerellaria* (92.3%) (табл. 37, фиг. 1–11). Губчатые *Spumellaria* представлены только одним видом *Spongentactinella* sp. D (табл. 37, фиг. 12).

Комплекс радиоларий очень обеднен по сравнению с богатой ассоциацией позднефранских радиоларий Тимано-Печорского бассейна. При

этом польский комплекс радиолярий отличается отсутствием иглистых морфотипов.

Анализ таксономического состава комплекса радиолярий позволяет установить новую экзону *Bientactinosphaera echinata* — *Astroentactinia paronae*, которая соответствует конодонтовой зоне *linguiformis* (текст-табл. 1) (Афанасьева, Вишневская, 2020).

ФАМЕНСКИЙ ВЕК

После перерыва в осадконакоплении на границе франского и фаменского веков, воды Уральского палеоокеана вновь проникли в пределы Русской платформы, особенно на ее центральные и северные территории (Тихомиров, 1995; Фокин, Никишин, 1999).

На протяжении почти всего фамена морские обстановки были распространены достаточно широко на территориях почти всех континентов (Johnson et al, 1985; House, 2002), за исключением середины века, когда во многих регионах отмечены процессы регрессии моря. К концу фамена отмечается постепенное сокращение занятых морем площадей, которое завершилось перерывами в осадконакоплении, совпавшими с глобальной регрессией на рубеже фамена и турне (Alekseev et al., 1996; Racki, 1997; Мизенс, 2003).

На границе франа и фамена в связи с начавшимся похолоданием климата произошла кардинальная смена таксономического состава радиолярий. В развитии радиоляриевой биоты к концу девона намечаются черты упадка и стресса. Выразилось это, прежде всего, в сокращении родового и видового разнообразия, снижении темпов появления новых форм и сокращении площадей ареалов обитания. Вместе с тем, сохраняются в общих чертах те же предпочтения ареалов обитания, которые были свойственны радиоляриям в условиях трансгрессий раннего девона, эйфеля, живета и раннего франа, т.е. относительно мелководные обстановки вблизи или не очень далеко от массивов континентальной суши или групп островов (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012).

В 1963 г. Э. Формен (Foreman, 1963) описала богатую раннефаменскую ассоциацию радиолярий в районе озера Эри, штат Огайо Северной Америки. Работа Формен (Foreman, 1963) открыла новую страницу в исследовании радиолярий девона. Комплекс радиолярий насчитывает 58 видов из 24 родов и представлен многочисленными сферическим и иглистыми формами. Среди радиолярий фамена Америки 30 видов (51.7%) являются эндемиками, а 28 видов (48.3%) мигрировали в акватории северной Евразии. При этом различные *Palaeosценидииды* (особенно *Palhindeolithus*, *Palaeothalomnus*) и некоторые *Astroentactиниины* более разнообразны в отложениях нижнего фамена Припятского прогиба и Тимано-Печорского бассейна, чем в сланцах Огайо.

В фаменском веке Северной Евразии в настоящее время известно 195 видов радиолярий (текст-табл. 4). При этом численность коренных видов

Таблица 4. Радиоларии фаменского яруса верхнего девона

Система		ДЕВОНСКАЯ													
Отдел		Верхний													
Ярус		Фаменский													
Подъярус		Нижний						Средний				Верхний			
Экозоны радиоларий		Haplentactinia flagellifera – Haplentactinia rhinophyusa	Tetrentactinia barysphaera – Retientactinosphaera magnifica	Tetrentactinia barysphaera – Caspiza spinifera	Haplentactinia alekseevi – Haplentactinia vilvaensis	Tetrentactinia barysphaera – Holoeciscus auceps	Tetrentactinia barysphaera – Ceratoikiscum famennium	Nagorella hirsuta – Spinodinium melekensis	Spongientactinella exilisipina – Tetrentactinia teuchestes	Tetrentactinia spinulosa – Popofskyellum undulatum	Archocyrtium effingi – Holoeciscus elongatus	Archocyrtium dilatipes – Holoeciscus spp.	Entactinia herculea – Archocyrtium procerum	Polyentactinia perampla – Archocyrtium ormistoni	Entactinia diksundensis – Spongientactinia nupera
Радиоларии	Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11			
Albaillella sp. F															
Albaillella sp. G															
Astroentactinia paronae (Hinde, 1899)															
Bientactinosphaera aculeatissima (Aitchison, 1993)															
Bientactinosphaera australis (Aitchison, 1993)															
Bientactinosphaera eostromgyla (Foreman, 1963)															
Bientactinosphaera grandis (Nazarov, 1975)															
Entactinia diversita Nazarov, 1973															
Haplentactinia cf. inaudita Nazarov, 1988															
Helioentactinia cf. perjucunda Nazarov et Ormiston, 1983															
Helioentactinia stellaepolis Aitchison, 1993															
Polyentactinia tenera Aitchison, 1993															
Spongientactinella sp. D															
Spongientactinia somphorhips (Foreman, 1963)															
Trilonche nigra Hinde, 1899															
Bientactinosphaera guangxiensis (Li et Wang, 1991)															
Radiobisphaera assidera (Nazarov, 1975)															
Radiobisphaera memeri Afanasieva, 2000															
Entactinia crustescens Foreman, 1963															
Polyentactinia rudihipida Nazarov et Ormiston, 1993															
Haplentactinia rhinophyusa Foreman, 1963															
Astroentactinia crassata Nazarov, 1975															
Ceratoikiscum famennium Nazarov et Ormiston, 1993															
Astroentactinia stellata Nazarov, 1975															
Entactinia herculea Foreman, 1963															
Entactinia micula Foreman, 1963															
Bientactinosphaera echinata (Hinde, 1899)															

Таблица 4. (Продолжение)

Ярус		Фаменский										
Подъярус		Нижний					Средний			Верхний		
Радиолярии	Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Ceratoikiscum planistellare</i> Foreman, 1963												
<i>Haplentactinia flagellifera</i> Nazarov et Ormiston, 1993												
<i>Secuicollacta amoenitas</i> Nazarov et Ormiston, 1993												
<i>Moskovistella additiva</i> (Foreman, 1963)												
<i>Bientactinosphaera maslakovae</i> Afanasieva, 2000												
<i>Bientactinosphaera pinica</i> Afanasieva, 2000												
<i>Ceratoikiscum spinosiarcuratum</i> Foreman, 1963												
<i>Duplexia spinocurva</i> Afanasieva, 2000												
<i>Primaritripus patella</i> (Hinde, 1899)												
<i>Russirad kazintsovae</i> Afanasieva, 2000												
<i>Theodiscus hastatus</i> Hinde, 1899												
<i>Bientactinosphaera spinofoliacea</i> Nazarov et Afanasieva, 2000												
<i>Polyentactinia suave</i> (Nazarov, 1977)												
<i>Bientactinosphaera symphympora</i> (Foreman, 1963)												
<i>Retientactinosphaera magnifica</i> Afanasieva, 2011												
<i>Adamasirad cathedrarius</i> Afanasieva, 2000												
<i>Entactinia bella</i> Afanasieva et Amon, 2011												
<i>Entactinia bogdanovi</i> Afanasieva, 2000												
<i>Entactinia parva</i> Won, 1983												
<i>Ornatoentactinia solita</i> Afanasieva, 2000												
<i>Radiobisphaera rozanovi</i> Afanasieva et Amon, 2009												
<i>Retientactinosphaera clavata</i> Afanasieva, 2011												
<i>Spongentactinia marina</i> Afanasieva et Amon, 2011												
<i>Spongentactinia polaris</i> Afanasieva et Amon, 2011												
<i>Radiobisphaera domanicensis</i> (Bykova, 1955)												
<i>Tetrentactinia barysphaera</i> Foreman, 1963												
<i>Helioentactinia valavica</i> Nazarov et Ormiston, 1993												
<i>Spongentactinia diplostraca</i> (Foreman, 1963)												
<i>Ceratoikiscum bujugum</i> Foreman, 1963												
<i>Astroentactinia biaciculata</i> Nazarov, 1975												
<i>Archocyrtium amoenus</i> Afanasieva et Amon, 2011												
<i>Archocyrtium cibdelosphaera</i> (Foreman, 1963)												

Таблица 4. (Продолжение)

Ярус		Фаменский										
Подъярус		Нижний					Средний			Верхний		
Радиоларии	Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Bientactinosphaera obtusa</i> (Hinde, 1899)												
<i>Caspiaza spinifera</i> Afanasieva, 1993												
<i>Cyrtisphaeractenium mendax</i> Deflandre, 1972												
<i>Cyrtisphaeronemium spinosum</i> (Cheng, 1986)												
<i>Entactinia oumonhaoensis</i> Wang, 1997												
<i>Entactinia patorovaria</i> Afanasieva, 2000												
<i>Holoeciscus quasiauiceps</i> Wang, 1997												
<i>Pluristratoentactinia trisphaerata</i> Afanasieva et Amon, 2011												
<i>Pylentonema antiqua</i> Deflandre, 1963												
<i>Robotium validum</i> Cheng, 1986												
<i>Tetragregnon sycamorensis</i> Ormiston et Lane, 1976												
<i>Haplentactinia kuzminae</i> Afanasieva et Amon, 2011												
<i>Palaeothalomnus arrhinia</i> (Foreman, 1963)												
<i>Caspiaza collaricostulata</i> Afanasieva, 1993												
<i>Holoeciscus auiceps</i> Foreman, 1963												
<i>Pluristratoentactinia conspissata</i> Nazarov in Nazarov et al., 1981												
<i>Bientactinosphaera variacanthina</i> (Foreman, 1963)												
<i>Ceratoikiscum perittacanthinum</i> Foreman, 1963												
<i>Somphoentactinia multisphaerata</i> Afanasieva et Amon, 2011												
<i>Tetragregnon quadrispinosa</i> (Foreman, 1963)												
<i>Spongentactinella exilisipina</i> (Foreman, 1963)												
<i>Palaeoscenidium cladophorum</i> Deflandre, 1953												
<i>Diverstiacus zuraevi</i> (Afanasieva et Amon, 2011)												
<i>Holoeciscus foremanae</i> Cheng, 1986												
<i>Radiobisphaera palimbola</i> (Foreman, 1963)												
<i>Archocyrtium riedeli</i> Deflandre, 1960												
<i>Haplentactinia alekseevi</i> Afanasieva, 2000												
<i>Haplentactinia vilvaensis</i> Afanasieva et Amon, 2011												
<i>Polyentactinia circumretia</i> Nazarov et Ormiston, 1993												
<i>Astroentactinia</i> sp. A												
<i>Bientactinosphaera</i> sp. A												
<i>Entactinia</i> sp. A												
<i>Palacantholithus</i> sp. A												
<i>Borisella praenuntia</i> (Nazarov et Ormiston, 1993)												
<i>Tetrentactinia somphozona</i> Foreman, 1963												

Таблица 4. (Продолжение)

Ярус		Фаменский										
Подъярус	Регион	Нижний					Средний			Верхний		
Радиолярии	Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Archinella antiquus</i> (Deflandre, 1973)												
<i>Astroentactinia</i> sp.												
<i>Bientactinosphaera euthlasta</i> (Foreman, 1963)												
<i>Bientactinosphaera pulcherima</i> (Nazarov et Ormiston, 1993)												
<i>Ceratoikiscium incomptum</i> Nazarov, 1975												
<i>Entactinia cometes</i> Foreman, 1963												
<i>Entactinia monalloeae</i> Foreman, 1963												
<i>Entactinia paula</i> Foreman, 1963												
<i>Palacantholithus</i> sp.												
<i>Palaeoscenidium bicornae</i> Deflandre, 1960												
<i>Palhindeolithus</i> aff. <i>diductus</i> (Deflandre 1973)												
<i>Palaeothalomnus pileocladus</i> Nazarov et Ormiston, 1993												
<i>Retientactinosphaera unimana</i> (Nazarov, 1977)												
<i>Spongactinella faceta</i> Nazarov et Ormiston, 1993												
<i>Spongactinia spongites</i> (Foreman, 1963)												
<i>Tetrentactinia gracilispinosa</i> Foreman, 1963												
<i>Entactinosphaera riedeli</i> Foreman, 1963												
<i>Natgorella elegans</i> Afanasieva, 2019												
<i>Natgorella hirsuta</i> Afanasieva, 2019												
<i>Spinoalium melekesensis</i> Afanasieva, 2019												
<i>Tetrentactinia teuchestes</i> Foreman, 1963												
<i>Archocyrtium</i> aff. <i>formosum</i> Cheng, 1986												
<i>Archocyrtium</i> cf. <i>angulosum</i> Deflandre, 1973												
<i>Archocyrtium diductum</i> Deflandre, 1973												
<i>Archocyrtium eupectum</i> Braun, 1989												
<i>Archocyrtium</i> sp. A												
<i>Astroentactinia multispinosa</i> (Won, 1983)												
<i>Ceratoikiscium</i> aff. <i>delicatum</i> Cheng, 1986												
<i>Ceratoikiscium exfraordinarium</i> Cheng, 1986												
<i>Cyrtentactinia</i> cf. <i>formosa</i> Cheng, 1986												
<i>Deflandrellium</i> sp. A												
<i>Entactinia</i> (?) <i>pantotolma</i> Braun, 1989												
<i>Entactinia tortispina</i> (Ormiston et Lane, 1976)												
<i>Entactinia variospina</i> Won, 1983												
<i>Entactiniidae</i> ssp. group II												
<i>Entactiniidae</i> ssp. group III												
<i>Huasha magnifies</i> Cheng, 1986												

Таблица 4. (Продолжение)

Ярус		Фаменский										
Подъярус		Нижний						Средний		Верхний		
Радиоларии	Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Polyentactinia</i> (?) sp. A												
<i>Polyentactinia</i> (?) sp. B												
<i>Polyentactinia aranea</i> Gourmelon, 1986												
<i>Polyentactinia fenestrata</i> (Hinde, 1899)												
<i>Popofskyellum</i> aff. <i>undulatum</i> Deflandre, 1964												
<i>Popofskyellum</i> cf. <i>annulatum</i> Deflandre, 1964												
<i>Popofskyellum</i> cf. <i>blancoensis</i> Cheng, 1986												
<i>Pylentommiid</i> (?) sp. A												
<i>Pylentonema</i> cf. <i>hindei</i> Cheng, 1986												
<i>Spongentactinia</i> sp. A												
<i>Tetrentactinia spinulosa</i> Kiessling et Tragelehn, 1994												
<i>Triaenosphaera hebes</i> Won, 1983												
<i>Cerarchocyrtium</i> ssp.												
<i>Archocyrtium</i> aff. <i>typicum</i> Cheng, 1986												
<i>Astroentactinia</i> aff. <i>radiata</i> Braun, 1990												
<i>Entactinia vulgaris</i> Won, 1983												
<i>Bientactinosphaera?</i> <i>aitpaiensis</i> Nazarov, 1973												
<i>Polyentactinia perampla</i> Braun, Maas et Schmidt-Effing, 1992												
<i>Archocyrtium esffingi</i> Kiessling et Tragelehn, 1994												
<i>Archocyrtium ludicrum</i> Deflandre, 1973												
<i>Archocyrtium</i> sp. B												
<i>Archocyrtium</i> ssp.												
Entactiniidae ssp. group I												
<i>Cyrtisphaeractenium</i> (?) <i>fluegeli</i> Kiessling et Tragelehn, 1994												
<i>Holoeciscus elongatus</i> Kiessling et Tragelehn, 1994												
<i>Popofskyellum deflandrei</i> Cheng, 1986												
<i>Retientactinosphaera fredericki</i> (Foreman, 1963)												
<i>Archocyrtium</i> cf. <i>delicatum</i> Cheng, 1986												
<i>Triaenosphaera sicarius</i> Deflandre, 1973												
<i>Archocyrtiinae</i> sp. A												
<i>Archocyrtiinae</i> sp. B												
<i>Deflandrellium</i> sp. B												
<i>Archocyrtiinae</i> sp. C												
<i>Archocyrtium wonae</i> Cheng, 1986												
<i>Astroentactinia digitosa</i> Braun, 1990												
<i>Cyrtisphaeractenium</i> (?) sp. A												
<i>Entactinosphaera</i> sp.												
<i>Holoeciscus</i> sp. A												
<i>Polyentactinia craticulata</i> Foreman, 1963												

Таблица 4. (Окончание)

Ярус		Фаменский										
Подъярус		Нижний					Средний			Верхний		
Радиоларии	Регион	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Bientactinosphaera vetusta</i> (Hinde, 1899)												
<i>Robotium</i> sp. A												
<i>Robotium</i> sp. B												
<i>Robotium</i> sp. C												
<i>Stauroplegma</i> sp. A												
<i>Staurostylus</i> sp. A												
<i>Holoeciscus</i> ssp.												
<i>Holoeciscus brevis</i> Cheng, 1986												
<i>Archocyrtium dilatipes</i> Deflandre, 1973												
<i>Archocyrtium</i> sp. C												
<i>Ceratoikiscum</i> (?) sp.												
<i>Triactinosphaera</i> sp. A												
<i>Archocyrtium</i> cf. <i>validum</i> Cheng, 1986												
<i>Ceratoikiscum</i> sp.												
<i>Archocyrtium procerum</i> Cheng, 1986												
<i>Entactinia</i> sp.												
<i>Helenifore?</i> cf. <i>laticlavium</i> Nazarov et Ormiston, 1983												
<i>Archocyrtium</i> cf. <i>ormistoni</i> Cheng, 1986												
<i>Palaeoscenidium</i> sp.												
<i>Polyentactinia</i> cf. <i>polygonia</i> Foreman, 1963												
<i>Astroentactinia valentiniae</i> Nazarov in Nazarov et al., 1981												
<i>Bientactinosphaera baragensis</i> Nazarov in Nazarov et al., 1981												
<i>Entactinia duksundensis</i> Nazarov in Nazarov et al., 1981												
<i>Spongentactinia nupera</i> Nazarov in Nazarov et al., 1981												
<i>Tetrentactinia inopia</i> Nazarov in Nazarov et al., 1981												

Обозначения: (1) Польша, Свентокшиские горы (Vishnevskaya et al., 2002; Афанасьева, Вишневская, 2020); (2) Россия, Тимано-Печорский бассейн Сарембой-Леккеягинский вал, скв. Западно-Леккеягинская-65 (Афанасьева, 2000); (3) Россия, Полярный Урал, Лемвинская зона, р. Пальник-Ю (Afanasyeva, Amon, 2011); (4) Россия, западный склон Среднего Урала, р. Вильва (Afanasyeva, Amon, 2011); (5) Казахстан, Прикаспийский бассейн, массив Карачаганак (Афанасьева, 1987, 2000); (6) Белоруссия, Припятский прогиб (Кручек, Назаров, 1977); (7) Россия, Волго-Уральский бассейн, Мелекесская впадина (Афанасьева, 2019a); (8) Германия, Северная Бавария, Франкенвальд, массив Родахсранген (Kiessling, Tragelehn, 1994); (9) Германия, Бавария, Франкенвальд (Schmidt-Effing, 1988); (10) Франция, Эльзас, Северные Вогезы (Braun et al., 1992); (11) Россия, Восточная Сибирь, Приколымское поднятие, р. Барагы (Назаров и др., 1981; Афанасьева, 2019б).

и видов мигрантов практически одинаковая: 98 коренных видов (50.3%) и 97 видов мигрантов (49.7%). Фаменский век отличается высокой средней скоростью видообразования 10.4 вид/млн лет.

Среди радиоларий Северной Евразии в фаменском веке в настоящее время установлено 14 экозон радиоларий (текст-табл. 1). Фаменские радиоларийные экозоны имеют разный объем и длительность существования.

РАННИЙ ФАМЕН

Экозона *Haplentactinia flagellifera* — *Haplentactinia rhinophyusa*

В раннем фамене опорного разреза Ковала Свентокшиских гор Восточной Польши (рис. 1, г; рис. 5, V) В.С. Вишневской с коллегами (Vishnevskaya et al., 2002) встречены многочисленные радиолярии, представленные 31 видом из 14 родов (текст-табл. 4). Среди них 13 общих видов с комплексом радиолярий из позднего франа, а 18 видов впервые появляются в раннем фамене Польши.

Доминирующими видами среди радиолярий являются сферические пористые *Sphaerellaria* — 19 видов из семи родов (61.3%) (табл. 38, фиг. 1–5). Решетчатые и губчатые *Spumellaria* объединяют восемь видов из пяти родов (25.8%) (табл. 38, фиг. 6–10). Отличительной особенностью ассоциации является появление четырех видов иглистых *Aculearia* из двух родов (12.9%) и особенно двух видов из рода *Albaillella* (табл. 38, фиг. 11, 12).

Анализ особенностей таксономического состава раннефаменского комплекса радиолярий позволяет установить новую экозону *Haplentactinia flagellifera* — *Haplentactinia rhinophyusa*, отвечающую по стратиграфической позиции зонам конодонтов *triangularis* — *crepida* (текст-табл. 1) (Афанасьева, Вишневская, 2020).

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Retientactinosphaera magnifica*

Раннефаменские радиолярии были изучены из кремнисто-карбонатных пород задонского горизонта нижнего фамена скв. Западно-Леккеягинская-65 (инт. 2460–2467 м) Сарембой-Леккеягинского вала северо-восточной части Тимано-Печорского бассейна (рис. 1, и; рис. 16, б, III) (Афанасьева, 2000, 2011).

Раннефаменский комплекс радиолярий северо-востока Тимано-Печорского бассейна насчитывает представителей 28 видов из 16 родов (текст-табл. 4).

Среди радиолярий доминируют сферические пористые *Sphaerellaria*, объединяющие 14 видов из семи родов (50%) (табл. 39, фиг. 1–12). Немножко уступают им решетчатые и губчатые *Spumellaria*, охарактеризованные 10 видами из шести родов (35.7%) (табл. 40, фиг. 1–12).

Иглистые *Aculearia* и дисковидные *Stauraxonaria* (табл. 39, фиг. 13, 14) представлены двумя видами каждый.

Типичными и многочисленными видами раннефаменской экозоны радиолярий являются решетчатые *Polyentactinia rudihispida*, *P. suave*, губчатые *Adamasirad cathedrarius* и *Spongentactinia diplostraca* (табл. 40, фиг. 6, 7, 9, 11), а также пористые *Bientactinosphaera pinica* (табл. 39, фиг. 7).

Своеобразие ассоциации придают *Retientactinosphaera magnifica* и *Tetrentactinia barysphaera* (табл. 40, фиг. 1–4, 12).

Нижнефаменская ассоциация радиолярий рассматривается в качестве экозоны *Tetrentactinia barysphaera* — *Retientactinosphaera magnifica*, отвечающей нижнему фамену в объеме конодонтовых зон *triangularis* — *crepida* (текст-табл. 1) (Afanasyeva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012).

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Holoeciscus auceps*

Прикаспийская впадина является глубочайшим осадочным бассейном мира, особенности строения которого в верхнем палеозое позволяют отнести его, предположительно, к структурам «субокеанического» типа. По северной периферии Прикаспийской впадины разрез верхнего палеозоя представлен несколькими относительно мелководными карбонатными толщами верхнего девона нижней перми.

Массив Карачаганак является органогенной постройкой, располагающейся во внутренней прибортовой зоне к югу от северного уступа Прикаспийской впадины (рис. 1, е; рис. 18, III).

Отложения фаменского возраста повсеместно представлены биоморфно-детритовыми, водорослево-сферовыми, пелитоморфными и сферово-узурчатыми известняками, которые содержат многочисленные зеленые трубчатые известковые водоросли *Kataena* и характерные многочисленные мелкие сферические фораминиферы: *Archaesphaera minima* Suleimanov, *Vicinesphaera angulata* Antropov, *V. squailda* Antropov, *Parathurammina cushmani* Suleimanov, *P. suleimanovi* Lipina, *P. ex gr. stellata* Lipina, *P. ex gr. tuberculata* Lipina, *Radiosphaera panderosa* Reitlinger, *R. basilica* Reitlinger, *Sphaerella* sp. (Ильин и др., 1987).

Сферические скелетные остатки в шлифах традиционно рассматриваются как мелкие однокамерные фораминиферы. Вместе с тем, очень многие из них, несомненно, можно отнести к радиоляриям в силу специфики строения скелета, отличного от раковин фораминифер. Радиолярии фамена массива Карачаганак изучены в шлифах и впервые в электронном микроскопе на примере отдельных кусочков породы, обработанные уксусной кислотой и содержащих остатки радиолярий (рис. 19) (Афанасьева, 1987, 2000).

Комплекс радиолярий включает характерных представителей 12 видов из 11 родов (текст-табл. 4).

Сферические пористые *Sphaerellaria* являются доминантными и объединяют шесть видов из пяти родов (50%). Сферические губчатые *Spumellaria* объединяют три вида из трех родов (25%), а иглистые *Aculearia* представлены двумя видами из двух родов (16.7%).

Отличительной особенностью ассоциации радиолярий фамена является присутствие *Holoeciscus auceps* и радиолярий с пилломом из отряда *Pylomariata*, представленных видом *Caspiaza collaricostulata*.

Анализ морфологических особенностей и таксономического состава комплекса радиолярий массива Карачаганак позволяет установить экозону *Tetrentactinia barysphaera* — *Holoeciscus auceps* (Афанасьева, 2000;

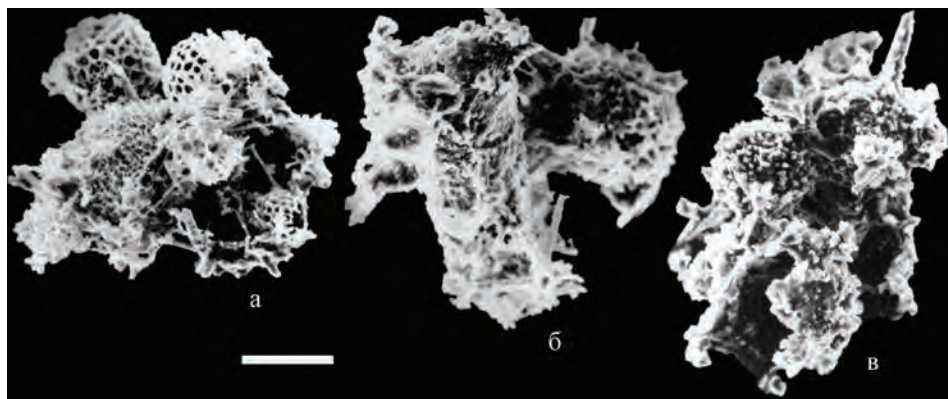


Рис. 19. Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Holoeciscus auceps*

Верхний девон, нижнефаменский подъярус. Казахстан, Прикаспийская впадина, северный борт, массив Карачаганак, скв. 27 (инт. 5305–5311 м), обр. 861280, кусочки породы, обработанные уксусной кислотой и содержащие остатки радиоларий: а – ПИН № 5311/02605 (штрих = 63 мкм): *Astroentactinia* sp., *Borisella praenuntia* (Nazarov et Ormiston, 1993), *Entactinia micula* Foreman, 1963, *Palacantholithus* sp., *Tetrentactinia barysphaera* Foreman, 1963; б – ПИН № 5311/02603 (штрих = 56 мкм): *Bientactinosphaera* sp., *Holoeciscus auceps* Foreman, 1963, *Palacantholithus* sp. А; в – ПИН № 5311/02604 (штрих = 56 мкм): *Caspiaza collaricostulata* Afanasieva, 1993, *Entactinia* sp. А, *Radiobisphaera domanicensis* (Bykova, 1955).

Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012). Фаменский возраст экозоны подтвержден данными по фораминиферам и конодонтам (Кленина, Овнатанова, 1986; Ильин и др., 1987).

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*

Богатая ассоциация радиоларий раннего фамена изучена из образцов на р. Пальник-Ю Лемвинской зоны Полярного Урала (рис. 1, н; рис. 16, б, IV) (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012).

Раннефаменский комплекс радиоларий насчитывает представителей 53 вида из 26 родов (текст-табл. 4).

Сферические пористые Sphaerellaria объединяют 21 вид из семи родов (39.6%) и являются доминантами среди радиоларий (табл. 41; табл. 42, фиг. 1–6).

Сферические губчатые и решетчатые Spumellaria охарактеризованы 15 видами из 10 родов (28.3%) (табл. 42, фиг. 7–10; табл. 43).

Иглистые Aculearia представлены восемью видами из четырех родов (15.1%) (табл. 44), среди которых необходимо особо отметить род *Holoeciscus* (три вида). Представители рода *Holoeciscus* широко распространены в Северной Америке и на Полярном Урале. В фаменских комплексах радиоларий Польши, Припятского прогиба и Тимано-Печорского бассейна они отсутствуют.

Радиолярии с пиломом из отряда Pylomariata объединяют девять видов из пяти родов (20%) (табл. 45). При этом необходимо особо отметить радиолярий из рода *Caspiaza* (табл. 45, фиг. 8–13). Они впервые появляются в отложениях фаменского возраста Полярного Урала и в течение фаменского века были распространены только в этом палеобассейне. Однако их потомки расселились более широко и известны из нижнекаменноугольных отложений Прикаспия и Тянь-Шаня.

Таким образом, яркое своеобразие комплексу придают многочисленные представители иглистых радиолярий из рода *Holoeciscus* (табл. 44, фиг. 7–10) и радиолярии с пиломом из отряда Pylomariata (табл. 45).

Нижнефаменская ассоциация радиолярий рассматривается в качестве экозоны *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*, отвечающей нижнему фамену в объеме конодонтовых зон *triangularis* — *crepida* (текст-табл. 1).

Экозона *Haplentactinia alekseevi* — *Haplentactinia vilvaensis*

Таксономически бедная, но очень своеобразная ассоциация радиолярий раннего фамена впервые была изучена в Кизеловской депрессии западного склона Среднего Урала, в 2,5 км к юго-востоку от г. Гремячинска из образцов барминских слоев на р. Вильвеа (рис. 1, л; рис. 18, I) (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012).

Разнообразие раннефаменского комплекса радиолярий характеризуется присутствием 5 видов из двух родов решетчатых Spumellaria, составляющих 83.3% от всей ассоциации радиолярий (текст-табл. 4; табл. 46, фиг. 1–13). Типичными и резко доминирующими видами радиолярий раннего фамена являются *Haplentactinia alekseevi*, *H. vilvaensis* и *H. kuzminae* (табл. 46, фиг. 2–4, 8–13).

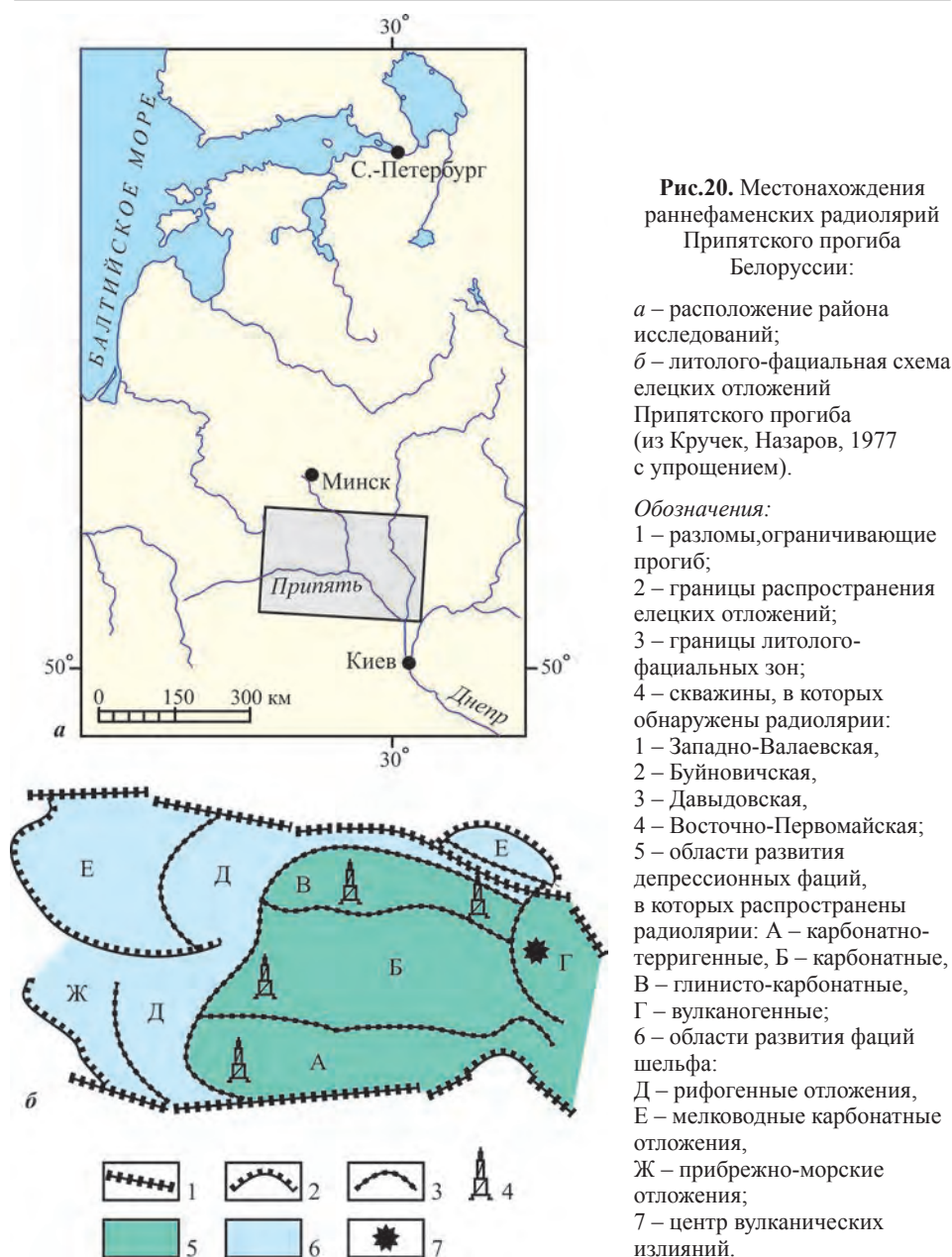
Иглистые Aculearia представлены только одним видом *Palaeothalomnus arrhinia* (Foreman, 1963) (табл. 46, фиг. 14).

Нижнефаменская ассоциация радиолярий рассматривается в качестве экозоны *Haplentactinia alekseevi* — *Haplentactinia vilvaensis*, отвечающего нижнему фамену в объеме конодонтовых зон *triangularis* — *crepida* (текст-табл. 1).

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium*

Комплекс радиолярий с *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium* раннефаменского возраста впервые был установлен и изучен Б.Б. Назаровым из елецкого горизонта Припятского прогиба Белоруссии (рис. 1, д; рис. 20) (Кручек, Назаров, 1977; Назаров, 1988).

Радиолярии установлены: (1) в скв. Западно-Валаевская 1-Р (инт. 3518– (инт. 1670–1676 м) в центральной части Припятского прогиба, (3) в скважинах Давыдовской 27-Р (инт. 3303–3336 м) и Восточно-Перво-



майской 1-Р (инт. 3003–3006 м) в северной части Припятского прогиба (рис. 20).

Вместе с радиолариями встречены спикулы губок, конодонты, растительный детрит, гониатиты, раковины пелеципод, гастропод и остракод. Возраст елецкого горизонта датирован ранним фаменом по гониатитам,

остракодам и конодонтам. Среди конодонтов установлены *Palmatolepis glabra* Ulrich et Bassler, *P. minuta* Branson et Mehl., *P. aff. quadrantinodoslobata* Sannemann, *Prioniodina smithi* Stauffer, *Scutula venusta* Sannemann (Кручек, Назаров, 1977; Назаров, 1988), характеризующие зону конодонтов rhomboidea.

Назаров (Кручек, Назаров, 1977; Назаров, 1988) отмечал исключительное видовое разнообразие раннефаменского комплекса радиолярий Припятского прогиба, который насчитывает представителей 43 видов из 22 родов (текст-табл. 4).

Сферические пористые Sphaerellaria объединяют 17 видов из шести родов (39.5%) (табл. 47, фиг. 1–9), среди которых доминируют роды *Bientactinosphaera* (шесть видов), *Entactinia* (четыре вида) и *Astroentactinia* (четыре вида).

Сферические губчатые и решетчатые Spumellaria охарактеризованы 15 видами из 10 родов (табл. 47, фиг. 10–14; табл. 48, фиг. 1–14), среди которых выделяются представители рода *Tetrentactinia* (три вида).

Иглистые Aculearia представлены 11 видами из шести родов (табл. 49, фиг. 1–14). Среди иглистых форм преобладают представители рода *Ceratoikiscum* с хорошо развитым патагием (табл. 49, фиг. 1, 2).

Нижняя граница комплекса радиолярий с *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium* в Припятском прогибе точно не определена, поскольку не известны радиолярии в подстилающих ливенских отложениях. По мнению Б.Б. Назарова (Кручек, Назаров, 1977; Назаров, 1988), она условно может быть проведена по массовому появлению *Bientactinosphaera pulcherima*, *Retientactinosphaera unimana*, *Polyentactinia suave* и *Tetrentactinia barysphaera* (табл. 47, фиг. 4, 13, 14; табл. 48, фиг. 1–3, 11–14).

Характерной особенностью экононы является преобладание губчатых Spumellaria, среди которых особенно ярко представлены *Spongentactinella exilisipina*, *S. faceta* (табл. 47, фиг. 11, 12), *Pluristratoentactinia conspissata*, *P. multisphaerata* и *Tetrentactinia barysphaera* (табл. 48, фиг. 9–14) и многочисленных *Ceratoikiscum famennium* (табл. 49, фиг. 1, 2).

Наиболее характерным сетчатыми и решетчатыми Spumellaria являются *Retientactinosphaera unimana* (табл. 47, фиг. 13, 14) и *Polyentactinia suave* (табл. 48, фиг. 1–3).

Среди пористых Sphaerellaria выделяются *Bientactinosphaera spinofoliacea*, *B. pulcherima*, *Entactinia comets* и *Helioentactinia valavica* (табл. 47, фиг. 3–9).

Раннефаменский комплекс радиолярий Припятского прогиба рассматривается в качестве экононы *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium*, отвечающей нижнему фамену в объеме конодонтовой зоны rhomboidea (текст-табл. 1) (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012).

СРЕДНИЙ ФАМЕН

Экозона *Natgorella hirsuta* — *Spinoalium melekessensis*

На территории Волго-Уральской области истинные фаменные радиолярии долгое время оставались неизвестными.

Ассоциация среднефаменных радиолярий впервые была установлена М.С. Афанасьевой (2019a) в Мелекесской впадине Волго-Уральского бассейна на двух уровнях скважины Мелекесс Р-1 (рис. 1, з; рис. 18, II). Совместно с радиоляриями Л.И. Кононова обнаружила конодонты *Palmatolepis glabra lepta* Ziegler et Huddle, 1969.

Таксономическое разнообразие ассоциации характеризуется присутствием шести видов радиолярий (текст-табл. 4): четырех видов из трех родов решетчатых *Spumellaria* (табл. 50, фиг. 1–9) и двух видов из двух родов пористых *Sphaerellaria* (табл. 50, фиг. 10–14).

Типичными видами ассоциации являются *Natgorella elegans* и *N. hirsuta* (табл. 50, фиг. 4–9), а также *Spinoalium melekessensis* (табл. 50, фиг. 11–14).

Виды *Retientactinosphaera magnifica*, *Polyentactinia rudihispida* и *Diversiacus zuraevi* представлены единичными экземплярами (табл. 50, фиг. 1–3, 10). Вместе с тем эти виды очень важны, поскольку являются общими между новой среднефаменной ассоциацией радиолярий Волго-Уральского бассейна и более древними раннефаменскими экозонами (Afanasyeva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012; Афанасьева, Вишневская, 2020) (текст-табл. 1):

- экозона *Haplentactinia flagellifera* — *Haplentactinia rhinophyusa*, Свентокшиские горы Польши;
- экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscus famennium*, Припятский прогиб Белоруссии, елецкий горизонт;
- экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*, Полярный Урал, Лемвинская зона, р. Пальник-Ю;
- экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Retientactinosphaera magnifica*, Тимано-Печорский бассейн, Сарембой-Леккеягинский вал, скв. Западно-Леккеягинская-65;
- экозона *Haplentactinia alekseevi* — *Haplentactinia vilvaensis*, западный склон Среднего Урала, р. Вильва;
- экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Holoeciscus auceps*, Прикаспийский бассейн Казахстана, массив Карачаганак.

Новая среднефаменная ассоциация радиолярий удивительно похожа на комплекс раннефаменной экозоны *Haplentactinia alekseevi* — *Haplentactinia vilvaensis* западного склона Среднего Урала. При этом таксономический состав комплексов радиолярий разный. Сходство выражается в общности морфотипов радиолярий, представленных в обоих случаях преимущественно ажурными решетчатыми скелетами, и присутствии общего вида *Polyentactinia rudihispida*.

Среднефаменная ассоциация радиолярий рассматривается в качестве экозоны *Natgorella hirsuta* — *Spinoalium melekessensis* (Афанасьева, 2019а).

Согласно заключению Л.И. Кононовой (Фортулатова и др., 2018), экозона *Natgorella hirsuta* — *Spinoalium melekessensis* характеризует часть лебедянского горизонта, которая соответствует зонам конодонтов *late marginifera* и *trachytera* (текст-табл. 1).

Открытие экозоны радиолярий *Natgorella hirsuta* — *Spinoalium melekessensis* в отложениях среднего фамена Волго-Уральского бассейна очень важно:

во-первых, это первое истинное местонахождение радиолярий среднего фамена, для которых существует контроль возраста по конодонтам *Palmatolepis trachytera* Ziegler, 1960;

во-вторых, расширяет диапазон распространения фаменных радиолярий до зон конодонтов *marginifera* и *trachytera*;

в-третьих, увеличивает морфологическое разнообразие фаменных экозон, которые отличаются друг от друга по таксономическому составу, но вместе с тем характеризуются преобладанием ажурных *Spumellaria* и имеют связующие общие виды *Retientactinosphaera magnifica* и *Polyentactinia rudihispida*.

Массив Родахсранген, Франкенвальд, Германия

На южном фланге массива Родахсранген, вдоль узкой долины Уайлдер-Родах-Бах (рис. 1, б; рис. 5, II) В. Кисслинг и Г. Трагелен (Kiessling, Tragelehn, 1994) установили четыре прекрасно сохранившихся комплекса радиолярий (R2, R3, R4 и R5) в разрезе среднего-верхнего фамена, хорошо датированного конодонтами от зоны *late marginifera* до зоны *early postera* (текст-табл. 1).

Новый подход к анализу значимости палеокомплексов радиолярий позволил автору рассмотреть описанные В. Кисслингом и Г. Трагеленом (Kiessling, Tragelehn, 1994) комплексы радиолярий в новом статусе экозон и установить четыре новые экозоны. Экозоны радиолярий сменяют друг друга вверх по разрезу массива Родахсранген и отличаются различным таксономическим составом и соотношением характерных морфотипов скелетов.

Отличительной особенностью комплексов радиолярий массива Родахсранген является широкое распространение радиолярии с пилломом и угнетенное положение губчатых морфотипов *Spumellaria*.

Радиолярии с пилломом из подсемейства *Archocyrtiinae* доминировали на уровне 38.9–48.6% от общего таксономического состава ассоциаций.

Относительное содержание губчатых морфотипов *Spumellaria*: (1) в нижней части разреза (комплекс R2) достигает 66.7%, правда, представленное только двумя видами; (2) в средней части разреза, особенно в комплексе R3,

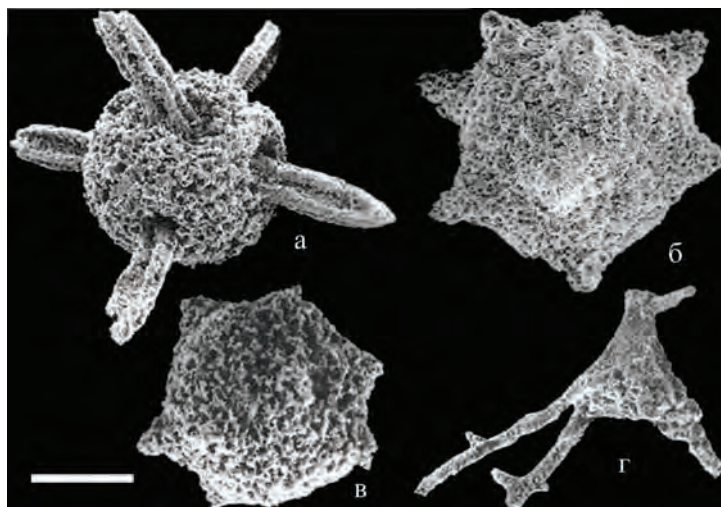


Рис. 21. Экозона *Spongactinella exilis*pina – *Tetrentactinia teuchestes*

Верхний девон, среднефаменский подъярус. Германия, Северная Бавария, Франкен-вальд, массив Родахсранген, обр. R2/1 ((Kießling, Tragelehn, 1994, pls. 4, 5, 6): а – *Spongactinella exilis*pina (Foreman, 1963), штрих = 135 мкм; б, в – *Tetrentactinia teuchestes* Foreman, 1963, штрих = 100 мкм; г – *Palaeoscenidium cladophorum* Deflandre, 1953, штрих = 100 мкм. Авторские права на фотографии радиоларий принадлежат «Издательскому подразделению Геологической службы Австрии [© Publishing Unit Geological Survey of Austria]» и используются с любезного разрешения заведующего библиотекой HR Mag. T. Hofmann.

увеличивается до семи видов (13%); (3) в позднефаменском комплексе R5 *Spumellaria* отсутствуют.

Сферические пористые *Sphaerellaria* представлены достаточно широко на уровне 27.8–33.3%, однако они полностью отсутствуют в нижней части разреза (комплекс R2).

Иглистые *Aculearia* распространены по всему разрезу, и их относительное содержание изменяется от 14.8% до 27.3%.

Экозона *Spongactinella exilis*pina — *Tetrentactinia teuchestes*

Среднефаменский комплекс радиоларии R2, описанный В. Кисслингом и Г. Трагеленом (Kießling, Tragelehn, 1994), представлен двумя видами сферических губчатых *Spumellaria* и одним видом иглистых радиоларий *Palaeoscenidium cladophorum* (текст-табл. 4; рис. 21).

Совместно с радиолариями были обнаружены конодонты: *Palmatolepis marginifera marginifera* (Ziegler), *P. glabra distorta* (Branson et Mehl), *P. glabra lepta* Ziegler et Huddle, *P. gracilis gracilis* Branson et Mehl, *P. minuta minuta* Branson et Mehl, *P. perlobata schindewolfii* Müller, *Mehlina strigosa* (Branson et Mehl). В связи с появлением *P. marginifera marginifera*, возможный возраст

этой фауны колеблется от зоны *marginifera* и до самой нижней части зоны *trachytera*. Однако красные сланцы примерно на 3–5 м ниже по разрезу содержат конодонты зоны *late marginifera*. Это ограничивает возраст данного комплекса радиолярий интервалом, включающим зоны конодонтов *latest marginifera* и *early trachytera* (Kiessling, Tragelehn, 1994).

Таким образом, ассоциация радиолярий R2 массива Родахсранген рассматривается в качестве характерного комплекса новой экозоны *Spongontactinella exilisipina* — *Tetrentactinia teuchestes* (текст-табл. 1), отвечающей интервалу среднего франа в объеме конодонтовых зон *latest marginifera* и *early trachytera*.

Экозона *Tetrentactinia spinulosa* — *Popofskyellum undulatum*

Среднефаменский комплекс радиолярии R3, описанный В. Кисслингом и Г. Трагеленом (Kiessling, Tragelehn, 1994), представлен 54 видами из 20 родов (текст-табл. 4).

Таксономическое разнообразие ассоциации характеризуется доминированием радиолярий с пиломом из отряда Pylomariata (табл. 51; табл. 52, фиг. 1–8) — 21 вид из семи родов (38.9%), и сферических пористых Sphaerellaria (табл. 53, фиг. 9–13; табл. 54) — 18 видов из пяти родов (33.3%).

Подчиненное значение имеют иглистые Aculearia (табл. 52, фиг. 9–16) — восемь видов из пяти родов (14.8%), и сферические решетчатые и губчатые Spumellaria (табл. 53, фиг. 1–8) — семь видов из трех родов (13%).

Анализ таксономического состава комплекса радиолярий позволяет выделить новую среднефаменскую экозону *Tetrentactinia spinulosa* — *Popofskyellum undulatum* в объеме средней части конодонтовой зоны *trachytera* (текст-табл. 1).

Конодонты определены из отложений примерно на 0.5–1.5 м выше, чем породы с радиоляриями, поэтому возраст образцы с радиоляриями может быть немного моложе, чем возраст образца конодонта (но не более одной подзоны) (Kiessling, Tragelehn, 1994). Комплекс конодонтов объединяет 28 видов, среди которых встречены: *Palmatolepis glabra lepta* Ziegler et Huddle, *P. rugosa* Ziegler (aboral side), *P. gracilis gracilis* Branson et Mehl, *P. perlobata schindewolfii* Müller, *Mehlina strigosa* (Branson et Mehl), *Bispathodus stabilis* (Branson et Mehl) morphotype 1, *Branmehla bohlenana* (Helms).

По мнению В. Кисслинга и Г. Трагелена (Kiessling, Tragelehn, 1994), конодонты, скорее всего, относятся к зоне *trachytera*, поскольку:

(1) *Palmatolepis rugose*, от которого сохранилась только аборальная часть, очень похож на конодонты зоны *rugosa trachytera*;

(2) ареал распространения *Palmatolepis glabra lepta* заканчивается в середине зоны *late trachytera*;

(3) в этой местности не встречаются более древние формы, особенно из групп *marginifera* и *glabra*, которые очень распространены в разрезе до начала зоны *trachytera*;

(4) первое появление *Branmehla bohlenana* сообщается чуть ниже начала зоны *trachytera* (однако стратиграфическая ценность элементов *spathognathid*, как правило, очень ограничена и должна использоваться с осторожностью).

Экозона *Archocyrtium effingi* — *Holoeciscus elongatus*

Среднефаменский комплекс радиолярии R4, описанный В. Кисслингом и Г. Трагеленом (Kiessling, Tragelehn, 1994), представлен 35 видами из 15 родов (текст-табл. 4).

В комплексе радиолярий доминируют радиолярий с пиломом из отряда Pylomariata (табл. 55) — 17 видов из пяти родов (48.6%), и сферических пористых Sphaerellaria (табл. 56, фиг. 1–11) — 11 видов из семи родов (31.4%).

Иглистые Aculearia (табл. 56, фиг. 3–18) имеют подчиненное значение — шесть видов из двух родов (17.1%), а сферические губчатые Spumellaria представлены только одним видом *Polyentactinia craticulata* Foreman, 1963 (табл. 56, фиг. 12).

Комплекс конодонтов объединяет: *Pseudopolygnathus granulosus* Ziegler, *Scaphignathus subserratus* (Branson et Mehl), *Palmatolepis gracilis gracilis* Branson et Mehl, *P. gracilis sigmoidalis* Ziegler, *P. minuta minuta* Branson et Mehl, *P. minuta schleizia* Helms, *P. perlobata helmsi* (Ziegler), *P. perlobata schindewolfii* Müller, *Polygnathus* sp. sp. (? *styriacus*), *Bispathodus stabilis* (Branson et Mehl) morphotype 1, *Branmehla inornata* (Branson et Mehl), *B. werneri* (Ziegler), *Nothognathella* sp.

Исходя из диапазона *Pseudopolygnathus granulosus*, комплекс конодонтов относится к интервалу, включающему зоны *late trachytera* и *early postera*.

Анализ таксономического состава комплекса радиолярий позволяет выделить новую среднефаменскую экозону *Archocyrtium effingi* — *Holoeciscus elongatus* в объеме средней конодонтовых зон *late trachytera* — *early postera* (текст-табл. 1).

ПОЗДНИЙ ФАМЕН

Экозона *Archocyrtium dilatipes* — *Holoeciscus* spp.

Верхнефаменский комплекс радиолярии R5, описанный В. Кисслингом и Г. Трагеленом (Kiessling, Tragelehn, 1994), представлен 11 видами из шести родов (текст-табл. 4).

Доминирующими морфотипами ассоциации являются радиолярии с пиломом представленные пятью видами из двух родов (45.5%) (табл. 57, фиг. 4–8).

Сферические пористые Sphaerellaria (табл. 57, фиг. 1–4) и иглистые Aculearia (табл. 57, фиг. 9–11) объединяют по три вида каждый.

Сферические губчатые *Spumellaria* отсутствуют.

Фауна конодонтов состоит из *Pseudopolygnathus brevipennatus* Ziegler, *Pseudopolygnathus* sp., *Palmatolepis perlobata helmsi* (Ziegler), *P. perlobata schindewolfii* Müller, *P. gracilis gracilis* Branson et Mehl, *P. gracilis sigmoidalis* Ziegler, *Bispathodus stabilis* (Branson et Mehl) morphotype 1 и morphotypes 2(?), *Branmehla inornata* (Branson et Mehl), *B. wemeri* (Ziegler).

По мнению В. Кисслинга и Г. Трагелена (Kiessling, Tragelehn, 1994), появление *Palmatolepis perlobata helmsi* вместе с *Pseudopolygnathus brevipennatus* позволяет предполагать, что возраст этого образца находится в зоне *early expansa*.

Анализ таксономического состава комплекса радиолярий позволяет установить новую позднефаменскую экозону *Archocyrtium effingi* — *Holoeciscus elongatus* в объеме конодонтовой зоны *early expansa* (текст-табл. 1).

Экозона *Entactinia herculea* — *Archocyrtium procerum*

Р. Шмидт-Эффинг (Schmidt-Effing, 1988) был первым, кто сообщил об обнаружении хорошо сохранившихся радиолярий фамена в кремнистых сланцах Франкенвальда (Бавария) (рис. 1, б; рис. 5, II) и упомянул наличие радиолярий в других местах (без дальнейшего описания).

Конкретный разрез, из которого происходили сборы радиолярий (Probe 5233), детально описан в работе (Gandl, Sdzuy, 1981), и это была первая находка фаменных радиолярий в Европе в коренном залегании. Возраст комплекса радиолярий из Франкенвальда датирован поздним фаменом на основании совместных находок радиолярий и фрагментов конодонтов *Bispathodus* sp. (Schmidt-Effing, 1988; Kiessling, Tragelehn, 1994).

Таксономическое разнообразие ассоциации характеризуется присутствием 13 видов из 10 родов радиолярий (текст-табл. 4).

Доминирующими таксонами являются сферические пористые *Sphaerellaria*, объединяющие шесть видов из четырех родов (46.2%) (табл. 58, фиг. 1–5), среди которых преобладает род *Entactinia* (три вида).

Сферические решетчатые *Spumellaria* представлены только одним видом *Polyentactinia* sp. (табл. 58, фиг. 6).

Иглистые *Aculearia* охарактеризованы четыре видами из четырех родов (30.8%) (табл. 58, фиг. 8–12).

Радиолярии с пиломом представлены двумя видами из рода *Archocyrtium* (15.4%) (табл. 58, фиг. 7).

Анализ таксономического состава комплекса радиолярий позволяет установить новую позднефаменскую экозону *Entactinia herculea* — *Archocyrtium procerum* в объеме конодонтовой зоны *early expansa* (текст-табл. 1).

Экозона *Polyentactinia perampla* — *Archocyrtium ormistoni*

А. Браун с коллегами (Braun et al., 1992) обнаружил фаменский комплекс радиолярии из Северных Вогезов в Эльзасе Франции (рис. 1, а; рис. 5, III).

Ассоциация радиолярий представлена 11 видами из семи родов (текст-табл. 4; табл. 59). Среди радиолярий доминируют сферические пористые *Sphaerellaria*, объединяющие пять видов из трех родов (45.5%) (табл. 59, фиг. 1–6), а главную роль играют представители рода *Entactinia* (четыре вида).

Сферические решетчатые *Spumellaria*, иглистые *Aculearia* и радиолярии с пиломом представлены по два вида каждый (табл. 59, фиг. 7–12).

Анализ таксономического состава комплекса радиолярий позволяет установить новую позднефаменскую экозону *Polyentactinia perampla* — *Archocyrtium ormistoni* в возможном объеме конодонтовой зоны *early expansa* (текст-табл. 1).

Экозона *Entactinia duksundiensis* — *Spongentactinia nupera*

Радиолярий дуксундинской свиты верхнего фамена были обнаружены и исследованы Б.Б. Назаровым с коллегами (Назаров и др., 1981) в верховье р. Барагы, правого притока р. Ясачной, Приколымского поднятия Восточной Сибири (рис. 1, р; рис. 22).

Комплекс радиолярий, изображенный в статье Б.Б. Назарова с коллегами (Назаров и др., 1981), отличается прекрасной сохранностью, очень своеобразен и характеризуется присутствием только сферических морфотипов.

Таксономическое разнообразие ассоциации ограничено шестью видами радиолярий из шести родов, причем все они были описаны как новые (текст-табл. 4).

Сферические губчатые *Spumellaria* представлены тремя видами из трех родов: *Pluristratoentactinia conspissata* *Spongentactinia nupera* Nazarov in Nazarov et al., 1981, *Tetrentactinia inopia* (табл. 60, фиг. 1–8).

Пористые *Sphaerellaria* тоже объединяют три вида из трех родов: *Astroentactinia valentiniae*, *Entactinia duksundiensis*, *Entactinosphaera baragensis* (табл. 60, фиг. 9–19).

Однако, судя по количеству экземпляров, указанных в описаниях видов (Назаров и др., 1981), доминантными морфотипами являются губчатые *Spumellaria* (61.5%). Типичным и наиболее обильным видом ассоциации является *Spongentactinia nupera* (30.8%) (табл. 60, фиг. 15–19).

Отсутствие в комплексе радиолярий билатерально-симметричных представителей семейства *Albaillellidae*, всесветно распространенных в карбоне и перми, позволяет уверенно отнести ассоциацию радиолярий на р. Барагы к фаменскому веку (Назаров и др., 1981).

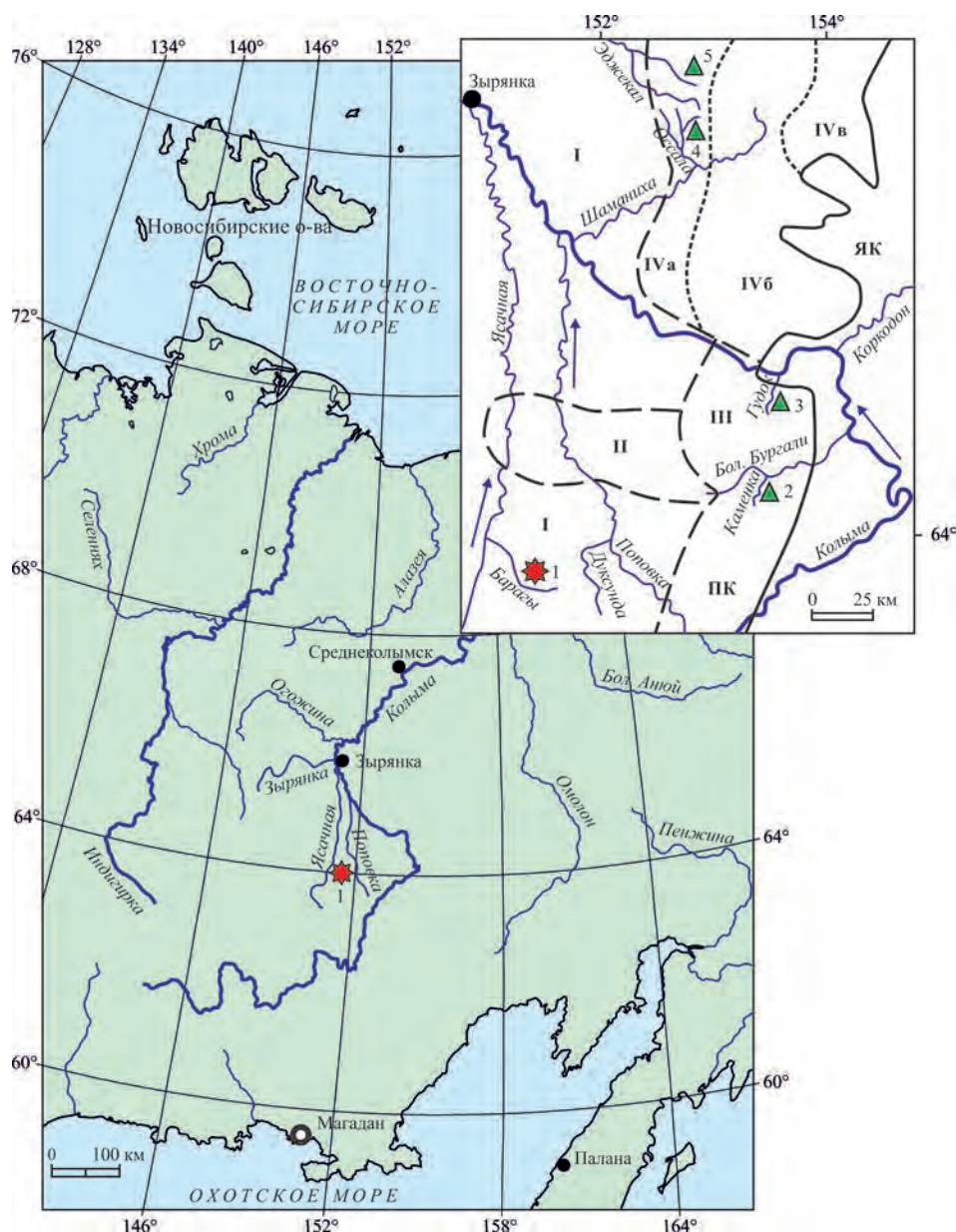




Рис. 22. Расположение разрезов дуксундинской свиты на Приколымском поднятии

Структурно-фациальные области: ПК – Приколымская, ЯК – Яно-Колымская; структурно-фациальные зоны: I – Западно-Приколымская, II – Маховикская, III – Бургалейская, IV – Восточно-Приколымская (подзоны: IVa – Сяпакинская, IVб – Ярхондонская, IVв – Нимигальская).

Обозначения:  – местонахождение радиолярий верхнего фамена на р. Барагы (1) (Назаров и др., 1981);  – обнажения дуксундинской свиты (2–5) (Гагиев, 2009): 2 – разрез Каменка-Бургали, 3 – разрез Гудок, 4 – разрез Аргали Поворот, 5 – разрез Левый Эджекал.

Особенности литологического состава и присутствие радиолярий позволили высказать предположение об относительно глубоководных условиях накопления радиоляриеносной толщи, представленной в основном фтанидами (Назаров и др., 1981).

По мнению М.Х. Гагиева (2009), девонские отложения Западно-Приколымской и Бургалийской зон (рис. 22, I, III) обладают признаками осадков глубокого шельфа. Проведенный автором морфофункциональный анализ скелетов радиолярий дуксундинской свиты уверенно подтверждает это предположение.

Особенности таксономического состава комплекса радиолярий на р. Барагы позволяют установить новую экозону *Entactinia duksundensis* — *Spongentactinia pupera*, отвечающую по стратиграфическому положению средней подсвите дуксундинской свиты в объеме конодонтовых зон верхнего фамена *expansa* — *praesulcata* (текст-табл. I) (Афанасьева, 2019б).

Глава 4

РАДИОЛЯРИИ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СРЕДНЕФРАНСКИХ БАССЕЙНОВ ДОМАНИКОВОГО ТИПА

В позднедевонской истории Русской платформы массовое развитие кремневых организмов (радиолярий и губок) отличалось устойчивой избирательной приуроченностью к акваториям восточной части Русской платформы, отличавшейся высоким содержанием кремнезема в морской воде (Быкова, 1955; Максимова, 1975; Афанасьева, 2000; Афанасьева, Михайлова, 2001). С востока и с запада область развития кремневых организмов была ограничена глубинными разломами и выходами эффузивов. Здесь наблюдается «совпадение пышного развития губок и радиолярий с интенсивным поступлением в бассейн вулканогенных материалов, в том числе кремнезема» (Максимова, 1975, с. 24).

Повышенное содержание кремнезема в водах морей и океанов может быть связано как с собственно вулканическими извержениями, так и с сопровождающими их процессами флюидной разгрузки в зонах разломов океанской коры. В местах флюидной разгрузки на дне океана создаются повышенные концентрации кремнезема, который используется организмами для постройки скелета (Сывороткин, 1998, 2002; Егоркин, 2000).

Содержание кремния в районах поступления ювенильных вод может возрастать в 20–40 раз по сравнению с обычным, а распространяться такая кремнистая вода может даже на сотни километров (Максимова, 1975; Лисицын, 1978; Клевцова, 2000). Более того, максимумы кремнезема (65–70%) в консолидированной коре приходятся именно на восточные окраины Русской платформы (Егоркин, 2000). Однако по мере удаления от разломов к западу высококремнистые породы доманика быстро сменяются практически чистыми известняками с известковыми фаунистическими остатками, *но без радиолярий*.

Таким образом, развитие зон повышенного биоразнообразия кремневых организмов контролируется тектоническими факторами: над зонами разломов, источниками питательных веществ эндогенной природы, создаются уникальные условия для жизни. Кроме того, районы распространения богатых ориктоценозов губок и радиолярий совпадают с зонами авлакогенов (Klevtsova, Afanasieva, 1998; Афанасьева, 2000).

Модель цикличного изменения экологических условий среднефранских бассейнов доманикового типа

В разрезе доманиковой свиты среднего франа на юге Тимано-Печорского бассейна отмечается закономерное чередование двух основных разновидностей отложений: с одной стороны, черные битуминозные породы, обогащенные органическим веществом, но совершенно лишенные каких-либо скелетных остатков, а с другой стороны, слои известняков, буквально переполненные скелетами различных организмов, но с низким содержанием $C_{орг}$.

Важным фактором, контролирующим соотношение в осадке органического вещества и скелетов различных организмов, является придонное сероводородное заражение. Оно создает совершенно особые условия с господством строго восстановительных реакций с самого начала фоссилизации органического вещества.

Сероводородное заражение способствует накоплению органического вещества, продуцируемого кремнистыми организмами, и, одновременно, уничтожает вещественные (скелетные) доказательства существования этих же организмов.

Реконструкция экологической обстановки на юге Тимано-Печорского бассейна в доманиковое время позволила разработать модель цикличного формирования пород доманикового типа в условиях сероводородного заражения (рис. 23) (Афанасьева, 2000; Афанасьева, Михайлова, 2001).

Периодические выбросы по разломам больших масс эндогенных питательных веществ в тепловодных условиях тропического моря способствовали, временами, «вспышкам» общей биопродуктивности одноклеточных водорослей (*Acrisarcha* и *Tasmanaseae*) и радиолярий, а также разнообразных аммоноидей, многочисленных тентакулитов, остракод, бухий, лингул и рыб (рис. 23, а).

После естественной биологической гибели организмов, осевшее на дно органическое вещество быстро окисляется кислородом придонного слоя воды за счет жизнедеятельности аэробных бактерий. И если органического вещества мало, оно разлагается полностью. Окисляясь кислородом воды до серы, сероводород выходит из реакции и отравления воды не создает.

Если же органического вещества много, т.е. оно превалирует над минеральной составляющей осадка, то сероводород, не успевая окисляться, отравляет придонный слой застойной необновляемой воды и граница между окислительной и восстановительной средой проходит высоко над осадком в толще воды (рис. 23, б).

Вероятно, именно массовое цветение фитопланктона (возможно, акри-тарх и тасманитесов) этих стоячих вод поставляло огромные количества углеводных веществ биомассы морских водорослей и вызывало невероятный расцвет зоопланктона, особенно радиолярий. Но, с другой стороны, именно массовое цветение фитопланктона и широкое развитие зоопланктона (в том числе радиолярий) в верхних аэрируемых и хорошо освещенных

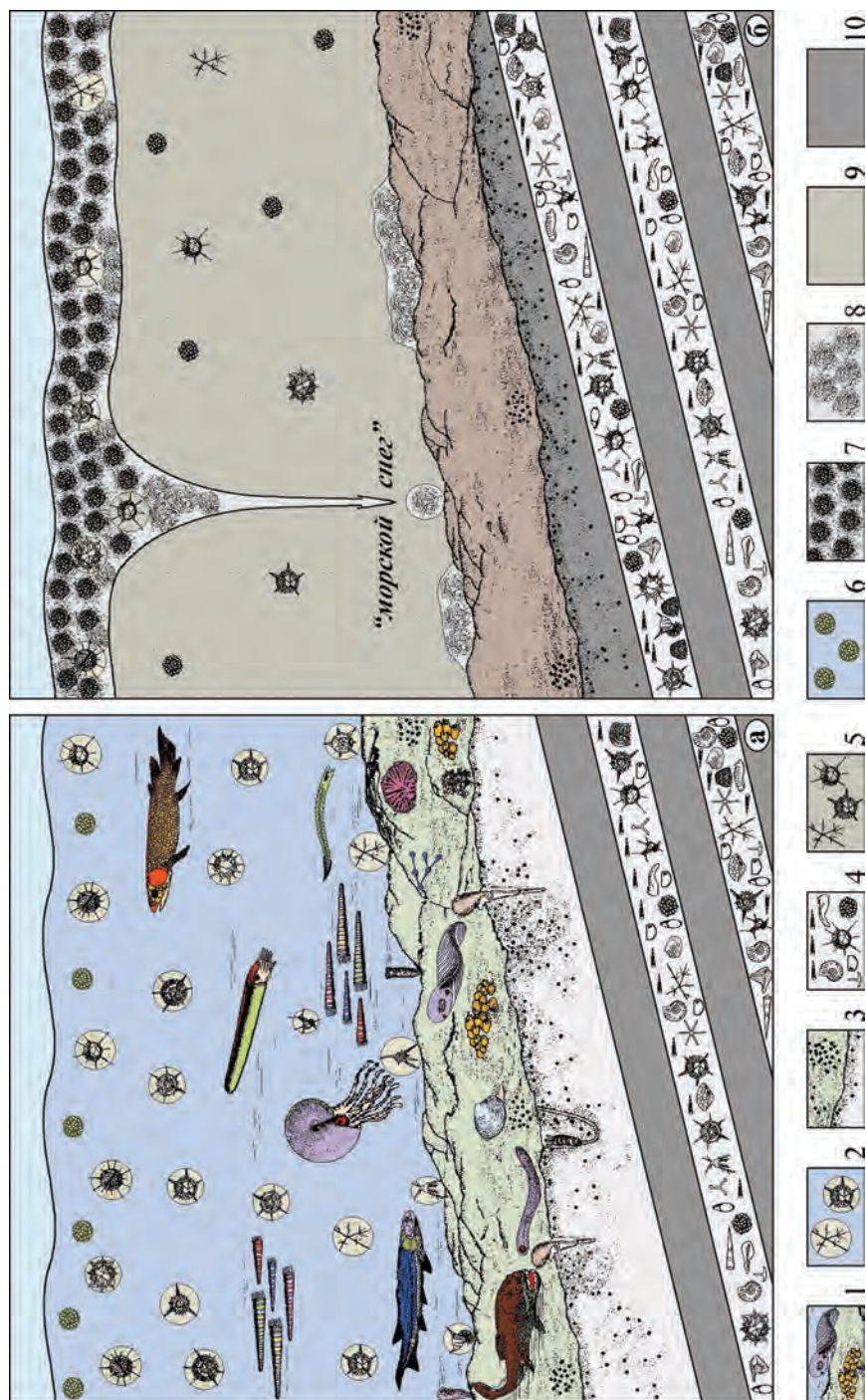


Рис. 23. Модель циклического формирования пород доманикового типа в условиях сероводородного заражения (Афанасьева, 2000):

слоях воды ограничивает аэрацию более глубоких водных слоев. Обильный фито- и зоопланктон покрывает поверхность моря слоем в несколько метров толщины, под которым создаются бескислородные условия сероводородного заражения.

