



**ИТОГИ НАУКИ  
и ТЕХНИКИ**

**СТРАТИГРАФИЯ.  
ПАЛЕОНТОЛОГИЯ**

**Том 6**

**Москва 1975**

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ  
СОВЕТА МИНИСТРОВ СССР  
ПО НАУКЕ И ТЕХНИКЕ

АКАДЕМИЯ НАУК  
СОЮЗА СОВЕТСКИХ  
СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК

ВСЕСОЮЗНЫЙ ИНСТИТУТ НАУЧНОЙ И ТЕХНИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ



# ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ

СЕРИЯ

## СТРАТИГРАФИЯ. ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Том 6

ВЫПУСКИ И ТОМА СЕРИИ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ РАНЕЕ:

1. Общая геология. Стратиграфия. 1963—1964
2. Стратиграфия. Палеонтология. 1966
3. Стратиграфия. Палеонтология. 1967
4. Общая геология. Стратиграфия. Палеонтология. 1969
5. Стратиграфия. Палеонтология. Том 3
6. Стратиграфия. Палеонтология. Том 4
7. Стратиграфия. Палеонтология. Том 5

СЕРИИ «ИТОГОВ НАУКИ И ТЕХНИКИ» ПО ГЕОЛОГИИ,  
ВЫХОДЯЩИЕ В 1975 г.

1. Техника геологоразведочных работ. Том 9
2. Месторождения горючих полезных ископаемых. Том 6
3. Геохимия. Минералогия. Петрография. Том 8
4. Неметаллические полезные ископаемые. Том 4
5. Рудные месторождения. Том 6

МОСКВА 1975

ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ

СТРАТИГРАФИЯ.  
ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Том 6

БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В ПАЛЕОНТОЛОГИИ  
И ДРЕВНЕЙШИЕ СЛЕДЫ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

МОСКВА 1975

1-2

<http://Jurassic.ru/>

СЕРИЯ

СТРАТИГРАФИЯ.  
ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР профессор *Е. Е. Захаров*

УЧЕНЫЙ СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ *И. Т. Макеева*

ЧЛЕНЫ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ: докт. геол.-мин. наук *Г. П. Барсанов*,  
канд. техн. наук *В. Т. Борисович*, профессор *Б. И. Воздвиженский*,  
докт. геол.-мин. наук *И. В. Высоцкий*, докт. геол.-мин. наук *В. И. Громов*,  
канд. геол.-мин. наук *Е. С. Кабанова*, докт. геол.-мин. наук *Б. М. Келлер*,  
академик *Ю. А. Косыгин*, канд. геол.-мин. наук *И. Н. Красилова*,  
канд. геол.-мин. наук *Б. В. Кристальный*, канд. геол.-мин. наук *Е. В. Кучерук*,  
канд. геол.-мин. наук *С. Н. Максимов*, докт. геол.-мин. наук *А. С. Марфунин*,  
профессор *А. К. Матвеев*, канд. геол.-мин. наук *Е. А. Никольская*,  
докт. геол.-мин. наук *В. П. Петров*, докт. геол.-мин. наук *И. А. Резанов*,  
канд. геол.-мин. наук *С. П. Шоболов*, докт. геол.-мин. наук *Н. А. Штрейб*

Авторы: канд. геол.-мин. наук *И. С. Барсков*, *Р. А. Васина*,  
докт. геол.-мин. наук *И. Н. Крылов*

Научный редактор докт. геол.-мин. наук *Б. М. Келлер*

© ВИНТИ, 1975

УДК 56.07:(577.11+578.086)

## БИОХИМИЧЕСКИЕ И МИКРОСТРУКТУРНЫЕ МЕТОДЫ В ПАЛЕОНТОЛОГИИ

*И. С. Барсков*

### Введение

Успехи современной молекулярной биологии, биохимии и аналитической техники открыли возможности новых подходов к изучению эволюции. Достаточно в этой связи назвать широко известные работы по исследованию цитохромов с (127) и гомологизации ДНК (10), по реконструкции миоглобинов предков млекопитающих (147) и ферредоксинов (67).

К аналитическим исследованиям все шире привлекается ископаемый материал, который, несмотря на неполноту сохранности, несет значительно больше информации, чем это предполагалось совсем недавно. Эта информация не ограничивается лишь чисто морфологическими сведениями, но часто оказывается достаточной для адекватного сравнения современных и вымерших форм на микроструктурном и молекулярном уровнях.

Областью применения современных химических, биохимических и электронно-микроскопических методов в палеонтологии является изучение скелетной ткани (тех частей организмов, которые наиболее полно сохраняются в ископаемом состоянии) и биогенных органических соединений в осадочных породах, являющихся остатками древних организмов — "химическими ископаемыми". Изучение "химических ископаемых" оформилось в особое научное направление — молекулярную палеонтологию (64), основу которого составляет фактологическое обоснование зарож-

дения жизни, добиологической (химической) и ранних этапов биологической эволюции. Обзор достижений и методов в этой области дан недавно М. Кальвином (24), результаты частных исследований публикуются в новом международном журнале "Origin of Life". Обзор вещественных доказательств существования химической и ранней биологической эволюции приведен К.А. Kvenvolden (120). Состав некоторых хондритов (Murray, Murchison), исследованных непосредственно после их падения, наличие в них "автохтонных" протеиновых аминокислот свидетельствуют о несомненном протекании во внеземных условиях химической эволюции, которая может создать в достаточных количествах органические вещества, составляющие материальную основу жизни. Земные материалы пока не дали неоспоримых доказательств существования этапа добиологической эволюции, хотя найдены методы, в частности исследование изотопного состава органического углерода, с помощью которых возможно получение таких доказательств (120).

В целом же исследования в области молекулярной палеонтологии лежат вне собственно палеонтологии и являются, скорее, отраслью химии и геохимии органических веществ.

Непосредственное отношение к палеонтологии имеет изучение строения и состава "форменных", скелетных остатков организмов. Наряду с морфологическим изучением скелета — традиционным полем деятельности палеонтологов — все большее значение в последние годы приобретает структурное, биохимическое и биогеохимическое изучение скелетных остатков современных и ископаемых организмов.

В работе дан краткий обзор состояния исследований в этих направлениях. Концепции образования и структура скелета рассматриваются только применительно к беспозвоночным. В разделах о составе приведены также некоторые данные по позвоночным.

### Механизм образования скелета беспозвоночных

Скелет эуметазоя (кроме иглокожих и хордовых) — эпидермальное (эпителиальное) образование. В физиологическом смысле скелетная ткань в отличие от большин-

ства других тканей представляет собой конечный результат метаболических превращений ряда органических и неорганических соединений, которые, образовавшись, в дальнейшем практически не участвуют в метаболических процессах, переходя в разряд инертных образований (22). Удовлетворительного определения понятия наружный скелет не существует. Наружный скелет, по-видимому, может рассматриваться как морфологическое оформление первично слизистых продуктов метаболизма, выделяемых поверхностью тела. Будучи, вероятно, в значительной степени "отходами" метаболических процессов, скелетная ткань, однако по своему составу и структуре обладает специфичностью, строение ее находится под генетическим контролем, хотя степень этого контроля и его механизм в точности не известны.

Обычно скелет построен из нескольких разнородных по составу, строению и свойствам слоев. Морфологические закономерности образования скелета наиболее полно изучены у моллюсков. Слои скелета образуются экстрапаллиально, то есть вне секретирующих его эпителиальных клеток (рис. 1). Условно можно принять деление скелета на скелет органический и скелет минерализованный. Известны 4 типа биоминерализации скелета у беспозвоночных: карбонатом кальция (кальцит, арагонит), фосфатом кальция (минералы групп апатита), кремнеземом (вероятно, несколько минеральных модификаций, включая кварц), карбонатом стронция (стронцианит). Обызвествление — наиболее распространенный тип биоминерализации, развитый практически во всех филумах животных (табл.1).

Изучение процесса биоминерализации, начатое работами японских исследователей на моллюсках (110, 169, 175-181, 183, 185-189) в связи с потребностями производства "искусственного" жемчуга, сейчас привлекает внимание широкого круга специалистов: биохимиков, генетиков и медиков, систематиков, экологов и палеонтологов. Интенсификация работ в этих направлениях нашла свое выражение в организации специализированных международных научных журналов "Calcified tissues research", "Biomineralization research report", регулярно проводимых международных симпозиумах, посвященных биоминерализации, на которых обсуждаются теоретические и прикладные аспекты новой проблемы (132, 149, 150, 151).



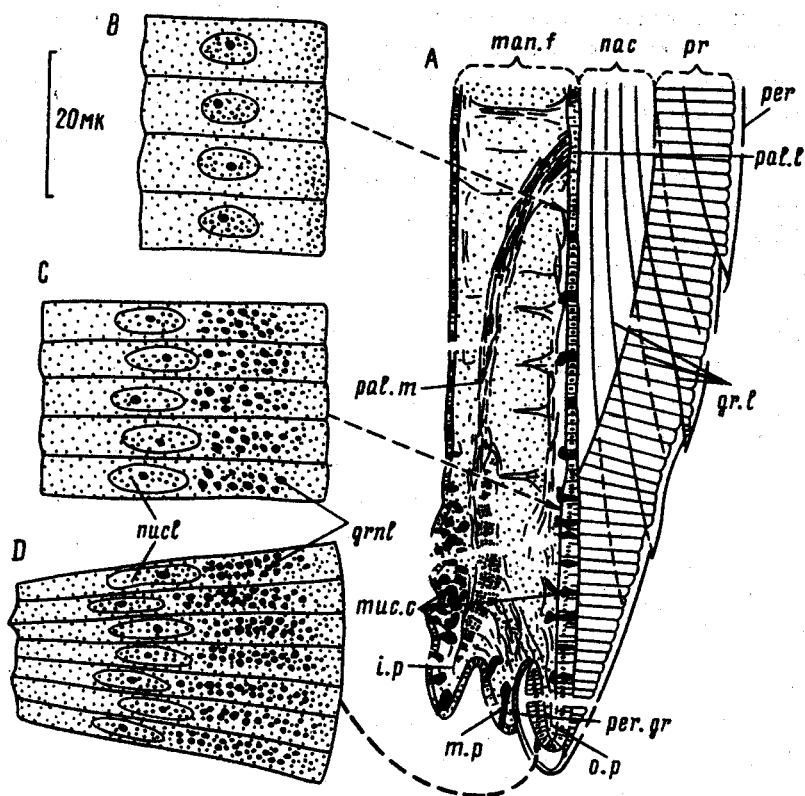


Рис. 1. Схема образования раковины (133): А – дорсо-вентральное сечение края мантии и раковины *Anodonta cygnea* (L.); В, С, D – эпителиальные клетки разных участков секретирующего эпителия; gr.l – линии роста слоев раковины; grn.l – цитоплазматические гранулы; i.p – внутренняя складка края мантии; man.f – мантия; m.p – средняя складка края мантии; mus.c – мукоидные клетки; nac – перламутровый слой раковины; nucl – ядра клеток; o.p – наружная складка края мантии; pal.l – паллиальная линия; pal.m – паллиальные мускулы; per – periostracum; per.gr – periostracal groove; pr – призматический слой раковины

Каждый из этих аспектов заслуживает подробного специального обзора. Здесь же кратко остановимся на самых общих представлениях, которые имеют или могут иметь отношение к палеонтологии.

