

УДК 563.141:551.735.1/736.1(470.42+470.57)

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ АССОЦИАЦИЙ РАДИОЛЯРИЙ В РАННЕМ ТУРНЕ (РАННИЙ КАРБОН) И КУНГУРЕ (РАННЯЯ ПЕРМЬ) НА ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2024 г. М. С. Афанасьева\*

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия*

*\*e-mail: afanasieva@paleo.ru*

Поступила в редакцию 30.08.2023 г.

После доработки 25.09.2023 г.

Принята к публикации 25.09.2023 г.

Существуют важные морфологические отличия доминирующих высоких таксонов (классов) в ассоциациях радиолярий, обитавших на разных глубинах палеобассейнов. В раннем турне раннего карбона и в кунгуре ранней перми в ассоциациях радиолярий отмечена похожая инверсия доминирующих таксонов, что может свидетельствовать о сходных изменениях условий обитания радиолярий как в раннем турне, так и в кунгуре: от относительно более глубоководных условий шельфа с доминирующими пористыми *Sphaerellaria* к менее глубоководным обстановкам, в условиях которых преобладали сетчато-губчатые *Spumellaria*.

*Ключевые слова:* радиолярии, доминантные высокие таксоны (классы), условия обитания, раннее турне, ранний карбон, кунгур, ранняя пермь, Волго-Уральский бассейн, Южный Урал, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X24020019, EDN: FJIPFT

### ВВЕДЕНИЕ

Ассоциации радиолярий в той или иной степени отражают прижизненные экологические условия обитания. При этом существуют весьма важные морфологические отличия между доминирующими высокими таксонами (классами) радиолярий, обитавшими на разных глубинах древних морей и океанов: (1) в ассоциациях из глубоководных отложений палеоокеанов преобладали билатерально-симметричные таксоны, (2) в комплексах из отложений шельфа палеоморей доминировали сферические морфотипы.

Комплексы радиолярий нижнего турне и кунгура характеризуют экозоны в том смысле, как это рекомендовано в “Стратиграфическом кодексе России” (2019, с. 35, статья VII.4ж):

(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 установленных экзон отражено количественное соотношение так-

сонов (в настоящей статье таксонов высокого ранга — классов).

Следует отметить, что валовое число экземпляров того или иного таксона или совокупно всех таксонов в рабочей коллекции не в полной мере отражает истинное разнообразие ассоциаций. Вместе с тем, относительное, количественное соотношение между высокими таксонами является надежной характеристикой биоразнообразия палеопопуляций. Количественное соотношение позволяет выразить в процентах отношение между собой различных групп организмов и оценить долю искомой группы в общем биоразнообразии ассоциации.

Использование количественного соотношения таксонов высокого ранга в качестве индикатора изменения условий палеосреды представляет собой методологический подход для решения вопросов биоразнообразия и палеоэкологии радиолярий. Этот метод был предложен С.Б. Кругликовой (1981, 1984) и хорошо зарекомендовал себя при анализе изменения таксономического состава современных и ископаемых радиолярий в разных условиях палеоморей и океанов (Круг-

ликова, 1990, 1995, 2013; Kruglikova, 1993; Афанасьева, 2000; Afanasieva, 2023; Afanasieva et al., 2023). При этом следует подчеркнуть, что в условиях шельфа палеоморей отмечена “конкуренция” между сферическими радиоляриями с пористым скелетом из класса *Sphaerellaria* и с сетчато-губчатым скелетом из класса *Spumellaria*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

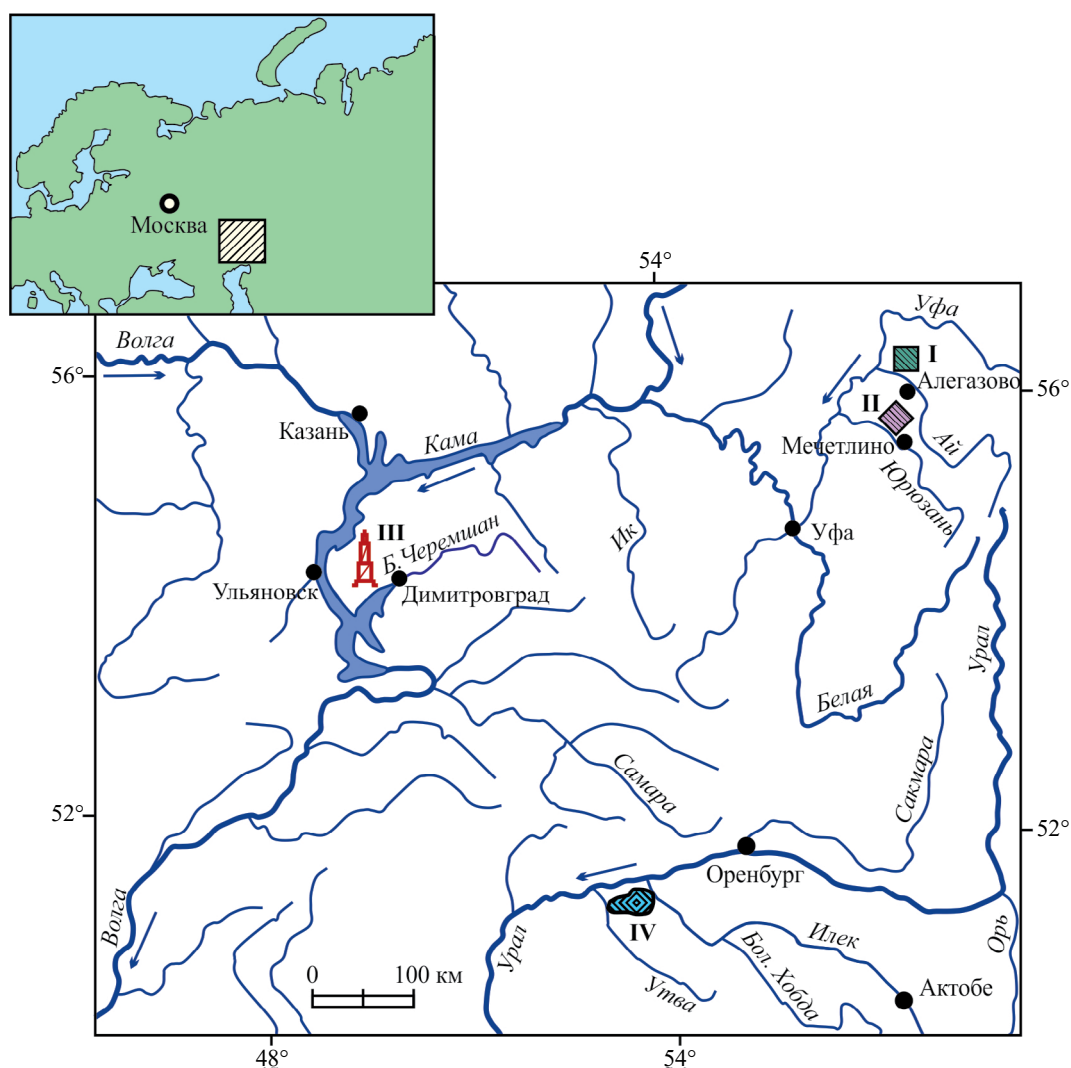
I. Материалом для исследования радиолярий кунгурского яруса Южного Урала (рис. 1, I и II) и нижнетурнейского подъяруса Волго-Уральского бассейна (рис. 1, III) послужили:

(1) 30 электронно-микроскопических фотографий девяти видов радиолярий из разреза Алегазово, выполненных Х. Коцуром (Kozur, Mostler, 1989, табл. 15, фиг. 1–7а, 7б; табл. 16, фиг. 1а, 1б, 2, 3а, 3б, 4; табл. 17, фиг. 1а–1с, 2–4; табл. 18, фиг. 1а–1ф); образцы с радиоляриями были получены Коцуром от В.Е. Руженцева (ПИН АН СССР) в 1975 г. в Москве во время проведения VIII Международного конгресса по стратиграфии и геологии карбона;

(2) 50 электронно-микроскопических фотографий радиолярий из разреза Мечетлино, выполненных Б.М. Галиуллиным на электронном микроскопе XL-30 ESEM в Казанском федеральном ун-те (КФУ);

(3) 92 электронно-микроскопические фотографии радиолярий из шести образцов скважины Мелекесская-1 (инт. 1893.92–1881.7 м), выполненных В.М. Назаровой, Московский государствен-

ный университет.



**Рис. 1.** Местонахождения радиолярий кунгура на Южном Урале (I и II), раннего турне в Волго-Уральском (III) и Прикаспийском (IV) бассейнах: I – р. Ай, с. Алегазово, разрез Алегазово (Kozur, Mostler, 1989); II – р. Юрюзань, с. Мечетлино, разрез Мечетлино (Chernykh et al., 2022; Афанасьева, 2023а; Afanasieva, 2023); III – скважина Мелекесская-1 (Афанасьева, 2022а, 2022б, 2023б; Afanasieva et al., 2023; Фортунатова и др., 2023); IV – массив Карачаганак (Афанасьева, 1987, 2000).

ный ун-тим. М.В. Ломоносова (МГУ) на электронном микроскопе TESCAN в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН).

II. Изучение радиолярий из кунгурских отложений Южного Урала и нижнетурнейских отложений Волго-Уральского бассейна включало в себя:

- (1) исследование морфологии радиолярий;
- (2) определение таксономической принадлежности радиолярий;
- (3) анализ соотношения таксонов высокого ранга (классов) и оценку абсолютного и относительного числа видов и родов в четырех классах радиолярий;

(4) для решения вопросов биоразнообразия и палеоэкологии радиолярий применен методологический подход, основанный на соотношении высших таксонов (классов) радиолярий (Кругликова, 1981, 1984, 1990; Афанасьева, 2000).

III. Систематика высших радиолярий приведена по работам М.С. Афанасьевой и Э.О. Амона (Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

IV. Коллекции радиолярий.

Коллекция радиолярий Прикаспийской впадины № 5507 хранится в ПИН РАН.

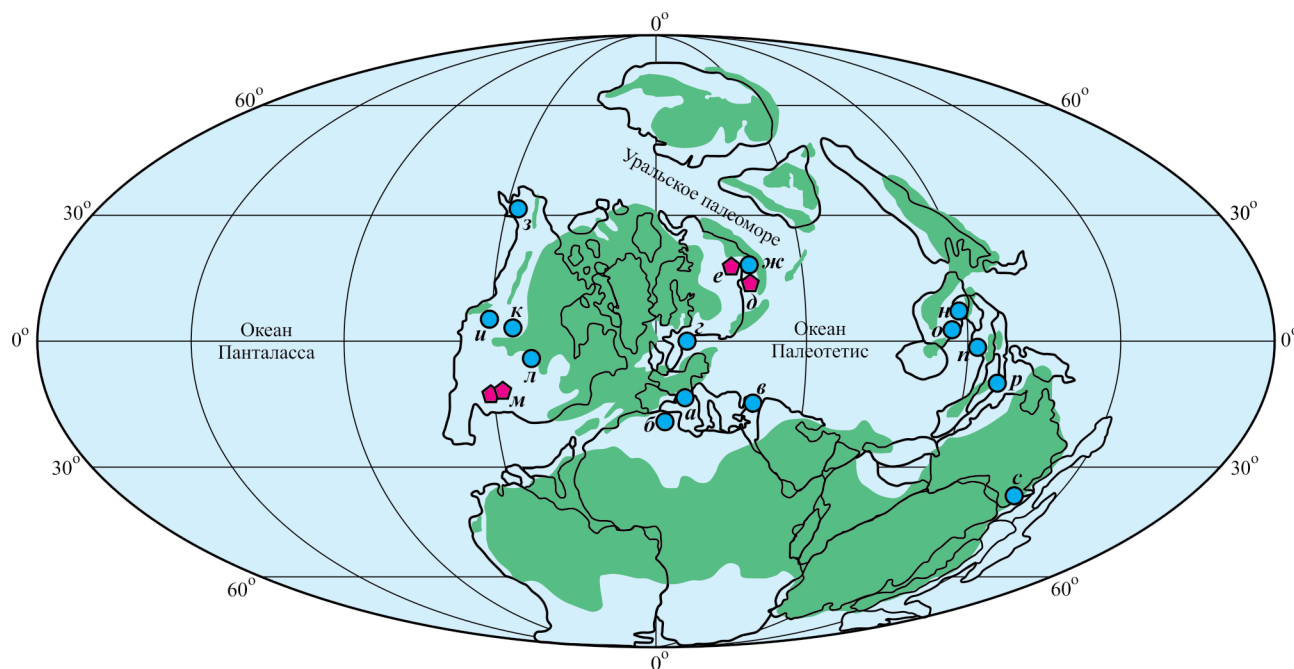
Фотоколлекции радиолярий нижнего кунгура и нижнего турне были переданы для изучения М.С. Афанасьевой и хранятся в ПИН РАН:

(1) коллекция нижней перми № 5481: 50 электронно-микроскопических фотографий, любезно предоставленных Г.М. Сунгатуллиной и Р.Х. Сунгатуллиным (КФУ) из отложений саранинского горизонта нижнего кунгура (нижняя пермь) разреза Мечетлино Южного Урала;

(2) коллекция карбона № 5508: 92 электронно-микроскопические фотографии, любезно предоставленные Л.И. Кононовой и В.М. Назаровой (МГУ), Н.К. Фортунатовой, Всероссийский научно-исследовательский геологический нефтяной ин-т (ВНИГНИ) и Е.Л. Зайцевой (МГУ, ВНИГНИ) из отложений нижнего турне (нижний карбон) скв. Мелекесской-1 Волго-Уральского бассейна.