В это время идет «морской снег», когда скопления обедненного кремнеземом фитопланктона и хлопьев внеклеточной органики оседают на дно в виде студнеобразных масс.

Все это и вызывает в отдельные временные моменты гибель бентосных форм и подавление жизнедеятельности аэробных бактерий. Вместе с тем в условиях сероводородного заражения широкое развитие получают анаэробные бактерии, обладающие способностью восстанавливать сульфаты и за счет этой реакции получать энергию для жизни.

Организмы умирают. Их остатки, не будучи употребленными в пищу другими живыми существами, собираются на дне, образуя радиоляриево-водорослевые тафоценозы.

Однако благоприятная экологическая ситуация постепенно восстанавливается, и вновь начинается расцвет жизненных форм. Затем вновь происходит массовое цветение фитопланктона и вновь все это заканчивается сероводородным заражением и гибелью организмов.

Такие «волны жизни» исчезают так же быстро, как и появляются (Вернадский, 1926, 1983). Итак, мы наблюдаем закономерную циклическую смену богатых ассоциаций разнообразных морских организмов радиоляриево-водорослевыми комплексами, отражающую различные условия существования организмов в среднефранском Доманиковом палеоморе.

Экология радиолярий Доманикового палеоморя

Экологические условия среднефранского Доманикового палеоморя на юге Тимано-Печорского бассейна отразилась на морфологических особенностях скелетов радиолярий и таксономическом составе подэкзон раннего, среднего и позднего доманикового времени среднего франа.

Среди радиолярий доманиковой свиты выделены две морфологических группы: сферические представители классов *Sphaerellaria* и *Spumellaria* (S)

← а – стадия расцвета жизни и характер обитания некоторых морских организмов, б – стадия сероводородного заражения.

Обозначения: 1 – некоторые обитатели доманикового моря, 2 – живые радиолярии, 3 – бактерии, 4 – известняки и ориктоценоз, 5 – скелеты радиолярий, 6 – водоросли (акритархи, тасманитесы), 7 – водоросли и внеклеточная органика, 8 – «морской снег», 9 – сероводородное заражение, 10 – кремнеизвестняки, богатые органическим веществом. Соотношения размеров разных организмов не соблюдены.

Рисунки отдельных девонских организмов приведены из публикаций: Палеонтология беспозвоночных, 1962; Назаров, 1988; Михайлова, Бондаренко, 1997; Рич и др., 1997.

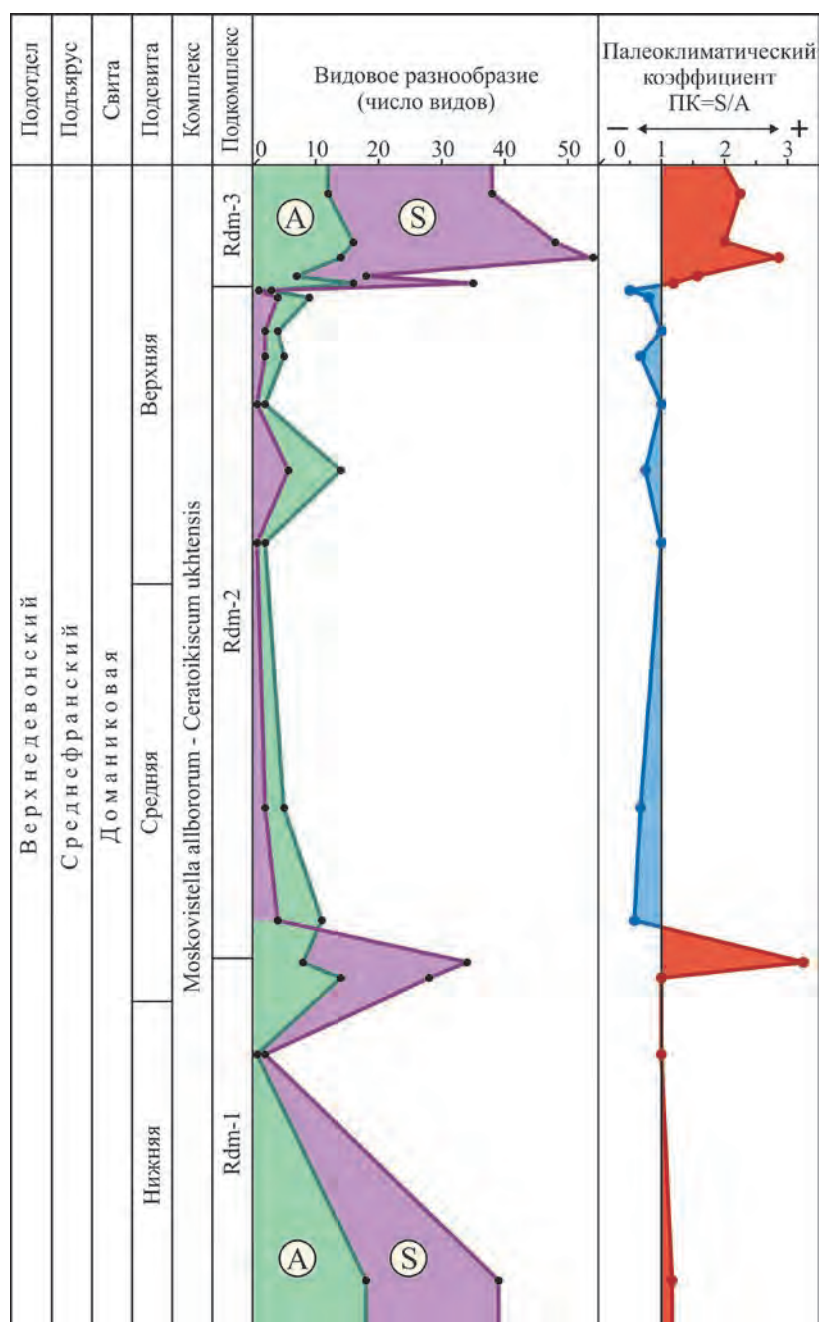


Рис. 24. Особенности распределения иглистых (A) и сферических (S) таксонов радиолярий в отложениях доманиковской свиты Тимано-Печорского бассейна (на примере разреза скв. Шуда-Яг-1003)

Обозначения: (A) иглистые представители Aculearia, (S) сферические таксоны Sphaerellaria и Spumellaria.

и иглистые морфотипы класса *Aculearia* (A), отличающиеся избирательной приуроченностью к разным зонам моря.

Интересно отметить, что диапазон изменения разнообразия иглистых *Aculearia* в нижней и верхней части разреза доманиковой свиты примерно одинаков и колеблется от 8–18 до 7–16 видов в образце.

Содержание же сферических морфотипов *Sphaerellaria* и *Spumellaria*, напротив, изменяется очень резко: в нижней части разреза их мало (21–26 видов), в средней они играют явно подчиненную роль (2–5 видов), а в верхней части разреза резко возрастает их обилие и разнообразие (до 40 видов) (рис. 24).

Очевидно, экологическая ситуация в середине доманикового времени допускала преимущественное развитие только относительно холодолюбивых иглистых форм *Aculearia*, приобретающих при данных условиях доминантное значение в ассоциации радиолярий.

На основании изменения количественного соотношения морфологических групп радиолярий установлен палеоклиматический коэффициент $PC=S/A$, согласно которому преобладание в осадке иглистых радиолярий над сферическими таксонами ($PC \leq 1$) указывает на более холодные воды среды обитания радиолярий и наоборот (рис. 24) (Афанасьева, 2000).

Подзона Rdm-1 характеризуется невысоким общим видовым разнообразием сферических *Sphaerellaria* и *Spumellaria* (42 вида) и иглистых *Aculearia* (23 вида) ($PC \geq 1$). Вместе с тем иглистые радиолярии играют заметную роль в палеобиоценозе раннего доманика и насчитывают до 61% от общего числа особей.

Подзона Rdm-2 отличается крайне низким общим видовым разнообразием как представителей сферических морфотипов (12 видов), так и иглистых *Aculearia* (10 видов).

Условия палеоморя в середине доманикового времени, вероятно, были мало благоприятны для развития органического мира. Возможное похолодание климата близ границы распространения нижней и средней подзон радиолярий вызвало инверсию соотношения сферических и иглистых радиолярий в пользу доминирования видов *Aculearia*. Очевидно, экологическая ситуация в середине доманика допускала развитие только относительно холодолюбивых иглистых *Aculearia*, формировавшихся на фоне возможного поступления холодных талых вод, приобретая при данных условиях доминантное значение ($PC \leq 1$).

О неблагоприятных условиях среды обитания может также свидетельствовать отклонение в морфологии скелетов радиолярий и появление видов-уродов, отличающихся развитием раздвоенных или, наоборот, сближенных, сдвоенных игл: *Moskovistella mira* и *Entactinia bifida* (табл. 22, фиг. 3, 4).

Подзона Rdm-3 выделяется очень высоким содержанием *Sphaerellaria* и *Spumellaria*, представленных 89 видами. При этом в нижней части разреза общее видовое разнообразие сферических таксонов составляло 42 вида, а в средней части — только 12 видов.

Численность и видовое разнообразия иглистых *Aculearia* в верхней части разреза доманика составляет 33 вида ($PC \geq 1$), то есть приблизительно аналогично видовому разнообразию *Aculearia* в подзоне Rdm-1 — 23 вида, однако возрастает в три раза по сравнению со средней частью разреза — 10 видов (рис. 24).

Произошедшее в конце доманикового времени общее потепление климата, вероятнее всего, вызвало стабилизацию условий теплого палеоморя (Тихий, 1975). Изменение условий среды обитания в конце доманика сопровождалось резким увеличением общего количества особей радиолярий (более 1000 экз./г породы).

Глава 5

РАДИОЛЯРИИ МИГРАНТЫ И АБОРИГЕНЫ

Первая половина фаменского века является временем значительного расширения морского бассейна Русской платформы в результате проникновения Уральского палеоокеана на ее центральные и северные территории. К концу фамена отмечается постепенное сокращение занятых морем площадей, совпавшее с глобальной регрессией на рубеже фамена и турне (Alekseev et al., 1996; Фокин, Никишин, 1999; Мизенс, 2003).

Радиолярии были распространены в пределах акваторий внутреннего шельфа с чередованием относительно мелководных и несколько более глубоководных обстановок. Это, главным образом, северо-восток Тимано-Печорского бассейна, Полярный и Средний Урал, Волго-Уральский бассейн, север Прикаспийского бассейна Казахстана и Свентокшиские горы Польши, т.е. окраинные шельфовые акватории Древнерусского континента (рис. 25).

Сведения о структуре ассоциаций радиолярий позволяют проследить возможные направления миграции радиолярий прошлого и установить зависимость модификации биоты от изменений в среде обитания, а также позволяют восстановить условия обитания радиолярий в морских бассейнах внутреннего или внешнего шельфа. Впервые особенности миграции и оседлости радиолярий рассматривались нами при описании коренных видов и экспансии видов-мигрантов девона (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012; Afanasieva, 2019, 2020) и перми (Афанасьева, Амон, 2017а,б).

Коренные виды и виды мигранты

Радиолярии девона представлены коренными видами и видами мигрантами, которые из века в век попеременно сменяют свое доминирование друг над другом (рис. 7).

Статистический анализ особенностей миграции и оседлости радиолярий девона на примере отдельных коренных видов и экспансии видов мигрантов из классов Sphaerellaria, Spumellaria, Aculearia и Stauraxonaria впервые показал, что в каждом конкретном регионе (Afanasieva, 2019):

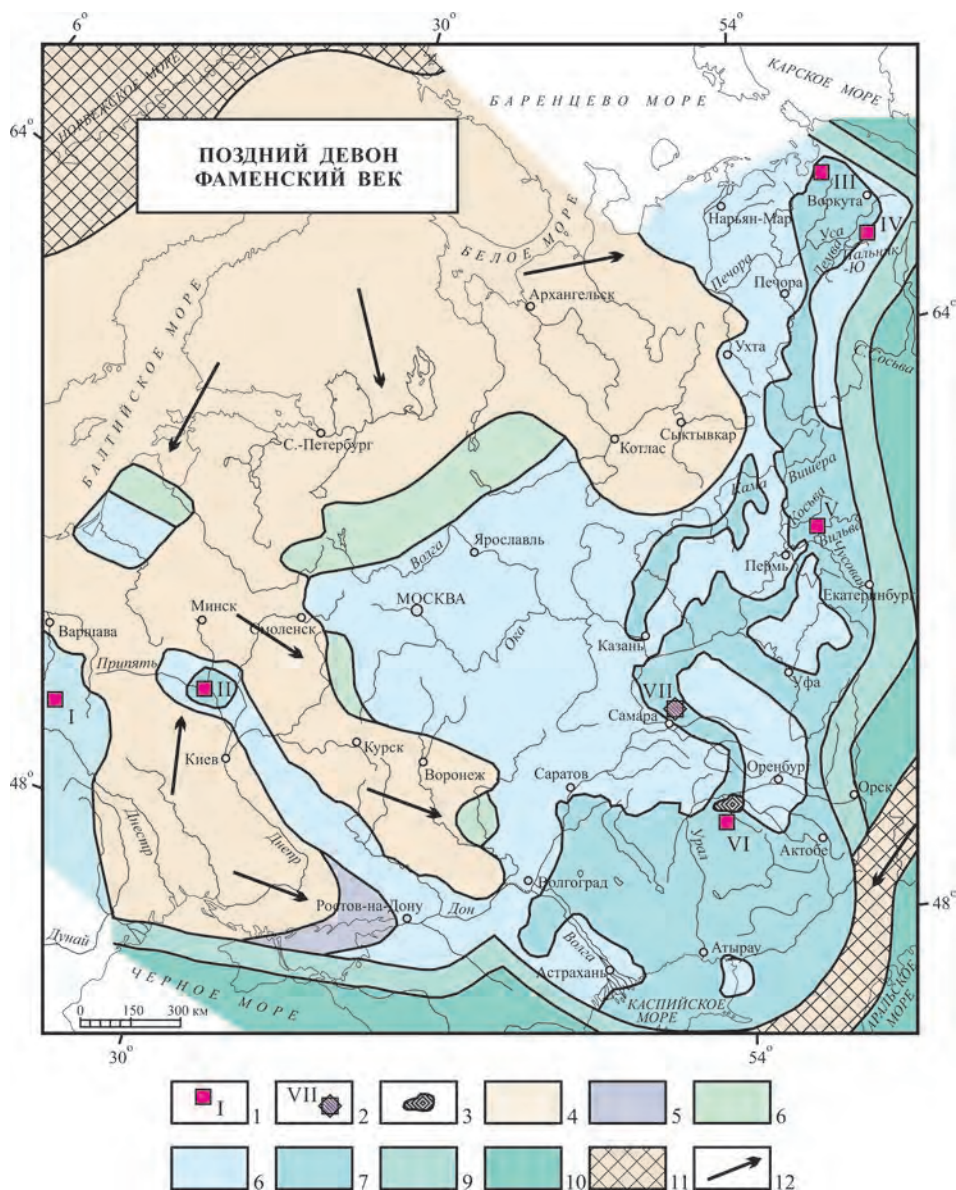


Рис. 25. Распространение радиоларий в акваториях фамена Русской платформы и Большого Урала (Афанасьева, 2000 с дополнениями и изменениями)

Обозначения: 1 – местонахождение радиолярий раннего фамена: (I) Польша, Свентокшиские горы, (II) Белоруссия, Припятский прогиб, (III) Тимано-Печорский бассейн, Сарембой-Леккеягинский вал, скв. Западно-Леккеягинская-65, (IV) Полярный Урал, Лемвинская зона, р. Пальник-Ю, (V) Средний Урал, р. Вильва, (VI) Казахстан, Прикаспийский бассейн, массив Карачаганак; 2 – местонахождение радиолярий среднего фамена: Волго-Уральский бассейн, Мелекесская впадина, скв. Мелекес P-1 (I – Vishnevskaya et al., 2002; Афанасьева, Вишневская, 2020; II – Кручек, Назаров, 1977; III, VI – Афанасьева, 2000; IV, V – Afanasieva, Amon, 2011; →

- доминируют виды аборигены, которые насчитывают более 2 коренных видов в роде;
- внедрение радиолярий в новые экологические ниши осуществлялось филогенетически молодыми видами мигрантами в составе 1–2 видов в роде;
- виды-мигранты могут быть региональными и межokeанскими.

Кроме этого, интересно отметить, что экспансия видов мигрантов негативно отражалась на скорости видообразования. При доминировании мигрантов в эмсском и живетском веках скорость видообразования составляла, соответственно, 1.0–2.2 вид/млн лет. В относительно благоприятных условиях обитания в эйфельском, франском и фаменском веках, когда расцветали и преобладали коренные виды, скорость видообразования увеличивалась, соответственно, до 8.6, 13.8 и 10.4 вид/млн лет (*рис. 7*).

Экспансия видов мигрантов, с одной стороны, расширяла границы распространения таксонов, а с другой стороны, способствовала угасанию таксономической индивидуальности радиоляриевых экзон, подчеркнутой коренными видами.

Эмсский век раннего девона представлен 26 видами, из которых 16 видов (61.5%) продолжили освоение акваторий северной Евразии, что может свидетельствовать о первой волне экспансии видов мигрантов после катастрофических событий на границе силура и девона.

В среднем и позднем девоне количество коренных видов превалирует над видами мигрантами, но с тенденцией ослабления доминирования на уровне: 80% в эйфеле, 52.6% во фране и 50.3% в фамене.

Только в эмсском и живетском веках наблюдается явление преобладания видов мигрантов, составлявших 61.5% и 52.2%, соответственно (*рис. 7*).

Виды мигранты и аборигены среди ранне-среднефаменских радиолярий

Радиолярии раннего и среднего фамена морских шельфовых в бассейнах Русской платформы и ее обрамления насчитывают 95 видов из 39 родов (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012) (*рис. 26*). Среди них 39 видов из 11 родов (41.1%) принадлежит сферическим пористым представителям

→ Афанасьева, Амон, 2012; VII – Афанасьева, 2019); 3 – массив Карачаганак; 4 – суша; 5–7 – внутренний шельф: 5 – море повышенной солености, 6 – море пониженной солености, 7 – море нормальной солености; 8 – внешний шельф; 9 – континентальный склон; 10 – дно палеоокеана; 11 – активные складчатые пояса; 12 – основные направления сноса обломочного материала. Палеобиогеографическая схема составлена по данным: Тихомиров, 1967, 1995; Сорокин, 1978; Трохова, 1991; Меннер и др., 1991; Беляева и др., 1992; Racki, 1992, 1997; Родионова и др., 1995; Menner et al., 1996; Nikishin et al., 1996; Pushkin, 1997; Yunusov et al., 1997; Фокин, 1998.

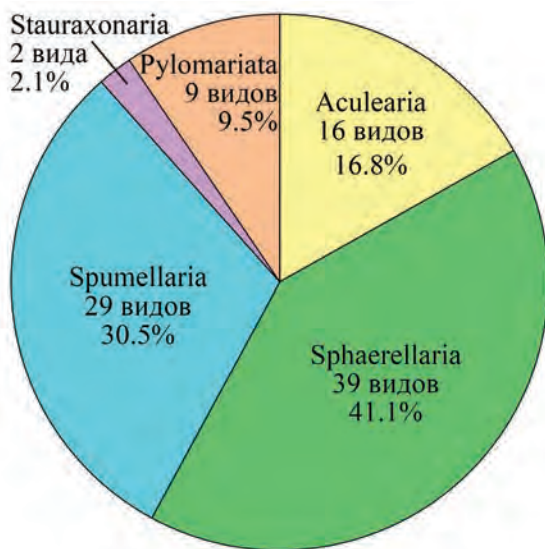


Рис. 26. Радиолярии фауны Русской платформы и ее обрамления

класса Sphaerellaria и 29 видов из 13 родов (30.5%) относятся сферическим решетчато-губчатым таксонам из класса Spumellaria. Представители иглистых радиолярий из класса Aculearia насчитывают 16 видов из семи родов (16.8%). Радиолярии с пиломом из отряда Pylomariata объединяют девять видов из шести родов (9.5%), а к радиоляриям из класса Stauraxonaria относится только два вида из двух родов (2.1%).

Анализ таксономического состава семи экзон радиолярий раннего и среднего фауны Русской платформы и ее обрамления выявил интересные закономерности соотношений видов мигрантов и аборигенов (рис. 27; рис. 28).

I. Экзона *Haplentactinia flagellifera* — *Haplentactinia rhinophyusa* Свентокшиских гор Польши (Vishnevskaya et al., 2002; Афанасьева, Вишневская, 2020) представлена 31 видом из 14 родов, из которых 15 коренных видов (48.4%) и 16 видов-мигрантов (51.6%).

Пористые Sphaerellaria объединяют 19 видов (61.3%) из семи родов: мигранты — 10 видов из пяти родов, аборигены — девять видов из пяти родов. Губчатые и решетчатые радиолярии класса Spumellaria представлены восемью видами (25.8%) из пяти родов: мигранты — четыре вида из трех родов, аборигены — четыре вида из трех родов. Иглистые Aculearia охарактеризованы четырьмя видами (12.9%) из шести родов: мигранты — два вида из одного рода, аборигены — два вида из одного рода.

Индекс миграции Sphaerellaria (2.0), Spumellaria (1.3) и Aculearia (2.0) свидетельствует о мобильности видов-мигрантов.

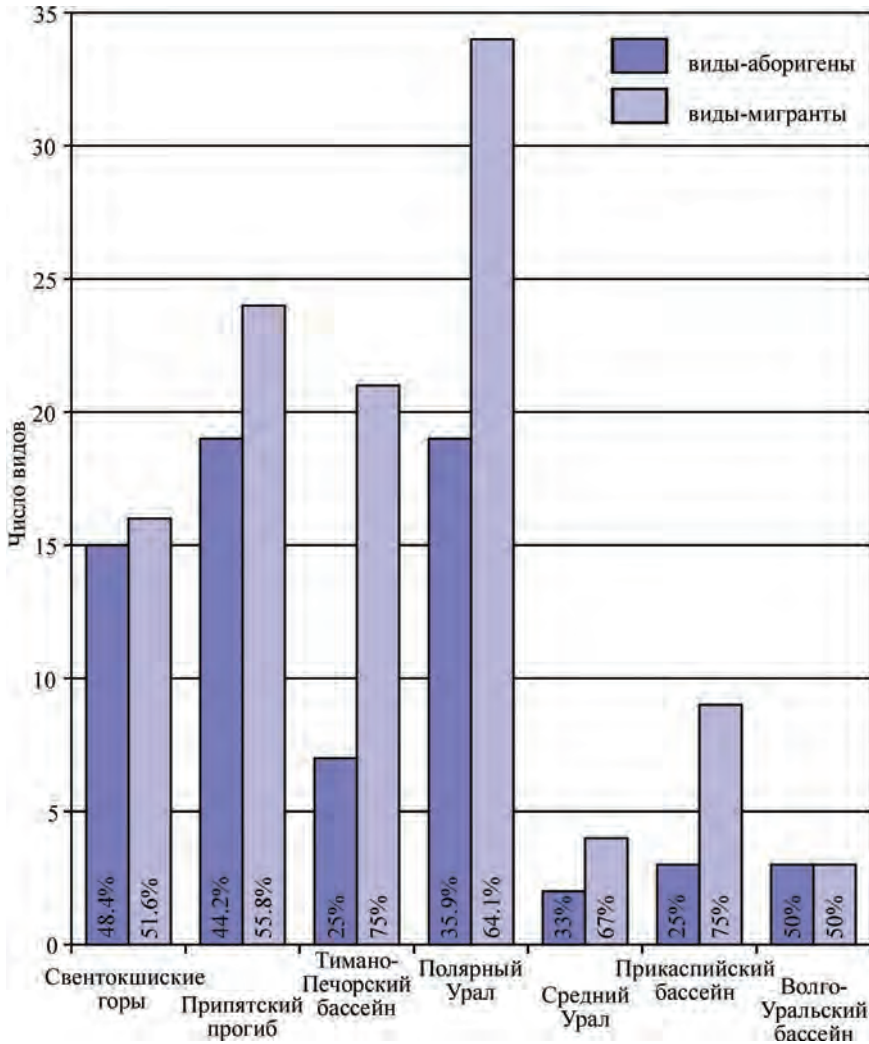


Рис. 27. Соотношение видов аборигенов и мигрантов радиолярий фауны в палеобассейнах Русской платформы и ее обрамления

II. Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium*
 задонско-елецкого горизонта Припятского прогиба (Кручек, Назаров, 1977) насчитывает 43 вида из 22 родов, из них 19 коренных видов (44,2%) и 24 вида-мигранта (55,8%).

Пористые *Sphaerellaria* объединяют 17 видов (39,5%) из шести родов: мигранты — 10 видов из пяти родов, аборигены — семь видов из трех родов. Губчатые и решетчатые радиолярии класса *Spumellaria* представлены 15 видами (34,9%) из 10 родов: мигранты — девять видов из семи родов,

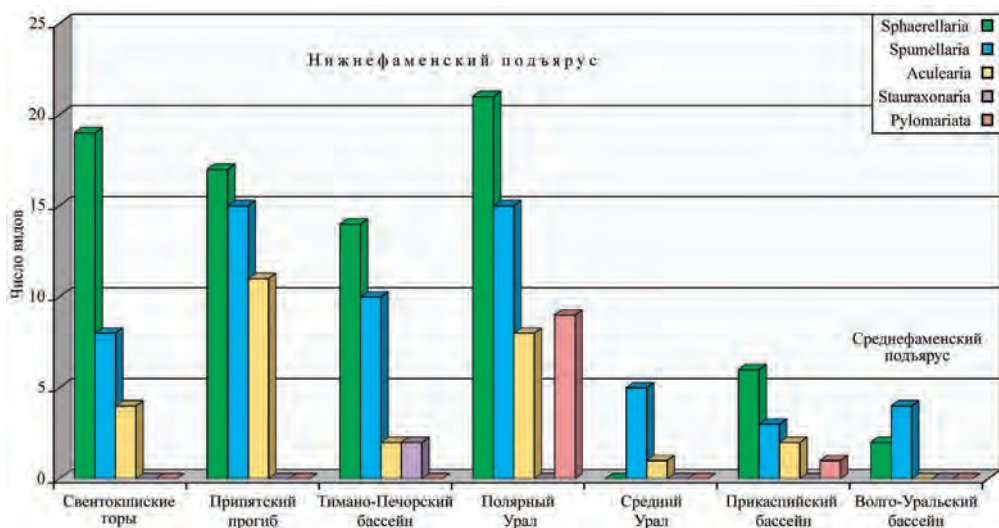


Рис. 28. Таксономический состав радиолярий в экзонах фауны

аборигены — шесть видов из шести родов. Иглистые Aculearia охарактеризованы 11 (25.6%) видами из шести родов: мигранты — пять видов из трех родов, аборигены — шесть видов из пяти родов.

Индекс миграции Sphaerellaria (2.0), Spumellaria (1.3) и Aculearia (1.7) свидетельствует о мобильности видов-мигрантов.

III. Экзона *Tetrentactinia barysphaera* — *Retientactinosphaera magnifica*

Тимано-Печорского бассейна представлена 28 видами из 16 родов (Афанасьева, 2000; Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012), из них семь коренных видов (25%) и 21 вид-мигрант (75%).

Пористые Sphaerellaria объединяют 14 видов (50%) из семи родов: мигранты — 11 видов из шести родов, аборигены — три вида из двух родов. Губчатые и решетчатые Spumellaria охарактеризованы 10 видами (35.8%) из шести родов: мигранты — девять видов из пяти родов, только один вид-абориген. Иглистые Aculearia (7.1%) представлены только одним видом-мигрантом и одним видом-аборигеном. Ставраксонные радиолярии (7.1%) объединяют только два вида-аборигена из двух родов.

Индекс миграции свидетельствует о мобильности видов-мигрантов (Sphaerellaria — 1.8, Spumellaria — 1.8, Aculearia — 1.0, Stauraxonaria — 1.0).

IV. Экзона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera* Полярного Урала объединяет 53 вида радиолярий из 26 родов (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012), из них 19 коренных видов (35.9%) и 34 вида-мигранта (64.1%).

Пористые *Sphaerellaria* представлены 21 видом (39.6%) из семи родов: мигранты — 14 видов из семи родов, аборигены — семь видов из трех родов. Губчатые и решетчатые *Spumellaria* охарактеризованы 15 видами (28.3%) из 10 родов: мигранты — 13 видов из 10 родов, аборигены — два вида из двух родов. Иглистые *Aculearia* объединяют только восемь видов (15.1%) из четырех родов: мигранты — шесть видов из трех родов, аборигены — два вида из одного рода. Радиолярии с пиломом представлены девятью видами-аборигенами (17.0%) из шести родов.

Индекс миграции *Sphaerellaria* (2.0), *Spumellaria* (1.3) и *Aculearia* (2.0) свидетельствует о молодости и мобильности видов-мигрантов.

V. Экозона *Haplentactinia alekseevi* — *Haplentactinia vilvaensis* Среднего Урала (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012) объединяет всего шесть видов из трех родов, из которых два коренных вида (33.3%) и четыре вида-мигранта (66.7%).

Комплекс отличается ярким доминированием решетчатых *Spumellaria* (83.3%) с индексом оседлости 2.0 и индексом миграции 1.5, что свидетельствует о молодости и мобильности таксонов. Иглистые *Aculearia* представлены только одним мобильным видом-мигрантом.

VI. Экозона *Natgorella hirsuta* — *Spinoalium melekessensis* Волго-Уральского бассейна (Афанасьева, 2019) объединяет всего шесть видов из пяти родов, из которых три коренных вида и три вида-мигранта.

Таксономическое разнообразие комплекса радиолярий характеризуется присутствием четырех видов (66.7%) из трех родов решетчатых *Spumellaria* и двух видов (33.3%) из двух родов пористых *Sphaerellaria*.

Индекс миграции 1.0 свидетельствует о молодости и мобильности видов-мигрантов *Sphaerellaria* и *Spumellaria*.

VII. Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Holoeciscus auceps* массива Карачаганак Прикаспийского бассейна представлена 13 видами из 12 родов (Афанасьева, 2000), из которых три коренных вида (23.1%) и 10 видов-мигрантов (76.9%).

Радиолярии из класса *Sphaerellaria* охарактеризованы шестью видами (46.2%) из пяти родов: мигранты — три вида из трех родов, аборигены — три вида из двух родов. Губчатые радиолярии из класса *Spumellaria* объединяют четыре вида-мигранта (30.8%) из четырех родов. Иглистые *Aculearia* представлены два видами-мигрантами из двух родов, а радиолярии с пиломом только одним видом-мигрантом *Caspiaza collaricostulata*.

Индекс миграции свидетельствует о молодости и мобильности видов-мигрантов (*Sphaerellaria* — 1.0, *Spumellaria* — 1.0, *Aculearia* — 1.0).

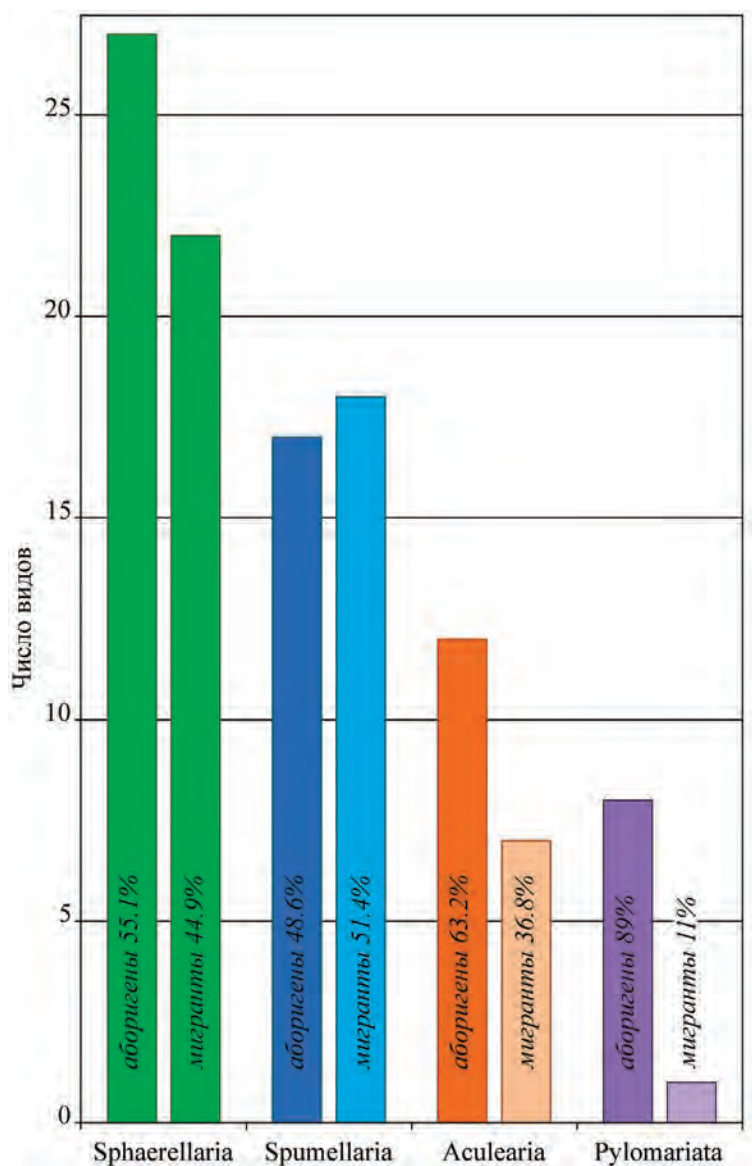


Рис. 29. Соотношение видов аборигенов и мигрантов в разных классах радиолярий фауны

Закономерности миграции радиолярий фауны

Количество видов-мигрантов в разных экзонах радиолярий фауны изменяется от 50% до 75% (рис. 27), а в разных классах количество видов-мигрантов изменяется от 11% до 51.4% (рис. 29).

Большее половины решетчатых и губчатых видов *Spumellaria* (18 видов, 51.4%) отличается стремлением к миграции. Средний индекс миграции *Spumellaria* составляет 1.6. Высокий индекс оседлости характерен только для рода *Haplentactinia* — 3.

Сферические пористые *Sphaerellaria* отличаются преимущественной оседлостью существования видов-аборигенов (27 видов, 55.1%). Средний индекс оседлости *Sphaerellaria* составляет 3.3, из которых три рода отличаются очень высоким индексом оседлости: *Bientactinosphaera* — 10, *Entactinia* — 8 и *Astroentactinia* — 3. Индекс миграции 1.0 типичен только для четырех видов из родов: *Borisella*, *Diversiacus*, *Helioentactinia* и *Ornatoentactinia*.

Среди иглистых *Aculearia* виды-мигранты представлены семью видами (36.8%) со средним индексом миграции 1.75. При этом отмечен тренд уменьшения таксономического разнообразия: от 11 видов в Припятском прогибе и восьми видов на Полярном Урале, до четырех видов в Польше, по два вида в Тимано-Печорском и Прикаспийском бассейнах и только одного вида на Среднем Урале (рис. 28).

Радиолярии с пиломом из отряда *Pylomariata* объединяют девять видов, среди которых восемь видов характеризуются оседлостью обитания. И только один вид *Caspiaza collaricostulata* отличается склонностью к миграции и встречен на Полярном Урале и на Севере Прикаспийского бассейна.

Сравнение видового состава семи экозон радиолярий раннего и среднего фамена показало частоту встречаемости видов-мигрантов на уровне 50.0% — 76.9% (рис. 27). При этом во всех экозонах радиолярий отмечено высокое содержание решетчатых и губчатых таксонов из класса *Spumellaria* (25–35.8%), являющихся в некоторых случаях доминантами (67–83.3%) (рис. 28):

- экозона *Haplentactinia flagellifera* — *Haplentactinia rhinophyusa*, разрез Ковала Свентокшиских гор Восточной Польши, ранний фамен — 25.8% (Vishnevskaya et al., 2002; Афанасьева, Вишневская, 2020);
- экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*, Полярный Урал, экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium*, Припятский прогиб Белоруссии, ранний фамен — 34.9% (Кручек, Назаров, 1977; Назаров, 1988);
- экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Retientactinosphaera magnifica*, Тимано-Печорский бассейн, Сарембой-Леккеягинский вал, ранний фамен — 35.7% (Афанасьева, 2000; Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012);
- Лемвинская зона, р. Пальник-Ю, ранний фамен — 28.3% (Афанасьева, 2000; Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012);

- экозона *Haplentactinia alekseevi* — *Haplentactinia vilvaensis*, западный склон Среднего Урала, р. Вильва, ранний фамен — 83.3% (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012);
- экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Holoeciscus auceps*, Северный Прикаспий, ранний фамен — 25% (Афанасьева, 2000);
- экозона *Natgorella hirsuta* — *Spinoalium telekessensis*, Волго-Уральский бассейн, средний фамен — 67% (Афанасьева, 2019a).

Связующими элементами между экозонами фамена являются виды-мигранты из класса Spumellaria: *Tetrentactinia barysphaera* и *Polyentactinia rudihispida*. При этом вид-мигрант *Polyentactinia rudihispida* впервые появился в Тимано-Печорском бассейне во франском веке (Афанасьева, 2000). Вид-мигрант *Tetrentactinia barysphaera* характерен только для отложений фамена, и кроме Припятского прогиба, Восточных окраин Русской платформы и Урала он известен еще в Северной Америке, о. Эри (Foreman, 1963).

Глава 6

РАДИОЛЯРИИ ФАМЕНА В ПАЛЕОБАССЕЙНАХ ЛАВРУССИИ И ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

Радиолярии фамена демонстрируют интересное явление пространственного распространения в акваториях Лавруссии и Восточной Сибири. Анализ таксономического состава комплексов радиолярий и закономерностей их миграции выявил четыре интересные закономерности.

Во-первых, в фамене Лавруссии установлены четыре основных миграционных потока (*рис. 30*):

I — Северо-Западный поток (Северная Америка ⇌ Полярный Урал) (*рис. 30, а–г, к*);

II — Южный поток (Северная Америка ⇌ Франция ⇌ Германия) (*рис. 30, а, д, е*);

III — Восточный поток (Полярный Урал ⇌ Прикаспийский бассейн) (*рис. 30, к, л*);

IV — Центральный циркум-поток (Полярный Урал ⇌ Тимано-Печорский бассейн ⇌ Франция ⇌ Германия ⇌ Польша ⇌ Белоруссия ⇌ Средний Урал ⇌ Волго-Уральский бассейн) (*рис. 30, д–к, м, н*).

Во-вторых, во многих фаменных фаунах радиолярий наряду со сферическими морфотипами широко представлены иглистые радиолярии из семейств Palaeoscenidiidae, билатерально-симметричные Ceratoikiscidae и Lapidopiscidae, а также радиолярии с пилломом из отряда Pylomariata (*рис. 30, а–л*): Северная Америка (Foreman, 1963; Holdsworth et al., 1978; Holdsworth, Jones, 1980; Schwartzapfel, Holdsworth, 1996; Won et al, 1999), Урал (Назаров, 1975, 1988; Афанасьева, 2000; Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012), Тимано-Печорский и Прикаспийский бассейны (Афанасьева, 2000, 2011), Белоруссия (Кручек, Назаров, 1977), Польша (Vishnevskaya et al., 2002), Франция (Braun et al., 1992) и Германия (Schmidt-Effing, 1988; Kiessling, Tragelehn, 1994).

Ассоциации радиолярий, представленные только сферическими морфотипами при доминировании губчатых и решетчатых Spumellaria (*рис. 30, м–о*), описаны из раннего фамена Среднего Урала (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012), среднего фамена Волго-Уральского бассейна (Афанасьева, 2019а) и позднего фамена на р. Барагы Приколымского поднятия (Назаров и др., 1981; Афанасьева, 2019б).

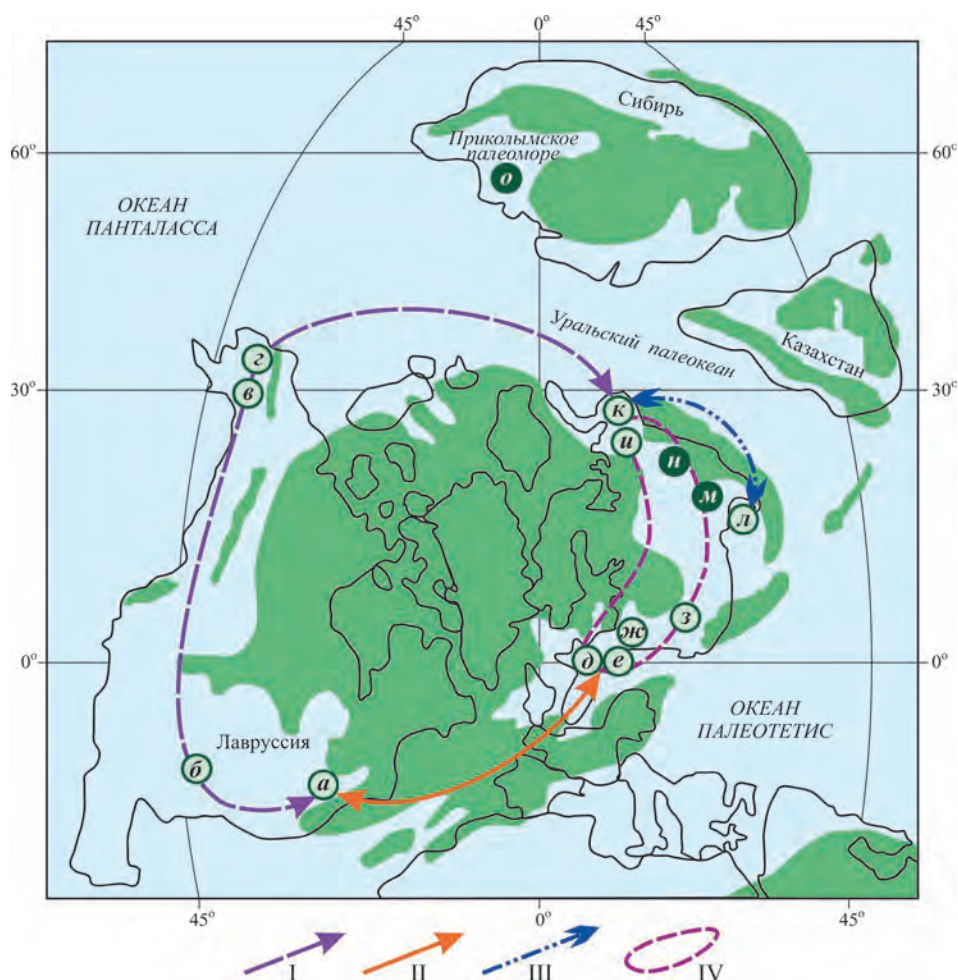


Рис. 30. Расположение разрезов дуксундинской свиты на Приколымском поднятии

а – США, штат Огайо, оз. Эри (Foreman, 1963), б – США, штат Оклахома (Schwartzapfel, Holdsworth, 1996), в – Центральная Аляска (Won et al, 1999), г – Восточная Аляска (Holdsworth et al., 1978; Holdsworth, Jones, 1980), д – Франция (Braun et al., 1992), е – Германия (Schmidt-Effing, 1988; Kiessling, Tragelehn, 1994), ж – Польша (Vishnevskaya et al., 2002), з – Белоруссия, Припятский прогиб (Кручек, Назаров, 1977), и – Тимано-Печорский бассейн, Сарембой-Леккеягинский вал (Афанасьева, 2000; Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012), к – Полярный Урал, Лемвинская зона (Афанасьева, 2000; Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012), л – Южный Урал (Афанасьева, Амон, 2011; Афанасьева, Амон, 2012), м – Средний Урал, западный склон, р. Вильва (Афанасьева, Амон, 2011; Афанасьева, Амон, 2012), н – Волго-Уральский бассейн (Афанасьева, 2019), о – Восточная Сибирь, Приколымское поднятие, р. Барагы (Назаров и др., 1981).

Обозначения: ● – ассоциации радиолярий фамена (а–л), ● – ассоциации радиолярий, представленные только сферическими морфотипами при доминировании *Spermellaria* (м–о).

Пути миграции радиолярий: I – Северо-Западный поток, II – Южный поток, III – Восточный поток, IV – Центральный циркум-поток.

Местонахождения радиолярий нанесены на схему глобальной реконструкции континентов и океанов девона (Scotese, 2001).

В-третьих, во всех фаменных ассоциациях радиолярий представители класса *Spumellaria* количественно доминируют и составляют около одной трети от общего видового состава комплексов. Кроме этого, выявлен четкий тренд увеличения таксономического разнообразия губчатых и решетчатых морфотипов *Spumellaria* с палеозапада на древний восток и север (рис. 30).

(1) В раннем фамене северных и южных окраинных морях Лавруссии относительное содержание решетчатых и губчатых *Spumellaria* составляло только 25–35.7% (рис. 30, ж–л):

- экозона *Haplentactinia flagellifera* — *Haplentactinia rhinophyusa*, разрез Ковала Свентокшиских гор Восточной Польши — 25.8% (Vishnevskaya et al., 2002; Афанасьева, Вишневская, 2020);
- экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium*, Припятский прогиб Белоруссии — 34.9% (Кручек, Назаров, 1977; Назаров, 1988);
- экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*, Полярный Урал, Лемвинская зона, р. Пальник-Ю — 28.3% (Афанасьева, 2000; Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012);
- экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Retientactinosphaera magnifica*, Тимано-Печорский бассейн, Сарембой-Леккеягинский вал — 35.8% (Афанасьева, 2000; Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012);
- экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Holoeciscus auceps*, Северный Прикаспий — 25% (Афанасьева, 2000).

(2) В палеобассейнах Франции (Braun et al., 1992) и Германии (Schmidt-Effing, 1988; Kiessling, Tragelehn, 1994) (рис. 30, д, е) *Spumellaria* были представлены:

- в среднем фамене преимущественно губчатыми морфотипами, относительное содержание которых колебалось от 2.9% до 66.7%;
- в позднем фамене исключительно решетчатыми морфотипами, относительное содержание которых изменялось от полного отсутствия до 18.2%.

(3) Позднефаменная ассоциация радиолярий Приколымского поднятия удивительно похожа на комплексы ранне-среднефаменных экозон радиолярий восточных окраинных бассейнов Лавруссии. При этом таксономический состав экозон радиолярий разный. Сходство выражается в общности морфотипов радиолярий, представленных во всех случаях преимущественным доминированием ажурными решетчатыми или губчатыми скелетами скелетами *Spumellaria* (рис. 30, м–о):

- экозона *Haplentactinia alekseevi* — *Haplentactinia vilvaensis*, западный склон Среднего Урала, р. Вильва, ранний фамен — 83.3% (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012);
- экозона *Natgorella hirsuta* — *Spinoalium melekessensis*, Волго-Уральский бассейн, средний фамен — 66.7% (Афанасьева, 2019a);

- экозона *Entactinia duksundiensis* — *Spongentactinia nupera*, Приколымское поднятие, р. Барагы, поздний фамен — 50–61.5% (Афанасьева, 2019б).

В-четвертых, распространение радиолярий с пиломом и псевдопиломом показало следующие тенденции.

(1) Южный миграционный поток (рис. 30, II) доставил из Северной Америки (рис. 30, а–г) в акватории Франции и Германии (рис. 30, д, е) только один род с пиломом *Archocyrtium* и своеобразные иглистые *Holoeciscus*, отличающиеся формированием псевдопилома. При этом далее на палеосевер в Польше, Припятском прогибе и в Тимано-Печорском бассейне (рис. 30, ж–и) данные морфотипы отсутствуют.

(2) Северо-Западный миграционный поток (рис. 30, I) принес в бассейн Полярного Урала (рис. 30, к) девять видов из шести родов с пиломом (*Archocyrtium*, *Caspiaza*, *Cyrtisphaeractenium*, *Cyrtisphaeronemium*, *Pylentonema*, *Robotium*) и три вида своеобразные иглистые *Holoeciscus*.

(3) Восточный миграционный поток (рис. 30, III) позволил представителям двух родов (*Caspiaza* и *Holoeciscus*) проследовать из акватории Полярного Урала (рис. 30, к) в бассейн Северного Прикаспия (рис. 30, л). Позднее, в раннем карбоне потомки *Caspiaza* расселились более широко и известны в Северном Прикаспии и на Тянь-Шане (Афанасьева, 1986, 1987, 1993, 2000).

Глава 7

МОРФОТИПЫ РАДИОЛЯРИЙ КАК ОТРАЖЕНИЕ БАТИМЕТРИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ МОРСКИХ БАССЕЙНОВ ДЕВОНА

Скелет у радиолярий внутренний, и его функция, прежде всего, опорная. Однако скелет радиолярий находится в зависимости от физических параметров водной среды. Впервые прямую корреляцию между формой скелетов радиолярий и физическими параметрами водной среды увидел С.Х. Тан (Tan, 1927) на примере меловых радиолярий Молуккских островов Ост-Индии.

Однако М.Г. Петрушевская (1970, 1986), основываясь на малых размерах радиолярий и на том, что их скелеты погружены в цитоплазму да еще осложнены псевдоподиями, отрицала роль формы скелета как некой функции среды обитания. Она считала, что поскольку собственно скелет с водой не соприкасается, то его форма мало влияет на парение радиолярий в воде.

Вместе с тем А.И. Жамойда (1972, с. 150) допускал, что «можно найти косвенные зависимости между формой скелетов радиолярий и физическими свойствами конкретных водных масс». Трудно себе представить «бесполезность» столь богатейшего разнообразия скелетных конструкций радиолярий. Но и нельзя считать случайным ограничение существующего многообразия скелетов радиолярий всего пятью основными морфотипами: (1) сферические пористые, (2) сферические губчатые и решетчатые, (3) иглистые, (4) ставраксонные — дисковидные, эллипсоидные, лопастные, (5) формы с пиллом (Жамойда, 1972; Афанасьева, 2000; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006; Afanasieva, 2020).

Девонский период был временем первого бурного расцвета радиолярий, в течение которого возникло и широко распространилось фантастическое многообразие скелетных конструкций радиолярий (Афанасьева, 2000; Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012).

При этом ассоциации радиолярий девона очень часто содержат представителей грубых и массивных дисковидных и эллипсоидных морфотипов из отряда Palaeodiscata. Таксономический состав отряда в девоне насчитывает 12 видов из пяти родов (*текст-табл. 5*). В эмском — франском веках биоразнообразие дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиолярий составляет 8–10 видов, однако количество особей в ассоциации

Таблица 5. Дискovidные и эллипсоидные радиолярии девона

Система	ДЕВОНСКАЯ				
	Нижний	Средний		Верхний	
Отдел	D _{1em}	D _{2ef}	D _{2zv}	D _{3fr}	D _{3fm}
Ярус					
<i>Palaeodiscaleksus cribrarius</i> (Hinde, 1899)					
<i>Palaeodiscaleksus punctus</i> (Hinde, 1899)					
<i>Palaeodiscaleksus tumefactus</i> Afanasieva et Amon, 2008					
<i>Primaritripus buribayensis</i> Afanasieva et Amon, 2008					
<i>Primaritripus chuvashovi</i> Afanasieva et Amon, 2008					
<i>Trochodiscus planatus</i> Hinde, 1899					
<i>Theodiscus hastatus</i> Hinde, 1899					
<i>Primaritripus patella</i> (Hinde, 1899)					
<i>Primaritripus kariukmasensis</i> Afanasieva et Amon, 2009					
<i>Palaeodiscaleksus saturniformis</i> Afanasieva et Amon, 2011					
<i>Palaeoellipsoides planoconvexus</i> Afanasieva et Amon, 2012					
<i>Palaeoellipsoides scutulatus</i> (Hinde, 1899)					
<i>Palaeodiscaleksus shuldakensis</i> Afanasieva et Amon, 2012					
<i>Palaeoellipsoides convexocylindratus</i> Afanasieva et Amon, 2012					


могло достигать 62.5% и даже 100% от общего числа радиолярий. В фамене содержание дискovidных морфотипов радиолярий резко снижается до 1% (рис. 8).


Анализ закономерностей доминирования дискovidных и эллипсоидных морфотипов в палеоморях девона позволяет рассматривать их в качестве возможного индикатора мелководных условий обитания и маркеров границ трансгрессии или регрессии палеоморя (Афанасьева, Амон, 2014; Afanasieva, 2020).


Морфология дискovidных и эллипсоидных скелетов

Дискovidные и эллипсоидные морфотипы радиолярий можно разделить на четыре основные типа (рис. 31):

 — плоско-выпуклый, например, *Palaeoellipsoides planoconvexus* (табл. 12, фиг. 12);

 — уплощенный, например, *Primaritripus patella* (табл. 5, фиг. 14) и *Palaeodiscaleksus shuldakensis* (табл. 13, фиг. 2, 4; табл. 17, фиг. 4, 5);

 — двояковыпуклый, например, *Palaeodiscaleksus tumefactus* Afanasieva et Amon, 2008 (табл. 4, фиг. 7; табл. 17, фиг. 7), *P. cribrarius* (табл. 13, фиг. 7), *P. punctus* (табл. 17, фиг. 3) и *Palaeoellipsoides scutulatus* (табл. 12, фиг. 8);

 — комбинированный: одна часть скелета плоско-выпуклая, другая часть уплощенная, например, *Trochodiscus planatus* (табл. 2, фиг. 7) и *Palaeoellipsoides convexocylindratus* (табл. 12, фиг. 10).

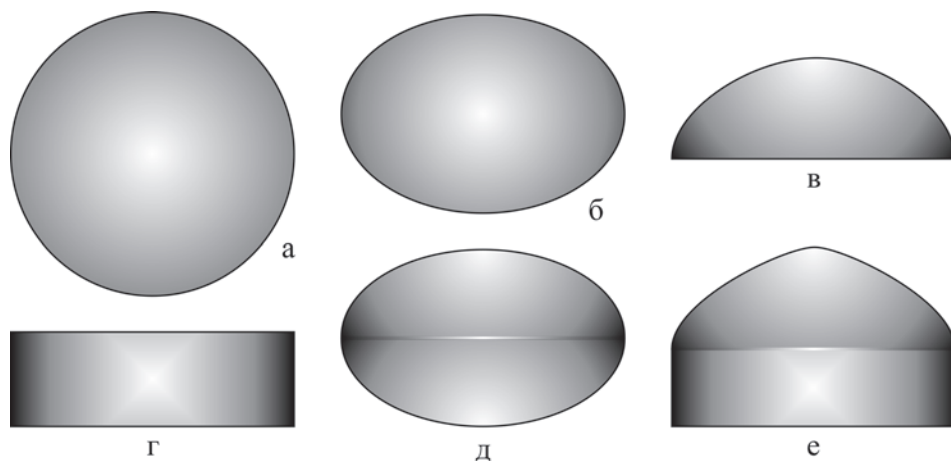


Рис. 31. Модели дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиолярий:

а, б – вид сверху на (а) диск или (б) эллипсоид; в–е – виды с боку на диск или эллипсоид: в – плоско-выпуклый, г – уплощенный, д – двояковыпуклый, е – комбинированный: одна часть скелета плоско-выпуклая, другая часть уплощенная.

Скелет может быть осложнен развитием основных игл, расположенных в экваториальной части скелета, например, *Primaritripus patella* (табл. 2, фиг. 9–11), *P. chuvashovi* (табл. 2, фиг. 12; табл. 17, фиг. 9; табл. 18, фиг. 11–13) и *P. buribayensis* (табл. 2, фиг. 13–15; табл. 17, фиг. 8; табл. 18, фиг. 9, 10).

Иглы могут нести апофизы, как у *Primaritripus kariukmasensis* (табл. 4, фиг. 2).

Основные иглы могут отсутствовать, но по краю диска бывают развиты короткие второстепенные иглы или очень маленькие иглы-бугорки: *Palaeodisculeksus cribrarius* (табл. 4, фиг. 8), *Trochodiscus planatus* (табл. 4, фиг. 14).

Тимано-Печорский бассейн

Отличительной особенностью радиолярий Тимано-Печорского бассейна является изменение относительного содержания дисковидных морфотипов в ориктоценозах радиолярий, свидетельствующее о наступлении палеоморя в раннем-среднем фране и о начале нового обмеления палеобассейна в конце позднего франа (рис. 32).

В раннем фране на севере бассейна были распространены очень многочисленные, но однообразные грубые и массивные дисковидные морфотипы радиолярий (два вида) (табл. 14, фиг. 10–12). Это указывает на не очень благоприятную для радиолярий мелководную обстановку внутренне-

го шельфа (*рис. 16, II*). С другой стороны, отсутствие массивных дисковидных морфотипов и развитие изящных сферических радиолярий с длинными иглами (восемь видов) и иглистых форм палеоморя (*табл. 14, фиг. 1–9*) на юге Тимано-Печорского бассейна (*рис. 16, I*) может свидетельствовать о более глубоководной обстановке в условиях наступающего палеоморя.

В среднем фране комплекс радиолярий Тимано-Печорского бассейна отличается исключительным разнообразием (127 видов) при единичном присутствии два видов дисковидных морфотипов (*табл. 21, фиг. 8–10*), что говорит о нормально-морских обстановках внешнего шельфа палеоморя.

Позднефранский комплекс радиолярий Тимано-Печорского бассейна насчитывает представителей 30 видов и характеризуется присутствием очень многочисленных сферических морфотипов (73.3%) (*табл. 32; табл. 33, фиг. 1–8*).

Однако в ориктоценозе конца позднего франа отмечено появление очень многочисленных, но однообразных (два вида) дисковидных морфотипов (*табл. 33, фиг. 14, 15*) на фоне единичных сферических радиолярий, что указывает на начало нового обмеления палеобассейна.

Богатый и разнообразный комплекс радиолярий раннего фамена (28 видов) с незначительным содержанием дисковидных радиолярий — два вида (*табл. 39, фиг. 13, 14*) свидетельствует о формировании ассоциации в относительно глубоководной акватории внешнего шельфа (*рис. 32*).

Урал и Западные Мугоджары

Видовое разнообразие радиолярий и доминирование сферических или дисковидных и эллипсоидных морфотипов может свидетельствовать о разных батиметрических условиях среды обитания.

Урал

Увеличение содержания дисковидных и эллипсоидных морфотипов в ориктоценозах радиолярий Южного Урала (*рис. 6, VI–VIII*) может свидетельствовать о постепенном обмелении отдельных территорий (*рис. 32*):

- эмсский век — 45% (*табл. 2, фиг. 3–15*),
- эйфельский век — 50% (*табл. 4*),
- среднефранское время — 57.1% (*табл. 18, фиг. 7–19*).

Новое наступление Уральского палеоокеана в начале позднего франа послужило причиной практически полного отсутствия среди радиолярий Среднего Урала грубых и массивных морфотипов (10%).

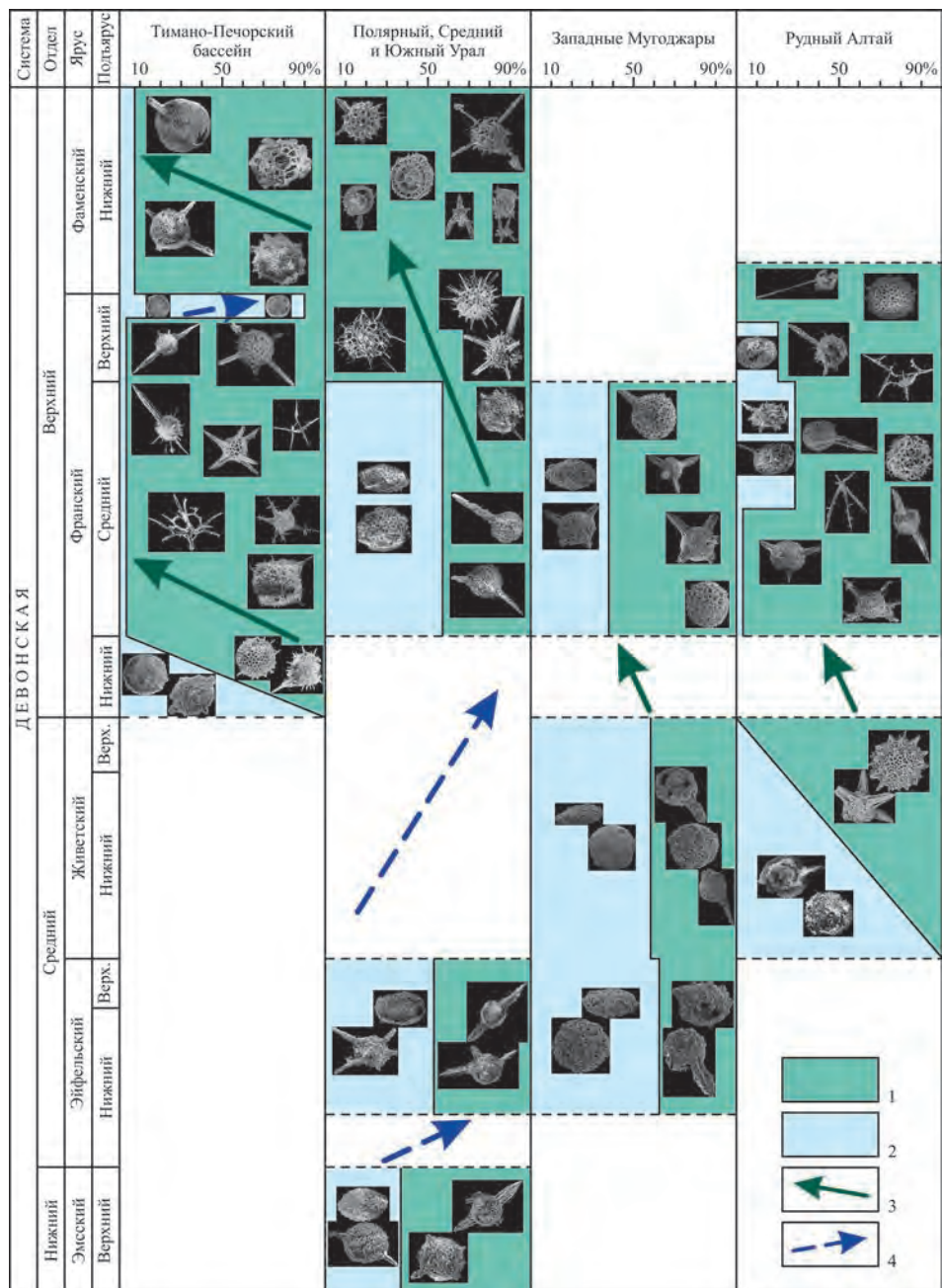


Рис. 32. Распространение сферических, дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиоларий в девоне

Обозначения: относительно глубоководные (1) и мелководные (2) обстановки обитания радиоларий; трансгрессия (3) и регрессия (4) палеоморя.

Западные Мугоджары

Уменьшение в ориктоценозах радиолярий доминирования дисковидных и эллипсоидных морфотипов, скорее всего, указывает на постепенное углубление палеобассейна Западных Мугоджар (*рис. 6, X*) на протяжении среднего-позднего девона (*рис. 32*):

- эйфельский век — 62.5% (*табл. 5, фиг. 4–14*),
- живетский век — 60% (*табл. 12, фиг. 7–12; табл. 13*),
- ранне-среднефранское время — 37.9% (*табл. 16, фиг. 9–11; табл. 17*).

Франский век

Видовое разнообразие радиолярий и относительное содержание дисковидных и эллипсоидных морфотипов может свидетельствовать о более глубоководных акваториях Западных Мугоджар и относительно мелководье на Южном Урале в среднем-позднем фране (*рис. 32*):

(1) комплекс радиолярий Западных Мугоджар объединяет 29 видов, а радиолярии Южного Урала представлены 14 видами;

(2) 71.4% видов радиолярий Южного Урала являются общими с радиоляриями Западных Мугоджар;

(3) среди радиолярий раннего-среднего франы Западных Мугоджар установлено 37.9% дисковидных и эллипсоидных морфотипов — 11 видов, а в среднем фране Южного Урала доминирует 57.1% дисковидных и эллипсоидных морфотипов — восемь видов.

Ранний фамен

В раннем фамене при продвижении радиолярий на древний северо-восток доминирование сферических морфотипов радиолярий может свидетельствовать о формировании ассоциаций в условиях открытого Уральского палеоокеана:

- в акватории Среднего Урала (*рис. 18, I*) отмечено доминирование ажурных решетчатых морфотипов *Spumellaria* — 83.3% (*табл. 46*);

- богатый комплекс радиолярий Полярного Урала (*рис. 16, б, IV*) представлен 53 видами, среди которых преобладают сферические морфотипы *Sphaerellaria* (39.6%) и *Spumellaria* (28.3%) (*табл. 41–43*).

Рудный Алтай

Живетский век

Радиолярии живета Рудного Алтая на реках Шипуниха и Корбалиха (*рис. 14, I, II*) представлены многочисленными, но однообразными дисковидными морфотипами — 3 вида (*рис. 15, г–е*). Иной и более разнообразный

(семь видов) позднеживетский комплекс радиолярии характерен для правобережья р. Золотуха (рис. 14, b-031). В комплексе доминируют сферические пористые *Sphaerellaria* — шесть видов (рис. 15, б, в).

Таким образом, в позднем живете на Рудном Алтае отмечено доминирование грубых и массивных дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиолярий в палеобассейне рек Карболиха и Шипуниха, что свидетельствует о сравнительно мелководных морских условиях осадконакопления внутреннего шельфа. И наоборот, отсутствие массивных дисковидных и эллипсоидных морфотипов и развитие изящных сферических радиолярий с длинными иглами в палеобассейне р. Золотухи может свидетельствовать о более глубоководной обстановке палеоморя (рис. 32).

Франский век

Ориктоценоз начала среднего франа на правом берегу р. Золотухи объединяет 38 видов радиолярий при доминировании сферических пористых *Sphaerellaria*, представленные 16 видами (42.1%) (табл. 26). Дисковидные морфотипы относительно многочисленны (10.5%), но таксономически однообразны — четыре вида (табл. 27, фиг. 7–10). Комплекс среднефранских радиолярий на правом берегу р. Грязнухи (рис. 14, s-033) менее разнообразен и представлен семью видами. При этом абсолютное доминирование в ассоциации принадлежит сферическим пористым *Sphaerellaria* — шесть видов (85.7%) (рис. 15, а), а дисковидные морфотипы отсутствуют.

Во второй половине среднего франа и в начале позднего франа общее разнообразие радиолярий в глубоководных фациях на реках Золотуха и Грязнуха (рис. 14, Ид, с-442) сокращается до 12 видов, а количество дисковидных морфотипов составляет только один вид (табл. 31, фиг. 12).

На границе верхнего франа и фамена отмечено отсутствие дисковидных радиолярий.

Таким образом, на протяжении франского века наблюдается сокращение содержания дисковидных морфотипов в ориктоценозах радиолярий, что может свидетельствовать о некотором колебании обстановок обитания радиолярий среднего-позднего франа на фоне общего углубления палеобассейна на протяжении позднего девона (рис. 32).

Радиолярии и вопросы гидродинамики

Скелет у радиолярий внутренний. Он не соприкасается с внешней средой, но, вероятно, осуществляет опорную функцию, обуславливающую основную форму цитоплазматического тела радиолярии. Вероятно, форма скелета, а также соотношение массы скелета и цитоплазмы клетки, скорее всего, определяют глубину погружения радиолярий и выбор оптимальных уровней обитания в толще морской воды.

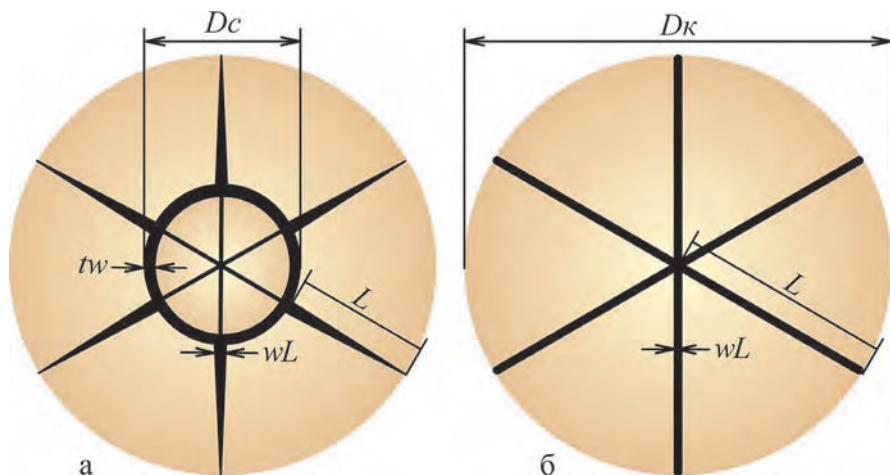


Рис. 33. Моделирование тела радиолярий (а) со сферическим скелетом и (б) со скелетом из игл

Обозначения: D_c – диаметр внешней сферы скелета, D_k – условный диаметр клетки, L – длина основных игл, wL – ширина основания основных игл, tw – толщина стенки.

Изучая современные радиолярии О.Р. Андерсон (Anderson, 1983) отметил закономерность, при которой если основной скелет имеет диаметр больше 150–300 мкм, то радиальные скелетные иглы короткие (200–300 мкм), если же величина диаметра скелета измеряется только несколькими десятками мкм, то иглы бывают длиной до 1200 мкм. При этом пространство, занимаемое особью, остается примерно одинаковым, тогда как общая удельная масса тел разная.

Вопросы гидродинамики в приложении к радиоляриям рассматривались М.Г. Петрушевской (1970, 1986) и М.С. Афанасьевой с И.М. Тимохиным (1999). Этими исследователями был проведен математический анализ (1) гравитационных и выталкивающих сил, а также сил сопротивления движению, действующих на живые клетки радиолярий и зависящих от их формы; (2) роли скелета в теле радиолярий и условий обитания организмов в толще морской воды с точки зрения законов гидродинамики.

Основываясь на анализе сил, действующих на живые тела радиолярий, были установлены основные закономерности вертикальной миграции радиолярий в толще морской воды и возможные причины, определяющие выбор определенных глубинных уровней их обитания (Афанасьева, Тимохин, 1999).

1. Скорость перемещения

Скорость перемещения в морской воде пустых скелетов или живых клеток радиолярий зависит от многих причин.

Главная из них — размеры тела радиолярий, при этом, чем меньше оптимальный радиус ($r_{опт}$) тела любой формы, приведенного к шару, тем

медленнее оседают на дно остатки радиолярий (Афанасьева, Тимохин, 1999).

Результаты моделирования тела радиолярий показали (рис. 33), что объем цитоплазмы клетки превышает объем кремневого скелета в 100–700 раз у сферических форм и в 700–3000 раз у иглистых разностей (Афанасьева, 2000). Общий объем тела радиолярий рассчитывается с учетом соотношения объема цитоплазмы клетки и опалового скелета:

$$V_{\text{скелета}} = 1/6\pi [Dc^3 - (Dc - tw)^3] + 1/3\pi [(1/2wL)^2 \cdot (L) + (1/2wL)^2 \cdot (Dc - tw)] \cdot n$$

$$V_{\text{клетки}} = 1/6\pi Dk^3 - V_{\text{скелета}}$$

Второй причиной является плотность тела радиолярий (ρ). При этом плотность собственно опалового скелета ($\rho = 1.9\text{--}2.5 \text{ г/см}^3$, в среднем 2.2 г/см^3) больше плотности цитоплазмы клетки, которая, без учета жировых включений, принимается равной плотности морской воды.

И, наконец, третьей причиной, влияющей на скорость перемещения радиолярий, является плотность (ρ_0) и вязкость (η) морской воды нормальной солености (35‰) при разных температурах: при 20°C $\rho_0 = 1.0232 \text{ г/см}^3$, $\eta = 1.084 \text{ мПа}$; при 5°C $\rho_0 = 1.0273 \text{ г/см}^3$, $\eta = 1.595 \text{ мПа}$.