## Распространенность типов скелетной ткани

тип скелета таксоны	"Органи- ческий"	Минерализованный		
		кремние- вый	карбонат- ный	фосфат- ный
Foraminifera	+	?+	+	
Radiolaria		+	+1)	
Porifera	+	+	+	
Archaeocyatha			+	
Coelenterata	+		+	
Annelida			+	
Artropoda	+		+	
Mollusca	+2)		+	
Bryozoa	+		+	
Brachiopoda			+3)	+
Echinodermata				+3)
Chordata				

Примечание: 1) - карбонат стронция, в остальных случаях карбонат кальция; 2) - "вторично" органический скелет; 3) - скелет целиком или частично мезодермального происхождения

Внеклеточная "маточная", или экстрапаллиальная (188, 189), жидкость, находящаяся между эпителиальными клетками и формирующимися элементами наружного скелета, содержит растворенные пептиды и мукополисахариды, которые, полимеризуясь при посредстве ферментов, образуют нерастворимые структурные белки (склеропро-теины). Последние, оформляясь морфологически в виде фибрилл, трабекул и пленочных мембран, формируют органическую матрицу карбонатного скелета. На органической матрице также при посредстве специфических ферментов происходит образование сначала первичных ядер минерализации, а затем кристаллографически скоординированных минеральных компонентов скелета. Матричная роль органической фазы показана на всех группах животных. Особенно убедительны в этом плане эксперименты по подсадке деминерализованной "арагонитовой" матрицы

в экстрапаллиальное пространство устрицы, вырабатывающей "в норме" кальцитовый скелет. Через некоторое время на подсаженной матрице было отмечено образование арагонита (187).

Обобщенная морфологическая схема образования скелета моллюсков была изложена К.М. Wilbur (188, 189). Несколько детализированная схема этого процесса для перламутрового слоя дана Н. Mutvei (135) (рис. 2). Биохимическая сущность взаимоотношений между минеральной и органической фазами не до конца ясна. Полагают (129), что образование первичных ядер минерализации (нуклеации) основано на взаимодействии боковых концов дикарбоновых (аспарагиновая и глутаминовая кислоты) и двусосновых (лизин, аргинин) аминокислот, входящих в состав склеропротеинов, с катионами и анионами минеральной фазы. Дальнейшая кристаллографическая координация минеральной фазы приводит к высокой упорядоченности органической молекулы. В результате формируется устойчивый минерально-органический комплекс, структурно сравнимый с органическим стеклом (129). Тесная взаимосвязь между органической и минеральной составляющими скелета отмечается и на более высоких уровнях организации скелетной ткани, что может непосредственно наблюдаться при электронно-микроскопических исследованиях. Начиная с работ (110, 181, 185-189) в составе карбонатных слоев скелета моллюсков по электронно-микроскопическим данным выделяются по крайней мере три типа органического матричного материала. В перламутровом слое (наиболее детально изученном слое скелета моллюсков) это межламеллярный, межкристаллический и внутрикристаллический матрикс. Ch. Gregoire (92-97) изучена морфология межламеллярных матриц. Детальные исследования Н. Mutvei (134-137) внесли некоторые коррективы в представления первого автора. Схема строения скелетной органики перламутрового слоя, по данным Н. Mutvei, приведена на рис. 3. Межламеллярные матрицы представляют собой мембрану, состоящую из трабекул, соединенных таким образом, что между ними остаются округлые участки, которые Ch. Gregoire трактовал как отверстия, но которые, по Н. Mutvei, являются местами, где отсутствуют внутренние слои много-

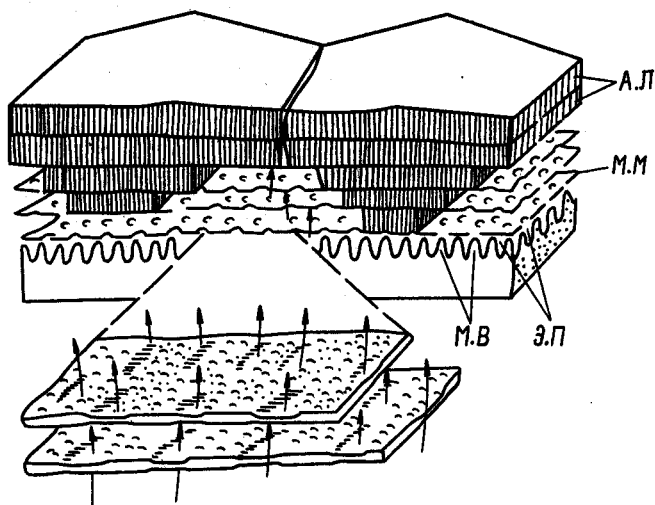


Рис. 2. Схема образования перламутрового слоя моллюсков (135): а.л - арагонитовые ламелли; м.м - межламеллярные конхиолиновые мембраны; э.п - экстрапаллиальное пространство; м.в - микровыросты эпителиальных клеток мантии; стрелками показано направление поступления кристаллизующегося материала через мембраны

слоистой мембраны. Специфичность строения межламеллярных матриц, характерная для разных классов моллюсков, установленная впервые Ch. Gregoire, уточнена Н. Mutvei. Характер различий их у гастропод и цефалопод, с одной стороны, и двустворок - с другой, показан на рис. 3. Межкристаллический и внутрикристаллический матрикс изучен меньше. В дисперсном состоянии после декальцинирования в электронном микроскопе он выглядит оформленным в виде фибр, волокон, прутьев; фибры в некоторых случаях (167) имеют поперечнополосатое строение с периодически повторяющимися темными и светлыми участками, что свойственно фибриллярным белкам коллагенового типа. Межламеллярный матрикс преобладает количественно и более устойчив к гидролизу, чем межкристаллический и внутрикристаллический.

Аналогичная перламутровому слою гетерогенность органического матрикса показана (141, 142, 38) и на

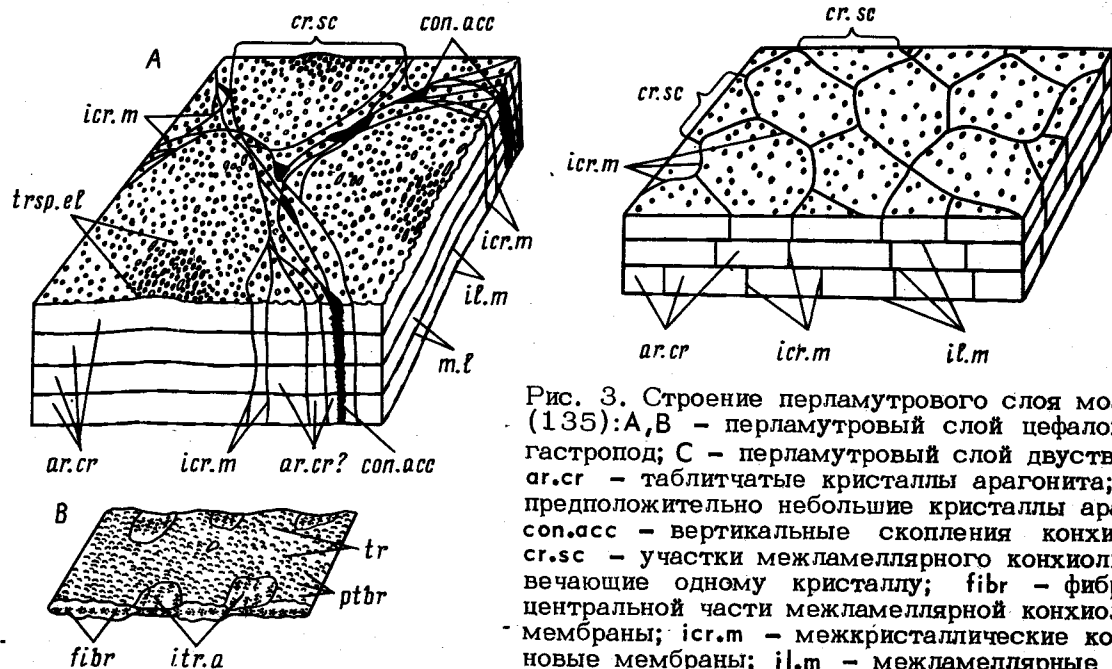


Рис. 3. Строение перламутрового слоя моллюсков (135): А, В - перламутровый слой цефалопод и гастропод; С - перламутровый слой двустворок; ar.cr - таблитчатые кристаллы арагонита; ar.cr? - предположительно небольшие кристаллы арагонита; con. acc - вертикальные скопления конхиолина; cr.sc - участки межламеллярного конхиолина, отвечающие одному кристаллу; fibr - фибриллы центральной части межламеллярной конхиолиновой мембраны; icr.m - межкристаллические конхиолиновые мембраны; il.m - межламеллярные конхиолиновые мембраны; itr.a - межтрабекулярные промежутки; m.l - минеральные ламеллы; ptbr - выросты трабекул; tr - трабекулы; trsp.el - участки сгущения межтрабекулярных промежутков над выступающей средней частью арагонитовых кристаллов. А, С - увеличение около 7000; - увеличение около 100 000

призматических слоях раковин разного состава (кальцит, арагонит). Согласно G. Ranson (141, 142), разные типы матрикса в призматических слоях устриц образуются в различные этапы формирования слоя и обладают различными свойствами. Матрикс чехлов призм близок по свойствам к периостракуму и имеет щелочную реакцию. Собственно конхиолин, по Ranson, это только органическое вещество внутри призм. Строение конхиолина обладает видовой специфичностью, имеет кислотные свойства и ответственно за порядок и форму выделения минеральной фазы.

Электронно-микроскопические наблюдения ряда авторов (168, 169, 181, 185) на ультратонких срезах разных слоев скелетной ткани свидетельствуют о высокой упорядоченности в расположении внутрикристаллического матрикса (рис. 4). По этим данным кристаллографически единые кристаллы минеральной фазы оказываются высокоупорядоченным агрегатом внутрикристаллической органики и очень мелких минеральных элементов. Однако часть этих сведений поставлена под сомнение. K. Towe и сотрудники (164, 165) показали, что внутрикристаллические упорядоченные структуры являются артефактом: это вследствие механических напряжений, возникающих при изготовлении срезов. Форма, размеры, количество мелких минеральных элементов, якобы наблюдавшихся внутри единых кристаллов, зависят от направления резания твердой скелетной ткани на ультрамикротоме. По мнению K. Towe, внутрикристаллическая органика располагается менее упорядоченно и не является структурным элементом для минеральной фазы.

Материалы по электронно-микроскопическому изучению пространственных взаимоотношений между минеральной и органической фазами в скелете привели к модельным представлениям о механизме образования минерализованного скелета в виде трех гипотез, критический разбор которых дан K. Towe (165).

