

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ, СТРАТИГРАФИЯ, ЛИТОЛОГИЯ

УДК 56.016

РАСПОЗНАВАНИЕ СОЛОНОВАТО-ВОДНЫХ ОБСТАНОВОК ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ  
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ИХНОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

А.В. Щепёткина, М.К. Джинграс, С.Дж. Пембертон

*Научно-исследовательская лаборатория ихнологии, факультет наук о Земле, Университет Альберты,  
Т6G 2E3, провинция Альберта, Эдмонтон, Канада*

Анализ современных российских публикаций показал, что прикладная ихнология недостаточно используется в седиментологических и стратиграфических исследованиях, несмотря на ее широкое и эффективное применение за рубежом. Эта обзорная статья систематизирует мировую и отечественную историю ихнологии, а также обобщает результаты детальных ихнологических и седиментологических исследований, посвященных определению солоновато-водных условий осадконакопления. Используются примеры современных неихнологических исследований: 1 — эстуарий Кучибогвак, провинция Нью-Брунсуик, Канада; 2 — эстуарий Уиллапа Бэй, штат Вашингтон, США; 3 — эстуарий Оджичи, штат Джорджия, США; 4 — эстуарий Петиткодиак, провинция Нью-Брунсуик, Канада. Примерами палеоихнологических исследований меловых отложений Западно-Канадского нефтегазоносного бассейна послужили формация МакМюррей, провинция Альберта, Канада и формация Геттинг, провинция Британская Колумбия, Канада. Представлена обобщенная ихнологическая модель солоновато-водных обстановок осадконакопления.

*Ихнология, следы жизнедеятельности организмов, седиментология, солоновато-водные обстановки, эстуарии.*

RECONSTRUCTION OF BRACKISH-WATER SYSTEMS  
USING AN ICHNOLOGICAL FRAMEWORK

A.V. Shchepetkina, M.K. Gingras, and S.G. Pemberton

This paper provides an overview of the history of ichnology from both Russian and international perspectives. However, the main purpose of the paper is to review how trace fossils can be used to discern the brackish-water sedimentary environments from their open-marine counterparts. A number of modern studies are presented, including: (1) Kouchibouguac Bay, New Brunswick, Canada; (2) Willapa Bay, Washington, USA; (3) Ogeechee River Estuary, Georgia, USA; and (4) Petittcodiac River estuary, New Brunswick, Canada. Cretaceous examples from the Western Canada Sedimentary Basin (i.e., McMurray Formation, AB, Canada and Gething Formation, British Columbia, Canada) are provided to test the models derived from the modern estuaries.

*Ichnology, trace fossils, sedimentology, brackish-water systems, estuaries*

ВВЕДЕНИЕ

Мировая история ихнологии

Наука палеоихнология (ихнология) изучает ископаемые следы жизнедеятельности организмов (ихнофоссилии). Ихнофоссилии несут важную информацию об условиях существования преимущественно бесскелетных донных организмов и являются показателями среды обитания и осадконакопления.

Следы жизнедеятельности организмов издавна привлекали внимание ученых в разных странах мира. Большую часть XIX в. ихнофоссилии интерпретировались как фукоиды — окаменевшие остатки водорослей, которые включают в себя прибрежно-морские и морские водоросли. С 1880-х годов под ихнофоссилиями стали распознавать следы передвижения и проедания осадка, которые запечатлены в ископаемой летописи. Этому событию поспособствовали труды А.Г. Наторста, где он пришел к выводу, что фукоиды представляют собой не растительные остатки, а следы движения червей [Nathorst, 1881].

© А.В. Щепёткина✉, М.К. Джинграс, С.Дж. Пембертон, 2018

✉e-mail: shchepet@ualberta.ca

DOI: 10.15372/GiG20180104

К началу XX в. большинство ученых согласились с трактовкой фукоидов как отпечатков жизнедеятельности организмов. В течение первой половины XX столетия ихнофоссилии стали приобретать важное значение для палеоэкологических реконструкций. Так, в 1929 г. Р. Рихтер возглавил учреждение специальной морской станции «Senckenberg am Meer» на берегу Северного моря, где начали изучать поведение и экологию донной фауны, а также закономерности захоронения органических остатков в мелководной полосе. Морская станция стала колыбелью таких знаменитых ученых-ихнологов и палеонтологов, как В. Хенцшель, В. Шафер, Г.-Э. Рейнек и А. Зейлахер. Так, В. Хенцшель публикует свою знаковую сводку, в которой критически анализирует и сопоставляет все упоминающиеся в литературе следы беспозвоночных организмов [Häntzschel, 1975]. Морская станция «Senckenberg am Meer» послужила прототипом для учреждения других лабораторий мира, в том числе Морского Института на о. Сапело в штате Джорджия, США. В 1953 г. А. Зейлахер опубликовал этологическую классификацию следов жизнедеятельности организмов [Seilacher, 1953], а в 1964 г. предложил схему батиметрического контроля над систематическим изменением состава следов илоедов [Seilacher, 1964]. В основе философии Зейлахера лежит представление об ограниченности типов поведения организмов и их приспособляемости к физико-химическим условиям среды обитания. Ихнофациальные модели Зейлахера до сих пор широко используются и стали отправной точкой для развития ихнологии как науки в ее современном виде [Seilacher, 2007]. В настоящее время ихнофациальный анализ в основном используется для более детальной и обоснованной интерпретации палеообстановок осадконакопления [Knaust, Bromley, 2012].

Ихнология как наука продолжает активно развиваться и в настоящее время. Так, с 1990-х годов публикуется интернациональный журнал «Ichnos», посвященный экологической и этологической значимости ихнофоссилий, взаимоотношений субстрата и биоты, роли ихнологии в секвентной стратиграфии и т.д. Интернациональная ихнологическая ассоциация раз в несколько лет проводит Международную ихнологическую конференцию «Ichnia». Палеонтологическая ассоциация организует «International Ichnofabric Workshop». Обсуждение новейших исследований в области ихнологии также проходит на интернациональном конгрессе «International Congress on Ichnology», международных конференциях AAPG и GSA.

### Отечественная история ихнологии

Отечественная школа палеонтологии и ихнологии берет свои истоки в дореволюционной России, когда с XIX в. из-за границы стали приглашать таких профессоров естественной истории, как Г. Фишер де Вальдгейм (1771—1853 гг.), который заложил основы для дальнейшего развития палеонтологии в России [Шаповалов, Тесакова, 2007]. Э.И. Эйхвальд (1795—1876 гг.) стал первым профессором в России, который начал излагать палеонтологию как самостоятельную науку в форме отдельного курса в Горном институте. Г.Д. Романовский (1830—1906 гг.) прославился своими многолетними трудами по геологии и палеонтологии Туркестана. Палеонтолог В.В. Богачев (1881—1965 гг.) известен работами по палеонтологии позвоночных, главным образом ихтиофауны и млекопитающих.

В Советском Союзе ихнология как наука стала развиваться с середины 1930-х годов благодаря трудам Н.Б. Вассоевича на Кавказе, который оценил большое и многообразное значение иероглифов (механоглифы и биоглифы) и активно пропагандировал их важность для восстановления условий осадконакопления [Вассоевич, 1932, 1948, 1951]. В.А. Гроссгейм также описал интересные иероглифы во флишевых отложениях Кавказских гор [Гроссгейм, 1946, 1961].

В послевоенные годы советскую ихнологическую школу возглавили Р.Ф. Геккер и О.С. Вялов. Р.Ф. Геккер стал одним из основоположников палеоэкологии в СССР [Геккер, 1954, 1957], хотя он, в свою очередь, считал основателем палеоэкологического анализа В.О. Ковалевского (1842—1883 гг.). Первоочередной задачей палеоэкологии Р.Ф. Геккер считал восстановление условий жизни ископаемых организмов и следов их жизнедеятельности относительно среды их обитания и условий отложения осадков. Р.Ф. Геккер отмечал, что особенности жизни, связанные с абиотической средой (степень подвижности воды, соленость, температура, глубина, характер грунта), накладывают отпечаток на образ жизни донных организмов и их поведение (способы питания, передвижения, нападения, защиты, особенности размножения). Он также предлагал использовать комплексный палеоэколого-литологический метод исследований, особенно принимая во внимание, что бесскелетные организмы составляют большой процент во многих биоценозах и часто не оставляют других признаков жизни в осадочной толще, кроме следов их жизнедеятельности. Л.А. Зенкевич — крупнейший советский ученый, океанолог, зоолог и гидробиолог — занимался масштабными исследованиями строения и деятельности макро- и мейобентоса, в том числе беспозвоночных Баренцева, Белого, Карского, Черного, Каспийского и Азовского морей СССР [Зенкевич, 1956, 1968а, б, в]. О.С. Вялов впервые в Советском Союзе выпустил монографию по палеоихнологии [Вялов, 1966], где были подведены итоги многолетних исследований следов жизнедеятельности организмов и приводится разработанная автором номенклатура и принципы их систематики. Особенный упор делался на ископаемые следы во флишевых и молассовых толщах Пред-

карпатья и Кавказа, а также эоценовые отложения Поволжья, где ученый проводил многочисленные полевые исследования. О.С. Вялов состоял в переписке со всеми специалистами-палеоихнологами того времени, включая В. Хенцшеля (Гамбург), А. Зейлахера (Тюбинген), А. Дезио (Милан), К. Кэстера (Цинциннати), М. Ксенжкевича (Краков), Д. Эгера (Лондон) и другими. В последующих трудах О.С. Вялов развил темы спорной классификации следов и ее принципы, предлагал использовать некоторые биоглифы (ихнофоссилии) как руководящие стратиграфические формы, а также рассуждал о значении данных ихнологии для определения условий седиментации [Вялов, 1978, 1993а, б]. Важное значение О.С. Вялов придавал неоихнологическим наблюдениям, особенно на морском побережье в полосе литорали и на океаническом дне с помощью подводного фотографирования. После IV Всесоюзного семинара по теме следов жизнедеятельности организмов в Апатитах на Кольском полуострове О.С. Вялов опубликовал несколько статей, посвященных неоихнологическим наблюдениям на Терском побережье Белого моря и на берегу Баренцева моря (Дальние Зеленцы) [Вялов и др., 1976, 1977, 1978]. С 1980-х годов новый толчок палеоихнологии дал М.А. Федонкин, который опубликовал более 200 работ по докембрийским бесскелетным организмам и следам их жизнедеятельности [Федонкин, 1987].

Анализ современных российских публикаций показал, что прикладная ихнология стала вызывать живой интерес у российских геологов после длительного перерыва, хотя число опубликованных работ все еще не так велико [Янин, Барабошкин, 2010]. В настоящее время активно продвигается применение палеоихнологии коллективом ученых из Института нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН (ИНГГ СО РАН), особенно лабораторией седиментологии по реконструкции условий осадконакопления юрских отложений Западно-Сибирского осадочного бассейна [Вакуленко, Ян, 2001; Ян, 2002, 2003; Ян и др., 2003; Вакуленко и др., 2005; Ян, Вакуленко, 2011; Попов и др., 2014] и лабораторией палеонтологии и стратиграфии докембрия по ихнологии вендских и кембрийских отложений Арктической и Восточной Сибири [Martin et al., 2000; Grazhdankin, Krayushkin, 2007; Rogov et al., 2012; Марусин, 2015, 2016]. Захаров и др. [1998] и Эдер и др. [2003] опубликовали работы на тему обнаружения следов жизнедеятельности в отложениях баженовской свиты Западной Сибири, в то время как Ю.Р. Беккер [2013] описал применение ихностратиграфии на Южном Урале. А.В. Дронов (ГИН РАН) и соавторы занимаются ихнологией палеозойских и мезозойских отложений Восточно-Европейской платформы России [Dronov et al., 2002; Natalin et al., 2010; Федонкин, Дронов, 2011; Кнауэст, Дронов, 2013]. В последнее десятилетие А.В. Дроновым и Р. Микулашем было издано единственное учебное пособие по ихнологии на русском языке [Микулаш, Дронов, 2006]. Е.Ю. Барабошкин и его ученики из Московского государственного университета исследуют следы жизнедеятельности донных организмов в меловых отложениях Крыма [Янин, Барабошкин, 2010; Varaboshkin, Zibrov, 2012; Yanin, Varaboshkin, 2013].

Основы ихнофациального анализа в настоящее время преподаются в таких вузах России, как Московский, Новосибирский и Томский государственные университеты, Томский политехнический университет и Казанский федеральный университет и др., а также используются в научно-технических центрах российских нефтяных компаний, предприятий МПР РФ, АО «Росгеология» и в ряде независимых нефтяных компаний.

### Постановка проблемы

Широко известно, что следы жизнедеятельности организмов могут использоваться для реконструкции различных экологических стрессов, оказывающих непосредственное влияние на биоценоз. Такими угнетающими факторами служат: 1) временное и пространственное изменение солёности воды, 2) изменение гидродинамических свойств среды (направление и сила течения), 3) механические свойства субстрата, 4) неустойчивость кислородного режима, 5) скорость седиментации, 6) эпизоды отвердения грунта за счет изменения уровня воды и т. д. Так, солоновато-водные (опресненные) условия среды характеризуются пониженной солёностью воды, которая варьирует от олигогалинных вод (<0.5 ‰) до нормально-морских (35 ‰). Процесс опреснения происходит в переходной зоне между сушей и морем в пределах эстуариев, дельт, лагун и заливов. Характер солёности водоема не всегда может быть определен по структуре и текстуре древних пород. Однако пониженная солёность воды в значительной степени сказывается на облике и поведении обитающих в ней придонных организмов. Поэтому следы жизнедеятельности организмов, сохранившиеся в геологической летописи Земли, помогают восстановить наличие опресненных вод в среде осадконакопления.

Следует отметить, что данная статья сконцентрирована на рассмотрении лишь фактора пониженной солёности воды в эстуариях. В научной литературе имеются два наиболее распространенных определения эстуария [Dalrymple et al., 2012]. Самое обширное по смыслу определение было дано Д.В. Притчардом: «эстуарий представляет собой полузакрытый прибрежный водоем, где солёность воды снижена в достаточной степени за счет притока пресных вод» (*перевод авторов*) [Pritchard, 1967, p. 3]. В этом определении подчеркивается лишь наличие опресненных вод в бассейне и его полузакрытая форма, в то время как под это определение попадают всевозможные лагуны, лиманы, заливы и дельты конструктив-

ного типа. Дельты отличаются от эстуариев в геологическом и сиквенс-стратиграфическом контексте: дельты образуют конус выноса обломочного материала и со временем проградируют в сторону моря, в то время как эстуарии формируются во время трансгрессии моря и получают обломочный материал благодаря действию рек и приливно-отливных течений [Dalrymple et al., 1992]. В результате этого авторы [Dalrymple, 2006, p. 11; Boyd et al., 2006, p. 171] уточнили определение эстуариев: «...эстуарии в геологическом контексте являются трансгрессивными по своей природе. Они получают осадочный материал из речного и морского источников, в основном занимают затопленное воронкообразное устье реки, содержат фации, образовавшиеся под воздействием приливно-отливных, волновых и флювиальных процессов, и простираются от наиболее проксимального местонахождения фаций с приливно-отливным сигналом до наиболее дистального выражения прибрежно-морских фаций в устье реки» (*перевод авторов*). Таким образом, необходимыми условиями развития эстуарных условий осадконакопления являются: 1) относительный подъем уровня моря за счет эвстатических колебаний уровня моря и/или прогибания земной коры, 2) наличие приливов и отливов на побережье.