2. Закон Стокса

Скорость погружения или всплывания живых клеток радиолярий любой формы и размера прямо пропорциональна квадрату оптимального радиуса тела, разности плотностей цитоплазмы и морской воды и обратно пропорциональна вязкости среды. В общем виде скорость перемещения радиолярий любой формы описывается модифицированным уравнением Джорджа Стокса, установленным в 1851 г.:

$$u = \Phi g r_{\text{опт}}^2 \frac{(\rho - \rho_0)}{\eta}$$

где g — ускорение свободного падения; $r_{\text{опт}}$ — оптимальный радиус тела; Φ — коэффициент, зависящий от фактора формы клетки: $\Phi = 0.222 \cdot \phi$.

Фактор формы (ϕ) равен отношению площадей поверхностей сферической частицы ($S_{\text{сф}}$) и реальной частицы (S), имеющих одинаковый объем:

$$\phi = S_{\text{сф}} / S$$

Поскольку $S_{\phi} < S$, то $\phi < 1$.

Очевидно, чем больше форма тела отличается от сферической, тем меньше величина ϕ . Например, для куба $\phi=0.806$; для цилиндров, у которых высота (**h**) в два или пять раз больше диаметра основания (**D**), величины ϕ , соответственно, равны 0.833 и 0.697; для дисков, у которых $2h=D$ и $10h=D$, величины ϕ равны, соответственно, 0.826 и 0.471; для конуса, высота которого в два раза больше диаметра основания, $\phi=0.781$; для пластины, размеры которой соотносятся как 100:10:1, $\phi=0.218$.

3. Эквивалентный радиус

Тело радиолярии часто имеет неправильную форму, обусловленную скелетом, который может быть субконическим, эллипсоидным или близким по форме к диску. Поэтому для расчета скорости движения тел неправильной формы используют представление об эквивалентном радиусе. Под эквивалентным радиусом подразумевают радиус гипотетической сферической частицы, перемещающейся с такой же скоростью, что и реальное тело.

Закон Стокса выполняется, если скорость погружения (всплывания) радиолярий не превышает определенного критического значения. Критическая скорость миграции радиолярии в одной и той же дисперсионной среде обратно пропорциональна радиусу тела.

4. Числа Рейнольдса

Применимость закона Стокса ограничивается дисперсностью частиц и определяется числами Рейнольдса. Закон Стокса выполняется только в области чисел $Re \leq 2$ (Касаткин, 1960). При этом для организмов с радиусом клетки 1–500 мкм и при незначительной разности плотности фаз, т.е. для большинства радиолярий, числа Рейнольдса не превышают единицы ($Re \leq 1$), а характер движения является ламинарным.

При высоких значениях **Re** вертикальное передвижение радиолярий становится энергетически не выгодно. Видимо, поэтому большинство радиолярий адаптируется к определенным глубинным уровням, что является одним из наиболее важных экологических показателей, таким же, как температура или концентрация кислорода (Алеев, 1972). Это позволяет восстанавливать условия обитания древних организмов и реконструировать бассейны осадконакопления.

5. Поверхность тела радиолярий

Главный фактор, способствующий замедлению движения радиолярий, — это увеличение удельной поверхности тела, сопровождающееся увеличением силы трения.

Лучшему парению организма в толще вод также способствует расчленение поверхности цитоплазматического тела радиолярий. При этом важную

роль играют скелетные образования, способствующие расчленению наружной поверхности тела радиолярии (Андерсон, 1983).

В наибольшей степени поверхность тела радиолярий увеличивается нитевидными аксоподиями, имеющими множество лабильных ворсинок (Петрушевская, 1970). Увеличение или уменьшение числа микроворсинок приводит к изменению площади поверхности аксоподий. При этом общая поверхность аксоподий в тысячи раз больше, чем поверхность собственно тела организма (при одной и той же массе тела). И именно благодаря такой большой удельной поверхности аксоподии поддерживают организм во взвешенном состоянии и служат тончайшим гидростатическим аппаратом для успешного парения радиолярий в толще воды.

Функциональная морфология радиолярий

Радиолярии, как и остальные планктонные организмы, приспособлены к сохранению взвешенного состояния в водной среде, характеризуемой определенным интервалом температуры и, следовательно, вязкости. Они пассивно парят в воде и «блуждают» только вместе с движущейся водой различных течений. Активно пересекать сколько-нибудь значительные морские пространства и противостоять движению водных масс планктон просто не может. Не случайно слово «планктон» в переводе с греческого (πλανκτόν) означает «блуждающий».

Среди современных радиолярий различают океанические, дальненеритические и неритические виды. В геологическом прошлом океаны были иными, и не исключено, что в те времена преобладали неритические и дальненеритические виды (Беклемишев, 1961; Петрушевская, 1986):

— неритические виды связаны с внутренним шельфом, где глубины обычно не более 200 м;

— дальненеритические виды распространены вдали от берега в смешанных водах внешнего шельфа, но не вовлеченных в крупномасштабные водовороты.

Радиолярии для построения скелетов используют растворенную ортокремневую кислоту, которую они извлекают непосредственно из морской воды (Cachon, Cachon, 1971; Anderson, 1983; Петрушевская, 1986; Afanasieva, 1990). Источником растворенной кремнекислоты являются речные стоки, активизация вулканических извержения и поступление кремнезема из глубинных магматических очагов в зонах разломов океанской коры (Жамойда, 1972; Лисицын, 1978; Сывороткин, 1998, 2002; Егоркин, 2000). При этом наблюдается совпадение пышного развития губок и радиолярий с интенсивным поступлением в бассейн вулканогенных ма-

териалов, в том числе кремнезема (Максимова, 1970, 1975; Афанасьева, 2000).

Влияние вулканизма и дегазации на биологическую продуктивность океана рассматривалось многими исследователями, которые обратили внимание на связь всплеск вулканизма и импульсов бурного развития кремневого планктона, который в геологической летописи фиксирует накопление яшм, кремней и других силицитов (Быкова, 1955; Максимова, 1970, 1975; Жамойда, 1972, Лисицын, 1978; Вишневская, 1984; Сывороткин, 1998, 2002; Егоркин, 2000; Афанасьева, 2000; Афанасьева, Амон, 2006).

Однако М.Г. Петрушевская (1986; Petrushevskaya, 1971) на основе анализа данных о современных радиоляриях центральной части Тихого океана установила, что радиолярий больше всего в водах, менее всего насыщенных растворенной кремнекислотой. Поэтому она советовала геологам очень осторожно подходить к реконструкции палеоэкологических условий на основе находок скелетов ископаемых радиолярий.

Действительно, подавляющее большинство современных радиолярий обитает в верхних водных толщах открытых акваторий, характеризующихся резким недостатком растворенной кремнекислоты (Петрушевская, 1986). Но именно дефицит кремнезема в качестве строительного материала вызывает развитие изящных и ажурных морфотипов скелетов (Афанасьева, Тимохин, 1999).

В то же время существование организмов в водах внутреннего шельфа или в иных водных толщах, богатых растворенной кремнекислотой, способствует образованию тяжелого и массивного скелета (Афанасьева, Тимохин, 1999).

Ассоциации радиолярий девона Тимано-Печорского бассейна, Южного и Среднего Урала, Рудного Алтая и Западных Мугоджар содержат представителей грубых и массивных дисковидных и эллипсоидных морфотипов в ориктоценозах внутреннего шельфа окраинных бассейнов Русской платформы. Аналогичная ситуация была установлена А.С. Алексеевым с коллегами (Алексеев и др., 1996) в Московском бассейне раннего мела Русской платформы, где в условиях относительного мелководья альбского моря доминировали дисковидные морфотипы радиолярий.

Следовательно, насыщенность вод растворенной кремневой кислотой играет одну из главных ролей при выборе разными радиоляриями разных комфортных только для них ареалов обитания, а также формирования той или иной конструкции скелета, соответствующей выбранным экологическим условиям.

В связи с этим можно допустить, что доминирование в ориктоценозах радиолярий девона грубых и массивных дисковидных и эллипсоидных морфотипов указывает на нормально-морские, но относительно мелководные акватории внутреннего шельфа. И наоборот, отсутствие дисковидных и эллипсоидных морфотипов и развитие изящных сферических радиолярий с длинными иглами может свидетельствовать о более глубоководных обстановках внешнего шельфа (*рис. 32*).

Таким образом, функциональная морфология дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиолярий (Afanasieva, 2020):

(1) рассматривается в качестве показателя степени внедрения в новую среду обитания с целью повышения эффективности приспособления к мелководным условиям;

(2) может быть использована в качестве возможного индикатора мелководных условий обитания и маркера границ трансгрессии или регрессии палеоморя.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Регрессия моря и длительная геократическая эпоха в конце силура и начале девона привели к крупному биотическому кризису и практически полному исчезновению всех типично раннепалеозойских таксонов — 66.7% родов и 91.0% видов (Afanasieva et al., 2005).

В девоне Северной Евразии наблюдается максимум таксономического разнообразия радиолярий палеозоя — 368 видов. Видовое разнообразие радиолярий изменялось от 26 видов в раннем девоне до 76 видов в среднем девоне. В позднем девоне отмечается взрыв таксономического разнообразия, которое увеличивается до 332 видов, из них 283 вида появляются впервые со средней скоростью видообразования 12.1 вид/млн лет.

1. Девон отличается интенсивным преобразованием скелетов и становлением новых морфотипов. Эволюция радиолярий девона характеризуется одним общим планом развития основных скелетных элементов у пористых *Sphaerellaria*, губчатых *Spumellaria* и радиолярий с пиллом из отряда *Pylomariata*:

- внутренний каркас становится менее массивным в виде шести- и многолучевой спикеры;
- прогрессивно увеличивается количество внутренних оболочек скелета;
- происходит преобразование формы основных игл скелета: изначально цилиндрические и конусовидные иглы постепенно утратили ведущую роль в морфотипах, и на смену им пришли разнообразные трехгранные иглы.

2. Средняя скорость видообразования радиолярий девона составляла 6.1 вид/млн лет. При этом из века в век она существенно варьировала и составляла: 1.0 вид/млн лет в эмском веке раннего девона; 8.6 вид/млн в эйфелье и 2.2 вид/млн в живете среднего девона; 13.8 вид/млн лет во франском веке и 10.4 вид/млн в фамене позднего девона (рис. 7).

3. Экспансия видов мигрантов негативно отражалась на скорости видообразования:

- при доминировании мигрантов в эмском и живетском веках скорость видообразования составляла, соответственно, 1.0–2.2 вид/млн лет;
- в относительно благоприятных условиях обитания в эйфельском, франском и фаменском веках, когда расцветали и преобладали коренные виды, скорость видообразования увеличивалась, соответственно, до 8.6, 13.8 и 10.4 вид/млн лет.

4. Радиолярии девона представлены коренными видами и видами мигрантами, которые из века в век попеременно сменяют свое доминирование друг над другом (*рис. 7*). Статистический анализ особенностей миграции и оседлости радиолярий девона на примере отдельных коренных видов и экспансии видов мигрантов из классов *Sphaerellaria*, *Spumellaria*, *Aculearia* и *Stauraxonaria* впервые показал, что в каждом конкретном регионе:

- доминируют виды аборигены, которые насчитывают более 2 коренных видов в роде;
- внедрение радиолярий в новые экологические ниши осуществлялось филогенетически молодыми видами мигрантами в составе 1–2 видов в роде.

5. Экспансия видов мигрантов, с одной стороны, расширяла границы распространения таксонов, а с другой стороны, способствовала угасанию таксономической индивидуальности радиоляриевых экозон, подчеркнутой коренными видами (*рис. 7*):

- эмский век раннего девона представлен 26 видами, из которых 16 видов (61.5%) продолжили освоение акваторий Северной Евразии, что может свидетельствовать о первой волне экспансии видов мигрантов после катастрофических событий на границе силура и девона;
- в среднем и позднем девоне количество коренных видов превалирует над видами мигрантами, но с тенденцией ослабления доминирования на уровне: 80% в эйфеле, 52.6% во фране и 50.3% в фамене;
- только в эмском и живетском веках наблюдается явление преобладания видов мигрантов, составлявших 61.5% и 52.2% , соответственно.

6. В девоне ярко доминируют сферические пористые *Sphaerellaria*, представители которых достигают в ассоциациях радиолярий 36.4–54.8% от видового состава и характеризуются в своем большинстве формированием морфотипов с массивными трехгранными иглами (*рис. 8*). Однако *Sphaerellaria* полностью отсутствуют в нижней части разреза среднего фамена массива Родахсранген, Франкенвальд, Германия.

7. Сферические губчатые *Spumellaria* в раннюю и среднюю эпохи девона имели подчиненное значение на уровне 3.9–20–8.7%; и только во фране и фамене позднего девона их роль возрастает в целом до 24.2–24.6% (*рис. 8*).

8. В девоне были достаточно широко распространены разнообразные представители иглистых *Aculearia* из отрядов *Fasciculata* и *Triangulata* и отмечены первые шаги в становлении *Albaillellata* (*рис. 8*).

9. В конце девона, в фамене отмечено широкое распространение радиолярии с пилломом из отряда *Pylomariata* (*рис. 8*): *Popofskyellidae*

и Archocyrtiinae, а также появление своеобразных представителей из рода *Caspiaza*. Отличительной особенностью комплексов радиолярий массива Родахсранген, Франкенвальд, Германия, является широкое распространение радиолярии с пиломом из подсемейства Archocyrtiinae, которые доминировали на уровне 38.9–48.6% от общего таксономического состава ассоциаций.

10. Насыщенность вод растворенной кремневой кислотой играет одну из главных ролей при выборе разными радиоляриями разных комфортных только для них ареалов обитания, а также формирования той или иной конструкции скелета, соответствующей выбранным экологическим условиям.

В связи с этим можно допустить, что доминирование в ориктоценозах радиолярий девона грубых и массивных дисковидных и эллипсоидных морфотипов указывает на нормально-морские, но относительно мелководные акватории внутреннего шельфа. И наоборот, отсутствие дисковидных и эллипсоидных морфотипов и развитие изящных сферических радиолярий с длинными иглами может свидетельствовать о более глубоководных обстановках внешнего шельфа

11. Ассоциации радиолярий девона очень часто содержат представителей грубых и массивных дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиолярий из отряда Palaeodiscata, насчитывающих в девоне 12 видов из пяти родов (*текст-табл. 5*). Данные морфотипы можно разделить на четыре основных типа: выпуклый, уплощенный, двояковыпуклый, комбинированный: одна часть скелета плоско-выпуклая, другая часть уплощенная (*рис. 31*).

Таксономический состав отряда в эмском–франском веках составляет 8–10 видов (15.4–43.5%), однако количество особей в ассоциации может достигать 62.5% и даже 100%. В фамене содержание дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиолярий резко снижается до 2 видов (1%) (*рис. 8*).

Доминирование этих морфотипов радиолярий может быть использовано в качестве возможного индикатора мелководных условий обитания и маркера границ трансгрессии или регрессии палеоморя (*рис. 32*).

12. В фамене Лавруссии установлены четыре основных миграционных потока (*рис. 30*):

I — Северо-Западный поток (Северная Америка ⇄ Полярный Урал) (*рис. 30, а–г, и*);

II — Южный поток (Северная Америка ⇄ Франция ⇄ Германия) (*рис. 30, а, д, е*);

III — Восточный поток (Полярный Урал ⇄ Прикаспийский бассейн) (*рис. 30, к, л*);

IV — Центральный циркум-поток (Полярный Урал ↔ Тимано-Печорский бассейн ↔ Франция ↔ Германия ↔ Польша ↔ Белоруссия ↔ Средний Урал ↔ Волго-Уральский бассейн) (рис. 30, д–к, м, н).

13. Выявлен четкий тренд увеличения относительного содержания губчатых и решетчатых морфотипов *Spumellaria* с палеозапада на древний восток:

(1) в раннем фамене северных и южных окраинных морях Лавруссии относительное содержание решетчатых и губчатых *Spumellaria* составляло только 25–35.7% (рис. 30, ж–л);

(2) в палеобассейнах Франции (Braun et al., 1992) и Германии (Schmidt-Effing, 1988; Kiessling, Tragelehn, 1994) (рис. 30, д, е) *Spumellaria* были представлены:

- в среднем фамене преимущественно губчатыми морфотипами, относительное содержание которых колебалось от 2.9% до 66.7%;

- в позднем фамене исключительно решетчатыми морфотипами, относительное содержание которых изменялось от полного отсутствия до 18.2%;

(3) ранне-среднефаменные радиолярии в открытых водах Уральского палеоокеана и позднефаменная ассоциация Колымского палеоморя отличались доминированием до 50–83.3% губчатых или ажурных решетчатых скелетов *Spumellaria* (рис. 30, м–о).

14. Ассоциации радиолярий, представленные только сферическими морфотипами при доминировании *Spumellaria*, описаны из раннего фамена Среднего Урала (83.3%), среднего фамена Волго-Уральского бассейна (66.7%) и позднего фамена Колымского региона (50–61.5%) (рис. 30, л–н). При этом таксономический состав экзон радиолярий разный. Сходство выражается в общности морфотипов радиолярий, представленных во всех случаях преимущественным доминированием ажурными решетчатыми или губчатыми скелетами *Spumellaria* (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012; Афанасьева, 2019а,б; Afanasieva, 2019).

15. Катастрофичное событие в Западной Европе, известное под названием «качакское», было вызвано резкой сменой обстановки седиментации в бескислородных условиях придонных вод и обусловило формирование черных сланцев формации Качак в бассейне Баррандиан Чешской Республики. Его влияние отразилось на позднеэйфельских радиоляриях из формации Хотеч: близ границы с черными сланцами формации Качак установлено вымирание 54.8% радиолярий (Budil, 1995b; Braun, Budil, 1999; Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012).

16. Проанализированы особенности обитания радиолярий среднего франа Тимано-Печорского бассейна в условия аноксии придонных вод

Доманикового палеоморя, и разработана модель цикличного формирования пород доманикового типа в условиях сероводородного заражения (*рис. 23*) (Афанасьева, 2000; Афанасьева, Михайлова, 2001).

После естественной биологической гибели организмов, осевшее на дно органическое вещество быстро окисляется. И если органического вещества мало, оно разлагается полностью.

Если же органического вещества много, то сероводород, не успевая окисляться, отравляет придонный слой застойной воды. Вероятно, именно массовое цветение фитопланктона, с одной стороны, поставляло огромные количества углеводных веществ морских водорослей, а с другой стороны, и вызывало невероятный расцвет зоопланктона, особенно радиолярий. В это время идет «морской снег». Организмы умирают. Их остатки собираются на дне и образуют радиоляриево-водорослевые и водорослево-радиоляриевые танатоценозы.

Однако благоприятная экологическая ситуация постепенно восстанавливается. И вновь набирает силу расцвет жизненных форм. Затем вновь происходит массовое цветение фито- и зоопланктона. И вновь все это заканчивается сероводородным заражением и гибелью организмов.

17. Среди радиолярий доманикового времени среднего франа Тимано-Печорского бассейна выделены две морфологических группы: сферические представители классов *Sphaerellaria* и *Spumellaria* (**S**) и иглистые морфотипы класса *Aculearia* (**A**), отличающиеся избирательной приуроченностью к разным зонам моря. На основании изменения количественного соотношения морфологических групп радиолярий установлен палеоклиматический коэффициент $PC=S/A$, согласно которому преобладание в осадке иглистых радиолярий над сферическими таксонами ($PC \leq 1$) указывает на более холодные воды среды обитания радиолярий и наоборот (*рис. 24*) (Афанасьева, 2000).

18. Радиоляриевые сообщества девона содержали редкие общие виды, т.е. фауны радиолярий были представлены, как правило, коренными видами. И только в немногих случаях удастся проследить аналоги одновозрастных ассоциаций в удаленных морских бассейнах за счет распространения видов мигрантов.

19. Ассоциаций радиолярий позднего палеозоя могут рассматриваться как экозоны в том смысле, как это рекомендовано в Стратиграфическом кодексе России (2006, с. 39, статья VII, 4), согласно которому:

(1) экозона — это слои, в которых комплекс остатков организмов (в данном случае радиолярий) отражает их прижизненную экологическую ассоциацию или тафономические особенности ориктоценоза;

(2) в характеристике экозон отражено количественное соотношение таксонов высокого ранга (классов).

20. Впервые в отложениях девона различных регионов Северной Евразии автором получены данные о закономерностях распространения таксонов радиолярий высокого ранга (классов) и структуре сообществ экозон, основанной на соотношении между классами (в соответствии с числом видов и их относительным содержанием).

Структура ассоциаций радиолярий на уровне таксонов высокого ранга (классов) является индивидуальной для каждого палеобассейна, что позволяет рассматривать ее как своеобразный «сертификат» или «паспорт» экозон.

21. Данные о таксонах высокого ранга радиолярий и их соотношениях хорошо описывают и характеризуют различные палеобиогеографические провинции, и могут быть использованы для типизации биоморфических обстановок. Они позволяют выявить специфические особенности ассоциаций внутреннего и внешнего шельфа и открытых районов палеоокеана.

Ярким примером разницы между разновозрастными экозонами радиолярий являются живецкие ассоциации радиолярий Рудного Алтая, расположенные примерно в 70 км друг от друга (рис. 14): (1) абсолютное доминирование грубых и массивных дисковидных и эллипсоидных морфотипов радиолярий свидетельствует о сравнительно мелководных морских условиях внутреннего шельфа; (2) полное отсутствие массивных морфотипов и развитие изящных сферических радиолярий с длинными иглами может свидетельствовать о более глубоководной обстановке палеоморя.

Ассоциации радиолярий раннего франа севера и юга Тимано-Печорского бассейна (рис. 16б, I, II) также являются хорошим примером разницы между разновозрастными экозонами радиолярий, расположенных примерно в 500 км друг от друга:

(1) доминирование на севере палеобассейна грубых и массивных дисковидных морфотипов радиолярий свидетельствует о мелководных обстановках внутреннего шельфа;

(2) отсутствие массивных морфотипов и развитие изящных сферических радиолярий с длинными иглами на юге палеобассейна может свидетельствовать о более глубоководной обстановке в условиях наступающего палеоморя.

22. Роль радиолярий в экологии палеоокеана и седиментогенезе неизмеримо возросла по сравнению с предшествующей раннепалеозойской фазой развития. Плотности популяций радиолярий и величина их биомассы в отдельные геологические эпохи могли достигать такой степени, что органика отмерших клеток радиолярий явилась одним из поставщиков органического вещества нефти, а скелеты могли образовывать на дне осадочных бассейнов особый тип пород — радиоляриты. Классическим примером

являются радиоляриевые яшмы верхнего девона Южного Урала и нефтематеринские породы доманика среднего франа Тимано-Печорской нефтегазовой провинции (Афанасьева, 2000; Афанасьева, Михайлова 2001; Афанасьева, Амон, 2012).

23. Анализ радиолярий девона из 15 регионов Северной Евразии позволил установить 39 экозон радиолярий, среди которых 24 экозоны описаны впервые: 17 экозон выделены по литературным данным, семь экозон введены на основании анализа собственных данных. Возрастная приуроченность 33 экозон отвечают зонам по конодонтам, возраст шести экозон установлен на основании совместного нахождения с фораминиферами, остракодами и/или аммоноидеями (*текст-табл. 1*).

SUMMARY

Marine regression and a long geocratic period at the end of the Silurian and the beginning of the Devonian led to a major biotic crisis and the almost complete disappearance of all typically Early Paleozoic taxa — 66.7% genera and 91.0% species (Afanasieva et al., 2005).

In the Devonian of northern Eurasia, is the maximum taxonomic diversity of Paleozoic radiolarians — 368 species. The species diversity of radiolarians ranged from 26 species in the Early Devonian to 76 species in the Middle Devonian. An explosion of taxonomic diversity is observed in the Late Devonian, when the number of species increases to 332, of which 283 species appear for the first time with an average speciation rate of 12.1 species/Ma years.

1. The Devonian is characterized by intensive transformation of skeletons and the appearance of new morphotypes. The evolution of Devonian radiolarians is characterized by one general plan for the development of basic skeletal elements in porous Sphaerellaria, spongy Spumellaria and radiolarians with a pylome of the order Pylomariata:

- the inner frame becomes less massive in the form of a six-ray and multi-ray spicule;
- number of internal skeleton spheres progressively increases;
- the shape of the basic skeleton spines is transformed: initially cylindrical and cone-shaped spines gradually lost their leading role in morphotypes and were replaced by various trihedral spines.

2. The mean speciation rate of Devonian radiolarians was 6.1 species/Ma. Moreover, from stage to stage it varied significantly and amounted to: 1.0 species/Ma years in the Emsian (Early Devonian); 8.6 species/Ma in the Eifelian and 2.2 species/Ma in the Givetian (Middle Devonian); 13.8 species/Ma years in the Frasnian and 10.4 species/Ma in the Famennian (Late Devonian) (*Fig. 7*).

3. Expansion of migrant species negatively affected the rate of speciation:
— under the dominance of migrants in the Emsian and Givetian, the rate of speciation was, respectively, 1.0–2.2 species/Ma;
— under relatively favorable living conditions in the Eifelian, Frasnian, and Famennian, when native species flourished and prevailed, the rate of speciation increased, respectively, to 8.6, 13.8, and 10.4 species/Ma years.

4. Devonian radiolarians are represented by indigenous species and migrant species, which alternate dominate over one another (*Fig. 7*). A statistical analysis

of Devonian radiolarian migrations using the example of indigenous species and the expansion of migratory species from the classes Sphaerellaria, Spumellaria, Aculearia and Stauraxonaria showed for the first time that in each particular region:

- indigenous species dominate, with more than 2 native species in the genus;
- radiolarians were introduced into new ecological niches by phylogenetically young species of migrants (1–2 species per genus).

5. The expansion of migrant species, on the one hand, expanded the boundaries of the distribution of taxa, and on the other hand, contributed to the decline in the taxonomic identity of radiolarian ecozones, emphasized by indigenous species (*Fig. 7*):

— the Emsian of the Early Devonian is represented by 26 species, of which 16 species (61.5%) continued to develop the waters of northern Eurasia, which may indicate the first wave of expansion of species of migrants after catastrophic events at the Silurian-Devonian boundary;

— in the Middle and Late Devonian, the number of indigenous species prevailed over immigrant species, but showed a tendency to decrease in dominance: 80% in the Eifelian, 52.6% in the Frasnian and 50.3% in the Famennian;

— predominance of immigrant species was only observed in the Emsian and Givetian, accounting for 61.5% and 52.2%, respectively.

6. In the Devonian, spherical porous Sphaerellaria dominate, constituting 36.4–54.8% of the species composition in the associations of radiolarians and are mostly characterized by the formation of morphotypes with massive trihedral spicules (*Fig. 8*). However, Sphaerellaria are completely absent at the base of the Middle Famennian Section of the Rodachsran gen Massif, Frankenwald, Germany.

7. Spherical spongy Spumellaria in the early and middle Devonian epochs had a subordinate value of 3.9–20–8.7%; and only in the Frasnian and Famennian of the Late Devonian their role in general increases to 24.2–24.6% (*Fig. 8*).

8. In Devonian, various representatives of the spiny Aculearia from the orders Fasciculata and Triangulata were quite widespread, while the evolution of Albaillellata just took off (*Fig. 8*).

9. At the end of the Devonian, in the Famennian, there was a wide distribution of radiolarians with a pylome from the order Pylomariata (*Fig. 8*): Popofskyellidae and Archocyrtiinae, as well as the appearance of unusual representatives of the genus Caspiaza. A distinctive feature of the radiolarian assemblages of the Rodachsran gen Massif, Frankenwald, Germany, is the wide distribution of radiolarians with a pylome of the subfamily Archocyrtiinae, which dominated (38.9–48.6%) in the total taxonomic composition of associations.

10. The saturation of water with dissolved silica plays a major role in the choice by different radiolarians of different habitats that are suitable only for them, as well as the formation of a skeleton structure corresponding to the selected environmental conditions.

In this regard, it can be assumed that in an oryctocenosis the dominance of coarse and massive discoidal and ellipsoidal morphotypes in the Devonian radiolarians indicate relatively shallow water areas of the inner shelf. Conversely, the absence of discoidal and ellipsoidal morphotypes and the presence of elegant spherical radiolarians with long spines may indicate deeper water conditions of the outer shelf.

11. Devonian radiolarian associations very often contain representatives of coarse and massive discoidal and ellipsoidal morphotypes of radiolarians of the order Palaeodiscata, which in the Devonian comprise 12 species of five genera (*Text-table 5*). These morphotypes can be divided into four main types: convex, flattened, biconvex, combined: one part of the skeleton is flat-convex, the other part is flattened (*Fig. 31*).

The taxonomic composition of the order in the Emsian–Frasnian is 8–10 species (15.4–43.5%), however, the number of individuals in the association can reach 62.5% and even 100%. In the Famennian, the content of discoidal and ellipsoidal morphotypes of radiolarians sharply decreases to two species (1%) (*Fig. 8*).

The dominance of these morphotypes of radiolarians can be used as a possible indicator of shallow water habitats and a marker of the boundaries of transgression or regression episodes (*Fig. 32*).

12. Four main migration flows are recognized for the Famennian of Laurussia (*Fig. 30*):

I — Northwest Stream (North America ↔ Polar Urals) (*Fig. 30, a–z, u*);

II — South Stream (North America ↔ France ↔ Germany) (*Fig. 30, a, d, e*);

III — Eastern Stream (Polar Urals ↔ Precaspian Basin) (*Fig. 30, κ, л*);

IV — Central Circum-stream (Polar Urals ↔ Timan-Pechora Basin ↔ France ↔ Germany ↔ Poland ↔ Belarussia ↔ Middle Urals ↔ Volga-Ural Basin) (*Fig. 30, d–κ, м, н*).

13. A clear trend of an increase in the relative abundance of spongy and latticed morphotypes of Spumellaria existed from the paleo-west to the ancient east:

(1) in the early Famennian northern and southern marginal seas of Laurussia, the relative contents of the trellised and spongy Spumellaria was only 25–35.7% (*Fig. 30, ж–л*);

(2) in the paleobasins of France (Braun et al., 1992) and Germany (Schmidt-Effing, 1988; Kiessling, Tragelehn, 1994) (*Fig. 30, d, e*) Spumellaria were represented:

- In the Middle Famennian by predominantly spongy morphotypes, the relative content of which ranged from 2.9% to 66.7%;
- in the late Famennian, by exclusively latticed morphotypes, the relative content of which ranged from complete absence to 18.2%;

(3) the Early-Middle Famennian radiolarians in the open waters of the Uralian Paleoocean and the Late Famennian association of the Prikolymian Basin were dominated by *Spumellaria* species with spongy or intricate latticed skeletons (up to 50–83.3%) (*Fig. 30, m–o*).

14. The radiolarian associations, represented only by spherical morphotypes with dominant *Spumellaria* are described from the Early Famennian of the Middle Urals (83.3%), Middle Famennian of the Volga-Ural Basin (66.7%) and the late Famennian of the Prikolymian Uplift (50–61.5%) (*Fig. 30, л–н*). Moreover, the taxonomic composition of the radiolarian ecozones is different. The similarity is expressed in the common morphotypes of radiolarians, represented in all cases by the predominant dominance of intricate latticed or spongy skeletons of *Spumellaria* (Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012; Афанасьева, 2019a,b; Afanasieva, 2019).

15. The catastrophic event in Western Europe, known as the «Kačák Event», was caused by a sharp change in the depositional environment in anoxic bottom waters and led to the deposition of black shales of the Kačák Formation in the Barrandian basin of the Czech Republic. Its influence is observed in the late Eifelian radiolarians of the Choteč formation: near the boundary with the black shale of the Kačák formation, 54.8% radiolarians were found to have become extinct (Budil, 1995b; Braun, Budil, 1999; Afanasieva, Amon, 2011; Афанасьева, Амон, 2012).

16. The radiolarian habitats in the Middle Frasnian Timan-Pechora Basin in the anoxic bottom waters of the Domanik Sea were analyzed, and a model for the cyclic deposition of Domanik Formation was proposed (*Fig. 23*) (Афанасьева, 2000; Афанасьева, Михайлова, 2001).

After the natural biological death of organisms, organic matter that settles to the bottom is rapidly oxidized; if there is little organic matter, it decomposes completely.

When organic matter is abundant, i.e., it prevails over the mineral component of the sediment, then hydrogen sulfide, not having time to oxidize, saturates the bottom layer of stagnant water.

Probably, it was the phytoplankton bloom that supplied huge amounts of carbohydrate substances of the algae biomass and caused incredible zooplankton blooms, especially of radiolarians. At that time, coagulated clusters of so-called «marine snow» fell to the bottom. Organisms were dying. Their remains were accumulated at the bottom and form radiolarian-algal and algal-radiolarian thanatocoenoses. However, a favorable environmental situation gradually recovered,

and organisms gradually diversified again. Then again, mass bloom of phyto- and zooplankton occurred. And again, all this ended with anoxia and the death of organisms.

17. Two morphological groups are recognized among the Domanik radiolarians of the Middle Frasnian of the Timan-Pechora basin: spherical representatives of the classes Sphaerellaria and Spumellaria (**S**) and spiny morphotypes of the class Aculearia (**A**), distinguished by selective confinement to different zones of the sea. Based on the change in the quantitative ratio of the morphological groups of radiolarians, the paleoclimatic coefficient $PC=S/A$ was established, according to which the predominance of spiny radiolarians in the sediment over spherical taxa ($PC \leq 1$) indicates colder waters of the radiolarian habitat and vice versa (*Fig. 24*) (Афанасьева, 2000).

18. The Devonian radiolarian communities contained rare common species, i.e., the radiolarian fauna was usually represented by indigenous species. Only in a few cases is it possible to trace equivalents of synchronous associations in remote marine basins due to the distribution of species of migrants.

19. Associations of the Late Paleozoic radiolarians can be considered as ecozones in the sense as recommended in the Stratigraphic Code of Russia (2006, p. 39, Article VII, 4), according to which:

(1) an ecozone is the beds in which assemblage the remains of organisms (in this case radiolarians) reflect life-time environmental association or taphonomic features of oryctocenosis;

(2) the characteristic of ecozone reflects the quantitative ratio of taxa of high rank (classes).

20. For the first time for the Devonian sediments of various regions of northern Eurasia, the present author obtained data on the distribution patterns of high rank radiolarians taxa (classes) and the structure of ecozone communities based on the relationship between classes (in accordance with the number of species and their relative content). The taxonomic and morphological structure of radiolarian associations at the level of taxa of high rank (classes) is individual for each paleobasin, which allows us to consider it as a «certificate» or «passport» of ecozones.

21. Data on high rank taxa of radiolarians and their ratios well describe and characterize various paleobiogeographic provinces and can be used to typify biogenic environments. They make it possible to identify specific features of the associations of the inner and outer shelf and open areas of the paleocean.

A good example of the difference between the synchronous radiolarian ecozones are the Givetian associations of radiolarians of Rudny Altai, located about 70 km from each other (*Fig. 14*): (1) absolute dominance of coarse and

massive discoidal and ellipsoidal morphotypes of radiolarians indicates relatively shallow marine conditions of the inner shelf; (2) complete absence of massive morphotypes and the development of delicate spherical Radiolarians with long spines may indicate a deeper marine setting.

The associations of radiolarians of the Early Frasnian north and south of the Timan-Pechora basin (Fig. 166, I, II) are also a good example of the difference between synchronous radiolarian Ecozones located about 500 km from each other:

(1) the dominance in the north of the paleobasin of coarse and massive discoidal morphotypes of radiolarians indicates shallow conditions of the inner shelf;

(2) the absence of massive morphotypes and the development of elegant spherical Radiolarians with long spines in the south of the paleobasin may indicate a deeper situation and marine transgression.

22. The role of radiolarians in the ecology of the Paleocene and sedimentogenesis has very considerably grown compared to the previous, Early Paleozoic phase. Densities of the populations of radiolarians and their biomass in different geological eras could reach such an extent that the organics of dead cells of radiolarians were one of the suppliers of the organic matter of oil, and skeletons could form a special type of rock at the bottom of sedimentary basins, radiolarites. A classic example is the radiolarian jasper of the Upper Devonian of the South Urals and the source rocks of the Middle Frasnian Domanik Formation of the Timan-Pechora Oil and Gas Province (Афанасьева, 2000; Афанасьева, Михайлова, 2001; Афанасьева, Амон, 2012).

23. Analysis of Devonian radiolarians from 15 regions of northern Eurasia made it possible to establish 39 ecozones of radiolarians, among which 24 ecozones were described for the first time: 17 ecozones were identified according to literature data, and seven ecozones were introduced based on analysis of new data. Of these, 33 ecozones correspond to conodont zones, and six ecozones is established based on the joint presence with foraminifera, ostracodes, and/or ammonoids (*Text-table 1*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алеев Ю.Г.* О биогидродинамических различиях планктона и нектона // Зоологический журнал. — 1972. — Т.51. Вып.1. — С.5–12.
2. *Алексеев А.С., Горбачик Т.Н., Смирнова С.Б., Брагин Н.Ю.* Возраст парамоновской свиты (альбом Русской платформы) и трансгрессивно-регрессивная цикличность мела // Стратиграфия. Геол. корреляция. — 1996. Т. 4, № 4. — С. 31–52.
3. *Амон Э.О., Коровко А.В.* Первые сведения о позднедевонских комплексах радиоларий Режевской структурно-формационной зоны востока Среднего Урала // Новые данные по стратиграфии и литологии палеозоя Урала и Средней Азии. — Екатеринбург: Наука, 1992. — С. 69–77.
4. *Анфимов А.Л., Чувашов Б.И.* Верхнедевонские отложения на р. Реж у с. Сохарево (восточный склон Среднего Урала) // Ежегодник–2007 ИГГ УрО РАН. — Екатеринбург: УрО РАН, 2008. — С. 3–10.
5. *Афанасьева М.С.* Радиоларии семейства Pylentonemidae // Палеонтологический журнал. — 1986. — № 3. — С. 22–35.
6. *Афанасьева М.С.* Позднепалеозойские радиоларии месторождения Карачаганак и их фациальная приуроченность // В сб.: Стратиграфия и палеонтология Прикаспийской впадины (редакторы В.Д. Ильин, Т.К. Замилацкая). — Москва: ВНИГНИ, 1987. — С. 26–47.
7. *Афанасьева М.С.* Новые данные о раннепалеозойских радиолариях рода *Caspiaza* // Палеонтологический журнал. — 1993. № 4. — С. 115–118.
8. *Афанасьева М.С.* Биостратиграфическое значение раннефранских радиоларий // Доклады Академии Наук, 1997. — Том 355. № 2. — С. 217–222.
9. *Афанасьева М.С.* Атлас радиоларий палеозоя Русской платформы. — Москва: Научный Мир, 2000. — 480 с.
10. *Афанасьева М.С.* Систематическое положение рода *Entactinosphaera* Foreman, 1963 и новый род *Retientactinosphaera* gen. nov. (радиоля-

- рии палеозоя) // Палеонтологический журнал. — 2011. № 2. — С. 3–13.
11. *Афанасьева М.С.* Новые таксоны и новая среднефаменская экозона радиолярий *Natgorella hirsuta* — *Spinoalium melekessensis* Волго-Уральского бассейна // Палеонтологический журнал. — 2019а. № 5. — С. 3–13.
 12. *Афанасьева М.С.* Новая верхнефаменская экозона *Entactinia duksundiensis* — *Spongentactinia nupera* Приколымского поднятия (Северо-Восток России) и некоторые вопросы биогеографии и систематики палеозойских радиолярий // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. — 2019б. Т. 94. Вып. 3. — С. 17–37.
 13. *Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Радиолярии. — Москва: ПИН РАН, 2006. — 320 с.
 14. *Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Новые радиолярии девона Южного Урала. I. Ранний–средний девон (поздний эмс — ранний эйфель) // Палеонтологический журнал. — 2008. № 5. — С. 3–17.
 15. *Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Новые радиолярии девона Южного Урала. II. Средний–поздний девон // Палеонтологический журнал. — 2009а. № 1. — С. 33–46.
 16. *Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Эволюция в девоне биоразнообразия пористых радиолярий с двумя сферами и одной основной иглой // Палеонтологический журнал. — 2009б. №. 5. — С. 9–23.
 17. *Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Биостратиграфия и палеобиогеография радиолярий девона России. — Москва: ПИН РАН, 2012. — 280 с.
 18. *Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Радиолярии среднего-верхнего девона Западных Мугоджар // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. — 2013. Т. 88. Вып. 6. — С. 54–69.
 19. *Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Диверсификация дискоидальных и эллипсоидальных форм радиолярий как отражение палеобатиметрических особенностей морских бассейнов девона // Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи. Материалы LX сессия Палеонтологического общества при РАН (7–11 апреля 2014 года, Санкт-Петербург). — СПб: Изд-во ВСЕГЕИ, 2014. — С. 32–34.
 20. *Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Раннеассельские (ранняя пермь) радиолярии из разреза Бала-Тау, Южный Урал // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отдел геологический. — 2017а. Т. 92. Вып. 2. — С. 23–39.

21. *Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Тренд изменения видового разнообразия пермских радиолярий рода *Entactinia* Foreman, 1963 // Палеонтологический журнал. — 2017. № 2. — С. 3–18.
22. *Афанасьева М.С., Амон Э.О., Гутак Я.М.* Новые радиолярии среднего-верхнего девона Рудного Алтая // Доклады Академии наук. — 2009. Т. 425. № 3. — С. 355–360.
23. *Афанасьева М.С., Вишневская В.С.* Новые экозоны радиолярий из верхнефранских и нижнефаменских отложений опорного разреза Ковала Свентокшиских гор восточной Польши // Биogeография и эволюционные процессы. Материалы LXVI сессии Палеонтологического общества при РАН. — СПб.: Картофабрика ВСЕГЕИ, 2020. — С. 15–17.
24. *Афанасьева М.С., Михайлова М.В.* Радиолярии как один из возможных источников органического вещества нефти // Геология нефти и газа. — 1998. № 1. — С. 12–21.
25. *Афанасьева М.С., Михайлова М.В.* Доманиковая свита: радиолярии, биостратиграфия и условия седиментации // Стратиграфия. Геологическая корреляция. — 2001. Т. 9. №. 5. — С. 3–25.
26. *Афанасьева М.С., Тимохин И.М.* Радиолярии и вопросы гидродинамики: новый взгляд на проблему // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Выпуск 2. — Екатеринбург: УрО РАН, 1999. — С. 219–226.
27. *Афанасьева М.С., Эчисон Дж.* Биостратиграфия франского яруса по радиоляриям // Стратигр. Геол. корр. — 2001. Т. 9. № 1. — С. 13–21.
28. *Балахматова В.Т., Липман Р.Х.* Стратиграфическое расчленение девонских, верхнеюрских, меловых и третичных отложений по Барабинской опорной скважине 1–Р на основании изучения микрофауны // Матер. ВСЕГЕИ. Нов. сер. — 1955. Вып. 9. Геология, часть 2. — С. 70–87.
29. *Бахарев Н.К. Сенников Н.В. Ёлкин Е.А. Изох Н.Г. Алексеенко А.А. Обут О.Т. Родина О.А. Сараев С.В. Батурина Т.П. Киприянова Т.П. Тимохина И.Г. Язиков А.Ю.* Ключевые разрезы девона Рудного Алтая, Салаира и Кузбасса. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. — 104 с.
30. *Беляева Н.В., Корзун А.Л., Петрова Л.В.* Модель седиментации франко-турнейских отложений на северо-востоке Европейской платформы. — С.-Петербург: Наука, 1998. — 154 с.

31. Беклемишев К.В. О пространственной структуре планктонных сообществ в зависимости от типа океанической циркуляции // Океанология. — 1961. Т. 1. Вып. 6. — С. 1059–1072.
32. Богуш О.И., Бочкарев В.С., Юферов О.В. Палеозой юга Западно-Сибирской равнины. — Новосибирск: Наука, 1975. — 52 с.
33. Быкова Е.В. Фораминиферы и радиолярии девона Волго-Уральской области и Центрального девонского поля и их значение для стратиграфии // Быкова Е.В., Поленова Е.Н. Фораминиферы, радиолярии и остракоды девона Волго-Уральской области. — Л.: Гостоптехиздат, 1955. — С. 5–190. (Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. — Вып. 87. 1955. — 320 с.).
34. Веймарн А.Б., Найдин Д.П., Копаевич Л.Ф., Алексеев А.С., Назаров М.А. Методы анализа глобальных катастрофических событий при детальном стратиграфическом исследовании. Методические рекомендации. — М.: МГУ, 1998. — 189 с.
35. Вассоевич Н.Б. Исходное вещество для нефти и газа // Происхождение нефти и газа и формирование их месторождений. — М.: Недра, 1972. — С. 39–70.
36. Вернадский В.И. Биосфера. — Л.: Науч. хим.-техн. изд-во, 1926. — 146 с.
37. Вернадский В.И. Очерки геохимии. Изд.7. — М.: Наука, 1983. — 422 с.
38. Гагиев М.Х. Стратиграфия девона и нижнего карбона Приколымского поднятия (Северо-Восток Азии). — Магадан: СВНЦ; СВКНИИ ДВО РАН, 2009. — 290 с.
39. Гутак Я.М., Мурзин О.В., Жданов В.А., Ляхницкий В.Н., Петрунина З.Е., Родыгин С.А. Опорные разрезы девона Рудного Алтая и граница среднего и верхнего девона (Путеводитель полевой экскурсии VII выездной сессии Девонской комиссии МСК России в Рудном Алтае, г. Змеиногорск, 15–20 августа 2000 г.). — Змеиногорск, 2000. — 75 с.
40. Добрецов Н.Л. Корреляция биологических и геологических событий в истории Земли и возможные механизмы биологической эволюции // Палеонтологический журнал. — 2003. № 6. — С. 4–15.
41. Егоркин А.В. Содержание кремнезема в консолидированной коре территории России // Разведка и охрана недр. — 2000. №2. — С. 15–17.

42. Ёлкин Е.А., Бахарев Н.К., Изох Н.Г., Кирда Н.П., Клец А.Г., Конторович В.А., Обут О.Т., Тимохина И.Г. Палеогеографические обстановки в позднем девоне на территории Западно-Сибирской равнины и ее горного обрамления // Геология и геофизика. — 2003. Т. 44. № 1–2. — С. 169–182.
43. Ёлкин Е.А., Конторович А.Э., Бахарев Н.К., Беляев С.Ю., Варламов А.И., Изох Н.Г., Каныгин А.В., Кашистанов В.А., Кирда Н.П., Клец А.Г., Конторович В.А., Краснов В.И., Кригин В.А., Моисеев С.А., Обут О.Т., Сараев С.В., Сенников Н.В., Тищенко В.М., Филиппов Ю.Ф., Хоменко А.В., Хромых В.Г. Палеозойские фациальные мегазоны в структуре фундамента Западно-Сибирской геосинеклизы // Геология и геофизика. — 2007. Т. 48. № 6. — С. 633–650.
44. Жамойда А.И. Биостратиграфия мезозойских кремнистых толщ Востока СССР. — Л.: Недра, 1972. — 243 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. — Т. 183).
45. Иванов А.О. Снетогорский комплекс ихтиофауны и его стратиграфическое значение // Вестник Ленинградского ун-та. — 1990. Сер. 7. Т. 1. № 7. — С. 94–98.
46. Иванов К.С. К геологии вулканогенных толщ Западных Мугоджар. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. — 71 с.
47. Иванов К.С., Пучков В.Н., Пелевин И.А. К стратиграфии зеленокаменных толщ Западных Мугоджар // Новые данные по палеонтологии и биостратиграфии палеозоя Урала. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. — С. 64–71.
48. Ильин В.Д., Губарева В.С., Замилацкая Т.К., Кленина Л.Н. Подсолевой комплекс месторождения Карачаганак // Стратиграфия и палеонтология Прикаспийской впадины. — М.: ВНИГНИ, 1987. — С. 5–25.
49. Исаев Г.Д., Саев В.И., Краснов В.И., Макаренко С.Н., Савина Н.И., Аксенова Л.М., Асташкина В.Ф., Мирецкая Н.М., Перегоедов Л.Г., Родыгин С.А. Биостратиграфия эмских отложений юго-востока Западно-Сибирской плиты // Матер. по палеонтологии и стратиграфии Западной Сибири. — Томск: Изд-во Томского ун-та, 1992. — С. 15–35.
50. Касаткин А.П. Основы процессов и аппараты химической технологии. — Москва: Госхимиздат, 1960. — 830 с.

51. Клевцова А.А. Авлакогены Русской платформы – очаги генерации углеводородов // Разведка и охрана недр. — 2000. № 6. — С. 19–26.
52. Кленина Л.Н., Овнатанова Н.С. Фациальный контроль в распределении конодонтов Прикаспийской синеклизы // Изв. АН СССР. Сер. Геология. — 1986. № 12. — С. 66–73.
53. Ковалев О.В. Фазовые переходы в биологических системах как эволюционный фактор // Фазовые переходы в биологических системах и эволюция биоразнообразия / О.В. Ковалев, С.Г. Жилин (ред.). — СПб: Изд-во ПИЯФ РАН, 2007. — С. 21–49.
54. Кругликова С.Б. Структура ассоциаций радиолярий-полицистин на видовом и надвидовом уровне и палеосреда // Современный и ископаемый микропланктон Мирового океана. — Москва: Наука, 1995. — С. 76–89.
55. Кругликова С.Б. Радиолярии-Polycystina из донных отложений Мирового океана как биоиндикаторы изменений окружающей среды. — М.: ГЕОС, 2013. — 231 с.
56. Кручек С.А., Назаров Б.Б. Верхнедевонские радиолярии Русской платформы // Доклады АН СССР. — 1977. Т. 237. № 6. — С. 1445–1448.
57. Кузнецов А.В. История изучения доманиковых отложений Тимано-Печорского и Волго-Уральского нефтегазоносных бассейнов // Геология горючих ископаемых европейского севера России. — Сыктывкар: КНЦ УрО РАН, 1995. — С. 90–105. (Тр. Института геологии КНЦ УрО РАН).
58. Кузнецов Е.А. Радиолярии из кремнистых сланцев Полевской и Уфалейской дач на Урале // Вестник Московского университета. — 1947. № 12. — С. 127–133.
59. Кушнарева Т.И. Стратиграфия, литология и нефтеносность нефтепродуктивных девонских отложений // Геология и нефтеносность Тимано-Печорской области. — Л.: Гостоптехиздат, 1959. — С. 81–93. (Тр. ВНИГРИ. — Вып.133).
60. Липман Р.Х. Руководство по изучению ископаемых радиолярий. — Л.: Недра, 1979. — 126 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. — Т. 256).
61. Липницкая Т.А. Радиолярии девонских отложений Западно-Сибирской равнины // Геология девонской системы. М-лы Международного симпозиума. — Сыктывкар: Геопринт, 2002. — С. 94–98.

62. *Лисицын А.П.* Процессы океанской седиментации. — М.: Наука, 1978. — 392 с.
63. *Ляхницкий В.Н., Гутак Я.М.* Радиоларии палеозоя западной части Алтае-Саянской области (состояние изученности и перспективы) // Геологическое строение и полезные ископаемые западной части Алтае-Саянской складчатой области. М-лы научн.-прак. конф. Кемерово; — Новокузнецк: Кемеровский полиграфкомбинат, 1998. — С. 45–48.
64. *Максимова С.В.* Эколого-фациальные особенности и условия образования доманика. — М.: Наука, 1970. — 84 с.
65. *Максимова С.В.* Породообразующая роль кремневых организмов и вулканизм // Известия вузов. Серия «Геология и разведка». — 1975. № 5. — С. 22–27.
66. *Маслов А.В., Артюшкова О.В.* Стратиграфия и корреляция девонских отложений Сибай-Баймакского района Башкирии. — Уфа: ИГ УфНЦ РАН, 2002. — 199 с.
67. *Матуль А.Г.* Четвертичная биостратиграфия и палеоокеанология Охотского моря и других субарктических районов. — Москва: ГЕОС, 2009. — 182 с.
68. *Меннер В.Вл., Шувалова Г.Л., Обуховская Т.Г.* и др. Колебания уровня моря и история позднедевонского бассейна в Тимано-Печорской провинции // Известия вузов. Серия «Геология и разведка». — 2001. № 5. — С. 18–33.
69. *Мизенс Г.А.* Седиментационные бассейны и геодинамические обстановки в позднем девоне — ранней перми юга Урала. — Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2002. — 190 с.
70. *Мизенс Г.А.* Колебания уровня мирового океана и осадконакопление в девонских глубоководных бассейнах юга Урала // Литосфера. — 2003. № 4. — С. 43–64.
71. *Мизенс Г.А., Свяжина И.А.* О палеогеографии юга Урала в девоне // Литосфера. — 2007. № 2. — С. 29–44.
72. *Михайлова И.А., Бондаренко О.Б.* Палеонтология. Ч. 1. — М.: МГУ, 1997. — 448 с.
73. *Назаров Б.Б.* Первые находки радиоларий Entactiniidae и Ceratoikiscidae в верхнем девоне Южного Урала // Доклады АН СССР. — 1973. Т. 210. № 3. — С. 696–699.

74. Назаров Б.Б. Радиолярии нижнего-среднего палеозоя Казахстана (методы исслед., систематика, стратигр. знач.). — М.: Наука, 1975. — 202 с. (Тр. ГИН АН СССР. — Вып. 275).
75. Назаров Б.Б. Значение радиолярий для стратиграфии палеозойских отложений // Систематика, эволюция и стратиграфическое значение радиолярий. — М.: Наука, 1981. — С. 38–48.
76. Назаров Б.Б. Радиолярии палеозоя. — Л.: Недра, 1988. — 231 с. (Практическое руководство по микрофауне СССР. Справочник для палеонтологов и геологов. Т. 2. Ред. А.И. Жамойда).
77. Назаров Б.Б., Ормистон А.Р. Биостратиграфический потенциал радиолярий палеозоя // Радиолярии в биостратиграфии. Сборник научных трудов. — Свердловск: УрО АН СССР, 1990. — С. 3–25.
78. Назаров Б.Б., Ткаченко В.И., Шульгина В.С. Радиолярии и возраст кремнисто-терригенных толщ Приколымского поднятия // Известия АН СССР. — 1981. Сер. геологическая. № 10. — С. 79–89.
79. Палеонтология беспозвоночных. — М.: МГУ, 1962. — 468 с.
80. Петрушевская М.Г. О приспособительном значении форм тела у радиолярий // Доклады АН СССР. — 1970. Т. 194. № 2. — С. 465–467.
81. Петрушевская М.Г. Радиоляриевый анализ. — Л.: Наука, 1986. — 200 с.
82. Пучков В.Н. Палеогеодинамика Южного и Среднего Урала. — Уфа: Даврия, 2000. — 146 с.
83. Рихтер Я.А. Палеозойский вулканизм и геодинамика Южного Урала. — Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2008. — 128 с.
84. Рич П.В., Рич Т.Х., Фентон М.А. Каменная книга. Летопись доисторической жизни. — М.: Наука, 1997. — 623 с.
85. Стратиграфический кодекс России. Издание 3-е. — СПб: Изд-во ВСЕГЕИ, 2006. — 96 с.
86. Сывороткин В.Л. Экологические аспекты дегазации Земли. — М.: Геоинформмарк, 1998. — 57 с.
87. Сывороткин В.Л. Глубинная дегазация земли и глобальные катастрофы. — М.: ООО «Геоинформцентр», 2002. — 250 с.
88. Тихий В.Н. Девонский период. Палеогеография // Палеогеография СССР. Объяснительная записка к Атласу литолого-палеогеографиче-

- ских карт СССР. Т. 2. Девонский, каменноугольный, пермский периоды. — М.: Недра, 1975. — С. 12–40.
89. *Тихомиров С.В.* Этапы осадконакопления девона Русской платформы и общие вопросы развития и строения стратисферы. — М.: Недра, 1995. — 445 с.
 90. *Фишман М.В.* История геологических исследований и становление геологической науки на Северо-Востоке европейской части СССР // История геологических исследований на европейском Северо-Востоке. — Сыктывкар: КНЦ УрО АН СССР, 1991. — С. 10–19.
 91. *Фокин П. А., Никишин А. М.* Тектоническое развитие Древнерусской платформы в девоне — начале карбона // Вестник Моск. ун-та. Сер. 4. Геология. — 1999. №. 6. — С. 9–20.
 92. *Фортулатова Н.К., Зайцева Е.Л., Кононова Л.И., Баранова А.В., Бушуева М.А., Михеева А.И., Афанасьева М.С., Обуховская Т.Г.* Литолого-фациальная и биостратиграфическая характеристика верхнедевонских отложений опорной скважины 1 Мелекесская (Мелекесская впадина, Волго-Уральская область) // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отдел геологический. — 2018. Т. 93. Вып. 5-6. — С. 3–49.
 93. *Хабаков А.В.* Отряд Radiolaria // Карл Циттель. Основы палеонтологии (палеозоология). Ч. 1. Беспозвоночные. — Ленинград–Москва–Грозный–Новосибирск: ОНТИ–НКТП СССР, 1934. — С. 90–101.
 94. *Хабаков А.В., Стрелков А.А., Липман Р.Х.* Подкласс Radiolaria. Радиоларии, или лучевики // Основы палеонтологии: Общая часть. Простейшие. — М.: АН СССР, 1959. — С. 369–482.
 95. *Чумаков Н.М.* Периодичность главных ледниковых событий и их корреляция с эндогенной активностью Земли // Доклады РАН. — 2001. Т. 378. №. 5. — С. 656–659.
 96. *Afanasyeva M.S.* Experimental Evidence for Changes during Fossilization of Radiolarian Tests and Implications for a Model of Biomineralizations // Marine Micropaleontology. 1990. No. 15. P. 233–248.
 97. *Afanasyeva M.S.* Regularities in the Migration of Famennian Radiolarians in the Marine Basins of the Russian Platform // Paleontological Journal. 2019. V. 53. № 8. P. 844–851.
 98. *Afanasyeva M.S.* Devonian Radiolarian Ecozones of Northern Eurasia // Paleontological Journal., 2020. V. 54. № 9.

99. *Afanasieva M.S., Amon E.O.* Devonian radiolarians of Russia // *Paleontological Journal*. 2011. V. 45. № 11. P. 1313–1532.
100. *Afanasieva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S.* Radiolarians in the geological Record // *Paleontological Journal*. 2005. V. 39. Suppl. 3. P. S135–S392.
101. *Alekseev A.S., Kononova L.I., Nikishin A.M.* The Devonian and Carboniferous of the Moscow Syncline (Russian Platform): Stratigraphy and sea-level changes. EUROPROBE: Intraplate Tectonics and Basin Dynamics of the Eastern European Platform // *Tectonophysics*. 1996. 268. P. 149–168.
102. *Anderson O.R.* Radiolaria. New York: Springer-Verlag, 1983. 450 p.
103. *Braun A., Budil P.* A Middle Devonian radiolarian fauna from the Chotec Limestone (Eifelian) of the Prague basin (Barrandian, Czech Republic) // *Geodiversitas*. 1999. V. 21. № 4. P. 581–592.
104. *Braun A., Maas R., Schmidt-Effing R.* Oberdevonische Radiolarien aus dem Breuschtal (Nord-Vogesen, Elsass) und ihr regionaler und stratigraphischer Zusammenhang // *N. Jb. Geol. Palaeontol.* 1992. Abh. Bd 185. № 2. P. 161–178.
105. *Budil P.* The Middle Devonian Kacák Event in the Barrandian area // *Geolines (Praha)*. 1995a. № 3. P. 7–8.
106. *Budil P.* Demonstration of the Kačák event (Middle Devonian, uppermost Eifelian) at some Barrandian localities // *Věstník Českého geologického ústavu*. 1995b. V. 70. № 4. P. 1–24.
107. *Cachon J., Cachon M.* Recherches sur le metabolisme de la silice chez les Radiolaires. Absorption et excretion // *C. r. Acad. Sci. Paris*. 1971. Gr. 12. T. 272. P. 1652–1654.
108. *Čejchan P.* Radiolárie barrandienského středního devonu [Radiolarians from the Middle Devonian of the Barrandian] // *Misc. micropal.* 1987. V. 2. № 1. P. 49–70.
109. *Čejchan P.* Biochronology and taxonomy of the Middle Devonian polycystine Radiolaria of the Barrandian // *Ann. Rep. 2005. Inst. Geol. Acad. Sci. Czech Republic, Praha*, 2006. P. 26.
110. *Chlupač I.* Stratigraphical investigation of the Srbsko Beds (Giverian) in the Devonian of Central Bohemia // *Sborník Ústřední Ústavu geologický*. 1960. V. 26. P. 143–185.

-
111. Davydov V.I., Korn D., Schmitz M.D., Gradstein F.M., Hammer O. Chapter 23. The Carboniferous Period. The Geologic Time Scale (Gradstein, F.M., Ogg, G., and Schmitz, M.D. eds) // Elsevier, Boston, 2012. P. 603–651.
112. Fabian H.-J. Radiolarienführende Hornsteine in den Kalken von Hlubočepy // Firgenwald. 1933. V. 8. № 2. P. 49–51.
113. Foreman H.P. Upper Devonian Radiolaria from the Huron Member of the Ohio Shale // Micropaleontol. 1963. V. 9. № 3. P. 267–304.
114. Gandl J., Sdzuy K. Exkursion in das Paläozoikum des Frankenwaldes NW der Münchberger Gneismasse // Paläontologische Gesellschaft, 51. Jahresversammlung, Programm und Exkursionsführer (Hrsg. E. Flügel). Erlangen (Selbstverlag). P. 89–110.
115. House R.M. Strength, timing, setting and cause of mid-Palaeozoic extinctions // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2002. V. 181. P. 5–25.
116. Holdsworth B.K., Jones, D.L. Preliminary radiolarian zonation for Late Devonian through Permian time // Geology. 1980a. № 8. P. 281–285.
117. Holdsworth B.K., Jones, D.L. A provisional Radiolarian Biostratigraphy, Late Devonian through Late Permian // U.S. Geol. Surv. Open-File Report, 1980b. P. 800–876.
118. Johnson J.G., Klapper G., Sandberg C.A. Devonian eustatic fluctuations in Euramerica // Geological Society of America Bulletin. 1985. V. 96. P. 567–587.
119. Kiessling W., Tragelehn H. Devonian radiolarian faunas of conodont-dated localities in the Frankenwald (northern Bavaria, Germany) // Abh. Geol. B.-A. 1994. Bd 50. S. 219–255.
120. Klevtsova A.A., Afanasieva M.S. Rifting, Radiolarians and oil-and-gas potential of Russian Platform. 6th Zonenshain Conference on Plate Tectonics, Moscow: February 17–20, 1998. Moscow: Institute of Oceanology RAS, GEOMAR, 1998. P. 161–162.
121. Nazarov B.B., Cocbain A.E., Playford P.E. Late Devonian radiolaria from the Gogo Formation, Canning Basin, Western Australia // Alcheringa, 1982. V. 6. № 3–4. P. 161–174.
122. Nazarov B.B., Ormiston A.R. Radiolarian from Late Paleozoic of the Southern Urals, USSR, and West Texas, USA // Micropaleontology. 1985. V. 30. No. 1. P. 1–54.

123. *Nazarov B.B., Ormiston A.R.* New biostratigraphically important Paleozoic Radiolaria of Eurasia and North America // *Micropaleontology*. 1993. Special Publication 6. P. 22–60.
124. *Obut O.T., Shcherbanenko, T.A.* Late Devonian radiolarians from the Rudny Altai (SW Siberia) // *Bulletin of Geosciences*, 2008. V. 83. № 4. P. 371–382.
125. *Petránek, J.* Hranice hlubočepských vápenců a srbských břidlic v Hlubočepch u Prahy // *Sbor. St. geol. Úst. Čs. Republ*, 1946. № 13. P. 259–278.
126. *Petrushevskaya M.G.* Spumellarian and Nassellarian Radiolaria in the plankton and bottom sediments of the Central Pacific // *Micropaleontology of the Ocean*. Cambridge, 1971. P. 309–317.
127. *Pianka E.R.* Evolutionary ecology. Fifth Edition. HarperCollins College Publishers, NY. 1994. 486 pp.
128. *Racki G.* Devonian eustatic fluctuations in Poland // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt am Main, 1997. V., 199. P. 1–12.
129. *Racki G.* Frasnian-Famennian biotic crisis: undervalued tectonic control? // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1998. V. 141. P. 177–198.
130. *Racki G.* Silica-secreting biota and mass extinctions: survival patterns and processes. *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology*. 1999. V. 154. P. 107–132.
131. *Racki G., Balinski A.* Late Frasnian Atrypida (Brachiopoda) from Poland and the Frasnian–Famennian biotic crisis // *Acta Palaeontol. Pol.* 1998. V. 43. P. 273–304.
132. *Racki G., Racka M., Matyja H., Devleeschouwer X.* The Frasnian/Famennian boundary interval in the South Polish–Moravian shelf basins; integrated eventstratigraphical approach // *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology*. 2002. V. 181. №№ 1–3. P. 251–297.
133. *Rust D.* Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen der Trias und der palaeozoischen Schichten // *Palaeontographica*. 1892. Bd. 38. S. 107–200.
134. *Sandberg C.A., Ziegler W., Dreesen R., Butler J.L.* Conodont biochronology, biofacies, taxonomy, and event stratigraphy around Middle Frasnian Lion mudnound (F2h) Frasnès, Belgium // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 150. Frankfurt am Main, 1992. P. 1–87.

135. *Schindler E.* Event-stratigraphic markers within the Kellwasser crisis near the Frasnian/Famennian boundary (Upper Devonian) in Germany // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 1993. V. 104. P. 115–125.
136. *Schmidt-Effing R.* Eine Radiolarien–Fauna des Famenne (Ober–Devon) aus dem Frankenwald (Bayern) // *Geologica et Palaeontologica*, 1988. V. 22. P. 33–41.
137. *Schmitz M.D., Davydov V.I.* Quantitative radiometric and biostratigraphic calibration of the Pennsylvanian–Early Permian (Cisuralian) time scale and pan-Euramerican chronostratigraphic correlation // *Geological Society of America Bulletin*, 2012. V. 124. P. 549–577.
138. *Schwartzapfel J.A., Holdsworth, B.K.* Upper Devonian and Mississippian Radiolarian Zonation and Biostratigraphy of the Woodford, Sycamore, Caney and Goddard Formation // *Cushman Foundation for Foraminiferal Research*. 1996. Special Publication. № 33. pp. 1–275.
139. *Scotese C.R.* Atlas of Earth History. Volume 1. Paleogeography. PALEOMAP Project. Arlington, Texas, 2001. 52 p.
140. *Tan S.H.* Over de samenstelling en het ontstaan van Krijt-en mergelgesteenten van de Molukken. Jaarboek van het Mijnwezen in Nederlandschen-Indië. Verhandelgen Derde Gedeelte. 1927. S. 1–165.
141. *Umeda M., Obut O.T., Iwata K., Sennikov N.V., Izokh N.G., Ermikov V.D.* Late Devonian Radiolarians from the Rudny Altai, Russia // *News of Paleontology and Stratigraphy*. 2004. V. 6–7. Supplement to *Geologiya i Geophisica*. V. 45. P. 103–115.
142. *Van Buchem F.S.P., Eberli G.P., Whalen M.T. et al.* The basinal geochemical signature and platform margin geometries in the Upper Devonian mixed carbonate-siliclastic system of Western Canada // *Bull. Soc. Geol. Fr.* 1996. V. 167. P. 685–699.
143. *Vishnevskaya V., Afanasieva M., Racki, G.* Biotic crises and some Frasnian–Famennian radiolarians from Poland and Russia. *INTERRAD VIII* // Abstract volume. Paris–Bierville, 8–13 September 1997. P. 132.
144. *Vishnevskaya V., Pisera A., Racki G.* Siliceous biota (radiolarians and sponges) and the Late Devonian biotic crisis: The Polish reference // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2002. V. 47. № 2. P. 211–226.
145. *Witsen N.* Noord en Oost Tartarye, of te bond igh ontwerp. Amsterdam, 1692. 700 s.

146. *Won M.-Z., Blodgett R.B., Clautice K.H., Newberry R.J.* Late Devonian (Late Famennian) radiolarians from the Chulitna terrane, south-central Alaska // *Short Notes on Alaskan Geology*. 1999. P. 145–152.
147. *Xiao Y., Suzuki N., He W.* Water depths of the latest Permian (Changhsingian) radiolarians estimated from correspondence analysis // *Earth-Science Reviews*. 2017. V. 173. P. 141–158.
148. *Yolkin E.A., Bakharev N.K., Izokh N.G., Gratsianova R.T., Kipriyanova T.P., Obut O.T.* Devonian sequences of Salair, Rudny and Gorny Altai.: Field Excursion Giedebook. International Conference «Devonian Terrestrial and Marine Environments: From Continent to Shelf» (IGCP 499 Project / SDS joint field meeting), Novosibirsk, Russia, July 25 — August 9, 2005. Novosibirsk: Publishing House of SB RAS, «Geo» Branch. 2005. 80 pp.
149. *Yunusov M.A., Masagutov R.K., Arkhipova V.V., Yunusova G.M.* Devonian sea-level changes in the platform region of Bashkortostan. On sea-level fluctuations in the Devonian // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. Frankfurt am Main, 1997. V. 199. P. 65–74.

ФОТОТАБЛИЦЫ

ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

Таблица 1

Радиолярии позднего эмсса Южного Урала

Экозона *Primaritripus buribayensis* — *Entactinia rostriformis*

Сферические губчатые *Spumellaria* (1),
пористые *Sphaerellaria* (2–14) и иглистые *Aculearia* (15)

Нижний девон, верхнеэмсский подъярус. Южный Урал, разрез урочища Каменная гора на р. Таналык к северу от города Бурибай: (1–3, 6, 8, 9, 11–14) обр. 0551/3149; (4, 5, 7, 10, 15) обр. 0551/3146 (Афанасьева, Амон, 2008, табл. II).

- Фиг. 1. *Spongentactinia fungosa* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5247/14404, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 2, 3. *Radiobisphaera rozanovi* Afanasieva et Amon, 2009: (2) экз. ПИН, № 5247/14333, штрих = 40 мкм; (3) экз. ПИН, № 5247/14516, штрих = 27 мкм.
- Фиг. 4, 5. *Entactinia rostriformis* Afanasieva et Amon, 2008: (4) экз. ПИН, № 5247/14834, штрих = 40 мкм; (5) экз. ПИН, № 5247/14833, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 6. *Entactinia horrida* (Furutani, 1983), экз. ПИН, № 5247/14306, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 7. *Pactarentinia holdsworthi* Furutani, 1983, экз. ПИН, № 5247/14925, штрих = 68 мкм.
- Фиг. 8. *Entactinia isensis* (Kurihara et Sashida, 2000), экз. ПИН, № 5247/14318, штрих = 68 мкм.
- Фиг. 9. *Bientactinosphaera vetusta* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5247/14515, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 10–12. *Bientactinosphaera pittmani* (Hinde, 1899): (10) экз. ПИН, № 5247/14315, штрих = 37 мкм; (11) экз. ПИН, № 5247/14323, штрих = 37 мкм; (12) экз. ПИН, № 5247/14317, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 13. *Astroentactinia tenuis* (Furutani, 1990), экз. ПИН, № 5247/14325, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 14. *Bientactinosphaera elegans* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5247/14828, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 15. *Palacantholithus stellatus* Deflandre, 1973, экз. ПИН, № 5247/14824, штрих = 37 мкм.