### РАДИОЛЯРИИ РАННЕГО ТУРНЕ

Раннетурнейские комплексы радиолярий известны очень мало (рис. 2, *д, е, м*), хотя турнейские радиолярии распространены достаточно широко и установлены как в глубоководных отложе-



**Рис. 2.** Распространение радиолярий в турнейских отложениях нижнего карбона: *а* – Южная Франция, Кабьер, Эро, Верхние Пиренеи (Deflandre, 1952, 1953; Holdsworth, 1973, 1977; Gourmelon, 1985, 1986, 1987); *б* – Северная Африка, Алжир, Сахара (Gourmelon, 1988); *в* – Турция, Стамбул (Holdsworth, 1973, 1977; Noble et al., 2008); *г* – Германия, Рейнские сланцевые горы (Braun, 1989, 1990; Won, 1983, 1991a, b, 1992, 1998; Won, Seo, 2010); *д* – Казахстан, Прикаспийская впадина, массив Карачаганак (Афанасьева, 1987, 2000); *е, ж* – Россия: (*е*) Волго-Уральский бассейн, скважина Мелекесская-1 (Афанасьева, 2022a, 2022b, 2023b; Afanasieva et al., 2023; Фортунатова и др., 2023), (*ж*) Оренбургское Приуралье (Афанасьева, Кононова, 2009; Afanasieva, Kononova, 2009); *з–м* – США: (*з, и*) Аляска и Невада (Holdsworth, Jones, 1980), (*к*) Юта (Park, Won, 2012), (*л*) Северная Дакота (Nazarov, Ormiston, 1987), (*м*) Оклахома (Ormiston, Lane, 1976; Cheng, 1986; Schwartzapfel, Holdsworth, 1996); *н, о* – Китай: (*н*) Гуанси (Wang, Kuang, 1993; Zhang et al., 2008; Wang et al., 2012), (*о*) Юньнань (Feng, Ye, 1996); *п* – Юго-Восточный Таиланд, район Саба Йой (Sashida et al., 2000); *с* – Малайзия, Северный Перак (Jasin, Harun, 2006); *а–г, ж–л, н–с* и нижнетурнейского подъяруса (*д, е, м*) нанесены на адаптированную схему глобальной реконструкции континентов и океанов для раннего карбона (Scotese, 2001).

ниях пелагиали палеоокеанов (рис. 2, *а–г, з–с*), так и в относительно мелководных отложениях шельфа палеоморей (рис. 2, *д, е, ж*).

Американские, европейские и азиатские радиоляриевые шкалы нижнего–среднего карбона основаны на закономерностях эволюции доминирующих представителей билатерально-симметричных *Albaillellaria*, происходившей на фоне развития радиолярий с пиломом *Archocyrtium* и *Pylentonema*, а также сферических и ставраксонных радиолярий (Holdsworth, Jones, 1980; Aitchison et al., 2017 и многие другие авторы).

Однако в палеоморях Южного Урала, Волго-Уральского и Прикаспийского бассейнов билатерально-симметричные *Albaillellaria* практически неизвестны. Здесь доминировали сферические *Spumellaria* и *Sphaerellaria* (рис. 2, *д, е, ж*).

Впервые достоверные радиолярии раннего турне были установлены на севере Прикаспийского бассейна в разрезе массива Карачаганак (рис. 1, IV и 2, *д*) (Афанасьева, 1987, 2000). Массовое присутствие сферических морфотипов позволило установить слои с *Entactiniidae* gen. et sp. indet. (рис. 3). Однако радиолярии имеют крайне неудовлетворительную сохранность, их скелеты сильно перекристаллизованы (рис. 4). Комплекс радиолярий настолько таксономически беден, что его невозможно использовать для

целей биостратиграфии. Но, с другой стороны, доминирующие сферические морфотипы позволяют судить о палеосреде обитания радиолярий в относительно мелководных условиях массива Карачаганак.

В 1996 г. Дж. Шварцапфель и Б. Холдсуорт (Schwartzapfel, Holdsworth, 1996) в формации Вудфорд штата Оклахома (рис. 2, *м, н*) установили биозону радиолярий *Glanta crinerensis* – *Protoalbaillella media*. Биозона приурочена к конодонтовой подзоне upper *Siphonodella duplicata*. Ассоциация радиолярий характеризуется присутствием билатерально-симметричных *Albaillellaria* и радиолярий с пиломом из родов *Pylentonema*, *Popofskyellum* и *Cyrtisphaeractenium*.

Позднее в пелагических отложениях Баньчэне, юго-восточная провинция Гуанси, Китай, была указана (без описания) зона радиолярий *Archocyrtium praewandi* (рис. 3), охватывающая конодонтовые зоны *Siphonodella sulcata* и lower *Siphonodella duplicata* (Zhang et al., 2008).

В настоящее время достоверные и очень хорошо сохранившиеся радиолярии раннетурнейского возраста установлены в Волго-Уральском бассейне в шести образцах скважины Мелекеская-1 (рис. 1, III; 5) в приграничных с девоном отложениях золотоозерской свиты (Афанасьева, Кононова, 2021; Афанасьева, 2022а, 2022б, 2023б; Афанасьева et al., 2023; Фортунатова и др., 2023).

| Ярус       | Подъярус | Зоны конодонтов                         | Экозоны радиолярий                  |                                                |                           |                                                                              |
|------------|----------|-----------------------------------------|-------------------------------------|------------------------------------------------|---------------------------|------------------------------------------------------------------------------|
|            |          | Алексеев, 2008;<br>Алексеев и др., 2013 | Афанасьева,<br>1987, 2000           | Schwartzapfel and<br>Holdsworth, 1996          | Zhang et al., 2008        | Афанасьева,<br>Кононова, 2021;<br>Афанасьева<br>в Фортунатова и др.,<br>2023 |
| Турнейский | Нижний   | Siphonodella belkai                     | Entactiniidae<br>gen. et sp. indet. |                                                |                           | Spongentactinia oraia                                                        |
|            |          | Siphonodella duplicate                  |                                     | Glanta crinerensis —<br>Protoalbaillella media |                           | Provisocyntra<br>kononovac                                                   |
|            |          | lower                                   |                                     |                                                | Archocyrtium<br>praewandi |                                                                              |
|            |          | Siphonodella sulcata                    |                                     |                                                |                           |                                                                              |

Рис. 3. Экозоны радиолярий нижнетурнейского подъяруса нижнего карбона.

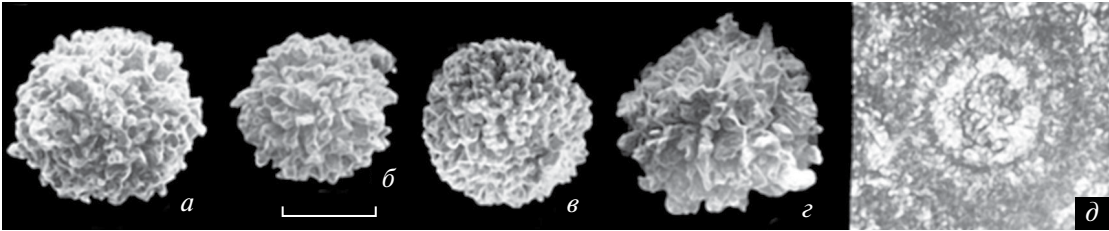


Рис. 4. Радиолярии экозоны *Entactiniidae* gen. et sp. indet., нижнетурнейский подъярус, северный борт Прикаспийской впадины, массив Карачаганак, скважина 21 (инт. 5097–5103 м, обр. 8544) (из: Афанасьева, 2000, табл. 130, фиг. 24–28): *а–д* – *Entactiniidae* gen. et sp. indet. (штрих = 90 мкм): *а* – экз. ПИН, № 5507/00126; *б* – экз. ПИН, № 5507/00206; *в* – экз. ПИН, № 5507/00210; *г* – экз. ПИН, № 5507/00219; *д* – экз. ПИН, № 5507/00601, шлиф.

Изменение таксономического состава комплексов и прекрасная сохранность радиолярий позволяют установить в нижнетурнейских отложениях скв. Мелекесская-1 две сменяющие друг друга снизу вверх экозоны (рис. 3): *Provisocyntra kononovae* и *Spongentactinia oraia*, которые рассматриваются в объеме двух конодонтовых зон: *Siphonodella duplicata* и *Siphonodella belkai*.

### Экозона *Provisocyntra kononovae*

Экозона *Provisocyntra kononovae* представлена 18 видами радиолярий (рис. 5; 6, фиг. 15–32). Она характеризуется численным преобладанием своеобразного вида *Provisocyntra kononovae* Afanasieva, 2022, характерного только для нижней части разреза золотоозерской свиты. Экозона рассматривается в объеме конодонтовой зоны *Siphonodella duplicata*.

Ассоциация радиолярий отличается ярким доминированием сферических пористых *Sphaerellaria* (55.6%), насчитывающих 10 видов

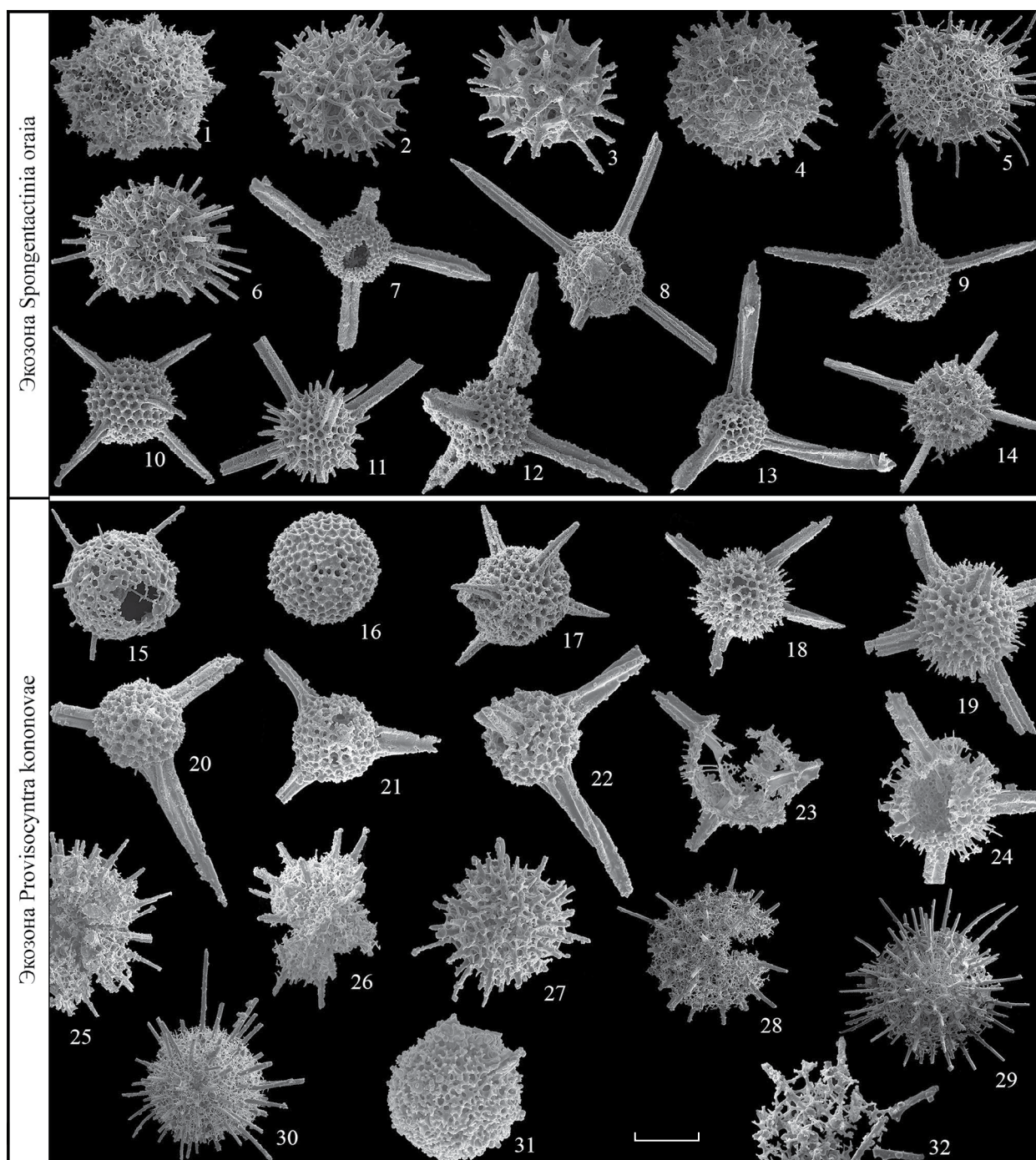
(рис. 6, фиг. 15–24): *Borisella* cf. *bykovae* Afanasieva, 2000, *Duplexia* cf. *foremanae* (Ormiston et Lane, 1976), *Entactinia vulgaris* Won, 1983, *E. mariannae* Afanasieva et Amon, 2017, *E. zaitsevae* Afanasieva, 2023, *Radiobisphaera* cf. *nazaroviana* Won, 1997, *R. sp. F*, *Triaenosphaera fortunatovae* Afanasieva, 2023, *T. sicarius* Deflandre, 1973, *T. spiroacus* Afanasieva, 2023.