Эта обзорная статья посвящена обобщению и анализу накопленных знаний о солоновато-водных условиях осадконакопления и роли следов жизнедеятельности организмов в воссоздании палеоэкологической и палеогеографической картины прошлых геологических эпох. Статья включает несколько примеров неохнологических и палеохнологических исследований опресненных обстановок осадконакопления. Основное внимание уделяется определению солоновато-водного сигнала в эстуариях, которые 1) в настоящее время преобладают над конструктивными дельтами за счет общего подъема уровня Мирового океана, 2) являются более удобными для проведения детальных седиментологических и ихнологических наблюдений, так как характеризуются пониженным балансом твердого речного стока и скоростью его переработки приливно-отливными и волновыми процессами, 3) служат эффективными коллекторами нефти и газа.

Авторы надеются, что представленные данные и фотографии помогут российским ученым и работникам нефтегазового сектора в более точном определении признаков солоновато-водных условий в геологической летописи и послужат толчком к дальнейшему развитию прикладной ихнологии в России.

## ИХНОЛОГИЯ И СОЛОНОВАТО-ВОДНЫЕ ОБСТАНОВКИ ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ

Большинство опресненных обстановок осадконакопления, такие как лагуны, заливы и эстуарии, характеризуются значительным градиентом солености воды, возникающим в результате смешивания пресных и соленых вод. Градиент солености определяется объемом и скоростью заноса пресной воды, а также кратко- и долгосрочными изменениями в размере и проникновении приливно-отливных вод [Dorjes, Howard, 1975]. Прибрежно-морские обстановки осадконакопления являются физиологически неблагоприятными для большинства организмов не только по причине изменения солености воды, но также из-за сезонного изменения температуры, увеличенной периодичности осушения грунта, быстрого накопления осадков и связанной с этим значительной мутности воды. По многочисленным свидетельствам, одним из ярких примеров опресненных обстановок являются различные эстуарии [Reineck, 1958; Dorjes, 1970; Hertweck, 1970; Dorjes, Howard, 1975; Howard, Frey, 1975; Howard et al., 1975; Beynon et al., 1988; Gingras et al., 1999; Hubbard et al., 2004; Pearson, Gingras, 2006; Lettley et al., 2007; Yang et al., 2007; Gunn et al., 2008; Hauck et al., 2009; Muñiz et al., 2015; Shchepetkina et al., 2016a, c].

Опресненные обстановки характеризуются наличием организмов, которые с течением времени выработали способность поддерживать осмотическое давление на определенном уровне (осморегуляция) и сохранять необходимое соотношение солей в тканевых соках и полости тела (ионная регуляция) при понижении солености [Зенкевич, 1956; Croghan, 1983]. Некоторые морские животные, например рыбы и ракообразные, обладают эффективной осморегуляцией и могут поддерживать внутреннюю соленость на нужном уровне при изменении внешней солености, но только в определенных пределах. При сильном понижении или повышении солености работа осморегуляторного аппарата нарушается и приводит к гибели животного. Так, например, несмотря на то, что из Средиземного моря (37 ‰) через Босфорский залив в Черное море (18 ‰) тысячелетиями заносится значительное количество воды со всеми планктонными обитателями и личинками, в Черном море до сих пор нет головоногих и крылоногих моллюсков, плеченогих и радиолярий. Проникновение морской фауны в опресненные бассейны как из морской, так и из пресноводной среды чрезвычайно затруднено, и большая часть всех типов организмов предпочитает нормально-морскую или пресную воду [Зенкевич, 1956]. Кроме того, наименьшее видовое разнообразие организмов отмечается при солености воды 5—8 ‰ [Зенкевич, 1956].

Стоит заметить, что адаптация фауны к солоновато-водным условиям бассейнов идет не только путем физиологических изменений в организмах, но и выработкой особых стратегий поведения для населения прибрежно-морских обстановок. Так, например, некоторые ракообразные (*Upogebia pugetensis*) регулируют соленость в своих подземных галереях за счет ирригации, когда поступающая в бассейн

вода имеет приемлемую соленость [Thompson, Pritchard, 1969; Gingras et al., 1999]. Другой тип поведенческой адаптации наблюдается в следах жизнедеятельности, когда один и тот же организм применяет различные типы питания. Примером такой приспособленческой способности могут служить многощетинковые черви Nereididae, которые сохраняют открытую систему ходов для пассивной ловли добычи, для радиально-лучевого питания, а также для ловли водорослей посредством плетения слизистой паутины. Другой тип червей Maldanidae наблюдается в заливе Уиллапа (штат Вашингтон, США) и создает норки типа *Cylindrichnus*, которые используются для фильтрации осадка в позиции «головой вниз» и для радиально-лучевого питания в позиции «головой вверх» [Gingras et al., 1999]. Как видно из приведенных примеров, различные техники питания, применяемые одной и той же группой организмов в солоновато-водных обстановках, указывают на комплексирование типов поведения, что очень типично для опресненных вод.

Ихноассоциации опресненных обстановок накопления характеризуются несколькими признаками, которые впервые были обобщены Дж. Пембертоном с соавторами [Pemberton et al., 1982] в седиментолого-ихнологическом исследовании нефтяных песков Атабаски (провинция Альберта, Канада) и в дальнейшем уточнены и дополнены последователями [Wightman et al., 1987; Beynon et al., 1988; Vuatois et al., 2005; Gingras et al., 2007, 2012; MacEachern, Gingras, 2007; MacEachern et al., 2007].

1. Обстановки с пониженной соленостью и значительными ее колебаниями характеризуются обеднением видов и количества не только особей организмов, но и ихновидов, что является следствием нестабильности условий осадконакопления [Slobodkin, Sanders, 1969; Dorjes, Howard, 1975; Croghan, 1983]. В результате этого только эврибионты, приспособленные к трудностям существования в опресненной среде, способны выжить и произвести потомство, как, например, многощетинковые черви Nereididae и *Arenicola marina*, моллюски *Macoma baltica* и амфиподы *Corophium volutator*.

2. Морские организмы преобладают над пресноводными формами фауны в солоновато-водных обстановках [Croghan, 1983]. Если количество морских форм уменьшается постепенно с опреснением бассейна, то пресноводные формы не переносят даже малейшего повышения солености. Вследствие этого, ихноассоциации солоноватых вод (< 10 ‰) преимущественно представлены угнетенными морскими формами (*Thalassinoides*, *Cylindrichnus*, *Arenicolites* и *Gyrolithes*), а не просто смешением представителей эвригалинной и пресноводной биоты [Barnes, 1980; Gingras et al., 1999].

3. В опресненных обстановках осадконакопления происходит заметное измельчение организмов по сравнению с нормально-морской фауной [Milne, 1940]. Угнетенность фауны, скорее всего, является результатом физиологических трудностей с осморегуляцией и ионным обменом. Так, организмы, живущие под постоянным химическим стрессом, сохраняют малое соотношение между массой тела и поверхностью внешних тканей для поддержания эффективной осморегуляции. Обитание в солоновато-водных обстановках также ведет к уменьшению размеров инфауны за счет повышенной потребности в кислороде [Remane, Schlieper, 1971] и преобладанию карликовых форм вследствие высокой смертности особей биоценоза, быстрой репродуктивной функции инфауны, низкой продолжительности жизни и раннего полового созревания [Rees et al., 1977].

4. Благодаря буферной способности субстрата высокоритмичные (суточные или полусуточные) изменения солености внутри ила не столь контрастны [Charman, 1981; Knox, 1986]. Вот почему в солоновато-водных обстановках преобладает инфауна, а не эпифауна [Sanders et al., 1956; Knox, 1986].

5. Большинство обитателей опресненных обстановок осадконакопления относятся к категории всеядных или трофических генералистов, которые обладают пластичностью в области питания и могут переключаться с одного рациона пищи на другой и даже менять способы питания [Зенкевич, 1956; Grassle, Grassle, 1974]. Отдельные организмы могут питаться взвесью, илистым осадком, быть охотниками, поедать падаль и соскабливать фрагменты макроскопических водорослей. Избыток питательных веществ, особенно в приливно-отливных обстановках, приводит к единовременному приему пищи по линейной траектории и, как результат, созданию простейшей конфигурации ходов илоедов (*Planolites*, *Thalassinoides* и *Protovirgularia*). К другим распространенным следам жизнедеятельности опресненных обстановок относятся структуры питания организмов, созданные за счет питания «головой вниз», радиально-лучевого питания на поверхности илистого осадка и реже фильтрации взвеси из воды (*Skolithos*, *Cylindrichnus*, *Arenicolites*, *Gyrolithes* и *Siphonichnus*).

6. Несмотря на то, что пониженная соленость воды в целом и в общем приводит к уменьшению числа видов, некоторые прибрежно-морские обстановки отличаются богатством особей [Зенкевич, 1956; Rosenberg et al., 1977]. Повышенное количество особей может объясняться более благоприятными условиями осадконакопления, минимальной конкуренцией со стороны других менее приспособленных организмов и обилием питательных ресурсов, поставляемых приливыми и речными течениями [Pemberton, Wightman, 1992; MacEachern, Gingras, 2007; MacEachern et al., 2007; Gingras et al., 2012]. Так, например, в солоновато-водных Балтийском и Азовском морях колоссального развития и распространения достигают двустворчатые моллюски [Зенкевич, 1956]. Появление большого количества особей од-

нотипных организмов в солоновато-водных обстановках зачастую является процессом краткосрочным, сезонным, со сроком от нескольких недель до месяцев [Rosenberg et al., 1977]. Таким образом, эффективное заселение свободных экологических ниш приводит к быстрому и широкому распространению одного вида в нестабильной среде обитания, где биоценозы имеют малое видовое разнообразие, но высокую плотность населения [Levinton, 1970; Pianka, 1970]. Такие моноспецифические ассоциации следов жизнедеятельности с интенсивностью биотурбации  $BI = 4-5$ , сохраненные в геологической летописи, являются отличительным признаком опресненных обстановок осадконакопления [Reineck, 1963; Taylor, Goldring, 1993; Taylor et al., 2003; MacEachern, Bann, 2008].

В настоящее время количество публикаций, раскрывающих тему современных неихнологических исследований в опресненных обстановках осадконакопления, постепенно увеличивается. В качестве примера можно привести работы В. Шафера [Schaefer, 1956, 1962], Г.-Э. Рейнека [Reineck, 1958], Дж. Дорхеса [Dorjes, 1970] и Г. Хертвика [Hertweck, 1970] с голландской и немецкой береговых линий Северного моря. Отношения организмов и субстрата, в котором они обитают, также изучались в эстуариях на побережье Атлантического океана в штате Джорджия, США [Dorjes, Howard, 1975; Howard et al., 1975; Howard, Frey, 1975; Gunn et al., 2008; Shchepetkina et al., 2016a]. Несколько неихнологических исследований было посвящено приливно-отливным равнинам на побережье Тайваня [Dorjes, 1978; Reineck, Cheng, 1978], смешанному приливно-волновому эстуарию Гонсо в Корее [Yang et al., 2007], мезоприливному эстуарию Уиллапа в штате Вашингтон, США [Gingras et al., 1999], микроприливному эстуарию Кучибогвак в провинции Нью-Брунсуик, Канада [Hauck et al., 2009], приливно-отливным равнинам залива Фанди и Чигнекто [Pearson, Gingras, 2006; Dashtgard et al., 2013] и макроприливному эстуарию Петиткодиак в провинции Нью-Брунсуик, Канада [Shchepetkina et al., 2016c].

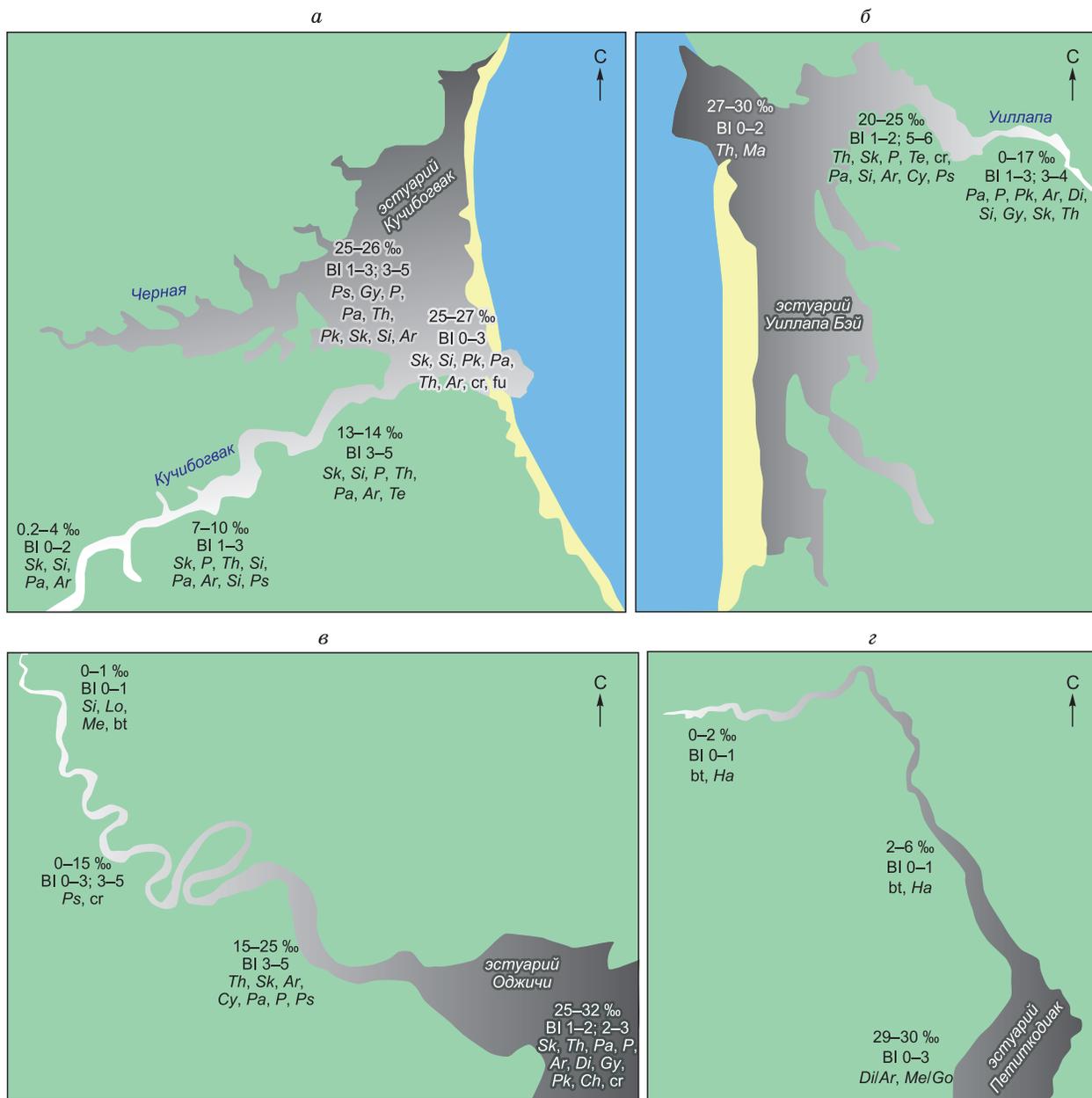
Проведенные исследования показали, что опресненные обстановки в общем и целом характеризуются увеличением разнообразия и обилия следов жизнедеятельности организмов с возрастанием солености бассейна (в сторону моря), преимущественно содержат простые вертикальные и горизонтальные ходы илоедов и что солоновато-водные ихноассоциации не вписываются в традиционную ихнофациальную модель Зейлахера [Seilacher, 1967]. Ритмично изменяющиеся гидродинамические условия являются характерной чертой эстуариев и приводят к высокому физиологическому стрессу для инфауны. В таких условиях происходит резкий скачок в количестве особей преимущественно одного типа (85—100 %) в короткий временной промежуток [Levinton, 1970]. Организмы-эврибионты оккупируют незанятую экологическую нишу, которая также должна отличаться практически неограниченным количеством пищевых ресурсов. Изобилие пищи как на дне водоема, так и в толще воды приводит к использованию организмами-оккупантами самых простых стратегий поиска и переработки пищи. Вследствие этого в солоновато-водных ихноассоциациях преобладают норки самой простой морфологии, выкопанные трофическими генералистами [Grassle, Grassle, 1974; Wightman et al., 1987; Beynon et al., 1988; Beynon, Pemberton, 1992; Pemberton, Wightman, 1992], а высокая плотность донного населения приводит к интервалам с абсолютным преобладанием одного ихновида – моноспецифической ассоциации следов жизнедеятельности [Rhoads et al., 1978; Whitlatch, Zajac, 1985]. Большинство следов жизнедеятельности также отличается малыми размерами, частично по причине измельчения инфауны — один из механизмов адаптации к стрессовым опресненным условиям [Remane, Schlieper, 1971; Croghan, 1983] и частично вследствие преобладания ювенильной фауны над зрелой по причине ранней смертности.