Таблица 2

Радиолярии позднего эмсса Южного Урала

Экозона *Primaritripus buribayensis* — *Entactinia rostriformis*

Эллипсоидные (1, 2) и дисковидные (3–15) *Stauraxonaria*

Нижний девон, верхнеэмсский подъярус. Южный Урал, разрез урочища Каменная гора на р. Таналык к северу от города Бурибай: (1–3, 6–8, 10–12, 15) обр. 0551/3149; (4, 5, 9, 13, 14) обр. 0551/3146 (Афанасьева, Амон, 2008, табл. I).

- Фиг. 1, 2. *Pseudospongoprimum sagittatum* Wakamatsu, Sugiyama et Furutani, 1990: (1) экз. ПИН, № 5247/14520, штрих = 55 мкм; (2) экз. ПИН, № 5247/14521, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 3. *Trochodiscus planatus* Hinde, 1899, экз. ПИН, № 5247/14407, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 4, 5. *Palaeodiscaleksus cribrarius* (Hinde, 1899): (4) экз. ПИН, № 5247/15003, вид сбоку, штрих = 37 мкм; (5) экз. ПИН, № 5247/15106, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 6. *Palaeodiscaleksus punctus* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5247/14531, вид сбоку, штрих = 26 мкм.
- Фиг. 7, 8. *Palaeodiscaleksus tumefactus* Afanasieva et Amon, 2008: (7) экз. ПИН, № 5247/14528, вид сбоку, штрих = 44 мкм; (8) экз. ПИН, № 5247/14505, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 9–11. *Primaritripus patella* (Hinde, 1899): (9) экз. ПИН, № 5247/14931, штрих = 26 мкм; (10) экз. ПИН, № 5247/14424, штрих = 44 мкм; (11) экз. ПИН, № 5247/14408, штрих = 48 мкм.
- Фиг. 12. *Primaritripus chuvashovi* Afanasieva et Amon, 2008, экз. ПИН, № 5247/14415, штрих = 34 мкм.
- Фиг. 13–15. *Primaritripus buribayensis* Afanasieva et Amon, 2008: (13) экз. ПИН, № 5247/14412, штрих = 55 мкм; (14) экз. ПИН, № 5247/15014, штрих = 55 мкм; (15) экз. ПИН, № 5247/14511, штрих = 33 мкм.

Таблица 3

Радиолярии позднего эйфеля Южного Урала

Экозона *Primaritripus kariukmasensis*

Радиолярии с пилломом из отряда Pylomariata, Nassellaria (1),
иглистые Aculearia (2), сферические пористые Sphaerellaria (3–7, 9–15)
и губчатые Spumellaria (8)

Средний девон, верхнеэйфельский подъярус. Южный Урал, разрез
г. Карьюкмас к северо-западу от д. Старый Сибай, обр. 7653/4066-6 (Афана-
сьева, Амон, 2009а, табл. II).

- Фиг. 1. *Hozmadia ozawai* Sugiyama, 1992, экз. ПИН, № 5247/15216,
штрих = 44 мкм.
- Фиг. 2. *Palacantholithus stellatus* Deflandre, 1973, экз. ПИН, № 5247/15202,
штрих = 98 мкм.
- Фиг. 3, 4. *Radiobisphaera rozanovi* Afanasieva et Amon, 2009: (3) экз. ПИН,
№ 5247/15220, штрих = 40 мкм; (4) экз. ПИН, № 5247/15214,
штрих = 37 мкм.
- Фиг. 5–7. *Entactinia horrida* (Furutani, 1983): (5, 6) экз. ПИН, № 5247/15233: (5)
штрих = 40 мкм; (6) фрагмент, штрих = 15 мкм; (7) экз. ПИН,
№ 5247/15213, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 8. *Spongentactinia fungosa* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5247/15206,
штрих = 56 мкм.
- Фиг. 9, 10. *Bientactinosphaera pittmani* (Hinde, 1899): (9) экз. ПИН, № 5247/15212,
штрих = 55 мкм; (10) экз. ПИН, № 5247/15203, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 11. *Bientactinosphaera obtusa* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5247/15217,
штрих = 37 мкм.
- Фиг. 12. *Bientactinosphaera vetusta* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5247/15225,
штрих = 37 мкм.
- Фиг. 13–15. *Astroentactinia tenuis* (Furutani, 1990): (13) экз. ПИН, № 5247/15226,
штрих = 37 мкм; (14) экз. ПИН, № 5247/15205, штрих = 40 мкм; (15)
экз. ПИН, № 5247/15231, штрих = 37 мкм.

Таблица 4

Радиолярии позднего эйфеля Южного Урала

Экозона *Primaritripus kariukmasensis*

Дисковидные *Stauraxonaria*

Средний девон, верхнеэйфельский подъярус. Южный Урал, разрез г. Карьюкмас к северо-западу от д. Старый Сибай, обр. 7653/4066-6 (Афанасьева, Амон, 2009а, табл. I).

- Фиг. 1–3. *Primaritripus kariukmasensis* Afanasieva et Amon, 2009: (1) экз. ПИН, № 5247/15313, штрих = 40 мкм; (2) экз. ПИН, № 5247/15325, штрих = 59 мкм; (3) экз. ПИН, № 5247/15306, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 4, 5. *Palaeodiscaleksus punctus* (Hinde, 1899): (4) экз. ПИН, № 5247/15312, штрих = 59 мкм; (5) экз. ПИН, № 5247/15406, вид сбоку, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 6, 7. *Palaeodiscaleksus tumefactus* Afanasieva et Amon, 2008: (6) экз. ПИН, № 5247/15420, штрих = 37 мкм; (7) экз. ПИН, № 5247/15411, вид сбоку, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 8, 9. *Palaeodiscaleksus cribrarius* (Hinde, 1899): (8) экз. ПИН, № 5247/15419, штрих = 37 мкм; (9) экз. ПИН, № 5247/15426, вид сбоку, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 10, 11. *Primaritripus buribayensis* Afanasieva et Amon, 2008: (10) экз. ПИН, № 5247/15327, штрих = 33 мкм; (11) экз. ПИН, № 5247/15415, вид сбоку, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 12, 13. *Primaritripus chuvashovi* Afanasieva et Amon, 2008: (12) экз. ПИН, № 5247/15333, штрих = 40 мкм; (13) экз. ПИН, № 5247/15308, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 14, 15. *Trochodiscus planatus* Hinde, 1899, экз. ПИН, № 5247/15424: (14) штрих = 37 мкм; (15) фрагмент, штрих = 15 мкм.

Таблица 5

Радиолярии эйфеля Западных Мугоджар

Экозона *Primaritripus kariukmasensis*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1, 2), губчатые *Spumellaria* (3)
и дисковидные *Stauraxonaria* (4–14)

Средний девон, эйфельский ярус, мугоджарская свита. Казахстан, Западные Мугоджары, р. Шулдак: (1–7, 10–14) обр. 53/1; (8, 9) обр. 5087/1а (Афанасьева, Амон, 2013, рис. 3).

- Фиг. 1. *Radiobisphaera rozanovi* Afanasieva et Amon, 2009, экз. ПИН, № 5474/16881, штрих = 24 мкм.
- Фиг. 2. *Entactinia horrida* (Furutani, 1983), экз. ПИН, № 5474/16893, штрих = 48 мкм.
- Фиг. 3. *Spongentactinia fungosa* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5474/16947, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 4, 5. *Palaeodiscaleksus tumefactus* Afanasieva et Amon, 2008: 4 – экз. ПИН, № 5474/16889, штрих = 44 мкм, 5 – экз. ПИН, № 5474/16883, вид сбоку, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 6, 7. *Palaeodiscaleksus punctus* (Hinde, 1899): 6 – экз. ПИН, № 5474/16886, штрих = 38 мкм, 7 – экз. ПИН, № 5474/16887, вид сбоку, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 8, 9. *Palaeodiscaleksus cribrarius* (Hinde, 1899): 8 – экз. ПИН, № 5474/16966, штрих = 42 мкм, 9 – экз. ПИН, № 5474/16972, вид сбоку, штрих = 54 мкм.
- Фиг. 10, 11. *Primaritripus kariukmasensis* Afanasieva et Amon, 2009: 10 – экз. ПИН, № 5247/16884, штрих = 25 мкм, 11 – экз. ПИН, № 5474/16882, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 12–14. *Primaritripus patella* (Hinde, 1899): 12 – экз. ПИН, № 5474/16885, штрих = 38 мкм, 13 – экз. ПИН, № 5474/16891, штрих = 38 мкм, 14 – экз. ПИН, № 5474/16888, вид сбоку, штрих = 44 мкм.

Таблица 6

Радиолярии позднего эйфеля Германии

Экозона *Entactinia spongites* — *Staurodruppa* sp.

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–5), решетчатые *Spumellaria* (6), *Stauraxonaria* (7, 8) и иглистые *Aculearia* (9, 10)

Средний девон, верхнеэйфельский подъярус. Германия, Северная Бавария, Франкенвальд, массив Гейзерберг: (1–4, 6–8, 10) обр. G2/7; (5) обр. G2/3, (9) обр. G2/5 (Kiessling, Tragelehn, 1994, Pls. 4–6). Авторские права на фотографии радиолярий принадлежат «© Publishing Unit Geological Survey of Austria» и используются с любезного разрешения заведующего библиотекой HR Mag. T. Hofmann.

- Фиг. 1. *Astroentactinia* aff. *paronae* (Hinde, 1899), штрих = 100 мкм.
Фиг. 2, 3. *Astroentactinia* sp. А, штрих = 100 мкм.
Фиг. 4. *Entactinia spongites* Foreman, 1963, штрих = 100 мкм.
Фиг. 5. *Entactinia* sp. В, штрих = 100 мкм.
Фиг. 6. *Polyentactinia* (?) sp. С, штрих = 100 мкм.
Фиг. 7, 8. *Staurodruppa* sp., штрих = 100 мкм.
Фиг. 9, 10. *Palaeoscenidium cladophorum* Deflandre, 1953: (9) штрих = 50 мкм, (10) штрих = 100 мкм.

Таблица 7

Радиолярии позднего эйфеля Чешской Республики

Экозона *Bientactinosphaera polyacanthina* — *Entactinia additiva*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–6), губчатые *Spumellaria* (7)
и иглистые *Aculearia* (8–12)

Средний девон, верхнеэйфельский подъярус, верхи формации Хотеч. Чешская Республика, бассейн Баррандиан, гора Кнези близ Карлштейна, обр. NM L 30 239 (Budil, 1995b, Pls. II, III). Авторские права на фотографии радиолярий принадлежат «© Bulletin of Geosciences» и используются с любезного разрешения RNDr Zuzana Tasáryová, Ph.D.

- Фиг. 1, 2. *Entactinia* sp. A: (1) штрих = 40 мкм, (2) штрих = 50 мкм.
 Фиг. 3, 4. *Entactinia* cf. *additiva* Foreman, 1963: (3) штрих = 60 мкм, (4) штрих = 77 мкм.
 Фиг. 5. *Bientactinosphaera* cf. *cancellicula* (Foreman, 1963), штрих = 75 мкм.
 Фиг. 6. *Bientactinosphaera* cf. *polyacanthina* (Foreman, 1963), штрих = 60 мкм.
 Фиг. 7. *Spongenactinella* cf. *intracata* Aitchison, 1993, штрих = 35 мкм.
 Фиг. 8. *Palaeoscenidium* cf. *robustum* Aitchison, 1993, штрих = 38 мкм.
 Фиг. 9. *Palaeoscenidium* cf. *cladophorum* Deflandre, 1953, штрих = 30 мкм.
 Фиг. 10. *Ceratoikiscum* cf. *spinosiarcuatum* Foreman, 1963, штрих = 67 мкм.
 Фиг. 11. *Ceratoikiscum* cf. *bujugum* Foreman, 1963, штрих = 60 мкм.
 Фиг. 12. *Nazarovites* cf. *pinnula* Afanasieva, 2000, штрих = 60 мкм.

Таблица 8

Радиолярии позднего эйфеля Чешской Республики

Экозона *Apophisisphaera hystricuosa* — *Entactinia herculea*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–9) и иглистые *Aculearia* (10–17)

Средний девон, верхнеэйфельский подъярус, верхи формации Хотеч. Чешская Республика, бассейн Баррандиан, гора Кнези близ Карлштейна (Braun, Budil, 1999, Figs. 3A–3H, 4A–4I). Авторские права на фотографии радиолярий принадлежат «© Publications Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris» и используются с любезного разрешения Emmanuel Côté и Claire Margerie.

- Фиг. 1, 2. *Apophisisphaera hystricuosa* (Aitchison, 1993): (1) экз. № 197-4G, штрих = 84 мкм; (2) экз. № 197-4F, штрих = 113 мкм.
- Фиг. 3. *Bientactinosphaera echinata* (Hinde, 1899), экз. № 225-4A, штрих = 113 мкм.
- Фиг. 4. *Entactinia* cf. *additiva* Foreman, 1963м и, экз. № 120-4B, штрих = 113 мкм.
- Фиг. 5–7. *Entactinia* aff. *herculea* Foreman, 1963: (5) экз. № 035-4C, штрих = 114 мкм; (6) экз. № 035-4E, штрих = 138 мкм; (7) экз. № 035-4H, штрих = 91 мкм.
- Фиг. 8. *Entactinia* aff. *procerspina* Aitchison, 1993, экз. № 194-4I, штрих = 129 мкм.
- Фиг. 9. *Entactinosphaera riedeli* Foreman, 1963, экз. № 369-4D, штрих = 151 мкм.
- Фиг. 10, 11. *Ceratoikiscum* sp.: (10) экз. № 370-3G, штрих = 86 мкм; (11) экз. № 370-4H, штрих = 115 мкм.
- Фиг. 12–17. *Palaeoscenidium cladophorum* Deflandre, 1953: (12) экз. № 078-3A, штрих = 78 мкм; (13) экз. № 078-3B, штрих = 188 мкм; (14) экз. № 078-3C, штрих = 94 мкм; (15) экз. № 078-3D, штрих = 115 мкм; (16) экз. № 078-3E, штрих = 154 мкм; (17) экз. № 078-3F, штрих = 139 мкм.

Таблица 9

Радиолярии позднего эйфеля Чешской Республики

Экозона *Aporhisphaera hystricuosa* — *Spongentactinia fungosa*

Сферические губчатые Spumellaria

Средний девон, верхнеэйфельский подъярус, верхи формации Хотеч. Чешская Республика, Пражский бассейн, Баррандиан, обнажение Глубочепы, обр. g-3/2 (Afanasieva et Amon, 2011, Pl. 6, figs. 1–10).

- Фиг. 1. *Polyentactinia circumretia* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ПИН, № 5323/16062, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 2. *Pluristratoentactinia trisphaerata* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ПИН, № 5323/15705, штрих = 68 мкм.
- Фиг. 3. *Pluristratoentactinia conspissata* Nazarov, 1981, экз. ПИН, № 5323/15695, штрих = 72 мкм.
- Фиг. 4. *Spongentactinia fungosa* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5323/15971, штрих = 61 мкм.
- Фиг. 5. *Spongentactinia marina* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ПИН, № 5323/15991, штрих = 68 мкм.
- Фиг. 6. *Spongentactinia diplostraca* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5323/16031, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 7. *Spongentactinella windjanensis* Nazarov, 1982, экз. ПИН, № 5323/16011, штрих = 64 мкм.
- Фиг. 8. *Spongentactinella intracata* Aitchison, 1993, экз. ПИН, № 5323/15692, штрих = 85 мкм.
- Фиг. 9. *Spongentactinella exilisipina* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5323/15691, штрих = 89 мкм.
- Фиг. 10. *Spongentactinella veles* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5323/15981, штрих = 56 мкм.

Таблица 10

Радиолярии позднего эйфеля Чешской Республики

Экозона *Apophisisphaera hystricuosa* — *Spongentactinia fungosa*

Сферические пористые Sphaerellaria

Средний девон, верхнеэйфельский подъярус, верхи формации Хотеч. Чешская Республика, Пражский бассейн, Баррандиан, обнажение Глубочепы, обр. g-3/2 (Afanasieva et Amon, 2011, Pl. 5, figs. 1–13).

- Фиг. 1. *Apophisisphaera hystricuosa* (Aitchison, 1993), экз. ПИН, № 5323/15966, штрих = 52 мкм.
- Фиг. 2. *Entactinia echinata* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5323/16061, штрих = 68 мкм.
- Фиг. 3. *Entactinia parva* Won, 1983, экз. ПИН, № 5323/16004, штрих = 73 мкм.
- Фиг. 4. *Entactinia patorovaria* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5323/16047, штрих = 74 мкм.
- Фиг. 5. *Entactinia faveolata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5323/15970, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 6. *Entactinia paula* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5323/15992, штрих = 57 мкм.
- Фиг. 7. *Entactinia proceraspina* Aitchison, 1993, экз. ПИН, № 5323/15702, штрих = 79 мкм.
- Фиг. 8. *Astroentactinia stellata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5323/15978, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 9. *Radiobisphaera rozanovi* Afanasieva et Amon, 2009, экз. ПИН, № 5323/16071, штрих = 45 мкм.

Таблица 11

Радиолярии позднего эйфеля Чешской Республики

Экозона *Aporhisphaera hystricuosa* — *Spongentactinia fungosa*Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–4) и иглистые *Aculearia* (5–11)

Средний девон, верхнеэйфельский подъярус, верхи формации Хотеч. Чешская Республика, Пражский бассейн, Баррандиан, обнажение Глубочепы, обр. g-3/2 (Afanasieva et Amon, 2011, Pl. 5, figs. 8–11, 14–17; Pl. 6, figs. 11–13).

- Фиг. 1. *Bientactinosphaera cancellicula* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5323/15959, штрих = 95 мкм.
- Фиг. 2. *Bientactinosphaera clavata* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5323/16069, штрих = 86 мкм.
- Фиг. 3. *Bientactinosphaera pittmani* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5323/16057, штрих = 69 мкм.
- Фиг. 4. *Bientactinosphaera elegans* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5323/15973, штрих = 69 мкм.
- Фиг. 5. *Nazarovites bioculus* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5323/16074, штрих = 78 мкм.
- Фиг. 6. *Palacantholitus stellatus* Deflandre, 1973, экз. ПИН, № 5323/15700, штрих = 157 мкм.
- Фиг. 7. *Palaeothalomnus quadriramosum* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5323/15976, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 8. *Ceratoikiscum lyratum* Ishiga, 1988, экз. ПИН, № 5323/16046, штрих = 126 мкм.
- Фиг. 9. *Palaeoscenidium cladophorum* Deflandre, 1953, экз. ПИН, № 5323/15963, штрих = 66 мкм.
- Фиг. 10. *Palaeoscenidium tabernaculum* Aitchison, 1993, экз. ПИН, № 5323/15977, штрих = 72 мкм.
- Фиг. 11. *Palaeoscenidium robustum* Aitchison, 1993, экз. ПИН, № 5323/16022, штрих = 59 мкм.

Таблица 12

Радиолярии живета Западных Мугоджар

Экозона *Palaeoellipsoides planoconvexus* — *Palaeodiscaleksus shuldakensis*

Сферические губчатые *Spumellaria* (1, 2), пористые *Sphaerellaria* (3–6)
и эллипсоидные (7–12) *Stauraxonaria*

Средний девон, живетский ярус, куркудукская свита (1, 2), шулдакская свита (3–6, 17–22). Казахстан, Западные Мугоджары, р. Шулдак: (1) обр. 1051, (2) обр. 59/1-2, (3–5) обр. 5062, (6) обр. 322(4), (7–12) обр. 5936.

- Фиг. 1. *Spongentactinia fungosa* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5474/16947, штрих = 42 мкм.
- Фиг. 2. *Spongentactinia* sp. А, экз. ПИН, № 5474/16988, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 3, 4. *Radiobisphaera rozanovi* Afanasieva et Amon, 2009: 3 – экз. ПИН, № 5474/17171, штрих = 40 мкм, 4 – экз. ПИН, № 5474/17173, штрих = 31 мкм.
- Фиг. 5. *Entactinia echinata* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5474/17179, штрих = 62 мкм.
- Фиг. 6. *Astroentactinia crassata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5474/17169, штрих = 35 мкм.
- Фиг. 7, 8. *Palaeoellipsoides scutulatus* (Hinde, 1899): 7 – экз. ПИН, № 5474/16977, штрих = 26 мкм, 8 – экз. ПИН, № 5474/16979, вид сбоку, штрих = 32 мкм.
- Фиг. 9, 10. *Palaeoellipsoides convexocylindratus* Afanasieva et Amon, 2012: 9 – экз. ПИН, № 5474/16984, штрих = 48 мкм, 10 – экз. ПИН, № 5474/16978, вид сбоку, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 11, 12. *Palaeoellipsoides planoconvexus* Afanasieva et Amon, 2012: 11 – экз. ПИН, № 5474/16981, штрих = 44 мкм, 12 – экз. ПИН, № 5474/16982, вид сбоку, штрих = 35 мкм.

Таблица 13

Радиолярии живета Западных Мугоджар

Экозона *Palaeoellipsoides planoconvexus* — *Palaeodiscaleksus shuldakensis*

Дисковидные *Stauraxonaria*

Средний девон, живетский ярус, шулдакская свита (1, 3, 4, 7–12, 14), куркудукская свита (2, 5, 6, 13). Казахстан, Западные Мугоджары, р. Шулдак: (1) обр. 5936, (2) обр. 5062, (3, 4, 11, 12, 14) обр. 322, (5, 6) обр. 221, (7) обр. 322/1, (8) – обр. 5923, (9, 10) обр. 322(3), (13) обр. 1051.

- Фиг. 1–8. *Palaeodiscaleksus shuldakensis* Afanasieva et Amon, 2012: 1 – экз. ПИН, № 5474/16983, штрих = 38 мкм, 2 – экз. ПИН, № 5474/16935, вид сбоку, штрих = 46 мкм; 3 – экз. ПИН, № 5474/17152, штрих = 54 мкм, 4 – экз. ПИН, № 5474/17150, вид сбоку, штрих = 44 мкм; 5 – экз. ПИН, № 5474/16937 (штрих = 33 мкм), 6 – экз. ПИН, № 5474/16938, вид сбоку (штрих = 27 мкм); 7 – экз. ПИН, № 5474/17154 (штрих = 38 мкм), 8 – экз. ПИН, № 5474/17011, вид сбоку (штрих = 24 мкм).
- Фиг. 9, 10. *Palaeodiscaleksus cribrarius* (Hinde, 1899): 9 – экз. ПИН, № 5474/17164, штрих = 38 мкм, 10 – экз. ПИН, № 5474/17168, вид сбоку, штрих = 31 мкм.
- Фиг. 11, 12. *Palaeodiscaleksus punctus* (Hinde, 1899): 11 – экз. ПИН, № 5474/17153, штрих = 38 мкм, 12 – экз. ПИН, № 5474/17151, вид сбоку, штрих = 46 мкм.
- Фиг. 13. *Primaritripus patella* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5474/16940, штрих = 32 мкм.
- Фиг. 14. *Palaeodiscaleksus* sp., экз. ПИН, № 5474/17098, штрих = 46 мкм.

Таблица 14

Радиолярии раннего франа Тимано-Печорского бассейна

Экозона *Astroentactinia biaciculata*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–4, 6–8), губчатые *Spumellaria* (5) и иглистые *Aculearia* (9)

Верхний девон, нижнефранский подъярус. Тимано-Печорский бассейн, р. Чуть, обнажение 7, обр. 1,2b (Афанасьева, 2000, табл. 120).

- Фиг. 1. *Astroentactinia biaciculata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5311/12316, штрих = 37 мкм.
Фиг. 2. *Astroentactinia paronae* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5311/12321, штрих = 40 мкм.
Фиг. 3. *Borisella bykovaе* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/12313, штрих = 33 мкм.
Фиг. 4. *Borisella maksimovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/12326, штрих = 56 мкм.
Фиг. 5. *Meschedea crassicortex* Won, 1997, экз. ПИН, № 5311/12319, штрих = 33 мкм.
Фиг. 6. *Entactinia patorovaria* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/12323, штрих = 40 мкм.
Фиг. 7. *Entactinia bogdanovi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/12327, штрих = 33 мкм.
Фиг. 8. *Moskovistella deorsiacus* (Nazarov et Ormiston, 1993), экз. ПИН, № 5311/12310, штрих = 43 мкм.
Фиг. 9. *Ceratoikiscum spinosiarcuratum* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5311/12322, штрих = 33 мкм.

Экозона *Palaeodiscaleksus punctus*

Дисковидные *Stauraxonaria* (10–12)

Верхний девон, нижнефранский подъярус. Тимано-Печорский бассейн, скв. Западно-Виссертынская-1 (инт. 3601-3616 м), обр. К-447d-90 (Афанасьева, 2000, табл. 120).

- Фиг. 10, 11. *Palaeodiscaleksus punctus* (Hinde, 1899): (10) экз. ПИН, № 5311/12608, штрих = 26 мкм; (11) экз. ПИН, № 5311/12615, штрих = 35 мкм.
Фиг. 12. *Primaritripus patella* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5311/12604, штрих = 33 мкм.

Таблица 15

Радиолярии раннего — среднего франа Западных Мугоджар

Экозона *Palaeoellipsoides convexocylindratus*Сферические пористые *Sphaerellaria*

Верхний девон, нижний-средний фран, млыашинская свита. Казахстан, Западные Мугоджары, р. Шулдак: (1, 7, 9) обр. 5509; (2, 4) обр. 1047; (3, 5) обр. 90/1; (6, 8, 10, 12) обр. 1050/1; (11) обр. 1009/2-1 (Афанасьева, Амон, 2013, фиг. 6, частично).

- Фиг. 1. *Astroentactinia biaciculata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5474/17108, штрих = 38 мкм.
- Фиг. 2. *Astroentactinia crassata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5474/17057, штрих = 36 мкм.
- Фиг. 3. *Entactinia echinata* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5474/17021, штрих = 39 мкм.
- Фиг. 4. *Entactinia horrida* (Furutani, 1983), экз. ПИН, № 5474/17056, штрих = 51 мкм.
- Фиг. 5. *Entactinia isensis* (Kurihara et Sashida, 2000), экз. ПИН, № 5474/17040, штрих = 47 мкм.
- Фиг. 6. *Entactinia crustescens* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5474/17079, штрих = 62 мкм.
- Фиг. 7. *Entactinia rostriformis* Afanasieva et Amon, 2008, экз. ПИН, № 5474/17105, штрих = 45 мкм.
- Фиг. 8. *Ornatoentactinia solita* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5474/17099, штрих = 28 мкм.
- Фиг. 9. *Bientactinosphaera vetusta* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5474/17090, штрих = 31 мкм.
- Фиг. 10. *Bientactinosphaera variacanthina* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5474/17074, штрих = 31 мкм.
- Фиг. 11. *Bientactinosphaera egindyensis* (Nazarov, 1975), экз. ПИН, № 5474/16927, штрих = 46 мкм.
- Фиг. 12. *Bientactinosphaera aitpaiensis* (Nazarov, 1973), экз. ПИН, № 5474/17078, штрих = 46 мкм.

Таблица 16

Радиолярии раннего — среднего франа Западных Мугоджар

Экозона *Palaeoellipsoides convexocylindratus*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–4), губчатые *Spumellaria* (5–7), эллипсоидные *Stauraxonaria* (8, 9) и радиолярии с пилломом из отряда *Pylomariata*, *Nassellaria* (10)

Верхний девон, нижний-средний фран, миляшинская свита. Казахстан, Западные Мугоджары, р. Шулдак: (1, 3) обр. 1009/2-1; (2, 4, 6, 8) обр. 90/1; (5, 7) обр. 1050/1; (10, 9) обр. 5509 (Афанасьева, Амон, 2013, фиг. 6, 7, частично).

- Фиг. 1. *Radiobisphaera domanicensis* (Bykova, 1955), экз. ПИН, № 5474/16917, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 2, 3. *Radiobisphaera rozanovi* Afanasieva et Amon, 2009: (2) экз. ПИН, № 5474/17053, штрих = 59 мкм; (3) экз. ПИН, № 5474/16918, штрих = 42 мкм.
- Фиг. 4. *Radiobisphaera echinata* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5474/17025, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 5, 6. *Spongentactinia diplostraca* (Foreman, 1963): 5 — экз. ПИН, № 5474/17075, штрих = 41 мкм; 6 — экз. ПИН, № 5474/17054, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 7. *Spongentactinia fungosa* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5474/17093, штрих = 35 мкм.
- Фиг. 8. *Palaeoellipsoides convexocylindratus* Afanasieva et Amon, 2012, экз. ПИН, № 5474/17001, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 9. *Pseudospongoprimum sagittatum* Wakamatsu, Sugiyama et Furutani, 1990, экз. ПИН, № 5474/17131, штрих = 41 мкм.
- Фиг. 10. *Hozmodia ozawai* Sagiyama, 1992, экз. ПИН, № 5474/17111, штрих = 54 мкм.

Таблица 17

Радиолярии раннего — среднего франа Западных Мугоджар

Экозона *Palaeoellipsoides convexocylindratus*Дисковидные *Stauraxonaria*

Верхний девон, нижний-средний фран, млыашинская свита. Казахстан, Западные Мугоджары, р. Шулдак: (1, 11) обр. 1050/1; (2, 3) обр. 1047; (4, 6, 7) обр. 5063/1; (5, 8, 10) обр. 90/1; (9) обр. 5509; (10) обр. 1009/2-1 (Афанасьева, Амон, 2013, рис. 7, частично).

- Фиг. 1. *Palaeodiscaleksus cribrarius* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5474/17095, штрих = 51 мкм.
- Фиг. 2, 3. *Palaeodiscaleksus punctus* (Hinde, 1899): (2) экз. ПИН, № 5474/17060, штрих = 41 мкм; (3) экз. ПИН, № 5474/17064, вид сбоку, штрих = 29 мкм.
- Фиг. 4, 5. *Palaeodiscaleksus shuldakensis* Afanasieva et Amon, 2012: (4) экз. ПИН, № 5474/16965, штрих = 33 мкм; (5) экз. ПИН, № 5474/17020, вид сбоку, штрих = 45 мкм.
- Фиг. 6, 7. *Palaeodiscaleksus tumefactus* Afanasieva et Amon, 2008: (6) экз. ПИН, № 5474/16959, штрих = 50 мкм; (7) экз. ПИН, № 5474/16963, вид сбоку, штрих = 49 мкм.
- Фиг. 8. *Primaritripus buribayensis* Afanasieva et Amon, 2008: (9) экз. ПИН, № 5474/17039, штрих = 64 мкм.
- Фиг. 9. *Primaritripus chuvashovi* Afanasieva et Amon, 2008: (12) экз. ПИН, № 5474/17126, штрих = 76 мкм.
- Фиг. 10. *Primaritripus patella* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5474/16932, штрих = 51 мкм.
- Фиг. 11. *Primaritripus kariukmasensis* Afanasieva et Amon, 2009, экз. ПИН, № 5474/17070, штрих = 41 мкм.
- Фиг. 12. *Trochodiscus planatus* Hinde, 1899: (17) экз. ПИН, № 5474/17140, штрих = 44 мкм.

Таблица 18

Радиолярии среднего франа Южного Урала

Экозона *Primaritripus chuvashovi*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–5), иглистые *Aculearia* (6)
и дисковидные *Stauraxonaria* (7–19)

Верхний девон, среднефранский подъярус. Южный Урал, разрез г. Арганган в районе д. Султантимирово, обр. 0434/3156-1 (Афанасьева, Амон, 2009а, рис. 3).

- Фиг. 1. *Radiobisphaera domanicensis* (Bykova, 1955), экз. ПИН, № 5247/14815, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 2. *Bientactinosphaera pittmani* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5247/14731, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 3. *Bientactinosphaera vetusta* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5247/14730, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 4. *Astroentactinia tenuis* (Furutani, 1990), экз. ПИН, № 5247/14818, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 5. *Radiobisphaera rozanovi* Afanasieva et Amon, 2009, экз. ПИН, № 5247/14713, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 6. *Palacantholithus stellatus* Deflandre, 1973, экз. ПИН, № 5247/14811, штрих = 32 мкм.
- Фиг. 7, 8. *Primaritripus kariukmasensis* Afanasieva et Amon, 2009: (7) экз. ПИН, № 5247/14729, штрих = 33 мкм; (8) экз. ПИН, № 5247/14610, вид сбоку, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 9, 10. *Primaritripus buribayensis* Afanasieva et Amon, 2008: (9) экз. ПИН, № 5247/14714, штрих = 32 мкм; (10) экз. ПИН, № 5247/14728, вид сбоку, штрих = 30 мкм.
- Фиг. 11–13. *Primaritripus chuvashovi* Afanasieva et Amon, 2008: (11) экз. ПИН, № 5247/14721, штрих = 33 мкм; (12) экз. ПИН, № 5247/14632, штрих = 56 мкм; (13) экз. ПИН, № 5247/14702, вид сбоку, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 14, 15. *Palaeodiscaleksus cribrarius* (Hinde, 1899): (14) экз. ПИН, № 5247/14720, штрих = 32 мкм; (15) экз. ПИН, № 5247/14616, вид сбоку, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 16, 17. *Palaeodiscaleksus tumefactus* Afanasieva et Amon, 2008: (16) экз. ПИН, № 5247/14724, штрих = 37 мкм; (17) экз. ПИН, № 5247/14705, вид сбоку, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 18. *Trochodiscus planatus* Hinde, 1899, экз. ПИН, № 5247/14620, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 19. *Primaritripus patella* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5247/14704, штрих = 37 мкм.

Таблица 19

Радиолярии среднего франа Волго-Уральского бассейна

Экозона *Radiobisphaera domanicensis* — *Radiobisphaera menneri*Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–13), *Stauraxonaria* (14, 15)
и иглистые *Aculearia* (16–20)

Первые радиолярии доманиковой свиты среднего франа Волго-Уральского бассейна, описанные Е.В. Быковой (1955, табл. 20–23): (1–8, 11, 14, 15, 18) Татарстан, (9, 10) Западная Башкирия; (12, 13, 16, 17, 19, 20) Самарская область.

- Фиг. 1–4. *Bientactinosphaera* cf. *variacanthina* (Foreman, 1963), хорошо видна внутренняя ячеистая сферическая оболочка: 1, 2 – реконструкция, х330; 3, 4 – сечение скелета, х100.
- Фиг. 5, 6. *Astroentactinia* cf. *crassata* Nazarov, 1975, видна наружная ячеистая поверхность скелета: 5 – сечение скелета, х100; 6 – реконструкция, х330.
- Фиг. 7, 8. *Bientactinosphaera* cf. *grandis* (Nazarov, 1975): 7 – сечение скелета, видны полости внутри шипов, х100; 8 – реконструкция, видна внутренняя ячеистая сферическая оболочка, х330.
- Фиг. 9, 10. *Astroentactinia* cf. *stellata* Nazarov, 1975: 9 – сечение скелета, х100; 10 – реконструкция, х330.
- Фиг. 11. *Radiobisphaera domanicensis* (Bykova, 1955), реконструкция, х330.
- Фиг. 12, 13. *Radiobisphaera* cf. *menneri* Afanasieva, 2000, сечение скелета, х100.
- Фиг. 14, 15. *Stauodruppa nucula* Hinde, 1899: 14 – реконструкция, внутренняя и наружная оболочки в сечении, х330; 15 – сечение скелета, х100.
- Фиг. 16, 17. *Palaeothalomnus* cf. *quadriramosum* (Foreman, 1963), сечение скелета, х100.
- Фиг. 18, 19. *Palacantholithus* ex gr. *simplex* (Hinde, 1899), сечение скелета, х100.
- Фиг. 20. *Palacantholithus nana* (Bykova, 1955), сечение скелета, х100 мкм.

Таблица 20

Радиолярии среднего франа Тимано-Печорского бассейна

Экозона *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis*
Подзона Rdm-1

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–8) и решетчатые (9, 10)
и губчатые (11) *Spumellaria*

Верхний девон, среднефранский подъярус, доманиковая свита. Тимано-Печорский бассейн, скв. Шуда-Яг-1003: (1, 5, 11) обр. 28 (инт. 106–107 м); (2, 3, 4, 8, 9) обр. 8 (инт. 120.9–124.0 м); (6, 7, 10) обр. 29 (инт. 105–106 м) (Афанасьева, 2000, табл. 122, частично).

- Фиг. 1. *Astroentactinia tantilla* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5311/11901, штрих = 63 мкм.
- Фиг. 2. *Astroentactinia vishnevskayae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04134, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 3. *Astroentactinia tikhomirovi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04108, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 4. *Radiobisphaera menneri* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04010, штрих = 69 мкм.
- Фиг. 5. *Helioentactinia gudymovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/10507, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 6. *Entactinia bogdanovi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04419, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 7. *Bientactinosphaera conglobata* (Nazarov, 1975), экз. ПИН, № 5311/04404, штрих = 125 мкм.
- Фиг. 8. *Bientactinosphaera morozovi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04122, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 9. *Polyentactinia kossistekensis* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5311/04003, штрих = 75 мкм.
- Фиг. 10. *Russirad kazintsovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04524, штрих = 85 мкм.
- Фиг. 11. *Tetragregnon quadrispinosa* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5311/04202, штрих = 43 мкм.

Таблица 21

Радиолярии среднего франа Тимано-Печорского бассейна

Экозона *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis*
Подзона Rdm-1Иглистые *Aculearia* (1–7) и дисковидные *Staurogonaria* (8–10)

Верхний девон, среднефранский подъярус, доманиковая свита. Тимано-Печорский бассейн, скв. Шуда-Яг-1003: (1, 4) обр. 28 (инт. 106–107 м); (2, 3, 5, 7) обр. 8 (инт. 120.9–124.0 м); (6) обр. 29 (инт. 105–106 м); (8–10) р. Чуть, обнажение 7, обр. 4 (Афанасьева, 2000, табл. 122, частично).

- Фиг. 1. *Palaeoscenidium scaurum* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04304, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 2. *Palaeoscenidium tabernaculum* Aitchison, 1993, экз. ПИН, № 5311/04027, штрих = 89 мкм.
- Фиг. 3. *Ceratoikiscum avimexpectans* Deflandre, 1953, экз. ПИН, № 5311/04021, штрих = 89 мкм.
- Фиг. 4. *Ceratoikiscum spinosiarcuratum* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5311/04031, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 5. *Ceratoikiscum* ? cf. *vimenum* Nazarov et Ormiston, 1983, экз. ПИН, № 5311/04303, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 6. *Nazarovites aprelevkensis* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04411, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 7. *Nazarovites mikhailovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/10306, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 8. *Palaeodiscaleksus punctus* (Hinde, 1899): экз. ПИН, № 5311/12334, штрих = 68 мкм.
- Фиг. 9, 10. *Primaritripus patella* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5311/12330: (9) штрих = 42 мкм; (10) фрагмент, штрих = 12 мкм.

Таблица 22

Радиолярии среднего франа Тимано-Печорского бассейна

Экозона *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis*
Подзона Rdm-2

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–5), губчатые *Spumellaria* (6)
и иглистые *Aculearia* (7–10)

Верхний девон, среднефранский подъярус, доманиковая свита. Тимано-Печорский бассейн, скв. Шуда-Яг-1003: (1, 5, 6) обр. 56 (инт. 81.6–83.0 м); (2, 4, 7, 8, 9, 10) обр. 34 (инт. 104.1–104.6 м); (3) обр. 65 (инт. 75.0–77.3 м) (Афанасьева, 2000, табл. 123).

- Фиг. 1. *Moskovistella sincera* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04609, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 2. *Moskovistella octoradiata* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04601, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 3. *Moskovistella mira* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04633, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 4. *Entactinia bifida* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04604, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 5. *Bientactinosphaera symphyra* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5311/04608, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 6. *Retientactinosphaera clavata* Afanasieva, 2011, экз. ПИН, № 5311/04621, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 7. *Palacantholithus stellatus* Deflandre, 1973, экз. ПИН, № 5311/04529, штрих = 89 мкм.
- Фиг. 8. *Ceratoikiscum stellatum* Aitchison, 1993, экз. ПИН, № 5311/04536, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 9. *Circulaforma delicata* Cheng, 1986, экз. ПИН, № 5311/04602, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 10. *Ceratoikiscum planistellare* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5311/04533, штрих = 43 мкм.

Таблица 23

Радиолярии среднего франа Тимано-Печорского бассейна

Экозона *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis*
Подзона Rdm-3Сферические пористые *Sphaerellaria*

Верхний девон, среднефранский подъярус, доманиковая свита. Тимано-Печорский бассейн, скв. Шуда-Яг-1003: (1, 6, 8) обр. 68 (инт. 73.0–73.3 м); (2, 3) обр. 72 (инт. 71.9–72.4 м); (7, 11) обр. 78 (инт. 68.9–69.3 м); (10, 13) обр. 73 (инт. 71.4–71.9 м); (4, 5, 9, 12) р. Лыайоль, обнажение 1904, обр. 6 (Афанасьева, 2000, табл. 124, частично).

- Фиг. 1. *Astroentactinia rusaevi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04726, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 2. *Moskovistella rozanovi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/05132, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 3. *Astroentactinia paronae* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5311/08627, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 4. *Moskovistella allbororum* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09512, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 5. *Moskovistella victorialis* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09628, штрих = 47 мкм.
- Фиг. 6. *Moskovistella khaini* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04727, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 7. *Borisella maksimovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04919, штрих = 83 мкм.
- Фиг. 8. *Borisella mariae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04708, штрих = 133 мкм.
- Фиг. 9. *Borisella bykovaе* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09537, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 10. *Bientactinosphaera miletenkoi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/08831, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 11. *Bientactinosphaera guangxiensis* (Li et Wang, 1991), экз. ПИН, № 5311/04928, штрих = 79 мкм.
- Фиг. 12. *Ornatoentactinia spartaci* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09705, штрих = 47 мкм.
- Фиг. 13. *Ornatoentactinia solita* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/08804, штрих = 59 мкм.

Таблица 24

Радиолярии среднего франа Тимано-Печорского бассейна

Экозона *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis*
Подзона Rdm-3

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–5),
губчатые (6, 7) и решетчатые (8–11) *Spumellaria* и дисковидные
Stauraxonaria (13)

Верхний девон, среднефранский подъярус, доманиковая свита. Тимано-Печорский бассейн, (1, 10) р. Лыайоль, обнажение 1904, обр. 6; скв. Шуда-Яг-1003: (2) обр. 69 (инт. 73.0–73.3 м); (3, 11) обр. 73 (инт. 71.4–71.9 м); (5, 8) обр. 68 (инт. 73.5–73.3 м); (6, 7, 9, 12) обр. 72 (инт. 71.9–72.4 м); (4) р. Ухта, точка 4, обр. 22; (13) р. Доманик, карьер 2, обр. 25.

- Фиг. 1. *Entactinia paula* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5311/09627, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 2. *Entactinia micula* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5311/04834, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 3. *Radiobisphaera assidera* (Nazarov, 1975), экз. ПИН, № 5311/08821, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 4. *Radiobisphaera domanicensis* (Bykova, 1955), экз. ПИН, № 5311/13330, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 5. *Radiobisphaera menneri* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04714, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 6. *Spongontactinella olafi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/08514, штрих = 89 мкм.
- Фиг. 7. *Spongontactinella windjanensis* Nazarov, 1982, экз. ПИН, № 5311/08515, штрих = 89 мкм.
- Фиг. 8. *Polyentactinia zhamoidai* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04722, штрих = 54 мкм.
- Фиг. 9. *Haplentactinia barskovi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/08609, штрих = 41 мкм.
- Фиг. 10. *Haplentactinia alekseevi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09621, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 11, 12. *Retientactinosphaera clavata* Afanasieva, 2011: (11) экз. ПИН, № 5311/08728, штрих = 63 мкм; (12) экз. ПИН, № 5311/08625, штрих = 67 мкм.
- Фиг. 13. *Palaeodiscaleksus punctus* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5311/12429, штрих = 43 мкм.

Таблица 25

Радиолярии среднего франа Тимано-Печорского бассейна

Экозона *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis*
Подзона Rdm-3

Иглистые Aculearia

Верхний девон, среднефранский подъярус, доманиковая свита. Тимано-Печорский бассейн, (1, 2, 4, 11) р. Лыайоль, обнажение 1904, обр. 6; скв. Шуда-Яг-1003: (3, 5, 9, 10) обр. 73 (инт. 71.4–71.9 м); (6) обр. 72 (инт. 71.9–72.4 м); (7, 8) обр. 68 (инт. 73.5–73.3 м) (Афанасьева, 2000, табл. 125, частично).

- Фиг. 1. *Nazarovites pinnula* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09508, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 2. *Nazarovites bioculus* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09834, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 3. *Ceratoikiscum incomptum* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5311/08811, штрих = 83 мкм.
- Фиг. 4. *Ceratoikiscum ukhtensis* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09835, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 5. *Ceratoikiscum araneosum* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/08706, штрих = 63 мкм.
- Фиг. 6. *Ceratoikiscum goodbodyi* Cheng, 1986, экз. ПИН, № 5311/08520, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 7. *Ceratoikiscum simplum* Cheng, 1986, экз. ПИН, № 5311/04810, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 8. *Palaeoscenidium tabernaculum* Aitchison, 1993, экз. ПИН, № 5311/04807, штрих = 89 мкм.
- Фиг. 9. *Palaeothalomnus timokhini* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/08713, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 10. *Palaeothalomnus quadriramosum* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5311/08721, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 11. *Palaeothalomnus arrhinia* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5311/09504, штрих = 98 мкм.

Таблица 26

Радиолярии среднего франа Рудного Алтая

Экозона *Astroentactinia tikhomirovi* — *Nazarovites mikhailovae*

Сферические пористые Sphaerellaria

Верхний девон: среднефранский подъярус, нижнекаменёвская подсвита. Рудный Алтай, р. Золотуха, урочище Горюново, канава d-441, обр. 97-71 (Afanasieva et Amon, 2011, Pl. 29 с изменением).

- Фиг. 1. *Entactinia herculea* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5253/50219, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 2. *Entactinia* sp. A, экз. ПИН, № 5253/50327, штрих = 62 мкм.
- Фиг. 3. *Entactinia bifida* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5253/50126, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 4. *Bientactinosphaera pinica* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5253/50215, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 5. *Radiobisphaera rozanovi* Afanasieva et Amon, 2009, экз. ПИН, № 5253/50310, штрих = 30 мкм.
- Фиг. 6. *Radiobisphaera assidera* (Nazarov, 1975), экз. ПИН, № 5253/50225, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 7. *Radiobisphaera domanicensis* (Bykova, 1955), экз. ПИН, № 5253/50301, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 8. *Bientactinosphaera hystricuosa* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5253/50224, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 9. *Bientactinosphaera egindyensis* (Nazarov, 1975), экз. ПИН, № 5253/50133, штрих = 75 мкм.
- Фиг. 10. *Bientactinosphaera pittmani* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5253/50121, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 11. *Bientactinosphaera obtusa* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5253/50117, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 12. *Moskovistella allbororum* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5253/50415, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 13. *Moskovistella victorialis* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5253/50411, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 14. *Moskovistella mira* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5253/50330, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 15. *Borisella bykovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5253/50325, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 16. *Astroentactinia tikhomirovi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5253/50104, штрих = 56 мкм.

Таблица 27

Радиолярии среднего франа Рудного Алтая

Экозона *Astroentactinia tikhomirovi* — *Nazarovites mikhailovae*Сферические решетчатые (1, 2) и губчатые *Spumellaria* (3–6)
и дисковидные *Staurogonaria* (7–10)Верхний девон: среднефранский подъярус, нижнекаменёвская подсвита.
Рудный Алтай, р. Золотуха, урочище Горюново: (1–7) канава d-441, обр. 97–71; (8–10) канава d-443, обр. 99–33

- Фиг. 1. *Haplentactinia labyrinthica* (Aitchison, 1993), экз. ПИН, № 5253/50407, штрих = 32 мкм.
- Фиг. 2. *Haplentactinia barskovi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5253/50401, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 3. *Spongentactinella veles* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5253/50111, штрих = 74 мкм.
- Фиг. 4. *Spongentactinella windjanensis* Nazarov, 1982, экз. ПИН, № 5253/50313, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 5. *Spongentactinia fungosa* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5253/50109, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 6. *Spongentactinella corynacantha* Nazarov et Ormiston, 1983, экз. ПИН, № 5253/50102, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 7. *Palaeodisculexus cribrarius* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5312/50428, штрих = 52 мкм.
- Фиг. 8. *Primaritripus chuvashovi* Afanasieva et Amon, 2008, экз. ПИН, № 5253/50423, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 9. *Primaritripus kariukmasensis* Afanasieva et Amon, 2009, экз. ПИН, № 5253/50421, штрих = 52 мкм.
- Фиг. 10. *Primaritripus buribayensis* Afanasieva et Amon, 2008, экз. ПИН, № 5253/50433, штрих = 33 мкм.

Таблица 28

Радиолярии среднего франа Рудного Алтая

Экозона *Astroentactinia tikhomirovi* — *Nazarovites mikhailovae*

Иглистые Aculearia

Верхний девон: среднефранский подъярус. Рудный Алтай, р. Золотуха, урочище Горюново, нижекаменёвская подсвета: (2–4, 8–10) канава d-441, обр. 97-71, (1, 5–7) канава d-443, обр. 99–33 (Afanasieva et Amon, 2011, Pl. 30, частично).

- Фиг. 1. *Ceratoikiscum incomptum* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5253/50518, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 2. *Ceratoikiscum ukhtensis* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5253/50514, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 3. *Ceratoikiscum planistellare* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5253/50503, штрих = 65 мкм.
- Фиг. 4. *Ceratoikiscum spinosum* Cheng, 1986, экз. ПИН, № 5253/50523, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 5. *Ceratoikiscum simplum* Cheng, 1986, экз. ПИН, № 5253/50435, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 6. *Palaeoscenidium tabernaculum* Aitchison, 1993, экз. ПИН, № 5253/50508, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 7. *Nazarovites mikhailovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5253/50513, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 8. *Palaeoscenidium robustum* Aitchison, 1993, экз. ПИН, № 5253/50504, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 9. *Palaeoscenidium delicatum* Aitchison, 1993, экз. ПИН, № 5253/50512, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 10. *Palacantholithus stellatus* Deflandre, 1973, экз. ПИН, № 5253/50507, штрих = 55 мкм.

Таблица 29

Радиолярии среднего–позднего франа Западных Мугоджар

Экозона *Polyentactinia circumretia* — *Bientactinosphaera egindyensis*Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–4), губчатые (5)
и решетчатые (6, 9–14) *Spumellaria* и иглистые *Aculearia* (7, 8)

Верхний девон, франский ярус, егиндинская свита. Казахстан, Западные Мугоджары, р. Айтпайка. Фотографии радиолярий использованы из архива Б.Б. Назарова.

- Фиг. 1, 2. *Bientactinosphaera aitpaiensis* (Nazarov, 1973): (1) экз. ГИН, № 4046/106, штрих = 89 мкм; (2) экз. ГИН, № 4046/99, штрих = 89 мкм.
- Фиг. 3, 4. *Bientactinosphaera egindyensis* (Nazarov, 1975), экз. ГИН, № 4046/98: (3) штрих = 105 мкм; (4) фрагмент, штрих = 35 мкм.
- Фиг. 5. *Haplentactinia inaudita* Nazarov, 1984, экз. ГИН, № 4046/105, штрих = 132 мкм.
- Фиг. 6. *Retentactinia longa* Won, 1997, экз. ГИН, № 4046/108, штрих = 54 мкм.
- Фиг. 7. *Ceratoikiscum* cf. *rectum* Nazarov, 1975, экз. ГИН, № 4046/101, штрих = 54 мкм.
- Фиг. 8. *Ceratoikiscum* cf. *incomptum* Nazarov, 1975, экз. ГИН, № 48/2, in taking place light, штрих = 46 мкм.
- Фиг. 9–12. *Polyentactinia circumretia* Nazarov et Ormiston, 1993: (9) экз. ГИН, № 4046/121, штрих = 86 мкм; (10) экз. ГИН, № 4046/96, штрих = 86 мкм; (11) экз. ГИН, № 4046/95, штрих = 86 мкм; (12) фрагмент, штрих = 30 мкм.
- Фиг. 13, 14. *Polyentactinia kossistekensis* Nazarov, 1975, экз. ГИН, № 4046/97: (13) штрих = 86 мкм; (14) фрагмент, штрих = 33 мкм.

Таблица 30

Радиолярии среднего–позднего франа Западных Мугоджар

Экозона *Polyentactinia circumretia* — *Bientactinosphaera egindyensis*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–8, 11–13)
и губчатые *Spumellaria* (9, 10)

Верхний девон, франский ярус, егиндинская свита. Казахстан, Западные Мугоджары, р. Айтпайка. Фотографии радиолярий использованы из архива Б.Б. Назарова.

- Фиг. 1. *Astroentactinia biaciculata* Nazarov, 1975, экз. ГИН, № 4046/109, штрих = 54 мкм.
- Фиг. 2, 3. *Astroentactinia crassata* Nazarov, 1975: 2) экз. ГИН, № 4046/119, штрих = 63 мкм; (3) экз. ГИН, № 4046/120, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 4–6. *Astroentactinia stellata* Nazarov, 1975: (4) экз. ГИН, № 4046/113, штрих = 63 мкм; (5) экз. ГИН, № 4046/126, штрих = 63 мкм; (6) экз. ГИН, № 4046/127, штрих = 54 мкм.
- Фиг. 8. *Astroentactinia paronae* (Hinde, 1899), экз. ГИН, № 4046/111, штрих = 63 мкм.
- Фиг. 7. *Moskovistella deorsiacus* (Nazarov et Ormiston, 1993), экз. ГИН, № 4046/107, штрих = 63 мкм.
- Фиг. 9, 10. *Spongentactinia diplostraca* (Foreman, 1963): (9) экз. ГИН, № 4046/123, штрих = 89 мкм; (10) экз. ГИН, № 4046/124, штрих = 89 мкм.
- Фиг. 11–13. *Bientactinosphaera grandis* (Nazarov, 1975): (11) экз. ГИН, № 4046/117, штрих = 89 мкм; (12) экз. ГИН, № 4046/115, штрих = 89 мкм; (13) экз. ГИН, № 4046/116, штрих = 89 мкм.

Таблица 31

Радиолярии среднего–позднего франа Рудного Алтая

Экозона *Radiobisphaera rozanovi* — *Primaritripus patella*Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–8), губчатые *Spumellaria* (10, 11) и дисковидные *Stauraxonaria* (12)

Верхний девон, средний-верхний фран, верхнекаменёвская подсвита. Рудный Алтай: (1–4, 6, 8, 10, 11, 12) поселок Успенка, р. Золотуха, канава, обр. 44-8; (5, 7, 9) сопка Раздольная, р. Грязнуха, расчистка с-442, обр. 44-99.

- Фиг. 1. *Astroentactinia vishnevskayae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5253/50612, штрих = 47 мкм.
- Фиг. 2. *Astroentactinia biaciculata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5253/50611, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 3. *Bientactinosphaera pinica* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5253/50620, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 4. *Bientactinosphaera obtusa* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5253/50611, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 5. *Bientactinosphaera pittmani* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5253/50525, штрих = 47 мкм.
- Фиг. 6. *Borisella bykovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5253/50610, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 7. *Entactinia herculea* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5253/50527, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 8. *Radiobisphaera domanicensis* (Bykova, 1955), экз. ПИН, № 5253/50618, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 9. *Radiobisphaera rozanovi* Afanasieva et Amon, 2009, экз. ПИН, № 5253/50524, штрих = 47 мкм.
- Фиг. 10. *Spongentactinia fungosa* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5253/50608, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 11. *Spongentactinia diplostraca* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5253/50613, штрих = 76 мкм.
- Фиг. 12. *Primaritripus patella* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5253/50617, штрих = 47 мкм.

Таблица 32

Радиолярии позднего франа Тимано-Печорского бассейна

Экозона *Bientactinosphaera pittmani* — *Russirad kazintsovae*

Сферические пористые Sphaerellaria

Верхний девон, верхнефранский подъярус. Тимано-Печорский бассейн: (1–4, 6–9, 12, 13) р. Ухта, точка 1, обр. 7001; (5, 10, 11) скв. Ваповская-2056 (инт. 72 м), обр. 11 (Афанасьева, 2000, табл. 126 с изменениями).

- Фиг. 1. *Astroentactinia biaciculata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5311/13902, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 2. *Bientactinosphaera variacanthina* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5311/13920, штрих = 89 мкм.
- Фиг. 3. *Bientactinosphaera egindyensis* (Nazarov, 1975), экз. ПИН, № 5311/13738, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 4. *Bientactinosphaera obtusa* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5311/13436, штрих = 68 мкм.
- Фиг. 5. *Bientactinosphaera pittmani* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5311/13603, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 6. *Bientactinosphaera pinica* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/13917, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 7. *Helioentactinia stellaepolus* Aitchison, 1993, экз. ПИН, № 5311/13729, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 8. *Ornatoentactinia beljaevorum* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/13907, штрих = 79 мкм.
- Фиг. 9. *Moskovistella sincera* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/13720, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 10. *Moskovistella khaini* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/13623, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 11, 12. *Moskovistella victorialis* Afanasieva, 2000: (11) экз. ПИН, № 5311/13619, штрих = 33 мкм; (12) экз. ПИН, № 5311/13916, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 13. *Moskovistella deorsiacus* (Nazarov et Ormiston, 1993), экз. ПИН, № 5311/13728, штрих = 43 мкм.

Таблица 33

Радиолярии позднего франа Тимано-Печорского бассейна

Экозона *Bientactinosphaera pittmani* — *Russirad kazintsovae*Сферические решетчатые (1–5) и губчатые (6) *Spumellaria*, пористые *Sphaerellaria* (7, 8), иглистые *Aculearia* (9–13) и дисковидные *Stauraxonaria* (14, 15)

Верхний девон, верхнефранский подъярус. Тимано-Печорский бассейн: (1–3, 5, 8–13) р. Ухта, точка 1, обр. 7001; (4, 6, 7) скв. Ваповская-2056 (инт. 72 м), обр. 11; (14, 15) р. Лыайоль, обнажение 1360, обр. 1' (Афанасьева, 2000, табл. 127 с добавлениями).

- Фиг. 1. *Polyentactinia rudihispida* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ПИН, № 5311/13725, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 2. *Polyentactinia circumretia* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ПИН, № 5311/13722, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 3. *Polyentactinia zhamoidai* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/13919, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 4. *Polyentactinia kossistekensis* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5311/13501, штрих = 63 мкм.
- Фиг. 5. *Russirad kazintsovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/13931, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 6. *Spongentactinella olafi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/13435, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 7. *Borisella maksimovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/13615, штрих = 68 мкм.
- Фиг. 8. *Borisella bykovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/13930, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 9. *Palaeoscenidium tabernaculum* Aitchison, 1993, экз. ПИН, № 5311/13733, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 10. *Ceratoikiscum bujugum* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5311/13734, штрих = 68 мкм.
- Фиг. 11. *Ceratoikiscum planistellare* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5311/13741, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 12. *Ceratoikiscum ukhtensis* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/13912, штрих = 63 мкм.
- Фиг. 13. *Palaeothalomnus quadriramosum* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5311/13740, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 14. *Palaeodisculeksus punctus* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5311/12436, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 15. *Primaritripus patella* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5311/12437, штрих = 33 мкм.

Таблица 34

Радиолярии позднего франа Среднего Урала

Экозона *Bientactinosphaera pittmani* — *Archocyrtium riedeli*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–8), губчатые (9–15) и решетчатые (16–18) *Spumellaria*, радиолярии с пилломом из отряда *Pyломariata*, *Nassellaria* (19) и дисковидные *Stauraxonaria* (20, 21)

Верхний девон, верхнефранский подъярус. Средний Урал, восточный склон, р. Реж, типовой разрез «Сохарево», обнажение 5510: (8, 19) слой 5; (1, 12, 13, 15, 18, 21) слой 6; (6, 10, 11) слой 12; (9, 14, 16) слой 14; (2, 3, 7, 4, 5, 17, 20) слой 15 (Afanasieva, Amon, 2011, Pl. 19; фотографии радиолярий любезно предоставлены Э.О. Амоном (1–3, 7, 10, 12, 15, 17, 19–21) и А.Л. Анфимовым (4–6, 8, 9, 11, 13, 14, 16, 18).

- Фиг. 1. *Bientactinosphaera* cf. *pittmani* (Hinde, 1899), экз. ИГГ № 5510/045-1-06, x150.
- Фиг. 2. *Radiobisphaera* cf. *rozanovi* Afanasieva et Amon, 2009, экз. ИГГ № 5510/053-15, x150.
- Фиг. 3. *Bientactinosphaera* cf. *pinica* Afanasieva, 2000, экз. ИГГ № 5510/053-14, x150.
- Фиг. 4. *Bientactinosphaera* cf. *egindyensis* (Nazarov, 1975), экз. ИГГ № 5510/623, x150.
- Фиг. 5. *Astroentactinia* cf. *paronae* (Hinde, 1899), экз. ИГГ № 5510/619, x160.
- Фиг. 6. *Astroentactinia* cf. *biaciculata* Nazarov, 1975, экз. ИГГ № 5510/430, x160.
- Фиг. 7. *Entactinia* cf. *bella* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ИГГ № 5510/053-75, x150.
- Фиг. 8. *Moskovistella* cf. *khaini* Afanasieva, 2000, экз. ИГГ № 5510/331, x150.
- Фиг. 9–11. *Spongentactinia* cf. *fungosa* Nazarov, 1975: (9) экз. ИГГ № 5510/565, x150; (10) экз. ИГГ № 5510/052–95, x150; (11) экз. ИГГ № 5510/423, x160.
- Фиг. 12–14. *Spongentactinella* cf. *veles* (Foreman, 1963): (12) экз. ИГГ № 5510/045-1-13, x150; (13) экз. ИГГ № 5510/355, x150; (14) экз. ИГГ № 5510/465, x150.
- Фиг. 15. *Adamasirad* cf. *cathedrarius* (Afanasieva, 2000), экз. ИГГ № 5510/053-91, x150.
- Фиг. 16. *Polyentactinia* cf. *circumretia* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ИГГ № 5510/045-1-30, x160.
- Фиг. 17. *Polyentactinia* cf. *kossistekensis* Nazarov, 1975, экз. ИГГ № 5510/510, x160.
- Фиг. 18. *Russirad* cf. *kazintsovae* Afanasieva, 2000, экз. ИГГ № 5510/354, x160.
- Фиг. 19. *Archocyrtium* cf. *riedeli* Deflandre, 1960, экз. ИГГ № 5510/049-4, x150.
- Фиг. 20. *Palaeodiscaleksus* cf. *punctus* (Hinde, 1899), экз. ИГГ № 5510/053-78, x150.
- Фиг. 21. *Palaeodiscaleksus* cf. *tumefactus* Afanasieva et Amon, 2008, экз. ИГГ № 5510/045-18-03, x150.

Таблица 35

Радиолярии позднего франа Рудного Алтая

Экозона *Cancelliactinia acifera*Сферические пористые *Sphaerellaria*

Верхний девон, верхнефранский подъярус, верхнекаменёвская подсвета. Рудный Алтай, сопка Раздольная, р. Грязнуха, слой s-0011 (Obut, Shcherbanenko 2008, Fig. 4; фотографии радиолярий используются с любезного разрешения О.Т. Обут и А.Т. Щербаненко).

- Фиг. 1. *Astroentactinia stellata* Nazarov, 1975, экз. CSGM, № 1099/11, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 2, 3. *Astroentactinia vishnevskayae* Afanasieva, 2000, штрих = 100 мкм: (2) экз. CSGM, № 1099/12; (3) экз. CSGM, № 1099/13.
- Фиг. 4. *Bientactinosphaera echinata* (Hinde, 1899), экз. CSGM, № 1099/25, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 5. *Bientactinosphaera vetusta* (Hinde, 1899), экз. CSGM, № 1099/29, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 6, 7. *Bientactinosphaera guangxiensis* (Li et Wang, 1991), штрих = 100 мкм: (6) экз. CSGM, № 1099/31; (7) экз. CSGM, № 1099/32.
- Фиг. 8, 9. *Borisella maksimovae* Afanasieva, 2000: (8) экз. CSGM, № 1099/50, штрих = 72 мкм, (9) экз. CSGM, № 1099/51, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 10. *Moskovistella allbororum* Afanasieva, 2000, экз. CSGM, № 1099/56, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 11. *Trilonche hindea* (Hinde, 1899), экз. CSGM, № 1099/27, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 12. *Trilonche minax* (Hinde, 1899), экз. CSGM, № 1099/23, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 13. *Trilonche tanheensis* Luo, Aitchison et Wang, 2002, экз. CSGM, № 1099/34, штрих = 87 мкм.

Таблица 36

Радиолярии позднего франа Рудного Алтая

Экозона *Cancellientactinia acifera*

Сферические губчатые *Spumellaria* (1–4) и иглистые *Aculearia* (5–14)

Верхний девон, верхнефранский подъярус, верхнекаменёвская подсвита. Рудный Алтай, сопка Раздольная, р. Грязнуха, слой s-0011; штрих = 100 мкм (Obut, Shcherbanenko, 2008, Figs. 4, 6; фотографии радиолярий используются с любезного разрешения О.Т. Обут и А.Т. Щербаненко).

- Фиг. 1, 2. *Cancellientactinia acifera* Obut, Shcherbanenko, 2008: (1) экз. CSGM, № 1099/1; (2) экз. CSGM, № 1099/2.
- Фиг. 3. *Haplentactinia rhinophyusa* Foreman, 1963, экз. CSGM, № 1099/57.
- Фиг. 4. *Stigmosphaerostylus* sp. A, экз. CSGM, № 1099/41.
- Фиг. 5. *Circulaforma robusta* Cheng, 1986, экз. CSGM, № 1099/106.
- Фиг. 6. *Ceratoikiscum avimexpectans* Deflandre, 1953, экз. CSGM, № 1099/90.
- Фиг. 7, 8. *Ceratoikiscum delicatum* Cheng, 1986: (7) экз. CSGM, № 1099/97; (8) экз. CSGM, № 1099/96.
- Фиг. 9. *Nazarovites bioculus* Afanasieva, 2000, экз. CSGM, № 1099/60.
- Фиг. 10. *Nazarovites pinnula* Afanasieva, 2000, экз. CSGM, № 1099/66.
- Фиг. 11. *Palaeoscenidium cladophorum* Deflandre, 1953, экз. CSGM, № 1099/70.
- Фиг. 12. *Palaeoscenidium delicatum* Aitchison, 1993, экз. CSGM, № 1099/76.
- Фиг. 13. *Palaeoscenidium phalangium* Aitchison, 1993, экз. CSGM, № 1099/79.
- Фиг. 14. *Palaeoscenidium tabernaculum* Aitchison, 1993, экз. CSGM, № 1099/78.

Таблица 37

Радиолярии позднего франа Польши

Экозона *Bientactinosphaera echinata* — *Astroentactinia paronae*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–11) и губчатые *Spumellaria* (12)

Верхний девон, верхнефранский подъярус. Восточная Польша, Свентокшиские горы, разрез Ковала, обр. Kw-135 (Vishnevskaya et al., 2002, Table 2, Fig. 4–7, 9; фотографии радиолярий используются с любезного разрешения В.С. Вишневской).

- Фиг. 1. *Astroentactinia* aff. *paronae* (Hinde, 1899), штрих = 100 мкм.
- Фиг. 2. *Astroentactinia crassata* Nazarov, 1975, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 3. *Astroentactinia stellata* Nazarov, 1975, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 4. *Helioentactinia stellaepolus* Aitchison, 1993, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 5. *Bientactinosphaera echinata* (Hinde, 1899), штрих = 100 мкм.
- Фиг. 6. *Bientactinosphaera grandis* (Nazarov, 1975), штрих = 200 мкм.
- Фиг. 7. *Bientactinosphaera guangxiensis* (Li et Wang, 1991), штрих = 200 мкм.
- Фиг. 8. *Entactinia diversita* Nazarov, 1973, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 9. *Radiobisphaera assidera* (Nazarov, 1975), штрих = 100 мкм.
- Фиг. 10. *Radiobisphaera menneri* Afanasieva, 2000, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 11. *Radiobisphaera assidera* (Nazarov, 1975), штрих = 100 мкм.
- Фиг. 12. *Spongentactinella* sp. D, штрих = 200 мкм.

Таблица 38

Радиолярии раннего фамена Польши

Экозона *Haplentactinia flagellifera* — *Haplentactinia rhinophyusa*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–5), губчатые *Spumellaria* (6–10),
и иглистые *Aculearia* (11, 12)

Верхний девон, нижнефаменский подъярус. Восточная Польша, Свентокшиские горы, разрез Ковала: (13–20) обр. Kw-154; (21–24) обр. KM-1 (Vishnevskaya et al., 2002, Table 2, Fig. 4, 6–9; фотографии радиолярий используются с любезного разрешения В.С. Вишневской).

- Фиг. 1. *Bientactinosphaera aculeastissima* (Aitchison, 1993), штрих = 100 мкм.
Фиг. 2. *Bientactinosphaera australis* (Aitchison, 1993), штрих = 100 мкм.
Фиг. 3. *Entactinia crustescens* Foreman, 1963, штрих = 200 мкм.
Фиг. 4. *Entactinia* cf. *micula* Foreman, 1963, штрих = 100 мкм.
Фиг. 5. *Helioentactinia* cf. *perjucunda* Nazarov et Ormiston, 1983, штрих = 100 мкм.
Фиг. 6. *Haplentactinia* cf. *rhinophyusa* Foreman, 1963, штрих = 200 мкм.
Фиг. 7. *Haplentactinia* cf. *inaudita* Nazarov, 1988, штрих = 200 мкм.
Фиг. 8. *Polyentactinia tenera* Aitchison, 1993, штрих = 200 мкм.
Фиг. 9. *Polyentactinia* cf. *rudihispida* Nazarov et Ormiston, 1993, штрих = 200 мкм.
Фиг. 10. *Haplentactinia* aff. *flagellifera* Nazarov et Ormiston, 1983, штрих = 130 мкм.
Фиг. 11. *Albaillella* sp. G, штрих = 200 мкм.
Фиг. 12. *Albaillella* sp. F, штрих = 200 мкм.

Таблица 39

Радиолярии раннего фамена Тимано-Печорского бассейна

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Retientactinosphaera magnifica*Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–12)
и дисковидные *Stauraxonaria* (13, 14)

Верхний девон, нижнефаменский подъярус. Тимано-Печорский бассейн, скв. Западно-Леккеягинская–65 (инт. 2460–2467 м), обр. 86г (Afanasieva et Amon, 2011, Pl. 23).

- Фиг. 1. *Entactinia bella* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ПИН, № 5311/12801, штрих = 63 мкм.
- Фиг. 2. *Entactinia bogdanovi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/13021, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 3. *Entactinia crustescens* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5311/12629, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 4. *Entactinia parva* Won, 1983, экз. ПИН, № 5311/13019, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 5. *Bientactinosphaera symphyra* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5311/12634, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 6. *Bientactinosphaera maslakovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/12628, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 7. *Bientactinosphaera pinica* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/13007, штрих = 63 мкм.
- Фиг. 8. *Bientactinosphaera spinifoliacea* Nazarov et Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/12822, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 9. *Ornatoentactinia solita* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/12624, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 10. *Astroentactinia biaciculata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5311/12633, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 11. *Helioentactinia valavica* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ПИН, № 5311/12806, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 12. *Radiobisphaera rozanovi* Afanasieva et Amon, 2009, экз. ПИН, № 5311/12636, штрих = 45 мкм.
- Фиг. 13. *Primaritripus patella* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5311/12702, штрих = 63 мкм.
- Фиг. 14. *Palaeodisculex punctus* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5311/12619, штрих = 43 мкм.