Эпитаксиальная гипотеза, наиболее ранняя, исходящая из наблюдений спирального роста биокристаллов в пластинчатых слоях (180, 193), трактует кристаллизацию минеральной фазы на основе эпитаксиса — закономерного роста кристаллов на поверхности пленочных органических мембран. Эта гипотеза сталкивается с трудностью объяс-

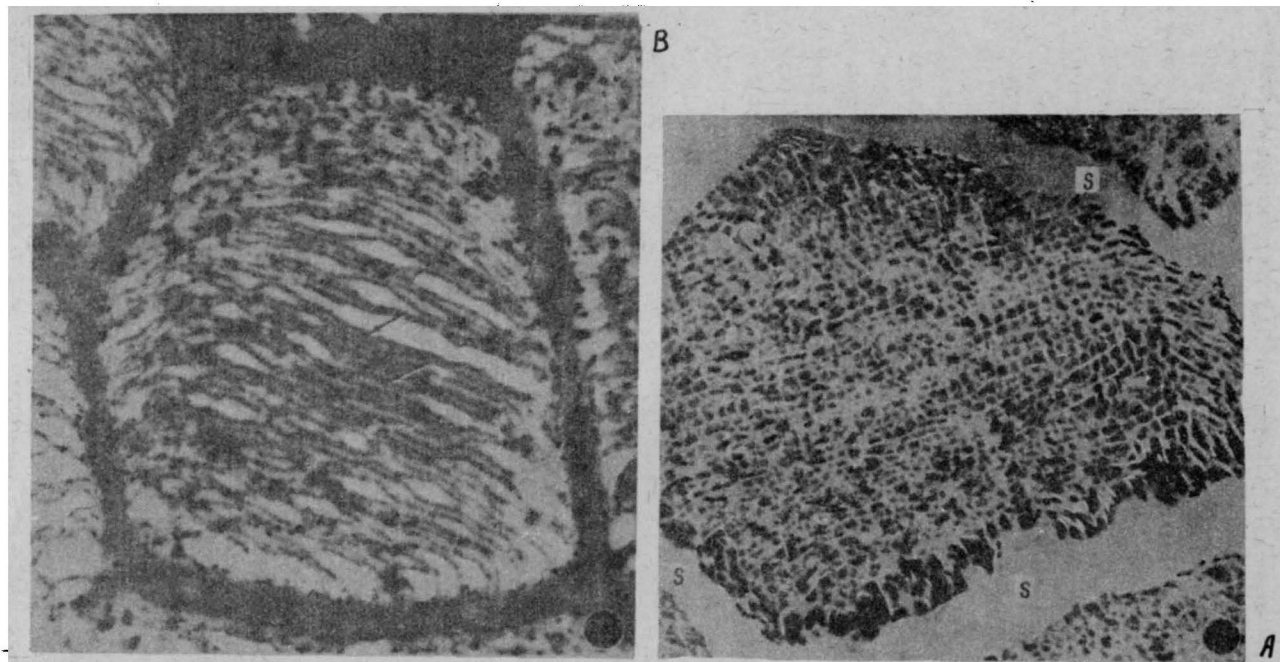


Рис. 4. Межкристаллический и внутрикристаллический матрикс в призматическом слое *Crassostrea*. Электронные микрофотографии ультратонких поперечных сечений отдельных призм (168): А - недекальцированное сечение, увеличение 18 000; В - частично декальцированное сечение, увеличение 15 000; s - межкристаллические конхиолиновые мембраны

нения того, как с помощью эпитахсиса (процесса двух-размерного) формируются объемные (трехразмерные) элементарные кристаллические компоненты скелета, в особенности призматические элементы.

Compartment - гипотеза, основанная на данных о высокой упорядоченности в расположении минеральной и органической компоненты буквально на всех доступных электронному микроскопу уровнях увеличений. Сомнения в универсальности этой гипотезы возникают в связи с упомянутыми исследованиями (164, 165), отрицающими такую высокую упорядоченность.

Гипотеза гелевой среды трактует биоминерализацию как рост и кристаллографическое оформление минеральной фазы из первоначально неструктурированного геля. При этом органическая компонента "захватывается" внутрь минеральной фазы, образуя внутрикристаллический матрикс. Другая часть органического геля структурно оформляется в виде межламельярного и межкристаллического матрикса.

В этой гипотезе также много неясных сторон.

Возможно, что названные гипотезы не альтернативны, и на разных этапах биоминерализации проявляются закономерности, которые могут быть описаны каждой из этих гипотез.

Для дальнейшего изложения важны следующие выводы, которые признаются в рамках любой из гипотез биоминерализации:

- 1) скелет - сложный минерально-органический комплекс;
- 2) органическая фаза скелета играет матричную роль для минеральной фазы на всех или на некоторых этапах биоминерализации;
- 3) органическая фаза скелета гетерогенна;
- 4) органическая фаза по всей морфологии обладает специфичностью для разных организмов;
- 5) по крайней мере часть скелетной органики нерастворима в обычных условиях даже в сильных растворителях и устойчива к гидролизу и пиролизу;
- 6) органическая фаза скелета по своему положению внутри и между минеральными элементами надежно защищена от прямых воздействий среды и бактериального разрушения.



Две последних особенности указывают на возможность достаточно полного сохранения скелетного органического вещества в ископаемом состоянии, что подтверждается исследованиями ископаемых остатков. Так, сравнительно мало измененные межламеллярные матрицы перламутрового слоя обнаружены в раковинах ископаемых цефалопод (см. рис. 5), имеющих возраст более 400 млн. лет (86, 87, 93, 95, 96, 137, 173).

### Структура скелета беспозвоночных

Форма, строение, размеры и взаимное расположение отдельных элементов (органических и минеральных), слагающих скелетную ткань, составляют структуру скелета. В степени сложности и в размерах структурных элементов можно видеть достаточно отчетливую иерархическую соподчиненность. Градации соподчиненности было предложено называть уровнями структурной организации скелетной ткани (9). Может быть выделено 5 уровней структуры: макроструктура, текстура (некоторые авторы (155-157) в том же смысле применяют термин микроархитектура), микроструктура, ультраструктура, молекулярная структура. Соподчиненность первых четырех уровней структуры и различия между типами структуры внутри каждого уровня ясны из рис. 6. Привести примеры различий в молекулярной структуре в настоящее время не представляется возможным, хотя, несомненно, такие различия существуют. Основным полем деятельности палеонтологов является изучение макро- и микроструктуры.

Наиболее изученным в структурном отношении является скелет моллюсков. Классическая работа О. Вøggild (61) является первым обобщением по структуре моллюсков, основанном на исследовании с помощью поляризационного светового микроскопа большого числа современных и ископаемых форм, принадлежащих разным классам. В этой работе впервые были выделены и названы основные типы микроструктуры, понимание которых незначительно изменилось на основе последних исследований, выполненных более совершенными методами (табл. 2). Фактологический материал, приведенный О. Вøggild, не только полностью сохраняет свое значение в настоящее время, но и послужил основой для важных обобщений на новом уровне исследований.

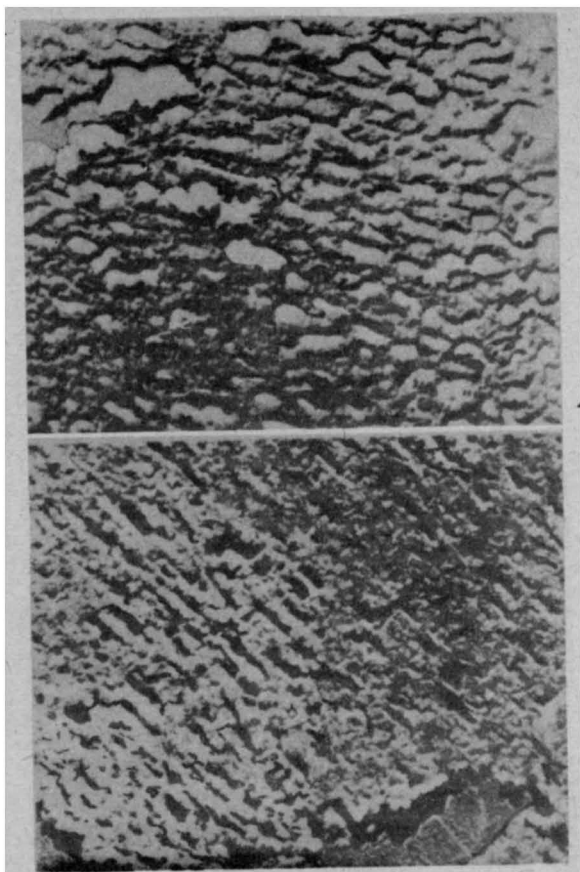


Рис. 5. Межламеллярные мембраны перламутрового слоя цефалопод: 1 - мембрана из перламутрового слоя стенки жилой камеры современного *Nautilus pompilius* L. (увеличение около 40 000); 2 - мембрана из перламутрового слоя стенки раковины каменноугольного ортоконического наутилоида (увеличение около 40 000)

Новый этап исследований структуры моллюсков был начат с 50-х годов XX в., упоминавшимися выше работами японских авторов. Качественно новое содержание этого этапа складывается, во-первых, из того, что изучение структуры ведется методами электронной оптики, во-вторых, из того, что структурные данные интерпретируются с точки зрения физиологии образования скелета, получают филогенетическое истолкование и все шире используют в классификации наряду с морфологическими признаками.

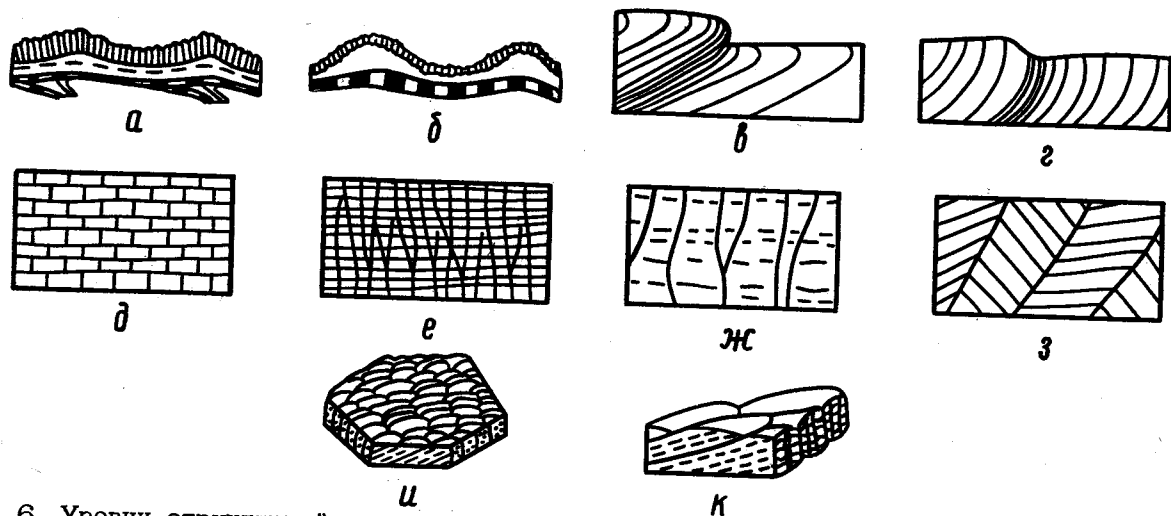


Рис. 6. Уровни структурной организации скелетной ткани моллюсков (9): а-г - макроструктура; а, б - стенка раковины, различия обусловлены генетическими причинами: а - *Cyrtocycloceras semitectum* (Barrande), б - *C. recessatum* Marek; штриховка - сферолитопризматический слой, белое - перламутровый слой, черно-белое - полупризматический слой; в, г - структура пластин роста наружного слоя *Cerastoderma edule* (L.), различия связаны с экологическими причинами: в - зимнее замедление роста, г - замедление роста, связанное с размножением (83); д, е - текстура перламутрового слоя, различия связаны со способом нарастания слоев: д - пеллециподовый тип, е - гастроподовый и цефалоподовый тип (157); ж, з - микроструктура: ж - призматическая, з - перекрешенно-пластинчатая (157); и, к - ультраструктура перламутрового слоя стенки раковины наutilusа: и - простой пластинчатый кристалл арагонита состоит из многих более мелких кристаллитов, к - кристаллиты состоят из еще более мелких элементов (135)