## СОВРЕМЕННЫЕ СОЛОНОВАТО-ВОДНЫЕ ОБСТАНОВКИ ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ И НЕОИХНОЛОГИЯ. ПРИМЕРЫ

**Волновой эстуарий Кучибогвак, провинция Нью-Брунсуик, Канада.** Эстуарий Кучибогвак впадает в пролив Нортумберленд в южной части залива Св. Лаврентия, Канада (рис. 1, а; 2, а). Эстуарий отгорожен барьерными островами и представляет собой микроприливной эстуарий с усредненной высотой приливов в 0.67 м и сигизийной высотой приливов до 1.25 м (см. рис. 2, а, б). Климат в регионе — умеренно холодный.

Неоихнологические наблюдения наметили предсказуемый тренд по распространению следов жизнедеятельности организмов вдоль эстуария [Hauck et al., 2009; Gingras et al., 2012]. Внутренняя часть эстуария (см. рис. 1, а) с преобладающей соленостью 1—10 ‰ содержит обедненный состав следов биотурбации ( $BI = 0-2$ ), состоящий из *Skolithos*, *Palaeophycus* и *Arenicolites*, оставленных многощетинковыми червями *Nereis* и моллюсками *Mya arenaria*. Эндобентос, населяющий внутренний эстуарий, в основном наблюдается на приливно-отливных отмелях вдоль всей солоновато-водной части реки. Текстуры биотурбации отсутствуют в пределах русла реки (см. рис. 2, в).

В средней части эстуария (см. рис. 1, а) соленость воды увеличивается до 25—26 ‰, что ознаменовывает большее разнообразие биотурбационных текстур, которые включают следы *Psilonichnus*, *Gyrolithes*, *Planolites*, *Palaeophycus*, *Thalassinoides*, *Polykladichnus*, *Skolithos* и *Siphonichnus*. Так, *Saccoglossus kowalevskii* образует следы *Gyrolithes*; многощетинковые черви *Nereis* производят множество на-

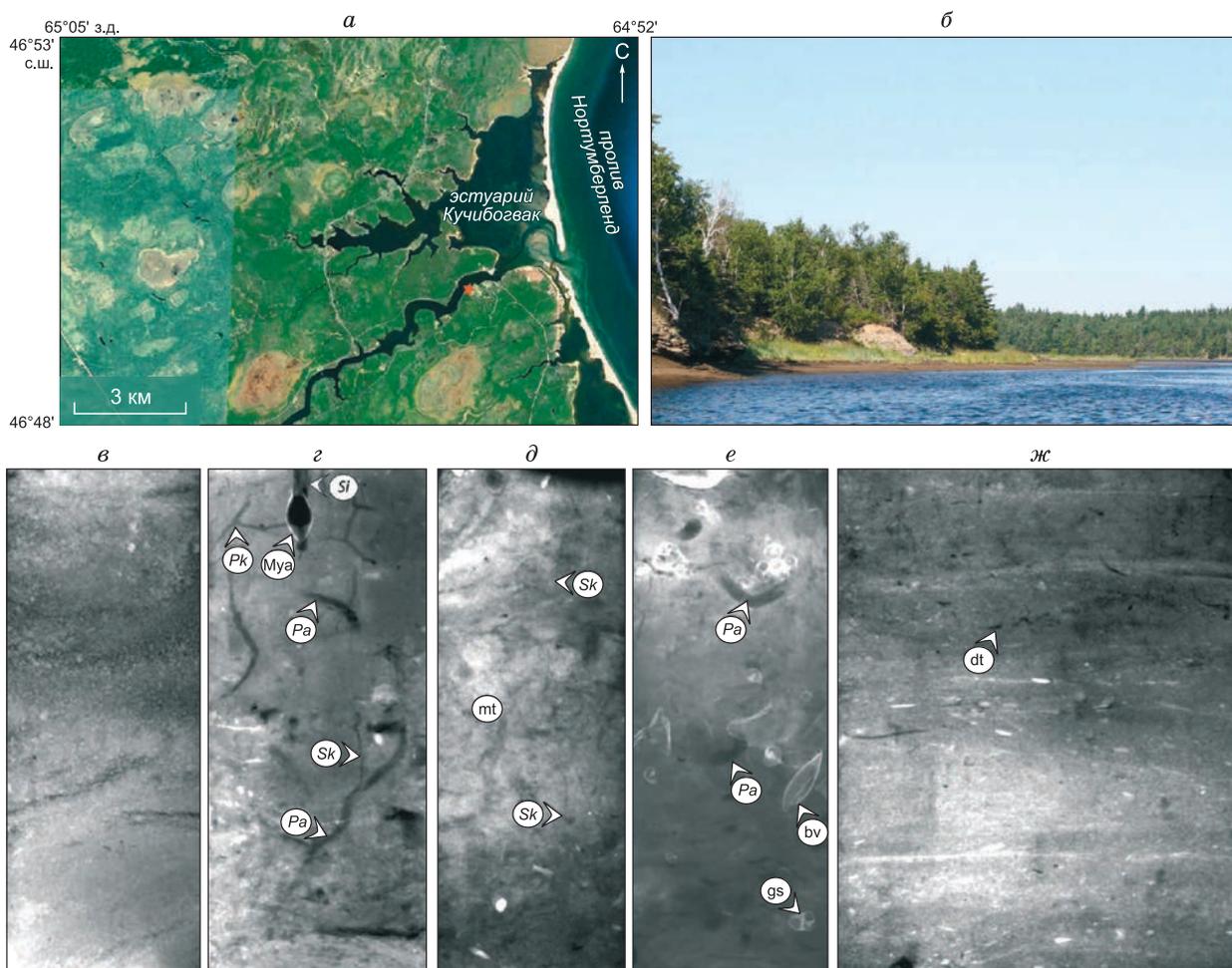


**Рис. 1. Схемы современных эстуариев.**

*а* — волновой эстуарий Кучибогвак; *б* — приливно-волновой эстуарий Уиллапа Бэй; *в* — приливно-волновой эстуарий Оджичи; *г* — приливный эстуарий Петиткодиак. Указаны визуальные и текстковые изменения солёности (‰), интенсивность (BI) и тип биотурбации: *Sk* — *Skolithos*; *Si* — *Siphonichnus*; *Pk* — *Polykladichnus*; *Pa* — *Palaeophycus*; *P* — *Planolites*; *Th* — *Thalassinoides*; *Ar* — *Arenicolites*; *Ps* — *Psilonichnus*; *Gy* — *Gyrolithes*; *Te* — *Teichichnus*; *Ma* — *Macaronichnus*; *Cy* — *Cylindrichnus*; *Di* — *Diplocraterion*; *Lo* — *Lockeia*; *Me* — *Mermia*; *Go* — *Gordia*; *Ch* — *Chondrites*; *Ha* — *Haplotichnus*; *cr* — криптобиотурбация; *fu* — текстура бегства; *bt* — отпечатки птиц.

клонных и горизонтальных ходов типа *Planolites*, *Palaeophycus* и *Thalassinoides*; активность червеобразных *Capitella* приводит к многочисленным *Skolithos* и *Arenicolites*; моллюски *Macoma balthica* и *Mya arenaria* предпочитают глинистые субстраты, где оставляют следы *Skolithos* и *Siphonichnus*, а в более песчаных частях довольно редко встречающиеся черви *Cerebratulus lacteus* формируют следы типа *Palaeophycus*, *Planolites* и *Thalassinoides*. Биотурбационные текстуры в средней части эстуария распределены хаотично. Интенсивность биотурбации колеблется от BI = 1—3 в приливно-отливных каналах (см. рис. 2, *з*) до BI = 3—5 на сублиторальных приливно-отливных отмелях (см. рис. 2, *д*).

Во внешней части эстуария (см. рис. 1, *а*) солёность воды составляет 26—27 ‰, инфауна распределена неравномерно (BI = 1—3) (см. рис. 2, *е*) и отсутствует в приливно-отливных протоках из-за



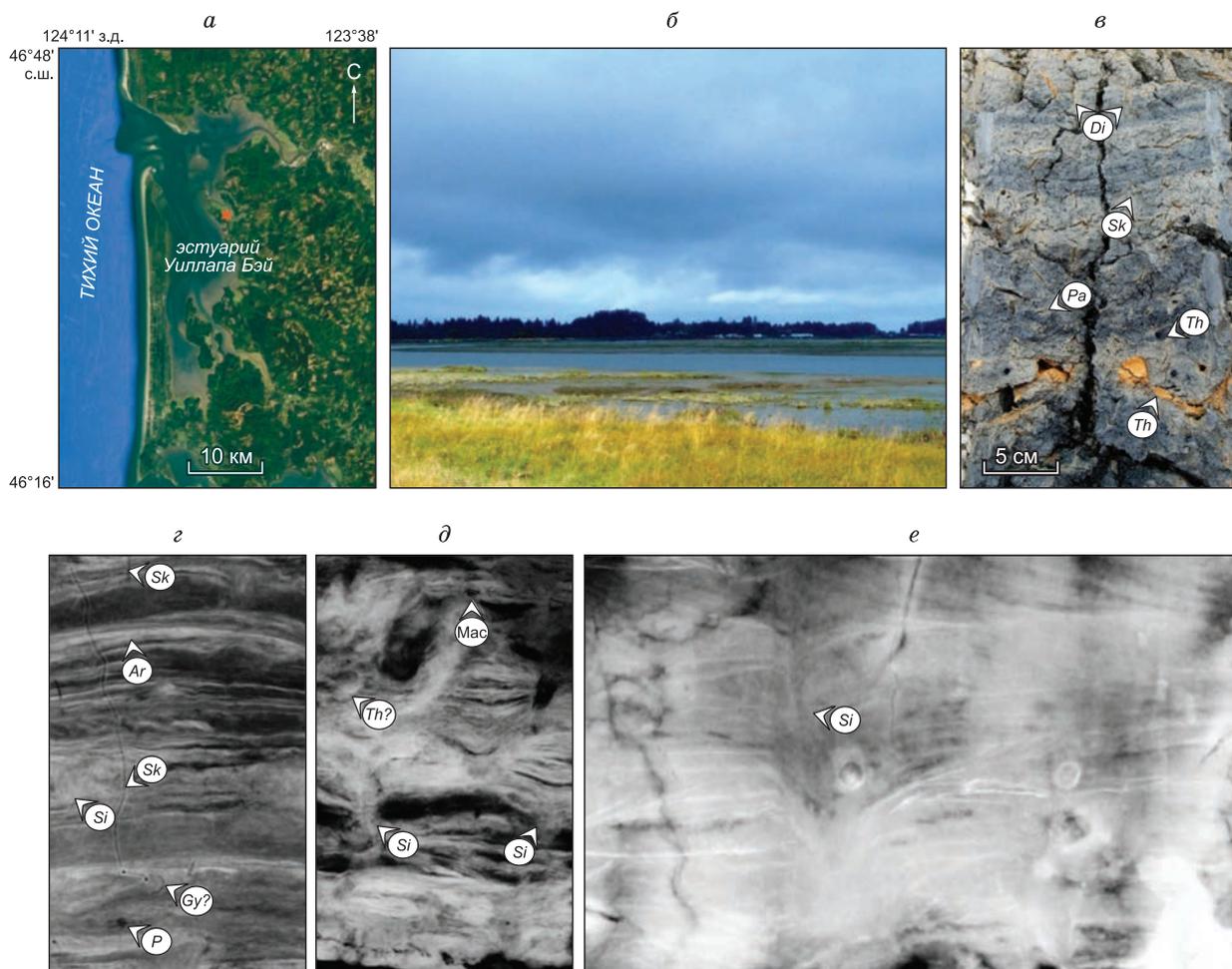
**Рис. 2. Микроприливной, волновой эстуарий Кучибогвак.**

*a* — расположение эстуария Кучибогвак и залива Нортумберленд в провинции Нью-Брунсуик, Канада. Красная звездочка отмечает положение, где была сделана фотография «б»; *б* — прибрежная часть лагуны в эстуарии Кучибогвак: узкая приливно-отливная зона переходит в спорадические соленые марши; *в–ж* — рентгенография современных отложений эстуария Кучибогвак, автор Т. Хок; *в* — внутренний эстуарий: небитурбированный косослойный песчаник; *з* — средняя часть эстуария (проксимальная): интенсивно битурбированные глинистые отложения с ходами *Polykladichnus* (*Pk*), *Palaeophycus* (*Pa*), *Skolithos* (*Sk*) и *Siphonichnus* (*Si*). Следы оставлены многощетинковыми червями *Nereis*, кольчатými червями *Capitella* и двухстворчатыми моллюсками *Mya arenaria* (*Mya*); *д* — средняя часть эстуария (дистальная): деформативная битурбация (*mt*) в алевроглинистых осадках, изредка выделяются отдельные ихнофоссилии типа *Skolithos* (*Sk*); *е* — лагуна/залив: интенсивно битурбированные алевропесчаные отложения с многочисленными обломками раковин двухстворчатых моллюсков (*bv*), гастропод (*gs*) и ходами *Palaeophycus* (*Pa*); *ж* — внешний эстуарий: песчаные отложения приливно-отливных протоков с раздробленными раковинами моллюсков, органическим детритом (*dt*) и первичными седиментационными текстурами.