Таблица 40

Радиолярии раннего фамена Тимано-Печорского бассейна

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Retientactinosphaera magnifica*

Сферические решетчатые (1–7) и губчатые (8–12) *Spumellaria*

Верхний девон, нижнефаменский подъярус. Тимано-Печорский бассейн, скв. Западно-Леккеягинская-65 (инт. 2460–2467 м), обр. 86г (Afanasieva et Amon, 2011, Pl. 24, частично).

- Фиг. 1–4. *Retientactinosphaera magnifica* Afanasieva, 2011: (1) экз. ПИН, № 5311/12932, штрих = 98 мкм; (2, 3) экз. ПИН, № 5311/12920: (2) штрих = 89 мкм; (3) фрагмент, штрих = 43 мкм; (4) экз. ПИН, № 5311/129294, штрих = 89 мкм.
- Фиг. 5. *Retientactinosphaera clavata* Afanasieva, 2011, экз. ПИН, № 5311/12623, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 6. *Polyentactinia suave* (Nazarov, 1977), экз. ПИН, № 5311/12802, штрих = 68 мкм.
- Фиг. 7. *Polyentactinia rudihispida* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ПИН, № 5311/13002, штрих = 63 мкм.
- Фиг. 8. *Duplexia spinocurva* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/12719, штрих = 98 мкм.
- Фиг. 9. *Adamasirad cathedrarius* (Afanasieva, 2000), экз. ПИН, № 5311/12713, штрих = 59 мкм.
- Фиг. 10. *Spongentactinia polaris* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ПИН, № 5311/12836, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 11. *Spongentactinia diplostraca* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5311/12918, штрих = 63 мкм.
- Фиг. 12. *Tetrentactinia barysphaera* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5311/12818, штрих = 59 мкм.

Таблица 41

Радиолярии раннего фамена Полярного Урала

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*

Сферические пористые Sphaerellaria

Верхний девон, нижефаменский подъярус. Полярный Урал, Лемвинская зона, р. Пальник–Ю: (1–4, 6–12, 14–16) обр. 101/594; (5, 13) обр. 101/593 (Afanasieva et Amon, 2011, Pl. 25, частично).

- Фиг. 1, 2. *Entactinia bella* Afanasieva et Amon, 2011, штрих = 62 мкм: (1) экз. ПИН, № 5312/15731, (2) экз. ПИН, № 5312/15788.
- Фиг. 3. *Entactinia herculea* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5312/15806, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 4. *Entactinia bogdanovi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5312/15784, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 5. *Entactinia crustescens* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5312/15922, штрих = 57 мкм.
- Фиг. 6. *Entactinia oumonhaoensis* Wang, 1997, экз. ПИН, № 5312/15750, штрих = 68 мкм.
- Фиг. 7. *Entactinia patorovaria* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5312/15758, штрих = 47 мкм.
- Фиг. 8. *Entactinia parva* Won, 1983, экз. ПИН, № 5312/15814, штрих = 72 мкм.
- Фиг. 9. *Bientactinosphaera guangxiensis* (Li et Wang, 1991), экз. ПИН, № 5312/15740, штрих = 74 мкм.
- Фиг. 10. *Bientactinosphaera variacanthina* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5312/15734, штрих = 38 мкм.
- Фиг. 11. *Bientactinosphaera obtusa* (Hinde, 1899), экз. ПИН, № 5312/15751, штрих = 86 мкм.
- Фиг. 12. *Radiobisphaera domanicensis* (Bykova, 1955), экз. ПИН, № 5312/15768, штрих = 61 мкм.
- Фиг. 13. *Radiobisphaera menneri* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5312/15947, штрих = 54 мкм.
- Фиг. 14. *Radiobisphaera assidera* (Nazarov, 1975), экз. ПИН, № 5312/15776, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 15. *Radiobisphaera rozanovi* Afanasieva et Amon, 2009, экз. ПИН, № 5312/15752, штрих = 64 мкм.
- Фиг. 16. *Radiobisphaera palimbola* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5312/15759, штрих = 59 мкм.

Таблица 42

Радиолярии раннего фамена Полярного Урала

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*
Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–6)
и решетчатые *Spumellaria* (7–10)

Верхний девон, нижнефаменский подъярус. Полярный Урал, Лемвинская зона, р. Пальник–Ю: (1–3, 4, 6–10) обр. 101/594; (5) обр. 101/593 (Afanasieva et Amon, 2011, Pl. 25, частично; Pl. 26, частично).

- Фиг. 1. *Diversiacus zuraevi* (Afanasieva et Amon, 2011), экз. ПИН, № 5312/15718, штрих = 108 мкм.
- Фиг. 2. *Ornatoentactinia solita* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5312/15778, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 3. *Astroentactinia biaciculata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5312/15813, штрих = 38 мкм.
- Фиг. 4. *Astroentactinia stellata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5312/15811, штрих = 62 мкм.
- Фиг. 5. *Astroentactinia crassata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5312/15914, штрих = 86 мкм.
- Фиг. 6. *Helioentactinia valavica* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ПИН, № 5312/15764, штрих = 47 мкм.
- Фиг. 7. *Retientactinosphaera clavata* Afanasieva, 2011, экз. ПИН, № 5312/15746, штрих = 42 мкм.
- Фиг. 8. *Haplentactinia kuzminae* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ПИН, № 5312/15957, штрих = 61 мкм.
- Фиг. 9. *Haplentactinia rhinophyusa* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5312/15952, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 10. *Polyentactinia rudihispida* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ПИН, № 5312/15723, штрих = 68 мкм.

Таблица 43

Радиолярии раннего фамена Полярного Урала

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*

Сферические губчатые Spumellaria

Верхний девон, нижнефаменский подъярус. Полярный Урал, Лемвинская зона, р. Пальник–Ю: (1, 2, 5–9, 12, 13) обр. 101/594; (3) обр. 101/599; (4, 10, 11) обр. 101/593 (Afanasieva et Amon, 2011, Pl. 26, частично).

- Фиг. 1. *Pluristratoentactinia conspissata* Nazarov, 1981, экз. ПИН, № 5312/15766, штрих = 42 мкм.
- Фиг. 2. *Pluristratoentactinia trisphaerata* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ПИН, № 5312/15744, штрих = 43 мкм.
- Фиг. 3. *Tetragregnon quadrispinosa* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5312/15951, штрих = 36 мкм.
- Фиг. 4. *Tetragregnon sycamorensis* Ormiston, Lane, 1976, экз. ПИН, № 5312/15938, штрих = 66 мкм.
- Фиг. 5. *Spongentactinia marina* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ПИН, № 5312/15722, штрих = 68 мкм.
- Фиг. 6. *Spongentactinia polaris* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ПИН, № 5312/15773, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 7, 8. *Spongentactinia diplostraca* (Foreman, 1963): (7) экз. ПИН, № 5312/15729, штрих = 34 мкм; (8) экз. ПИН, № 5312/15720, штрих = 61 мкм.
- Фиг. 9. *Adamasirad cathedrarius* (Afanasieva, 2000), экз. ПИН, № 5312/15754, штрих = 69 мкм.
- Фиг. 10, 11. *Tetrentactinia barysphaera* Foreman, 1963: (10) экз. ПИН, № 5312/15939, штрих = 62 мкм; (11) экз. ПИН, № 5312/15912, штрих = 72 мкм.
- Фиг. 12. *Somphoentactinia multisphaerata* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ПИН, № 5312/15728, штрих = 46 мкм.
- Фиг. 13. *Spongentactinella exilisipina* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5312/15779, штрих = 69 мкм.

Таблица 44

Радиолярии раннего фамена Полярного Урала

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*

Иглистые Aculearia

Верхний девон, нижнефаменский подъярус. Полярный Урал, Лемвинская зона, р. Пальник-Ю: (1, 2, 4, 5, 7, 9, 10) обр. 101/594; (3, 6, 8) обр. 101/593 (Afanasieva et Amon, 2011, Pl. 27, частично).

- Фиг. 1, 2. *Ceratoikiscum bujugum* Foreman, 1963: (1) экз. ПИН, № 5312/15762, штрих = 38 мкм; (2) экз. ПИН, № 5312/15823, штрих = 49 мкм.
- Фиг. 3. *Ceratoikiscum perittacanthinum* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5312/15873, штрих = 39 мкм.
- Фиг. 4. *Ceratoikiscum famennium* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ПИН, № 5312/15748, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 5. *Palaeoscenidium cladophorum* Deflandre, 1953, экз. ПИН, № 5312/15842, штрих = 32 мкм.
- Фиг. 6. *Palaeothalomnus arrhinia* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5312/15726, штрих = 64 мкм.
- Фиг. 7, 8. *Holoeciscus foremanae* Cheng, 1986: (7) экз. ПИН, № 5312/15892, штрих = 55 мкм; (8) экз. ПИН, № 5312/15837, штрих = 54 мкм.
- Фиг. 9. *Holoeciscus quasiauiceps* Wang, 1997, экз. ПИН, № 5312/15902, штрих = 58 мкм.
- Фиг. 10. *Holoeciscus auiceps* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5312/15864, штрих = 42 мкм.

Таблица 45

Радиолярии раннего фамена Полярного Урала

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*

Радиолярии с пилмом из отряда Pylomariata, Nassellaria

Верхний девон, нижнефаменский подъярус. Полярный Урал, Лемвинская зона, р. Пальник–Ю: (1, 2, 5, 6, 8–14) обр. 101/594; (3, 4, 7) обр. 101/593 (Afanasieva et Amon, 2011, Pl. 27, частично).

- Фиг. 1, 2. *Archocyrtium amoenus* Afanasieva et Amon, 2011: (1) экз. ПИН, № 5312/15839, штрих = 25 мкм; (2) экз. ПИН, № 5323/15828, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 3. *Archocyrtium cibdelosphaera* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5312/15894, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 4. *Archocyrtium riedeli* Deflandre, 1960, экз. ПИН, № 5312/15918, штрих = 39 мкм.
- Фиг. 5. *Cyrtisphaeronemium spinosum* (Cheng, 1986), экз. ПИН, № 5312/07808, штрих = 35 мкм.
- Фиг. 6. *Cyrtisphaeractenium mendax* Deflandre, 1972, экз. ПИН, № 5312/15825, штрих = 44 мкм.
- Фиг. 7. *Robotium validum* Cheng, 1986, экз. ПИН, № 5312/15883, штрих = 32 мкм.
- Фиг. 8–10. *Caspiaza collaricostulata* Afanasieva, 1993: (8) экз. ПИН, № 5312/15833, штрих = 43 мкм; (9) экз. ПИН, № 5312/03407, штрих = 33 мкм; (10) экз. ПИН, № 5312/03409, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 11–13. *Caspiaza spinifera* Afanasieva, 1993: (11) экз. ПИН, № 5312/15830, штрих = 56 мкм; (12) экз. ПИН, № 5312/03405, штрих = 33 мкм; (13) экз. ПИН, № 5312/16091, штрих = 41 мкм.
- Фиг. 14. *Pylentonema antiqua* Deflandre, 1963, экз. ПИН, № 5312/15727, штрих = 46 мкм.

Таблица 46

Радиолярии раннего фамена Среднего Урала

Экозона *Haplentactinia alekseevi* — *Haplentactinia vilvaensis*

Сферические решетчатые *Spumellaria* (1–13) и иглистые *Aculearia* (14)

Верхний девон, нижнефаменский подъярус. Средний Урал, р. Вильва, к юго-востоку от г. Гремячинска: (1–3, 5–12, 14) обр. к-25; (4) обр. к-07/2; (13) обр. к-07/1 (Afanasieva et Amon, 2011, Pl. 28).

- Фиг. 1. *Polyentactinia circumretia* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ПИН, № 5369/15657, штрих = 45 мкм.
- Фиг. 2–4. *Haplentactinia alekseevi* Afanasieva, 2000: (2) экз. ПИН, № 5369/15619, штрих = 59 мкм; (3) экз. ПИН, № 5369/15636, штрих = 95 мкм; (4) экз. ПИН, № 5369/15652, штрих = 86 мкм.
- Фиг. 5–7. *Haplentactinia rhinophyusa* Foreman, 1963: (5) экз. ПИН, № 5369/15622, штрих = 57 мкм; (6) экз. ПИН, № 5369/15644, штрих = 86 мкм; (7) экз. ПИН, № 5369/15635, штрих = 68 мкм.
- Фиг. 8–10. *Haplentactinia vilvaensis* Afanasieva et Amon, 2011: (8) экз. ПИН, № 5369/15616, штрих = 89 мкм; (9) экз. ПИН, № 5369/15617, штрих = 85 мкм; (10) экз. ПИН, № 5369/15641, штрих = 64 мкм.
- Фиг. 11–13. *Haplentactinia kuzminae* Afanasieva et Amon, 2011: (11) экз. ПИН, № 5369/15625, штрих = 72 мкм; (12) экз. ПИН, № 5369/15639, штрих = 74 мкм; (13) экз. ПИН, № 5369/15648, штрих = 86 мкм.
- Фиг. 14. *Palaeothalomnus arrhinia* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5369/15631, штрих = 86 мкм.

Таблица 47

Радиолярии раннего фамена Белоруссии

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium*Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–9), губчатые (10–12)
и сетчатые (13, 14) *Spumellaria*

Верхний девон, нижнефаменский подъярус, елецкий горизонт. Белоруссия, Припятский прогиб, скв. Западно-Валавская 1Р. Фотографии радиолярий использованы из архива Б.Б. Назарова.

- Фиг. 1, 2. *Borisella praenuntia* (Nazarov et Ormiston, 1993): (1) экз. ГИН, № 4467/8, штрих = 98 мкм; (2) экз. ГИН, № 4467/10, штрих = 98 мкм.
- Фиг. 3. *Bientactinosphaera spinofoliacea* Nazarov et Afanasieva, 2000, экз. ГИН, № 4467/111, штрих = 98 мкм.
- Фиг. 4. *Bientactinosphaera pulcherima* (Nazarov et Ormiston, 1993), экз. ГИН, № 4467/95, штрих = 63 мкм.
- Фиг. 5, 6. *Entactinia comets* Foreman, 1963, экз. ГИН, № 4467/108: (5) штрих = 80 мкм, (6) фрагмент, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 7–9. *Helioentactinia valavica* Nazarov et Ormiston, 1993: (7) экз. ГИН, № 4467/8104, штрих = 98 мкм; (8, 9) экз. ГИН, № 4467/126: (8) штрих = 85 мкм, (9) фрагмент, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 10. *Somphoentactinia* sp., экз. ГИН, № 4467/129, штрих = 117 мкм.
- Фиг. 11. *Spongentactinella faceta* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ГИН, № 4467/116, штрих = 98 мкм.
- Фиг. 12. *Spongentactinella exilisipina* (Foreman, 1963), экз. ГИН, № 4467/113, штрих = 30 мкм.
- Фиг. 13, 14. *Retientactinosphaera unimana* (Nazarov, 1977): (13) экз. ГИН, № 4467/13, штрих = 150 мкм; (14) экз. ГИН, № 4467/117, штрих = 86 мкм.

Таблица 48

Радиолярии раннего фамена Белоруссии

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium*

Сферические решетчатые (1–8) и губчатые (9–14) *Spumellaria*

Верхний девон, нижнефаменский подъярус, елецкий горизонт. Белоруссия, Припятский прогиб, скв. Западно-Валавская 1Р. Фотографии радиолярий использованы из архива Б.Б. Назарова.

- Фиг. 1–3. *Polyentactinia suavie* (Nazarov, 1977): (1) экз. ГИН, № 4467/119, штрих = 89 мкм; (2, 3) экз. ГИН, № 4467/118: (2) штрих = 89 мкм, (3) фрагмент, штрих = 48 мкм.
- Фиг. 4, 5. *Polyentactinia rudihispida* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ГИН, № 4467/90: (4) фрагмент, штрих = 43 мкм; (5) штрих = 120 мкм.
- Фиг. 6, 7. *Secuicollacta amoenitas* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ГИН, № 4467/100: (6) штрих = 73 мкм; (7) фрагмент, штрих = 21 мкм.
- Фиг. 8. *Haplentactinia flagellifera* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ГИН, № 4467/115, штрих = 120 мкм.
- Фиг. 9. *Pluristratoentactinia conspissata* Nazarov, 1981, экз. ГИН, № 4467/124, штрих = 33 мкм.
- Фиг. 10. *Pluristratoentactinia multisphaerata* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ГИН, № 4467/90, штрих = 85 мкм.
- Фиг. 11–14. *Tetrentactinia barysphaera* Foreman, 1963: (11) экз. ГИН, № 4467/122, штрих = 162 мкм; (12) экз. ГИН, № 4467/123, штрих = 130 мкм; (13, 14) экз. ГИН, № 4467/121: (13) штрих = 140 мкм; (14) фрагмент, штрих = 50 мкм.

Таблица 49

Радиолярии раннего фамена Белоруссии

Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium*

Иглистые Aculearia

Верхний девон, нижнефаменский подъярус, елецкий горизонт. Белоруссия, Припятский прогиб, скв. Западно-Валавская 1Р. Фотографии радиолярий использованы из архива Б.Б. Назарова.

- Фиг. 1, 2. *Ceratoikiscum famennium* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ГИН, № 4467/134: (1) штрих = 115 мкм; (2) фрагмент, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 3, 4. *Palaeoscenidium cladophorum* Deflandre, 1953: (3) экз. ГИН, № 4467/132, штрих = 98 мкм; (4) экз. ГИН, № 4467/133, штрих = 98 мкм.
- Фиг. 5, 6. *Palaeoscenidium bicornе* Deflandre, 1960: (5) экз. ГИН, № 4467/27, штрих = 89 мкм; (6) экз. ГИН, № 4467/23, штрих = 83 мкм.
- Фиг. 7–9. *Palhindeolithus* aff. *diductus* (Deflandre, 1973): (7) экз. ГИН, № 4467/29, штрих = 73 мкм; (8) экз. ГИН, № 4467/52, штрих = 92 мкм; (9) экз. ГИН, № 4467/46, штрих = 98 мкм.
- Фиг. 10–12. *Palaeothalomnus piletocladus* Nazarov et Ormiston, 1993: (10) экз. ГИН, № 4467/35, штрих = 98 мкм; (11) экз. ГИН, № 4467/17, штрих = 98 мкм; (12) экз. ГИН, № 4467/24, штрих = 98 мкм.
- Фиг. 13, 14. *Archinella antiquus* (Deflandre, 1973): (13) экз. ГИН, № 4467/26, штрих = 98 мкм; (14) экз. ГИН, № 4467/128, штрих = 72 мкм.

Таблица 50

Радиолярии среднего фамена Волго-Уральского бассейна

Экозона *Natgorella hirsuta* — *Spinoalium melekessensis*

Сферические решетчатые *Spumellaria* (1–9)
и пористые *Sphaerellaria* (10–14)

Верхний девон, среднефаменский подъярус, лебедянский горизонт. Волго-Уральский бассейн, Мелекесская впадина, скв. Мелекесс Р-1: (1–8) обр. 7336 (инт. 1961.9–1963.9 м); (9–14) обр. 7398 (инт. 1973.9–1974.7 м).

- Фиг. 1, 2. *Retientactinosphaera magnifica* Afanasieva, 2011: (1) экз. ПИН, № 5369/М1018, штрих = 90 мкм; (2) экз. ПИН, № 5369/М1015, штрих = 131 мкм.
- Фиг. 3. *Polyentactinia rudihispida* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ПИН, № 5369/М1019, штрих = 79 мкм.
- Фиг. 4–6. *Natgorella elegans* Afanasieva, 2019: (4) экз. ПИН, № 5369/М1021, штрих = 86 мкм; (5) экз. ПИН, № 5369/М1014, штрих = 83 мкм; (6) экз. ПИН, № 5369/М1020, штрих = 87 мкм.
- Фиг. 7–9. *Natgorella hirsuta* Afanasieva, 2019: (7) экз. ПИН, № 5369/М1017, штрих = 100 мкм; (8) экз. ПИН, № 5369/М1016, штрих = 136 мкм; (9) экз. ПИН, № 5369/М1023, штрих = 117 мкм.
- Фиг. 10. *Diversiacus zuraevi* (Afanasieva et Amon, 2011), экз. ПИН, № 5369/М1024, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 11–14. *Spinoalium melekessensis* Afanasieva, 2019: (11) экз. ПИН, № 5369/М1025, штрих = 100 мкм; (12) экз. ПИН, № 5369/М1026, штрих = 95 мкм; (13) экз. ПИН, № 5369/М1022, штрих = 95 мкм; (14) экз. ПИН, № 5369/М1027, штрих = 104 мкм.

Таблица 51

Радиолярии среднего фамена Германии

Экозона *Tetrentactinia spinulosa* — *Popofskyellum undulatum*

Радиолярии с пилломом из отряда Pylomariata, Nassellaria

Верхний девон, среднефаменский подъярус. Германия, Северная Бавария, Франкенвальд, Массив Родахсранген: (1, 4–8, 9, 10) обр. R3/2, (2, 3, 12, 13) обр. R3/3, (11) обр. R3/6, (14) обр. R3/7 (Kiessling, Tragelehn, 1994, pls. 1–3). Авторские права на фотографии радиолярий принадлежат «Издательскому подразделению Геологической службы Австрии [© Publishing Unit Geological Survey of Austria]» и используются с любезного разрешения заведующего библиотекой HR Mag. T. Hofmann.

- Фиг. 1. *Archocyrtium* cf. *delicatum* Cheng, 1986, штрих = 35 мкм.
- Фиг. 2. *Archocyrtium* aff. *ludicrum* Deflandre, 1973, штрих = 45 мкм.
- Фиг. 3. *Archocyrtium ludicrum* Deflandre, 1973, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 4. *Archocyrtium* aff. *typicum* Cheng, 1986, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 5. *Archocyrtium eupectum* Braun, 1989, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 6. *Archocyrtium diductum* Deflandre, 1973, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 7. *Archocyrtium effingi* Kiessling et Tragelehn, 1994, штрих = 42 мкм.
- Фиг. 8. *Archocyrtium* sp. В, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 9. *Archocyrtium* aff. *formosum* Cheng, 1986, штрих = 25 мкм.
- Фиг. 10. *Archocyrtium* cf. *angulosum* Deflandre, 1973, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 11. *Archocyrtium* ssp., штрих = 50 мкм.
- Фиг. 12. *Archocyrtium* sp. А, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 13. *Cerarchocyrtium* ssp., штрих = 50 мкм.
- Фиг. 14. *Cyrtentactinia* cf. *formosa* Cheng, 1986, штрих = 50 мкм.

Таблица 52

Радиолярии среднего фамена Германии

Экозона *Tetrentactinia spinulosa* — *Popofskyellum undulatum*

Радиолярии с пилломом из отряда Pylomariata, Nassellaria (1–8)
и иглистые Aculearia (9–16)

Верхний девон, среднефаменский подъярус. Германия, Северная Бавария, Франкенвальд, Массив Родахсранген: (1, 7, 8) обр. R3/3, (2, 4, 5, 9–12, 15, 16) обр. R3/2, (3, 6, 14) обр. R3/7, (13) обр. R3/6 (Kiessling, Tragelehn, 1994, pls. 1, 3, 4, 6). Авторские права на фотографии радиолярий принадлежат «Издательскому подразделению Геологической службы Австрии [© Publishing Unit Geological Survey of Austria]» и используются с любезного разрешения заведующего библиотекой HR Mag. T. Hofmann.

- Фиг. 1. *Cyrtisphaeractenium* (?) *fluegeli* Kiessling et Tragelehn, 1994, штрих = 50 мкм.
Фиг. 2. *Popofskyellum* cf. *blancoensis* Cheng, 1986, штрих = 50 мкм.
Фиг. 3. *Popofskyellum deflandrei* Cheng, 1986, штрих = 50 мкм.
Фиг. 4. *Popofskyellum* aff. *undulatum* Deflandre, 1964, штрих = 50 мкм.
Фиг. 5. *Popofskyellum* cf. *annulatum* Deflandre, 1964, штрих = 50 мкм.
Фиг. 6. *Pylentommiid* (?) sp. A, штрих = 56 мкм.
Фиг. 7. *Pylentonema* cf. *hindei* Cheng, 1986, штрих = 63 мкм.
Фиг. 8. *Deflandrellium* sp. A, штрих = 50 мкм.
Фиг. 9. *Huasha magnifies* Cheng, 1986, штрих = 50 мкм.
Фиг. 10. *Ceratoikiscium bujugum* Foreman, 1963, штрих = 100 мкм.
Фиг. 11. *Ceratoikiscium* aff. *delicatum* Cheng, 1986, штрих = 105 мкм.
Фиг. 12. *Ceratoikiscium exfraordinarium* Cheng, 1986, штрих = 78 мкм.
Фиг. 13. *Palaeoscenidium cladophorum* Deflandre, 1953, штрих = 50 мкм.
Фиг. 14. *Bisyllentactinia arrhinia* Foreman, 1963, штрих = 50 мкм.
Фиг. 15. *Holoeciscus foremanae* Cheng, 1986, штрих = 100 мкм.
Фиг. 16. *Holoeciscus elongatus* Kiessling et Tragelehn, 1994, штрих = 100 мкм.

Таблица 53

Радиолярии среднего фамена Германии

Экозона *Tetrentactinia spinulosa* — *Popofskyellum undulatum*Решетчатые (1–5) и губчатые (6–8) Spumellaria
и пористые Sphaerellaria (9–13)

Верхний девон, среднефаменский подъярус. Германия, Северная Бавария, Франкенвальд, Массив Родахсранген: (1, 3, 7, 8, 9, 11) обр. R3/2, (2, 4, 6, 10, 12) обр. R3/7, (5, 13) обр. R3/6 (Kiessling, Tragelehn, 1994, pls. 5, 6). Авторские права на фотографии радиолярий принадлежат «Издательскому подразделению Геологической службы Австрии [© Publishing Unit Geological Survey of Austria]» и используются с любезного разрешения заведующего библиотекой HR Mag. T. Hofmann.

- Фиг. 1. *Polyentactinia aranea* Gourmelon, 1986, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 2. *Polyentactinia* (?) sp. A, штрих = 67 мкм.
- Фиг. 3. *Polyentactinia* (?) sp. B, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 4. *Polyentactinia perampla* Braun, Maas, Schmidt-Effing, 1992, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 5. *Polyentactinia fenestrata* (Hinde, 1899), штрих = 100 мкм.
- Фиг. 6. *Spongentactinia* sp. A, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 7, 8. *Tetrentactinia spinulosa* Kiessling et Tragelehn, 1994, штрих = 71 мкм.
- Фиг. 9. Entactiniidae ssp. group I, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 10. Entactiniidae ssp. group II, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 11. Entactiniidae ssp. group III, штрих = 125 мкм.
- Фиг. 12. *Radiobisphaera palimbola* Foreman, 1963, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 13. *Retientactinosphaera fredericki* (Foreman, 1963), штрих = 100 мкм.

Таблица 54

Радиолярии среднего фамена Германии

Экозона *Tetrentactinia spinulosa* — *Popofskyellum undulatum*

Сферические пористые *Sphaerellaria*

Верхний девон, среднефаменский подъярус. Германия, Северная Бавария, Франкенвальд, Массив Родахсранген: (1, 2, 4, 7–11, 13) обр. R3/3, (3, 6) обр. R3/6, (9) обр. R3/8, (5, 12, 14) обр. R3/2, (Kiessling, Tragelehn, 1994, pls. 4, 5). Авторские права на фотографии радиолярий принадлежат «Издательскому подразделению Геологической службы Австрии [© Publishing Unit Geological Survey of Austria]» и используются с любезного разрешения заведующего библиотекой HR Mag. T. Hofmann.

- Фиг. 1. *Astroentactinia biaciculata* Nazarov, 1975, штрих = 75 мкм.
- Фиг. 2. *Astroentactinia stellata* Nazarov, 1975, штрих = 77 мкм.
- Фиг. 3. *Astroentactinia radiata* Braun, 1990, штрих = 63 мкм.
- Фиг. 3. *Astroentactinia multispinosa* (Won, 1983), штрих = 100 мкм.
- Фиг. 5. *Triaenosphaera hebes* Won, 1983, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 6. *Triaenosphaera sicarius* Deflandre, 1973, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 7. *Entactinia herculea* Foreman, 1963, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 8. *Entactinia additiva* Foreman, 1963, штрих = 77 мкм.
- Фиг. 9. *Entactinia* (?) *pantotolma* Braun, 1989, штрих = 55 мкм.
- Фиг. 10, 11. *Entactinia variospina* Won, 1983, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 12. *Entactinia vulgaris* Won, 1983, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 13. *Entactinosphaera?* *aitpaiensis* Nazarov, 1973, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 14. *Entactinia tortispina* (Ormiston, Lane, 1976), штрих = 100 мкм.

Таблица 55

Радиолярии среднего фамена Германии

Экозона *Archocyrtium effingi* — *Holoeciscus elongatus*

Радиолярии с пилмомом из отряда Pylomariata, Nassellaria

Верхний девон, среднефаменский подъярус. Германия, Северная Бавария, Франкенвальд, Массив Родахсранген: (1, 4, 7, 15, 16) обр. R4/7, (2, 3, 5, 6, 8–14, 17) обр. R4/2 (Kiessling, Tragelehn, 1994, pls. 1–4). Авторские права на фотографии радиолярий принадлежат «Издательскому подразделению Геологической службы Австрии [© Publishing Unit Geological Survey of Austria]» и используются с любезного разрешения заведующего библиотекой HR Mag. T. Hofmann.

- Фиг. 1. *Archocyrtiinae* sp. A, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 2. *Archocyrtiinae* sp. B, штрих = 52 мкм.
- Фиг. 3. *Archocyrtiinae* sp. C, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 4. *Archocyrtium* cf. *delicatum* Cheng, 1986, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 5. *Archocyrtium effingi* Kiessling et Tragelehn, 1994, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 6. *Archocyrtium* ssp., штрих = 50 мкм.
- Фиг. 7. *Archocyrtium ludicrum* Deflandre, 1973, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 8. *Archocyrtium* cf. *riedeli* Deflandre, 1972, штрих = 61 мкм.
- Фиг. 9. *Archocyrtium* sp. B, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 10. *Archocyrtium wonae* Cheng, 1986, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 11. *Cyrtisphaeractenium* (?) *fluegeli* Kiessling et Tragelehn, 1994, штрих = 45 мкм.
- Фиг. 12. *Cyrtisphaeractenium* (?) sp. A, штрих = 37 мкм.
- Фиг. 13. *Deflandrellium* sp. B, штрих = 45 мкм.
- Фиг. 14. *Robotium* sp. A, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 15. *Robotium* sp. B, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 16. *Robotium* sp. C, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 17. *Popofskyellum deflandrei* Cheng, 1986, штрих = 50 мкм.

Таблица 56

Радиолярии среднего фамена Германии

Экозона *Archocyrtium effingi* — *Holoeciscus elongatus*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–11), губчатые *Spumellaria* (12)
и иглистые *Aculearia* (13–18)

Верхний девон, среднефаменский подъярус. Германия, Северная Бавария, Франкенвальд, Массив Родахсранген: (1, 4–8, 10, 12, 14–16) обр. R4/7, (2, 3, 11, 18) обр. R4/6, (9, 13, 17) обр. R4/2 (Kiessling, Tragelehn, 1994, pls. 1, 4–6). Авторские права на фотографии радиолярий принадлежат «Издательскому подразделению Геологической службы Австрии [© Publishing Unit Geological Survey of Austria]» и используются с любезного разрешения заведующего библиотекой HR Mag. T. Hofmann.

- Фиг. 1. *Astroentactinia digitosa* Braun, 1990, штрих = 83 мкм.
- Фиг. 2. *Entactinia herculea* Foreman, 1963, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 3. *Entactinosphaera palimbola* Foreman, 1963, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 4. *Entactinosphaera fredericki* Foreman, 1963, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 5. *Entactinosphaera* sp., штрих = 61 мкм.
- Фиг. 6. *Entactiniidae* ssp. group I, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 7. *Entactinosphaera riedeli* Foreman, 1963, штрих = 122 мкм.
- Фиг. 8. *Stauroplegma* sp. A, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 9. *Bientactinosphaera vetusta* (Hinde, 1899), штрих = 50 мкм.
- Фиг. 10. *Staurostylus* sp. A, штрих = 61 мкм.
- Фиг. 11. *Triaenosphaera sicarius* Deflandre, 1973, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 12. *Polyentactinia craticulata* Foreman, 1963, штрих = 83 мкм.
- Фиг. 13. *Holoeciscus foremanae* Cheng, 1986, штрих = 95 мкм.
- Фиг. 14. *Holoeciscus brevis* Cheng, 1986, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 15. *Holoeciscus elongatus* Kiessling et Tragelehn, 1994, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 16. *Holoeciscus* sp. A, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 17. *Holoeciscus* ssp., штрих = 100 мкм.
- Фиг. 18. *Bisyllentactinia arrhinia* Foreman, 1963, штрих = 50 мкм.

Таблица 57

Радиолярии позднего фамена Германии

Экозона *Archocyrtium dilatipes* — *Holoeciscus* ssp.

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–4), радиолярии с пилломом из отряда *Pyломariata*, *Nassellaria* (4–8) и иглистые *Aculearia* (9–11)

Верхний девон, верхнефаменский подъярус. Германия, Северная Бавария, Франкенвальд, Массив Родахсранген: (1, 3, 6) обр. R5/4, (2, 5, 6, 9, 10) обр. R5/2, (4, 8, 11) обр. R5/3 (Kiessling, Tragelehn, 1994, pl. 1–3, 5, 6). Авторские права на фотографии радиолярий принадлежат «Издательскому подразделению Геологической службы Австрии [© Publishing Unit Geological Survey of Austria]» и используются с любезного разрешения заведующего библиотекой HR Mag. T. Hofmann.

- Фиг. 1. *Radiobisphaera? palimbola* Foreman, 1963, штрих = 67 мкм.
- Фиг. 2. *Triaenosphaera* sp. A, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 3. *Bientactinosphaera symphyra* (Foreman, 1963), штрих = 100 мкм.
- Фиг. 4. *Cerarchocyrtium* ssp., штрих = 42 мкм.
- Фиг. 5. *Archocyrtium* sp. C, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 6. *Archocyrtium dilatipes* Deflandre, 1973, штрих = 50 мкм.
- Фиг. 7. *Archocyrtium* cf. *validum* Cheng, 1986, штрих = 40 мкм.
- Фиг. 8. *Archocyrtium* cf. *delicatum* Cheng, 1986, штрих = 42 мкм.
- Фиг. 9. *Ceratoikiscus* (?) sp., штрих = 83 мкм.
- Фиг. 10. *Palaeoscenidium cladophorum* Deflandre, 1953, штрих = 100 мкм.
- Фиг. 11. *Holoeciscus* ssp., штрих = 83 мкм.

Таблица 58

Радиолярии позднего фамена Германии

Экозона *Entactinia herculea* — *Archocyrtium procerum*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–5), решетчатые *Spumellaria* (6), радиолярии с пилломом из отряда *Pylomariata*, *Nassellaria* (7) и иглистые *Aculearia* (8–12)

Верхний девон, верхнефаменский подъярус. Германия, Бавария, Франкенвальд, обр. 5233 (Schmidt-Effing, 1988, pls. 1, 2). Фотографии радиолярий используются с любезного разрешения Dr. R. Schmidt-Effing.

- Фиг. 1. *Astroentactinia biaciculata* Nazarov, 1975, штрих = 51 мкм.
Фиг. 2. *Entactinia? additiva* Foreman, 1963, штрих = 94 мкм.
Фиг. 3. *Entactinia herculea* Foreman, 1963, штрих = 120 мкм.
Фиг. 4, 5. *Radiobisphaera? palimbola* Foreman, 1963: (4) штрих = 70 мкм, (5) штрих = 62 мкм.
Фиг. 6. *Polyentactinia* sp., штрих = 88 мкм.
Фиг. 7. *Archocyrtium* cf. *validum* Cheng, 1986, штрих = 40 мкм.
Фиг. 8, 9. *Holoeciscus brevis* Cheng, 1986, штрих = 98 мкм.
Фиг. 10, 11. *Palaeoscenidium cladophorum* Deflandre, 1953, штрих = 118 мкм.
Фиг. 12. *Helenifore? cf. laticlavium* Nazarov et Ormiston, 1983, штрих = 38 мкм.

Таблица 59

Радиолярии позднего фамена Франции

Экозона *Polyentactinia perampla* — *Archocyrtium ormistoni*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–6), решетчатые *Spumellaria* (7, 8), радиолярии с пилломом из отряда *Pylomariata*, *Nassellaria* (9, 10) и иглистые *Aculearia* (11, 12)

Верхний девон, верхнефаменский подъярус. Франция, Северные Вогезы, Эльзас (Braun et al., 1992; Abb. 2 (2–4, 6–10, 12–15). Авторские права на фотографии радиолярий принадлежат «© Schweizerbart science publishers, journal's» и используются с любезного разрешения Dr. A. Nägele.

- Фиг. 1. *Astroentactinia* aff. *radiata* Braun, 1990, штрих = 90 мкм.
- Фиг. 2. *Entactinia* aff. *vulgaris* Won, 1983, штрих = 90 мкм.
- Фиг. 3. *Entactinia herculea* Foreman, 1963, штрих = 77 мкм.
- Фиг. 4. *Radiobisphaera palimbola* (Foreman, 1963), штрих = 88 мкм.
- Фиг. 5, 6. *Bientactinosphaera?* *aitpaiensis* (Nazarov, 1973), штрих = 90 мкм.
- Фиг. 7. *Polyentactinia perampla* Braun, Maas, Schmidt-Effing, 1992, штрих = 90 мкм.
- Фиг. 8. *Polyentactinia* cf. *polygonia* Foreman, 1963, штрих = 75 мкм.
- Фиг. 9. *Archocyrtium* cf. *ormistoni* Cheng, 1986, штрих = 90 мкм.
- Фиг. 10. *Archocyrtium* aff. *typicum* Cheng, 1986, штрих = 90 мкм.
- Фиг. 11. *Holoeciscus brevis* Cheng, 1986, штрих = 56 мкм.
- Фиг. 12. *Palaeoscenidium* sp., штрих = 90 мкм.

Таблица 60

Радиолярии позднего фамена Восточной Сибири

Экозона *Entactinia duksundiensis* — *Spongentactinia nupera*

Сферические пористые *Sphaerellaria* (1–8) и губчатые *Spumellaria* (9–19)

Верхний девон, верхний фамен, дуксундинская свита, средняя подсвита. Восточная Сибирь, Приколымское поднятие, левобережье р. Колымы, верховье р. Барагы (правый приток р. Ясачной) (Назаров и др., 1981, табл. I, II).

- Фиг. 1–3. *Astroentactinia valentininae* Nazarov in Nazarov, Tkachenko, Shulgina, 1981: (1, 2) экз. ГИН, № 4489/17: (1) фрагмент, штрих = 30 мкм, (2) штрих = 158 мкм; (3) экз. ГИН, № 4489/16, штрих = 150 мкм.
- Фиг. 4–6. *Entactinia duksundiensis* Nazarov in Nazarov, Tkachenko, Shulgina, 1981: (4) экз. ГИН, № 4489/14, штрих = 153 мкм; (5, 6) экз. ГИН, № 4489/13: (5) штрих = 158 мкм, (6) фрагмент, штрих = 64 мкм.
- Фиг. 7, 8. *Bientactinosphaera baragensis* (Nazarov in Nazarov, Tkachenko, Shulgina, 1981), экз. ГИН, № 4489/15: (7) фрагмент, штрих = 53 мкм, (8) штрих = 150 мкм.
- Фиг. 9–12. *Pluristratoentactinia conspissata* Nazarov in Nazarov, Tkachenko, Shulgina, 1981: (9, 10) экз. ГИН, № 4489/18: (9) фрагмент, штрих = 60 мкм, (10) штрих = 150 мкм; (11, 12) экз. ГИН, № 4489/19: (11) штрих = 121 мкм, (12) фрагмент, штрих = 58 мкм.
- Фиг. 13, 14. *Tetrentactinia inopia* Nazarov in Nazarov, Tkachenko, Shulgina, 1981, штрих = 150 мкм: (13) экз. ГИН, № 4489/21, (14) экз. ГИН, № 4489/20.
- Фиг. 15–19. *Spongentactinia nupera* Nazarov in Nazarov, Tkachenko, Shulgina, 1981: (15) экз. ГИН, № 4489/12, штрих = 153 мкм, (16, 17) экз. ГИН, № 4489/9: (16) фрагмент, штрих = 63 мкм, (17) штрих = 150 мкм; (18) экз. ГИН, № 4489/10, штрих = 150 мкм, (19) экз. ГИН, № 4489/11, штрих = 155 мкм.

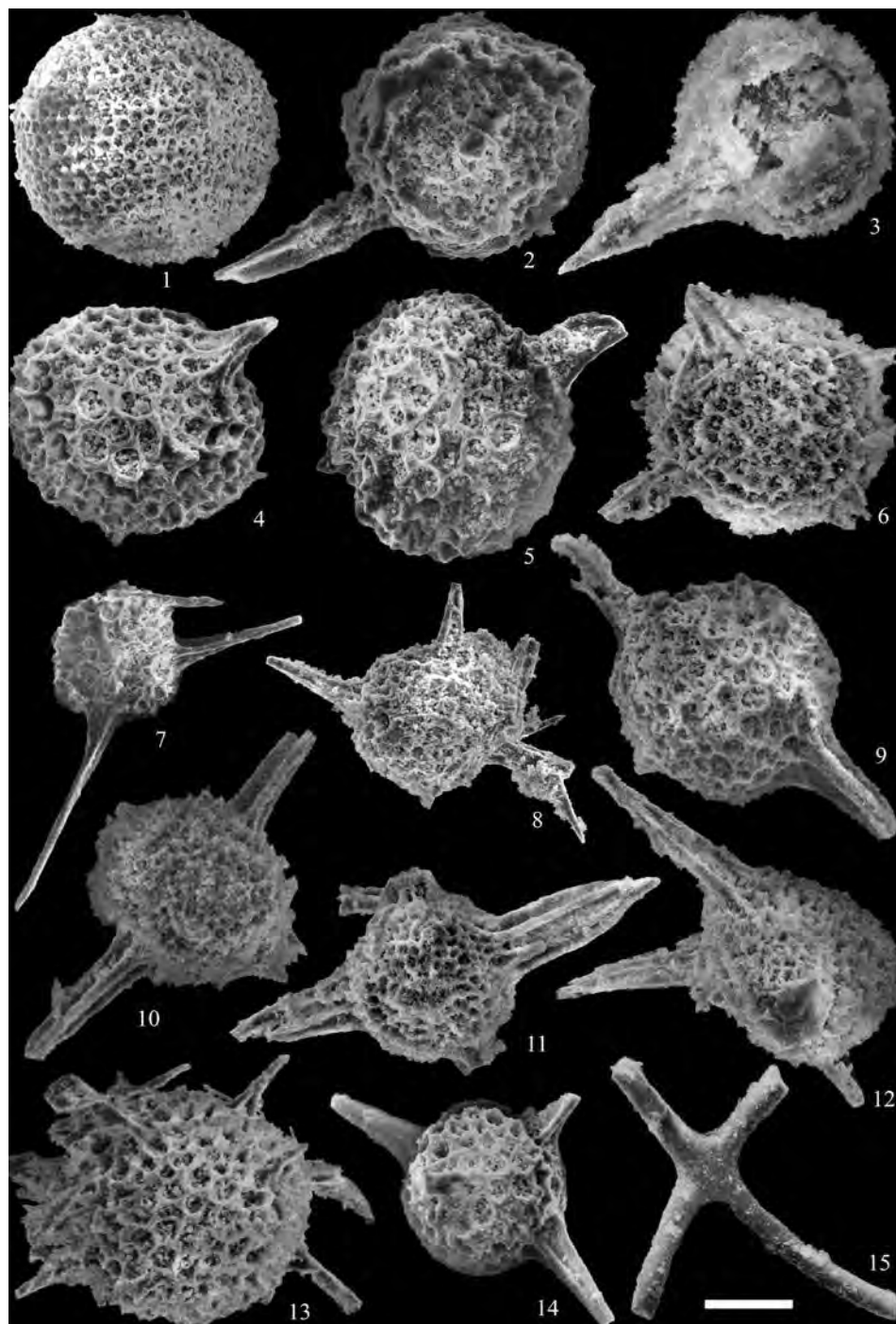


Таблица 1. Радиоларии позднего эмса Южного Урала
Экозона *Primaritripus buribayensis* — *Entactinia rostriformis*

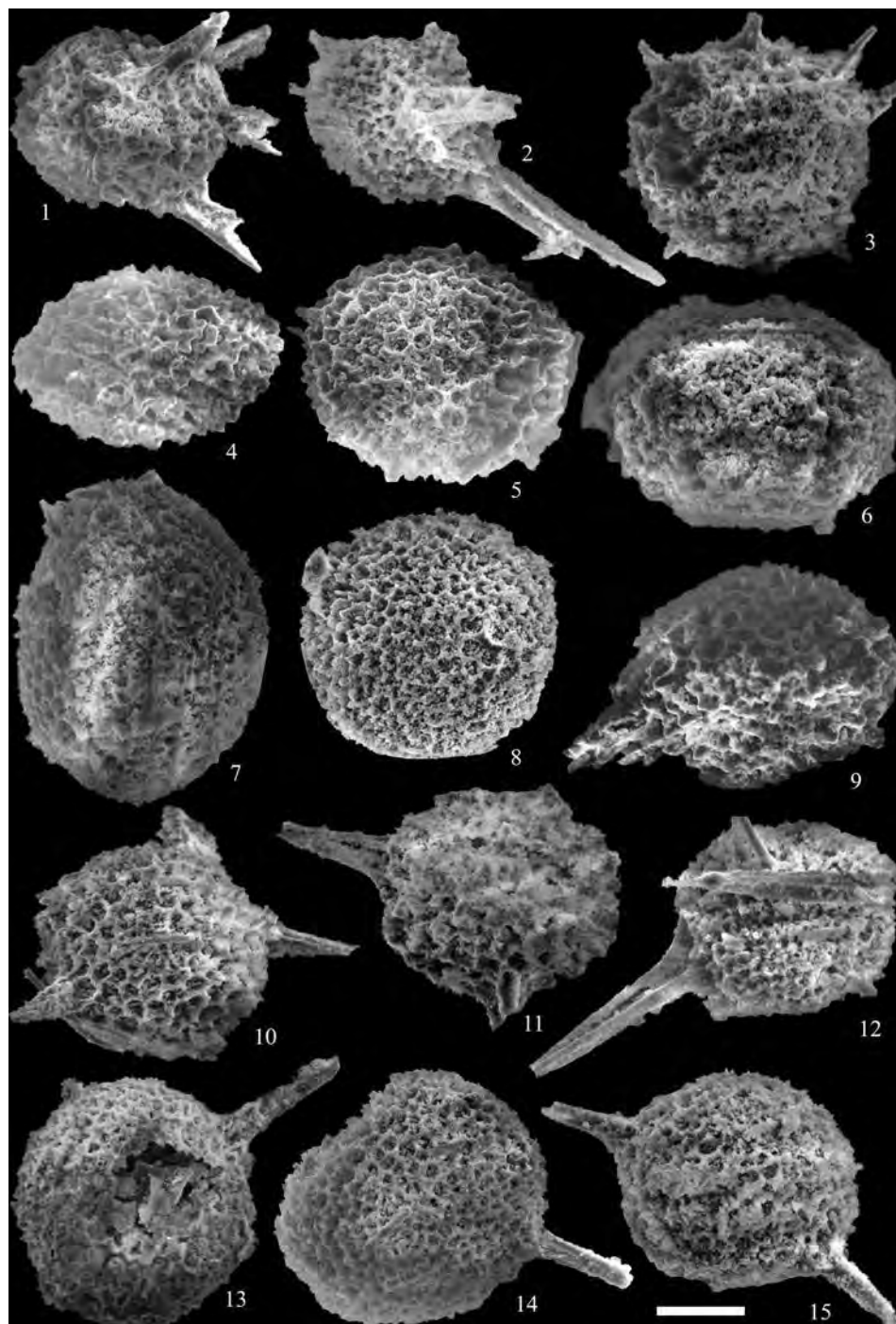


Таблица 2. Радиоларии позднего эмса Южного Урала
Экозона *Primaritripus buribayensis* — *Entactinia rostriformis*

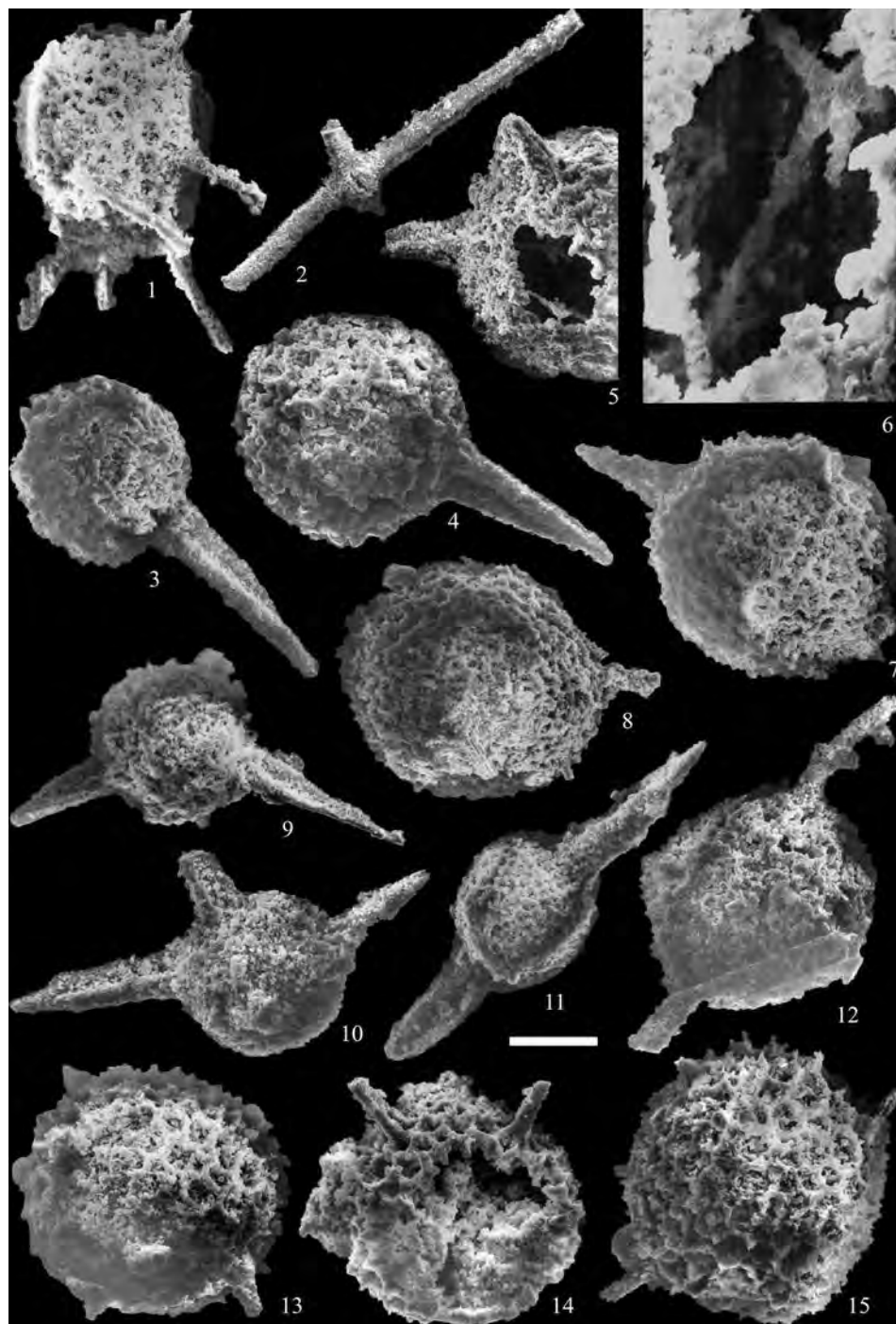


Таблица 3. Радиоларии позднего эйфеля Южного Урала
Экозона *Primaritripus kariukmasensis*

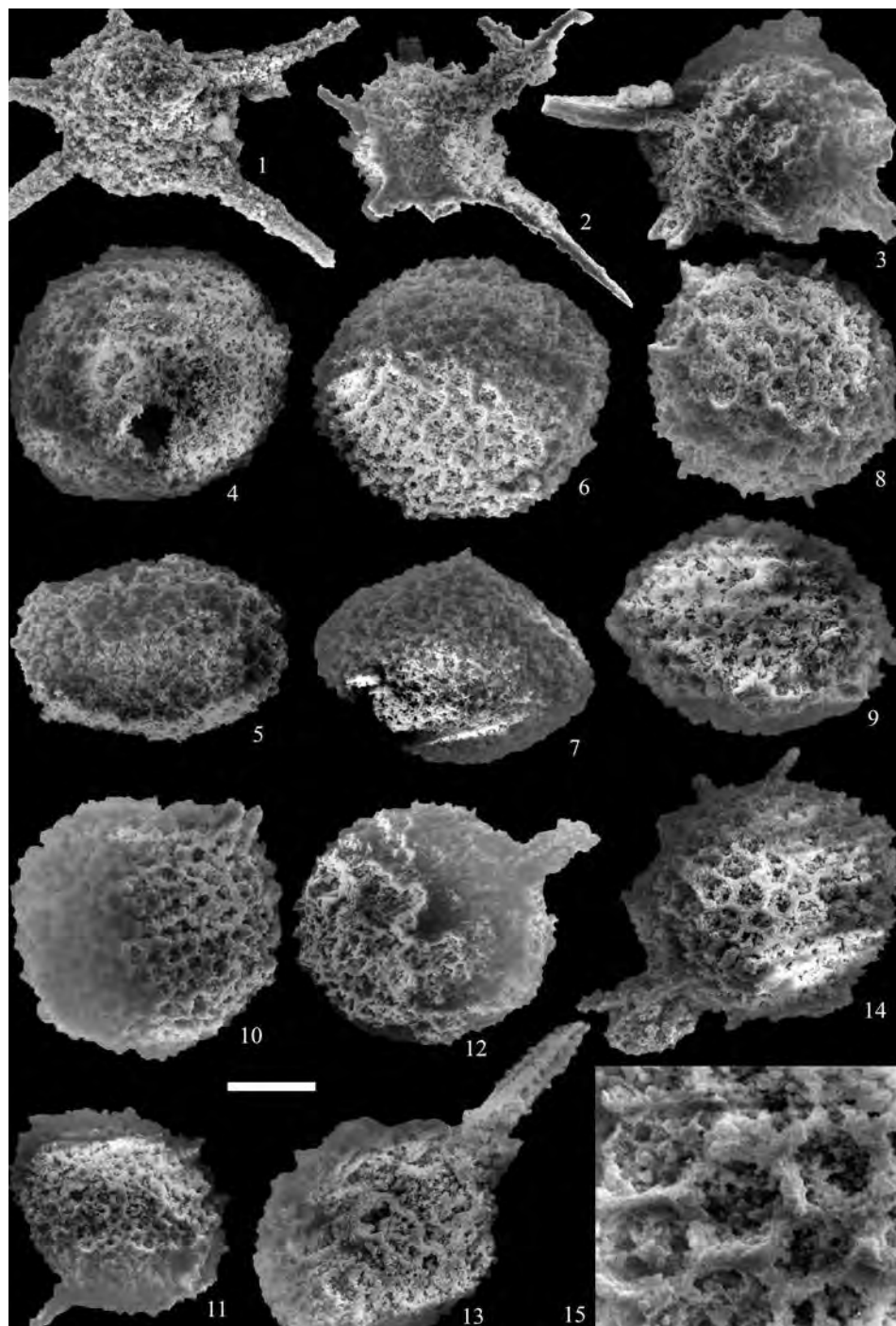


Таблица 4. Радиоларии позднего эйфеля Южного Урала
Экозона *Primaritripus kariukmasensis*

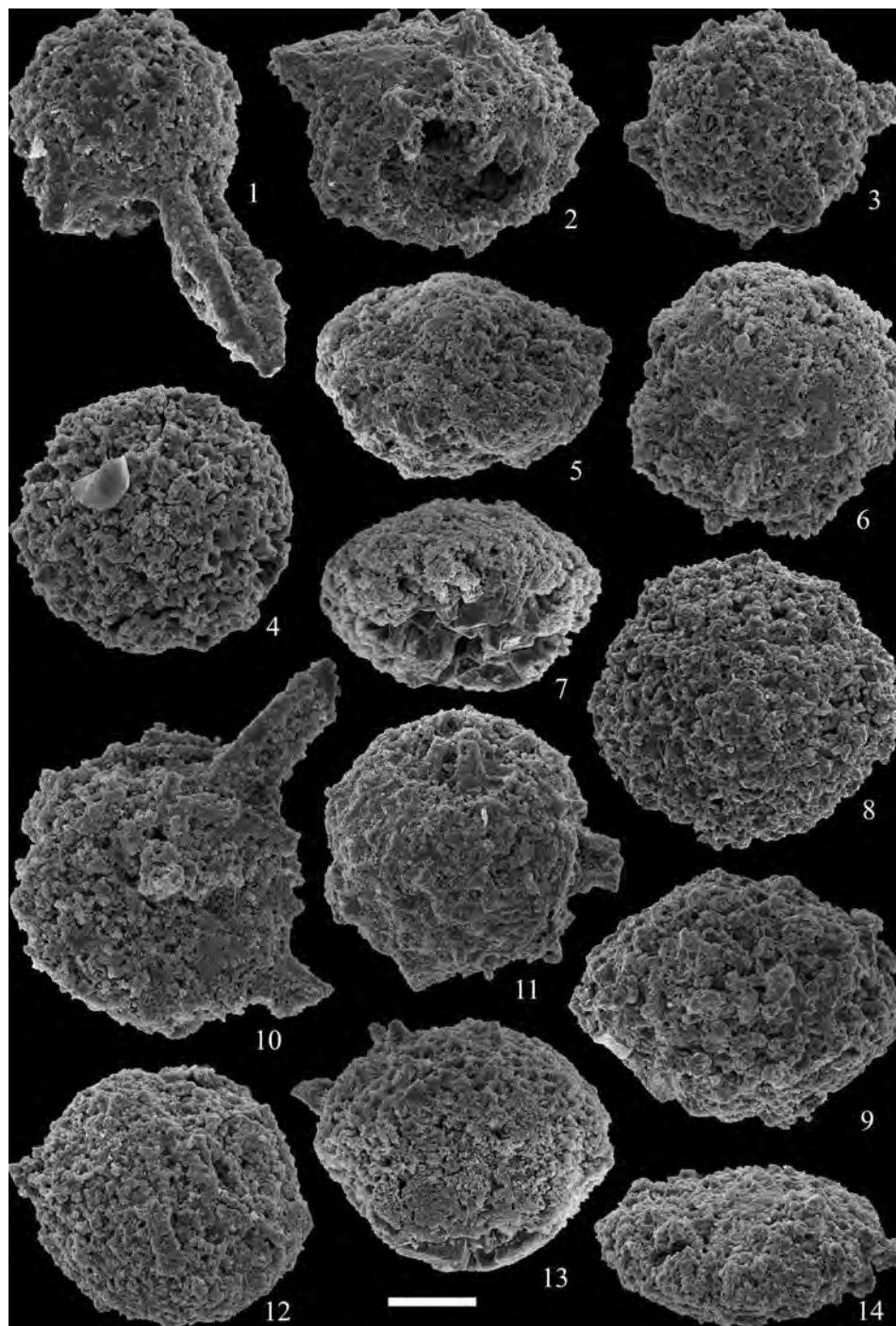


Таблица 5. Радиоларии эйфеля Западных Мугоджар
Экозона *Primaritripus kariukmasensis*

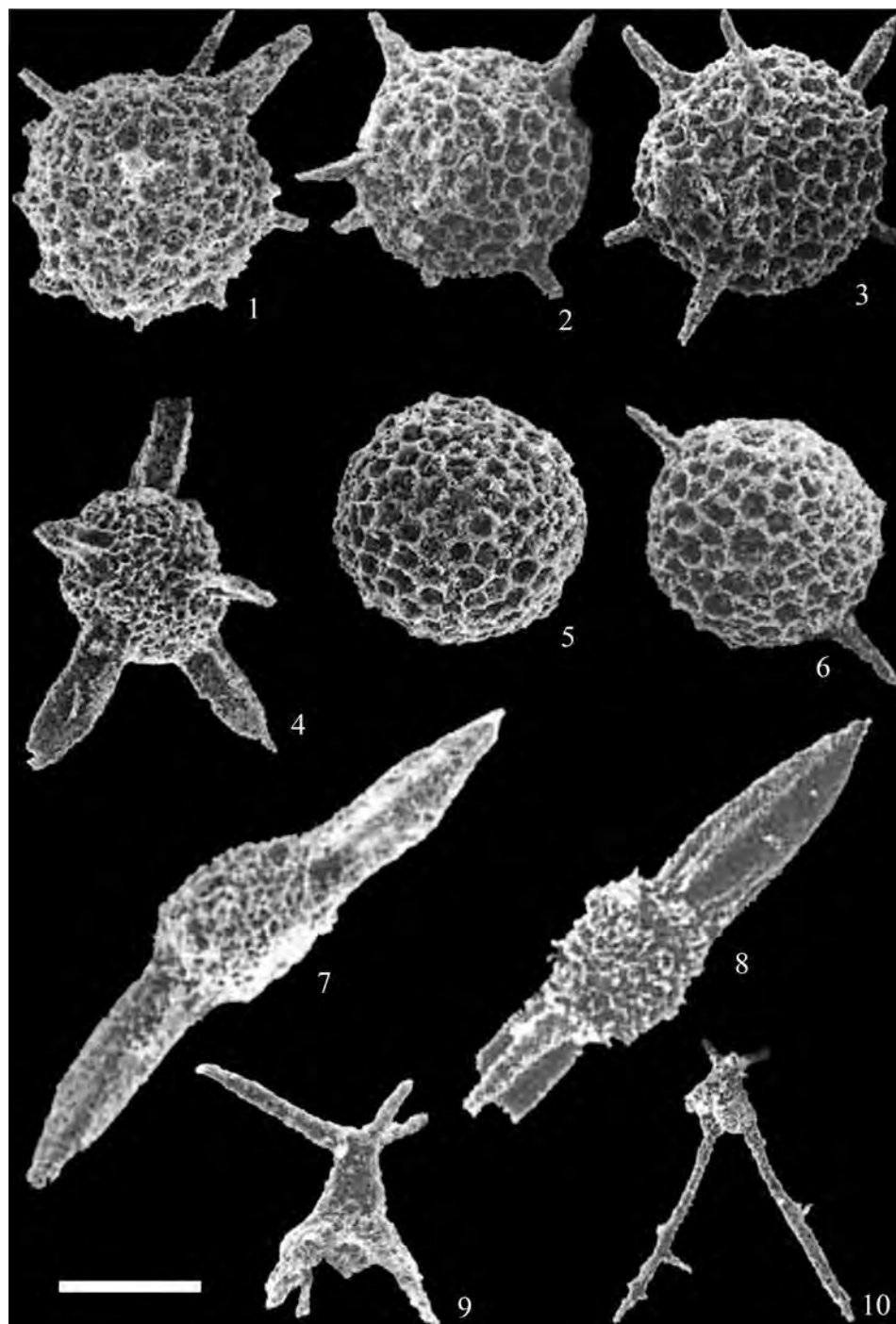


Таблица 6. Радиоларии позднего эйфеля Германии
Экозона *Entactinia spongites* — *Staurodruppa* sp.