## Типы микроструктур и текстур скелета моллюсков

Тип микроструктуры	Текстуры
Призматический <sup>1,2)</sup>	Сферулито-призматическая <sup>5)</sup>
	Призматическая <sup>5)</sup>
	Полупризматическая - субконическая <sup>4)</sup>
	Радиально-призматическая <sup>6)</sup>
	Фурциллитная <sup>4)</sup>
Сложный призматический <sup>1,2)</sup>	Игольчатая <sup>7)</sup>
	Столбчатая <sup>7)</sup>
	Паркетная <sup>7)</sup>
Фиброидно-призматический <sup>2)</sup>	
Транспризматический <sup>2)</sup>	
Составной призматический <sup>1,2)</sup>	
Фиброидный <sup>2)</sup>	
Перекрещенно-пластинчатый <sup>1)</sup>	
Сложный перекрещенно-пластинчатый <sup>1)</sup>	Конусная <sup>8)</sup>
	Блоковая <sup>8)</sup>
	Спутанно-пластинчатая <sup>8)</sup>
	Правильная <sup>4)</sup>
Листоватый <sup>1)</sup>	Неправильная <sup>4)</sup>
	Перистая <sup>4)</sup>
	Субромбическая <sup>4)</sup>
Перламутровый <sup>1)</sup>	Кирпичная <sup>9)</sup>
	Столбчатая <sup>9)</sup>
	Ступенчатая <sup>9)</sup>
	"Планочная" <sup>10)</sup>
Гомогенный <sup>1)</sup>	
Мозаикостракум <sup>3)</sup>	

Примечание. Цифры означают ссылки на первое упоминание структуры в качестве "типа структуры", типа микроструктуры или "разновидности микроструктуры"; распределение их по структурным уровням дано автором.

<sup>1)</sup> Vöggild, 1930 [61]; <sup>2)</sup> Kobayashi, 1964 [115]; <sup>3)</sup> Hamilton, 1969 [100]; <sup>4)</sup> Чельцова, 1969 [43]; <sup>5)</sup> Mutvei, 1964 [133]; <sup>6)</sup> Барсков, 1973 [5]; <sup>7)</sup> Колесников, 1974 [27]; <sup>8)</sup> Попов, 1974 [33]; <sup>9)</sup> Schmidt, 1923; <sup>10)</sup> Mutvei, 1970 [134].

Общие аспекты биоминерализации на микро- и ультраструктурном уровне и ее особенности при образовании разных слоев скелета у современных и ископаемых цефалопод рассматривались Н. Mutvei (133-136). Важные данные по макро- и микроструктуре цефалопод в связи с интерпретацией онтогенеза и систематикой аммонитов получены Н. Erben и соавторами (81), В.В. Друщицем и соавторами (20, 21), Н. Ristedt (147) и др. Сведения по микроструктуре ростра (3,4,153) и начальных частей скелета белемнитид и современных внутреннераковинных послужили основой для новой интерпретации ранних стадий их онтогенеза (6,7) и новой схемы сопоставления скелета внутреннераковинных головоногих с наружным скелетом других моллюсков (4,5).

Существенная ревизия структуры скелета многих групп двустворчатых моллюсков (100, 104, 115-118, 126, 157, 158) привела к созданию первой схемы эволюции структуры раковины в этом классе (156) (рис. 7). Структурные признаки раковины наряду с морфологией мягких частей были использованы в новой классификации двустворок (30). Выполнены интересные работы по выяснению систематического и экологического значения особенностей макро- и микроструктуры раковины разных групп двустворок на современном и ископаемом материале (32, 33, 37, 42, 55, 78, 79, 80, 81, 104, 112).

В ряде работ было показано, что макроструктура - толщина и количество слоев раковины, соотношение слоев при образовании скульптуры и внутренних элементов скелета в разных классах моллюсков, может с успехом использоваться для различения таксонов разного ранга - от отрядов до родов и видов (27, 28, 37, 49, 100 и др.).

Анализ особенностей изменения макроструктуры слоев при росте раковины позволяет различать остановки роста, обусловленные сезоном года, размножением, травмами, периодическими изменениями среды (83).

Текстурные особенности перламутрового слоя оказались специфичными для классов моллюсков (135, 81, 196). Строго специфичными для некоторых групп моллюсков является сочетание слоев определенной микроструктуры. Отмечено, в частности, что у цефалопод на протяжении всей истории их существования в образовании скелета, участвовали слои лишь двух типов микроструктуры (перламутровые

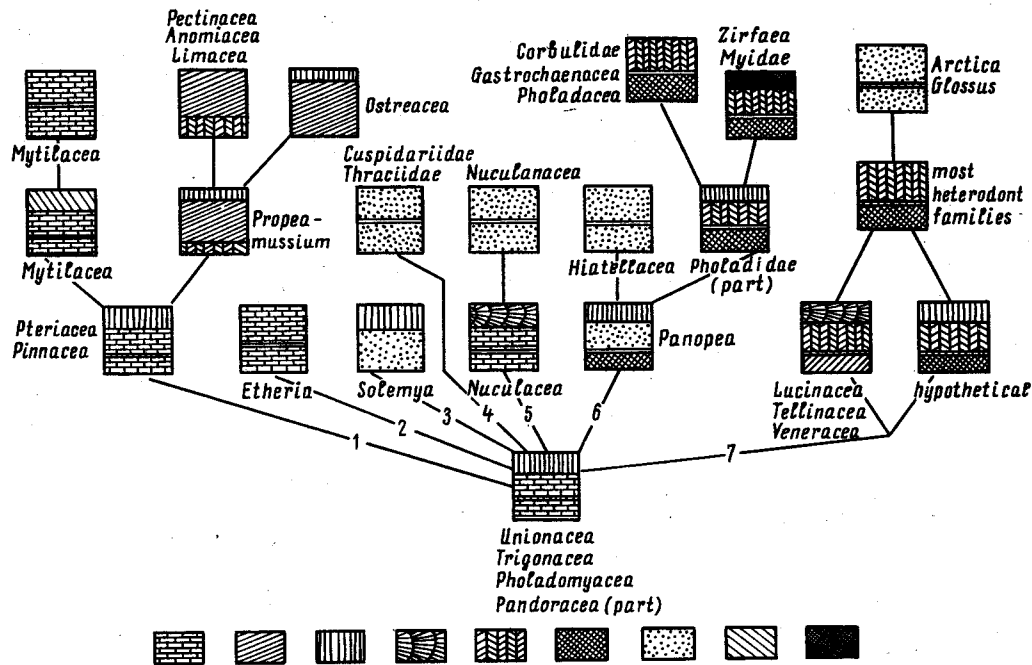


Рис. 7. Схема предполагаемой эволюции структуры раковинных слоев у двустворчатых моллюсков (156). Цифрами показано семь различных линий эволюции. Условные обозначения (слева направо): перламутровая структура, листоватая, простая призматическая, составная призматическая, перекрещенно-пластинчатая, сложная перекрещенно-пластинчатая, гомогенная, митилидные призмы (транспризматическая), гранулярная типа *Mya*

и призматические), не возникло ни одного нового типа микроструктуры (у двустворок и гастропод насчитывается до 10 типов). Эта особенность связывается (6) с примитивностью секреторной деятельности мантии у головоногих и с их высокой гомосмотичностью.

Получены совершенно новые сведения по структуре скелета "малых классов" моллюсков: *Monoplacophora* (80), *Scaphopoda*, *Polyplacophora* (98). Изучение последних доказало, что, несмотря на морфологическую обособленность их, по структуре раковины они принципиально не отличаются от *Conchifera*. Весьма специфическими особенностями отличается структура раковины *Pteropoda* (57) и некоторых глубоководных моллюсков (133). Работы по изучению структуры начальных частей раковины современных гастропод (145) могут в дальнейшем существенно помочь в интерпретации особенностей онтогенеза ископаемых форм. Представляют также большой интерес работы по отдельным небольшим группам моллюсков (33, 45, 116-118, 125, 126, 130, 138, 139, 143, 160, 197).

Аналогично исследованиям на моллюсках проводятся работы по изучению структуры раковины брахиопод с широким привлечением ископаемого материала (25, 31, 60, 84, 190-194). Основы использования структуры скелета для филогенетических построений и физиологической интерпретации ее у брахиопод заложены А. Williams (191, 192, 194) (рис. 8).

Достаточно интенсивно в последние годы изучается структура многих других групп организмов: губок (85), кораллов (90, 111, 152, 182), мшанок (54), челюстей полихет (154), фораминифер (56 и др.). Заслуживают упоминания работы по изучению микроструктуры скорлупы яиц динозавров (35, 78, 173). В структурных изменениях, связанных с физиологическими нарушениями, Н. Erben (78) видит причину вымирания этих гигантских рептилий.

Уникальное электронно-микроскопическое изучение ультраструктуры скелета граптолитов (166), дополняющие разносторонние исследования общей организации этой группы ископаемых, сделали ее во всех аспектах более изученной, чем большинство групп современных беспозвоночных.