Сетчато-губчатые *Spumellaria* (38.9%) представлены семью видами и играют второстепенную роль в ассоциации радиолярий (рис. 6, фиг. 25–31): *Duodecimentactinia* cf. *ampla* Won, 1997, *Provisocyntra magniporosa* Afanasieva, 2022, *P. cassicula* Nazarov et Ormiston, 1987, *P. valminazae* Afanasieva, 2022, *P. grandis* Afanasieva, 2022, *P. kononovae* Afanasieva, 2022, *Spongentactinia* cf. *diplostraca* (Foreman, 1963).

Среди иглистых *Aculearia* определен только один вид *Ceratoikiscum* cf. *araneosum* Afanasieva, 2000 (рис. 6, фиг. 32).

| Система                                                       | Каменноугольная                |                 |               |      |                              |           |
|---------------------------------------------------------------|--------------------------------|-----------------|---------------|------|------------------------------|-----------|
| Отдел                                                         | Нижний (Миссисипий)            |                 |               |      |                              |           |
| Ярус                                                          | Турнейский                     |                 |               |      |                              |           |
| Подъярус                                                      | Нижний                         |                 |               |      |                              |           |
| Свита                                                         | Золотоозёрская                 |                 |               |      |                              |           |
| Зоны конодонтов                                               | <i>Siphonodella duplicata</i>  |                 |               |      | <i>Siphonodella belkai</i>   |           |
| Экозоны радиолярий                                            | <i>Provisocyntra kononovae</i> |                 |               |      | <i>Spongentactinia oraia</i> |           |
| Интервал (м)                                                  | 1893.92 – 1893.3               | 1888.25– 1887.5 | 1883.7–1883.2 |      | 1883.2–1881.7                |           |
| Радиолярии                                                    | Образец                        | 6989            | 6956          | 6928 | 6925                         | 6916 6914 |
| <i>Entactinia vulgaris</i> Won, 1983                          |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Ceratoikiscum</i> cf. <i>araneosum</i> Afanasieva, 2000    |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Duodecimentactinia</i> cf. <i>ampla</i> Won, 1997          |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Provisocyntra kononovae</i> Afanasieva, 2022               |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Radiobisphaera</i> cf. <i>nazaroviana</i> Won, 1997        |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Radiobisphaera</i> sp. F                                   |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Spongentactinia</i> cf. <i>diplostraca</i> (Foreman, 1963) |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Triaenosphaera sicarius</i> Deflandre, 1973                |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Entactinia zaitsevae</i> Afanasieva, 2023                  |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Provisocyntra cassicula</i> Nazarov et Ormiston, 1987      |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Triaenosphaera fortunatovae</i> Afanasieva, 2023           |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Triaenosphaera spiroacus</i> Afanasieva, 2023              |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Entactinia mariannae</i> Afanasieva et Amon, 2017          |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Provisocyntra magniporosa</i> Afanasieva, 2022             |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Provisocyntra valminazae</i> Afanasieva, 2022              |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Provisocyntra grandis</i> Afanasieva, 2022                 |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Borisella</i> cf. <i>bykovae</i> Afanasieva, 2000          |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Duplexia</i> cf. <i>foremanae</i> (Ormiston et Lane, 1976) |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Adamasirad cathedrarius</i> Afanasieva, 2000               |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Nestelliana grassiclata</i> Afanasieva, 2022               |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Nestelliana glomerata</i> Afanasieva, 2022                 |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Spinoalium melekesensis</i> Afanasieva, 2019               |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Spongentactinia altasulcata</i> (Won, 1983)                |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Spongentactinia oraia</i> Afanasieva, 2023                 |                                |                 |               |      |                              |           |
| <i>Entactinia parapycnoclada</i> Nazarov et Ormiston, 1985    |                                |                 |               |      |                              |           |

**Рис. 5.** Распространение радиолярий в нижнетурнейских отложениях золотоозерской свиты скв. Мелекесская-1 (по М.С. Афанасьевой из: Фортунатова и др., 2023, рис. 68 с изменением и дополнением). Цветом выделены интервалы распространения радиолярий в двух экозонах.



**Рис. 6.** Раннетурнейские радиоларии, Волго-Уральский регион, скв. Мелекесская-1, экозона *Spongentactinia oraia* (фиг. 1–14) и экозона *Provisocyntra kononovae* (фиг. 15–32) (по М.С. Афанасьевой из: Afanasieva et al., 2023, рис. 8, и Фортунатова и др., 2023, табл. 4 и 5, с изменениями и дополнением): 1 – *Adamasirad cathedrarius* Afanasieva, 2000 (штрих = 65 мкм); 2 – *Nestelliana glomerosa* Afanasieva, 2022 (68 мкм); 3 – *N. grassiclatrata* Afanasieva, 2022 (65 мкм); 4 – *Provisocyntra cassicula* Nazarov et Ormiston, 1987 (100 мкм); 5 – *P. magniporosa* Afanasieva, 2022 (85 мкм); 6 – *P. valminazae* Afanasieva, 2022 (135 мкм); 7 – *Spongentactinia altasulcata* (Won, 1983) (75 мкм); 8 – *S. oraia* Afanasieva, 2023 (128 мкм); 9 – *Entactinia zaitsevae* Afanasieva, 2023 (84 мкм); 10 – *E. mariannae* Afanasieva et Amon, 2017 (81 мкм); 11 – *E. parapycnoclada* Nazarov et Ormiston, 1985 (112 мкм); 12 – *Triaenosphaera fortunatovae* Afanasieva, 2023 (68 мкм); 13 – *T. spiroacus* Afanasieva, 2023 (76 мкм); 14 – *Spinoalius melekessensis* Afanasieva, 2019 (128 мкм); 15 – *Borisella* cf. *bykovae* Afanasieva, 2000 (85 мкм); 16 – *Duplexia* cf. *foremanae* (Ormiston et Lane, 1976) (78 мкм); 17 – *Entactinia vulgaris* Won, 1983 (112 мкм); 18 – *E. mariannae* Afanasieva et Amon, 2017 (73 мкм); 19 – *E. zaitsevae* Afanasieva, 2023 (73 мкм); 20 – *Triaenosphaera fortunatovae* Afanasieva, 2023 (76 мкм); 21 – *T. sicarius* Deflandre, 1973 (73 мкм); 22 – *T. spiroacus* Afanasieva, 2023 (66 мкм); 23 – *Radiobisphaera* cf. *nazaroviana* Won, 1997 (81 мкм); 24 – *R. sp. F* (73 мкм); 25 – *Duodecimentactinia* cf. *ampla* Won, 1997 (87 мкм); 26 – *Provisocyntra magniporosa* Afanasieva, 2022 (150 мкм); 27 – *P. cassicula* Nazarov et Ormiston, 1987 (148 мкм); 28 – *P. valminazae* Afanasieva, 2022 (124 мкм); 29 – *P. grandis* Afanasieva, 2022 (235 мкм); 30 – *P. kononovae* Afanasieva, 2022 (64 мкм); 31 – *Spongentactinia* cf. *diplostraca* (Foreman, 1963) (53 мкм); 32 – *Ceratoikiscum* cf. *araneosum* Afanasieva, 2000 (53 мкм). Белой линией отмечена граница между экозонами радиоларий.

### Экозона *Spongectactinia oraia*

Экозона *Spongectactinia oraia* менее разнообразна и объединяет 14 видов (рис. 5; 6, фиг. 1–14). На основе распространения вида *Spongectactinia oraia* Afanasieva, 2023 только в верхней части разреза золотоозерской свиты экозона получила название *Spongectactinia oraia* и рассматривается в объеме конодонтовой зоны *Siphonodella belkai*.

Среди радиолярий экозоны доминируют сетчато-губчатые *Spumellaria* (57.1%), которые представлены восемью видами (рис. 6, фиг. 1–8): *Adamasirad cathedrarius* Afanasieva, 2000, *Nestelliana glomerata* Afanasieva, 2022, *N. grassiclatrata* Afanasieva, 2022, *Provisocyntra cassicula* Nazarov et Ormiston, 1987, *P. magniporosa* Afanasieva, 2022, *P. valminazae* Afanasieva, 2022, *Spongectactinia altasulcata* (Won, 1983), *S. oraia* Afanasieva, 2023.

Пористые *Sphaerellaria* насчитывают шесть видов (42.9%) и занимают подчиненное место в ассоциации (рис. 6, фиг. 9–14): *Entactinia zaitsevae* Afanasieva, 2023, *E. mariannae* Afanasieva et Amon, 2017, *E. parapycnoclada* Nazarov et Ormiston, 1985, *Spinoalius melekessensis* Afanasieva, 2019, *Triaenosphaera fortunatovae* Afanasieva, 2023, *T. spiroacus* Afanasieva, 2023.

### Инверсия доминирующих морфотипов

Анализ видового состава радиолярий из нижней экозоны *Provisocyntra kononovae* и верхней экозоны *Spongectactinia oraia* выявил инверсию доминирующих морфотипов *Sphaerellaria* и *Spumellaria*, что указывает на изменение условий обитания в разных экологических зонах шельфа (рис. 7, А):

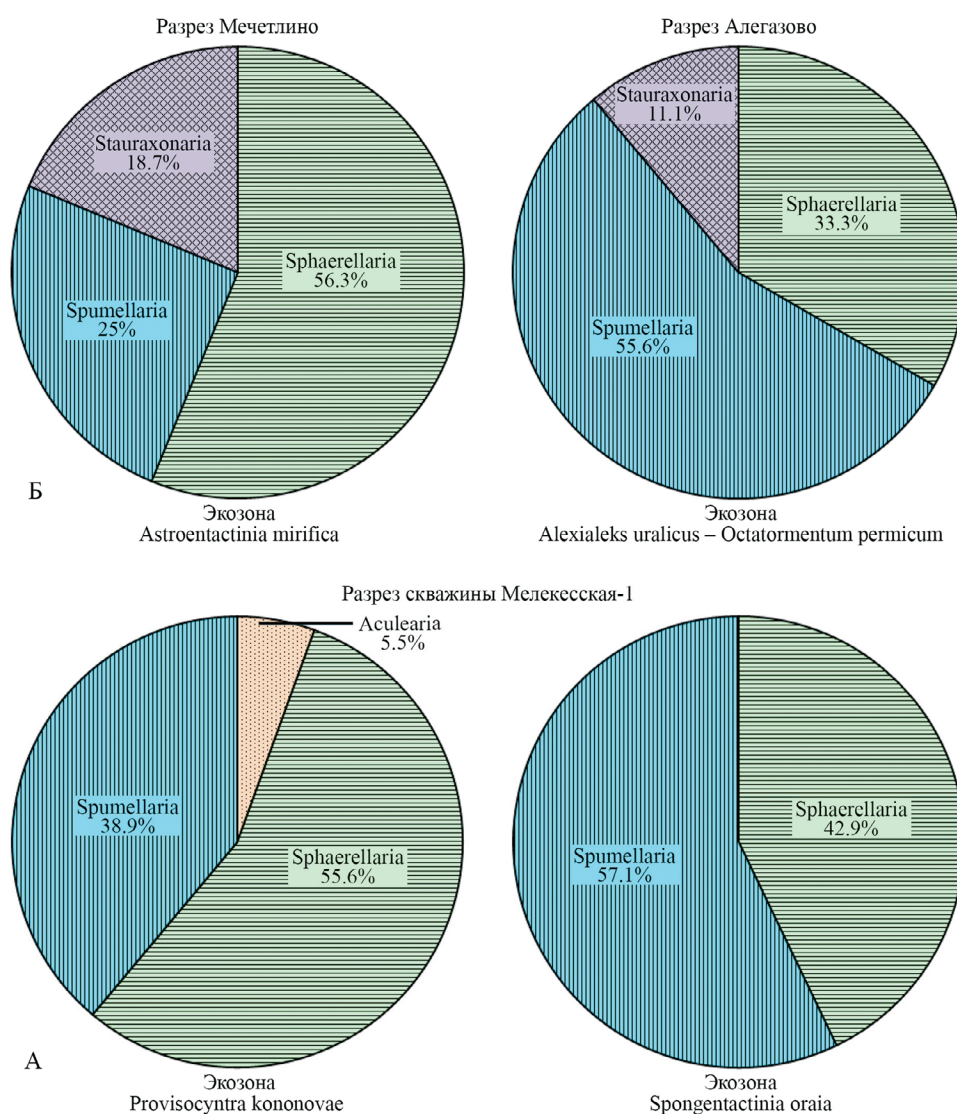
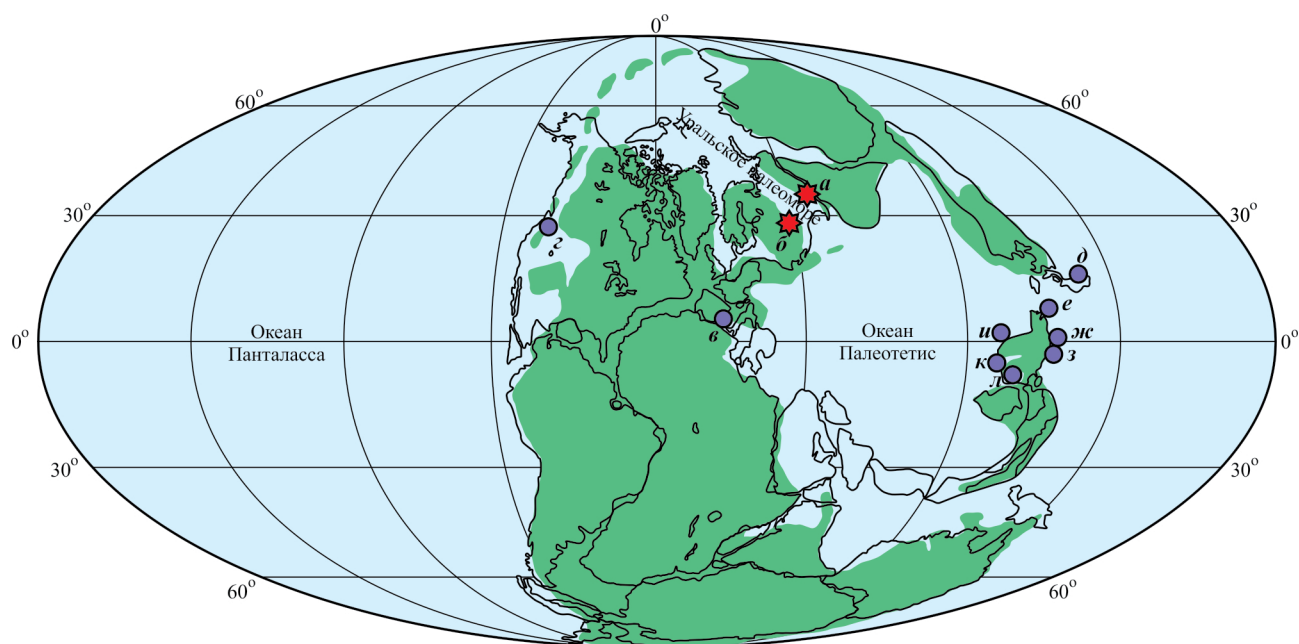