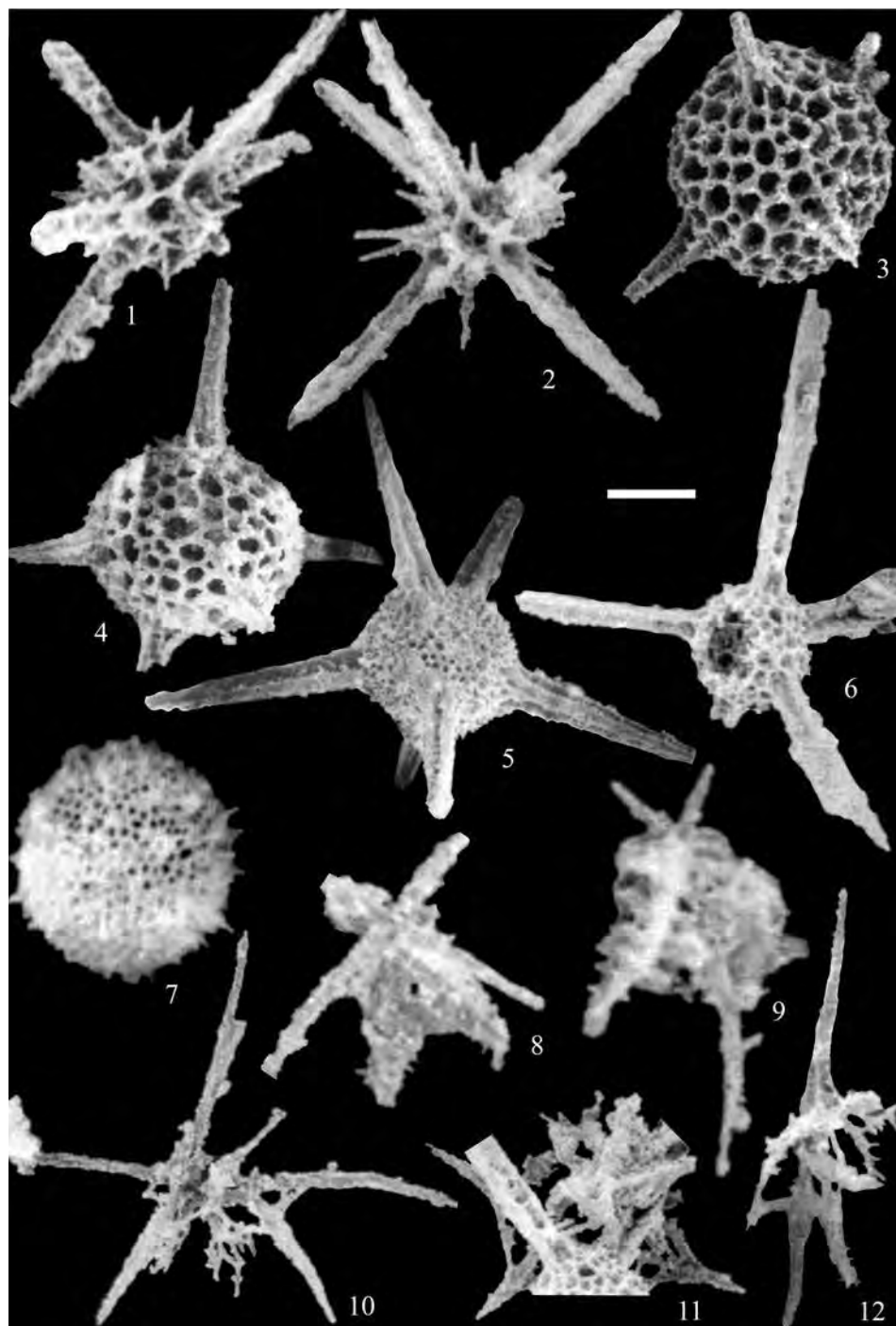


Таблица 7. Радиоларии позднего эйфеля Чешской Республики
Экозона *Bientactinosphaera polyacanthina* — *Entactinia additiva*

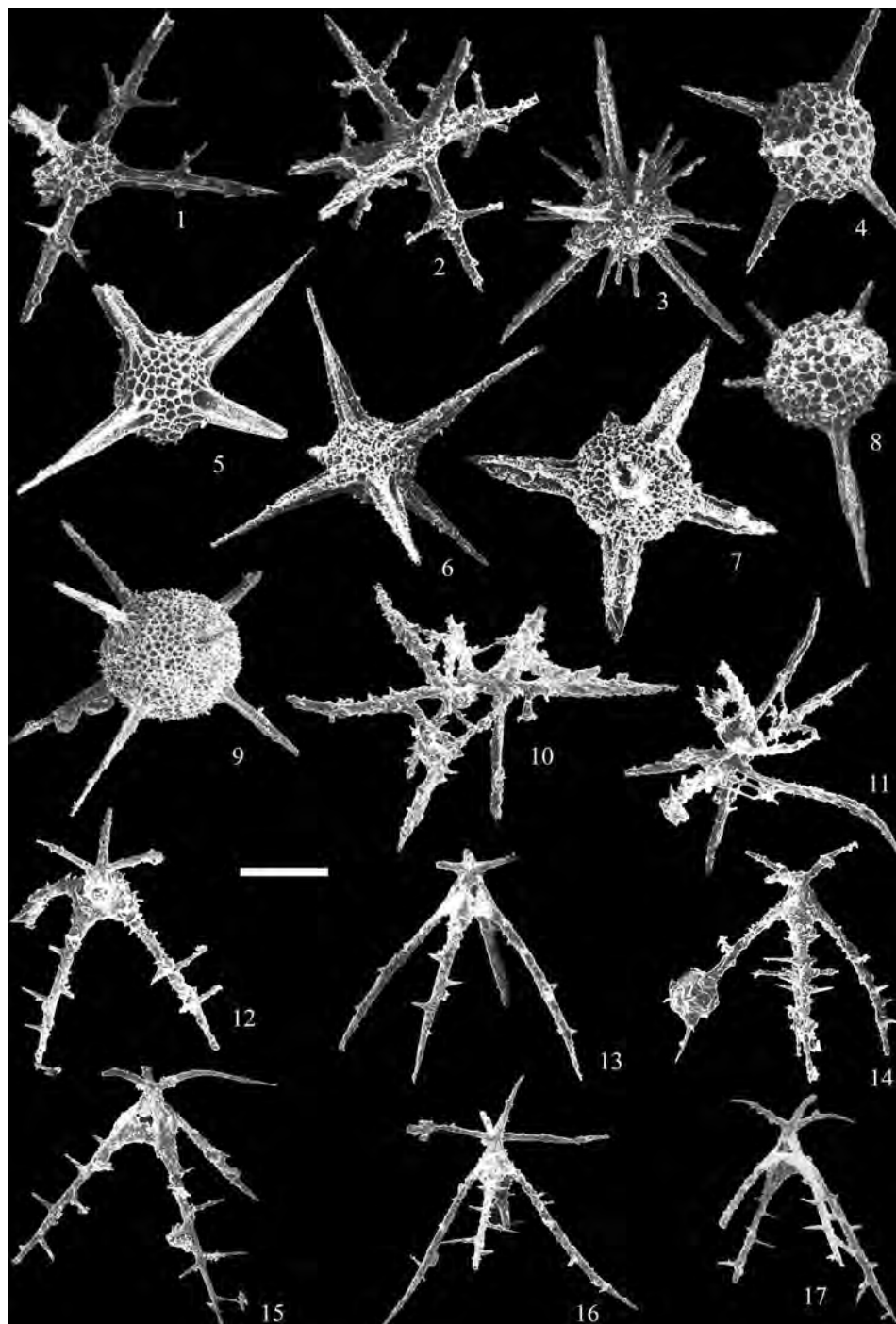


Таблица 8. Радиолярии позднего эйфеля Чешской Республики
Экозона *Apophisisphaera hystrikuosa* — *Entactinia herculea*

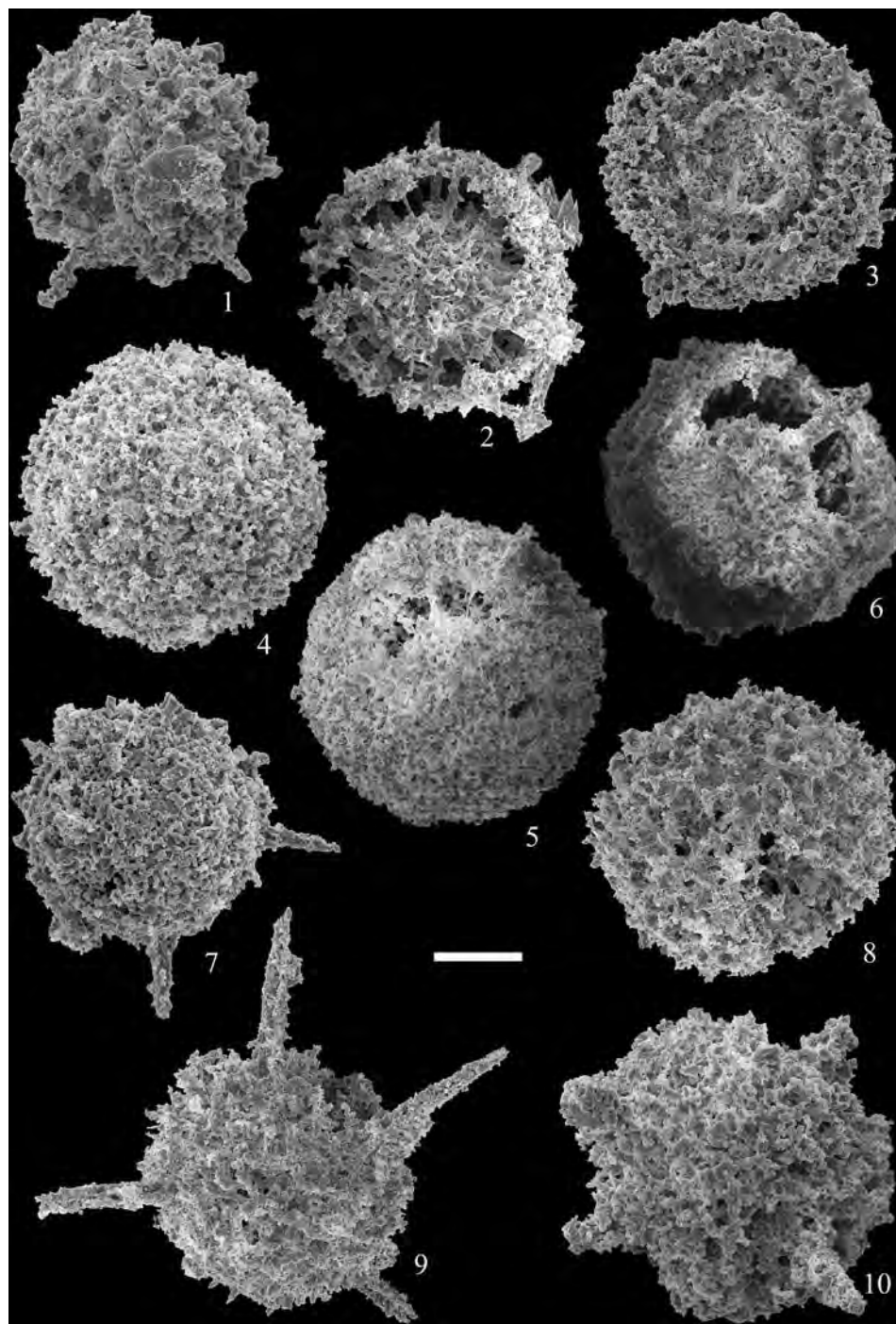


Таблица 9. Радиоларии позднего эйфеля Чешской Республики
Экозона *Apophisisphaera hystrikuosa* — *Spongentactinia fungosa*

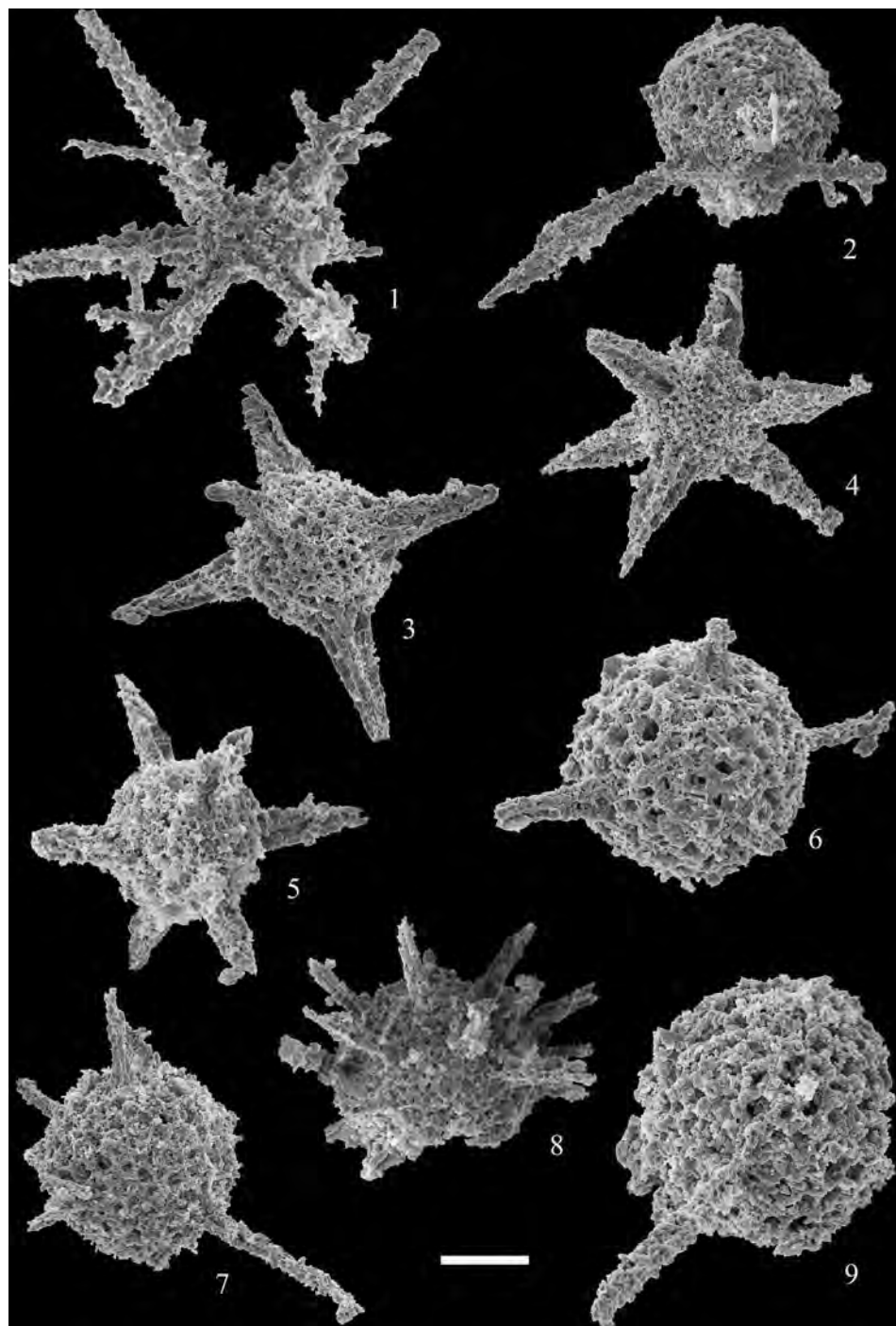


Таблица 10. Радиоларии позднего эйфеля Чешской Республики
Экозона *Apophisisphaera hystricuosa* — *Spongentactinia fungosa*

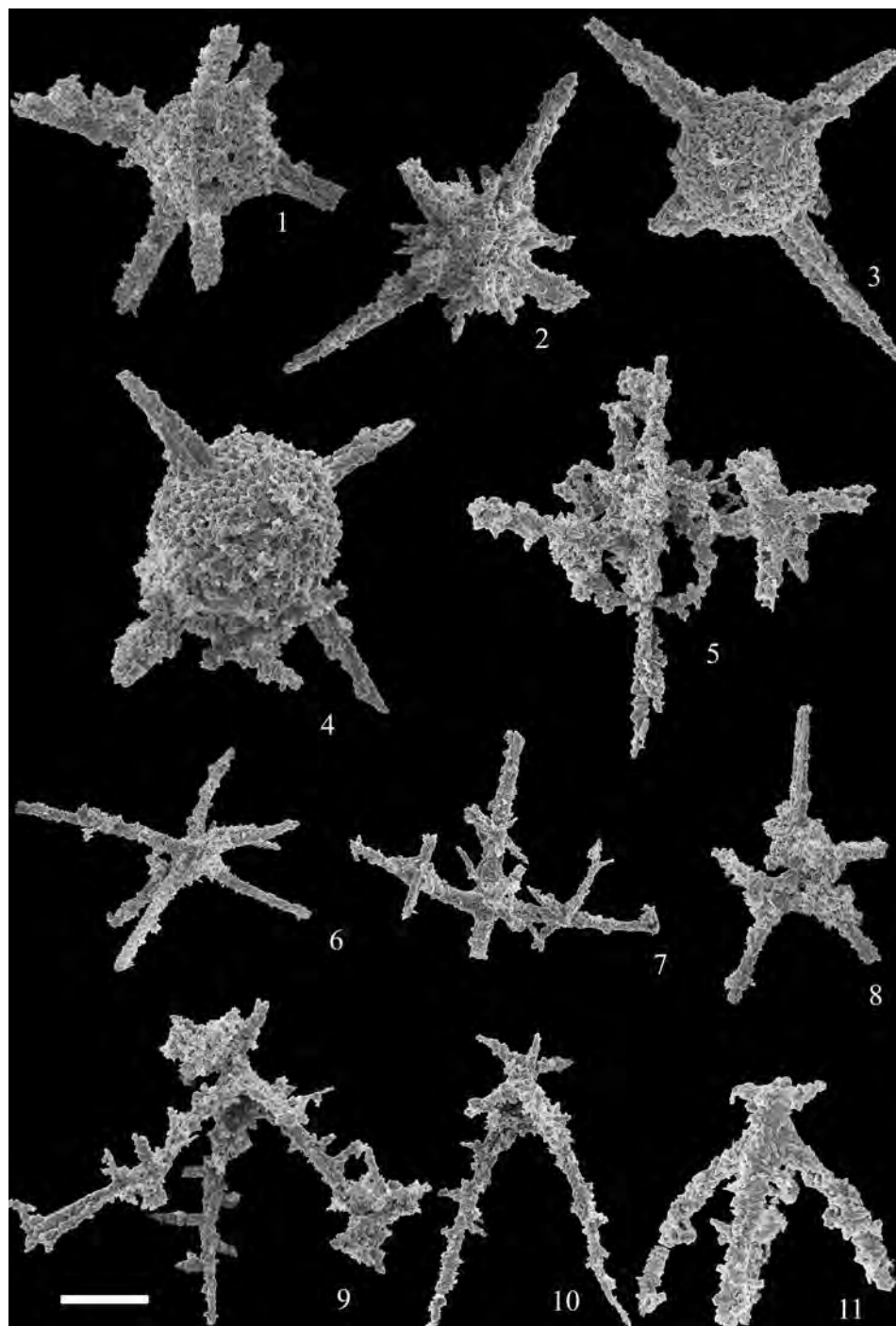


Таблица 11. Радиоларии позднего эйфеля Чешской Республики
 Экозона *Apophisisphaera hystrikuosa* — *Spongentactinia fungosa*

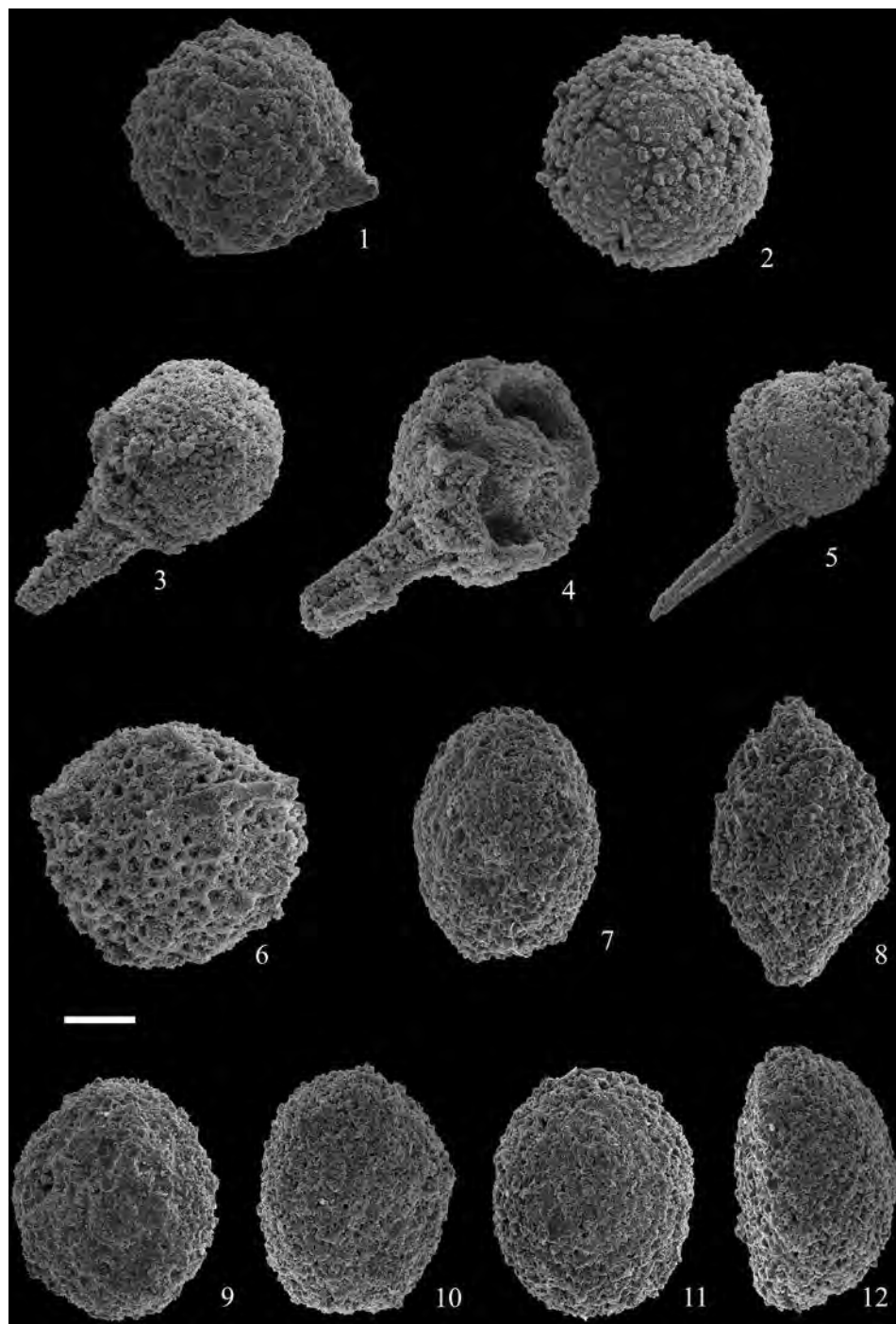


Таблица 12. Радиоларии живета Западных Мугоджар
 Экозона *Palaeoellipsoides planoconvexus* —
Palaeodiscaleksus shuldakensis

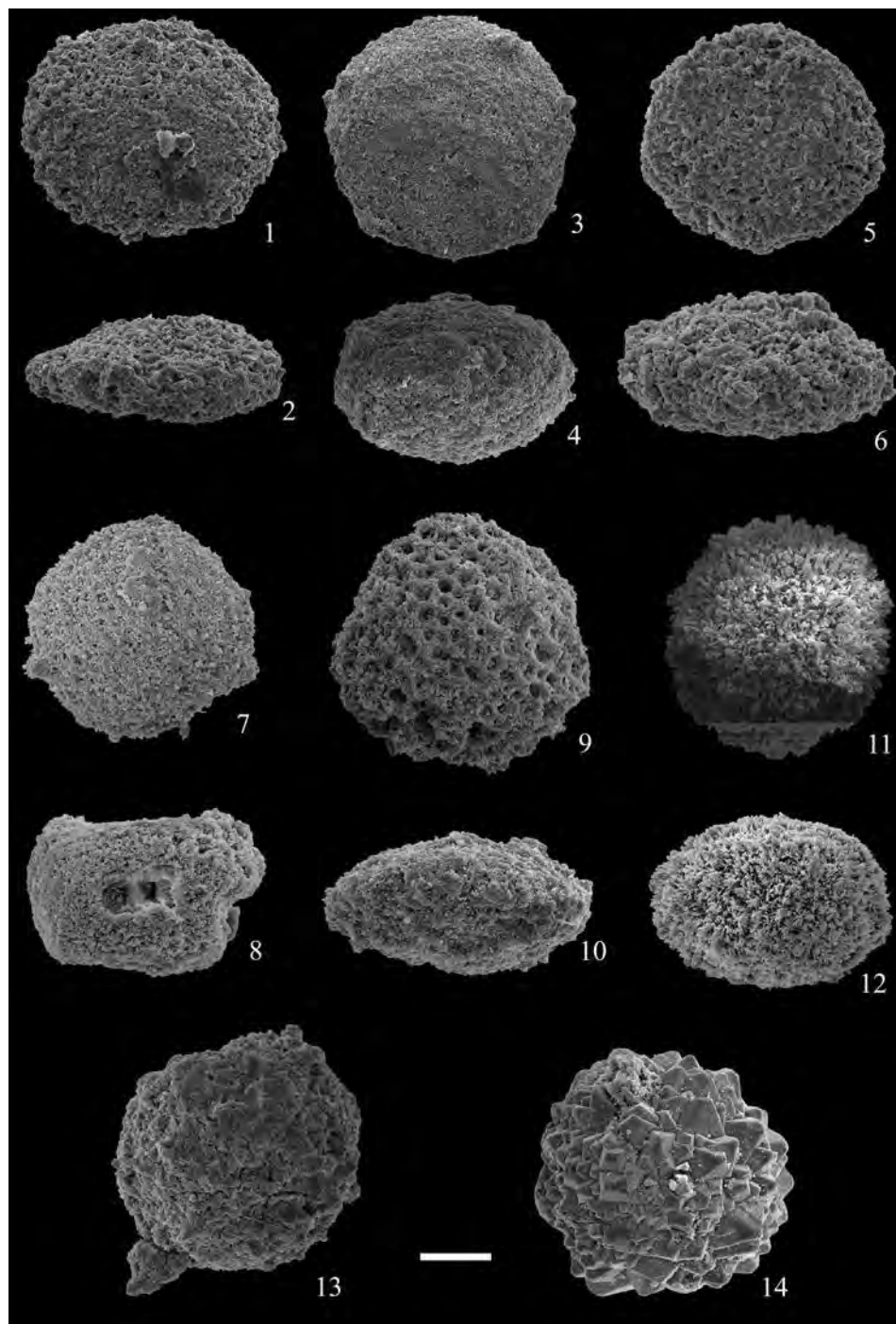


Таблица 13. Радиоларии живета Западных Мугоджар
 Экозона *Palaeoellipsoides planoconvexus* —
Palaeodisculeksus shuldakensis

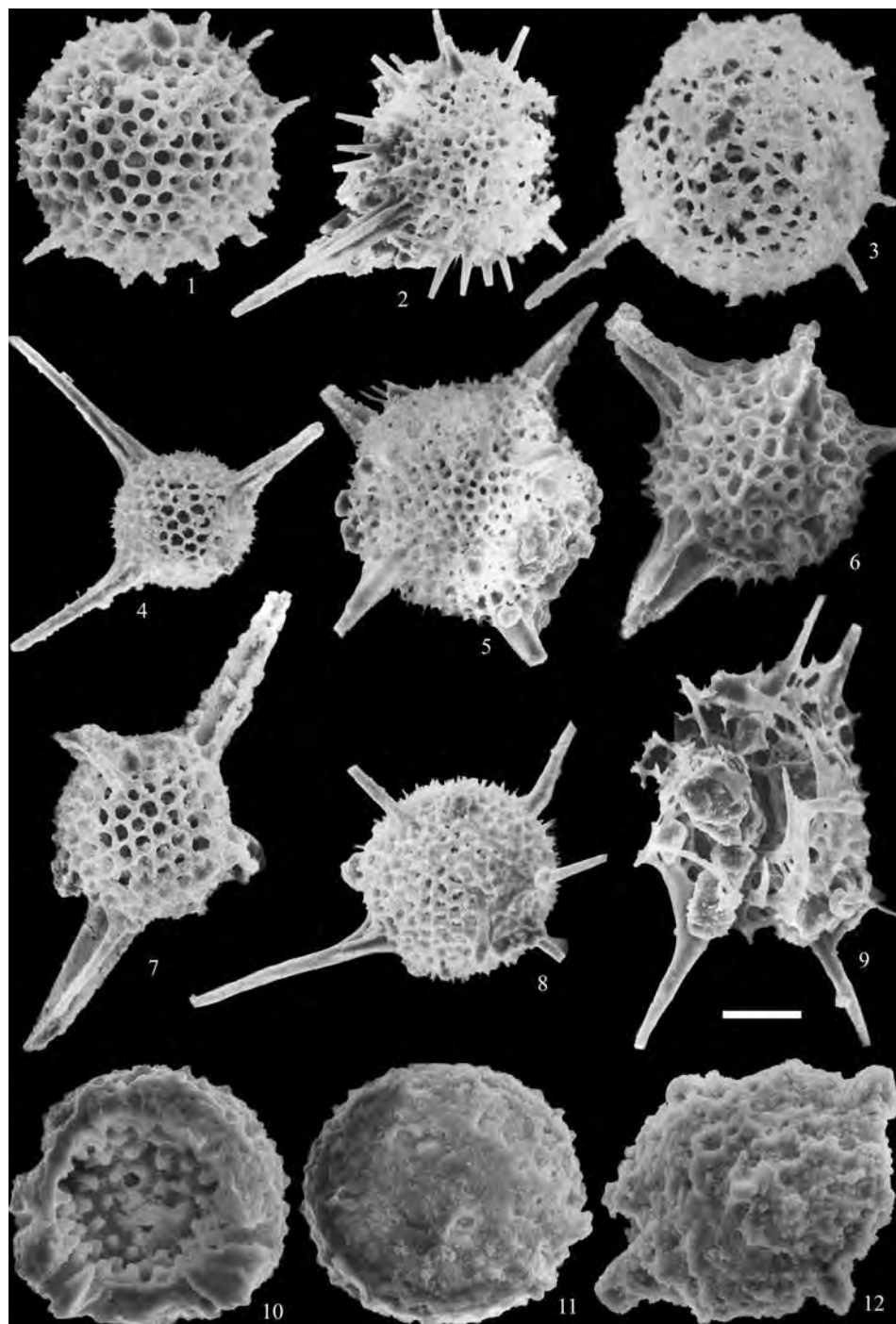


Таблица 14. Радиоларии раннего франа Тимано-Печорского бассейна
 Экозона *Astroentactinia biaciculata* (1–9)
 Экозона *Palaeodiscalexus punctus* (10–12)

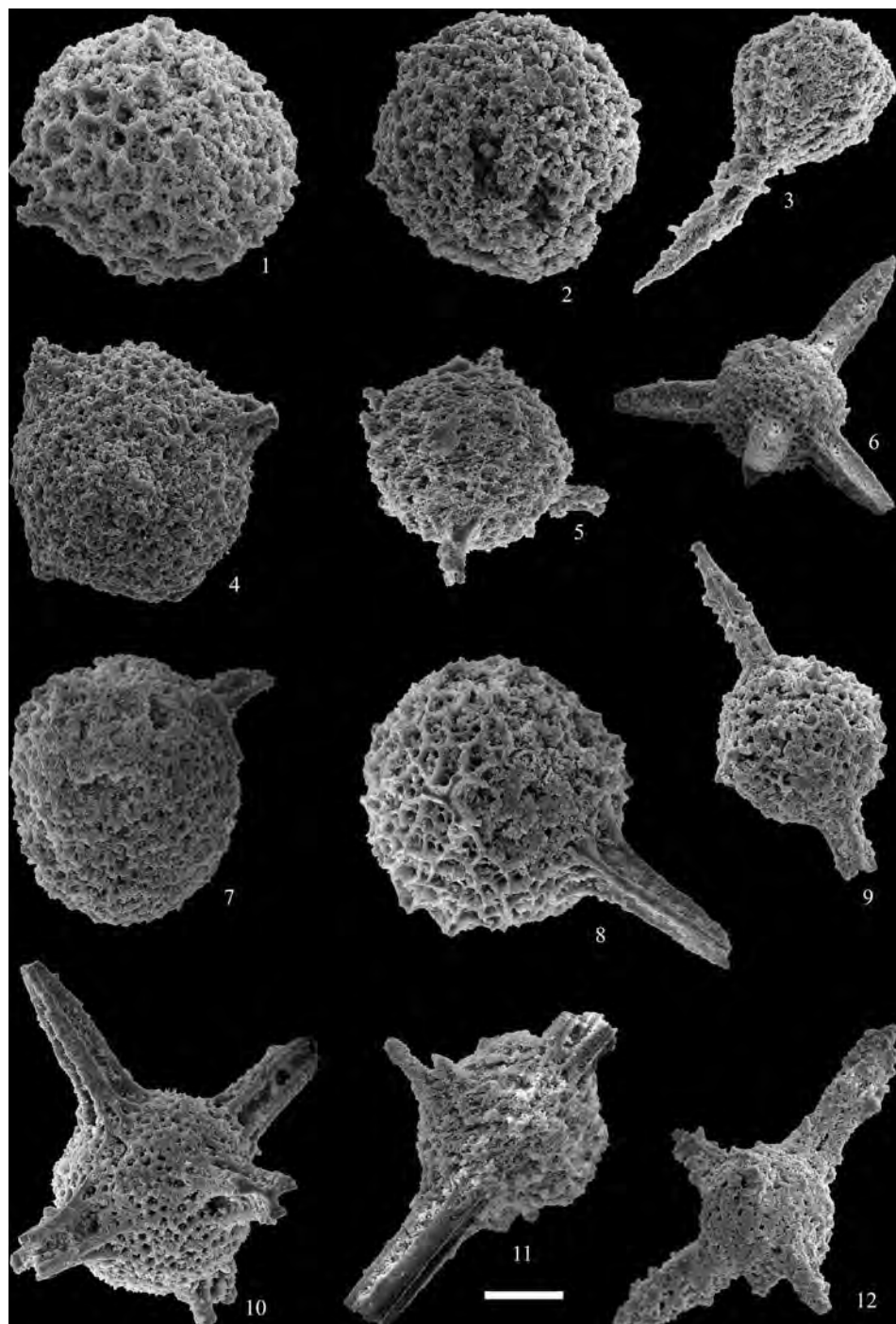


Таблица 15. Радиоларии раннего — среднего франа Западных Мугоджар
Экозона *Palaeoellipsoides convexocylindratus*

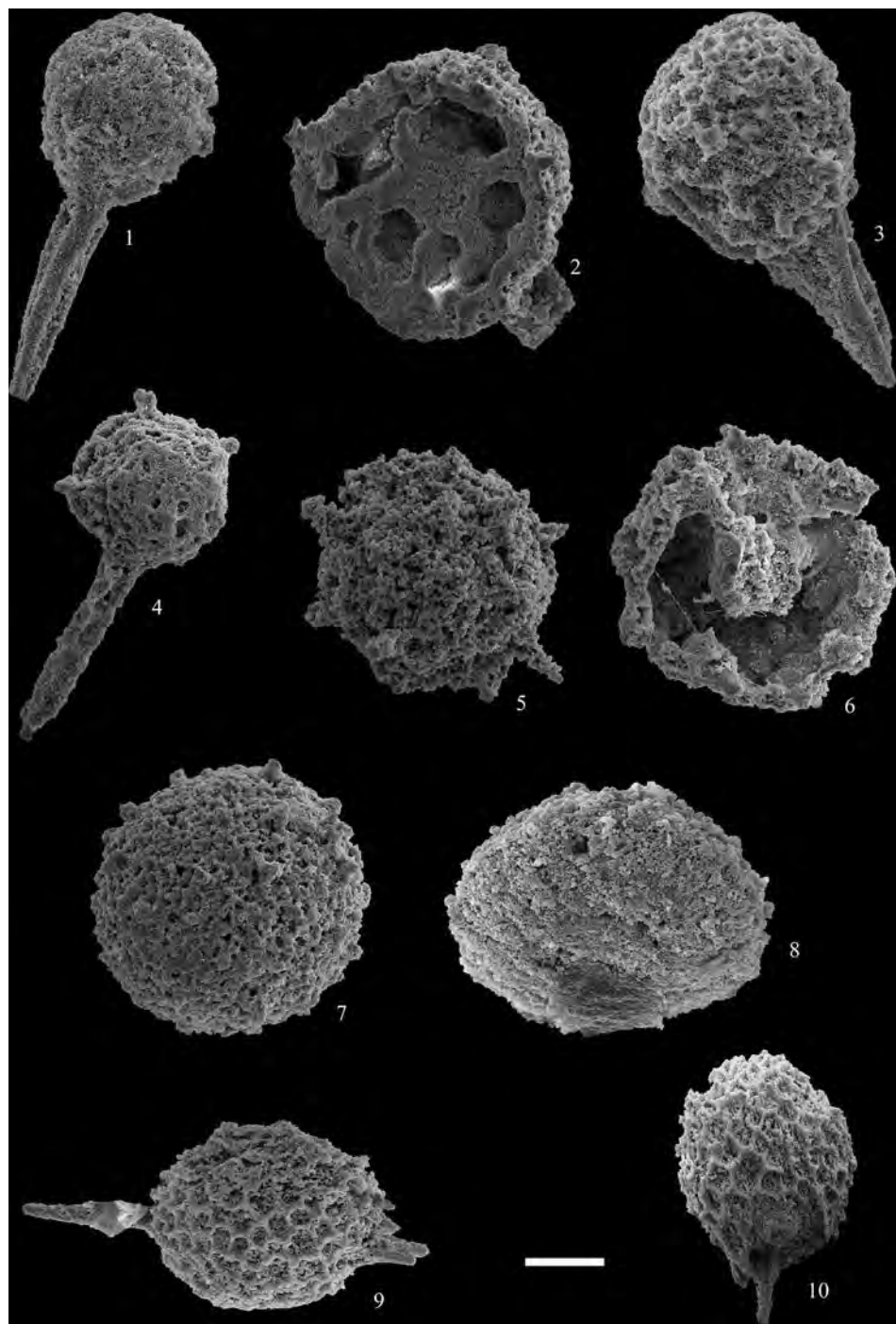


Таблица 16. Радиоларии раннего — среднего франа Западных Мугоджар
*Экозона *Palaeoellipsoides convexocylindratus**

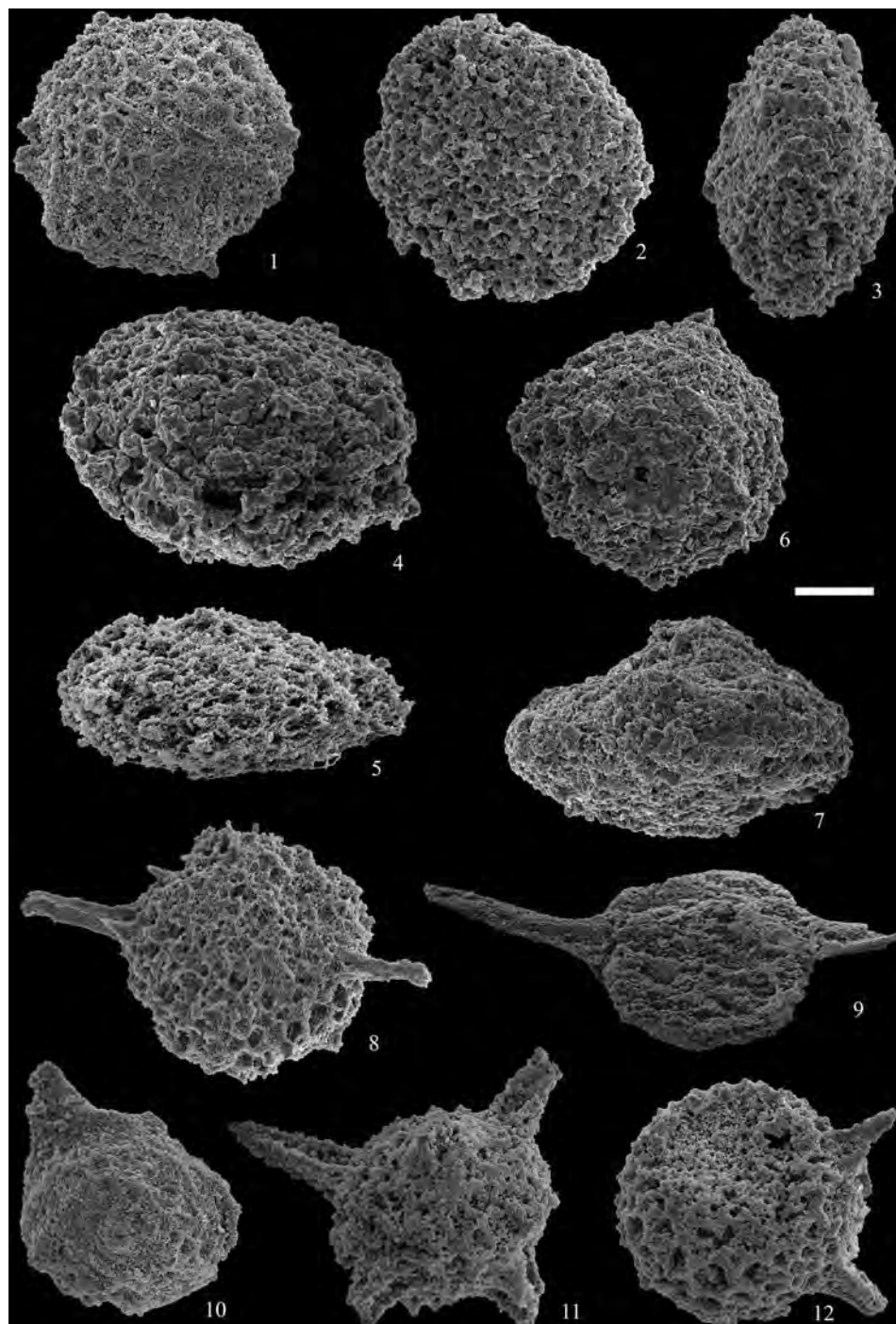


Таблица 17. Радиоларии раннего — среднего франа Западных Мугоджар
 Экозона *Palaeoellipsoides convexocylindratus*

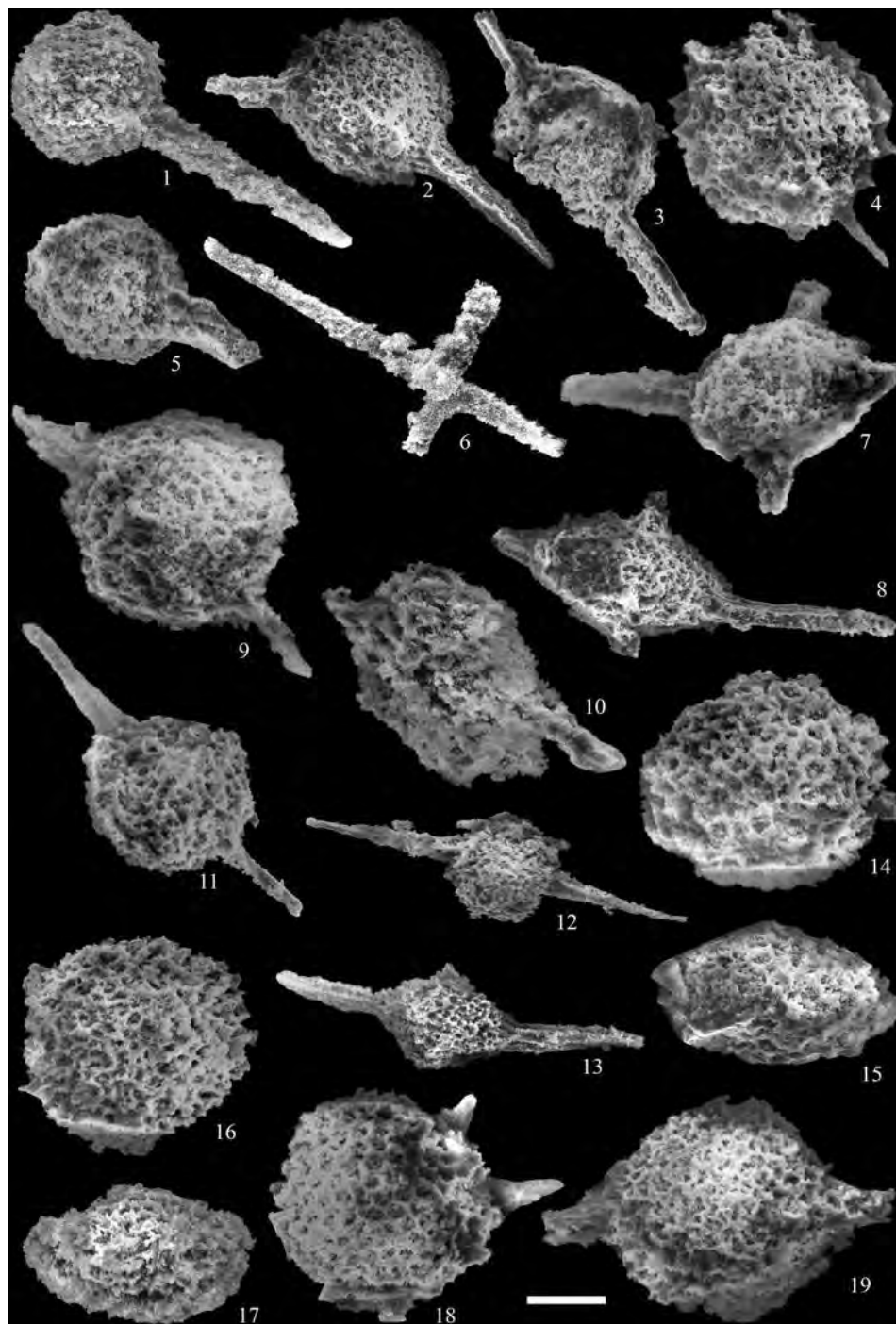


Таблица 18. Радиоларии среднего франа Южного Урала
Экозона *Primaritripus chuvashovi*

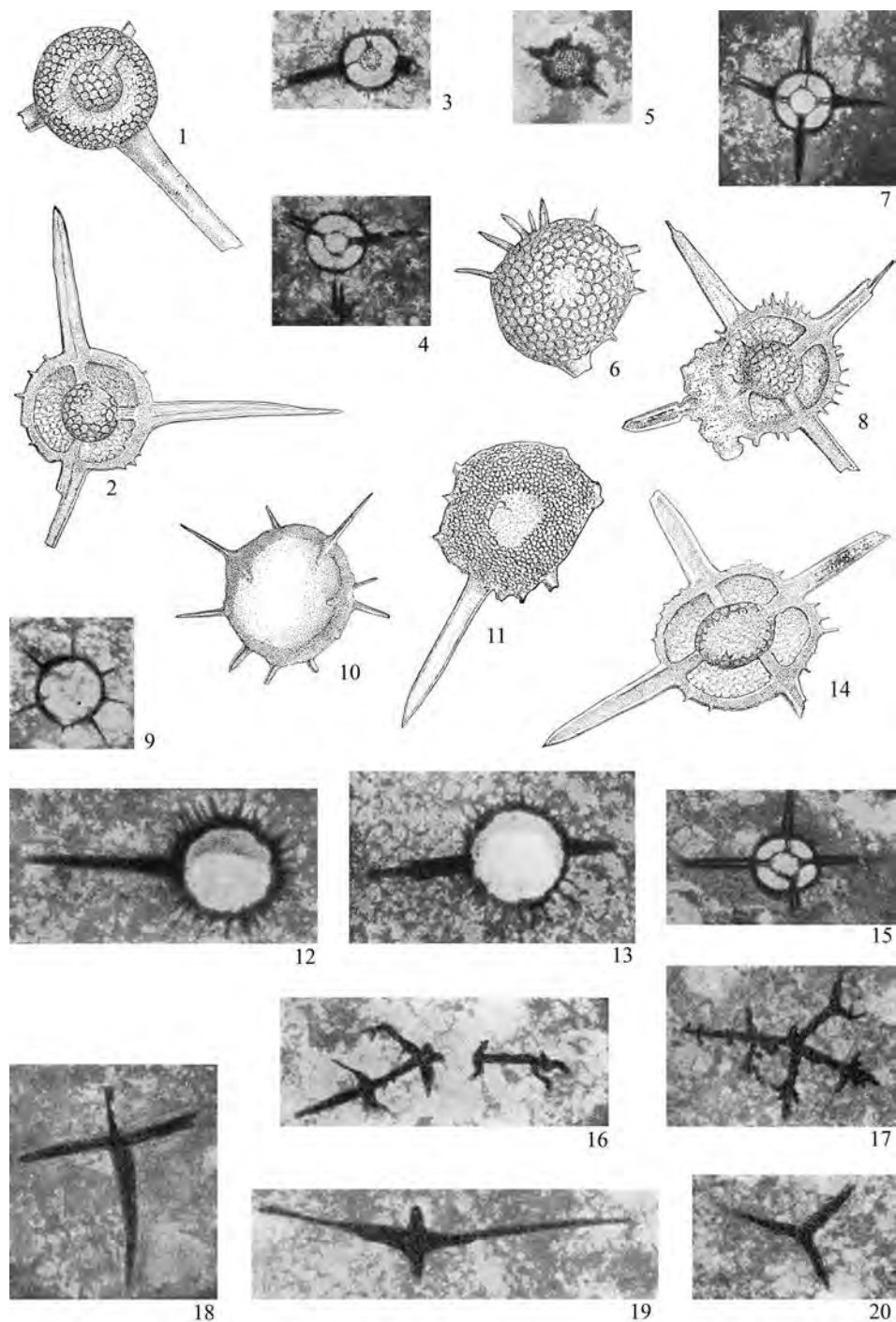


Таблица 19. Радиоларии среднего франа Волго-Уральского бассейна
 Экозона *Radiobisphaera domanicensis* — *Radiobisphaera menneri*

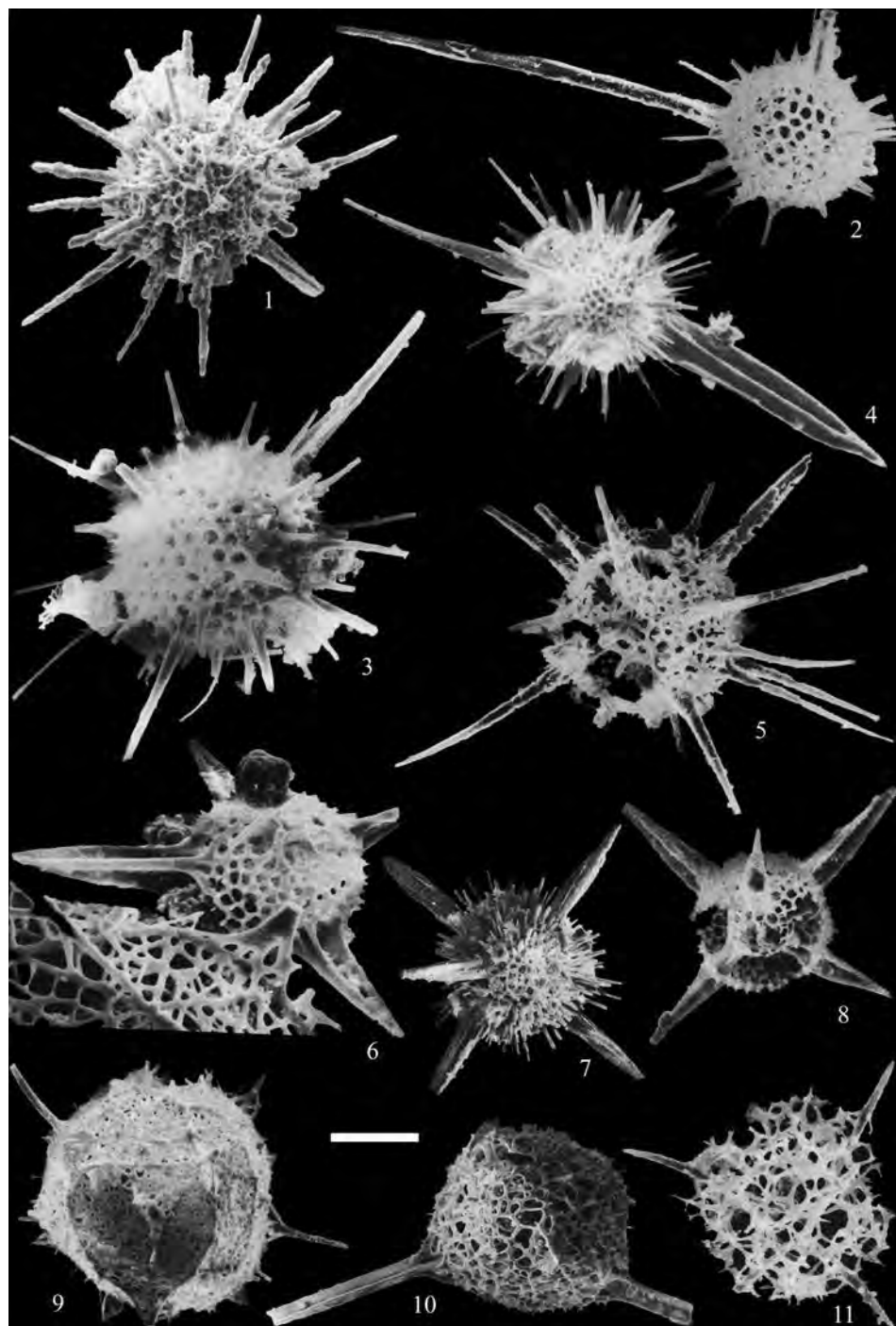


Таблица 20. Радиоларии среднего франа Тимано-Печорского бассейна
 Экозона *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis*
 Подзона Rdm-1

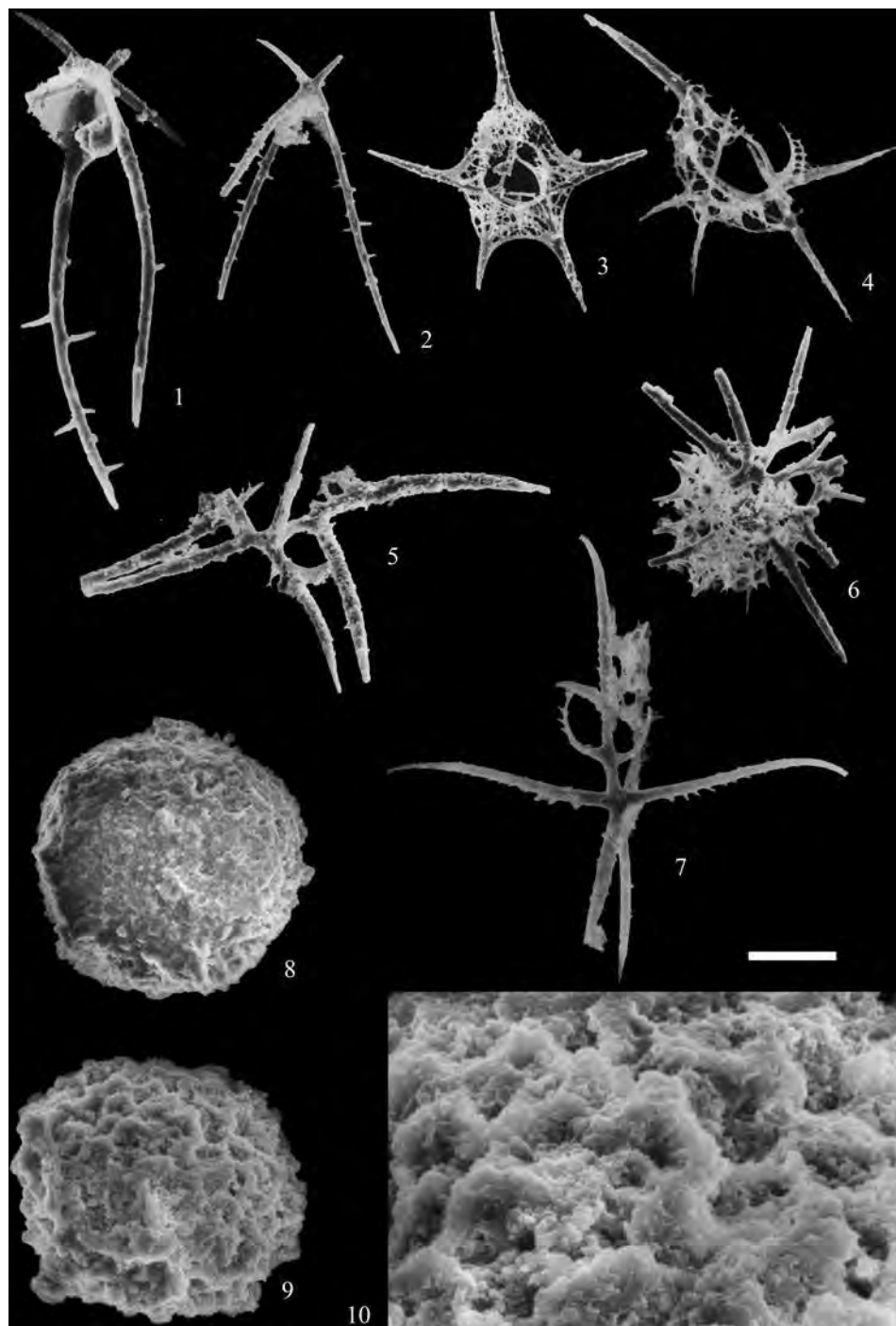


Таблица 21. Радиоларии среднего франа Тимано-Печорского бассейна
 Экозона *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis*
 Подзона Rdm-1

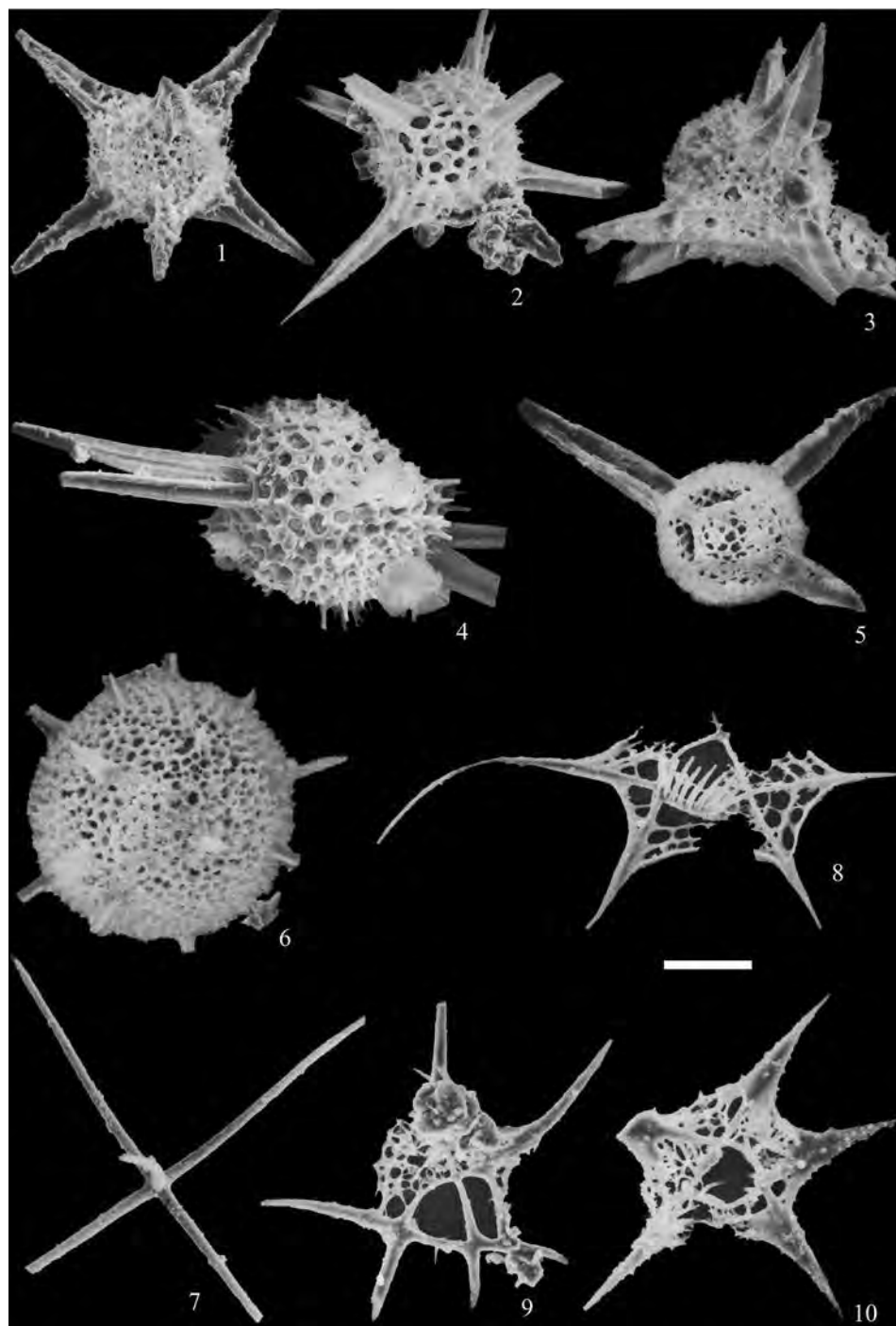


Таблица 22. Радиоларии среднего франа Тимано-Печорского бассейна
 Экозона *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis*
 Подзона Rdm-3

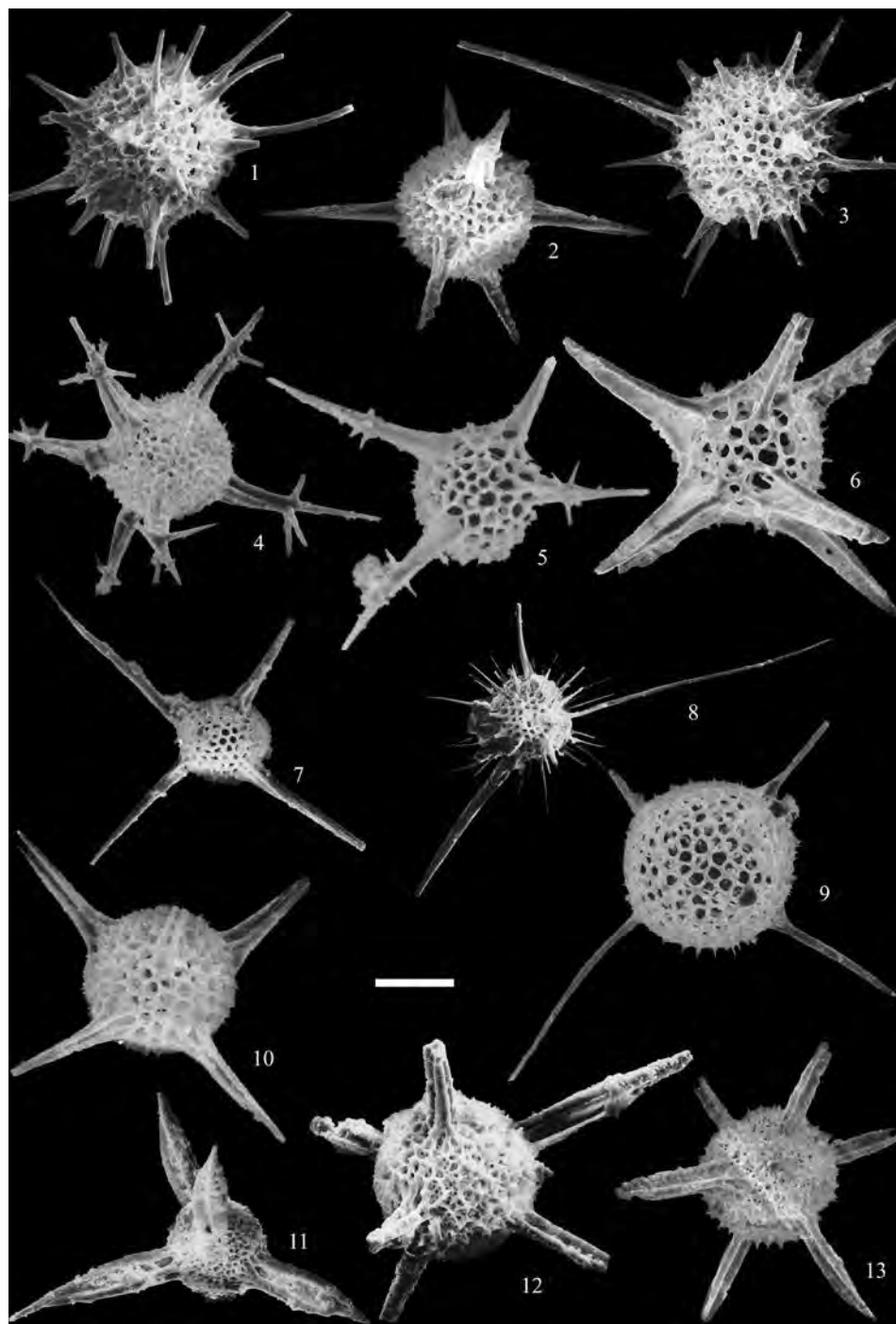


Таблица 23. Радиоларии среднего франа Тимано-Печорского бассейна
 Экозона *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis*
 Подзона Rdm-3

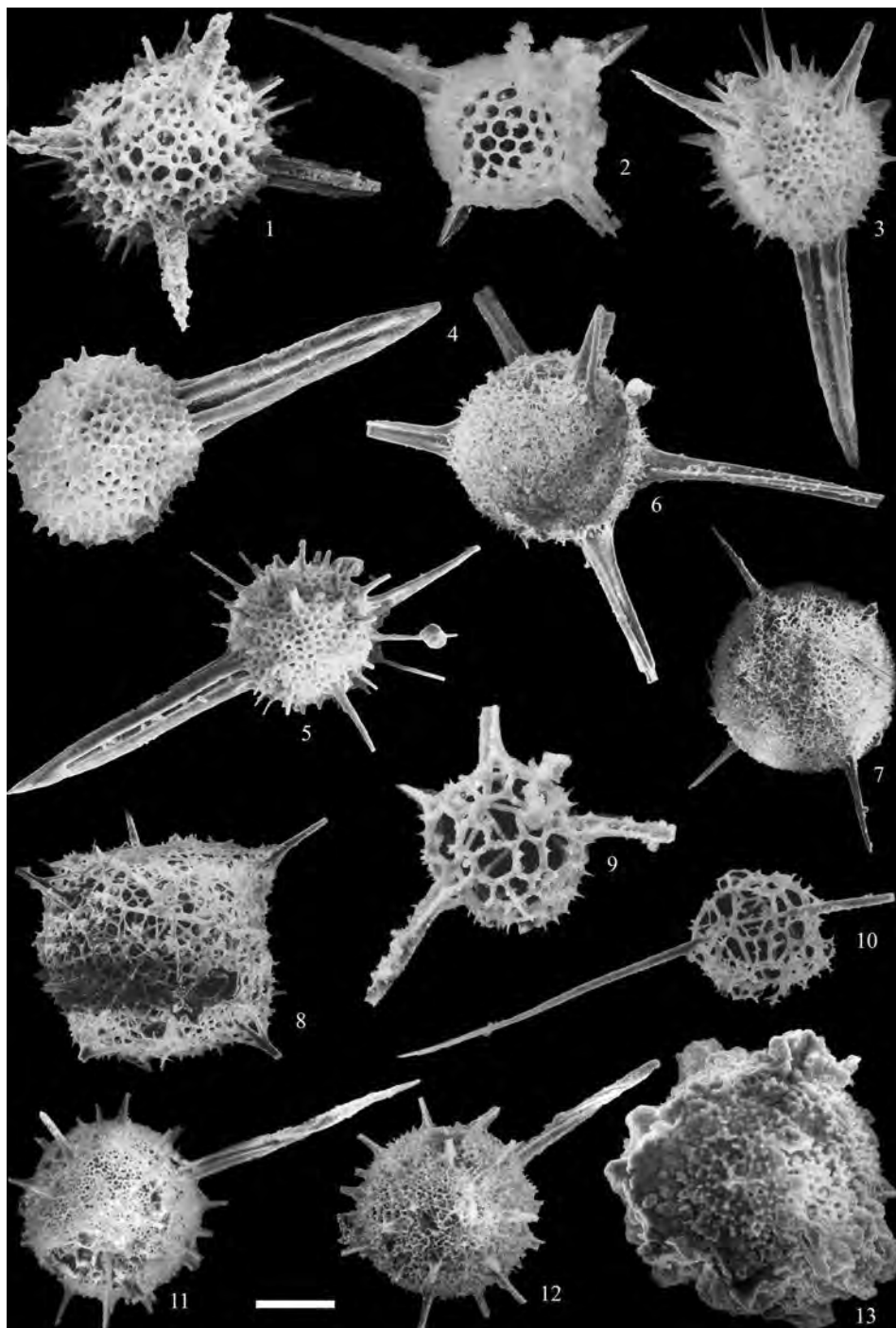


Таблица 24. Радиоларии среднего франа Тимано-Печорского бассейна
 Экзона *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis*
 Подзона Rdm-3

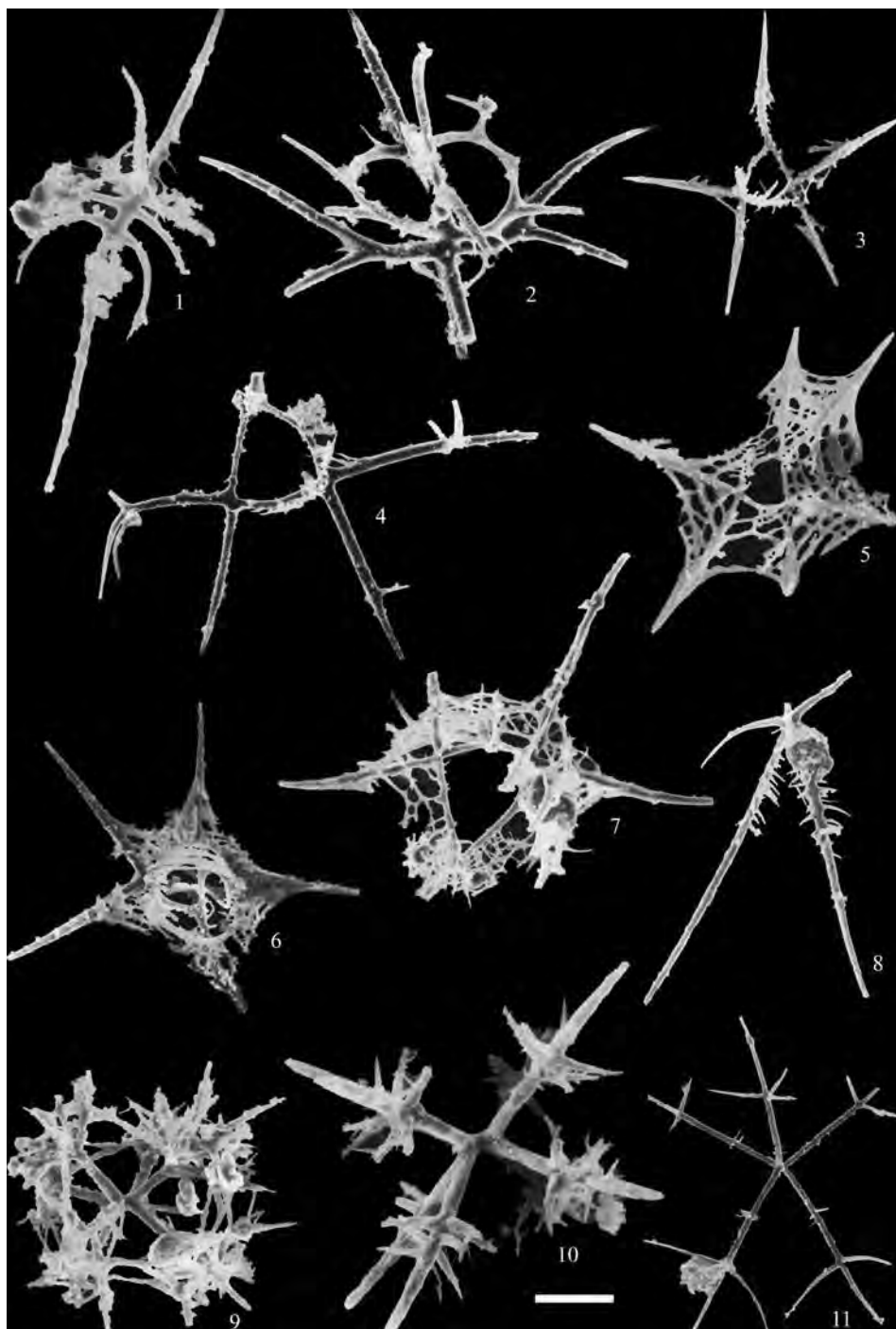


Таблица 25. Радиоларии среднего франа Тимано-Печорского бассейна
 Экозона *Moskovistella allbororum* — *Ceratoikiscum ukhtensis*
 Подзона Rdm-3

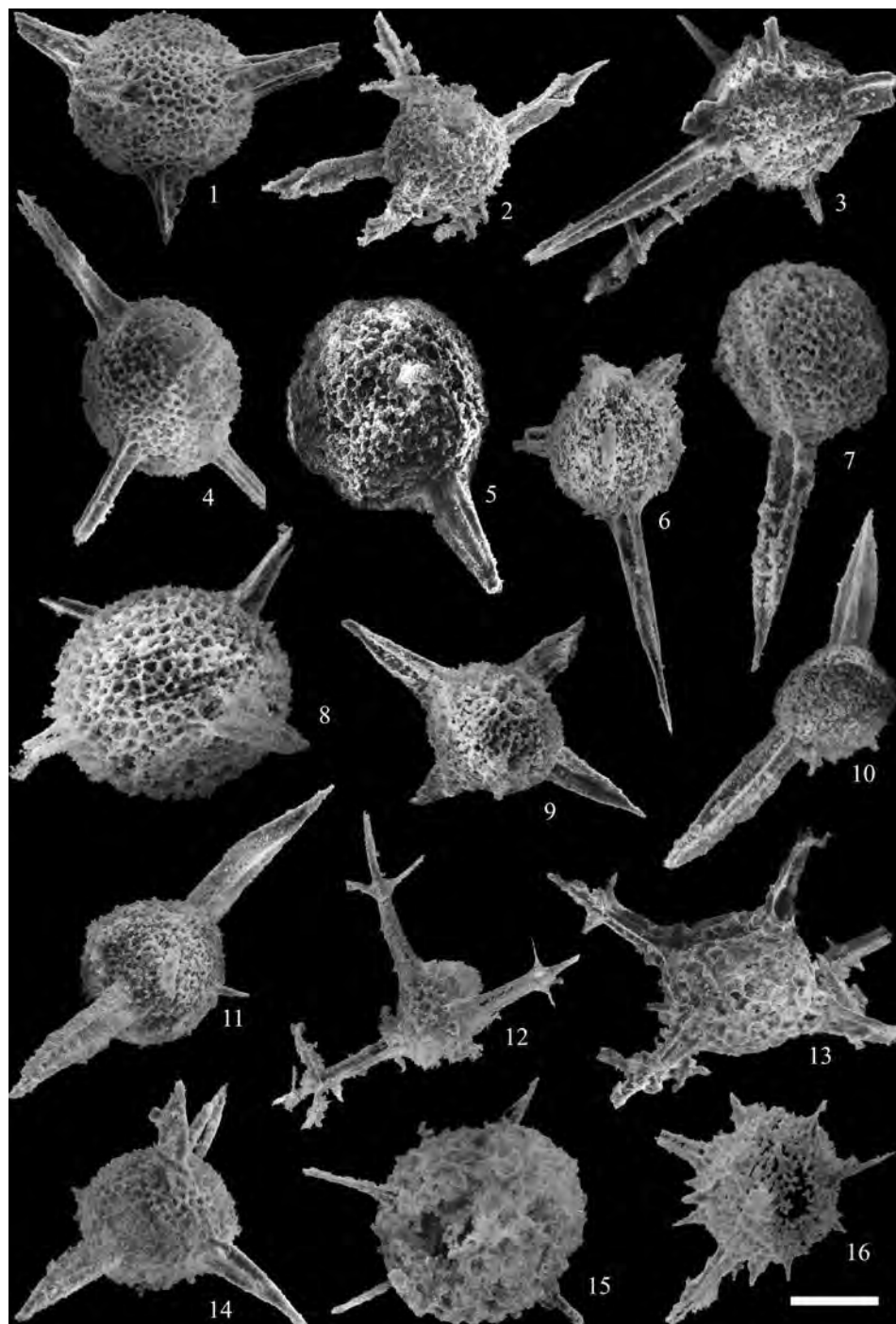


Таблица 26. Радиоларии среднего франа Рудного Алтая
Экозона *Astroentactinia tikhomirovi* — *Nazarovites mikhailovae*

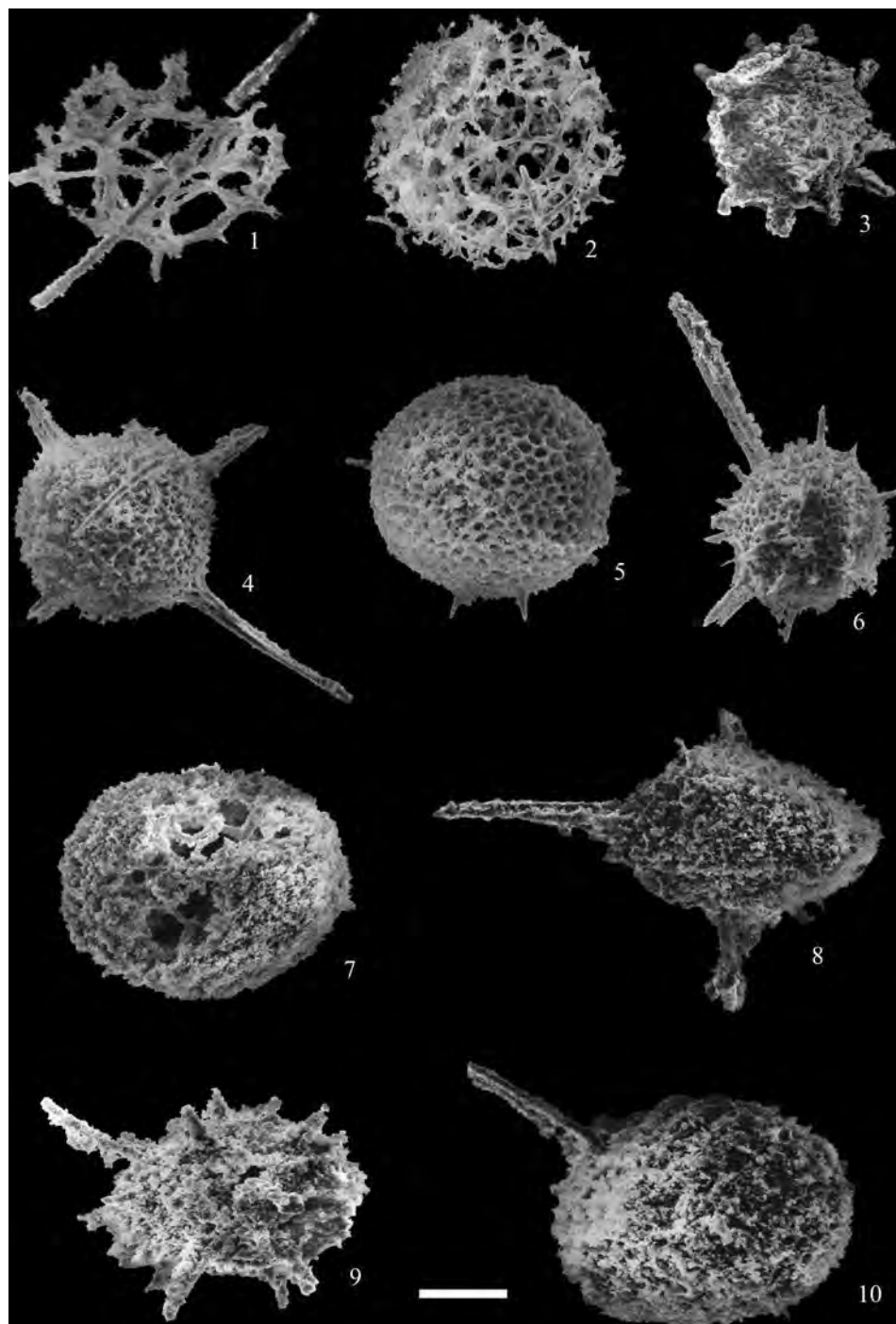


Таблица 27. Радиоларии среднего франа Рудного Алтая
 Экозона *Astroentactinia tikhomirovi* — *Nazarovites mikhailovae*