высокой энергии среды ( $BI = 0–1$ ) (см. рис. 2, *ж*). Наиболее распространенными следами жизнедеятельности являются *Skolithos*, *Siphonichnus*, *Arenicolites* и *Polykladichnus*. Червеобразные *Clymenella torquata* формируют *Skolithos*, в то время как *Capitella* sp. и *Nereis* типично образуют такие вертикальные следы, как *Skolithos* и *Polykladichnus*; *Arenicola marina* и *Capitella* sp. ответственны за формирование следов типа *Arenicolites*, а моллюски *Mercenaria mercenaria*, *Macoma balthica* и *Mya arenaria* оставляют ихнофоссилии типа *Skolithos* и *Siphonichnus*. Текстуры бегства и криптобитурбация также имеют широкое распространение, в то время как *Psilonichnus*, *Planolites*, *Thalassinoides* и *Palaeophycus* редки.

**Смешанный приливно-волновой эстуарий Уиллапа Бэй, штат Вашингтон, США.** Эстуарий Уиллапа находится в юго-западной части штата Вашингтон. Эстуарий отделен от Тихого океана песчаным баром (см. рис. 1, *б*; 3, *a*), является мезоприливным с высотой прилива в 2.0–3.4 м и расположен в умеренном климате.

Распространение следов жизнедеятельности организмов в эстуарии Уиллапа Бэй сильно различается с их распространением в типично волновых эстуариях [Gingras et al., 1999, 2012]. Флювиальная часть



**Рис. 3. Смешанный приливно-волновой эстуарий Уиллапа Бэй.**

*a* — эстуарий отделен от Тихого океана песчаным баром, штат Вашингтон, США. Красная звездочка отмечает положение, где были сделаны фотографии «б» и «в»; *б* — внутренний эстуарий: приливно-отливные отмели реки Ниаунакум во время отлива; *в* — свежий керн с приливно-отливной отмели р. Ниаунакум: переслаивание светло-серых песчаников и темно-серых органически насыщенных глин. Отложения формируются за счет латеральной аккреции и биотурбированы мелкими *Diplocraterion* (*Di*), *Palaeophycus* (*Pa*), *Thalassinoides* (*Th*) и *Skolithos* (*Sk*); *г–е* — рентгенография современных отложений эстуария Уиллапа Бэй; *г* — внутренняя часть эстуария: биотурбированные горизонтально- и волнисто-слоистые отложения с ходами *Skolithos* (*Sk*), *Arenicolites* (*Ar*), *Siphonichnus* (*Si*), комбинированными *Skolithos-Gyrolithes* (*Gy?*) и *Planolites* (*P*); *д* — средняя часть эстуария: интенсивно биотурбированные песчано-глинистые отложения — *Siphonichnus* (*Si*), *Thalassinoides* (*Th?*) и двухстворчатые моллюски *Masoma baltica* (*Mac*); *е* — средний—внешний эстуарий: слабо биотурбированные песчаники с косой слоистостью, редкими *Siphonichnus* (*Si*) и раздробленными раковинами моллюсков.

эстуария состоит из небитурбированных, гравийных и песчаных отложений. Внутренняя часть эстуария (см. рис. 1, б) отличается соленостью воды 0—17 ‰ и характеризуется сублиторальными русловыми отмелями в 1—3 м толщиной (см. рис. 3, б). Русловые отмели состоят из илистых слоев, сформировавшихся за счет латеральной аккреции по плоскости, полого погружающейся в сторону канала, и биотурбированы *Palaeophycus*, *Planolites*, *Polykladichnus*, *Arenicolites*, *Diplocraterion*, *Siphonichnus*, *Gyrolithes* (?) и *Skolithos*. Ходы обычно мелкие (< 2 мм в диаметре), распределены хаотично, и интенсивность биотурбации составляет BI = 1—3 (см. рис. 3, в, г). Текстуры биотурбации простираются до самого ложа канала. Отложения высокой приливно-отливной отмели более интенсивно биотурбированы (BI = 3—4) и содержат ихноассоциации с мелкими ходами *Skolithos*, *Palaeophycus*, *Arenicolites*, *Diplocraterion* и реже *Thalassinoides* (см. рис. 3, в). Ракообразные *Corophium volutator* формируют многочисленные следы *Arenicolites* и *Diplocraterion*; полихеты *Heteromastus*, многощетинковые черви *Nereis* и мелкие моллюски *Mya arenaria* оставляют следы типа *Skolithos*, *Polykladichnus* и *Gyrolithes* (?); моллюски *Mya arenaria* формируют *Siphonichnus*; многощетинковые черви *Nereis* ответственны за создание следов типа *Palaeophycus* и *Planolites*, а роющие креветки *Callinassa californiensis* строят серии ходов *Thalassinoides*.

В средней части эстуария (см. рис. 1, б) соленость воды возрастает до 20—25 ‰ и широкое распространение приобретают следы *Skolithos*, *Planolites*, *Palaeophycus*, *Thalassinoides*, *Siphonichnus*, *Arenicolites*, *Cylindrichnus* и *Piscichnus* (см. рис. 3, д). Размер следов биотурбации увеличивается до 2—20 мм в диаметре. Отложения высокой приливно-отливной отмели в средней части эстуария интенсивно биотурбированы (BI = 5—6). По причине высокой гидродинамической активности количество следов жизнедеятельности и их видовой состав на дне каналов существенно снижен по сравнению с приливно-отливными отмелями (BI = 1—2). Сублиторальные отложения преимущественно содержат *Thalassinoides*, *Skolithos*, *Planolites*, *Teichichnus*, следы передвижения двухстворчатых моллюсков и, возможно, криптобиотурбацию. Полухордовые червеобразные *Saccoglossus kowalevskii*, полихеты *Maldanidae* и *Heteromastus*, и многощетинковые черви *Nereis* формируют следы типа *Skolithos*; полихеты *Maldanidae* образуют *Cylindrichnus*; черви *Nereis* или *Nephtys* обычно ответственны за создание *Palaeophycus* и *Planolites*; роющие креветки *Upogebia pugettensis* и *Callinassa californiens* производят галереи ходов *Thalassinoides*; мелкие ракообразные *Corophium volutator* формируют следы *Arenicolites*; рыбы оставляют следы *Piscichnus*.

Соленость внешней части эстуария Уиллапа Бэй (см. рис. 1, б) достигает нормально-морских значений (27—30 ‰). Несмотря на это, высокая скорость транспортировки осадка и миграция крупных форм ложа (песчаные гребни, дюны) приводят к подавлению колонизации дна инфауной (песчаными ракообразными *Neotrupa californiensis*, морскими черенками, полихетами *Ophelia* и *Euzonus*). Это отражается на низкой интенсивности биотурбации осадка с редкими следами типа *Thalassinoides* и *Maccrornichnus* (большая часть BI = 0—1, реже BI = 2; см. рис. 3, е).

**Смешанный приливно-волновой эстуарий Оджичи, штат Джорджия, США.** Приливно-волновой эстуарий Оджичи (см. рис. 1, в; 4, а) впадает в залив Оссабо и частично отгорожен от действия волн цепочкой барьерных островов. Усредненная высота прилива при полной воде составляет 2.1 м, климат умеренно теплый. Эстуарий был подразделен на три сектора: внутренний, средний и внешний с плавными переходами из одной части эстуария в другую [Dorjes, Howard, 1975]. Последующие исследования в целом подтвердили трехчастное деление, в то время как работа А.В. Щепеткиной и др. [Shchepetkina et al., 2016a] была посвящена переходной зоне между внутренним эстуарием и рекой.

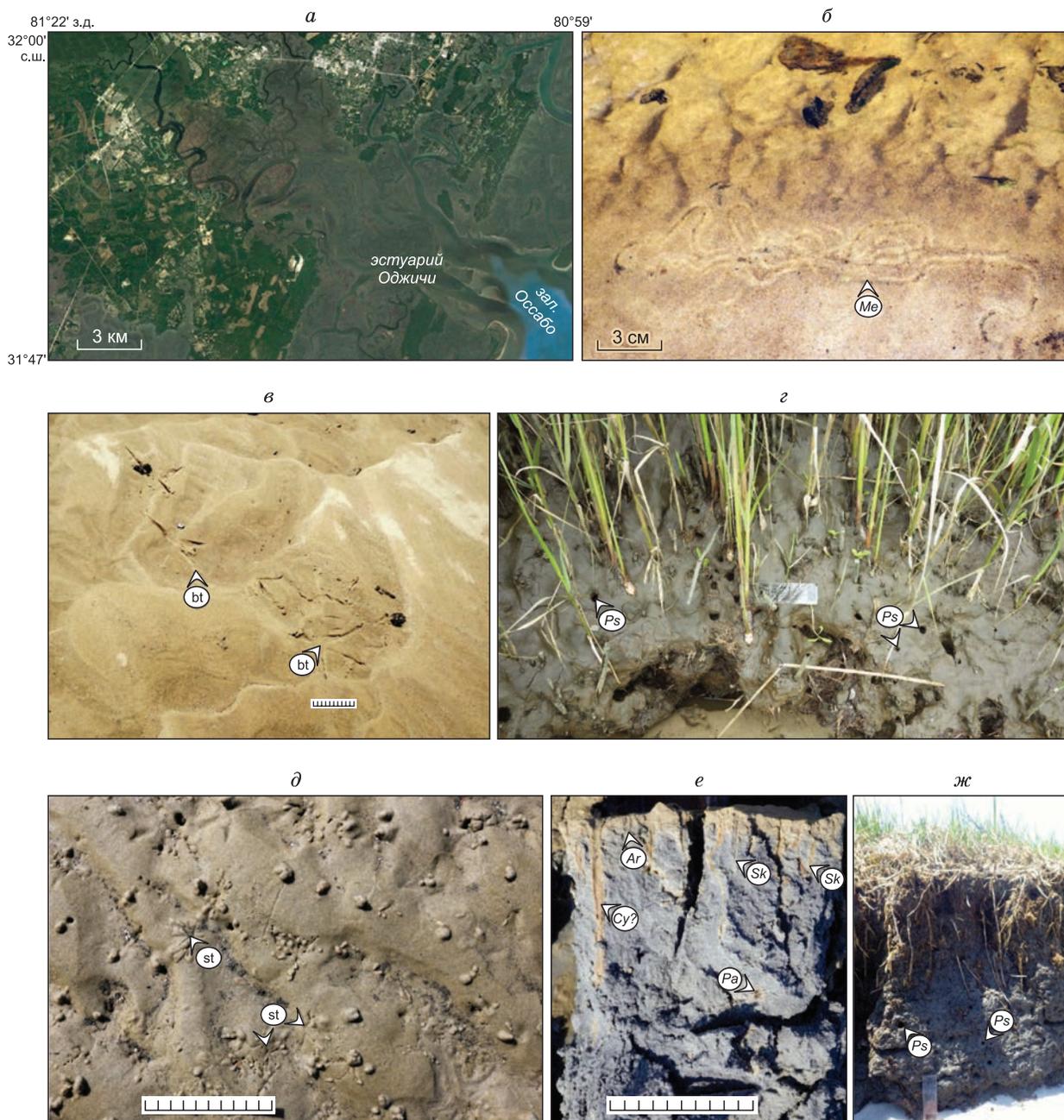
Флювиально-приливная зона (см. рис. 1, в) характеризуется преобладанием грубокрупнозернистого песка и гравия (см. рис. 4, б, в), которые образуют массивные и косослоистые отложения с многочисленным органическим детритом. Биотурбация в этих отложениях отсутствует, за исключением редких *Siphonichnus* и *Lockeia*, оставленных пресноводными моллюсками *Corbicula fluminea*, меандрирующих следов *Mermia* (см. рис. 4, б), оставленных гастроподами, личинками стрекоз или пресноводными пиявками, и отпечатков птиц (в).

Благодаря умеренно теплому климату надлиторальные отмели внутренней части эстуария Оджичи (см. рис. 1, в) покрыты обширными солеными маршами, в которых слоистость интенсивно нарушена корнями растений и ходами *Psilonichnus* (см. рис. 4, з), вырытыми крабами *Uca minax* и *U. pugilator* [Dorjes, Howard, 1975; Howard, Frey, 1975; Gingras et al., 2012; Shchepetkina et al., 2016a]. Соленость воды меняется между 1 и 15 ‰, и приливно-отливные отмели значительно биотурбированы (BI = 3—5). Было отмечено, что биотурбация осадка здесь в основном вызвана амфиподами и представляет собой криптобиотурбацию [Howard, Frey, 1975; Pemberton et al., 2008]. Низкая скорость осадконакопления на сублиторальном баре приводит к средней интенсивности биотурбации (BI = 2—3), в то время как отложения русла реки практически не биотурбированы (BI = 0—1).

Соленость воды в средней части эстуария (см. рис. 1, в) увеличивается до 15—25 ‰. Становится более ощутимой разница между слабо биотурбированными осадками руслового бара (BI = 1—3) и приливно-отливной отмелью (BI = 3—5), где начинают преобладать радиально-лучевые следы питания на поверхности осадка и фильтрации взвеси из воды (см. рис. 4, д). Также отмечается увеличение разнообразия следов жизнедеятельности, включая *Thalassinoides*, *Skolithos*, *Arenicolites*, *Cylindrichnus*, *Palaeophycus*, *Planolites* (см. рис. 4, е) и *Psilonichnus* в глинистых обнажениях соленых маршей (ж).

Внешняя часть эстуария Оджичи (см. рис. 1, в) содержит воды полигалинной солености (25—32 ‰) и представлена наибольшим видовым разнообразием инфауны, которая производит криптобиотурбацию, а также ходы *Skolithos*, *Thalassinoides*, *Palaeophycus*, *Planolites*, *Arenicolites*, *Diplocraterion*, *Gyrolithes*, *Polykladichnus* и *Chondrites*. Несмотря на разнообразие видов организмов во внешней части эстуария, интенсивность биотурбации здесь снижена из-за высокой скорости осадконакопления и активной миграции русловых форм (бары, дюны, знаки ряби). Интенсивность переработки осадка составляет BI = 2—3 на приливно-отливных равнинах и BI = 1—2 в сублиторальных обстановках.

Биотурбация в средней и внешней частях эстуария производится мелкими ракообразными типа *Corophium* sp. и *Bathyporeia* sp., формирующими следы *Arenicolites* и *Diplocraterion*; полихетами *Spiophanes bombyx*, *Clymenella torquata* (*Maldanidae*) и *Magelona* sp., которые оставляют следы типа *Skolithos* и *Polykladichnus*; роющими креветками *Callinassa biformis*, которые организуют сети ходов типа



**Рис. 4. Смешанный приливно-волновой эстуарий Оджичи.**

*a* — эстуарий Оджичи расположен в юго-восточной части штата Джорджия (США) и впадает в залив Оссабо на побережье Атлантического океана; *б* — флювиально-приливная зона: меандрирующие следы жизнедеятельности *Mermia* (*Me*) на поверхности песчаного бара; *в* — флювиально-приливная зона: отпечатки птиц (*bt*) на поверхности песчаного бара; *г* — внутренний эстуарий: органически насыщенные отложения соленых маршей с ходами *Ptilonichnus* (*Ps*) и корнями растений; *д* — средняя часть эстуария: интенсивная переработка песчаного осадка организмами с радиально-лучевым типом питания (*st*) и фильтрацией взвеси из воды; *е* — средняя часть эстуария: разрез свежееотобранного ядра с песчаной отмели. Увеличенное разнообразие ихнофоссилий: *Arenicolites* (*Ar*), *Skolithos* (*Sk*), *Cylichnus* (*Cy?*) и *Palaeophycus* (*Pa*); *ж* — средняя часть эстуария: частично консолидированные глинистые отложения соленых маршей с ходами *Ptilonichnus*, проделанные крабами *Uca minax*.