Рис. 7. Соотношение классов радиолярий в экозонах раннего турне нижнего карбона в скв. Мелекесская-1 (А) и кунгурского яруса нижней перми в разрезах Мечетлино и Алегазово (Б).



**Рис. 8.** Распространение радиолярий в кунгурских отложениях нижней перми: а, б – Россия: (а) Южный Урал, р. Ай, разрез Алегазово (Kozur, Mostler, 1989; Амон, 1999; Амон, Chernykh, 2004; Афанасьева, 2023а; Afanasieva, 2023), (б) Южный Урал, р. Юрюзань, разрез Мечетлино (Chernykh et al., 2022; Афанасьева, 2023а; Afanasieva, 2023); в – Италия, Сицилия (Catalano et al., 1989); г – США, Невада (Holdsworth, Jones, 1980); д – Япония, префектура Киото (Ishiga et al. 1982); е–л – Китай: (е) провинция Ляонин (Sheng, Wang, 1985), (ж) провинция Цзянсу (Sheng, Wang, 1985; Wang, 1993; Wang et al., 1994), (з) провинция Аньхой (Wang, 1993; Wang et al., 1994), (и) провинция Цинхай (Zhao et al., 2016), (к) провинция Юньнань (Wang et al., 1994), (л) провинция Гуанси (Wang et al., 1994; Xian, Zhang, 1998; Zhang et al., 2010).

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

– от более глубоководных условий с доминирующими видами пористых *Sphaerellaria*,

– к относительно мелководным обстановкам, в условиях которых преобладали сетчато-губчатые *Spumellaria*.

### РАДИОЛЯРИИ КУНГУРА

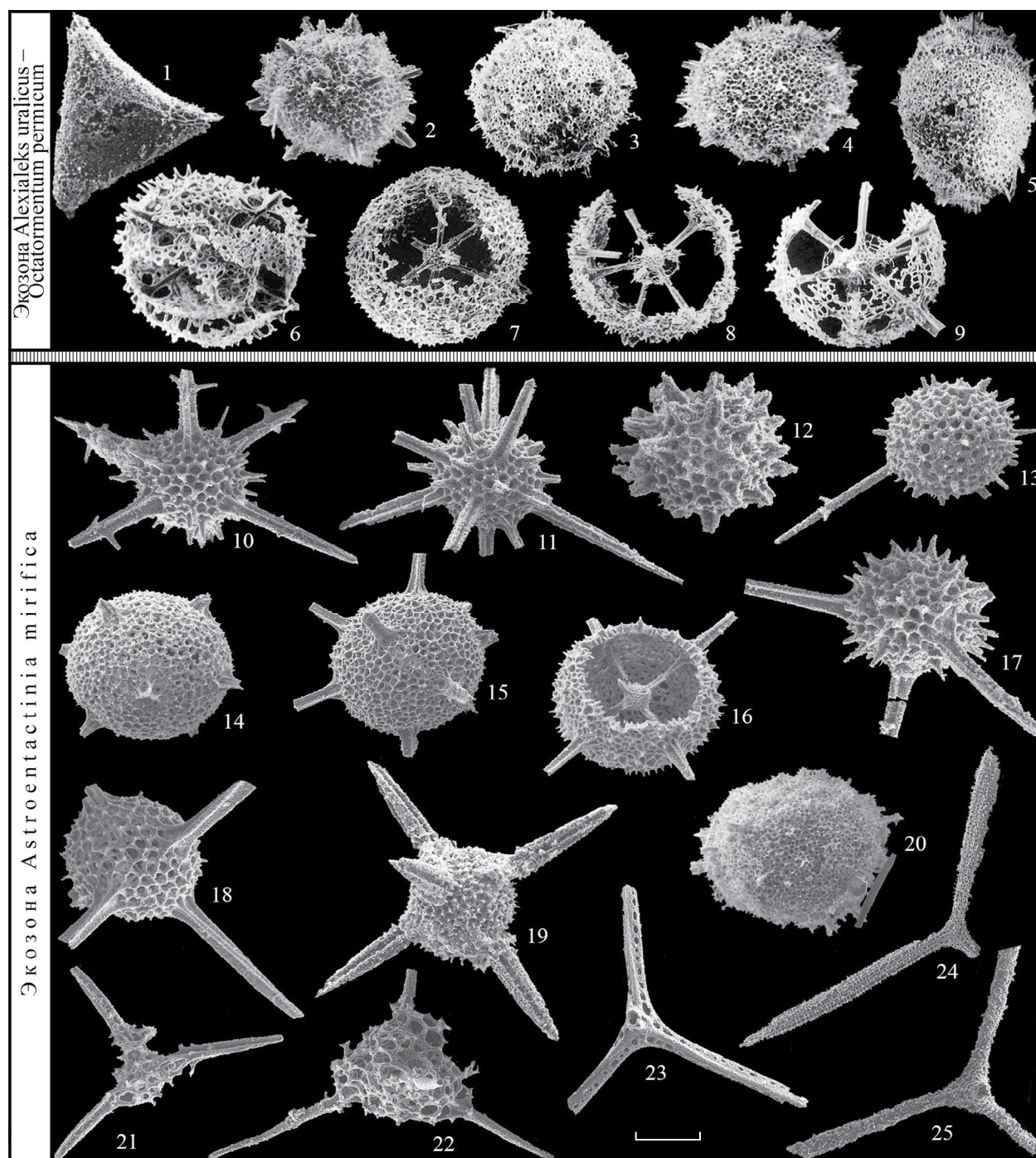
Коцур (Kozur, 1980) впервые установил в отложениях иренского горизонта кунгурского яруса (рис. 1, I; 8, а) новый род и вид *Ruzhencevispongia uralicus* Kozur, 1980 (рис. 9, фиг. 1). Описание этого вида положило начало истории изучения кунгурских радиолярий.

Б.Б. Назаров и А. Ормистон (Nazarov, Ormiston, 1986) были первыми, кто установил монотаксонную ассоциацию радиолярий *Ruzhencevispongia uralicus* в объеме одного вида, но они рассматривали ее в пределах верхней части байгенджинского горизонта артинского яруса. Однако в статье Коцура (Kozur, 1980) конкретно указано местонахождение образца с радиоляриями из низов верхнекунгурских отложений (основание кошелевской свиты) на правом берегу р. Ай у с. Алегазово (Мовшович и др., 1979; Kozur, 1980).

Е.В. Мовшович и др. (1979) определили в образце из разреза Алегазово *Neostreptognathodus reoupensis* Behnken, 1975. Этот вид конодонтов, по мнению В.В. Черных (2006, с. 63), распространен в саргинском горизонте артинского яруса и саранинском и филипповском горизонтах кунгурского яруса. Так что ссылка Назарова и Ормистона (Nazarov, Ormiston, 1986) на артинский возраст отложений в 1980-е гг. в какой-то степени была правомерной.

Вместе с тем, в других работах Назаров и Ормистон (Nazarov, Ormiston, 1985; 1993; Назаров, 1988; Назаров, Ормистон, 1990) ассоциацию радиолярий *Ruzhencevispongia uralicus* больше не рассматривали и не упоминали.

Позже, вероятно, именно в этом местонахождении у с. Алегазово на правом берегу р. Ай из отложений иренского горизонта Черных (2006, с. 61) установил новый вид конодонтов *Neostreptognathodus imperfectus* Chernykh, 2006. Используя новый вид, он выделил в этом горизонте одноименную зону (Черных, 2006, с. 25) (рис. 10).



**Рис. 9.** Кунгурские радиоларии Южного Урала из разреза Алегазово, экозона *Alexialeks uralicus*–*Octatormentum permicum* (фиг. 1–9) и разреза Мечетлино, экозона *Astroentactinia mirifica* (фиг. 10–25): 1 – *Ruzhencevispongus uralicus* Kozur, 1980 (штрих = 58 мкм); 2 – *Copicyntra ruzhencevi ruzhencevi* Kozur et Mostler, 1989 (50 мкм); 3 – *C. fragilispinosa* Kozur et Mostler, 1989 (50 мкм); 4 – *C. ruzhencevi gracilispinosa* Kozur et Mostler, 1989 (50 мкм); 5 – *Copielintra oviformis* (Kozur et Mostler, 1989) (50 мкм); 6 – *Octatormentum permicum* (Kozur et Mostler, 1989) (50 мкм); 7 – *Alexialeks distinctus* Afanasieva, 2023 (58 мкм); 8 – *A. alius* Afanasieva, 2023 (75 мкм); 9 – *A. uralicus* (Kozur et Mostler, 1989) (50 мкм); 10 – *Apophysiacus sakmaraensis* (Kozur et Mostler, 1989) (90 мкм); 11 – *Astroentactinia mirifica* Afanasieva, 2023 (100 мкм); 12 – *A. incisa* Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986 (78 мкм); 13 – *Borisella* sp. K (77 мкм); 14 – *Helioentactinia parvispina* Afanasieva, 2023 (100 мкм); 15 – *H. venusta* Afanasieva, 2023 (122 мкм); 16 – *Alexialeks distinctus* Afanasieva, 2023 (99 мкм); 17 – *Entactinia mariannae* Afanasieva et Amon, 2017 (78 мкм); 18 – *E. meyeri* (Kozur et Mostler, 1989) (109 мкм); 19 – *Pluristratoentactinia* sp. L (77 мкм); 20 – *Copicyntra ruzhencevi gracilispinosa* Kozur et Mostler, 1989 (78 мкм); 21 – *Tetragregnon* sp. A (122 мкм); 22 – *T. vimineum* Amon, Braun et Chuvashov, 1990 (120 мкм); 23 – *Quadrirremis nevadensis* Nazarov et Ormiston, 1989 (133 мкм); 24 – *Latentibifistula triacanthophora* Nazarov et Ormiston, 1983 (263 мкм); 25 – *Ormistonella gliptocacus* (Nazarov et Ormiston, 1985) (149 мкм).

Обозначение:  вертикальной штриховкой отмечено отсутствие радиоларий.

В 1989 г. Коцур и Мостлер (Kozur, Mostler, 1989) в отложениях иренского горизонта в разрезе Алегазово (рис. 1, I; 8, а) установили и описали очень интересный и своеобразный комплекс радиолярий прекрасной сохранности (рис. 9, фиг. 1–9). К сожалению, этот уникальный комплекс радиолярий кунгура был несправедливо и незаслуженно проигнорирован.

Э.О. Амон (Амон, 1999) установил в разрезе иренского горизонта на р. Ай у с. Алегазово моноксанный комплекс радиолярий в ранге “слоев с фауной” (рис. 10), основанный на присутствии только одного вида *Ruzhencevisponus uralicus*, описанного в статье Коцура (Kozur, 1980). Однако, к сожалению, Амон в своих работах (Амон, 1999; Амон, Chernykh, 2004) не сослался на статью Назарова и Ормистона (Nazarov, Ormiston, 1986), которые уже установили моноксанный ассоциацию *Ruzhencevisponus uralicus*, и не проанализировал великолепный комплекс радиолярий кунгура, описанный Коцуром и Мостлером (Kozur, Mostler, 1989).