В целом можно констатировать, что структурное изу-

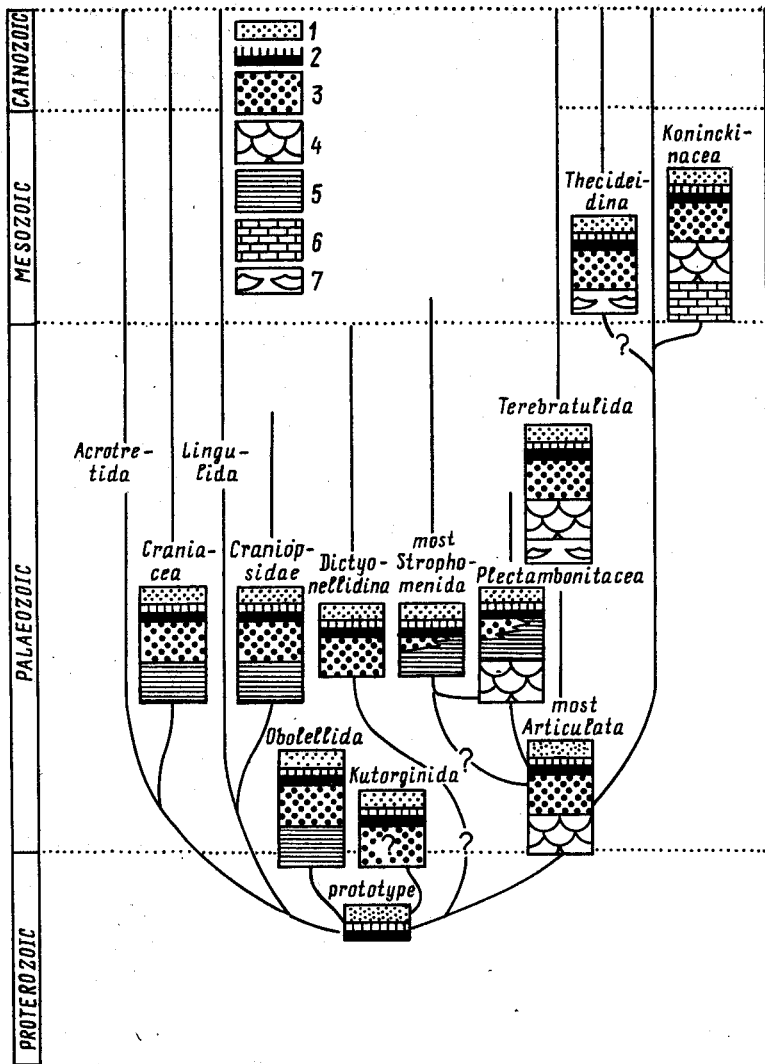


Рис. 8. Предполагаемая эволюция структуры раковины брахиопод (194): 1 - мукополисахариды; 2 - тройная фибриллярная мембрана; 3 - кристаллический первичный слой; 4 - фиброидный вторичный слой; 5 - ламинарный слой; 6 - призматический третичный слой; 7 - спикульные слои эндоскелета



чение скелета становится неотъемлемой частью любого морфологического исследования в палеонтологии, выполненного на современном научном уровне. Интенсификация работ по изучению структуры в последние годы в немалой степени обусловлена внедрением в палеонтологическую практику растрового (сканирующего) электронного микроскопа (РЭМ) (первые работы с 1967 г.). Относительной простотой приготовления препаратов и более высоким разрешением при работе с увеличениями до 3-10 тыс. РЭМ превосходит световую оптику и является сейчас лучшим методом исследования макро- и микроструктуры.

Однако усовершенствование методики ацетатных реплик большого размера (один из вариантов недавно предложен А.М.Поповым (25)), которое позволяет просматривать большие участки на обычных световых микроскопах и получать качественные снимки с высоким разрешением без применения дорогостоящих приборов, может в некоторых случаях заменить РЭМ.

Разрешение, получаемое с помощью РЭМ и световых микроскопов, недостаточно для детального изучения микроструктуры и для исследования ультраструктур. В этих случаях применяется трансмиссионный электронный микроскоп (ТЭМ), позволяющий на 2 порядка увеличить разрешающую способность, что окупает большую трудоемкость приготовления образцов. В последние годы все шире при работе со скелетным материалом на ТЭМ применяется методика ультратонких срезов, при которой исследователь имеет дело непосредственно с веществом и структурой, а не с рельефом структуры (как при работе на РЭМ) и не с рельефным отражением ее (как при работе с репликами). Однако при интерпретации структуры срезов с твердого скелетного материала следует проявлять осторожность из-за возможности артефактов (164). К.М. Towe и G.R. Tompson (165) разработали методику изготовления электронно-прозрачных срезов со скелетного материала путем утонения обычного шлифа с помощью ионной бомбардировки. Это позволяет исключить технологические искажения и исследовать заведомо первичную структуру.

Несмотря на большое количество работ по структуре скелета, появившихся в последние годы, лишь небольшая часть которых смогла быть здесь упомянута, структурные исследования по существу еще только начинаются. Пред-

стоит решать проблемы самого разного плана: от выяснения "уровня" специфичности признаков структуры и выяснения филогенетической преемственности микроструктур разного типа, до разрешения принципиальных методологических вопросов, касающихся "увязки" структурных данных, получаемых разными методами (как, в частности, понимать единичный элементарный кристалл при биоминерализации, если он, будучи определен как единое целое кристаллографическими и рентгеноскопическими методами, оказывается сложным агрегатом более мелких единиц при электронно-микроскопическом изучении).

Особую проблему составляет изучение закономерностей изменения структуры скелета при захоронении и fossilization — тафономический аспект структурных исследований, практически не разработанный. Можно назвать лишь небольшое число работ, в которых затрагиваются эти вопросы (52, 55, 58, 148). Знание закономерностей палеизации структуры позволит не только правильно интерпретировать первичную структуру измененных остатков, но доставит важные сведения о среде захоронения и последующих процессах ориктогенеза. Степень измененности первичной структуры должна служить также критерием изменчивости первичного состава ископаемых остатков. Изучение состава скелетной ткани является еще одним важным направлением исследований в современной палеонтологии.

#### Состав органической фазы скелета

Структурные компоненты органической фазы скелета состоят из белков (протеинов) и хитина (полисахаридов). Протеин и хитин, вероятно, находятся не в "чистом" виде, а образуют сложные молекулярные комплексы в виде мукополисахаридов и гликопротеинов. Биохимия структурных скелетных соединений изучена мало, главным образом лишь на уровне количественного распределения аминокислот (мономеров протеинов) и моносахаров. В гидролизатах скелетной органики отмечены все 20 обычных протеиновых аминокислот, хитозан (мономер хитина) и гексозамин (аминосахар). Жиры и жирные кислоты, определенные в составе современных и обнаруженных в ископаемых костях (68, 82), не играют структурной роли

Состав органической фазы скелета некоторых

Аминокислоты	Vertebrata		Cephalopoda			Gastropoda	
	коллаген	эмаль зубов	Nautilus	Spirula	Sepia		Haliotis
Глицин	325	24	338	103	120	200	212
Аланин	113	24	231	66	106	144	103
Валин	20	37	16	39	40	25	22
Лейцин	26	94	25	43	51	26	29
Изолейцин	12	32	15	25	20	15	12
Серин	44	46	110	14	98	110	101
Треонин	21	37	14	57	43	22	43
Цистин 1/2	0	0	9	31	28	1,4	3
Метионин	6	47	4	10	10	5	4
Аспаргиновая кислота	49	29	83	130	116	164	186
Глутаминовая кислота	74	185	49	117	73	59	50
Аргинин	48	6,5	28	65	22	89	65
Лизин	25	11	2	31	38	29	19
Фенилаланин	14	21	54	27	21	30	31
Тирозин	3	22	12	25	60	33	20
Триптофан	21	12					
Гистидин	5	72	0,4	4	49	7	3
Пролин	120	271	8	71	107	41	36
Оксилизин	7	1,6	0,4	12	0	0,4	1
Оксипролин	82	0	0	0	0	0	0
Протеин/гексо-замин	2		30	2	2	13	33

в скелетной ткани и являются, вероятно, реликтами клеточных мембран.

Количественный аминокислотный состав скелетной ткани в настоящее время изучен у большого количества современных животных всех типов: простейших (56, 114),

Таблица 3

современных животных (на 1000 общего содержания)

Amphyheura	Монопла- сophora	Bivalvia				Brachopoda	Echinoidea	
		Chaetopleura	Neopilina	Nucula	Mytilus		Mecernaria	Aequipekten
131	376	453	289	146	195	XX	10,44	333
88	50	120	241	70	68	XX	92	185
45	74	20	27	32	56	X	44	88
52	98	33	48	35	44	X	96	129
30	41	12	16	24	31	X	-	
68	59	73	98	75	58	X	52	105
60	23	16	16	47	57	0	38	49
14	2	13	11	21	90	X	0	X
12	15	20	6	14	25	-		
128	112	69	61	148	128	X	52	46
98	39	35	38	71	30	X	128	20
61	50	27	24	41	10	X		185
41	16	19	18	68	24	X	28	70
37	29	48	17	33	20	X	64	91
31	1	4	20	42	17	X		
				0		X		
11	5	11	5	5	5	X		
93	59	25	14	128	87	-	112	98
0	0	0,7	0	0	0			
0	0	0	0	0	0	0		
0,98	160	274	219	102	179			

губок (167), кишечнополостных, моллюсков (49, 59, 69, 73, 76, 74, 91, 102, 161, 167), членистоногих (12), мшанок, брахиопод (107, 109), иглокожих (42 и др.), костей и зубов позвоночных (140 и др.). Общее представление об аминокислотном составе органической фазы скеле-

та некоторых представителей дает табл. 3. Главный структурный компонент костей и дентина зубов позвоночных — коллаген, практически единственный хорошо изученный структурный белок. Молекула коллагена — тройная спираль длиной 2800 Å, шириной 14 Å с периодом поперечных связей 2,86 Å — содержит около 1000 аминокислотных остатков. Молекулы соединены *in vivo* и самопроизвольно объединяются после денатурации *in vitro* в нативные фибриллы, характеризующиеся периодичностью по длине фибриллы в 600–700 Å. Периодичность строения хорошо видна в электронный микроскоп и служит критерием для отличия коллагена от других фибриллярных белков (рис. 9). Молекулы и нативные фибриллы коллагена обладают большой механической и химической структурной устойчивостью. Морфологически слабо измененные фибриллы коллагена обнаружены в костных остатках многих ископаемых позвоночных (34, 105, 106). По-видимому, с коллагеном следует связывать также структурные компоненты скелета граптолитов (166). В аминокислотном составе специфика коллагена состоит в том, что треть остатка представлена глицином (этого требует трехцепочечная спиральная структура), треть — пролином и оксипролином или оксилизином. Присутствие оксипролина — такая же четкая отличительная черта коллагена в химическом отношении, как периодичность структуры в морфологическом. Хотя систематического изучения состава коллагенов в эволюционном аспекте не проводилось, первые исследования по сравнительному изучению коллагенов костей рыб и дентина зубов современных и ископаемых хоботных показывают перспективность такого подхода.