*Thalassinoides*; крабами *Uca minax*, *U. pugilator* и *Pinnixa chaetoptera*, формирующими следы типа *Ptilonichnus*, а также множеством разнообразных многощетинковых червей, ответственных за создание следов типа *Palaeophycus*, *Planolites* и *Gyrolithes*.

**Приливный эстуарий Петиткодиак, провинция Нью-Брунсуик, Канада.** Эстуарий Петиткодиак (см. рис. 1, г; 5, а) расположен в провинции Нью-Брунсуик и впадает в заливы Шеподи и Чигнекто.

Петиткодиак является макроприливным со средней высотой приливов в 10 м и сигизийными приливами до 14 м. Эстуарий расположен в умеренно холодном климате и считается «илистым» эстуарием за счет поступающих в бассейн мелкозернистых осадков [AMEC, 2005; Rodriguez, 2005; Wojda, 2011].

Эстуарий был подразделен на внутреннюю и внешнюю части [Shchepetkina et al., 2016c]. Внутренняя часть эстуария (см. рис. 1, з) характеризуется накоплением мелкозернистого материала на приливо-отливных барах и отмелях в виде слоев, сформировавшихся за счет латеральной аккреции по плоскости (см. рис. 5, б, з). Соленость воды во внутренней части эстуария составляет 0—2 ‰. Текстуры биотурбации отсутствуют за исключением отпечатков птиц и ходов насекомых типа *Haplotichnus* (см. рис. 5, в). Причиной тому, скорее всего, служит низкая соленость воды, увеличенная гидродинамическая активность речных и приливо-отливных течений, наличие приливной волны, которая взмучивает осадок и перемещает его вверх по эстуарию, а также повышенная концентрация взвеси в толще воды (9—30 ‰) [Suleyman, 2008]. Отложения внутренней части эстуария представляют собой алевроглинистые отложения с горизонтальной и волнистой слоистостью, мелкими деформационными структурами и микроразломами, а также знаками ряби течений (см. рис. 5, з).

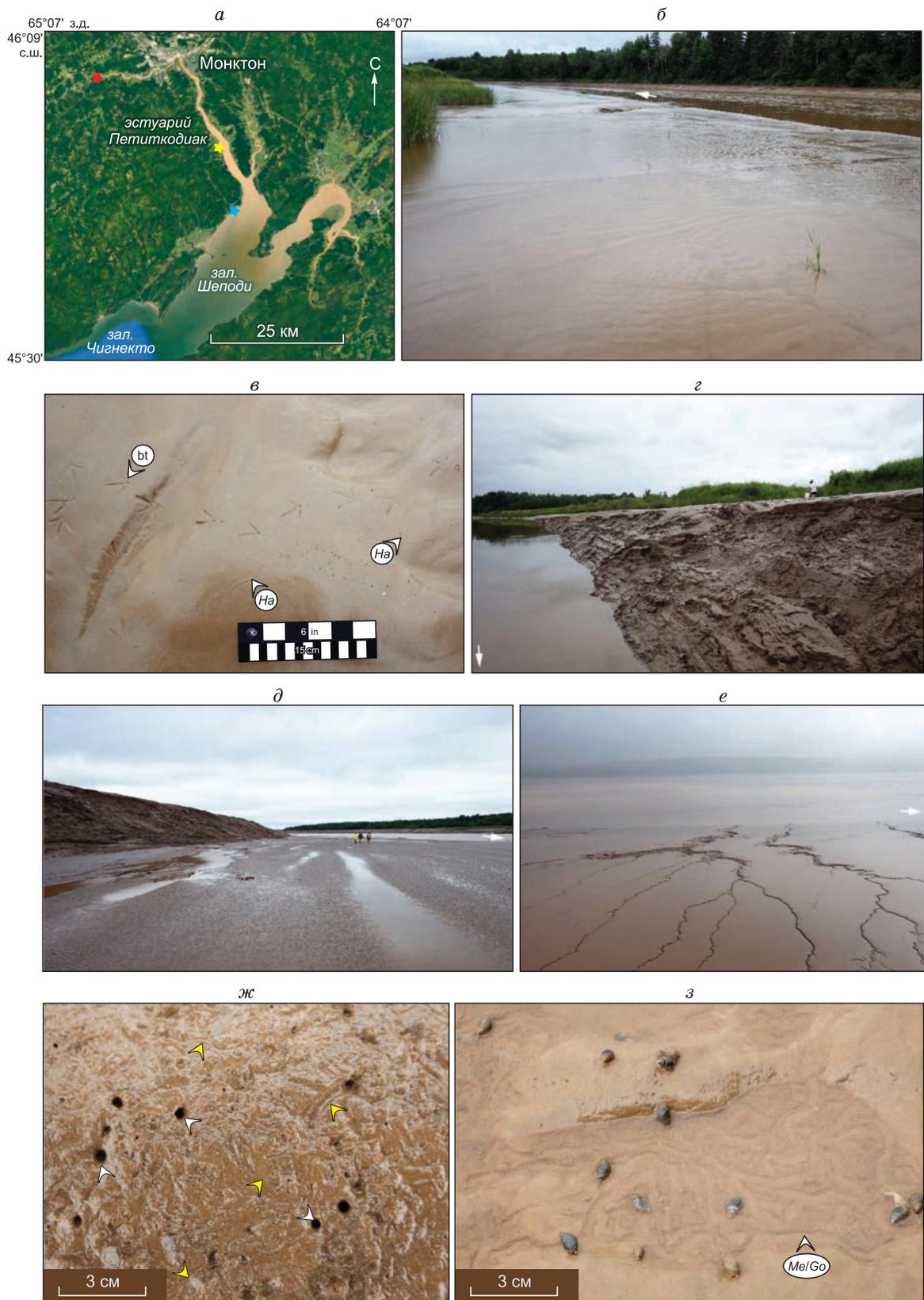
Во внешней части эстуария (см. рис. 1, з) соленость воды колеблется от 2—6 ‰ вблизи г. Монктон до 29—30 ‰ ближе к заливу Шеподи. Эта часть эстуария представлена широкими приливо-отливными равнинами, переработанными волнами и энергией приливо-отливных течений. Равнины обрамлены эродированными уступами (см. рис. 5, д), отличаются развитой сетью мелких меандрирующих каналов (е) и довольно интенсивной приповерхностной биотурбацией. Были отмечены следы пастбищ, проедания и ползания за счет деятельности амфипод *Corophium volutator* (см. рис. 5, ж) и гастропод *Littorina littorea* (з). Следы, созданные современными организмами, возможно, сохраняются в геологической летописи как следы жизнедеятельности *Diplocraterion/Arenicolites* и *Mermia/Gordia* соответственно.

#### ДРЕВНИЕ СОЛОНОВАТО-ВОДНЫЕ ОБСТАНОВКИ ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ И ПАЛЕОИХНОЛОГИЯ. ПРИМЕРЫ

**Приливный (?) эстуарий, формация МакМюррей, провинция Альберта, Канада.** Формация МакМюррей территориально находится в пределах провинции Альберта, Канада (рис. 6, а) и залегает в серии палеодолин, сформировавшихся во время аптско-альбской трансгрессии Бореального моря (б, в). Формация МакМюррей содержит значительные запасы битума (1.68 трлн баррелей) и досконально изучалась в прошедшие десятилетия как в обнажениях (см. рис. 6, з), так и в керне [Energy..., 2011]. Ископаемые остатки животных и растений отсутствуют в отложениях МакМюррей, делая толщу палеонтологически немой, хотя следы жизнедеятельности организмов часто присутствуют и стали использоваться для восстановления условий осадконакопления с работы Дж. Пембертона [Pemberton et al., 1982], где впервые были приведены критерии определения комплекса солоновато-водных ихнофоссилий. Формация МакМюррей была неформально подразделена на три пачки [Carrigy, 1959] (см. рис. 6, б), и лишь отложения средней пачки имеют эстуарную природу (в).

В формации МакМюррей не наблюдаются отложения флювиальной части эстуария, зато отмечается постепенное замещение отложений с речным влиянием на отложения с приливо-отливным влиянием в северном направлении. Континентальные русловые отложения, расположенные в южной части палеодолины, характеризуются знаками ряби течений и косой слоистостью с редкими глинистыми/алевролитовыми прослоями (см. рис. 6, д), глинистыми интракластами и органическим детритом (е). Структуры биотурбации (*Planolites* и *Skolithos*) встречаются в единичных случаях (BI = 0—1, редко BI = 2) и распространены неравномерно. В текстурах пород отмечается незначительное приливо-отливное влияние, как, например, ритмичная сортировка песчаника и увеличенное содержание растительного детрита в основании дюн.

Внутренняя часть палеоэстуария имела олигогалинные (0.5—5.0 ‰) и мезогалинные воды (5—18 ‰). Преобладающим механизмом осадконакопления являлось формирование приливо-отливных баров за счет боковой миграции русла канала (см. рис. 6, з). Обедненные ихнофациальные сообщества характеризуют отложения внутренней части палеоэстуария [Pemberton et al., 1982; Ranger, Gingras, 2006; Lettley et al., 2007; Gingras et al., 2016; Shchepetkina et al., 2016b] и состоят из множественных, однотипных и мелких следов жизнедеятельности *Planolites* (см. рис. 6, ж—и), *Skolithos* (з), *Cylindrichnus* (и) и спиральных форм *Gyrolithes* (к). Следы жизнедеятельности наблюдаются в глинистых прослоях, что является индикатором гидродинамических условий бассейна и сезонной колонизации субстрата [Lettley et al., 2007; Gingras et al., 2011, 2012; Gingras, MacEachern, 2012]. Интенсивность биотурбации в большинстве случаев увеличивается вверх по разрезу: BI = 0 в основании приливо-отливного бара или русла канала, BI = 2—3 в большей части разреза и BI = 5 в верхних частях отмели. Нарастание переработки осадка организмами вверх по разрезу отражает снижение скорости осадконакопления и переход к отложениям сублиторали.



**Рис. 5. Приливный эстуарий Петиткодиак.**

Направление отлива в русле показано белой стрелкой. *a* — эстуарий Петиткодиак расположен в провинции Нью-Брунсуик (Канада) и впадает в заливы Шеподи и Чигнекто. Звездочки отмечают положение, где были сделаны фотографии: красная — «б—г», желтая — «д, е», голубая — «ж, з»; *б* — внутренний эстуарий: алевроглинистые толщи слагают приливо-отливные бары и

Отложения средней части палеоэстуария МакМюррей накапливались на широких приливно-отливных отмелях и представлены ритмичным чередованием массивных глинистых слоев и линзовидных песчаников [Lettley et al., 2007] с характерными текстурами деформации осадка. Текстуры биотурбации преобладают в песчаных прослоях и состоят из *Cylindrichnus*, *Planolites*, *Teichichnus*, *Palaeophycus*, *Arenicolites* и *Thalassinoides* (рис. 7, а, б). Биотурбация мелкозернистых прослоев является менее выраженной: *Palaeophycus*, *Planolites*, *Chondrites*, *Thalassinoides*, редкие следы *Teichichnus* и *Gyrolithes*. Переработка как глинистых, так и песчаных слоев грунтоедом является признаком пониженного физико-химического стресса в среде осадконакопления и, скорее всего, указывает на постоянное сохранение солоновато-водных условий в этой части палеоэстуария. Сниженный темп осадконакопления, более равномерное распространение пищевых ресурсов, устойчивость грунта и установление благоприятного температурного режима также могут вызвать широкое распространение биотурбации.

Внешняя часть эстуария представлена косослоистыми песчаниками от нескольких дециметров до нескольких метров толщиной (см. рис. 7, в), которые интерпретируются как латеральные отложения русловых баров [Gingras et al., 2012]. Косослоистые отложения содержат редкие и однообразные следы жизнедеятельности вследствие высокой энергии приливно-отливных течений и волн. Ассоциация следов представлена обособленными норками *Conichnus* и *Siphonichnus*. Тонкая драпировка глинисто-алевролитовыми прослоями изредка перекрывает отложения косослоистых песчаников (см. рис. 7, г), приурочена к поверхностям перерыва в осадконакоплении и может содержать низковидовую ихноассоциацию *Cylindrichnus* и/или *Skolithos* (д).

**Волновой (?) эстуарий, формация Гетинг, провинция Британская Колумбия, Канада.** Отложения формации Гетинг встречаются на территории провинций Альберта и Британская Колумбия (рис. 8, а) и представляют собой переслаивание континентальных и прибрежно-морских пластов. Нижняя часть формации накопилась в континентальных и прибрежно-морских условиях, когда в осадочном бассейне преобладала флювиальная седиментация [Jackson, 1984; Smith et al., 1984; Cant, Abrahamson, 1996]. Осадконакопление верхней части формации Гетинг совпало с аптско-альбской трансгрессией Боурейского моря (см. рис. 8, б, в). В результате, отложения формации Гетинг имеют широкое распространение по площади и отличаются сложной геологической историей (рис. 8, а, в).