В настоящее время в научной литературе прочно закрепилось представление о присутствии среди биостратонов радиолярий перми двух одноименных зон, отличающихся пространственно-временной приуроченностью и таксономическим составом комплексов:

- моноксанный комплекс радиолярий *Ruzhencevisponus uralicus* из отложений иренского горизонта кунгурского яруса Южного Урала (Амон, 1999; Амон, Chernykh, 2004);

- ассоциация *Follicucullus scholasticus* – *Ruzhencevisponus uralicus*, установленная среди платформенных фаций формации Гуфэн в нижней части маокуйского яруса средней перми Южного Китая (Kuwahara et al. 2007; Aitchison et al., 2017; Nestell et al., 2019).

Дж. Шен и Ю. Цзин (Sheng, Jin, 1994) установили в Южном Китае два яруса: луодианский и сианбоанский в составе чисянского подотдела (рис. 11), который коррелируется с кунгурским ярусом (Henderson, Shen, 2020). В рамках чисянского подотдела выявлено три зоны радиолярий (снизу вверх) (рис. 11): *Albaillella xiaodongensis*, *Albaillella sinuata* и *Pseudoalbaillella ishigai* (Wang et al., 1994; Jin et al., 1999; Wang, Yang, 2007, 2011; Zhao et al., 2016).

В Юго-Западной Японии в этом интервале также установлены три зоны радиолярий (снизу вверх) (рис. 11): *Pseudoalbaillella scalprata*, *Albaillella sinuata* и *Pseudoalbaillella longtanensis* (Ishiga, 1986, 1990; Yao, Kuwahara, 2004; Shimakawa, Yao, 2006).

Ю. Ван и К. Ян (Wang, Yang, 2007, 2011), а также Ч. Чжао с коллегами (Zhao et al., 2016) осуществили корреляцию радиоляриевых зон Южного Китая и Юго-Западной Японии (рис. 11).

**Радиолярии кунгура Южного Урала**

Кунгурские радиолярии Южного Урала уникальны (рис. 9). В настоящее время нигде в мире больше не наблюдается такое биоразнообразие сферических таксонов кунгурских радиолярий при полном отсутствии билатерально-симметричных *Albaillellaria*.

| Система  | Отдел        | Ярус       | Горизонт     | Черных, 2006, 2016                     | Амон, 1999; Amon and Chernykh, 2004 | Afanasyeva, 2023                                           |
|----------|--------------|------------|--------------|----------------------------------------|-------------------------------------|------------------------------------------------------------|
|          |              |            |              | Зоны конодонтов                        | Экозоны радиолярий                  |                                                            |
| Пермская | Приуральский | Кунгурский | Иренский     | <i>Neostreptognathodus imperfectus</i> | <i>Ruzhencevisponus uralicus</i>    | <i>Alexialeks uralicus</i> – <i>Octatormentum permicum</i> |
|          |              |            | Филипповский | <i>Neostreptognathodus clinei</i>      | —                                   | —                                                          |
|          |              |            | Саранинский  | <i>Neostreptognathodus pnevi</i>       | —                                   | <i>Astroentactinia mirifica</i>                            |

Рис. 10. Радиоляриевые экозоны кунгурского яруса Южного Урала России.

| Система  | Отдел       | Подотдел                       | Южный Китай  |                                                                                                                                       | Ю-З Япония                       |                                                                                              |
|----------|-------------|--------------------------------|--------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------|
|          |             |                                | Ярус         | Sheng and Jin, 1994;<br>Wang et al., 1994;<br>Jin et al., 1999;<br>Wang and Yang, 2007, 2011;<br>Zhao et al., 2016<br>Зоны радиолярий | Ярус                             | Ishiga, 1986, 1990;<br>Yao and Kuwahara, 2004;<br>Shimakawa and Yao, 2006<br>Зоны радиолярий |
| Пермская | Янгсингский | Чинсянский                     | Сианбоанский | Pseudoalbaillella ishigai                                                                                                             | Акасаканский<br>(нижняя часть)   | Pseudoalbaillella longtanensis                                                               |
|          |             | Луодиянский<br>(верхняя часть) |              | Albaillella sinuata                                                                                                                   | Набеймский                       | Albaillella sinuata                                                                          |
|          |             |                                |              | Albaillella xiaodongensis                                                                                                             | Сакамазовский<br>(верхняя часть) | Pseudoalbaillella scalprata                                                                  |

Рис. 11. Радиоляриевые зоны кунгурского яруса Южного Китая и Юго-Западной Японии.

Радиолярии кунгура Южного Урала известны из двух местонахождений (рис. 1, I и II):

- (1) иренский горизонт, разрез Алегазово на р. Ай (Kozur, Mostler, 1989);
- (2) саранинский горизонт, разрез Мечетлино на правом берегу р. Юрюзань (Афанасьева, 2023a; Afanasieva, 2023).

Изменение таксономического состава ассоциаций радиолярий в отложениях разрезов Алегазово и Мечетлино позволило установить две экозоны (рис. 10, 12): *Astroentactinia mirifica* для саранинского горизонта и *Alexialeks uralicus* – *Octatormentum permicum* для иренского горизонта (Afanasieva, 2023).

Экозона *Astroentactinia mirifica*

Исследование радиолярий из разреза Мечетлино выявило в основании кунгурского яруса (слой 12) разнообразную ассоциацию радиолярий, представленную 16 видами (рис. 9, фиг. 10–25) (Afanasieva, 2023). Экозона характеризуется численным преобладанием вида *Astroentactinia mirifica* Afanasieva, 2023 в отложениях саранинского горизонта. Она получила свое название на основе максимума частоты встречаемости вида *A. mirifica* в данном биостратиграфическом интервале. Эта экозона рассматривается в объеме конодонтовой зоны *Neostreptognathodus pnevi* (рис. 12).

Ассоциация радиолярий, установленная в основании кунгурского яруса разреза Мечетлино, отличается ярким доминированием сферических пористых *Sphaerellaria* (56.3%), насчитывающих девять видов (рис. 9, фиг. 10–18): *Alexialeks distinctus* Afanasieva, 2023, *Apophysiacus sakmaraensis* (Kozur et Mostler, 1989), *Astroentactinia mirifica* Afanasieva, 2023, *A. inscita* Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, *Borisella* sp. K, *Entactinia mariannae* Afanasieva et Amon, 2017, *E. meyeri* (Kozur et Mostler, 1989), *Helioentactinia parvispina* Afanasieva, 2023, *H. venusta* Afanasieva, 2023.

Сетчато-губчатые *Spumellaria* угнетены (25%) и представлены только четырьмя видами (рис. 9, фиг. 19–22): *Copicyntra ruzhencevi gracilispinosa* Kozur et Mostler, 1989, *Pluristratoentactinia* sp. L, *Tetragregnon* sp. A, *T. vimineum* Amon, Braun et Chuvashov, 1990.

Представители *Stauraxonaria* (18.7%) объединяют всего лишь три вида (рис. 9, фиг. 23–25): *Latentibifistula triacanthophora* Nazarov et Ormiston, 1983, *Ormistonella gliptoacus* (Nazarov et Ormiston, 1985) и *Quadriremis nevadensis* Nazarov et Ormiston, 1989.

Экозона *Alexialeks uralicus* – *Octatormentum permicum*

Комплекс самых молодых радиолярий палеозоя на Южном Урале из разреза Алегазово объединяет девять видов (рис. 9, фиг. 1–9) (Afanasie-

| Система                                                     | Пермская                  |                            |                                              |
|-------------------------------------------------------------|---------------------------|----------------------------|----------------------------------------------|
| Отдел                                                       | Нижний                    |                            |                                              |
| Ярус                                                        | Кунгурский                |                            |                                              |
| Горизонт                                                    | Саранинский               | Филипповский               | Иренский                                     |
| Зоны конодонтов                                             | Neostreptognathodus pnevi | Neostreptognathodus clinei | Neostreptognathodus imperfectus              |
| Экозоны радиолярий                                          | Astroentactinia mirifica  | —                          | Alexialeks uralicus — Octatormentum permicum |
| Радиолярии                                                  | Местонахождение           | 1                          | 2                                            |
| Apophysiacus sakmaraensis (Kozur et Mostler, 1989)          |                           |                            |                                              |
| Astroentactinia inscita Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986 |                           |                            |                                              |
| Astroentactinia mirifica Afanasieva, 2023                   |                           |                            |                                              |
| Borisella sp. K                                             |                           |                            |                                              |
| Entactinia mariannae Afanasieva et Amon, 2017               |                           |                            |                                              |
| Entactinia meyeri (Kozur et Mostler, 1989)                  |                           |                            |                                              |
| Helioentactinia parvispina Afanasieva, 2023                 |                           |                            |                                              |
| Helioentactinia venusta Afanasieva, 2023                    |                           |                            |                                              |
| Latentibifistula triacanthophora Nazarov et Ormiston, 1983  |                           |                            |                                              |
| Ormistonella gliptoaca (Nazarov et Ormiston, 1985)          |                           |                            |                                              |
| Pluristratoentactinia sp. L                                 |                           |                            |                                              |
| Quadrimeris nevadensis Nazarov et Ormiston, 1989            |                           |                            |                                              |
| Tetragregnon sp. A                                          |                           |                            |                                              |
| Tetragregnon vimineum Amon, Braun et Chuvashov, 1990        |                           |                            |                                              |
| Alexialeks distinctus Afanasieva, 2023                      |                           |                            |                                              |
| Copicyntra ruzhencevi gracilispinosa Kozur et Mostler, 1989 |                           |                            |                                              |
| Alexialeks alius Afanasieva, 2023                           |                           |                            |                                              |
| Alexialeks uralicus (Kozur et Mostler, 1989)                |                           |                            |                                              |
| Copicyntra fragilispinosa Kozur et Mostler, 1989            |                           |                            |                                              |
| Copicyntra ruzhencevi ruzhencevi Kozur et Mostler, 1989     |                           |                            |                                              |
| Copiellintra oviformis (Kozur et Mostler, 1989)             |                           |                            |                                              |
| Octatormentum permicum (Kozur et Mostler, 1989)             |                           |                            |                                              |
| Ruzhencevispongos uralicus Kozur, 1980                      |                           |                            |                                              |

**Рис. 12.** Распространение радиолярий в кунгурских отложениях Южного Урала: 1 — р. Юрюзань, разрез Мечетлино (Афанасьева, 2023а; Afanasieva, 2023); 2 — р. Ай, разрез Алагазово (Kozur, 1980; Kozur, Mostler, 1989; Афанасьева, 2023а; Afanasieva, 2023). Знаками  и “—” отмечены интервалы отсутствия информации о радиоляриях. Цветом выделены интервалы распространения радиолярий в двух экозонах.

ва, 2023). На основе численного преобладания видов *Alexialeks uralicus* (Kozur et Mostler, 1989) и *Octatormentum permicum* (Kozur et Mostler, 1989), характерных только для отложений иренского горизонта, экозона получила свое название и рассматривается в объеме конодонтовой зоны *Neostreptognathodus imperfectus* (рис. 12).

Среди радиолярий доминируют сферические сетчато-губчатые *Spumellaria* (55.6%), представленные пятью видами (рис. 9, фиг. 2–6): *Copicyntra fragilispinosa* Kozur et Mostler, 1989, *C. ruzhencevi ruzhencevi* Kozur et Mostler, 1989, *C. ruzhencevi gracilispinosa* Kozur et Mostler, 1989, *Copiellintra oviformis* (Kozur et Mostler, 1989) и *Octatormentum permicum* (Kozur et Mostler, 1989).

Сферические пористые *Sphaerellaria* объединяют три вида и занимают подчиненное место в ассоциации (33.3%) (рис. 9, фиг. 7–9): *Alexialeks distinctus* Afanasieva, 2023, *A. alius* Afanasieva, 2023 и *A. uralicus* (Kozur et Mostler, 1989).

Радиолярии из класса *Stauraxonaria* представлены только одним видом *Ruzhencevispongos uralicus* Kozur, 1980 (11.1%) (рис. 9, фиг. 1).

### Инверсия доминирующих морфотипов

Кунгурский век, как правило, характеризуется относительно низким уровнем моря (Henderson, Shen, 2020). В кунгурском веке Южного Урала постепенно исчезает доминирование богатой морской биоты артинского века. Анализ разнообразных окаменелостей из артинских и кунгурских отложений разреза Мечетлино позволил проследить смену глубоководной морской обстановки конца артинского века более мелководными условиями в начале кунгурского века (Черных и др., 2018).

Исследование ассоциации радиолярий из саранинского горизонта кунгура в разрезе Мечетлино и сравнение ее с более молодым комплексом радиолярий из иренского горизонта разреза

Алегазово подтверждает гипотезу о наступлении более мелководных морских условий в начале кунгурского века. Кроме того, анализ изменения видового состава комплексов радиолярий из отложений саранинского и иренского горизонтов позволил выявить в ассоциациях радиолярий инверсию доминирующих морфотипов *Sphaerellaria* и *Spumellaria*. Это позволяет допустить возможность изменения условий обитания радиолярий в разных экологических частях шельфа (рис. 7, Б):

- от относительно более глубоководных в саранинское время (разрез Мечетлино), характеризующихся доминированием пористых морфотипов *Sphaerellaria*,

- до менее глубоководных в иренское время (разрез Алегазово), отличающихся преобладанием сетчато-губчатых морфотипов *Spumellaria*.