Состав органической фазы скелета у беспозвоночных не настолько универсален, как у позвоночных и существенно отличается от состава коллагенов, в первую очередь, отсутствием определенных количеств оксипролина и оксилизина. По своему "валовому" составу склеропротейны беспозвоночных близки к тканевым структурным белкам группы кератин-миозин-фиброин-эластин (69, 72). Уже чисто морфологическая гетерогенность скелетной органики беспозвоночных, показанная выше, предполагает ее химическую гетерогенность. Однако ни для одной формы беспозвоночных неизвестны количество, строение и состав молекул склеропротейнов, что, в первую очередь,

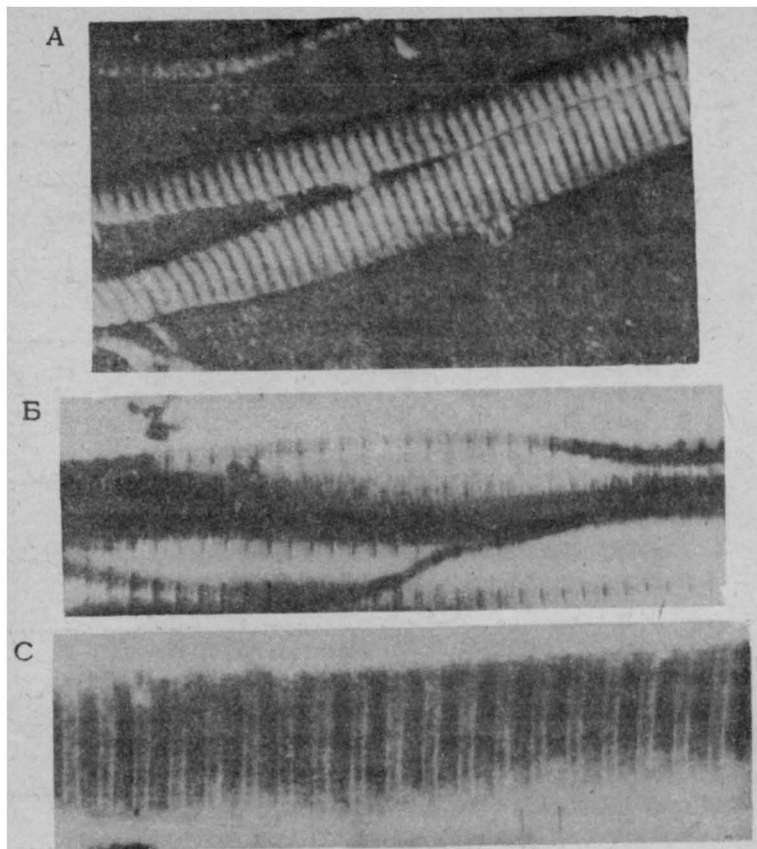


Рис. 9. Коллагеновые фибриллы из скелетных частей некоторых животных: А – из сухожилий кролика (132); В – из пластинки морского ежа *Lytechinus* (167); С – из спикул губки (167)

связано с большими техническими трудностями фракционирования устойчивых органических матриц скелета.

Существенные различия в аминокислотном составе разных слоев раковины *Mytilus callifornianus* показаны Hare (101) (табл. 4).

Диссоциацией общего органического остатка из раковин моллюсков в различных растворителях и энзимах Е.Т. Degens и сотрудниками (13, 74, 76) было выделено 6 белковых фракций, различающихся по молекулярному весу (от 20 000 до 80 000) и по составу аминокислот. Относительное количество фракций варьирует у разных групп и

Содержание аминокислот в разных частях раковины *Mytilus californianus*  
(отношение аминокислот к 1000 общего содержания) (101)

Аминокислоты	Наружный призматический слой	Внутренний призматический слой	Перламутровый слой	Связочное ребро	Внутренняя связка	Наружная связка	Периостракум
Глицин	298	299	269	142	197	391,0	508
Аланин	274	266	246	57,0	16,0	66,4	8,0
Валин	24,6	24,7	29,4	60,0	7,4	34,5	32,0
Лейцин	47,0	47,4	49,5	52,5	13,7	92,5	9,0
Изолейцин	13,5	15,1	17,1	51,7	10,0	60,0	13,0
Серин	102	100	101	126,5	26,8	157	69,0
Треонин	13,4	15,4	19,2	60,0	23,8	20	8,7
Цистин 1/2	11,4	12,7	16,5	13,6	25,3	1,0	14,4
Метионин	5,0	6,0	7,6	22,5	328	9,2	4,0

Аспарагиновая кислота	98,6	100	102	126	38,6	43,4	260
Глутаминовая кислота	24,4	27,0	28,6	89,0	71,0	21,0	25,0
Аргинин	26,2	26,6	30,9	43,5	7,8	27,7	55,0
Лизин	16,7	22,7	26,7	54,7	91,6	60	21,7
Фенилаланин	15,7	16,7	18,7	29,2	4,8	34,0	10,5
Тирозин	16,3	16,9	16,9	22,5	0	23,0	155,0
Триптофан	+	+	+	+	+	+	+
Гистидин	2,5	2,6	5,5	12,7	1,8	3,2	16,7
Пролин	4,4	12,6	14,7	38,0	139,0	9,0	23,4
Амиды азота	58	61	68	123	35	63	41
Кислотный остаток	65	66	63	92	75	1,4	10
Основной остаток	45	52	63	111	101	37	93
Отношение кислотные/ основные	1,4	1,3	1,0	0,83	0,74	0,038	0,1
% органики	1	1	1	1	30	100	100
Минералогия	Кальций	Кальций	Арагонит	Арагонит	Арагонит	-	-



играет разную роль в биоминерализации. Из нерастворимой части скелетной органики перламутрового слоя *Nautilus* были выделены две белковые фракции и хитино-белковый комплекс (89, 172). Количественно последний составляет около  $3/4$  всего остатка.

Ценные сведения по строению скелетных протеинов брахиопод получены М. Лоре (107-109). Автору удалось провести электрофоретическое разделение раковинных протеинов современных и ископаемых брахиопод, показавшее, что они по молекулярному строению близки к протеинам и мантии и принадлежат к тому же молекулярному классу, что и коллагены.

Сравнение состава раковинных протеинов и протеинов мантии у моллюсков (72) и брахиопод (108) показало их близкое соответствие. Наиболее существенным отличием является отсутствие оксипролина в раковинных протеинах моллюсков. В фосфатных раковинах инартикулят оксипролин присутствует. Присутствие оксипролина, как отмечалось, свидетельствует о наличии коллагена. Хотя оксипролин химически не определяется в склеропротеинах большинства беспозвоночных, однако при электронно-микроскопическом исследовании дисперсной органической фазы скелета многих групп - от губок до моллюсков - отмечается присутствие очень небольшого количества фибрилл с периодическим строением, характерным для коллагена (167). Предположительно коллагеновая фракция указывается в составе ЕДТА - нерастворимого конхиолина в перламутровом слое *Nautilus* (134).

Проведенные исследования позволяют сделать вывод о видовой специфичности количественного состава аминокислот скелетных протеинов в разных группах организмов и открывают возможности использования его для изучения эволюции. Причем различия между таксонами по составу раковинных протеинов могут быть выражены более резко, чем по составу протеинов мантии (108).

#### Сохранность органической фазы скелета в ископаемом состоянии

Первые доказательства сохранности скелетного органического вещества у ископаемых форм, достаточной для того, чтобы изучать его биохимическими методами наряду

с современным скелетным веществом, были получены P. Abelson (1,44, 46-58), хотя некоторые частные исследования проводились и ранее. Работами P. Abelson был основан новый раздел науки, соединяющий в себе предмет и методы изучения палеонтологии, биохимии и геохимии органических веществ, получивший название палеобиохимии (48). Название не совсем точно отражает существо новой отрасли знаний, так, в ней существенную роль играют исследования современных организмов. В ряде последующих работ было детализировано содержание палеобиохимии, показаны направления ее развития в общем плане (15,19,70,75,147).

Akiyama Masahiko (50) выделяет 3 направления исследований в области палеобиохимии: 1) изучение докембрийских химических ископаемых (молекулярная палеонтология); 2) исследование состава современных и ископаемых скелетных остатков; 3) изучение процесса биоминерализации. Очевидна эволюционная направленность палеобиохимических исследований, и в этом плане важно знать полноту и возможности сохранения органического вещества скелетов на протяжении сотен миллионов лет.

Особенности распределения органики между и внутри минеральной фазы скелета делают ее труднодоступной для разрушающих агентов. Уже первые опыты показали, что скелетные протеины или гликопротеины и хитин обладают высокой химической устойчивостью, уникальной в случае спорополленина-структурного компонента оболочек спор и пыльцы и, возможно, низших растений и грибов. Были поставлены широкие эксперименты по выяснению реальной устойчивости как индивидуальных аминокислот (170), так и природных склеропротеинов к гидролизу, пиролизу и другим факторам диагенеза; были изучены с этой точки зрения ископаемые разного возраста. Экспериментальное изучение устойчивости органических матриц перламутрового слоя *Nautilus* (94, 97, 174) показывает, что изменение их первичной морфологии начинается при нагревании выше 200-225°C. Первичное строение утрачивается после 400°C, когда арагонит переходит в кальцит. Определимые следы пептидов исчезают после нагревания выше 800°C при разрушении карбоната. Слабо измененные матрицы перламутрового слоя отмечены в раковинах моллюсков разного геологического возраста, вплоть до ор-

довикских (95,96). Очень хорошо сохраняется структура органической оболочки силурийских и ордовикских граптолитов (166). О структурной сохранности коллагенов сказано выше. Данные ИК-спектроскопии (41, 105) и электрофореза (109) свидетельствуют о сохранении молекулярной структуры и конформации ряда ископаемых протеинов. Достаточно высока термальная устойчивость свободных аминокислот: изменения и превращения их происходят при температурах выше 200 °С (170). "Полноценность" ископаемой скелетной органики подтверждается экспериментами (105, 106) по кальцификации *in vitro* в присутствии ферментов коллагеновых матриц, выделенных из дентина зубов ископаемых. Возможности структурной сохранности органических матриц скелета оказались весьма высокими.

Несколько иначе обстоит дело с химическим составом. В некоторых случаях были проведены успешные исследования по сравнению на основе аминокислотного состава современных и вымерших (кайнозойских) форм: были показаны закономерные изменения в составе раковинных протеинов в классических эволюционных рядах гастропод группы *Gyraulus trochiformis* из Штейнгейма (73) (рис. 10), в составе коллагенов хоботных (105, 106), у ископаемых и субфоссильных фораминифер (114).

P. Abelson (1,47) говорит об отсутствии закономерного изменения состава в зависимости от геологического времени, отмечая, что сохранность более связана с условиями захоронения, при лучшей сохранности в анаэробных условиях. Т.В. Дроздова (17) отмечает хорошую сохранность первичного органического вещества в костях пермских рептилий из крупнозернистых песчаников. Современные костные остатки, длительное время открытые для действия морской воды, совсем не содержали органических соединений. По-видимому, быстрое захоронение даже в континентальных условиях способствует наилучшему сохранению первичных органических веществ. Показано также (155), что в раковинах ископаемых гастропод из лагунных фаций содержание аминокислот выше, чем в тех же формах из литеральных фаций.