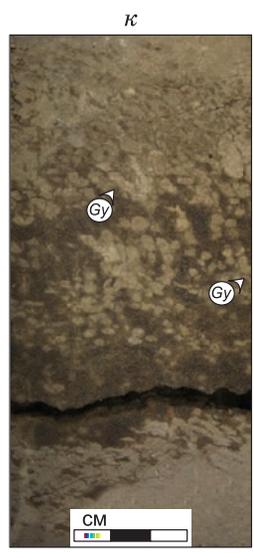
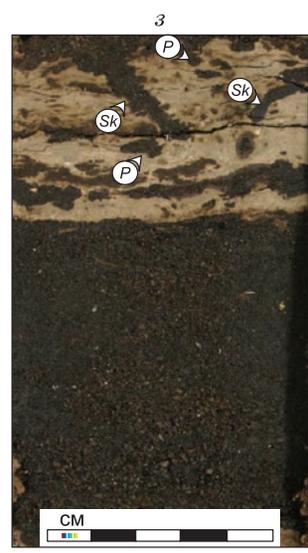
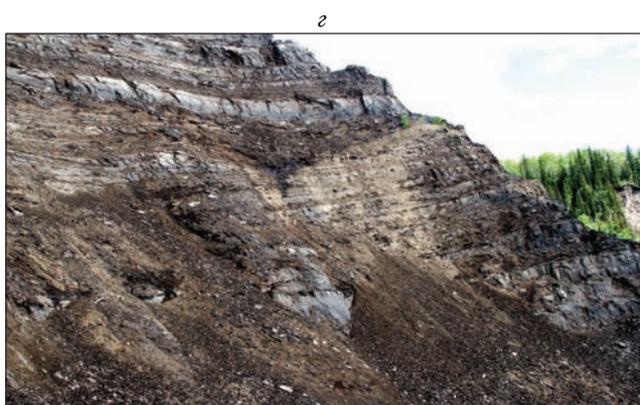
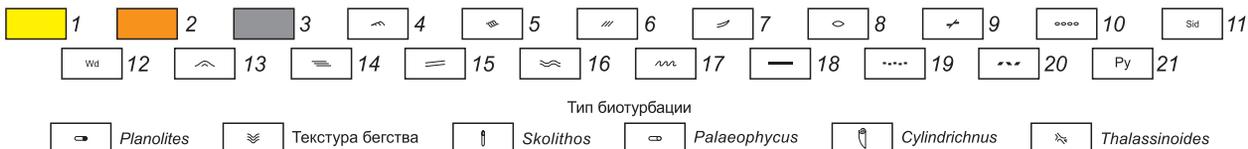
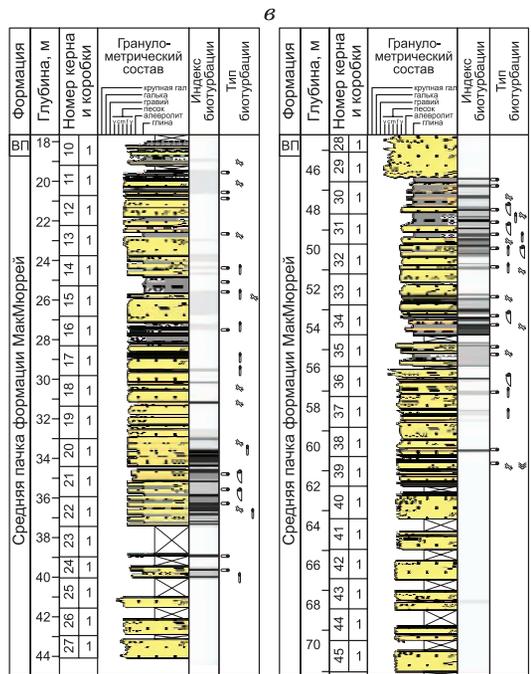
Формация Гетинг, рассматриваемая в данном примере [Gingras et al., 2010], накопилась в пределах трех палеоэстуариев, впадавших в обширный залив к югу. Осадки наиболее северных районов откладывались в речных каналах и во флювиальной части эстуария, и характеризуются пачками песчаников размером от нескольких дециметров до нескольких метров толщиной с тонкими прослоями алевролита, избытком углистого растительного детрита, глинистыми интракластами (см. рис. 8, г) и слоистостью мигрирующей ряби (д). Текстуры биотурбации практически отсутствуют, за исключением редких *Planolites*, следов бегства и ризолитов.

Средняя часть эстуария (солоновато-водный залив) представлена биотурбированными косослоистыми песчаниками с прослоями алевролитов и аргиллитов, переработанных донными организмами. Ритмичная слоистость, а также тонкие волнистые глинистые прослои являются характерными для данных отложений. Следы жизнедеятельности организмов представлены мелкими формами (< 3 мм диаметром) с низким видовым разнообразием. Следы биотурбации неравномерно распространены по толще, хотя некоторые слои (> 2 см толщиной) могут быть полностью биологически переработанными. Ассоциация следов илоедов включает *Planolites*, реже *Arenicolites*, *Skolithos*, *Cylindrichnus*, *Gyrolithes*, следы бегства и в отдельных случаях *Palaeophycus*, *Helminthopsis*, *Rosselia* и *Teichichnus* (см. рис. 8, е—з). *Planolites*, *Palaeophycus* и *Gyrolithes* могут формировать моновидовые ихносообщества или выступать подчиненными элементами низковидовых сообществ *Palaeophycus* и *Arenicolites/Cylindrichnus* (см. рис. 8, з), что является типичным индикатором солоновато-водных условий и пониженной скорости осадконакопления.

Фации внешней части эстуария/залива представлены переслаиванием биотурбированных песчаников, алевролитов и аргиллитов. Ихнологический состав схож с фациями средней части эстуария с той

---

отмели. Верхние части отмелей характеризуются солеными маршами; в — внутренний эстуарий: редкие поверхностные ходы на приливно-отливном баре включают отпечатки птиц (bt) и ходы личинок насекомых *Haplotichnus* (Ha); г — внутренний эстуарий: эродированный берег приливно-отливной отмели, состоящий из слоев, сформировавшихся за счет латеральной аккреции. Глинистые и алевролитовые отложения характеризуются горизонтальной и волнистой слоистостью, мелкими деформационными структурами, микроразломами и рябью течений; д — внешний эстуарий: обширная приливно-отливная равнина, обрамленная эродированными выступами; е — внешний эстуарий: приливно-отливная равнина с мелкими дренажными каналами; ж — внешний эстуарий: интенсивная биотурбация приливно-отливных отложений амфиподами *Corophium volutator*, которые создают постройки-жилища типа *Diplocraterion/Arenicolites* (белые стрелки), следы кормления и пастьбы (желтые стрелки); з — внешний эстуарий: меандрирующие биогеоморфные структуры типа *Mermia/Gordia* (Me/Go), оставленные гастроподами *Littorina littorea*.



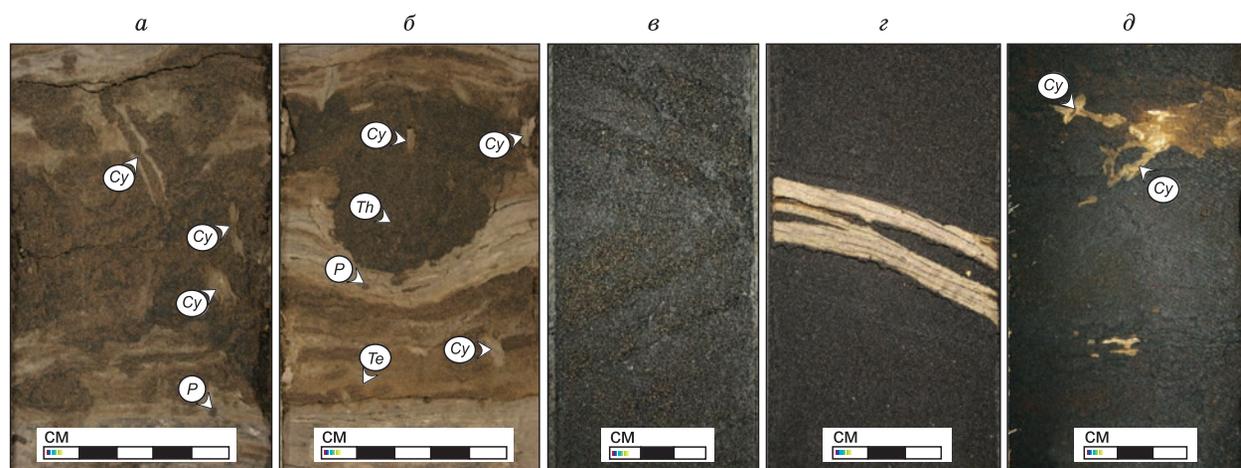
## Рис. 6. Приливный (?) палеоэстуарий — формация МакМюррей.

*a* — местоположение формации МакМюррей в пределах нефтяных песков Атабаски, провинция Альберта, Канада; *б* — упрощенная стратиграфическая колонка формации МакМюррей (выделена оранжевым цветом), по [Carrigy, 1959; Smith, 1994; Hubbard et al., 2011]; *в* — часть типичного литологического разреза палеоэстуария МакМюррей (средняя пачка) с обозначением структуры и текстуры осадочных пород, интенсивности биотурбации и следов жизнедеятельности организмов, по [Shcheretkina et al., 2016b]; *г* — обнажение Стипбэнк формации МакМюррей вдоль р. Атабаска, провинция Альберта, Канада. Переслаивание песчаников и алевролитовых аргиллитов, сформировавшихся за счет миграции палеоруслу и латеральной аккреции; *д* — косая слоистость в континентальных русловых отложениях; *е* — русловые песчаники с глинистыми интракластами и обильным органическим детритом; *ж–к* — битумонасыщенные пески на фотографиях отличаются темно-коричневым, почти черным цветом, в то время как глинисто-алевролитовые прослои имеют светло-серый, почти белый оттенок. Ихнология внутренней части палеоэстуария: однотипные, мелкие следы *Planolites* (*P*), *Skolithos* (*Sk*), *Cylindrichnus* (*Cy*) и *Gyrolithes* (*Gy*) наблюдаются преимущественно в аргиллитовых прослоях и типичны для экологически стрессовых условий. 1–3 — структура пород: 1 — песчаник, 2 — алевролит, 3 — аргиллит; 4–21 — текстура пород: 4 — асимметричная рябь, 5 — взбуривающая рябь, 6 — косая слоистость, 7 — флазерная слоистость, 8 — линзовидная слоистость, 9 — микроразлом, 10 — гранулы/галька, 11 — сидеритовый цемент, 12 — древесные обломки, 13 — симметричная рябь, 14 — горизонтальная слоистость, 15 — косогогоризонтальная слоистость, 16 — волнистая слоистость, 17 — деформационная текстура, 18 — углистые прослои, 19 — глинистые интракласты, 20 — углистый детрит, 21 — пиритовые конкреции.

разницей, что следы жизнедеятельности внешнего эстуария крупнее в размерах (4–10 мм, редко > 15 мм в диаметре) и могут наблюдаться многочисленные ходы *Thalassinoides*, *Helminthopsis* и *Phycosiphon*.

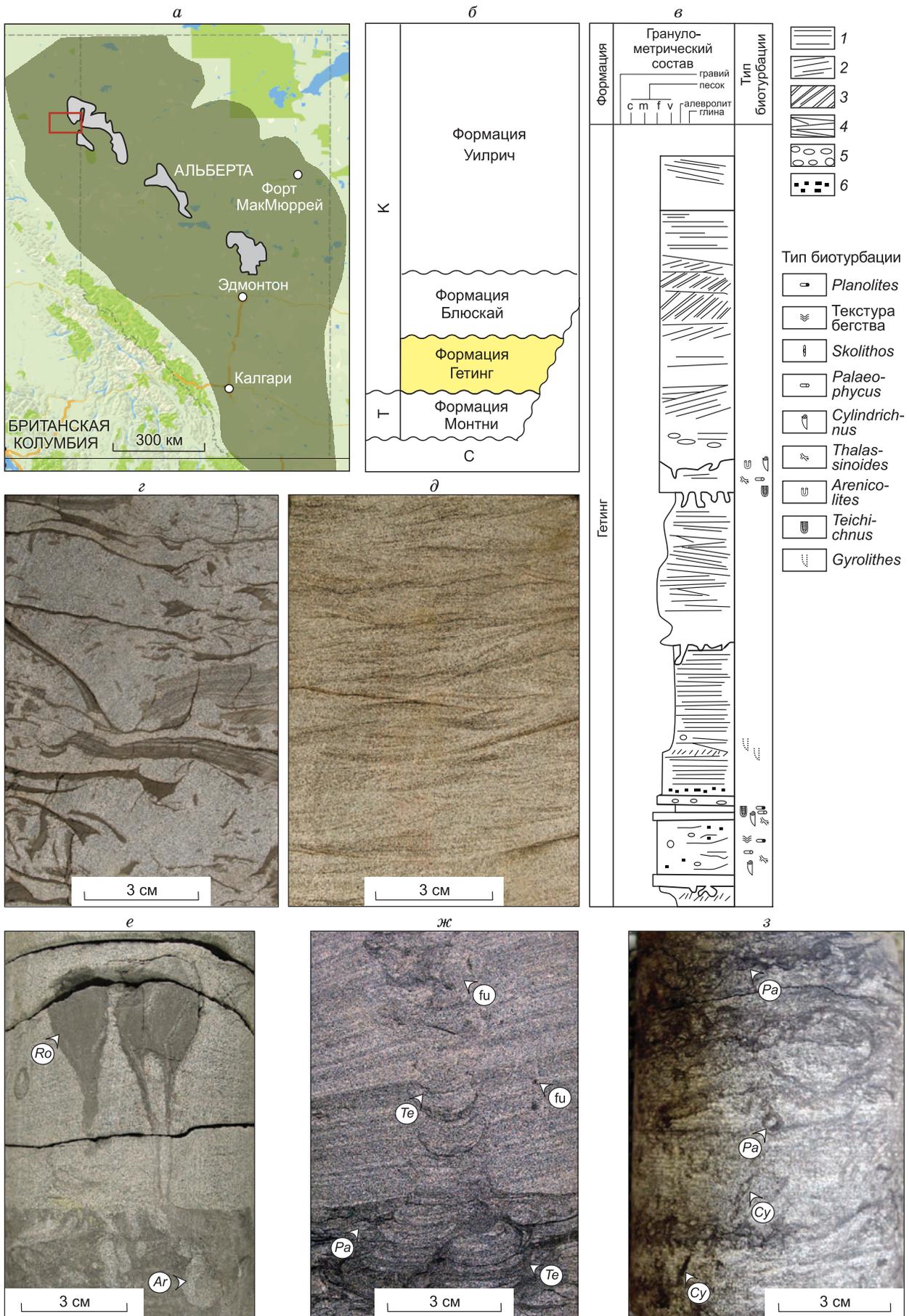
### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные примеры современных и древних эстуарных отложений наглядно показывают, что основные характеристики ихнологической модели солоновато-водных обстановок осадконакопления довольно легко определимы при исследованиях керна и обнажений. Ихнологические сообщества опресненных вод характеризуются уменьшением количества и разнообразия следов биотурбации, а также значительным измельчением ходов организмов по сравнению с нормально-морскими обстановками. Отмечается преобладание простых по морфологии вертикальных и горизонтальных ходов, принадлежащих преимущественно всеядным эврибионтам. Отложения прибрежно-морского генезиса в разрезе зачастую характеризуются неравномерным распределением ходов жизнедеятельности организмов в зависимости от экологических стрессов, оказывавших влияние на инфауну (консистенция субстрата, скорость осадконакопления и др.). Некоторые горизонты отличаются монотипным составом ихноценоза и высокой плотностью ходов илоедов. Многие из вышеперечисленных ихнологических характеристик могут быть также обнаружены и в других обстановках осадконакопления со «стрессовыми» условиями обитания организмов. Однако при одновременном обнаружении нескольких из вышеперечисленных их-



## Рис. 7. Приливный (?) палеоэстуарий — формация МакМюррей.

*a–д* — битумонасыщенные пески на фотографиях отличаются темно-коричневым, почти черным цветом, в то время как глинисто-алевролитовые прослои имеют светло-серый, почти белый оттенок; *a, б* — ихнология средней части палеоэстуария: низкое ихновидовое разнообразие и повышенная интенсивность биотурбации в песчаных и аргиллитовых прослоях — *Cylindrichnus* (*Cy*), *Planolites* (*P*), *Teichichnus* (*Te*) и *Thalassinoides* (*Th*); *в–д* — ихнология внешней части палеоэстуария: косая слоистость в песчанике и отсутствие биотурбации (*в*), глинисто-алевролитовые прослои перекрывают отложения косослоистого песчаника (*г*), моновидовая ихноассоциация *Cylindrichnus* в песчанике (*д*).