### БИОРАЗНООБРАЗИЕ РАДИОЛЯРИЕВЫХ СООБЩЕСТВ И УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ

Экологические условия обитания влияют на богатство и разнообразие радиоляриевых ассоциаций, которые связаны с приуроченностью к разным глубинам морей и океанов. Имеющиеся данные позволяют предположить существование морских и океанических ассоциаций радиолярий. Они различаются как по видовому составу и характеру морфологических особенностей скелетов, так и по количественному соотношению таксонов высокого ранга (классов) (Кругликова, 1981, 1984, 1990; Афанасьева, 2000). В связи с этим таксономические различия между комплексами радиолярий из разрезов одного возраста зависели от условий осадконакопления и, особенно, от глубин бассейнов (Петрушевская, 1986; Афанасьева и др., 2005; Xiao et al., 2021).

#### Вертикальное распределение радиолярий в водах палеобассейнов

Коцур (Kozur, 1993) впервые предложил ранжирование глубины вертикального распределения радиолярий в водах палеоокеанов на примере богатой фауны радиолярий поздней перми Сицилии. Последующие статистические исследования разных ученых (Kuwahara et al., 2005; He et al., 2008, 2011; Feng, Algeo, 2014; Xiao et al., 2017, 2021) подтвердили концепцию Коцура (Kozur, 1993) о влиянии глубины прижизненного обитания на доминирование высоких таксонов в ассоциациях пермских радиолярий.

Согласно результатам исследований Коцура (Kozur, 1993) и более поздним изысканиям многих исследователей (Kuwahara et al., 2005; He

et al., 2008, 2011; Feng, Algeo, 2014; Xiao et al., 2017, 2021), характерными интервалами обитания пермских радиолярий являются, преимущественно, следующие водные толщи:

- (1) сферические сетчато-губчатые *Spumellaria* встречаются в основном на мелководье, на глубинах до 60 м;

- (2) сферические пористые *Sphaerellaria* и ставраконные *Latentifistularia* с длинными лучами-руками осваивали глубины 60–200 м;

- (3) билатерально-симметричные *Albaillellaria* предпочитали глубокие воды (более 200 м) открытого океана и обитали, в основном, на глубинах 500–600 м.

#### Танато-, тафо- и ориктоценозы радиолярий

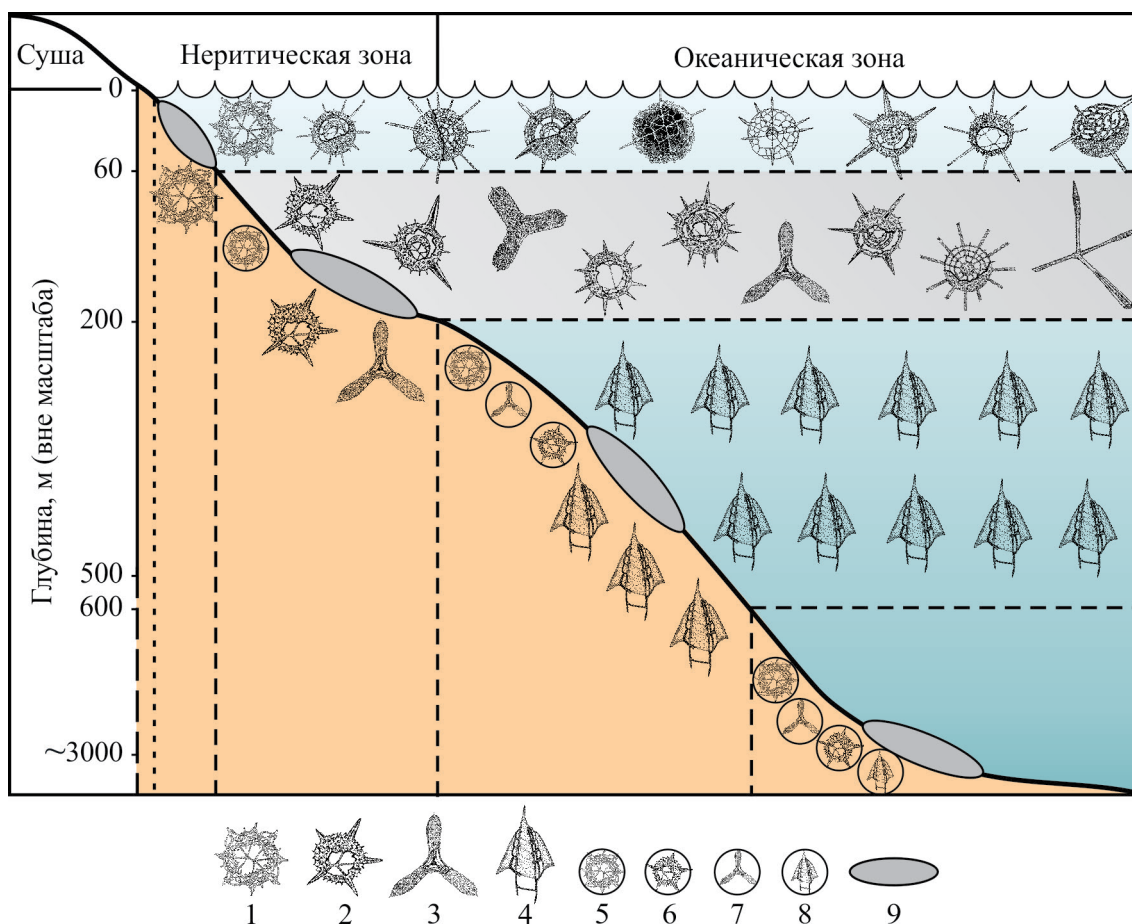
Танато- и тафоценозы радиолярий могут образовываться во всех зонах морей и океанов и потенциально могут содержать все таксоны радиолярий, обитавших во всем объеме водной толщи вне зависимости от глубины палеобассейна (рис. 13). В формировании танато- и тафоценозов радиолярий основное участие принимают популяции из тех биотопов, которые располагаются в интервале глубин до 500–600 м. При этом собственно глубина бассейна в данном районе значения не имеет. Таким образом, основной “радиоляриевый дождь” приходит из водной толщи, не превышающей 500–600 м (Афанасьева и др., 2005; Afanasieva et al., 2005).

Вместе с тем следует помнить, что далеко не все радиолярии имели возможность перейти из живого биоценоза в танато-, тафо- и ориктоценоз. Максимальная концентрация скелетов радиолярий в современных донных осадках по данным М.Г. Петрушевской (1981, 1986) составляет 10–30%. По оценке П. Де Вевера с коллегами (De Wever et al., 1994, 2001), не более 30–50% раковин от общей продукции популяций радиолярий в водном столбе достигает океанического (морского) дна.

Кроме того, еще в 1986 г. Петрушевская обратила внимание на закономерность перехода радиолярий сначала в осадок, а затем в литифицированные отложения (Петрушевская, 1986, с. 73): “после диагенеза, когда аморфный кремнезем кристаллизуется, целых скелетов радиолярий остается сравнительно немного, вероятно, в десятки раз меньше, чем было в рыхлом осадке”, т.е. около 1–3–5%.

#### Сохранность и разрушение скелетов радиолярий

Переход живых организмов в ископаемое состояние представляет собой непрерывный про-



**Рис. 13.** Распределение радиоларий в водной толще и осадке: переход из биоценоза в тафоценоз и ориктоценоз. Обозначения: 1–4 – доминантные обитатели водных толщ на разных глубинах: (1) – Spumellaria, (2) – Sphaerellaria, (3) – Stauraxonaria, (4) – Albaillellaria; 5–8 – таксоны тафо- и ориктоценозов из вышерасположенных водных слоев, которые устояли от растворения: (5) – Spumellaria, (6) – Sphaerellaria, (7) – Stauraxonaria, (8) – Albaillellaria; 9 – ориктоценозы.

цесс преобразования скелетов, зависящий от геологической обстановки. Скелеты радиоларий начинают растворяться сразу же после гибели организма, которая сопровождается распадом цитоплазмы клетки и изменением защищающей органической матрицы скелета. Сохранность и разрушение скелетов радиоларий связаны с изменением в процессе fossilization характера взаимоотношений органического и минерального компонентов скелета (Голубев, 1981, 1984, 1987; Björklund, Goll, 1986; Афанасьева, 1990, 2000).

После смерти организма и распада цитоплазмы клетки нефossilизированные скелеты радиоларий сохраняли свою форму только благодаря “цементации” глобул кремнезема органическими ламеллами остаточной органической матрицы, которые препятствовали контакту и слиянию соседних минеральных единиц.

Постепенное преобразование органической матрицы скелета сопровождалось, с одной сто-

роны, ее полной деструкцией и, как следствие, распадом скелетов на отдельные структурные элементы, а с другой – дублированием органических ламелл остаточной органической матрицы, увеличивающим прочность скелета (Голубев, 1981, 1984, 1987; Афанасьева, 1990, 2000). Относительное содержание органической матрицы в скелетах живых организмов достигает 20–30%, что препятствует контакту и слиянию соседних минеральных единиц. В fossilизированном скелете содержание остаточной органической матрицы не превышает 1% (Голубев, 1981, 1984, 1987).

Таким образом, на избирательную сохранность радиоларий влияет фактор перехода организма из водной среды в донный осадок и дальнейшее преобразование скелета в процессе литогенеза: (1) сначала в составе донных осадков на стадии седиментогенеза, (2) затем в литифицированных отложениях периода диагенеза,

(3) и вплоть до физико-химически измененных пород на стадии катагенеза (Голубев, 1981, 1987; Вассоевич, 1986, 1990; Кеннетт, 1987; Афанасьева, 1990, 2000).

### Отличие морских и океанских ассоциаций радиолярий

Анализ таксономического состава радиолярий карбона и перми из разных регионов Земли показал отличие морских и океанских ассоциаций радиолярий. Например, в достоверных раннетурнейских глубоководных палеобассейнах Оклахомы доминировали билатерально-симметричные *Albaillellaria* и радиолярии с пиломом (Cheng, 1986; Schwartzapfel, Holdsworth, 1996). В глубоководных палеобассейнах Китая и Японии в поздней перми также доминировали билатерально-симметричные *Albaillellaria* (Kuwahara et al., 2005; He et al., 2008, 2011; Feng, Algeo, 2014; Xiao et al., 2017, 2021).

Богатство и разнообразие раннетурнейских и кунгурских ассоциаций радиолярий Уральского палеоморя были обусловлены экологическими условиями морского шельфа, в водах которого, в целом, преобладали сферические таксоны *Sphaerellaria* и *Spumellaria*. При этом следует отметить, что среди ассоциаций радиолярий раннего турне и кунгура наблюдается изменение во времени таксономического состава экзон и инверсия доминирующих пористых и губчато-сетчатых высоких таксонов: классов *Sphaerellaria* и *Spumellaria*.

Это дает основание предполагать возможность изменения условий обитания радиолярий в разных экологических частях шельфа (рис. 7, А, Б):

- относительно более глубоководные водные толщи характеризуются доминированием пористых морфотипов *Sphaerellaria*: начало раннего турне (экзона *Provisocyntra kononovae*, скважина Мелекесская-1) и саранинское время кунгурского века (экзона *Astroentactinia mirifica*, разрез Мечетлино);
- менее глубоководные части шельфа отличаются преобладанием губчато-сетчатых морфотипов *Spumellaria*: конец раннего турне (экзона *Spongentactinia oraia*, скважина Мелекесская-1) и иренское время кунгурского века (экзона *Alexialexis uralicus*—*Octatortementum permicum*, разрез Алегазово).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологические условия обитания влияют на богатство и разнообразие радиоляриевых ассо-

циаций, которые связаны с приуроченностью к морским или океаническим акваториям. Они различаются как по видовому составу и характеру морфологических особенностей скелетов, так и по количественному соотношению таксонов высокого ранга (классов).

Использование относительного соотношения таксонов высокого ранга на уровне классов в качестве индикатора изменения условий палеосреды представляет собой методологический подход для решения вопросов биоразнообразия и палеоэкологии радиолярий.

Существуют важные морфологические отличия доминирующих высоких таксонов (классов) радиолярий, обитавших на разных глубинах: (1) комплексы из глубоководных отложений палеоокеанов, (2) комплексы из относительно мелководных отложений шельфа палеоморей.

Характерными интервалами обитания пермских радиолярий являются, преимущественно, следующие водные толщи (Kozur, 1993) (рис. 13):

- (1) сферические сетчато-губчатые *Spumellaria* встречаются, в основном, на мелководье, на глубинах до 60 м;
- (2) сферические пористые *Sphaerellaria* и ставраксонные *Latentifistularia* с длинными лучами-руками осваивали глубины 60–200 м;
- (3) билатерально-симметричные *Albaillellaria* предпочитали глубокие воды (более 200 м) открытого океана и обитали, в основном, на глубинах 500–600 м.

В палеоморях карбона и перми билатерально-симметричные *Albaillellaria* практически не известны. Здесь доминировали сферические *Spumellaria* и *Sphaerellaria*.

В условиях шельфа палеоморей отмечена “конкуренция” между радиоляриями с пористым скелетом из класса *Sphaerellaria* и радиоляриями с сетчато-губчатым скелетом из класса *Spumellaria*.

На избирательную сохранность радиолярий влияет фактор перехода живого организма из водной среды в донный осадок и дальнейшее преобразование скелета в процессе литогенеза (Голубев, 1981, 1984, 1987; Петрушевская, 1981, 1986; Bjørklund, Goll, 1986; Афанасьева, 1990, 2000; De Wever et al., 1994, 2001):

- опаловые скелеты радиолярий начинают растворяться сразу же после гибели организма;
- в современных океанах не более 10–30–50% скелетов радиолярий достигают дна;

- в породе остается в десятки раз меньше радиолярий, чем их было в рыхлом осадке, т.е. менее 5%.