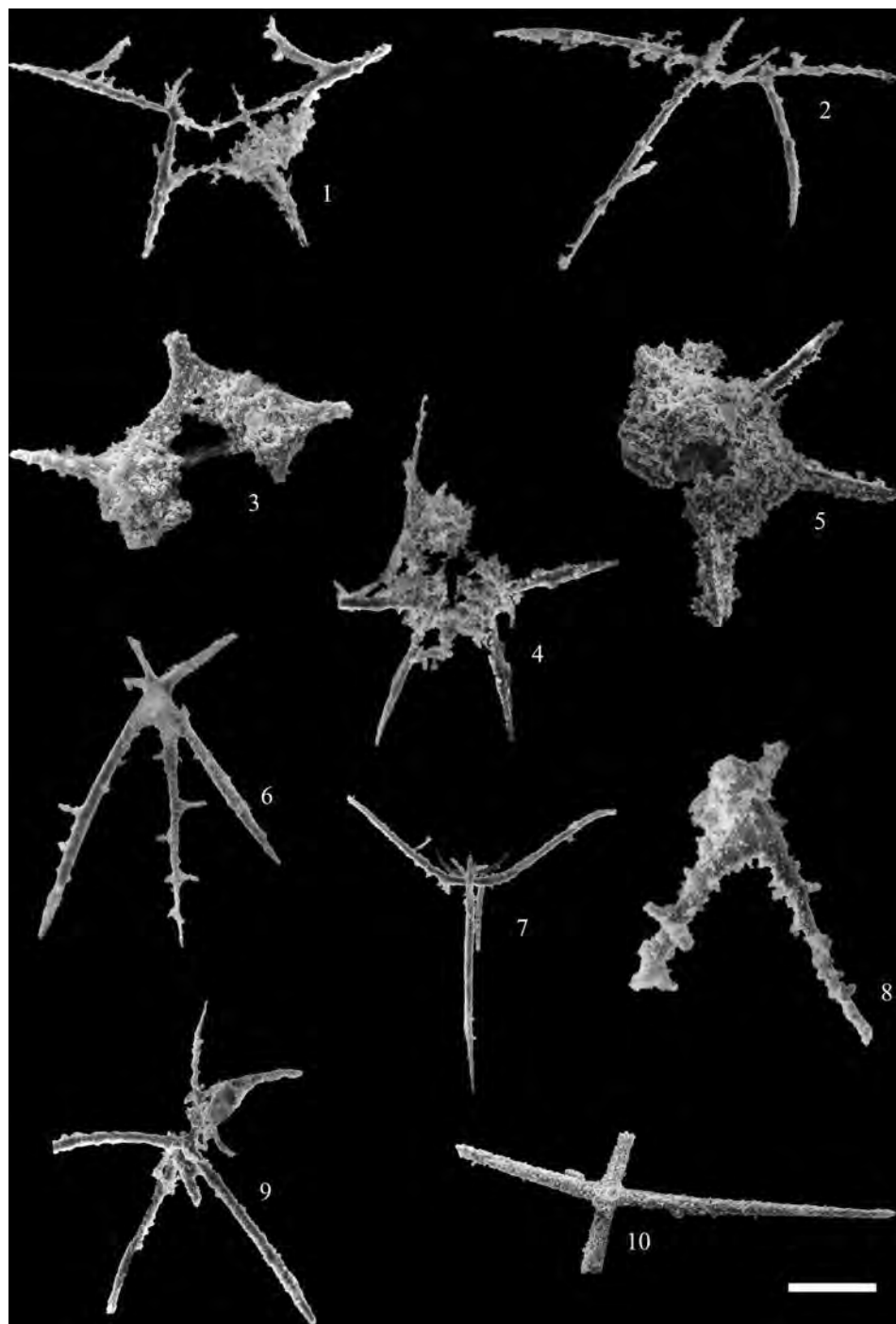


Таблица 28. Радиоларии среднего франа Рудного Алтая
Экозона *Astroentactinia tikhomirovi* — *Nazarovites mikhailovae*

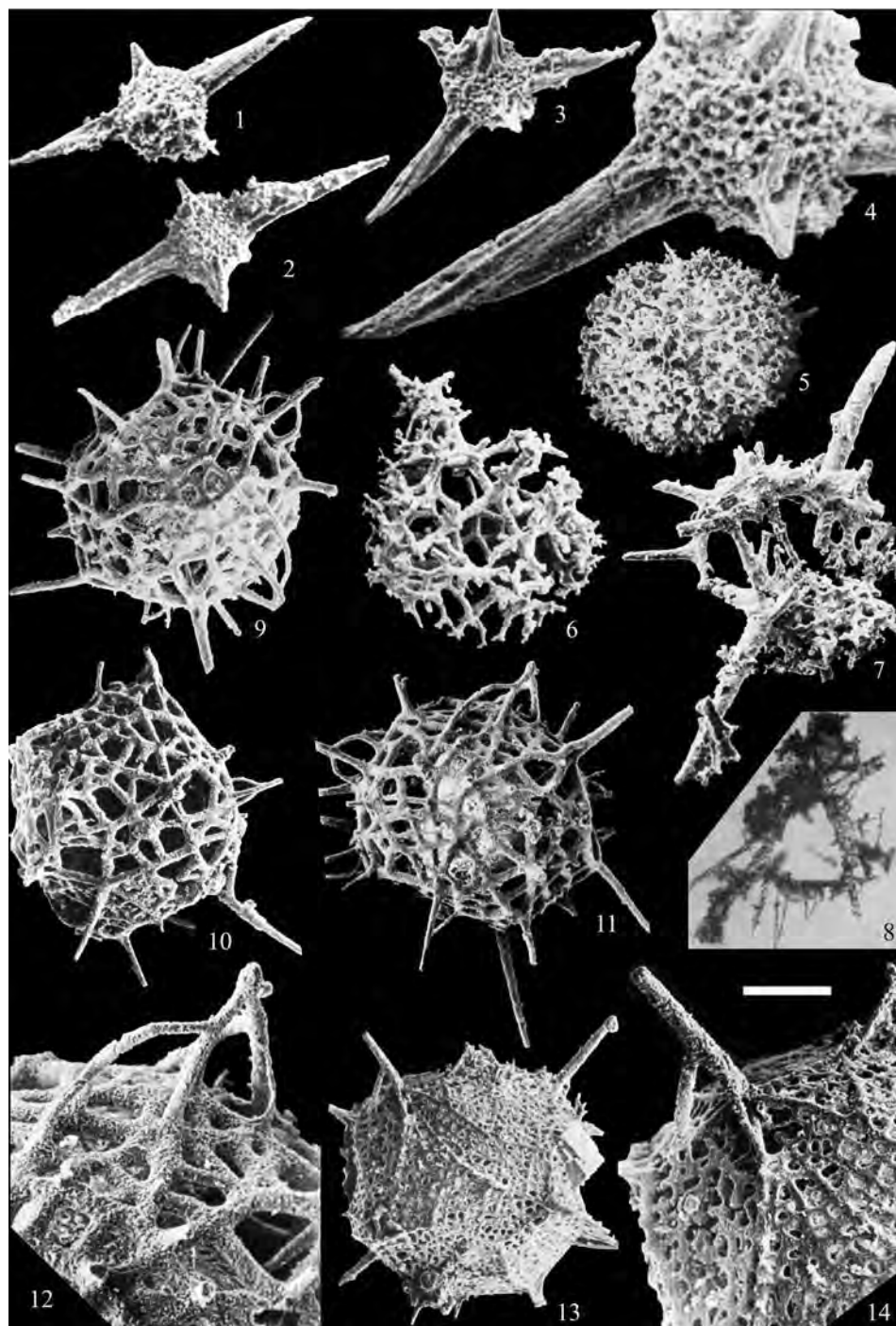


Таблица 29. Радиоларии среднего–позднего франа Западных Мугоджар
Экозона *Polyentactinia circumretia* — *Bientactinosphaera egindyensis*

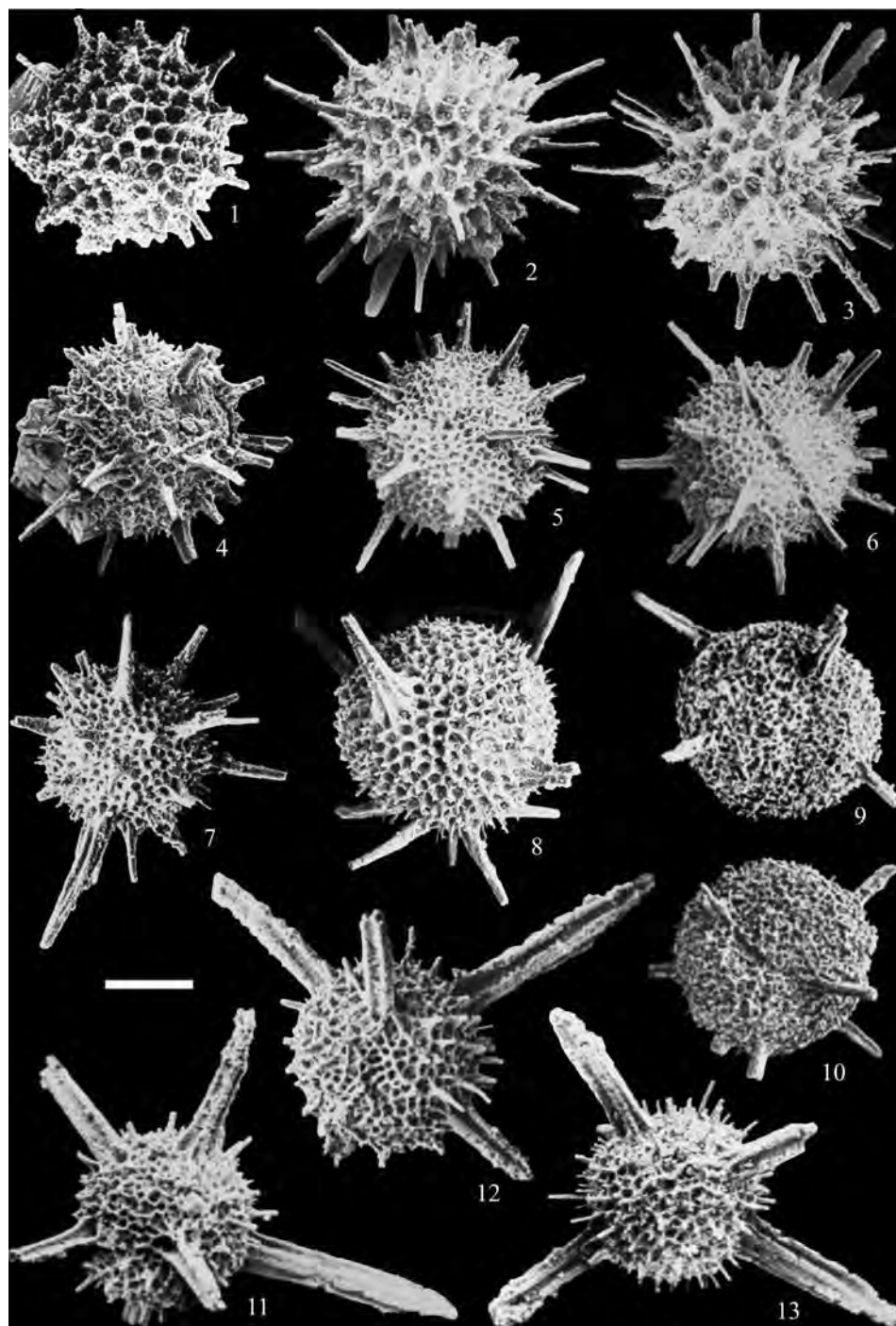


Таблица 30. Радиоларии среднего–позднего франа Западных Мугоджар
Экозона *Polyentactinia circumretia* — *Bientactinosphaera egindyensis*

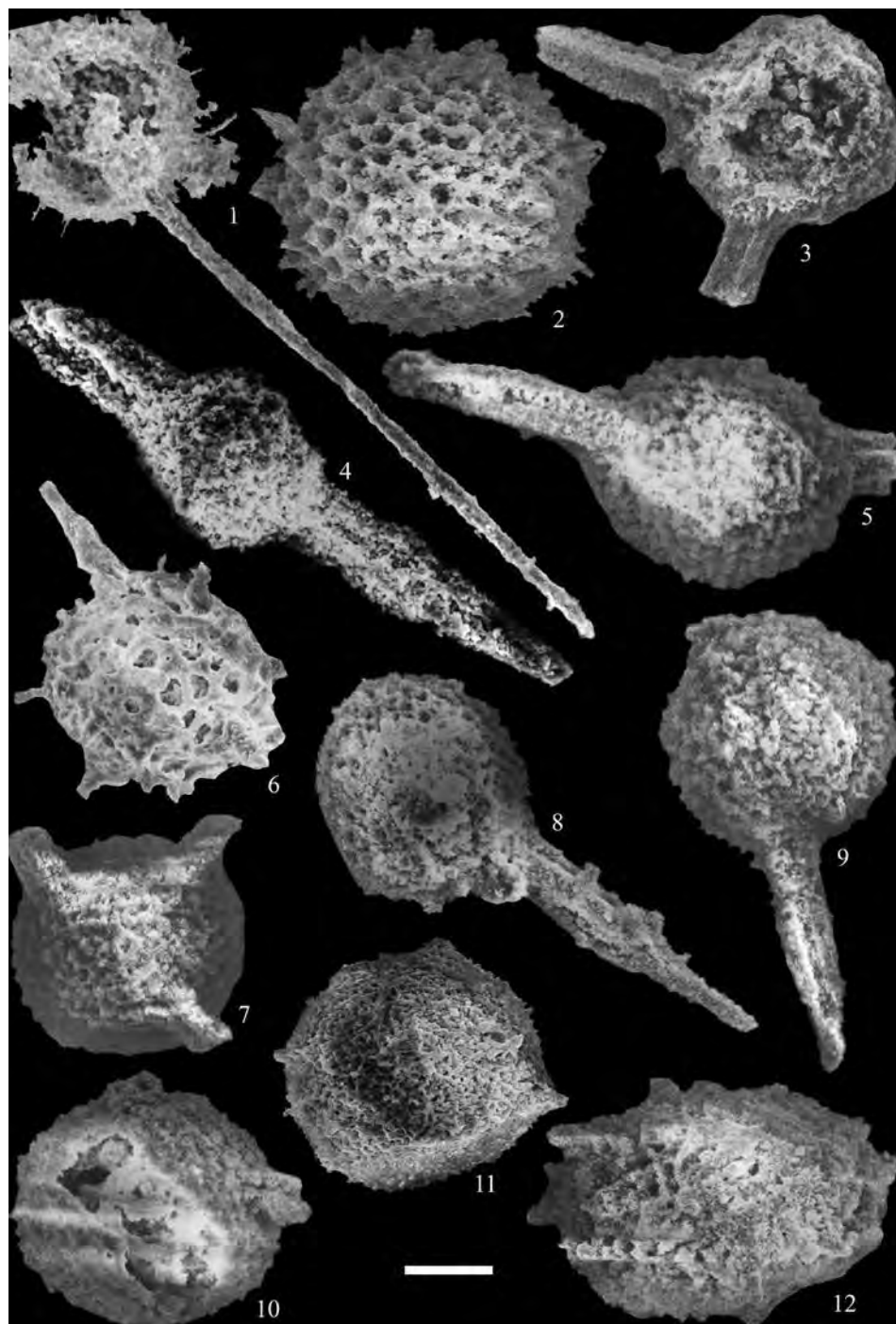


Таблица 31. Радиоларии среднего–позднего франа Рудного Алтая
 Экозона *Radiobisphaera rozanovi* — *Primaritripus patella*

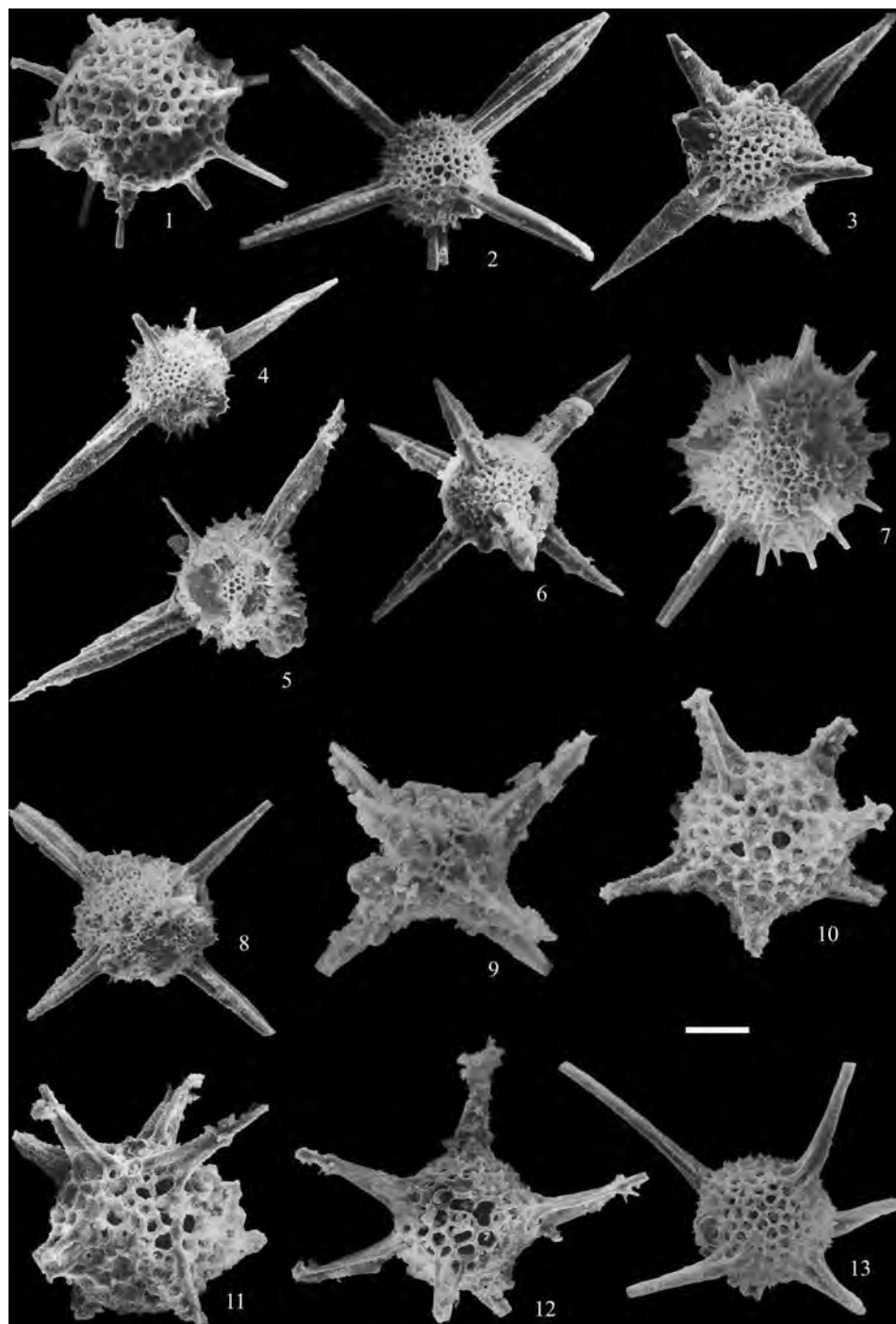


Таблица 32. Радиоларии позднего франа Тимано-Печорского бассейна
Экозона *Bientactinosphaera pittmani* — *Russirad kazintsovae*

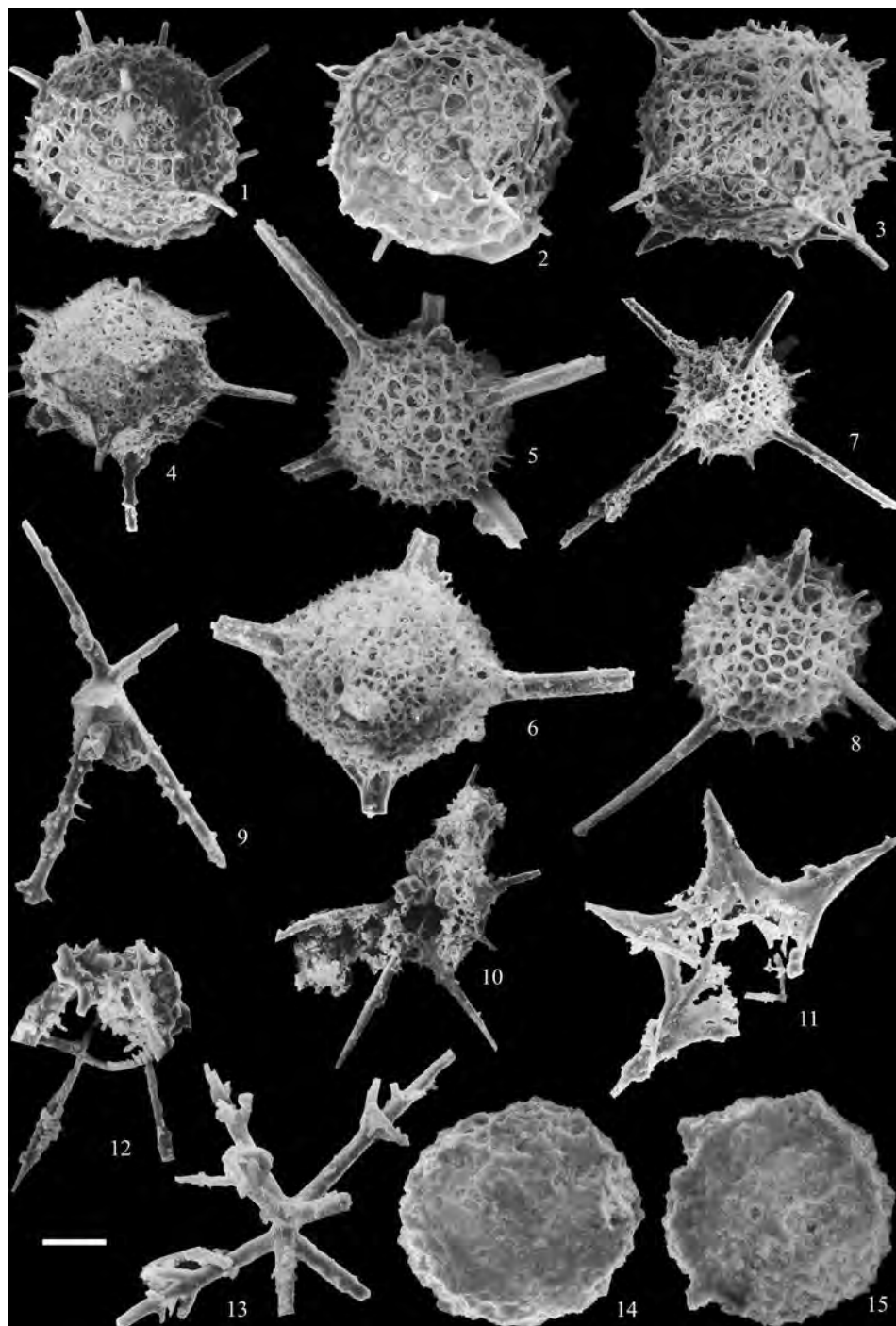


Таблица 33. Радиоларии позднего франа Тимано-Печорского бассейна
Экозона *Bientactinosphaera pittmani* — *Russirad kazintsovae*

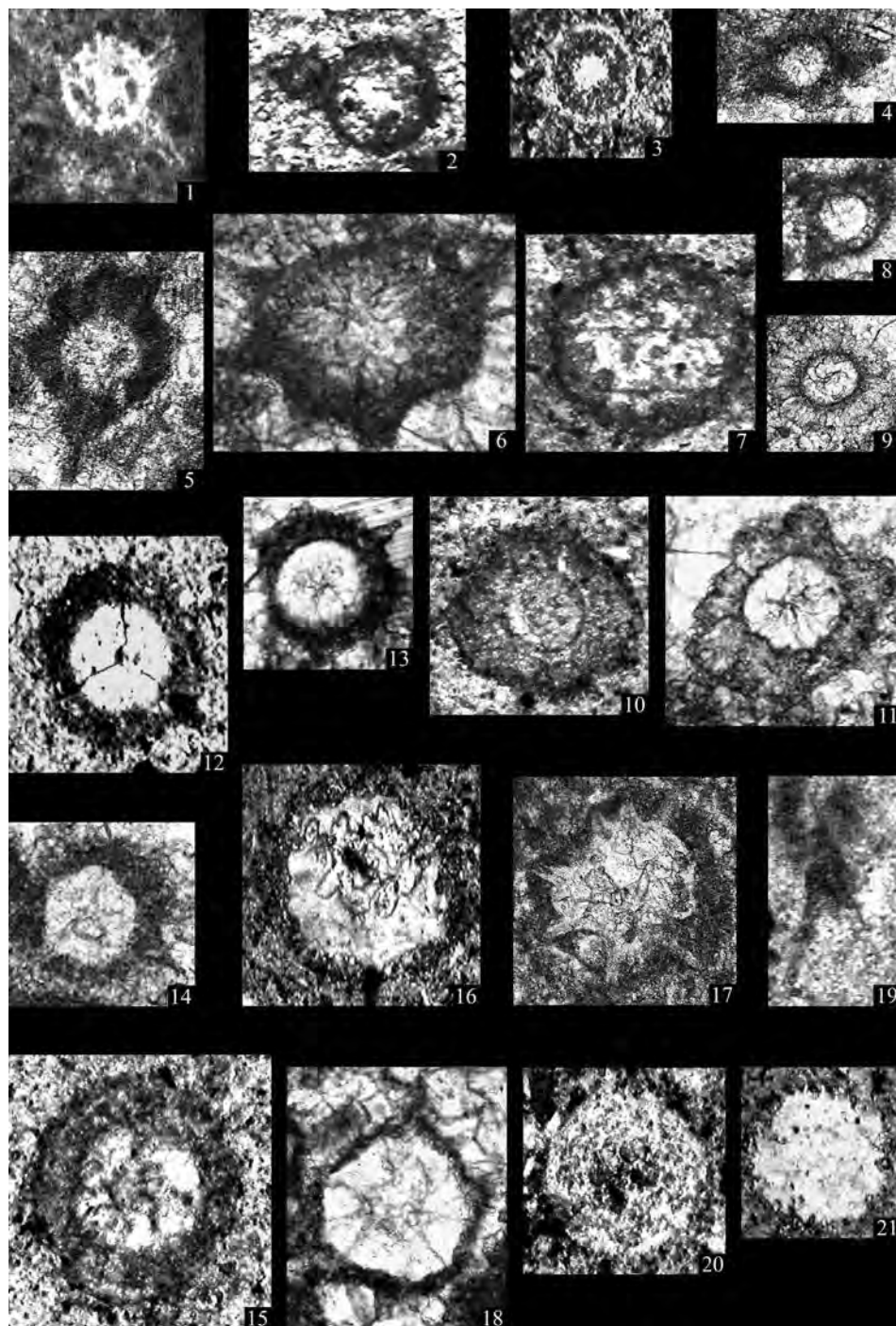


Таблица 34. Радиоларии позднего франа Среднего Урала
Экозона *Bientactinosphaera pittmani* — *Archocyrtium riedeli*

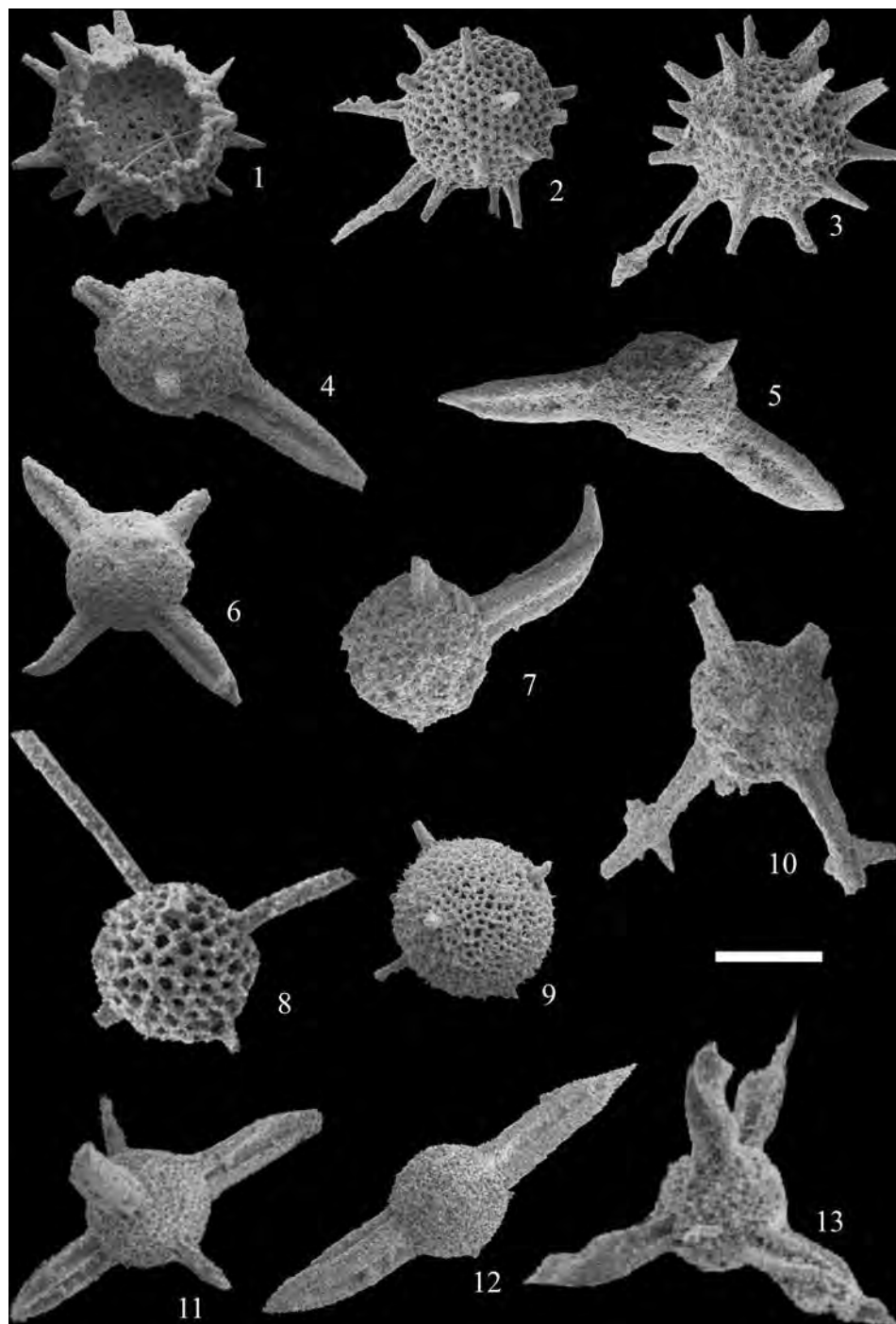


Таблица 35. Радиоларии позднего франа Рудного Алтая
Экозона *Cancellientactinia acifera*

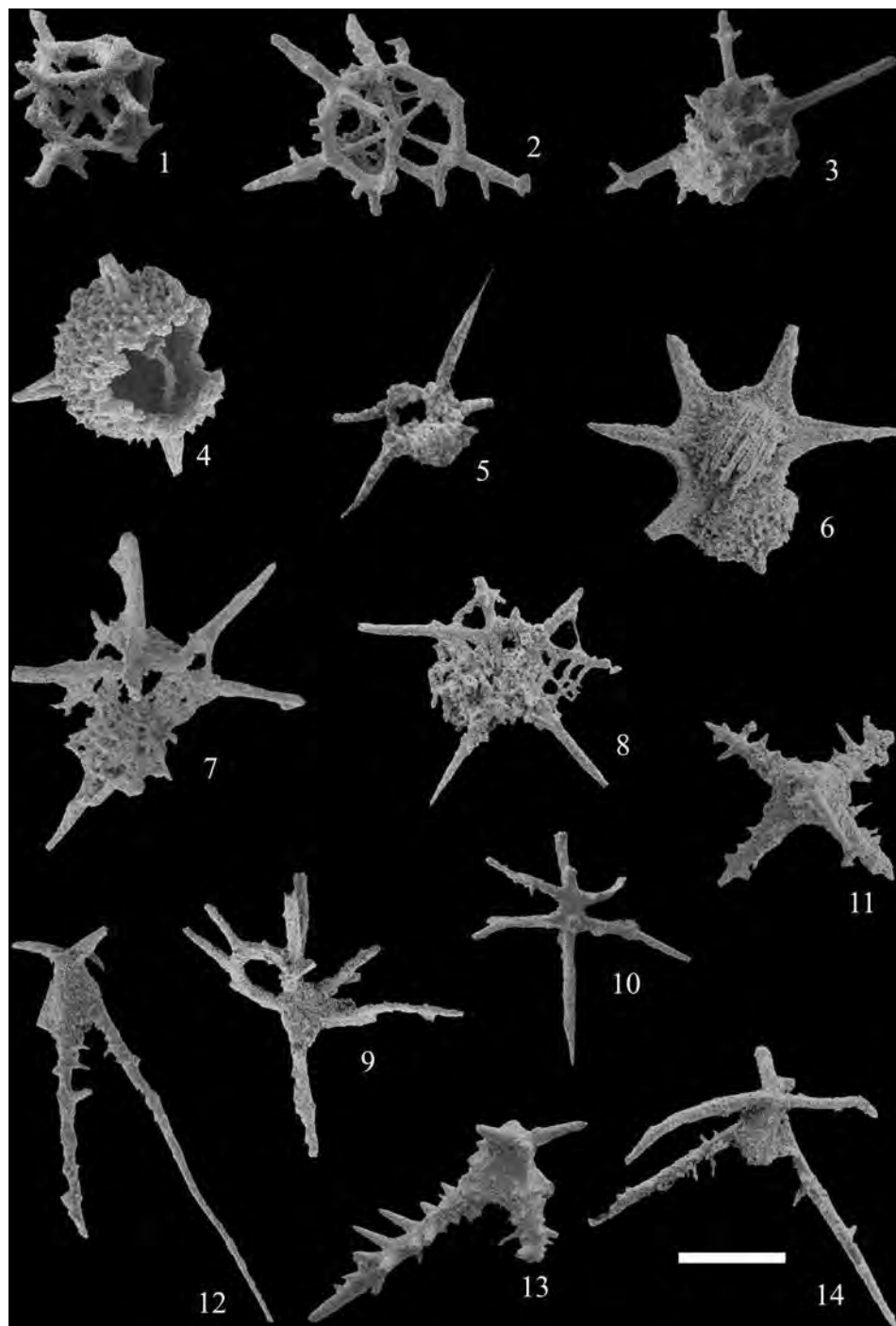


Таблица 36. Радиоларии позднего франа Рудного Алтая
Экозона *Cancellientactinia acifera*

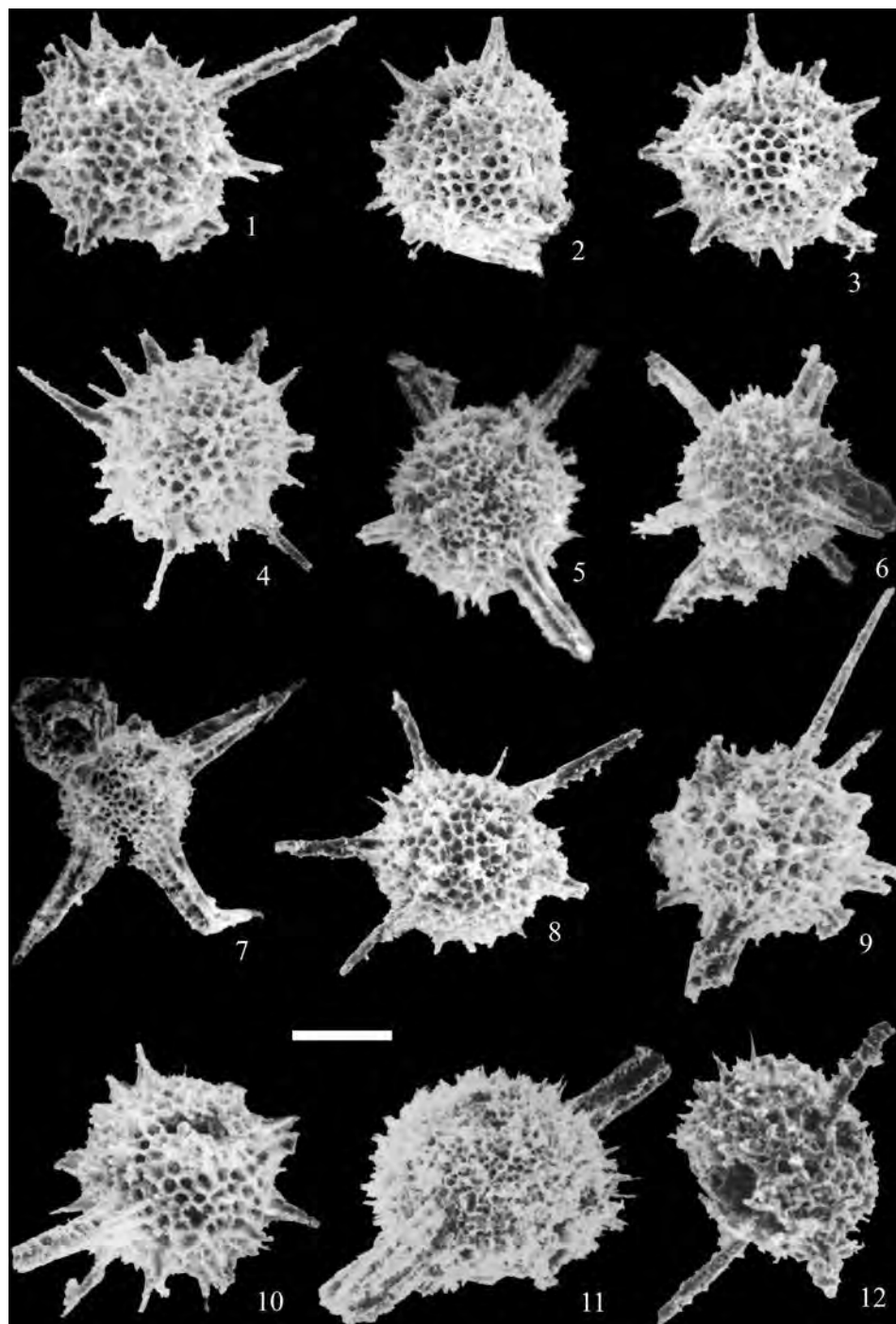


Таблица 37. Радиоларии позднего франа Польши
 Экозона *Bientactinosphaera echinata* — *Astroentactinia paronae*

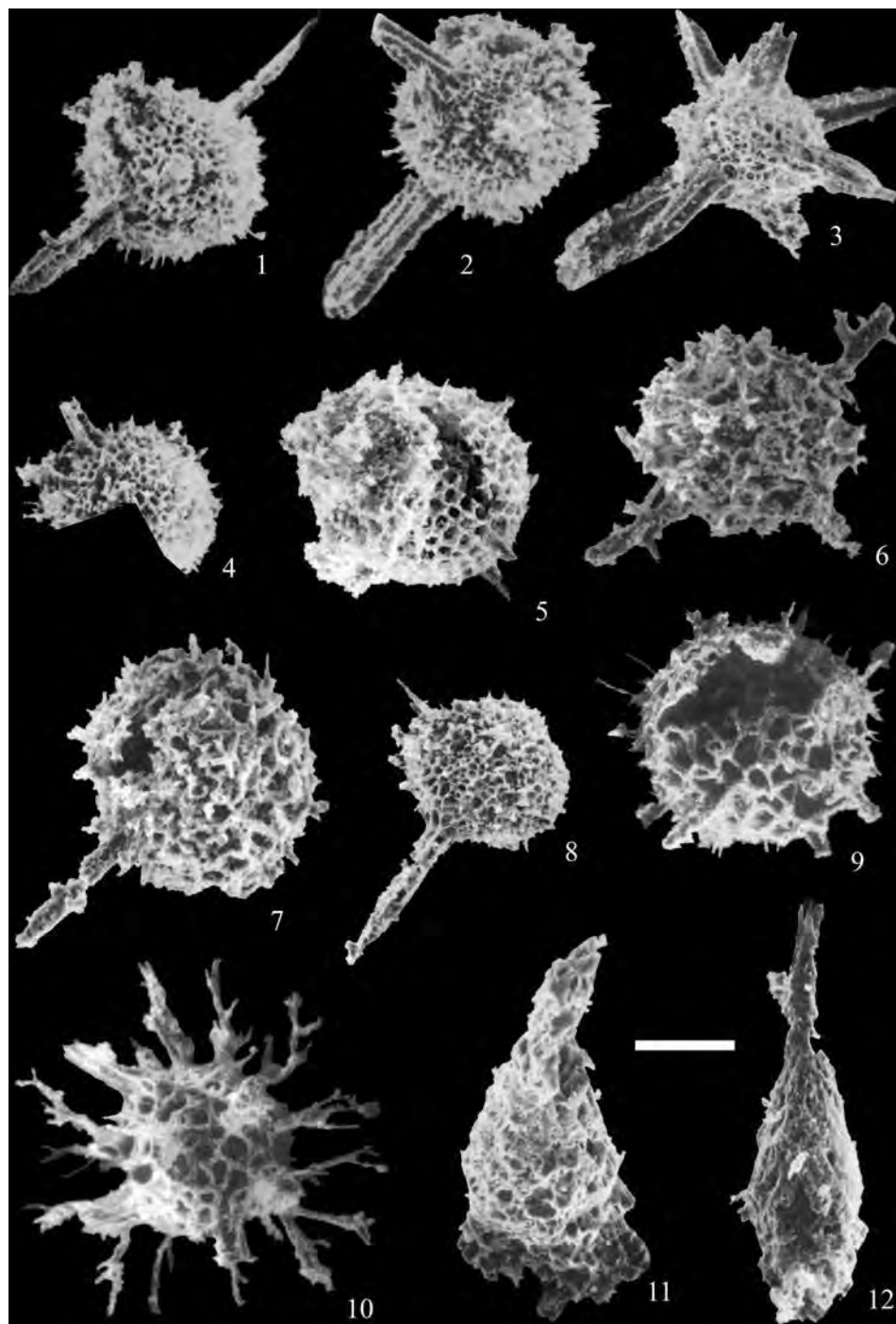


Таблица 38. Радиоларии раннего фамена Польши
Экозона *Haplentactinia flagellifera* — *Haplentactinia rhinophyusa*

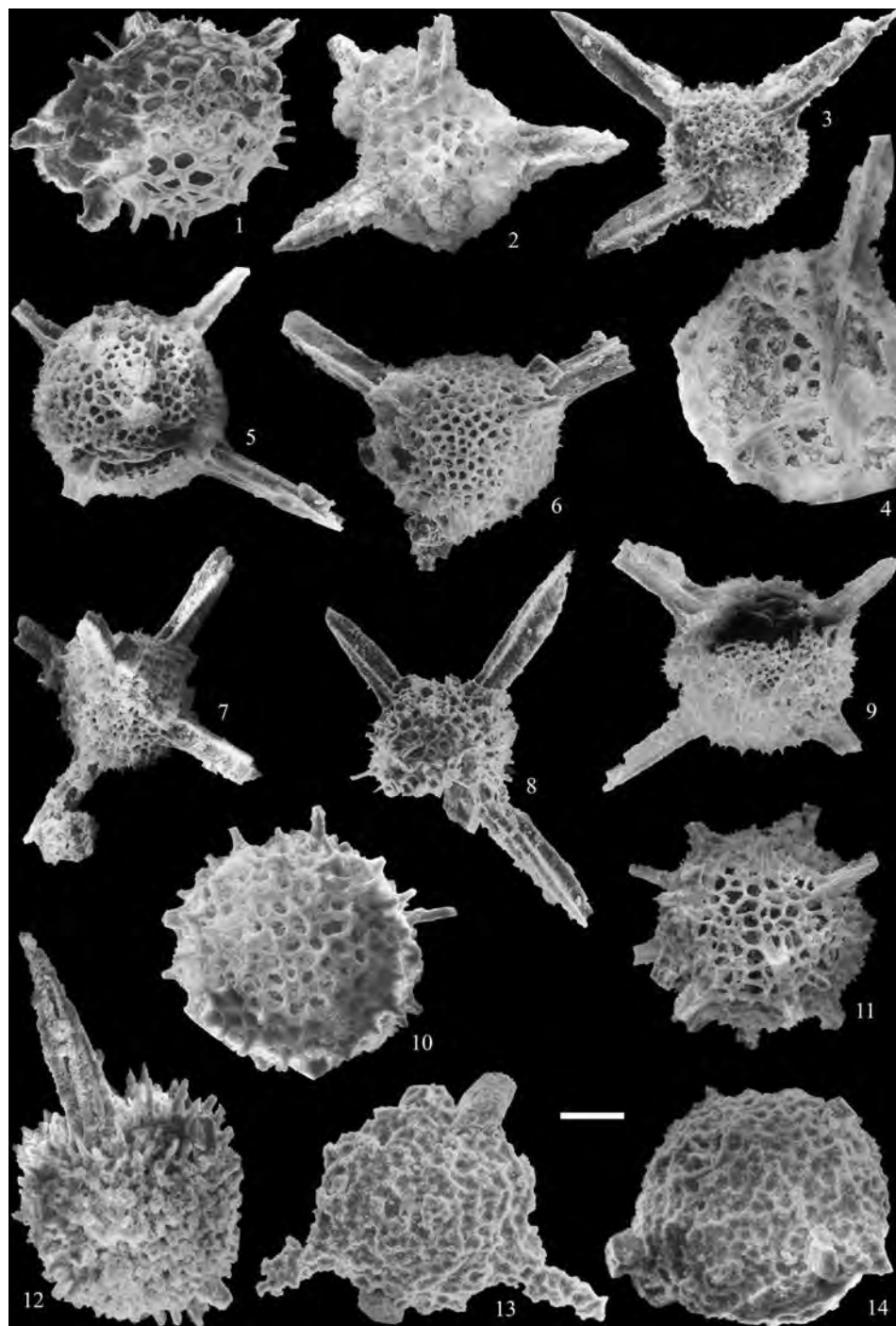


Таблица 39. Радиоларии раннего фамена Тимано-Печорского бассейна
Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Retientactinosphaera magnifica*

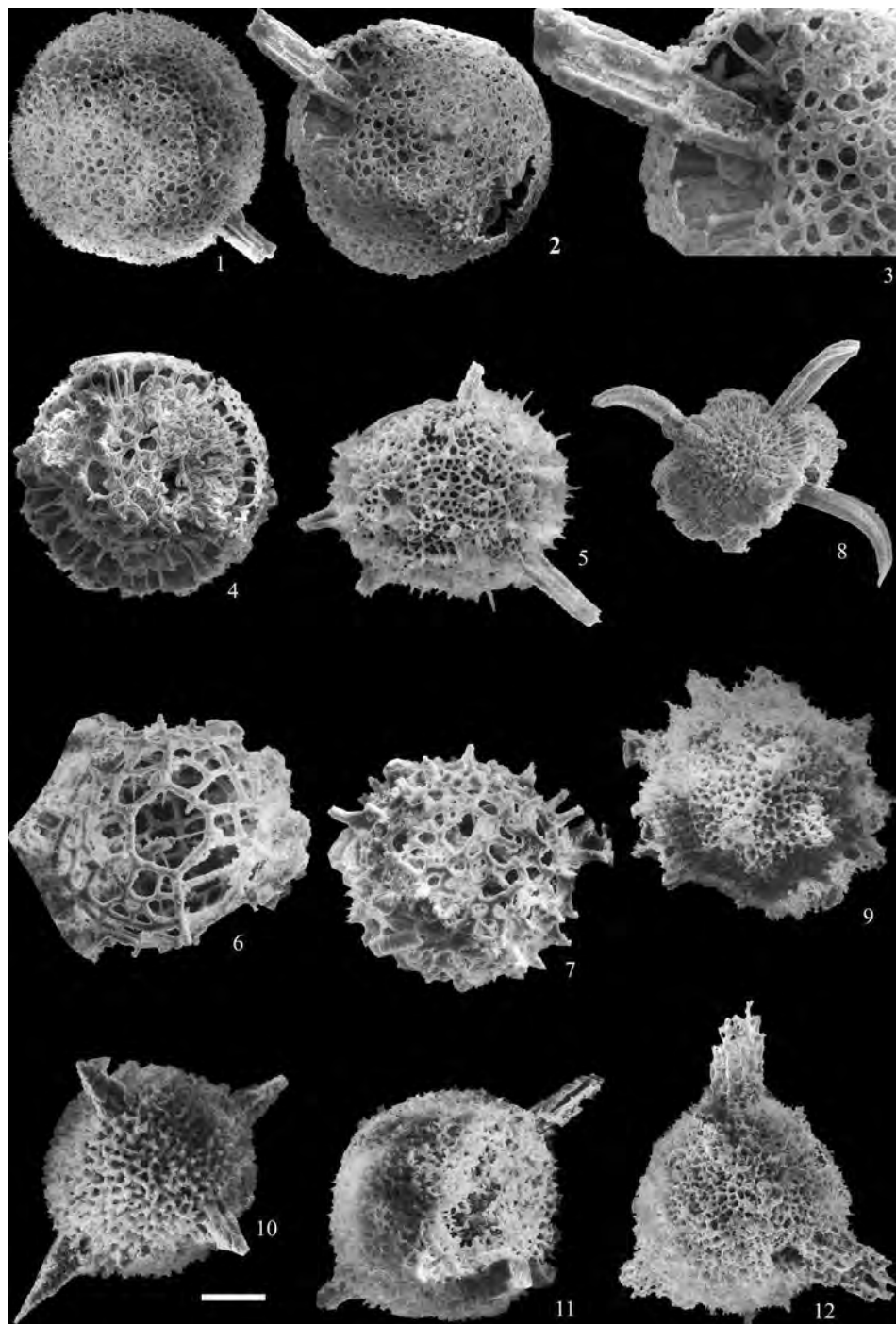


Таблица 40. Радиоларии раннего фамена Тимано-Печорского бассейна
Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Retientactinosphaera magnifica*

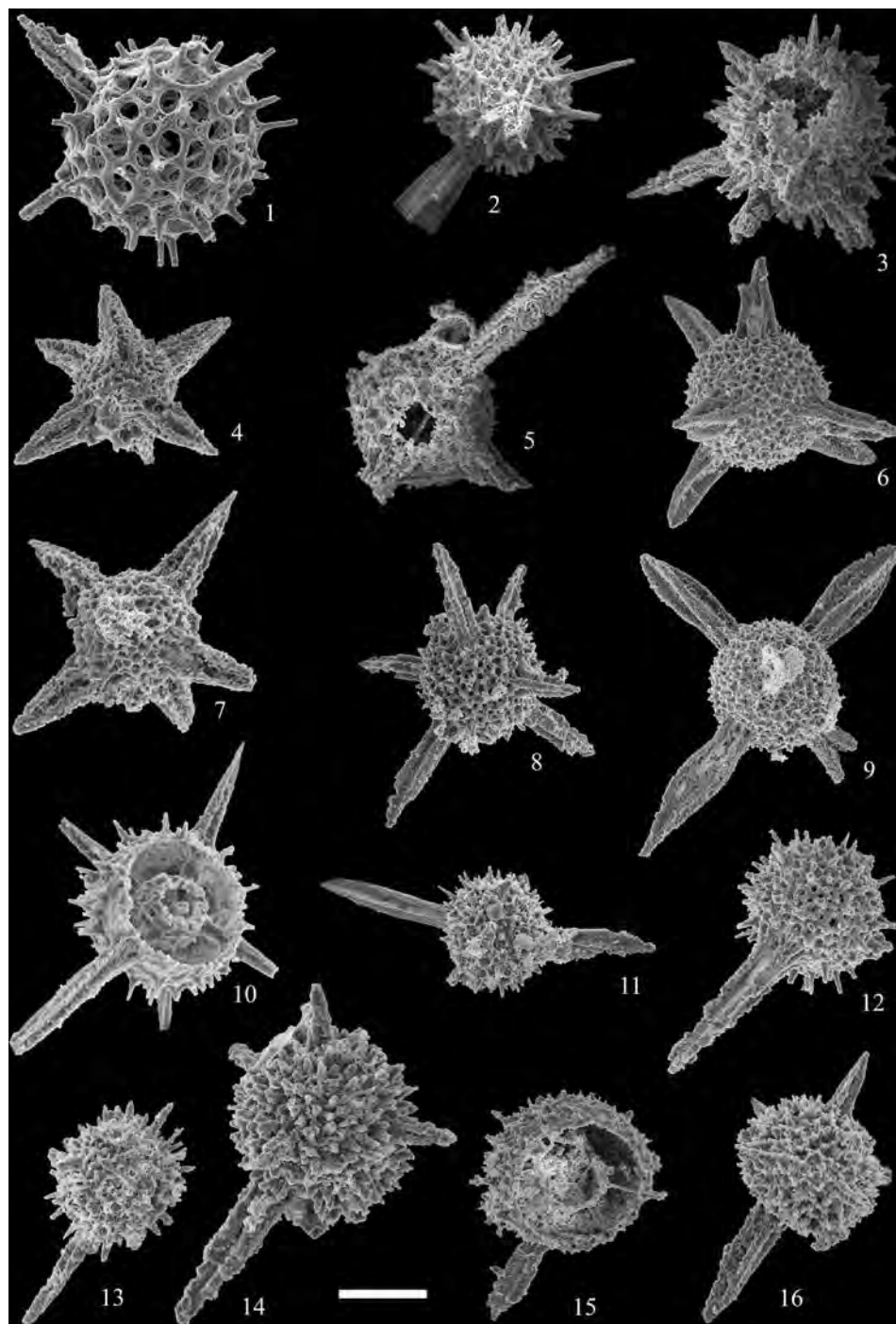


Таблица 41. Радиоларии раннего фамена Полярного Урала
Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*

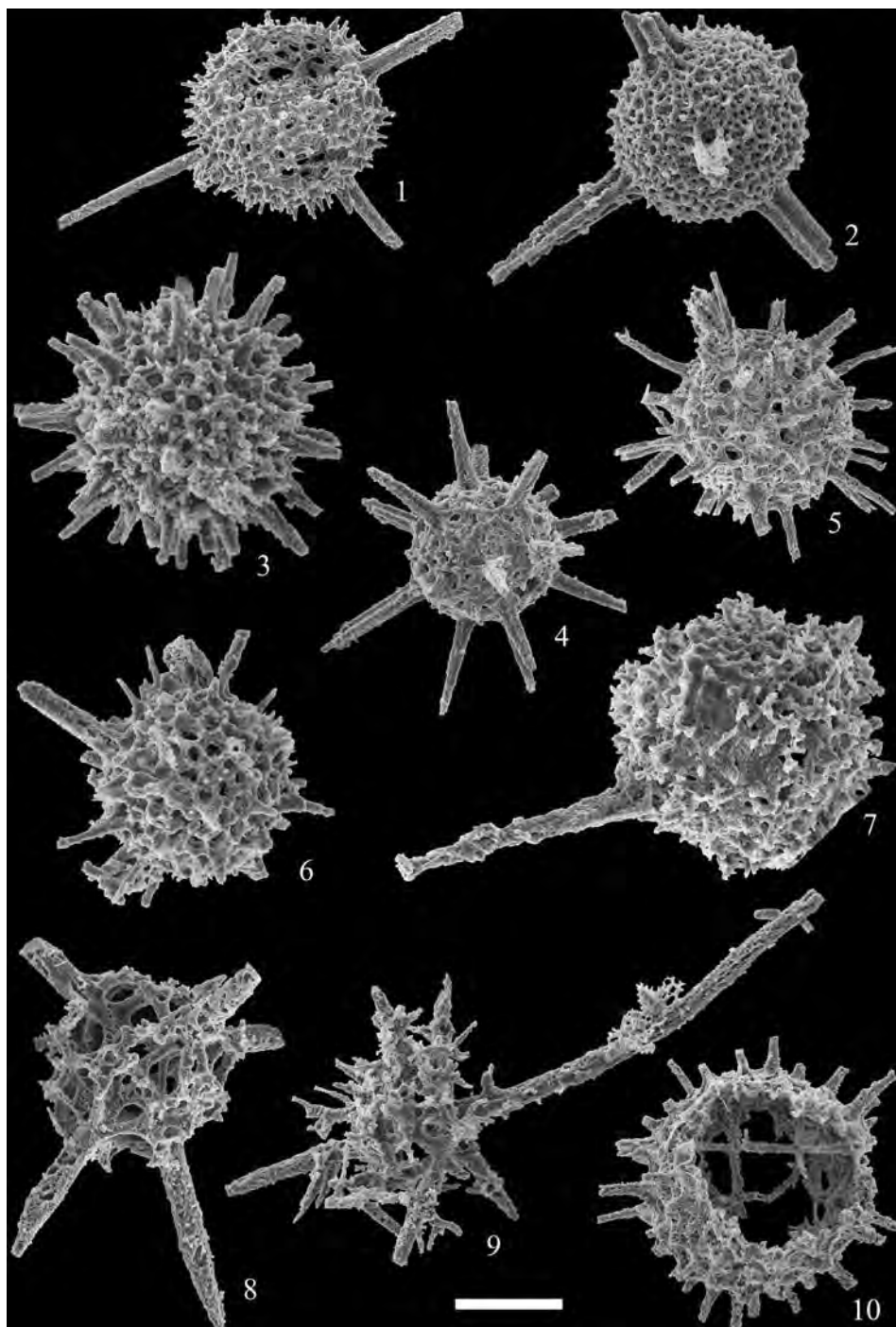


Таблица 42. Радиоларии раннего фамена Полярного Урала
Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*

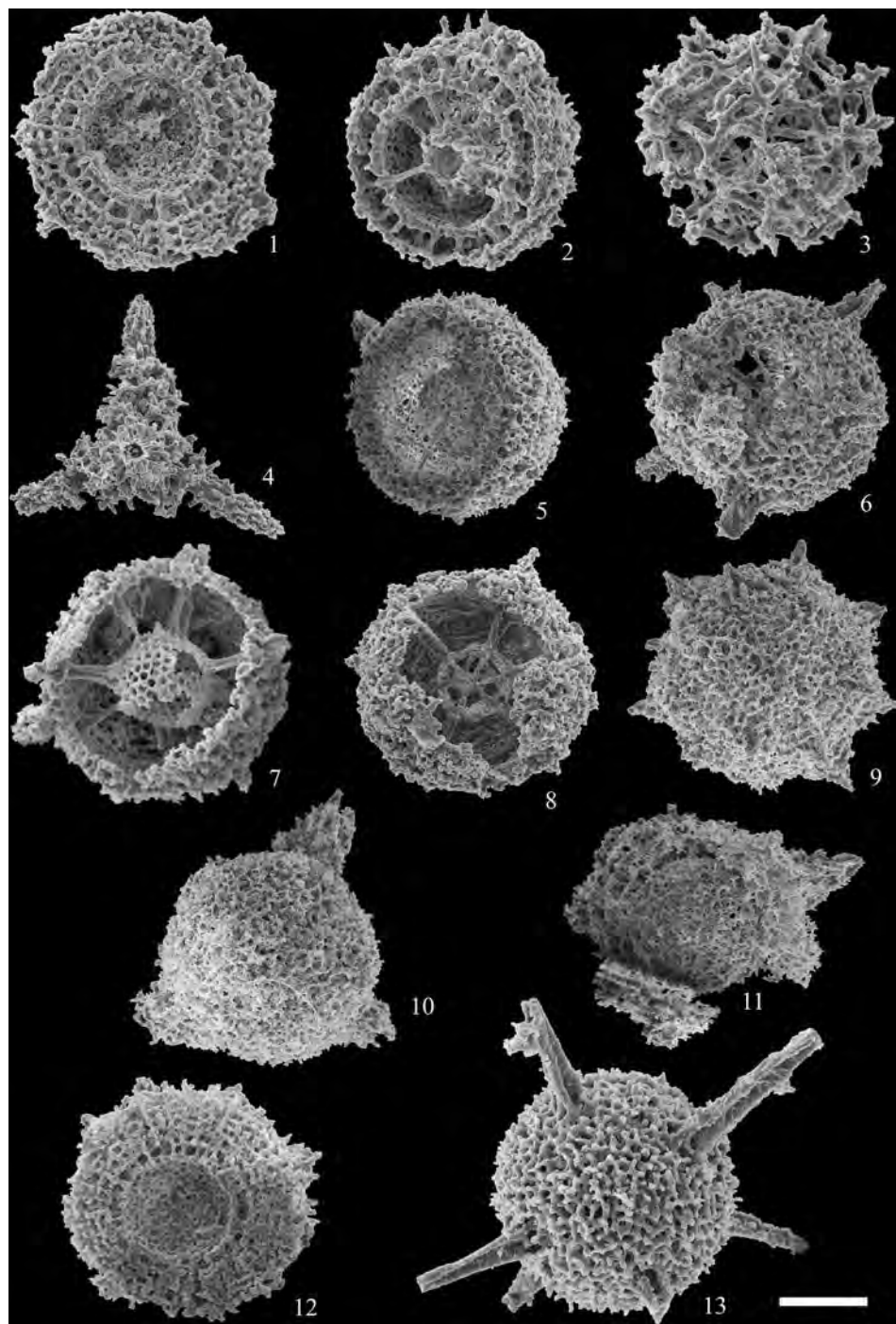


Таблица 43. Радиоларии раннего фамена Полярного Урала
Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*

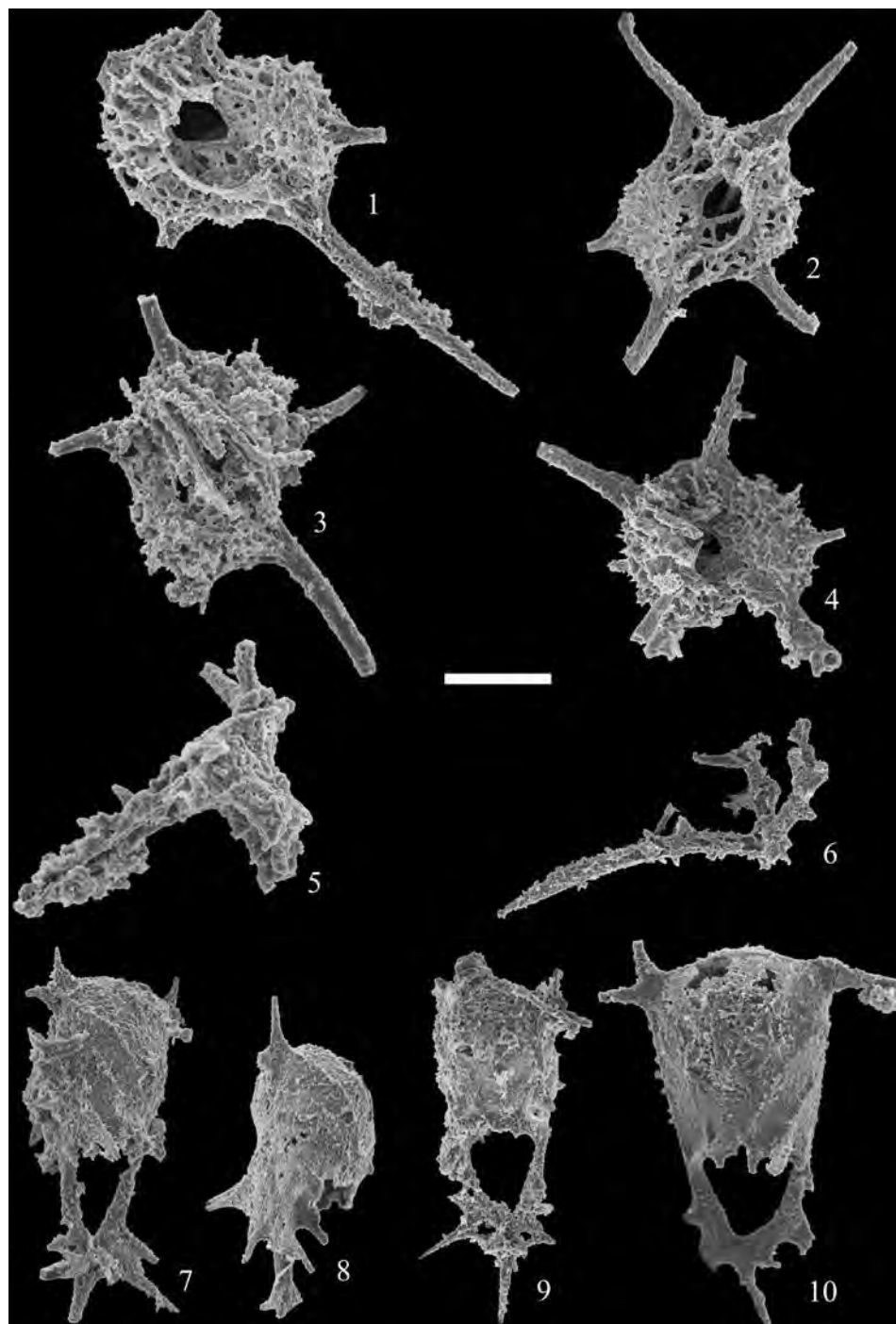


Таблица 44. Радиоларии раннего фамена Полярного Урала
Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*

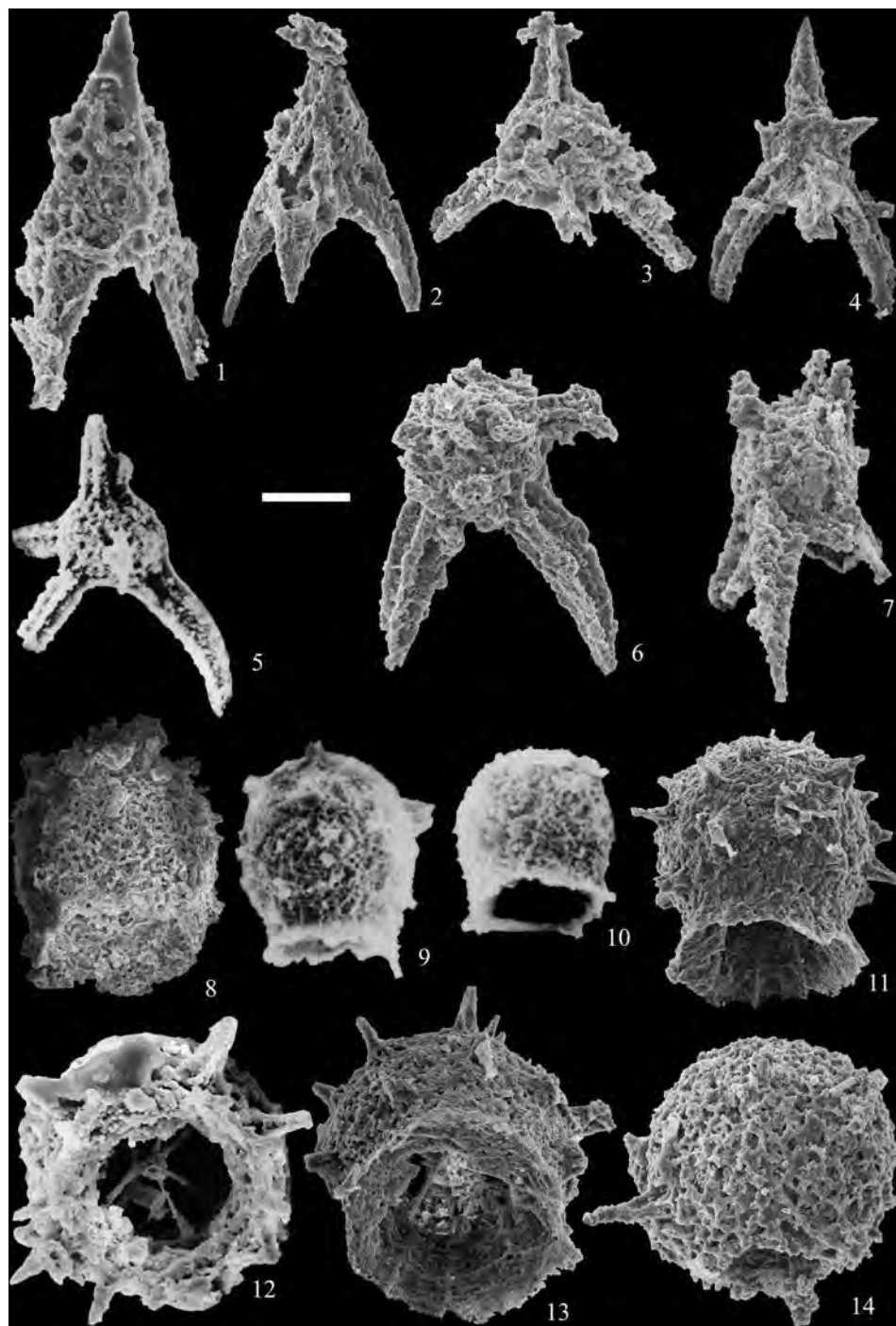


Таблица 45. Радиоларии раннего фамена Полярного Урала
Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Caspiaza spinifera*