## Рис. 8. Волновой (?) палеоэстуарий — формация Геттинг.

*a* — распространение отложений формации Геттинг в пределах провинций Альберта и Британская Колумбия (темно-серый цвет). Районы отсутствия отложений показаны светло-серым цветом; область исследования выделена красным прямоугольником [Gingras et al., 2010]; *b* — упрощенная стратиграфическая колонка формации Геттинг (выделена желтым цветом), провинция Британская Колумбия, Канада, по [Gingras et al., 2010]; *в* — типичный литологический разрез средней части палеоэстуария Геттинг с обозначением структуры и текстуры осадочных пород, и следов жизнедеятельности организмов, по [Gingras et al., 2010]. *г* — флювиальная часть эстуария: обилие глинистых интракластов характеризует русло канала; *д* — флювиальная часть эстуария: слоистость мигрирующей ряби и органический детрит, сконцентрированный во впадинах знаков ряби; *е* — средняя часть эстуария: биотурбированный песчаник со следами жизнедеятельности *Rosselia* (*Ro*) и *Arenicolites* (*Ar*); *ж* — средняя часть эстуария: биотурбированный песчаник с крупными следами *Teichichnus* (*Te*), *Palaeophycus* (*Pa*) и следами бегства (*fu*); *з* — средняя часть эстуария: активно биотурбированный глинистый песчаник с низководным ихносообществом: *Palaeophycus* (*Pa*) и *Cylindrichnus* (*Cy*). Текстура пород: 1 — горизонтальная слоистость, 2 — косогоризонтальная слоистость, 3 — ритмиты, 4 — слоистость мигрирующей ряби, 5 — прослой гравия, 6 — глинистые интракласты.

нологических характеристик и в сочетании с такими седиментологическими критериями, как трещины синерезиса и усыхания, корни растений, ритмиты, флазерная, волнистая и линзовидная слоистости, пониженная соленость палеообстановки осадконакопления может быть интерпретирована с большой долей вероятности. Несмотря на универсальность ихнологической модели солоновато-водных обстановок осадконакопления, она была постулирована на меловых отложениях Канады и США. Для ее полной достоверности и повсеместного подтверждения модель должна быть более широко протестирована на палеозойских, мезозойских и кайнозойских породах в разных частях мира. Авторы статьи надеются, что в скором будущем появятся и российские публикации, посвященные опресненным обстановкам осадконакопления.

Авторы выражают глубокую признательность Канадскому совету по естественным и техническим наукам (NSERC) за оказанную материальную поддержку в написании статьи. Авторы благодарят Т. Хок за предоставленные полевые фотографии, И.В. Щепеткину и Л. Васильеву за помощь в подготовке рукописи. Особую признательность авторы выражают к.г.-м.н. П.А. Яну и анонимному рецензенту за ряд конструктивных замечаний и за самую актуальную информацию о современном положении дел в области ихнологии в России.

## ЛИТЕРАТУРА

**Беккер Ю.Р.** Ихнофоссилии — новый палеонтологический объект в стратотипе позднего докембрия Урала // Литосфера, 2013, т. 1, с. 52—80.

**Вакуленко Л.Г., Ян П.А.** Юрские ихнофаии Западно-Сибирской плиты и их значение для реконструкции обстановок осадконакопления // Новости палеонтологии и стратиграфии. Приложение к журналу «Геология и геофизика», 2001, т. 42, с. 83—93.

**Вакуленко Л.Г., Мадиев М.З., Николенко О.Д., Попов А.Ю., Ян П.А.** Следы жизнедеятельности организмов в батских отложениях Широтного Приобья: опыт применения ихнофациального анализа при проведении литолого-фациальных реконструкций // Горный вестник, 2005, т. 6, с. 24—29.

**Вассоевич Н.Б.** О некоторых признаках, позволяющих отличить опрокинутое положение флишевых образований от нормального // Труды Геологического института АН СССР, 1932, т. II, с. 47—65.

**Вассоевич Н.Б.** Флиш и методика его изучения. Л., М., Гостоптехиздат, 1948, 216 с.

**Вассоевич Н.Б.** Условия образования флиша. Л., М., Гостоптехиздат, 1951, 240 с.

**Вялов О.С.** Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Киев, Львовское геологическое общество, 1966, 220 с.

**Вялов О.С.** Основные проблемы и методика палеоихнологических наблюдений // Следы жизнедеятельности древнейших организмов и проблемы реконструкции палеогеографических обстановок прошлого. Апатиты, Северный филиал географического общества СССР, 1978, с. 3—12.

**Вялов О.С.** Наблюдения над биоглифами // Следы жизнедеятельности древних организмов. М., Наука, 1993а, с. 11—21.

**Вялов О.С.** Следы жизнедеятельности организмов и их классификация // Следы жизнедеятельности древних организмов. М., Наука, 1993б, с. 5—11.

**Вялов О.С., Гаврилишин В.И., Даныш В.В.** Следы организмов на литорали Белого моря // Биология моря, Владивосток, 1976, т. 5, с. 61—62.

**Вялов О.С., Гаврилишин В.И., Даныш В.В.** О следах медуз и способе их передвижения // Палеонтологический журнал, 1977, т. 6, с. 123—124.

**Вялов О.С., Гаврилишин В.И., Даныш В.В.** Ихнологические наблюдения на литорали Белого и Баренцева морей // Следы жизнедеятельности древнейших организмов и проблемы реконструкции палеогеографических обстановок прошлого. Апатиты, Северный филиал географического общества СССР, 1978, с. 13—25.

**Геккер Р.Ф.** Наставления для исследований по палеоэкологии. М., Изд-во АН СССР, 1954, 39 с.

**Геккер Р.Ф.** Введение в палеоэкологию. М., Государственное научно-техническое издательство литературы по геологии и охране недр, 1957, 127 с.

**Гроссгейм В.А.** О значении и методике изучения гиероглифов (на материале кавказского флиша) // Изв. АН СССР. Геологическая серия, 1946, т. 2, с. 111—120.

**Гроссгейм В.А.** Некоторые новые гиероглифы из нижнемеловых отложений Северо-Западного Кавказа // Труды Краснодарского филиала ВНИИнефть, 1961, т. 6, с. 202—206.

**Захаров В.А., Занин Ю.Н., Замирайлова А.Г.** Первая находка следов жизнедеятельности в высокоуглеродистых черных сланцах баженовской свиты Западной Сибири // Геология и геофизика, 1998, т. 39 (3), с. 402—405.

**Зенкевич Л.А.** Моря СССР. Их фауна и флора. М., Учпедгиз РСФСР, 1956, 424 с.

**Зенкевич Л.А.** Жизнь животных. В 6 томах. Т. 1. Беспозвоночные. М., Просвещение, 1968а, 580 с.

**Зенкевич Л.А.** Жизнь животных. В 6 томах. Т. 2. Беспозвоночные. М., Просвещение, 1968б, 564 с.

**Зенкевич Л.А.** Жизнь животных. В 6 томах. Т. 3. Беспозвоночные. М., Просвещение, 1968в, 576 с.

**Кнауэст Д., Дронов А.** Ихнотекстуры *Balanoglossites* из волховской свиты среднего ордовика в окрестностях Санкт-Петербурга, Россия // Стратиграфия. Геологическая корреляция, 2013, т. 21, № 3, с. 22.

**Марусин В.В.** Стратиграфические и седиментологические аспекты палеоихнологического анализа // Изв. вузов. Геология и разведка, 2015, т. 2, с. 5—8.

**Марусин В.В.** Ископаемые следы жизнедеятельности из пограничных отложений венда и кембрия Оленекского поднятия Сибирской платформы: Автореф. дис.... к.г.-м.н., Новосибирск, ИНГГ СО РАН, 2016, 27 с.

**Микулаш Р., Дронов А.В.** Палеоихнология — введение в изучение ископаемых следов жизнедеятельности. Прага, Геологический институт Академии наук Чешской Республики, 2006, 122 с.

**Попов А.Ю., Вакуленко Л.Г., Казаненков В.А., Ян П.А.** Палеогеографические реконструкции для северо-восточной части Широкого Приобья на время формирования нефтегазоносного горизонта Ю<sub>2</sub> // Геология и геофизика, 2014, т. 55 (5—6), с. 777—786.

**Федонкин М.А.** Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции метазоа. М., Наука, 1987, 176 с.

**Федонкин М.А., Дронов А.В.** Четвертый международный семинар по ихнотаксономии, 21—26 июня 2010 г. // Стратиграфия. Геологическая корреляция, 2011, т. 19, № 3, с. 126—128.

**Шаповалов А.В., Тесакова Е.М.** К истории палеонтологической литературы в России // Труды Государственного Дарвиновского музея, 2007, вып. X, с. 112—131.

**Эдер В.Г., Занин Ю.Н., Замирайлова А.Г.** Ихнофоссилии баженовской и георгиевской свит верхней юры Западно-Сибирской плиты // Геология и геофизика, 2003, т. 44 (6), с. 517—524.

**Ян П.А.** Распределение ихнофоссилий в разрезе васюганского сиквенса, вскрытого Тюменской СГ-6 // 5-е Уральское литологическое совещание «Терригенные осадочные последовательности Урала и сопредельных территорий: седименто- и литогенез, минерагения», Екатеринбург, 2002, с. 244—247.

**Ян П.А.** Ихнофауны в разрезе васюганского сиквенса (по материалам Тюменской СГ-6) // Литосфера, 2003, т. 1, с. 54—63.

**Ян П.А., Вакуленко Л.Г.** Смена состава ихнофоссилий в келловей-оксфордских отложениях Западно-Сибирского бассейна как отражение цикличности седиментогенеза // Геология и геофизика, 2011, т. 52 (10) с. 1517—1537.

**Ян П.А., Вакуленко Л.Г., Бурлева О.В.** Смена состава ихнофоссилий в келловей-оксфордских отложениях Западно-Сибирского бассейна как отражение цикличности седиментогенеза // Материалы Третьего Всероссийского литологического совещания «Генетический формационный анализ осадочных комплексов фанерозоя и докембрия». М., 2003, с. 311—314.

**Янин Б.Т., Барабошкин Е.Ю.** Следы жизнедеятельности донных организмов в нижнемеловых отложениях Крыма: таксономический, стратиграфический и ихнофаунальный анализ // Материалы Пятого Всероссийского совещания. Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Ульяновск, Ульяновский государственный университет, 2010, с. 364—366.

**АМЕС.** Environmental impact assessment report for modifications to the Petitcodiac River causeway. Fredericton, NB, New Brunswick Department of Supply and Services, 2005, 440 p.

**Baraboshkin E.Y., Zibrov I.A.** Characteristics of the Middle Cenomanian rhythmic sequence from Mount Selbukhra in southwest Crimea // Mosc. Univ. Geol. Bull., 2012, v. 67, p. 176—184.

- Barnes R.S.K.** What, if anything, is a brackish-water fauna? // *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.*, 1980, v. 80, p. 235—240.
- Beynon B.M., Pemberton S.G.** Ichnological signature of a brackish water deposit; an example from the Lower Cretaceous Grand Rapids Formation, Cold Lake oil sands area, Alberta. *Applications of Ichnology to Petroleum Exploration; a Core Workshop. Tulsa, OK, USA // Soc. Econ. Paleontol. Miner.*, 1992, p. 199—221.
- Beynon B.M., Pemberton S.G., Bell D.D., Logan C.A.** Environmental implications of ichnofossils from the Lower Cretaceous Grand Rapids Formation, Cold Lake oil sands deposit. *Sequences, stratigraphy, sedimentology; surface and subsurface. Memoir — Canadian Society of Petroleum Geologists. Calgary, AB, Canada // Can. Soc. Petrol. Geol.*, 1988, p. 275—289.
- Boyd R., Dalrymple R.W., Zaitlin B.A.** Estuarine and incised-valley facies models // *Facies Models Revisited. Special Publication, v. 84. Tulsa, OK, USA, Soc. Sediment. Geol. (SEPM)*, 2006, p. 171—235.
- Buatois L.A., Gingras M.K., MacEachern J.A., Mángano M.G., Zonneveld L.-P., Pemberton S.G., Netto R.G., Martin A.** Colonization of brackish-water systems through time: Evidence from the trace-fossil record // *Palaios*, 2005, v. 20, № 4, p. 321—347.
- Cant D.J., Abrahamson B.** Regional distribution and internal stratigraphy of the lower Mannville // *Bull. Can. Pet. Geol.*, 1996, v. 44, p. 508—529.
- Carrigy M.A.** Geology of the McMurray Formation; Part III. General geology of the McMurray area (RPRT) // *Memoir — Alberta Geological Survey. Edmonton, AB, Canada, Alberta Geological Survey*, 1959, 130 p.
- Chapman P.M.** Measurements of the short-term stability of interstitial salinities in subtidal estuarine sediments // *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 1981, v. 12, p. 67—81.
- Croghan P.C.** Osmotic regulation and the evolution of brackish- and fresh-water faunas // *J. Geol. Soc. London*, 1983, v. 140, p. 39—46.
- Dalrymple R.W.** Incised valleys in time and space: An introduction to the volume and an examination of the controls on valley formation and filling // *Incised valleys in time and space. Special Publication, v. 85. Tulsa, OK, USA, Society for Sedimentary Geology (SEPM)*, 2006, p. 5—12.
- Dalrymple R.W., Zaitlin B.A., Boyd R.** Estuarine facies models: conceptual basis and stratigraphic implications // *J. Sediment. Petrol.*, 1992, v. 62, p. 1130—1146.
- Dalrymple R.W., MacKay D.A., Ichaso A.A., Choi K.S.** Processes, morphodynamics, and facies of tide-dominated estuaries // *Principles of Tidal Sedimentology. Netherlands, Springer Science+Business Media B.V.*, 2012, p. 79—107.
- Dashtgard S.E., Pearson N.J., Gingras M.K.** Sedimentology, ichnology, ecology and anthropogenic modification of muddy tidal flats in a cold-temperate environment: Chignecto Bay, Canada. *Sedimentary coastal zones from high to low latitudes: similarities and differences. London // Geol. Soc. London*, 2013, p. 229—245.
- Dorjes J.** Das Watt als Lebensraum // *Das Watt — Ablagerungs- Und Lebensraum. Frankfurt a. M., Kramer*, 1970, p. 71—105.
- Dorjes J.** Sedimentologische und faunistische Untersuchungen an Watten in Taiwan. II // *Senckenbergiana Maritima*, v. 10. *Faunistische Und Aktuopalaontologische Studien. Frankfurt, Federal Republic of Germany, Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft*, 1978, p. 117—143.
- Dorjes J., Howard J.D.** Fluvial-marine transition indicators in an estuarine environment, Ogeechee River-Ossabaw Sound // *Senckenbergiana Maritima*, v. 7. *Estuaries of the Georgia Coast, U.S.A.: Sedimentology and Biology. Frankfurt, Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft*, 1975, p. 137—179.
- Dronov A.V., Mikulás R., Logvinova M.** Trace fossils and ichnofabrics across the Volkhov depositional sequence (Ordovician, Arenigian of St. Petersburg Region, Russia) // *J. Czech Geol. Soc.*, 2002, v. 47, p. 133—146.
- Energy Resources Conservation Board, ERCB.** Oil sands regulatory case study, 2011, 10 p.
- Gingras M.K., MacEachern J.A.** Tidal ichnology of shallow-water clastic settings // *Principles of tidal sedimentology. Amsterdam, The Netherlands, Springer Science+Business Media B.V.*, 2012, p. 57—77.
- Gingras M.K., Pemberton S.G., Saunders T.D.A., Clifton H.E.** The ichnology of modern and Pleistocene brackish-water deposits at Willapa Bay, Washington: variability in estuarine settings // *Palaios*, 1999, v. 14, p. 352—374.
- Gingras M.K., Bann K.L., MacEachern J.A., Pemberton S.G.** A conceptual framework for the application of trace fossils // *Applied Ichnology. SEPM Short Course Notes. Tulsa, OK, USA // Soc. Econ. Paleontol. Miner.*, 2007, p. 1—26.
- Gingras M.K., Zonneveld J.-P., Blakney B.J.** Preliminary assessment of ichnofacies in the Gething Formation of NE British Columbia // *Bull. Can. Pet. Geol.*, 2010, v. 58, p. 159—172.
- Gingras M.K., MacEachern J.A., Dashtgard S.E.** Process ichnology and the elucidation of physico-chemical stress // *Sediment. Geol.*, 2011, v. 237, p. 115—134.