Анализ изменения во времени видового состава комплексов радиолярий из отложений раннего турне и кунгура Уральского палеоморя выявил в ассоциациях радиолярий инверсию доминирующих морфотипов *Sphaerellaria* и *Spumellaria*. Это позволяет допустить возможность изменения условий обитания радиолярий в разных экологических частях шельфа (рис. 7, А, Б): от относительно более глубоководных, характеризующихся доминированием пористых морфотипов *Sphaerellaria*, до менее глубоководных, отличающихся преобладанием сетчато-губчатых морфотипов *Spumellaria*.

Изменение таксономического состава радиолярий и инверсия доминирующих морфотипов *Sphaerellaria* и *Spumellaria* в сменяющих друг друга экотонах радиолярий раннего турне и кунгура Уральского палеоморя (рис. 7, А, Б) подтверждают концепцию Коцура (Kozur, 1993) и многих других исследователей (Kuwahara et al., 2005; He et al., 2008, 2011; Feng, Algeo, 2014; Xiao et al., 2017, 2021) о влиянии глубины прижизненного обитания на приоритетное доминирование высоких таксонов в ассоциациях.

\* \* \*

Автор приносит свою искреннюю благодарность А.С. Алексееву (МГУ, ПИН РАН), Г.П. Нестелл (Техасский ун-т, Арлингтон, США) и В.С. Вишневской (ГИН РАН) за ценные советы и конструктивные рекомендации; В.В. Черныху (ИГГ УрО РАН) и Л.И. Кононовой (МГУ) за консультации относительно возраста вмещающих пород; Г.М. Сунгатуллиной и Р.Х. Сунгатуллину (КФУ) за любезно предоставленный фотоматериал по радиоляриям из отложений саранинского горизонта нижнего кунгура (нижняя пермь) разреза Мечетлино; Л.И. Кононовой, В.М. Назаровой (МГУ), Е.Л. Зайцевой (МГУ, ВНИГНИ) и Н.К. Фортунатовой (ВНИГНИ) за предоставленный фотоматериал по радиоляриям нижнего турне (нижний карбон) скв. Мелекесской-1 Волго-Уральского бассейна; Б.М. Галиуллину (КФУ) и В.М. Назаровой (МГУ) за фотографирование радиолярий на растровом электронном микроскопе; М.К. Нестелл (Техасский ун-т, Арлингтон, США) за помощь при переводе на английский язык; А.Ф. Банникову и М.А. Кнорре (ПИН РАН) за ценные советы и помощь при подготовке статьи к печати.

Авторские права на фотографии радиолярий, восстановленные из работ Kozur, 1980 и Kozur, Mostler, 1989 принадлежат “©Universität Innsbruck, Institut für Geologie” и используются с любезного разрешения Prof. Dr. Diethard Sanders.

Работа выполнена в рамках бюджетной программы (государственного задания) ПИН РАН.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.С. Каменноугольная система. Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя России. Задачи дальнейших исследований // Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 38. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2008. С. 61–68.
- Алексеев А.С., Горева Н.В., Коссовая О.Л. Общая стратиграфическая шкала каменноугольной системы России и ее соотношение с международной шкалой // Стратиграфия осадочных образований верхнего протерозоя и фанерозоя. Матер. междунар. науч. конф. (Киев, 23–26 сентября 2013 г.). Киев: LAT&K, 2013. С. 11–13.
- Амон Э.О. Зональная радиоляриевая шкала карбона и нижней перми Урала и Предуралья // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Вып. 2. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. С. 85–124.
- Афанасьева М.С. Позднепалеозойские радиолярии месторождения Карачаганак и их фациальная приуроченность // Стратиграфия и палеонтология Прикаспийской впадины / Ред. Ильин В.Д., Замилацкая Т.К. М.: ВНИГНИ, 1987. С. 26–47.
- Афанасьева М.С. Ультраструктура и вторичные изменения раковин радиолярий // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 28–38.
- Афанасьева М.С. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный мир, 2000. 480 с.
- Афанасьева М.С. Новые род *Nestelliana* gen. nov. и новые виды радиолярий позднего девона Полярного Урала и раннего карбона Волго-Уральского бассейна России // Палеонтол. журн. 2022а. № 1. С. 20–26.
- Афанасьева М.С. Новое семейство радиолярий позднего палеозоя *Provisocyntridae* fam. nov. // Палеонтол. журн. 2022б. № 2. С. 9–20.
- Афанасьева М.С. Новый род *Alexialeks* gen. nov. и новые виды радиолярий ранней перми Южного Урала России // Палеонтол. журн. 2023а. № 1. С. 13–31.
- Афанасьева М.С. Новые виды радиолярий из нижнего карбона Волго-Уральского бассейна и верхнего карбона Южного Урала, Россия // Палеонтол. журн. 2023б. № 4. С. 3–13.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О. Радиолярии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О., Болтовской Д.С. Экология и биогеография радиолярий: новый взгляд на проблему. Часть 1. Экология и тафономия // Литосфера. 2005. № 3. С. 31–56.

- Афанасьева М.С., Кононова Л.И.* Радиолярии и конодонты позднего турне Оренбургского Предуралья России // Типовые разрезы карбона России и потенциальные глобальные стратотипы. Южноуральская сессия. Матер. междунар. полевого совещ. Уфа-Сибай, 13–18 августа 2009 г. Уфа: DesignPolygraphService Ltd., 2009. С. 183–187.
- Афанасьева М.С., Кононова Л.И.* О радиоляриях и конодонтах нижнего карбона Волго-Уральского бассейна (Мелекесская скв. 1) // Теоретические и прикладные аспекты палеонтологии. Матер. LXVII сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2021. С. 9–10.
- Вассоевич Н.Б.* Избранные труды. Геохимия органического вещества и происхождение нефти. М.: Наука, 1986. 368 с.
- Вассоевич Н.Б.* Избранные труды. Литология и нефтегазоносность. М.: Наука, 1990. 264 с.
- Голубев С.Н.* Реальные кристаллы в скелетах кокколитофорид. М.: Наука, 1981. 164 с.
- Голубев С.Н.* Кристаллофизические механизмы фоссилизации скелетных остатков // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1984. № 3. С. 91–97.
- Голубев С.Н.* Минеральные кристаллы внутри организмов и их роль в происхождении жизни // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48. № 6. С. 784–806.
- Кеннетт Дж.* Морская геология. Т. 2. М.: Мир, 1987. 384 с.
- Кругликова С.Б.* Некоторые черты экологии и распространения современных и кайнозойских радиолярий // Систематика, эволюция и стратиграфическое значение радиолярий. М.: Наука, 1981. С. 118–139 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 226).
- Кругликова С.Б.* Палеоэкологические реконструкции на основании изучения радиолярий // Морфология, экология и эволюция радиолярий. Л.: Наука, 1984. С. 41–53.
- Кругликова С.Б.* Радиолярии как показатели некоторых факторов палеосреды // Радиолярии в биостратиграфии. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 92–106.
- Кругликова С.Б.* Структура ассоциаций радиолярий–полицистин на видовом и надвидовом уровне и палеосреда // Современный и ископаемый микропланктон Мирового океана. М.: Наука, 1995. С. 76–89.
- Кругликова С.Б.* Радиолярии–Polycystina из донных отложений Мирового океана как биоиндикаторы изменений окружающей среды. М.: ГЕОС, 2013. 231 с.
- Мовшиович Е.В., Коцур Х., Павлов А.М. и др.* Комплексы конодонтов нижней перми Приуралья и проблемы корреляции нижнепермских отложений // Конодонты Урала и их стратиграфическое значение. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 94–131.
- Назаров Б.Б.* Радиолярии палеозоя. Л.: Недра, 1988. 232 с. (Практическое руководство по микрофауне СССР. Справочник для палеонтологов и геологов. Т. 2).
- Назаров Б.Б., Ормистон А.Р.* Биостратиграфический потенциал радиолярий палеозоя // Радиолярии в биостратиграфии. Сб. научных трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 3–25.
- Петрушевская М.Г.* Радиолярии отряда Nassellaria Мирового океана. Л.: ЗИН АН СССР, 1981. 406 с. (Определитель по фауне СССР. Вып. 128).
- Петрушевская М.Г.* Радиоляриевый анализ. Л.: Наука, 1986. 200 с.
- Стратиграфический кодекс России. Изд. третье. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2019. 96 с.
- Фортулатова Н.К., Зайцева Е.Л., Бушуева М.А. и др.* Стратиграфия нижнего карбона Волго-Уральского субрегиона (материалы к актуализации стратиграфической схемы). М.: ВНИГНИ, 2023. 288 с.
- Черных В.В.* Нижнепермские конодонты Урала. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2006. 130 с.
- Черных В.В.* Основы зональной биохронологии. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2016. 268 с.
- Черных В.В., Котляр Г.В., Кутыгин Р.В. и др.* Геологический разрез Мечетлино (Южный Урал). Палеонтологическая характеристика // Геол. вестник. 2018. № 1. С. 119–137.
- Afanasyeva M.S.* Kungurian (Lower Permian) radiolarians of the South Urals, Russia // Paleontol. J. 2023. V. 57. № 7. P. 715–743.
- Afanasyeva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S.* Radiolarians in the geological record // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 3. P. S135–S392.
- Afanasyeva M.S., Kononova L.I.* Upper Tournaisian radiolarians and conodonts from the Orenburg Region, Russia // The 12th Meeting of the Intern. Assoc. of Radiolarian Paleontologists: Radiolarians through Time. Programme and Abstracts / Eds. Luo H., Aitchison J.C., Yang Q. et al. Nanjing, 2009. P. 11–12.
- Afanasyeva M.S., Kononova L.I., Zaitseva E.L., Baranova A.V.* Lower Tournaisian (Lower Carboniferous) Microfauna of the Volga-Ural Region, Russia // Paleontol. J. 2023. V. 57. Suppl. 1. P. S1–S30.
- Aitchison J.C.* Albaillellaria from the New England orogen, Eastern NSW, Australia // MaR. Micropaleontol. 1993. № 21. P. 353–367.
- Aitchison J.C., Suzuki N., Caridroit M. et al.* Paleozoic radiolarian biostratigraphy // Catalogue of Paleozoic radiolarian genera / Eds. Danelian T., Caridroit M., Noble P., Aitchison J.C. Geodiversitas. 2017. V. 39. № 3. P. 503–531.
- Amon E.O., Chernykh V.V.* Stage boundaries and radiolarian zonal scale for lower Permian deposits in region of Cis-Uralian stratotype // Permophiles. 2004. V. 44. P. 10.
- Bjorklund K.R., Goll R.M.* Final stages of skeletogenesis and early stages of disintegration for modern polycystine radiolaria // Mar. Micropaleontol. 1986. V. 11. № 1–3. P. 171–184.
- Braun A.* Neue unterkarbonische Radiolarien-taxa aus Kieselschiefer–Gerollen des unteren Maintales bei Frankfurt a. M. // Geol. et Palaeontol. 1989. V. 23. P. 83–99.