Качественное обеднение и количественное изменение аминокислотного состава в скелете ископаемых в сравнении с современными ископаемыми является несомненным

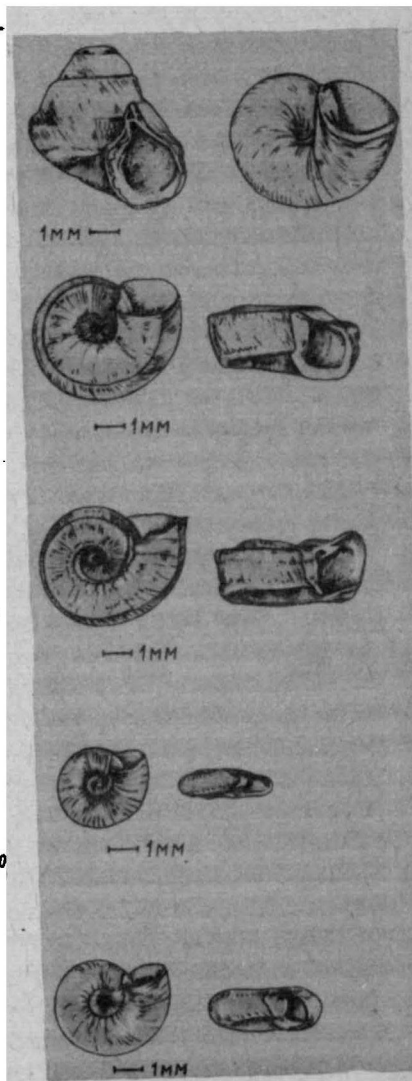
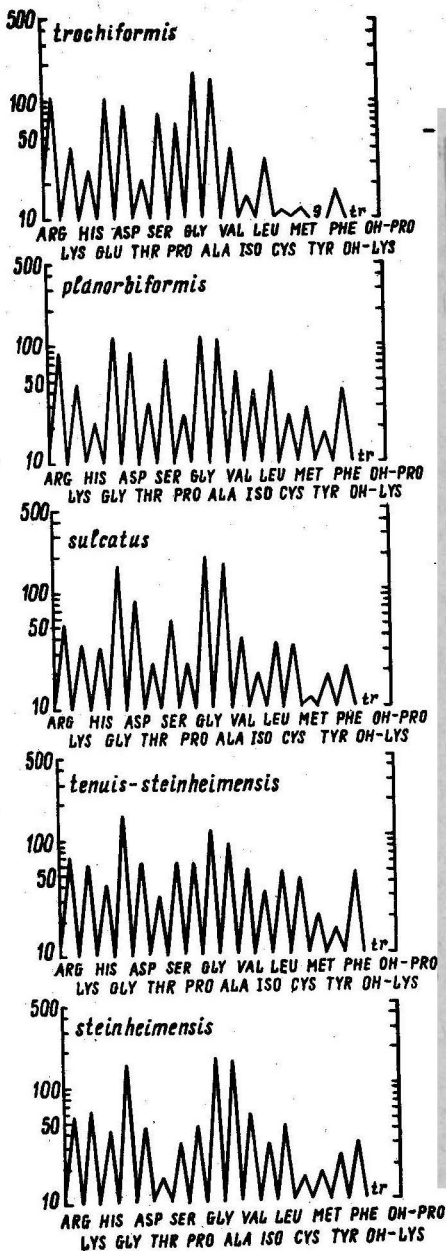


Рис. 10. Эволюционные изменения аминокислотных спектров скелетных протеинов у гастропод группы *Gyraulus trochiformis* из Штейнгейма (миоцен) (73)

1220

фактом (86, 87, 15, 19, 1, 7, 53, 198). Но Tong-Yu (102) установил закономерные количественные изменения общего азота и нерастворимого протеина в раковинах моллюсков из озерных и континентальных четвертичных отложений Великой равнины США. Он предлагает использовать количественные данные по азоту для региональной корреляции отложений. Akiyama Masahiko (2, 49, 51), исследовавший современных и плейстоценовых пектинид из последовательной серии отложений, пришел к выводу, что при обычных условиях захоронения содержание аминокислот в раковинах более или менее закономерно и достаточно резко уменьшается в течение первых сотен тысячелетий, а затем остается почти постоянным. Дальнейшими исследованиями на других группах организмов было показано, что и у них наблюдается закономерность, подмеченная Akiyama Masahiko, причем эти изменения практически не зависят от условий захоронения, если условия не являются экстраординарными. Создается впечатление, что при переходе скелетных протеинов в палеопротеины — процесс, названный M. Florin (86) палеизацией, — изменения происходят вследствие "работы" какого-либо внутреннего "механизма распада". При этом, как утверждает ряд авторов (174, 198, 128, 161), происходит утеря специфичности в количественных соотношениях аминокислот. Даже представители разных филумов в ископаемом состоянии имеют чрезвычайно сходный состав скелетных протеинов (198). Эти данные как будто весьма сильно ограничивают возможности применения биохимических методов к изучению реальных рядов ископаемых и возможности их сравнения с современными формами. Однако пессимизм в этом отношении был бы преждевременным. Несомненно, что, как и в случае с составом минеральной фазы скелета, не приходится надеяться на установление прямых и простых связей между ископаемыми и современными формами простыми методами. Еще предстоит установить, сколько и какие белковые и полисахаридные компоненты имеются в составе скелетного органического вещества, все или не все из них видоспецифичны, какие из них и как палеоизируются, какие закономерности наблюдаются при взаимопереходах и рацемизации аминокислот. Есть основания полагать, что эти изменения могут происходить без нарушения вторичной и более высоких порядков структуры про-

теинов (41, 166), о чем, в частности, свидетельствует структурная сохранность даже очень древних скелетных протеинов. В этом случае объектом эволюционного изучения может быть конформация протеинов. Весьма перспективен предложенный (51) метод изучения всего аминокислотного состава раковин (в том числе и свободных аминокислот), а не только тех аминокислот, которые остались связанными в нерастворимых протеинах. Увеличение числа работ по изучению ископаемых протеинов в самых различных аспектах свидетельствует о том, что возникающие сложности инициируют новые исследования, стимулируют применение новых методов.

Сведения о составе органического вещества ископаемых разных групп можно почерпнуть из приведенных в списке литературы работ (14-19, 23, 26, 28, 29, 39, 40, 42, 51, 53, 62, 73, 78, 86-88, 107, 109, 114, 119, 128, 155, 171, 173, 198).

Большинство из этих исследований носит экспериментальный и констатационный характер, хотя в ряде работ сделаны попытки использовать биохимические данные для систематических и эволюционных построений.

### Эволюционное значение органической фазы скелета

Некоторые положения биохимической эволюции, выдвинутые на основе изучения органической составляющей скелета, и связь ее с морфологической эволюцией развиваются в работах последних лет Е.Т. Degens и сотрудниками (69-76). Сравнительное эволюционное изучение проводилось также и другими исследователями (26, 28, 51, 114, 198).

Статистическая обработка данных многочисленных аминокислотных анализов органической фазы скелета современных моллюсков, проведенная в работах Е.Т. Degens et al., позволила сделать ряд выводов об основных эволюционных направлениях в составе скелетной ткани. Наиболее важные из них следующие.

1. При прослеживании изменений в составе органической компоненты скелета от примитивных групп к более специализированным и высокоорганизованным наблюдается уменьшение содержания тех аминокислот, которые не являются непосредственно ответственными за процесс обра-

зования минеральной фазы. Это выражается как в уменьшении общего содержания органической составляющей в скелете, так и в относительном увеличении содержания активных компонентов.

2. В процессе эволюции, по-видимому, достигается наиболее оптимальное расположение в полипептидной цепи активных для минерализации аминокислот.

3. Важную роль в биохимической эволюции скелета играет полисахаридная фракция. Общие аннелидные предки моллюсков и членистоногих обладали покровными тканями, содержащими примерно равные количества протеиновых и полисахаридных (хитиноидных) компонентов. Близок к такому составу скелета у наиболее примитивных представителей обоих филумов. Эволюционное расхождение моллюсков и членистоногих в биохимии скелета выразилось в том, что у первых большую роль стали играть протеины, у вторых – полисахариды в форме хитина.

4. Различия между крупными филумами касаются модификаций в составе и структуре компонентов, ответственных за минерализацию скелета, и отсюда – в типе минерализации.

5. Внутри типов и классов, как это показано на моллюсках, эволюционные изменения выражены в вариациях содержания аминокислот, косвенно связанных с минерализацией. Ковариантные, изменяющиеся взаимозависимо группы аминокислот различны в разных классах моллюсков, а внутри классов имеют разную направленность изменений у разных групп родов.

6. Вариации аминокислотного состава, связанные с экологическими причинами, незначительны и затрагивают, как правило, не те компоненты, которые оказались существенными для филогенетических построений.

Все это создает благоприятные предпосылки для биохимического обоснования морфологической классификации и филогении животных по составу скелетной ткани. Первая попытка построения "биохимического древа" для моллюсков (72) показала его хорошее совпадение с филогенетическим древом, основанным на морфологических критериях.

Биохимические изменения в составе скелетных протеинов, увязанные с изменениями среды обитания, прослежены на материале миоценовых гастропод (73). Интересные

данные по биохимическим различиям в составе периостракума между родами и видами ископаемых пресноводных двустворок приведены Колесниковым и Мартинсоном (28). Состав скелетной органики оказался одним из решающих аргументов в решении спорного систематического положения некоторых гастропод (91).

Уникальные по точности исследования (114) позволили решить вопрос о происхождении и систематическом положении некоторых видов фораминифер.

Одним из важнейших результатов работ по биохимическому изучению скелетов является выдвинутая Е.Т. Degens гипотеза (129, 70, 72, 75), объясняющая появление скелетной фауны на рубеже кембрия и докембрия. Предполагается, что докембрийские животные обладали минерализованным наружным скелетом, состоящим из структурных протеинов и мукополисахаридов типа периостракума современных моллюсков. Молекулярная решетка органических соединений покровных тканей была стабильна, все боковые связи уравнивали друг друга. Можно показать экспериментально, что изменения параметров среды, таких, как температура, соленость, рН, парциальное давление углекислого газа в воде, изменяют молекулярную решетку протеинов. Небольшие, но направленные изменения названных параметров, приводят к разрыву боковых связей в ранее компактных молекулах. Освободившиеся связи не могут оставаться открытыми и компенсируются присоединением к ним ионов кальция и анионов  $\text{CO}_3^{2-}$  и  $\text{P}_2\text{O}_5^{-2}$ . Образование валентностных связей между неорганическими ионами приводит к минерализации.

Именно такой биохимической перестройкой покровных тканей объясняется "популяционный взрыв" скелетной фауны в начале кембрия. Основные механизмы биоминерализации покровных тканей общие для всех групп морских беспозвоночных, поэтому становится вполне объяснимым одновременное приобретение скелета представителями разных систематических групп.

Гипотеза Degens впервые дает возможность оперировать не проблематическими догадками о том, почему произошло появление скелетной фауны, а позволяет понять, как это происходило, не привлекая сверхъестественных причин для объяснения этого явления. Эта гипотеза наиболее убедительно объясняет одно из наиболее заме-



чательных явлений в истории развития жизни и, более того, открывает принципиальные перспективы для экспериментальной проверки этого явления. Моделируя факторы среды, приводящие к изменению структуры и к обызвествлению покровных тканей у организмов разных групп, мы можем судить о характере и масштабах изменений среды, которые вызывают образование минерального скелета. Сравнивая реактивность к различным факторам среды покровных протеинов у организмов, появившихся в скелетной форме в разные геологические эпохи, принципиально возможно выяснить направленность изменения среды — температурного, солевого, газового режима морей в геологическом прошлом.