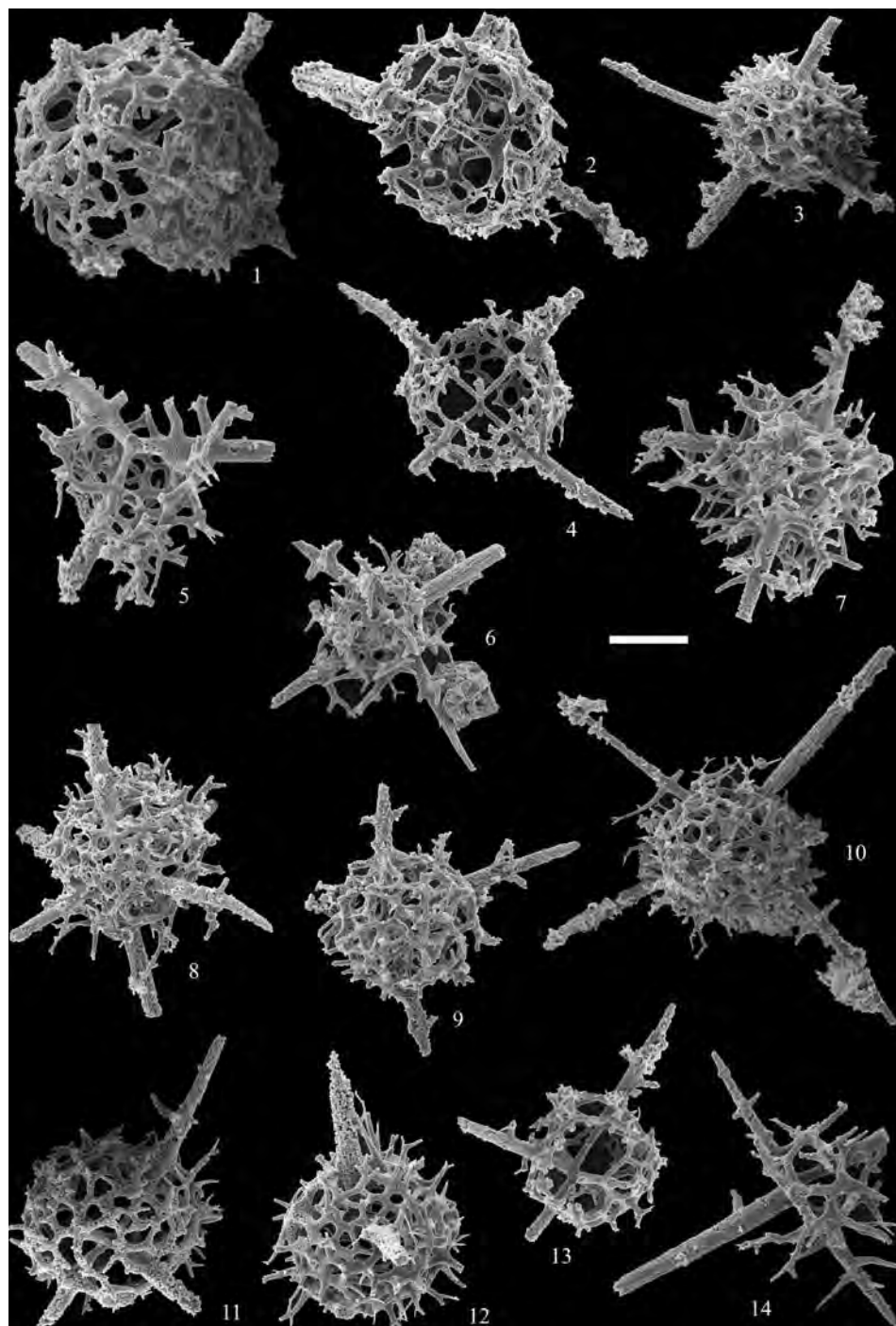


Таблица 46. Радиоларии раннего фамена Среднего Урала
Экозона *Haplentactinia alekseevi* — *Haplentactinia vilvaensis*

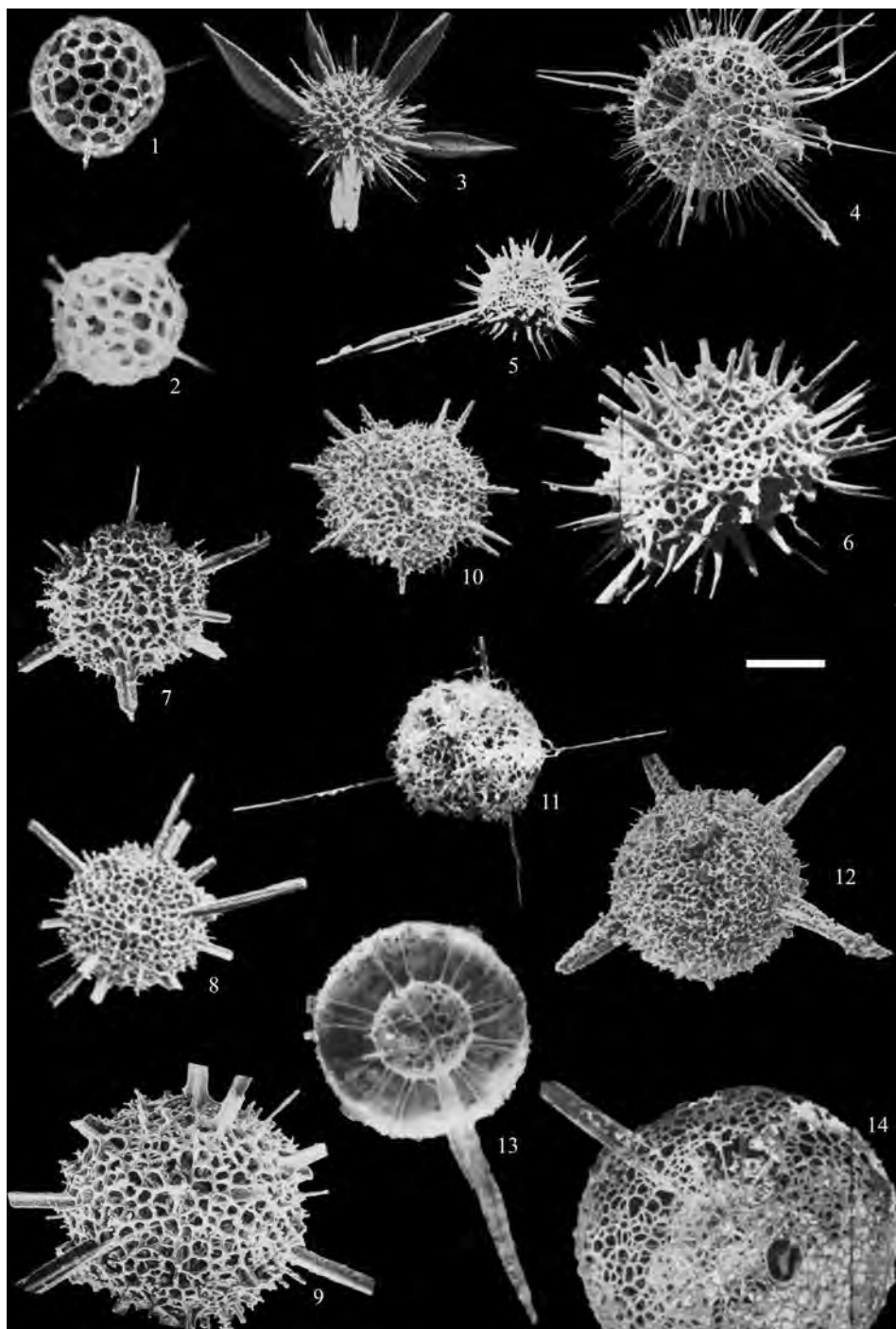


Таблица 47. Радиоларии раннего фамена Белоруссии
Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium*

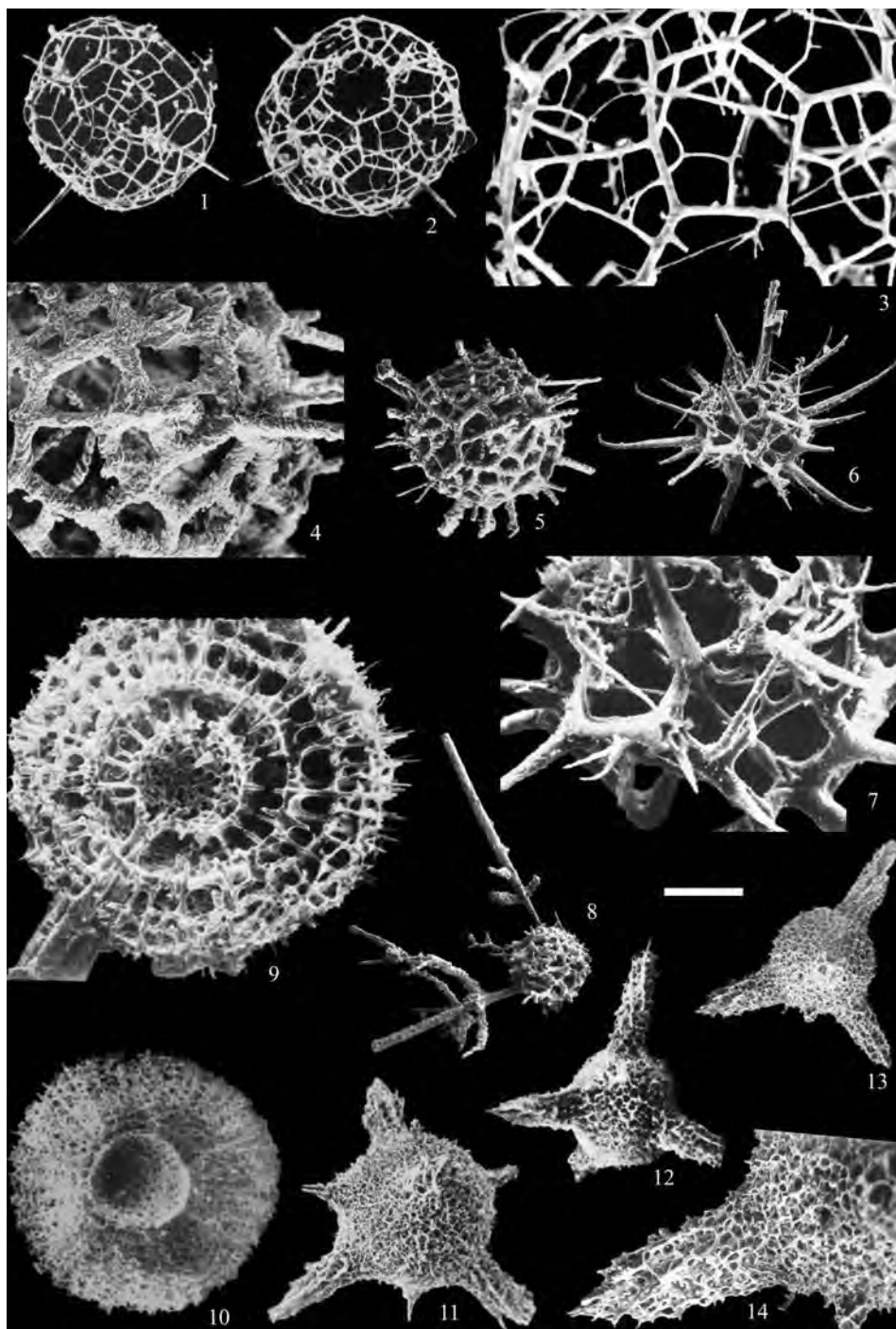


Таблица 48. Радиоларии раннего фамена Белоруссии
 Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium*

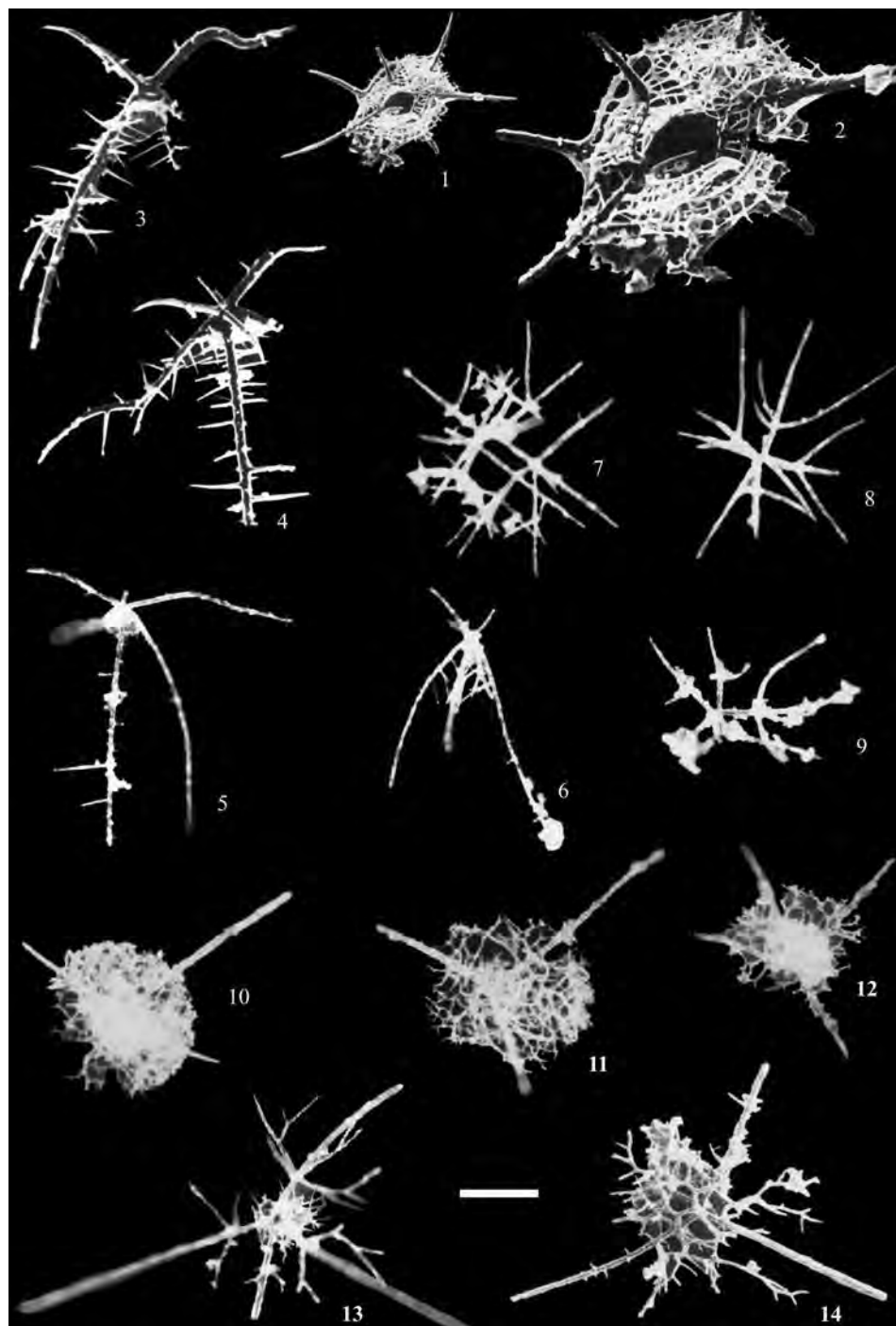


Таблица 49. Радиоларии раннего фамена Белоруссии
 Экозона *Tetrentactinia barysphaera* — *Ceratoikiscum famennium*

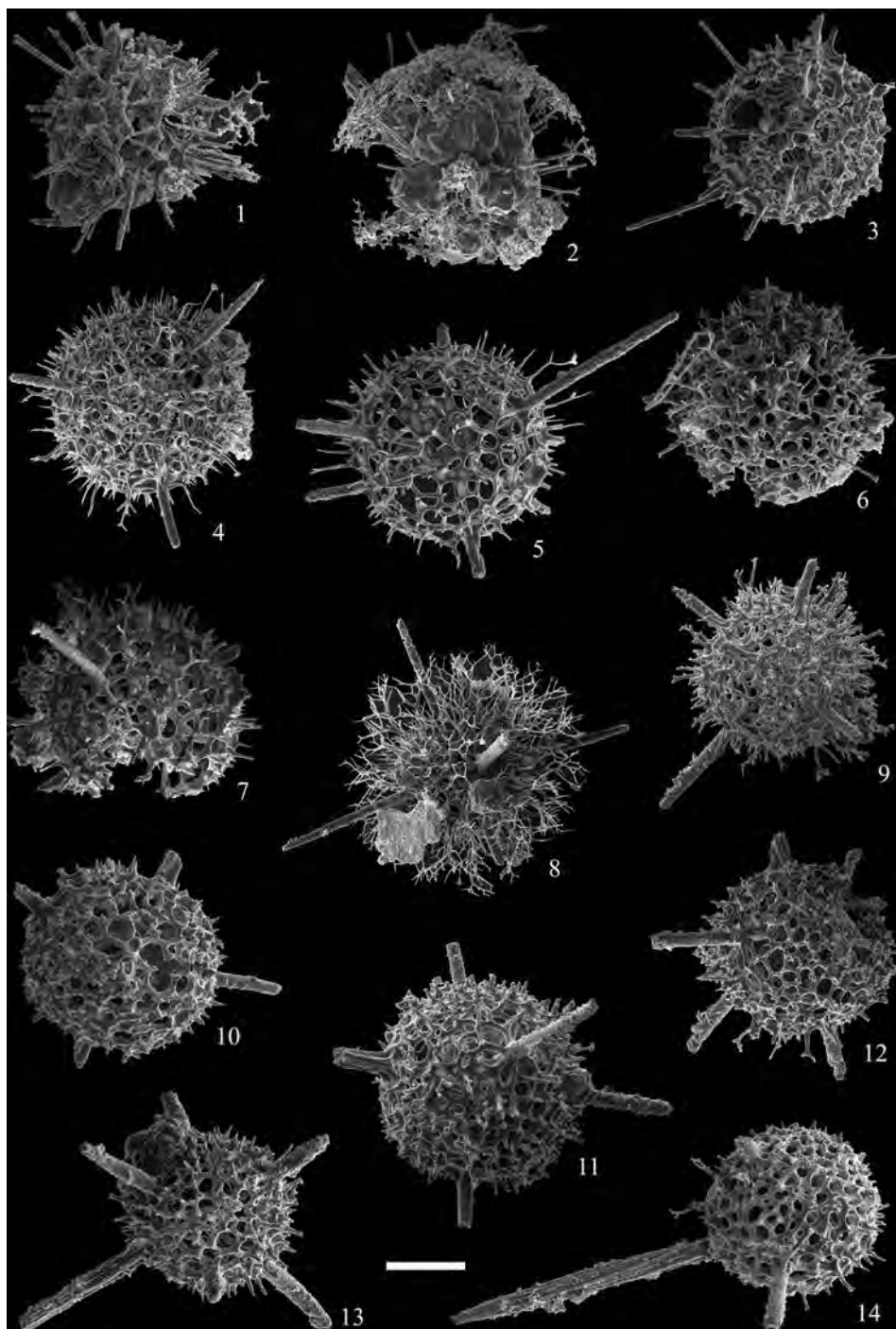


Таблица 50. Радиоларии среднего фамена Волго-Уральского бассейна
Экозона *Natgorella hirsuta* — *Spinoalium melekessensis*

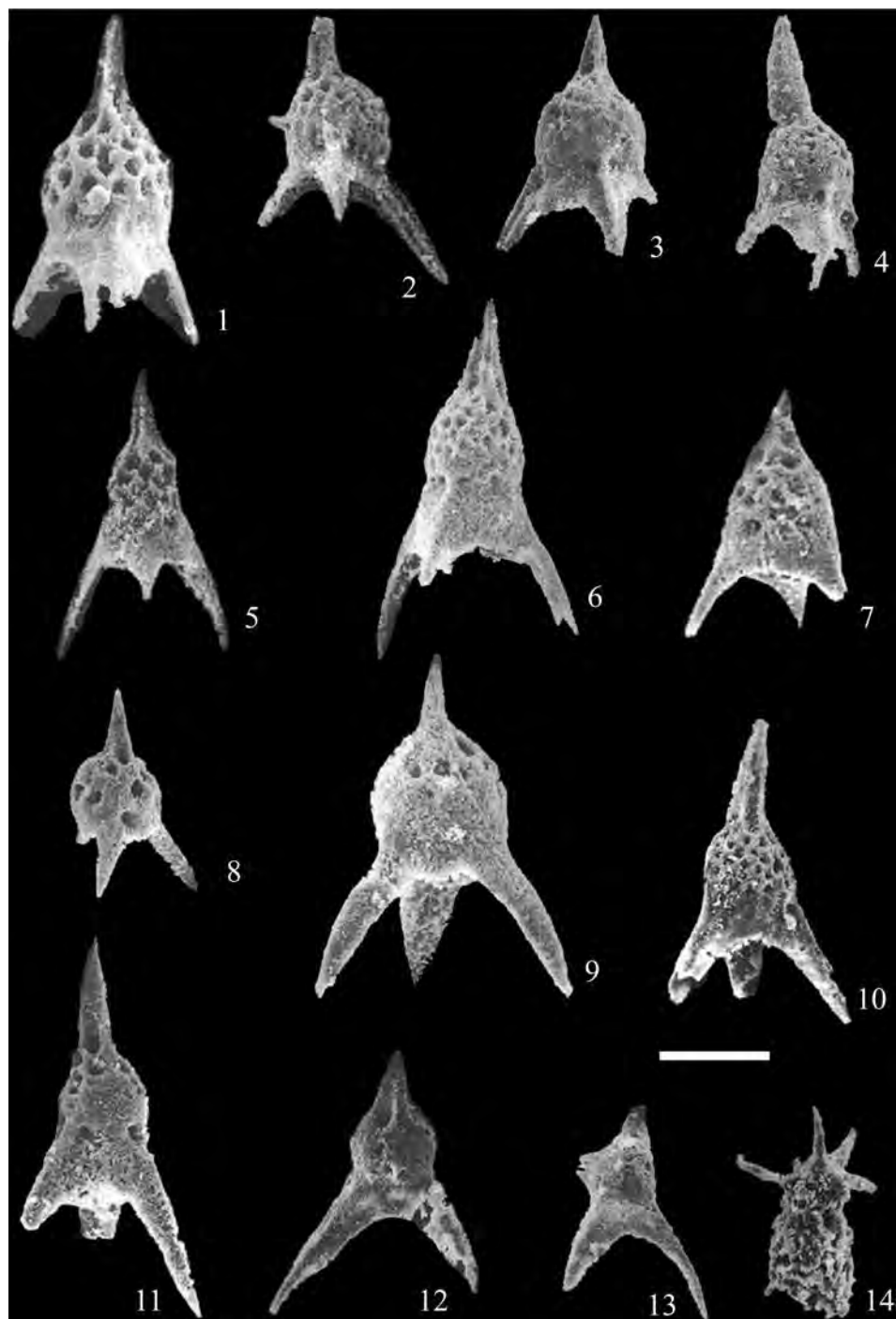


Таблица 51. Радиоларии среднего фамена Германии
Экозона *Tetrentactinia spinulosa* — *Popofskyellum undulatum*

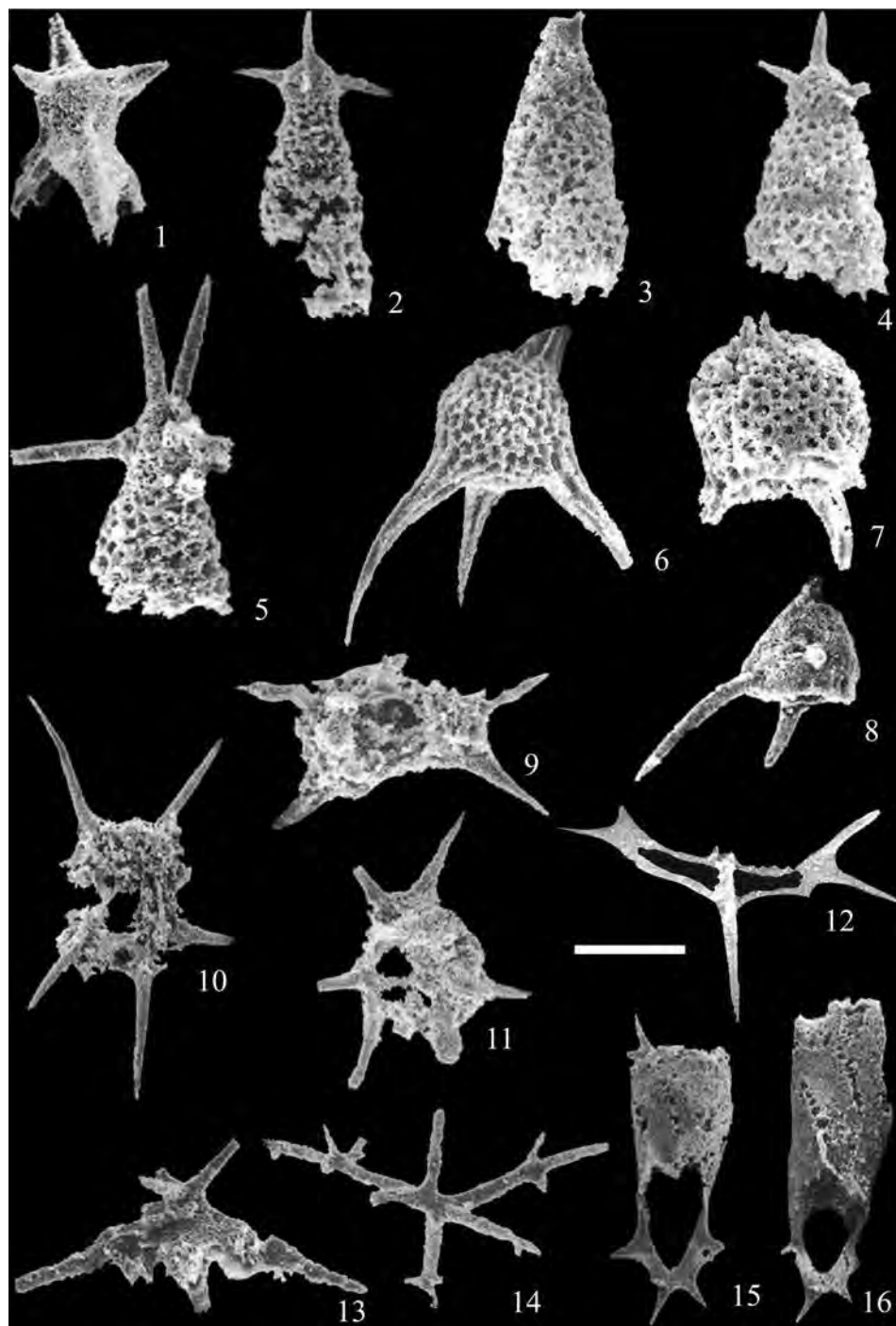


Таблица 52. Радиоларии среднего фамена Германии
Экозона *Tetrentactinia spinulosa* — *Popofskyellum undulatum*

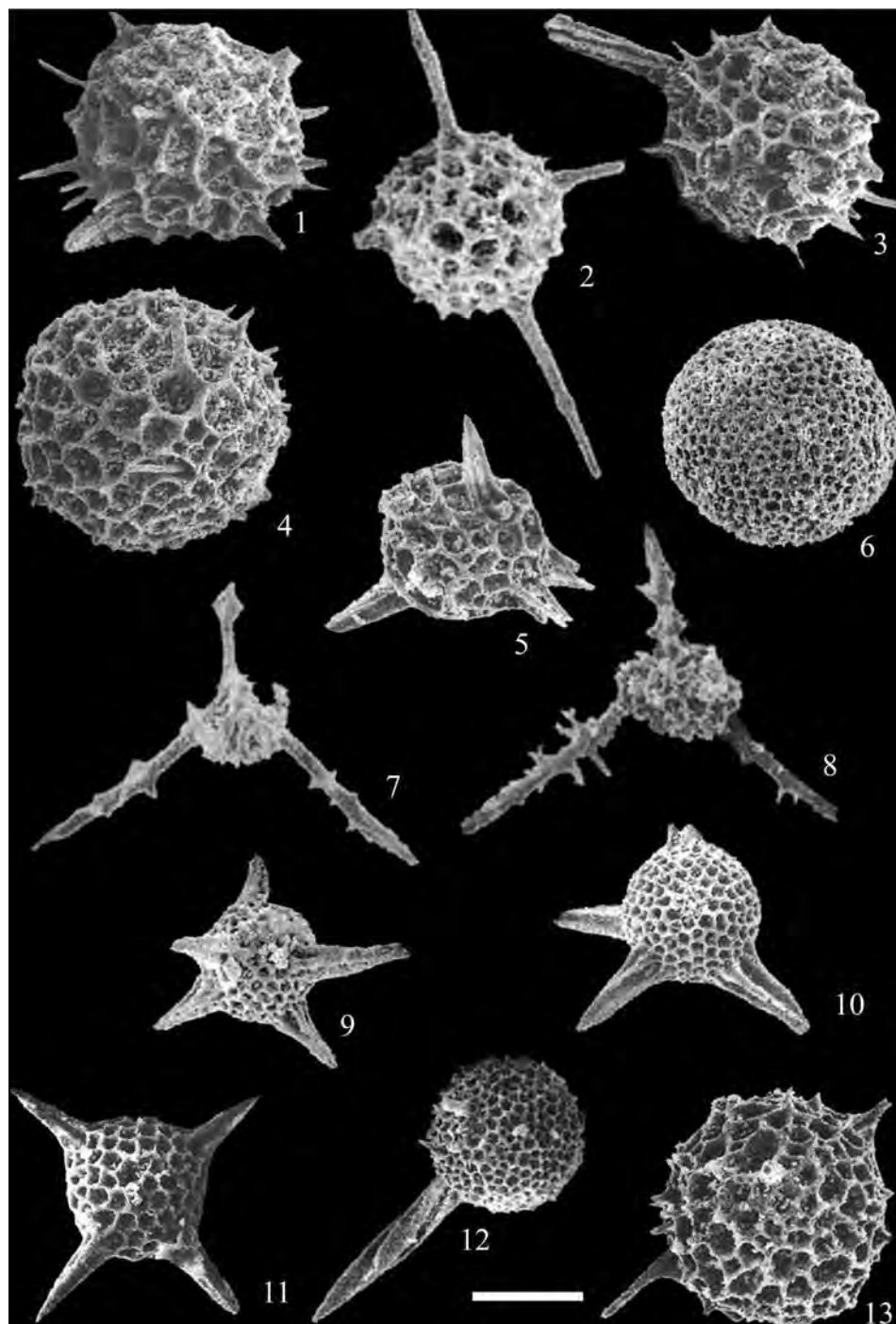


Таблица 53. Радиоларии среднего фамена Германии
Экозона *Tetrentactinia spinulosa* — *Popofskyellum undulatum*

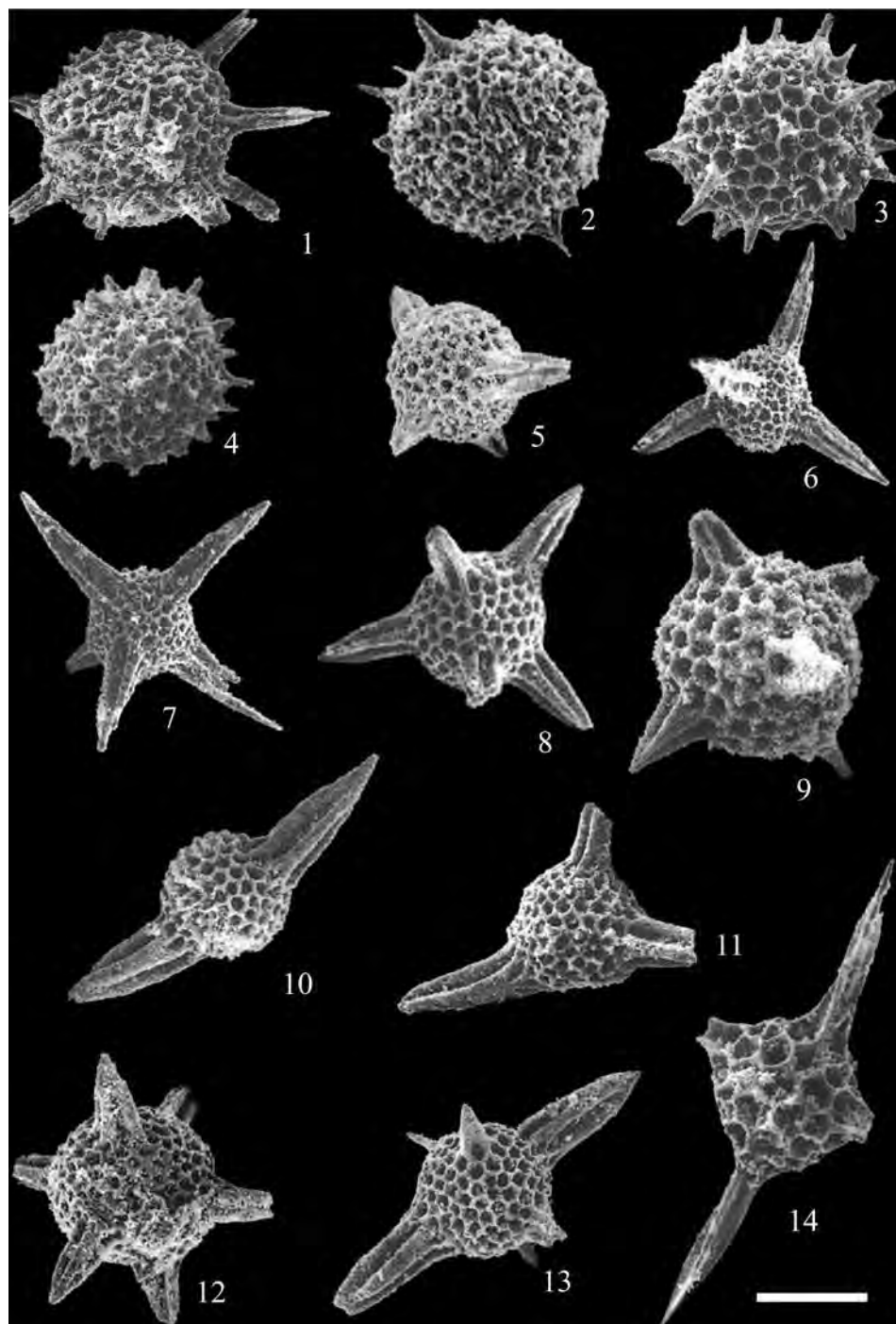


Таблица 54. Радиоларии среднего фамена Германии
Экозона *Tetrentactinia spinulosa* — *Popofskyellum undulatum*

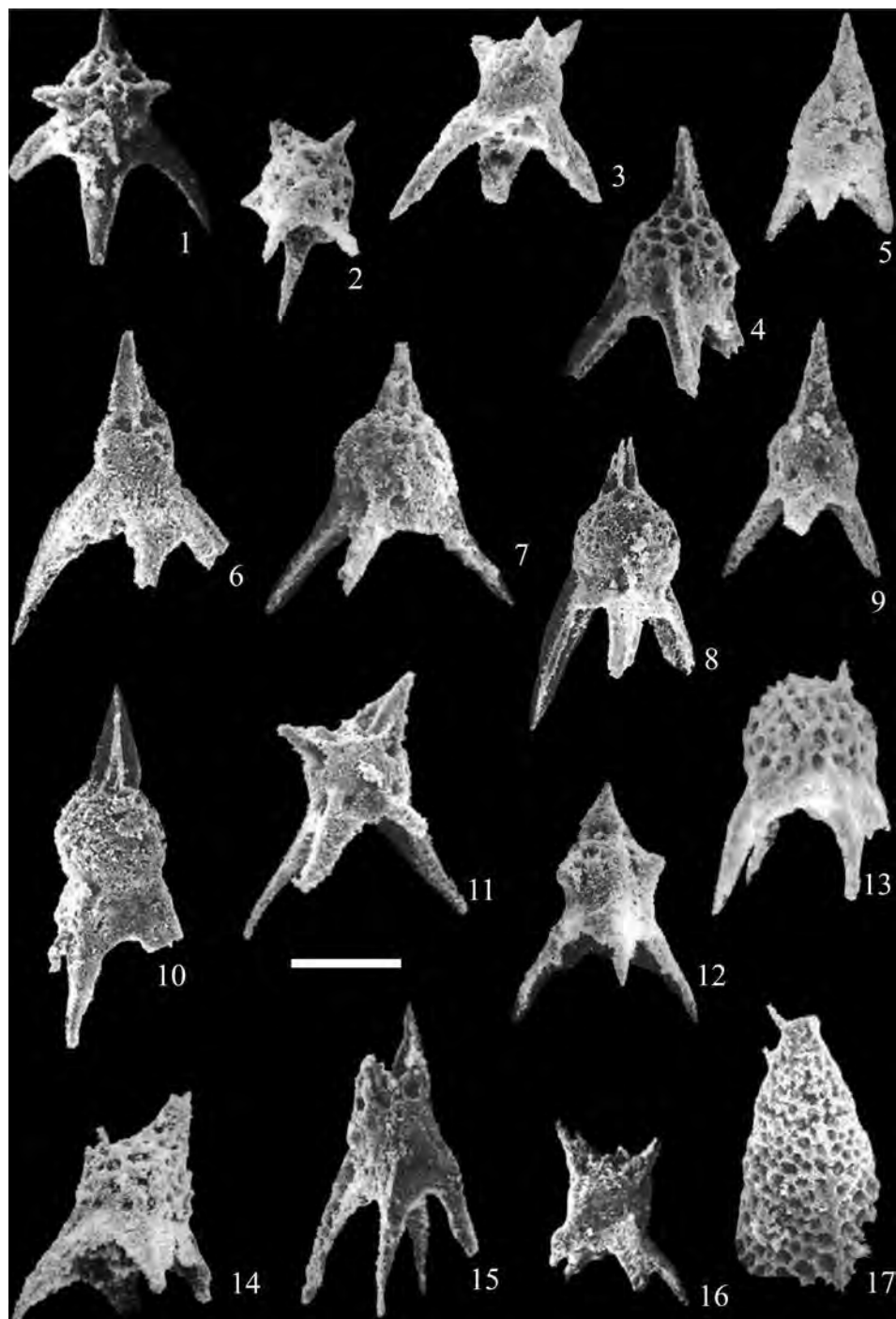


Таблица 55. Радиоларии среднего фамена Германии
Экозона *Archocyrtium effingi* — *Holoeciscus elongatus*

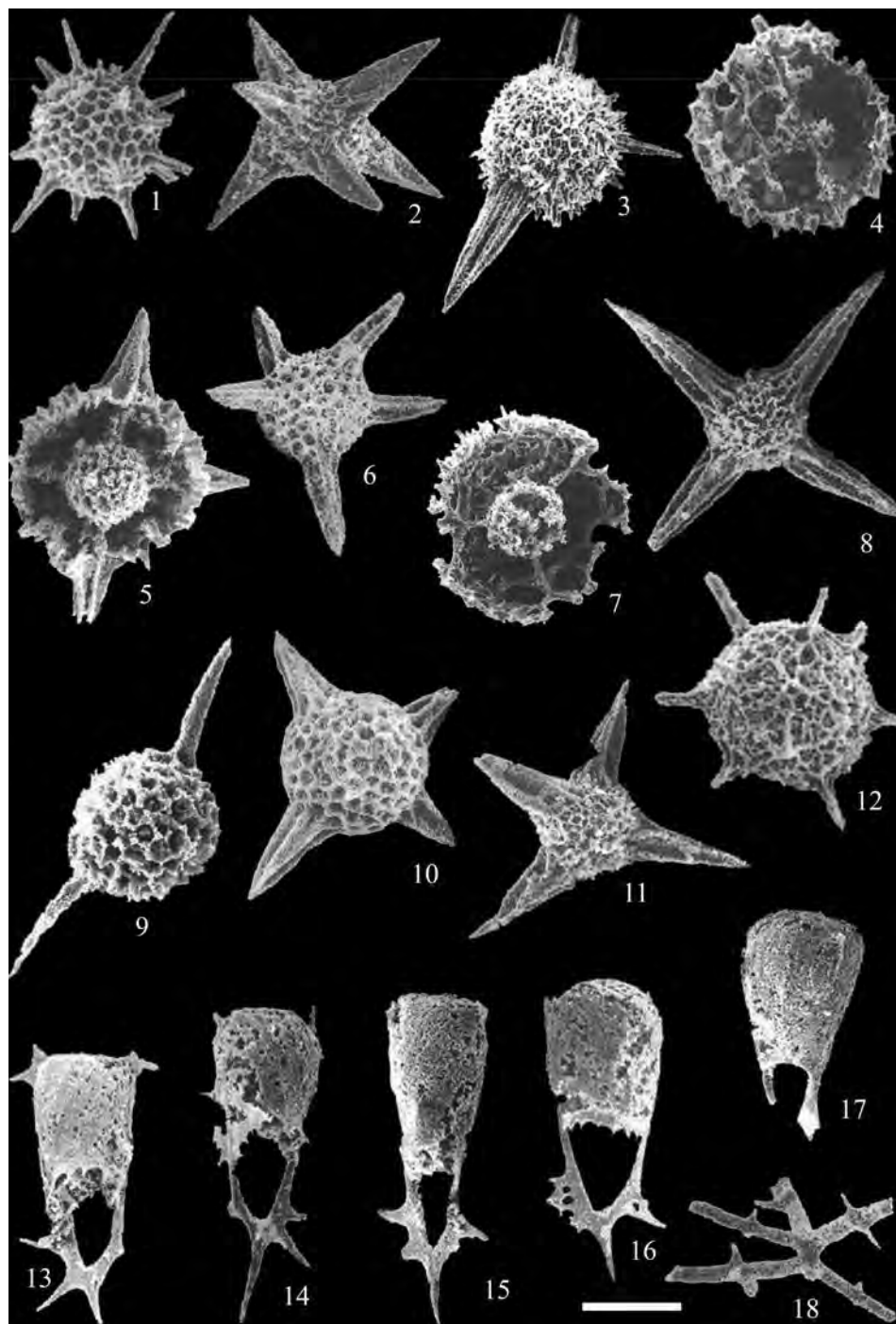


Таблица 56. Радиоларии среднего фамена Германии
Экозона *Archocyrtium effingi* — *Holoeciscus elongatus*

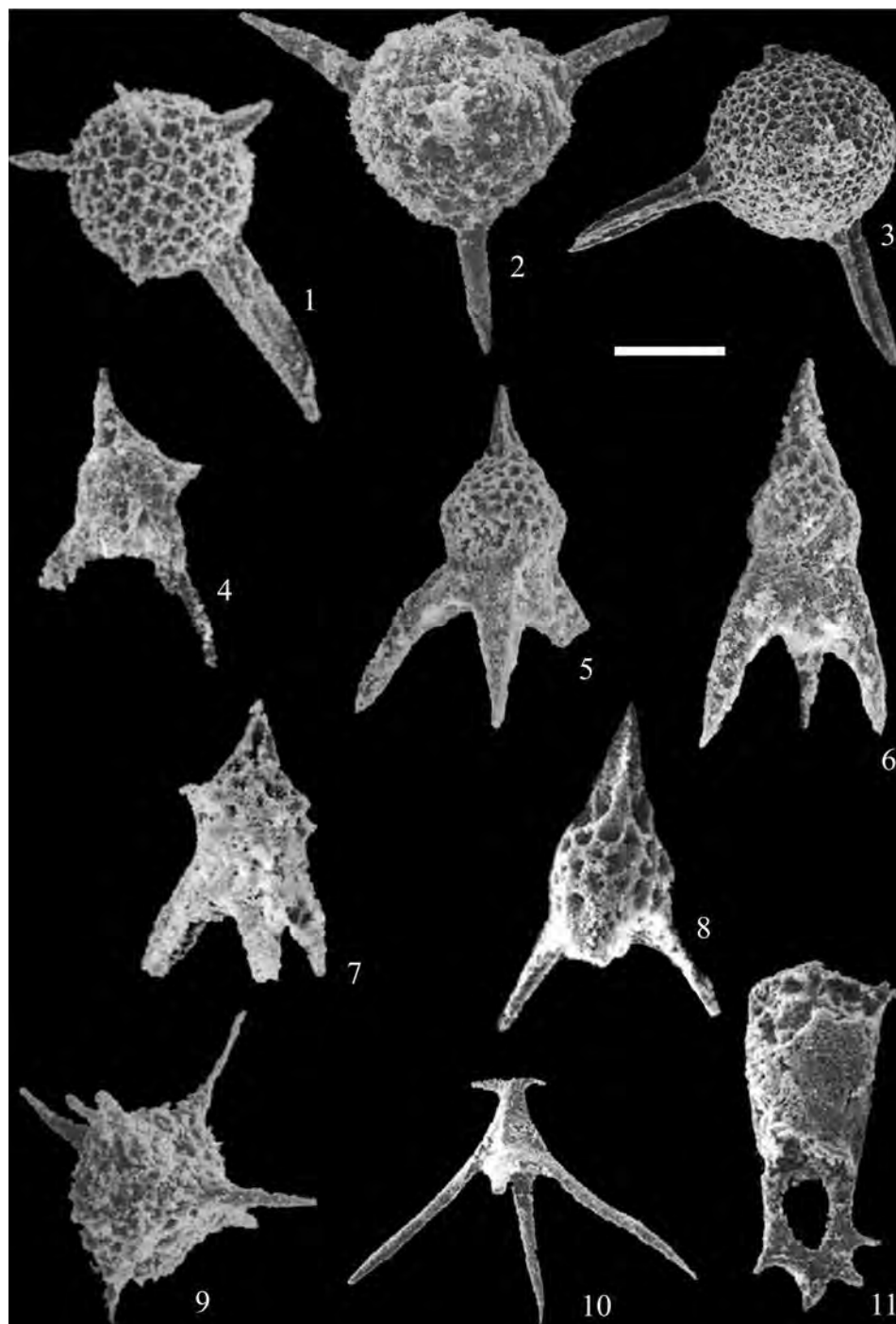


Таблица 57. Радиоларии позднего фамена Германии
 Экзона *Archocyrtium dilatipes* — *Holoeciscus* ssp.

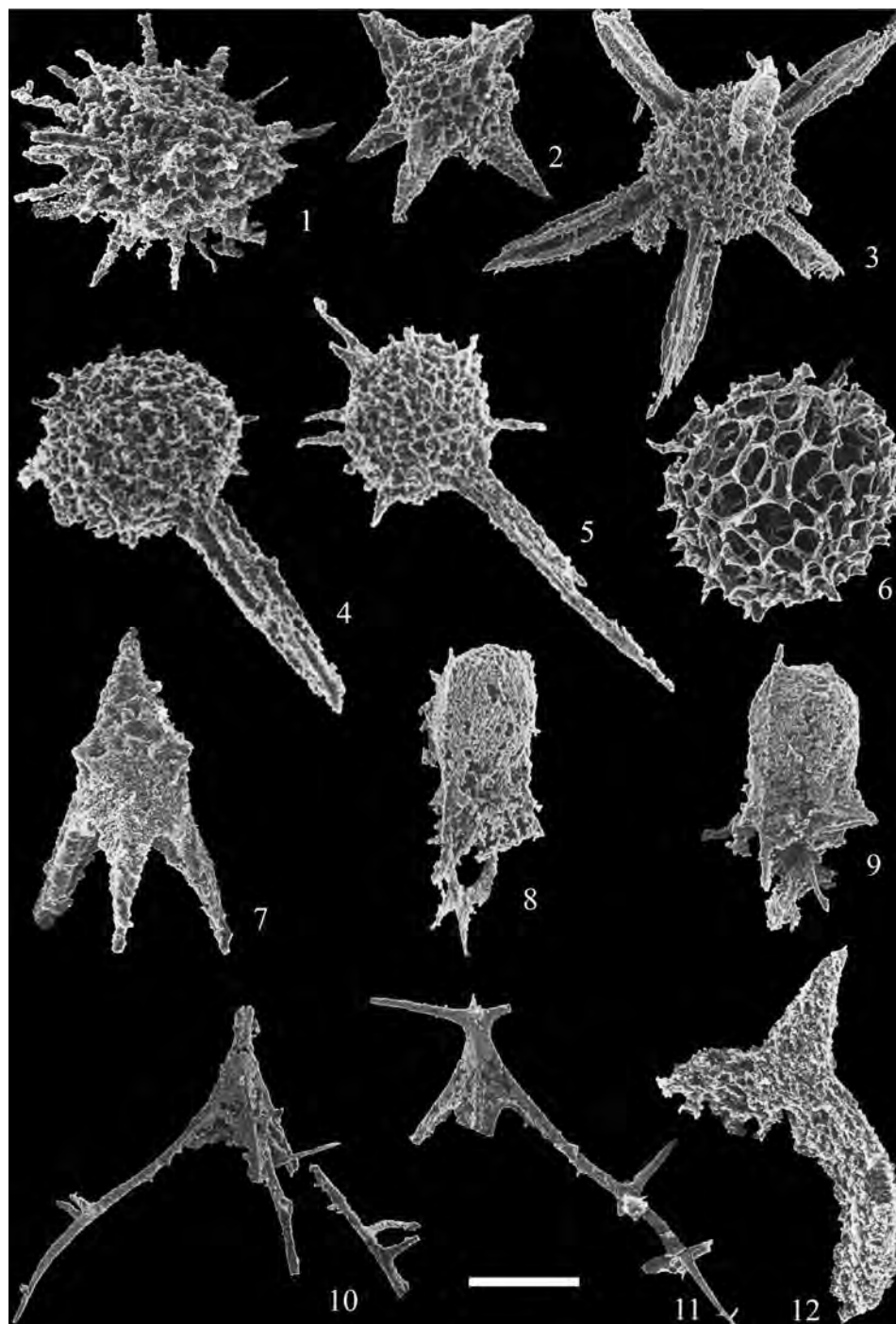


Таблица 58. Радиоларии позднего фамена Германии
Экозона *Entactinia herculea* — *Archocyrtium procerum*

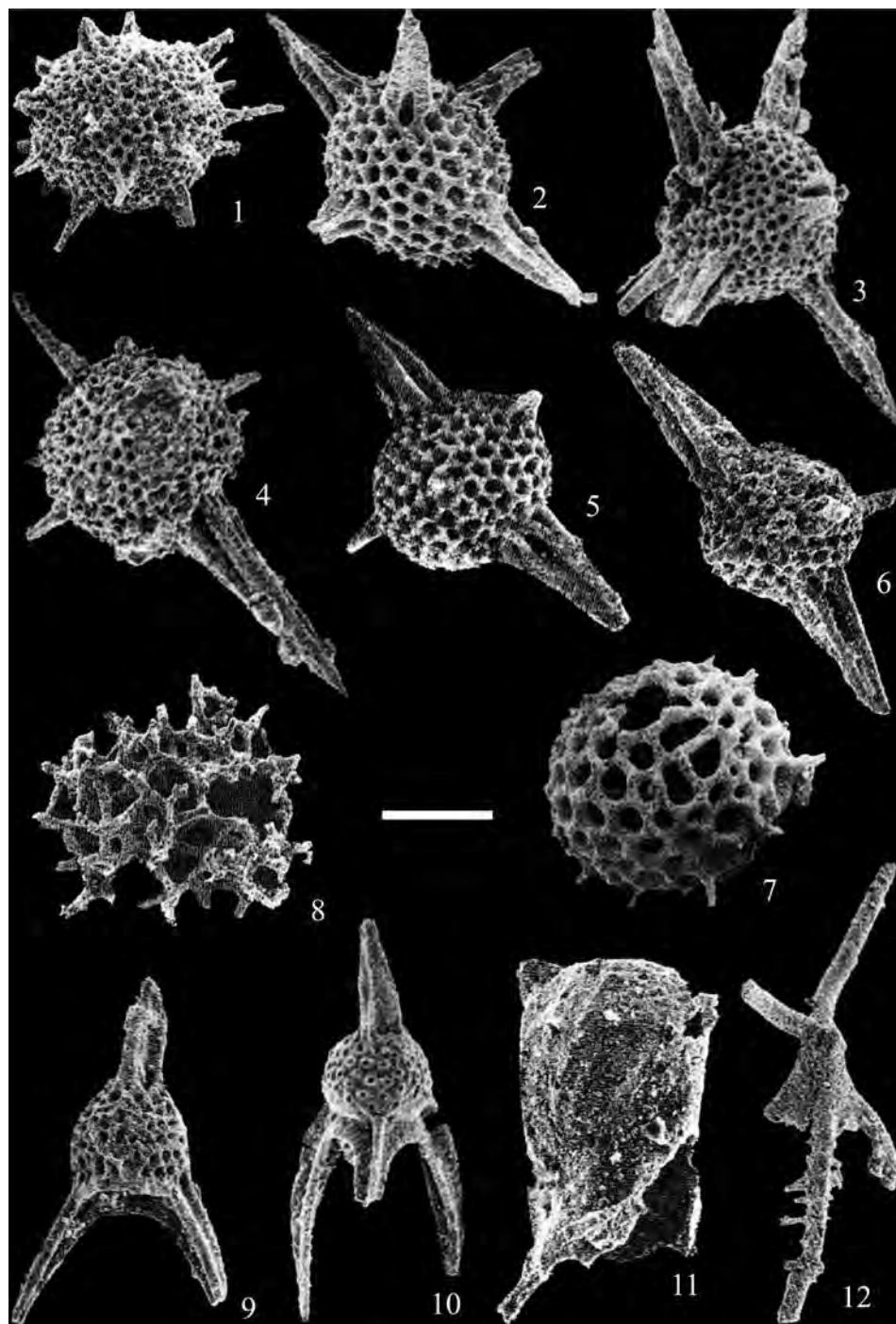


Таблица 59. Радиоларии позднего фамена Франции
 Экозона *Polyentactinia perampla* — *Archocyrtium ormistoni*

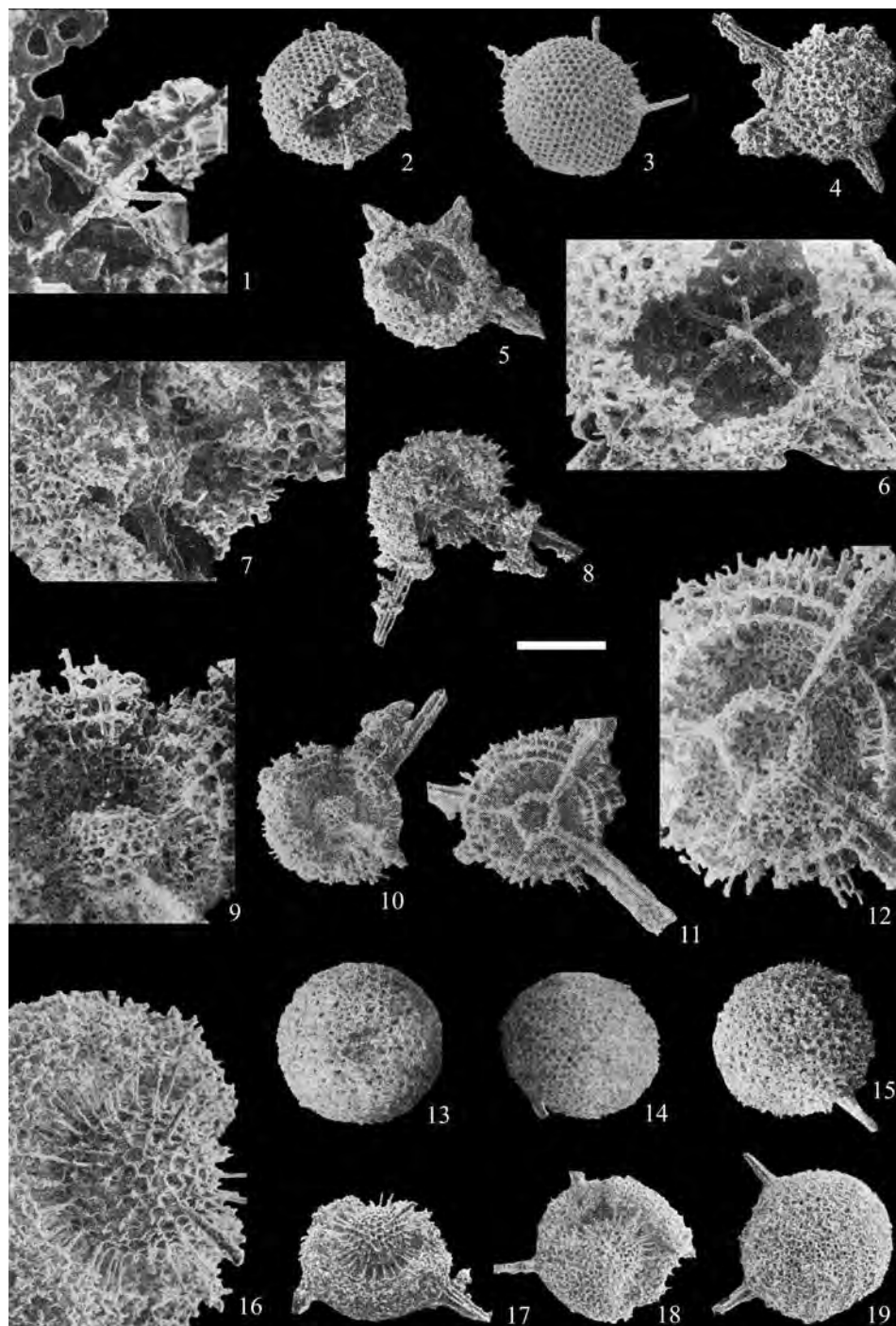


Таблица 60. Радиоларии позднего фамена Восточной Сибири
Экозона *Entactinia duksundiensis* — *Spongentactinia nupera*

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	7
ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАДИОЛЯРИЙ ДЕВОНА	13
ГЛАВА 2. РАДИОЛЯРИИ ДЕВОНА	24
Скорость видообразования	24
Основные направления развития	24
ГЛАВА 3. ЭКОЗОНЫ РАДИОЛЯРИЙ ДЕВОНА СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ	27
РАННИЙ ДЕВОН	28
ЭМССКИЙ ВЕК	29
Экозона <i>Entactiniata</i> gen. et sp. indet.	32
Экозона <i>Bientactinosphaera tortilispin</i>	32
Экозона <i>Primaritripus buribayensis</i> — <i>Entactinia rostriformis</i>	33
СРЕДНИЙ ДЕВОН	35
ЭЙФЕЛЬСКИЙ ВЕК	35
Экозона <i>Primaritripus kariukmasensis</i>	36
Экозона <i>Entactinia spongites</i> — <i>Staurodruppa</i> sp.	37
Радиолярии Пражского бассейна (Баррандиан)	
Чешской Республики	38
Экозона <i>Bientactinosphaera polyacanthina</i> — <i>Entactinia additiva</i>	40
Экозона <i>Apophisisphaera hystricuosa</i> — <i>Entactinia herculea</i>	41
Экозона <i>Apophisisphaera hystricuosa</i> — <i>Spongentactinia fungosa</i>	42
ЖИВЕТСКИЙ ВЕК	41
Экозона <i>Palaeoellipsoides planoconvexus</i> — <i>Palaeodiscaleksus shuldakensis</i>	41
Радиолярии живета Рудного Алтая	44
Экозона <i>Palaeodiscaleksus saturniformis</i>	45
Экозона <i>Astroentactinia stellata</i> — <i>Trilonche davidi</i>	46

ПОЗДНИЙ ДЕВОН	47
ФРАНСКИЙ ВЕК	47
РАННИЙ ФРАН	49
Экозона <i>Astroentactinia biaciculata</i>	49
Экозона <i>Palaeodiscalexus punctus</i>	56
РАННИЙ — СРЕДНИЙ ФРАН ЮЖНОГО УРАЛА И ЗАПАДНЫХ МУГОДЖАР	58
Экозона <i>Palaeoellipsoides convexocylindratus</i>	58
Экозона <i>Primaritripus chuvashovi</i>	59
СРЕДНИЙ ФРАН	59
Радиолярии доманикового бассейна Русской платформы	59
Экозона <i>Radiobisphaera domanicensis</i> — <i>Radiobisphaera menneri</i>	63
Экозона <i>Moskovistella allbororum</i> — <i>Ceratoikiscum ukhtensis</i>	63
Подзона Rdm-1	64
Подзона Rdm-2	64
Подзона Rdm-3	65
Радиолярии среднего франа Рудного Алтая	66
Экозона <i>Astroentactinia tikhomirovi</i> — <i>Nazarovites mikhailovae</i>	66
Экозона <i>Trilonche hindea</i>	66
СРЕДНИЙ — ПОЗДНИЙ ФРАН	67
Экозона <i>Polyentactinia circumretia</i> — <i>Bientactinosphaera egindyensis</i>	67
Экозона <i>Radiobisphaera rozanovi</i> — <i>Primaritripus patella</i>	68
ПОЗДНИЙ ФРАН	69
Экозона <i>Bientactinosphaera pittmani</i> — <i>Russirad kazintsovae</i>	69
Экозона <i>Bientactinosphaera pittmani</i> — <i>Archocyrtium riedeli</i>	70
Экозона <i>Cancellientactinia acifera</i>	71
Экозона <i>Bientactinosphaera echinata</i> — <i>Astroentactinia paronae</i>	71
ФАМЕНСКИЙ ВЕК	72
РАННИЙ ФАМЕН	79
Экозона <i>Haplentactinia flagellifera</i> — <i>Haplentactinia rhinophyusa</i>	79
Экозона <i>Tetrentactinia barysphaera</i> — <i>Retientactinosphaera magnifica</i>	79
Экозона <i>Tetrentactinia barysphaera</i> — <i>Holoeciscus auceps</i>	80
Экозона <i>Tetrentactinia barysphaera</i> — <i>Caspiaza spinifera</i>	81
Экозона <i>Haplentactinia alekseevi</i> — <i>Haplentactinia vilvaensis</i>	82
Экозона <i>Tetrentactinia barysphaera</i> — <i>Ceratoikiscum famennium</i>	82
СРЕДНИЙ ФАМЕН	85
Экозона <i>Natgorella hirsuta</i> — <i>Spinoalium melekessensis</i>	85

Массив Родахсранген, Франкенвальд, Германия	86
Экозона <i>Spongectactinella exilis</i> — <i>Tetrentactinia teuchestes</i>	87
Экозона <i>Tetrentactinia spinulosa</i> — <i>Popofskyellum undulatum</i>	88
Экозона <i>Archocyrtium effingi</i> — <i>Holoeciscus elongatus</i>	89
ПОЗДНИЙ ФАМЕН	89
Экозона <i>Archocyrtium dilatipes</i> — <i>Holoeciscus</i> spp.	89
Экозона <i>Entactinia herculea</i> — <i>Archocyrtium procerum</i>	90
Экозона <i>Polyentactinia perampla</i> — <i>Archocyrtium ormistoni</i>	91
Экозона <i>Entactinia duxundensis</i> — <i>Spongectactinia nupera</i>	91
ГЛАВА 4. РАДИОЛЯРИИ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СРЕДНЕФРАНКСКИХ БАССЕЙНОВ ДОМАНИКОВОГО ТИПА	94
Модель циклического изменения экологических условий среднефранкских бассейнов доманикового типа	95
Экология радиоларий Доманикового палеоморя	97
ГЛАВА 5. РАДИОЛЯРИИ МИГРАНТЫ И АБОРИГЕНЫ	101
Коренные виды и виды мигранты	101
Виды мигранты и аборигены среди ранне-среднефаменских радиоларий	103
Закономерности миграции радиоларий фамена	108
ГЛАВА 6. РАДИОЛЯРИИ ФАМЕНА В ПАЛЕОБАССЕЙНАХ ЛАВРУССИИ И ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ	111
ГЛАВА 7. МОРФОТИПЫ РАДИОЛЯРИЙ КАК ОТРАЖЕНИЕ БАТИМЕТРИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ МОРСКИХ БАССЕЙНОВ ДЕВОНА	115
Морфология дисковидных и эллипсоидных скелетов	116
Тимано-Печорский бассейн	117
Урал и Западные Мугоджары	118
Рудный Алтай	118
Радиоларии и вопросы гидродинамики	120
Функциональная морфология радиоларий	121
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	128
SUMMARY	135
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	141
ФОТОТАБЛИЦЫ	155

CONTENTS

INTRODUCTION	7
CHAPTER 1. HISTORY OF STUDY OF DEVONIAN RADIOLARIANS	13
CHAPTER 2. DEVONIAN RADIOLARIANS	24
CHAPTER 3. DEVONIAN RADIOLARIAN ECOZONES	27
EARLY DEVONIAN	28
EMSIAN	29
Entactiniata gen. et sp. indet. Ecozone	32
<i>Bientactinosphaera tortilispina</i> Ecozone	32
<i>Primaritripus buribayensis</i> — <i>Entactinia rostriformis</i> Ecozone	33
MIDDLE DEVONIAN	35
EIFELIAN	35
<i>Primaritripus kariukmasensis</i> Ecozone	36
<i>Entactinia spongites</i> — <i>Staurodruppa</i> sp. Ecozone	37
Radiolarians of the Pragian Basin (Barrandian), Czech Republic	38
<i>Bientactinosphaera polyacanthina</i> — <i>Entactinia additiva</i> Ecozone	40
<i>Apophisisphaera hystricuosa</i> — <i>Entactinia herculea</i> Ecozone	41
<i>Apophisisphaera hystricuosa</i> — <i>Spongentactinia fungosa</i> Ecozone	41
GIVETIAN	
<i>Palaeoellipsoides planoconvexus</i> — <i>Palaeodiscaleksus shuldakensis</i> Ecozone	41
Givetian Radiolarians of Rudny Altai	44
<i>Palaeodiscaleksus saturniformis</i> Ecozone	45
<i>Astroentactinia stellata</i> — <i>Trilonche davidi</i> Ecozone	46
LATE DEVONIAN	47
FRASNIAN	47
EARLY FRASNIAN	49
<i>Astroentactinia biaciculata</i> Ecozone	49
<i>Palaeodiscaleksus punctus</i> Ecozone	56

EARLY–MIDDLE FRASNIAN OF SOUTH URALS	
AND WESTERN MUGODZHARY	56
<i>Palaeoellipsoides convexocylindratus</i> Ecozone	58
<i>Primaritripus chuvashovi</i> Ecozone	58
MIDDLE FRASNIAN	59
Radiolarians of the Domanik Basin of the Russian Platform	59
<i>Radiobisphaera domanicensis</i> — <i>Radiobisphaera</i>	
<i>menneri</i> Ecozone	63
<i>Moskovistella allbororum</i> — <i>Ceratoikiscum ukhtensis</i> Ecozone	63
Rdm-1 Subzone	64
Rdm-2 Subzone	64
Rdm-3 Subzone	65
MIDDLE FRASNIAN RADIOLARIANS OF RUDNY ALTAI	66
<i>Astroentactinia tikhomirovi</i> — <i>Nazarovites mikhailovae</i> Ecozone	66
<i>Trilonche hindea</i> Ecozone	66
MIDDLE–LATE FRASNIAN	67
<i>Polyentactinia circumretia</i> —	
<i>Bientactinosphaera egindyensis</i> Ecozone	67
<i>Radiobisphaera rozanovi</i> — <i>Primaritripus patella</i> Ecozone	68
LATE FRASNIAN	69
<i>Bientactinosphaera pittmani</i> — <i>Russirad kazintsovae</i> Ecozone	69
<i>Bientactinosphaera pittmani</i> — <i>Archocyrtium riedeli</i> Ecozone	70
<i>Cancellientactinia acifera</i> Ecozone	71
<i>Bientactinosphaera echinata</i> — <i>Astroentactinia</i>	
<i>paronae</i> Ecozone	71
FAMENNIAN	72
EARLY FAMENNIAN	79
<i>Haplentactinia flagellifera</i> — <i>Haplentactinia rhinophyusa</i> Ecozone	79
<i>Tetrentactinia barysphaera</i> —	
<i>Retientactinosphaera magnifica</i> Ecozone	79
<i>Tetrentactinia barysphaera</i> — <i>Holoeciscus auceps</i> Ecozone	80
<i>Tetrentactinia barysphaera</i> — <i>Caspiaza spinifera</i> Ecozone	81
<i>Haplentactinia alekseevi</i> — <i>Haplentactinia vilvaensis</i> Ecozone	82
<i>Tetrentactinia barysphaera</i> — <i>Ceratoikiscum famennium</i> Ecozone	82
MIDDLE FAMENNIAN	85
<i>Natgorella hirsuta</i> — <i>Spinoalium melekessensis</i> Ecozone	85
Rodachsranen Massif, Frankenwald, Germany	86
<i>Spongentactinella exilisipina</i> — <i>Tetrentactinia teuchestes</i> Ecozone	87
<i>Tetrentactinia spinulosa</i> — <i>Popofskyellum undulatum</i> Ecozone	88
<i>Archocyrtium effingi</i> — <i>Holoeciscus elongatus</i> Ecozone	89

LATE FAMENNIAN	89
<i>Archocyrtium dilatipes</i> — <i>Holoeciscus</i> spp. Ecozone	89
<i>Entactinia herculea</i> — <i>Archocyrtium procerum</i> Ecozone	90
<i>Polyentactinia perampla</i> — <i>Archocyrtium ormistoni</i> Ecozone	91
<i>Entactinia duksundiensis</i> — <i>Spongentactinia nupera</i> Ecozone	91
CHAPTER 4. RADIOLARIANS AND ECOLOGY OF MIDDLE FRASNIAN BASINS OF DOMANIK TYPE	94
Model of cyclic changes of ecological conditions of the Middle Frasnian basin of Domanik type	95
Ecology of radiolarians of the Domanik Paleosea	97
CHAPTER 5. MIGRANT AND INDIGENOUS RADIOLARIANS	101
Indigenous species and migrant species	101
Migrant and indigenous among the Early-Middle Famennian radiolarians	103
Patterns of migration of Famennian radiolarians	108
CHAPTER 6. FAMENNIAN RADIOLARIANS IN PALEOBASINS OF LAURUSSIA AND EASTERN SIBERIA	111
CHAPTER 7. RADIOLARIAN MORPHOTYPES AS INDICATORS OF PALEOBATHYMETRY OF THE DEVONIAN MARINE BASINS	115
Morphology of the discoidal and ellipsoidal skeletons	116
Timan-Pechora Basin	117
The Urals and Western Mugodzhary	118
Rudny Altai	118
Radiolarians and hydrodynamic issues	120
Functional morphology of radiolarians	121
CONCLUSIONS	128
SUMMARY	135
REFERENCES	141
PHOTOPLATES	155

**Марина Спартаковна
АФАНАСЬЕВА**

**Палеонтологический
институт
им. А.А. Борисяка РАН**



Окончила геологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (1971).

Диссертация канд. г.-м. н. «Позднечетвертичные бентосные фораминиферы Центральной и Западной части Средиземного моря» (1981); диссертация докт. г.-м. н. «Радиолярии палеозоя Русской платформы: систематика, палеоэкология и стратиграфическое значение» (2000).

Член-корр. РАЕН (2002). Член Московского общества испытателей природы (1977), Международной ассоциации палеонтологов-радиоляристов (InterRad) (1984), Почетный член Палеонтологического общества при РАН (2004).

Знак «Отличник разведки недр» (1998). Почетные премии Ханса Раусинга (2001, 2007); диплом МОИП (2004); медаль «За вклад в развитие Палеонтологического музея им. Ю.А. Орлова» (2010); медаль им. Н.И. Вавилова «За вклад в развитие биологии и сельского хозяйства (РАЕН)» (2013); медаль им. А.А. Борисяка «За развитие палеонтологии» (2015).

Область научных интересов: радиолярии палеозоя, морфология, биоминерализация, таксономия, филогения, классификация, эволюция, биоразнообразие, массовые вымирания, палеоэкология, палеобиогеография, биостратиграфия.

Автор 340 публикаций, в том числе шесть монографий: Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы (М.: «Научный Мир», 2000, 480 с.); Radiolarians in the geological annals (в соавт. с Е.О. Амон, Yu.V. Agarkov, and D.S. Boltovskoy, Paleontological Journal, 2005, v. 39, suppl. 3, pp. S135–S392); Радиолярии (в соавт. с Э.О. Амоном, М.: ПИН РАН, 2006, 320 с.); Devonian radiolarians of Russia (в соавт. с Е.О. Амон, Paleontological Journal, 2011, v. 45, no. 11, pp. 1313–1532); Биостратиграфия и палеобиогеография радиолярий девона России (в соавт. с Э.О. Амоном, Москва: ПИН РАН, 2012. 280 с.); Devonian Radiolarian Eco-Zones in the Northern Eurasia (Paleontological Journal, 2020, v. 54, no. 9).

Адрес: Россия, 117647, Москва, Профсоюзная ул., 123, ПИН РАН, e-mail: afanasieva@paleo.ru

Научное издание

М. С. Афанасьева

**Атлас
радиолярий девона
Северной Евразии**

Подписано в печать 30. 11. 2020

Формат 70х100/16

Гарнитура Times

Печ. л. 14. Уч.-изд. л. 10,15

Тираж 300 экз.

Издатель — Российская академия наук

Верстка – Ларичева М.М.

Обложка — М.К. Емельянова и А.А. Ермаков

Отпечатано ООО «Тип-Топ»

Издается в соответствии с постановлением Научно-издательского совета
Российской академии наук (НИСО РАН) от 11 февраля 2020 г. № 01
и распространяется бесплатно