- Braun A.* Radiolarien aus dem Unter-Karbon Deutschlands // *CouR. Forschungsinst. Senckenb.* 1990. Bd 133. P. 1–177.
- Catalano R., Di Stefano P., Kozur H.* Lower Permian Al-bailllella (Radiolaria) from Sicily and their stratigraphic and paleogeographic significance // *Rend. Accad. Sci. fis. e mat. SeR.* IV. 1989. № 56. P. 83–113.
- Cheng Y.-N.* Taxonomic studies on Upper Paleozoic Radiolaria. Spec. Publ. № 1. Taiwan: National Museum of Natural Science, 1986. 311 p.
- Chernykh V.V., Henderson C.M., Kutugin R.V. et al.* Final proposal for the Global Stratotype Section and Point (GSSP) for the base-Artinskian Stage (Lower Permian) // *Permophiles*. 2022. V. 72. P. 14–48.
- Deflandre G.* Albailllella nov. gen., radiolaire fossile du Carbonifère inférieur, type d'une lignée aberrante éteinte // *C. R. hebdomadaires des Séances de l'Acad. Sci. (Paris)*. Sér. D, Sci. natur. 1952. T. 234. P. 872–874.
- Deflandre G.* Radiolaires fossiles // *Traité de Zoologie* / Ed. Grasse P. Paris: Masson et Cie, 1953. V. 1. Pt. 2. P. 389–436.
- De Wever P., Azema J., Fourcade E.* Radiolarians and radiolarite: Primary production, diagenesis and paleogeography // *Bull. Centres de Rech. et Explor.—Production d'Elf—Aquitaine*. 1994. V. 18. № 1. P. 315–379.
- De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P. et al.* Radiolarians in the Sedimentary Record. Amsterdam: Gordon and Breach Sci. Publ., 2001. 533 p.
- Feng Q.L., Algeo T.J.* Evolution of oceanic redox conditions during the Permian-Triassic transition: evidence from deepwater radiolarian facies // *Earth-Sci. Rev.* 2014. V. 137. P. 34–51.
- Feng Q., Ye M.* Radiolarian stratigraphy of Devonian through Middle Triassic in southwestern Yunnan // *Devonian to Triassic Tethys in Western Yunnan, China* / Ed. Liu B. Wuhan: China Univ. of Geosciences Press, 1996. P. 15–22.
- Gourmelon F.* Inventaire préliminaire des radiolaires des nodules phosphatés des lydiennes dinantiennes de la Montagne Noire (Hérault, France) // *C. R. Acad. Sci. Sér.* 2. 1985. T. 301. № 17. P. 1259–1264.
- Gourmelon F.* Étude des radiolaires d'un nodule phosphaté du Carbonifère inférieur de Bareilles, Hautes-Pyrénées, France // *Geobios*. 1986. № 19. Fasc. 2. P. 179–205.
- Gourmelon F.* Les Radiolaires tournaisiens des nodules phosphatés de la Montagne Noire et des Pyrénées centrales // *Biostratigraphie du Paléozoïque*. 1987. V. 6. P. 1–172.
- Gourmelon F.* Découverte de radiolaires dans un niveau a nodules phosphatés du Carbonifère de la région de Bechar (Sahara Algérien) // *Géol. Méditerranéenne*. 1988. V. 12–13. № 3–4. P. 185–195.
- He W., Zhang Y., Zhang Q. et al.* A Latest Permian radiolarian fauna from Hushan, South China, and its geological implications // *Alcheringa. Australas. J. Palaeontol.* 2011. V. 35. № 4. P. 471–496.
- He W., Zhang Y., Zheng Y. et al.* A Late Changhsingian (Latest Permian) radiolarian fauna from Chaohu, Anhui and a comparison with its contemporary faunas of South China // *Alcheringa. Australas. J. Palaeontol.* 2008. V. 32. № 2. P. 199–222.
- Henderson C.M., Shen S.Z.* The Permian Period // *Geologic Time Scale*. 2020. V. 2. Pt IV. Chapter 24. P. 875–902.
- Holdsworth B.K.* The Radiolaria of the Baltalimani formation, Lower Carboniferous, Istanbul // *Paleozoic of Istanbul*. Ege Univ. Fen. fakultesi. Kitaplar. Sers. 1973. № 40. P. 117–134.
- Holdsworth B.K.* Paleozoic Radiolaria: stratigraphic distribution in Atlantic Borderlands // *Stratigraphic Micropaleontology of Atlantic Basin and Borderlands*. Amsterdam: Elsevier, 1977. P. 167–184.
- Holdsworth B.K., Jones D.L.* Preliminary radiolarian zonation for Late Devonian through Permian time // *Geology*. 1980. V. 8. P. 281–285.
- Ishiga H.* Late Carboniferous and Permian radiolarian biostratigraphy of Southwest Japan // *Osaka City Univ. J. Geosci.* 1986. V. 29. P. 89–100.
- Ishiga H.* Paleozoic radiolarians // *Ichikawa K., Mizutani S., Hara I. et al. PreCretaceous Terranes of Japan* // *IGCP Project*. 1990. № 224. P. 285–295.
- Ishiga H., Kito T., Imoto N.* Middle Permian radiolarian assemblages in the Tamba district and an adjacent area, southwest Japan // *Earth Sci. J. Assoc. for Geol. Coll. of Japan*. 1982. V. 36. № 1. P. 272–281.
- Jasin B., Harun Z.* Discovery of some Early Carboniferous radiolarians from North Perak and their significance // *Bull. Geol. Soc. Malaysia*. 2006. № 49. P. 19–24.
- Jin Y., Shang Q., Wang X. et al.* Chronostratigraphic subdivisions and correlation of the Permian in China // *Acta Geol. Sin.* 1999. V. 73. P. 127–138.
- Kozur H.* Ruzhencevispongidae, eine neue Spumellaria Familie aus dem oberen Kungurien (Leonardian) und Sakmarian des Vorurals // *Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck*. 1980. Bd 10. H. 6. P. 235–242.
- Kozur H.* Upper Permian radiolarians from the Sosio Valley Area, Western Sicily (Italy) and from the Uppermost Lamar Limestone of West Texas // *Jb. Geol. B.-A.* 1993. Bd 136. H. 1. P. 99–123.
- Kozur H., Mostler H.* Radiolarien und Schwammskleren aus dem Unterperm des Vorurals // *Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck*. 1989. Sonderband 2. S. 147–275.
- Kruglikova S.B.* Observation on the distribution of polycystine Radiolaria in marine sediments (mainly at high taxonomic levels) // *Micropaleontol.* 1993. Spec. publ. 6: Radiolaria of Giant and Subgiant Fields in Asia. P. 17–21.
- Kuwahara K., Yao A., Yao J.X., Li J.X.* Permian radiolarians from the Global Boundary Stratotype Section and Point for the Guadalupian-Lopingian boundary in the Laibin area, Guangxi, China // *J. Geosci. Osaka City Univ.* 2005. V. 48. P. 95–107.
- Kuwahara K., Yao A., Yao J., Wang X.* Permian radiolarians from the Gufeng Formation of the Tongling area, Anhui Province, China // *J. Geosci. Osaka City Univ.* 2007. V. 50. Art. 4. P. 35–54.

- Nazarov B.B., Ormiston A.R.* Radiolarian from Late Paleozoic of the Southern Urals, USSR, and West Texas, USA // *Micropaleontol.* 1985. V. 30. № 1. P. 1–54.
- Nazarov B.B., Ormiston A.R.* Origin and biostratigraphic potential of the stauraxon polycystine Radiolaria // *Mar. Micropaleontol.* 1986. № 11. P. 33–54.
- Nazarov B.B., Ormiston A.R.* A new Carboniferous radiolarian genus and its relation to the multishelled entactiniids // *Micropaleontol.* 1987. V. 33. № 1. P. 66–73.
- Nazarov B.B., Ormiston A.R.* New biostratigraphically important Paleozoic Radiolaria of Eurasia and North America // *Micropaleontol.* 1993. Spec. publ. 6: Radiolaria of Giant and Subgiant Fields in Asia. P. 22–60.
- Nestell M.K., Nestell G.P., Wardlaw B.R.* Integrated fusulinid, conodont, and radiolarian biostratigraphy of the Guadalupian (Middle Permian) in the Permian Basin region, USA // *Anatomy of a Paleozoic basin: the Permian Basin, USA* (V. 1, ch. 9) / Ed. Ruppel S.C. The University of Texas at Austin, Bureau of Economic Geology, 2019. AAPG Memoir 118. P. 251–291 (Report of Investigations. № 285).
- Noble P.J., Tekin U.K., Gedik I., Sukru P.* Middle to Upper Tournasian Radiolaria of the Baltalimani Formation, Istanbul, Turkey // *J. Paleontol.* 2008. V. 82. № 1. P. 37–56.
- Ormiston A.R., Lane H.R.* A unique radiolarian fauna from the Sycamore Limestone (Mississippian) and its biostratigraphic significance // *Palaeontogr. Abh. A.* 1976. Bd 154. P. 154–180.
- Park I.-Y., Won M.-Z.* Tropical radiolarian assemblages from the Lower Carboniferous Delle Phosphatic Member of the Woodman Formation of Utah, USA // *J. Paleontol. Soc. Korea.* 2012. V. 28. № 1-2. P. 29–101.
- Sashida K., Nakornsri N., Ueno K., Sardud A.* Carboniferous and Triassic radiolarian faunas from the Saba Yoi area, southernmost part of Peninsular Thailand and their paleogeographic significance // *Sci. Rep. Inst. Geosci. Univ. Trukuba. Sec. B.* 2000. V. 21. P. 71–99.
- 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. Spec. Publ. № 33. P. 1–275.
- Scotese C.R.* Atlas of Earth History. Vol. 1. Paleogeography. Arlington, Texas: PALEOMAP Project, 2001. 52 p.
- Sheng J., Jin Y.* Correlation of Permian deposits in China // *Palaeoworld.* 1994. V. 4. P. 14–113.
- Sheng J.Z., Wang Y.J.* Fossil Radiolaria from Kufeng Formation at Longtan, Nanjing // *Acta Palaeontol. Sin.* 1985. V. 24. № 2. P. 171–183.
- Shimakawa M., Yao A.* Lower–Middle Permian radiolarian biostratigraphy in the Qinzhou area, South China // *J. Geosci. Osaka City Univ.* 2006. V. 49. № 3. P. 31–47.
- Wang R.* Morphological change of the Ruzhencevispon-gus uralicus in Gufeng Formation (Lower Permian) from Jiangsu and Anhui provinces // *Shanghai Geol.* 1993. V. 48. № 4. P. 5–12. [In Chinese].
- Wang Y.-J., Kuang G.* Early Carboniferous Radiolarians from Qinzhou, South–Eastern Guangxi // *Acta Micropalaeontol. Sin.* 1993. V. 10. № 2. P. 275–287.
- Wang Y.-J., Luo H., Yang Q.* Late Paleozoic Radiolarians in the Qinfang Area, Southeast Guangxi // *Anhui: Univ. of Sci. and Technology of China Press*, 2012. 127 p.
- Wang Y., Yang Q.* Carboniferous–Permian radiolarian biozones of China and their palaeobiogeographic implication // *Acta Micropalaeontol. Sin.* 2007. V. 24. P. 337–345. [In Chinese].
- Wang Y., Yang Q.* Biostratigraphy, phylogeny and paleobiogeography of Carboniferous–Permian radiolarians in South China // *Palaeoworld.* 2011. V. 20. P. 134–145.
- Won M.-Z.* Radiolarien aus dem Unterkarbon des Rheinischen Schiefergebirges (Deutschland) // *Palaeontogr. Abt. A.* 1983. Bd 182. № 4–6. P. 116–175.
- Won M.-Z.* Phylogenetic study of some species of genus Albaillella Deflandre, 1952, and a Radiolarian zonation in the Rheinische Schiefergebirge, West Germany // *J. Paleontol. Soc. Korea.* 1991a. V. 7. № 1. P. 13–25.
- Won M.-Z.* Lower Carboniferous radiolarians from siliceous boulders in Western Germany // *J. Paleontol. Soc. Korea.* 1991b. V. 7. № 2. P. 77–106.
- Won M.-Z.* The biostratigraphic age of the transitional beds of the Riescheid Section, Germany, by means of the radiolarian fauna // *J. Science.* 1992. V. 53. № 6. P. 195–210.
- Won M.-Z.* A Tournaisian (Lower Carboniferous) radiolarian zonation and radiolarians of the A. pseudoparadoxa Zone from Oese (Rheinische Schiefergebirge), Germany // *J. Korean Earth Sci. Soc.* 1998. V. 19. № 2. P. 216–259.
- Won M.-Z., Seo E.-H.* Lower Carboniferous radiolarian biozones and faunas from Bergisches land, Germany // *J. Paleontol. Soc. Korea.* 2010. V. 26. № 2. P. 193–269.
- Xian W., Zhang N.* Early to Middle Permian radiolarians from the Kuhfeng Formation in southeastern Guangxi, South China // *Earth Science. J. Assoc. Geol. Collaboration in Japan.* 1998. V. 52. № 3. P. 188–202.
- Xiao Y., Suzuki N., He W.* Water depths of the latest Permian (Changhsingian) radiolarians estimated from correspondence analysis // *Earth-Sci. Rev.* 2017. V. 173. P. 141–158.
- Xiao Y., Suzuki N., Ito T., He W.* New Permian radiolarians from East Asia and the quantitative reconstruction of their evolutionary and ecological significances // *Sci. Reports.* 2021. V. 11. № 1. P. 1–14.
- Yao A., Kuwahara K.* Radiolarian fossils from the Permian – Triassic of China // *News of Osaka Micropaleontologists.* 2004. Spec. vol. № 13. P. 29–45.
- Zhang N., Henderson C.M., Xia W. et al.* Conodonts and radiolarians through the Cisuralian–Guadalupian boundary from the Pingxiang and Dachongling sections, Guangxi region, South China // *Alcheringa.* 2010. V. 34. № 2. P. 135–160.
- Zhang N., Xia W., Dong Y., Shang H.* Conodonts and radiolarians from pelagic cherts of the Frasnian–Famennian boundary interval at Bancheng, Guangxi, China: Global recognition of the upper Kellwasser event // *Mar. Micropaleontol.* 2008. V. 67. P. 180–190.
- Zhao Z., Huang X., Zhang X. et al.* Permian radiolarians from the A'nyemaqen mélange zone in the Huashixia area of Madoi County, Qinghai Province, Western China, and their implications on regional tectonism // *J. Earth Sci.* 2016. V. 27. № 27. P. 623–630.

## **Patterns of Changes in Radiolarian Associations in the Early Tournaisian (Mississippian) and Kungurian (Cisuralian) in Eastern European Russia**

**M. S. Afanasieva**

*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

There are important morphological differences between the dominant higher taxa (classes) in associations of radiolarians that lived at different depths of paleobasins. A similar inversion of dominant radiolarian taxa can be seen in the Early Tournaisian (Mississippian) and the Kungurian (Cisuralian) and may indicate a change in their habitat from deeper conditions where porous Sphaerellaria dominant, to less deep-water shelf environments, in which spongy-lattice Spumellaria prevailed.

*Keywords:* radiolarians, dominant high taxa (classes), habitat, Lower Tournaisian, Mississippian, Kungurian, Cisuralian, South Urals, Volga-Ural Basin, Russia