**Gingras M.K., MacEachern J.A., Dashtgard S.E., Zonneveld J.-P., Schoengut J.A., Ranger M.J., Pemberton S.G.** Estuaries // Trace fossils as indicators of sedimentary environments. Developments in sedimentology. Amsterdam, The Netherlands, Elsevier B.V., 2012, p. 463—505.

**Gingras M.K., Maceachern J.A., Dashtgard S.E., Ranger M.J., Pemberton S.G.** The significance of trace fossils in the McMurray Formation // *Bull. Can. Pet. Geol.*, 2016, v. 64, p. 233—250.

**Grassle J.F., Grassle J.P.** Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes // *J. Mar. Res.*, 1974, v. 32, p. 253—284.

**Grazhdankin D.V., Krayushkin A.V.** Trace fossils and the Upper Vendian boundary in the southeastern White Sea region // *Dokl. Earth Sci.*, 2007, v. 416, p. 1027—1031.

**Gunn S.C., Gingras M.K., Dalrymple R.W., Pemberton S.G.** Ichnological gradation of subtidal deposits, Ogeechee Estuary, Georgia, U.S.A. // Conference abstracts: Annual Meeting — American Association of Petroleum Geologists, San Antonio, TX, 2008.

**Häntzschel W.** Trace fossils and problematica // Treatise on invertebrate paleontology, Joint Committee on Invertebrate Paleontology. Part W, Supplement 1. Boulder, CO, United States, Geological Society of America (GSA) and Kansas University Press, 1975, W269 p.

**Hauck T.E., Dashtgard S.E., Pemberton S.G., Gingras M.K.** Brackish-water ichnological trends in a microtidal barrier island-embayment system, Kouchibouguac National Park, New Brunswick, Canada // *Palaios*, 2009, v. 24, p. 478—496.

**Hertweck G.** Die Bewohner des Wattenmeeres in ihren Auswirkungen auf das Sediment // *Das Watt, Ablagerungs- Und Lebensraum*. Frankfurt a. M., Kramer, 1970, p. 106—130.

**Howard J.D., Frey R.W.** Regional animal-sediment characteristics of Georgia estuaries // *Senckenbergiana Maritima*, v. 7. Estuaries of the Georgia Coast, U.S.A.: Sedimentology and biology. Frankfurt, Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, 1975, p. 33—103.

**Howard J.D., Elders C.A., Heinbokel J.** Animal-sediment relationships in estuarine point bar deposits, Ogeechee River-Ossabaw Sound, Georgia // *Senckenbergiana Maritima*, v. 7. Estuaries of the Georgia Coast, U.S.A.: Sedimentology and biology. Frankfurt, Federal Republic of Germany, Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, 1975, p. 181—203.

**Hubbard S.M., Gingras M.K., Pemberton S.G.** Palaeoenvironmental implications of trace fossils in estuary deposits, Cretaceous Bluesky Formation, Cadotte region, AB, Canada // *Foss. Stata*, 2004, v. 51, p. 68—87.

**Hubbard S.M., Smith D.G., Nielsen H., Leckie D.A., Fustic M., Spencer R.J., Bloom L.** Seismic geomorphology and sedimentology of a tidally influenced river deposit, Lower Cretaceous Athabasca oil sands, Alberta, Canada // *Am. Assoc. Pet. Geol. Bull.*, 2011, v. 95, p. 1123—1145.

**Jackson P.C.** Paleogeography of the Lower Cretaceous Mannville Group of Western Canada // *Elmworth: Case study of a deep basin gas field*. AAPG Memoir v. 38. Tulsa, OK, United States, American Association of Petroleum Geologists, 1984, p. 49—77.

**Knaust D., Bromley R.G.** Trace fossils as indicators of sedimentary environments. Developments in sedimentology, v. 64. Amsterdam, Netherlands, Newnes, 2012, 960 p.

**Knox G.A.** Estuarine ecosystems: A systems approach, v. 1. Boca Raton, FL, United States, CRC Press, 1986, 289 p.

**Lettlely C.D., Pemberton S.G., Gingras M.K., Ranger M.J., Blakney B.J.** Integrating sedimentology and ichnology to shed light on the system dynamics and paleogeography of an ancient riverine estuary. Applied ichnology. SEPM short course notes, v. 52. Tulsa, OK, USA // *Soc. Econ. Paleontol. Miner.*, 2007, p. 147—165.

**Levinton J.S.** The paleoecological significance of opportunistic species // *Lethaia*, 1970, v. 3, p. 69—78.

**MacEachern J.A., Gingras M.K.** Recognition of brackish-water trace-fossil suites in the Cretaceous Western Interior Seaway of Alberta, Canada // *Sediment-organism interactions; a multifaceted ichnology*. Special Publication — Society for Sedimentary Geology. Tulsa, OK, USA, Society for Sedimentary Geology (SEPM), 2007, p. 149—193.

**MacEachern J.A., Bann K.L.** The role of ichnology in refining shallow marine facies models. Recent advances in models of siliciclastic shallow-marine stratigraphy. Special Publication — Society for Sedimentary Geology. Tulsa, OK, USA // *Soc. Sedim. Geol. (SEPM)*, 2008, p. 73—116.

**MacEachern J.A., Pemberton S.G., Bann K.L., Gingras M.K.** Departures from the archetypal ichnofacies: Effective recognition of physico-chemical stresses in the rock record. Applied ichnology. SEPM short course notes. Tulsa, OK, USA // *Soc. Econ. Paleontol. Miner.*, 2007, p. 65—93.

**Martin M.W., Grazhdankin D.V., Bowring S.A., Evans D.A.D., Fedonkin M.A., Kirschvink J.L.** Neoproterozoic bilaterian body and trace fossils, White Sea, Russia: Implications for metazoan evolution // *Science*, 2000, v. 288, p. 841—845.

**Milne A.** The ecology of the Tamar estuary, IV. The distribution of the fauna and flora on buoys // *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom*, 1940, v. 24, p. 69—87.

- Natalin N.M., Mikulás R., Dronov A.V.** Trace fossils accompanying possible «Ediacaran organisms» in the Middle Cambrian sediments of the St. Petersburg Region, Russia // *Acta Geol. Pol.*, 2010, v. 60, p. 71—75.
- Nathorst A.G.** Om spar af evertbererade djur m. m. oc deras paleotologiska betydelse // *Kongliga Sven. Vetenskaps-Akademiens Handl.*, 1881, v. 18, p. 1—104.
- Pearson N.J., Gingras M.K.** An ichnological and sedimentological facies model for muddy point-bar deposits // *J. Sediment. Res.*, 2006, v. 76, p. 771—782.
- Pemberton S.G., Wightman D.M.** Ichnological characteristics of brackish water deposits. Applications of Ichnology to Petroleum Exploration; a Core Workshop. Tulsa, OK, USA // *Soc. Econ. Paleontol. Miner.*, 1992, p. 141—167.
- Pemberton S.G., Flach P.D., Mossop G.D.** Trace fossils from the Athabasca Oil Sands, Alberta, Canada // *Sci. New Ser.*, 1982, v. 217, p. 825—827.
- Pemberton S.G., MacEachern J.A., Gingras M.K., Saunders T.D.A.** Biogenic chaos: Cryptobioturbation and the work of sedimentologically friendly organisms // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 2008, v. 270, p. 273—279.
- Pianka E.R.** On r- and k-selection // *Am. Nat.*, 1970, v. 104, p. 592—597.
- Pritchard D.W.** What is an estuary; physical viewpoint // *Estuaries*. AAAS publication. Washington, DC, United States, American Association for the Advancement of Science, 1967, p. 3—5.
- Ranger M.J., Gingras M.K.** Geology of the Athabasca Oil Sands. Field guide and overview. Calgary, AB, Canada, ConocoPhillips Canada, 2006, 123 p.
- Rees E.T.S., Nicolaidou A., Laskaridou P.** The effects of storms on the dynamics of shallow water benthic associations // *Biology of benthic organisms*. Oxford, UK, Pergamon Press, 1977, p. 465—474.
- Reineck H.-E.** Longitudinale Schrägschichten im Watt // *Geol. Rundschau*, 1958, v. 47, p. 73—82.
- Reineck H.-E.** Sedimentgefüge im Bereich der südlichen Nordsee. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 1963, 138 p.
- Reineck H.-E., Cheng Y.M.** Sedimentologische und faunistische Untersuchungen an Watten in Taiwan. I. // *Senckenbergiana Maritima*, v. 10. Faunistische Und Aktuopalaontologische Studien. Frankfurt, Federal Republic of Germany, Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, 1978, p. 85—115.
- Remane A., Schlieper C.** Biology of brackish water. Stuttgart, Federal Republic of Germany, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), 1971, 372 p.
- Rhoads D.C., McCall P.L., Yingst J.Y.** Disturbance and production on the estuarine seafloor // *Am. Sci.*, 1978, v. 66, p. 577—586.
- Rodriguez A.R.** Erosional properties of the sediments in the Petitcodiac River estuary at Montcton, NB. MSc Thesis, University of New Brunswick, Fredericton, NB, Canada, 2005, 156 p.
- Rogov V., Marusin V., Bykova N., Goy Y., Nagovitsin K., Kochnev B., Karlova G., Grazhdankin D.** The oldest evidence of bioturbation on Earth // *Geol. J.*, 2012, v. 40, p. 395—398.
- Rosenberg R., Olsson I., Olundh E.** Energy flow model of an oxygen-deficient estuary on the Swedish West Coast // *Mar. Biol.*, 1977, v. 42, p. 99—107.
- Sanders H.L., Mangelsdorf Jr. P.C., Hampson G.R.** Salinity and faunal distribution in the Pocasset River, Massachusetts // *Limnol. Oceanogr.*, 1956, v. 10, p. R216—R229.
- Seilacher A.** Studien zur Palichnologie; I, Ueber die Methoden der Palichnologie: Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie // *Abhandlungen*, 1953, v. 96, p. 421—452.
- Seilacher A.** Biogenic sedimentary structures // *Approaches to paleoecology*. New York, John Wiley and Sons, 1964, p. 296—316.
- Seilacher A.** Bathymetry of trace fossils // *Mar. Geol.*, 1967, v. 5, p. 413—428.
- Seilacher A.** Trace fossil analysis. Berlin, Federal Republic of Germany, Springer Science & Business Media, 2007, 226 p.
- Shchepetkina A., Gingras M.K., Pemberton S.G.** Sedimentology and ichnology of the fluvial reach to inner estuary of the Ogeechee River estuary, Georgia, USA // *Sediment. Geol.*, 2016a, v. 342, p. 202—217.
- Shchepetkina A., Gingras M.K., Pemberton S.G., MacEachern J.A.** What does the ichnological content of the Middle McMurray Formation tell us? // *Bull. Can. Pet. Geol.*, 2016b, v. 64, p. 24—46.
- Shchepetkina A., Gingras M.K., Zonneveld J., Pemberton S.G.** Sedimentary fabrics of the macrotidal, mud-dominated, inner estuary to fluvio-tidal transition zone, Petitcodiac River estuary, New Brunswick // *Sediment. Geol.*, 2016c, v. 333, p. 147—163.
- Slobodkin L.B., Sanders H.L.** On the contribution of environmental predictability to species diversity // *Brookhaven Symp. Biol.*, 1969, v. 22, p. 82—93.
- Smith D.G.** Paleogeographic evolution of the Western Canada foreland basin // *Geological atlas of the Western Canada Sedimentary Basin*. Calgary, AB, Canada, Canadian Society of Petroleum Geologists, 1994, p. 276—296.

**Smith D.G., Zorn C.E., Sneider R.M.** The paleogeography of the Lower Cretaceous of western Alberta and northeastern British Columbia in and adjacent to the deep basin of the Elmworth area // Elmworth: Case study of a deep basin gas field. AAPG Memoir v. 38. Tulsa, OK, United States, American Association of Petroleum Geologists, 1984, p. 79—114.

**Suleyman O.** The association of geochemical and microbiological parameters with the deposition of mud in marginal marine settings. MSc Thesis, University of Alberta, Edmonton, AB, Canada, 2008, 94 p.

**Taylor A.M., Goldring R.** Description and analysis of bioturbation and ichnofabric // J. Geol. Soc. London., 1993, v. 150, p. 141—148.

**Taylor A.M., Goldring R., Gowland S.** Analysis and application of ichnofabrics // Earth Sci. Rev., 2003, v. 60, p. 227—259.

**Thompson L.G., Pritchard A.W.** Osmoregulatory capacities of *Callianassa* and *Upogebia* (Crustacea: Thalassinidea) // Biol. Bull., 1969, v. 136, p. 114—129.

**Whitlatch R.B., Zajac R.N.** Biotic interactions among estuarine infaunal opportunistic species // Mar. Ecol., Prog. Ser., 1985, v. 21, p. 299—311.

**Wightman D.M., Pemberton S.G., Singh C.** Depositional modeling of the upper Mannville (Lower Cretaceous), east-central Alberta; implications for the recognition of brackish water deposits. Reservoir Sedimentology. Special Publication — Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. Tulsa, OK, USA // Soc. Sedim. Geol. (SEPM), 1987, p. 189—220.

**Wojda M.** Bank erosion in the Petitcodiac River estuary. MSc Thesis, University of New Brunswick, Fredericton, NB, 2011, 167 p.

**Yang B., Dalrymple R.W., Gingras M.K., Chun S.S., Lee H.** Up-estuary variation of sedimentary facies and ichnocoenoses in an open-mouthed, macrotidal, mixed-energy estuary, Gomso Bay, Korea // J. Sediment. Res., 2007, v. 77, p. 757—771.

**Yanin B.T., Baraboshkin E.Y.** Thalassinoides burrows (decapoda dwelling structures) in Lower Cretaceous sections of southwestern and central Crimea // Stratig. Geol. Correl., 2013, v. 21, p. 280—290.

*Рекомендована к печати 8 июня 2017 г.  
Н.В. Сенниковым*

*Поступила в редакцию 20 декабря 2016 г.,  
после доработки — 20 апреля 2017 г.*