### О составе неорганической фазы скелета беспозвоночных

Изучение минерального и элементного состава неорганической фазы скелета современных и ископаемых беспозвоночных оформилось в виде особого научного направления, часто называемого палеобиогеохимией. В минералогическом отношении в скелетах беспозвоночных преобладает карбонатная и фосфатная минерализация (см. табл. 1). В редких случаях в составе скелета и некоторых частей (зубов, радулы и пр.) отмечены другие минералы (66, 121-124, 184). Фосфатная минерализация, как и мезодермальный скелет, свойственны, по-видимому, исключительно вторичноротым. Матрицирующим субстратом для образования фосфатов в скелете обычно служит коллаген. Уникальным феноменом в этом отношении является скелет иглокожих, где коллаген, по-видимому, матрицирует образование карбонатной неорганической фазы.

Помимо Са, в составе неорганической фазы отмечается присутствие около десятка других элементов, которые могут служить объектом геохимического изучения. Из них только Mg и Sr, по геохимической терминологии, в некоторых случаях могут рассматриваться как малые элементы, остальные элементы (Ba, Fe, Cu, Mn, B, Al, Si, T и др.), обычно присутствующие в скелете, по своему содержанию должны рассматриваться как рассеянные.

Литература, касающаяся содержания малых и рассеянных элементов в скелетах современных и ископаемых

животных, начавшая появляться с 20-х годов XX в., с трудом обозрима. Вследствие различия в методах отбора материала и анализирования, точности анализов и направленности интерпретации данных сколько-нибудь удовлетворительный общий обзор сведений представляет безнадежную задачу. Общее состояние исследований в области биогеохимического изучения скелетных частей морских беспозвоночных автору представляется следующим.

В 20-е годы установлено (67) и подтверждено последующими работами, что более высокоорганизованные группы имеют меньшее содержание малых и рассеянных элементов в карбонатных скелетах, чем низкоорганизованные. Объяснение этой закономерности, по мнению Odum (77), заключается в том, что все элементы в скелете, за исключением Са, могут рассматриваться как примеси. С повышением организации, с совершенствованием метаболизма и выделительной системы организмы строят более чистую в химическом отношении минеральную фазу.

Наибольшее число работ посвящено изучению распределения Mg и Sr. Обзор по ним недавно был сделан Dodd (77). На многих группах показано существование положительной корреляции содержания Mg в скелете с температурой среды обитания. Отмечены многочисленные попытки использовать эту особенность, наряду с исследованием изотопного состава кислорода, для палеотемпературных исследований (см. монографию Р.В.Тейс и Д.П.Найдина (36)). Однако температурная зависимость содержания Mg в скелете оказывается не такой простой, как это представлялось ранее, и настолько сильно опосредована физиологией, что во многих случаях может менять свой знак на обратный. Исследования, проведенные с помощью новейшей аналитической техники, показывают большую зависимость в содержании Mg от скорости роста, чем от температуры среды (131). Это согласуется с теорией Odum: при быстром росте организм как бы не успевает "бороться с примесями", в результате чего образуется более "грязная" минеральная фаза. Температурная корреляция содержания Mg в скелете проявляется меньше у более высокоорганизованных и специализированных форм, принадлежащих к одному эволюционному ряду. Не исключено, что эта особенность может быть использована в эволю-

ционных целях. Организмы обладают определенным "элементным гомеостазом", возрастающим с повышением уровня организации (8).

Ни для Mg, ни для Sr не доказано достоверно существование зависимости их содержания в скелетах беспозвоночных от солености и состава воды и от содержания в ней этих элементов в природных условиях.

Так обстоит дело с Mg и Sr, содержание которых в скелетах обычно достаточно высоко и ясно их место в составе минеральной фазы скелета. Они изоморфно замещают Ca в кристаллической решетке кальцита или арагонита. Для многих элементов, постоянно присутствующих в составе скелета в малых количествах, не ясно даже их место в том сложном минерально-органическом комплексе, каким является скелет. Некоторые из них (Al, Si, Ti) не могут просто входить в решетку карбоната; вследствие малого содержания они не образуют собственной минеральной фазы. Возможно, что они ассоциируются с органической фазой скелета. Однако этот вопрос в настоящее время может быть лишь поставлен, определенного ответа на него нет.

Несмотря на то, что в последние годы предприняты попытки изучения поведения отдельных элементов в метаболическом цикле у разных организмов, общая геохимическая теория, с помощью которой можно было бы описать закономерности распределения элементов в скелетах морских беспозвоночных, еще не создана. Очевидно только, что в большинстве случаев геохимические закономерности, свойственные неживой природе, здесь не проявляются в своем "чистом" виде.

Содержание малых и рассеянных элементов в скелете беспозвоночных настолько сильно опосредовано физиологическими особенностями живых организмов, что не наблюдается сколько-нибудь простой зависимости их распределения от среды обитания. В настоящее время невозможно назвать элементы, содержащиеся в скелетных остатках морских беспозвоночных, или их сочетания, которые могли бы помочь в различении морских и пресноводных форм или форм, принадлежащих к разным таксонам. В этом отношении скелетные остатки морских беспозвоночных являются существенно менее благоприятным объектом, чем наземные растения. Элементный сос-

тав скелета морских беспозвоночных на современном уровне аналитической техники, которая применяется при их биогеохимическом изучении, не может служить удовлетворительным индикатором среды обитания или дать достоверные сведения о "геохимических свойствах" самих организмов. Скелетные остатки не являются концентраторами элементов, за исключением Са и Р (уникальный случай промышленной разработки на удобрения в Прибалтике оболочек песчаников, где полезным компонентом являются раковины брахиопод), Sr (в случае с радиоятиями) и Mg (раковины некоторых моллюсков, состоящие из высокомагнезиального кальцита).

Несомненно, что общие положения о видовой специфичности и географической обусловленности элементного состава живых организмов, выдвинутые основоположниками биогеохимии (11,12), остаются в силе. Однако еще предстоит установить уровень этой специфичности, пределы возможностей геохимических методов применительно к скелетным остаткам. При изучении же ископаемых скелетных остатков следует учитывать и то, что при ориктогенезе на процессы, происходившие при биогенном образовании, накладываются последующие геохимические процессы, действующие уже в неживой природе.

### Заключение

Научно-технический прогресс последнего двадцатилетия самым существенным образом коснулся палеонтологии, превращая ее из науки описательной в науку в значительной мере экспериментальную, в мощный инструмент познания закономерностей развития земной биосферы на всех уровнях организации живого вещества. Кратко рассмотренные в этом очерке новые методы палеонтологии вносят весьма весомый вклад в познание этих закономерностей.

### Литература

1. Абельсон Ф.Х. Геохимия органических веществ. В сб. "Геохимические исследования", 1961, 106-137
2. Акияма Масахико. Количественный анализ аминокислот из раковин ископаемых пектинид. "Тисицугаку

дзасси, J. Geol. Soc. Japan, 1964, 70, № 828, 508-516 [РЖГео, 1965, 8Б187]

3. Барсков И.С. О строении роста белемнитид. "Палеонтол. ж.", 1970, № 4, 110-112 [РЖГео, 1971, 5Б277]
4. Барсков И.С. Микроструктура слоев скелета белемнитов и их сопоставление со слоями наружной раковины других моллюсков. "Палеонтол.ж.", 1972, № 4, 52-60 [РЖГео, 1973, 5Б309]
5. Барсков И.С. Микроструктура слоев скелета сепии и спироулы и их сопоставление со слоями раковины других моллюсков. "Палеонтол.ж.", 1973, № 3, 3-13 [РЖГео, 1974, 1Б236]
6. Барсков И.С. Вопросы изучения структуры скелета цефалопод. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол.", 1973, № 4, 97-107
7. Барсков И.С. О строении протоконха и онтогенезе белемнитов. "Докл. АН СССР", 1973, 208, № 2, 439-442 [РЖБио, 1973, 5Д209]
8. Барсков И.С. Значение органической фазы скелета для его минералогии и распределения малых элементов. "Вестн. Моск. ун-та", 1974, № 4, 50-60
9. Барсков И.С. Об уровнях структуры скелетной ткани и терминологии структуры моллюсков. "Палеонтол. ж.", 1974, № 3
10. Белозерский А.Н. Нуклеиновые кислоты и их связь с эволюцией, филогенией и систематикой организмов. "Второй Всес. биохим. съезд", Ташкент, "ФАН", 1969
11. Вернадский В.И. Химический состав живого вещества в связи с химией земной коры. Изб. соч., М., Изд-во АН СССР, 1960, 5, 143-159
12. Виноградов А.П. Химический элементарный состав организмов моря. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1944
13. Дидженс Э.Т., Хант Дж.М. Эволюционное развитие карбонатобразующих тканей морских организмов. "Второй Международный океанографический конгресс. Тезисы докл.", М., 1966, 143-144
14. Дроздова Т.В. Химическое исследование ископаемой кожи земноводного нижнепермского периода. "Докл. АН СССР", 1962, 145, № 3, 650-652

15. Дроздова Т.В. Аминокислоты в органических остатках осадочных пород. "Тр. Биогеохим. лаб.", 1968, вып. 12, 333-403
16. Дроздова Т.В. Органическое вещество белемнитов. "Геохимия", 1969, № 10, 1281-1285
17. Дроздова Т.В., Блох А.М. Аминокислоты в костных остатках ископаемых позвоночных. "Геохимия", 1966, № 6, 709-714
18. Дроздова Т.В., Коченов А.В. Об органическом веществе ископаемых рыб. "Геохимия", 1960, № 8, 748
19. Дроздова Т.В. Органическое вещество раковин современных и ископаемых моллюсков. "Тр. Биогеохим. лаб. Ин-т геохимии и аналит. химии АН СССР", 1974, 13, 235-269 [РЖБио, 1974, 5Д197]
20. Друщиц В.В., Барсков И.С., Хиами Н. Ультрамикроскопическая структура скелета двух позднеаптских аммонитов (*Zurcherella*, *Salfeldiella*). "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол.", 1969, 44, № 2
21. Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Внутреннее строение раковин филлоцератид (*Cephalopoda*, *Ammonoidea*, *Phylloceratida*). "Докл. АН СССР", 1974, 214, № 2, 439-441 [РЖГео, 1974, 5Б214]
22. Дунаевский Ф.Р. Об "инертных" образованиях в организмах. "Ж. общ. биологии", 1947, 8, № 5
23. Кадэуе Тадэаки. Азотный анализ методом микроджедаля ископаемых раковин, собранных в ракушняках джолион гор Канто, Япония". "Тикю кагаку, *Chikyu kagaku, Earth Sci.*", 1967, 21, № 1, 21-24 [РЖГео, 1967, 9Б174]
24. Кальвин М. Химическая эволюция. М., "Мир", 1971
25. Кац Ю.И., Попов А.М., Тхоржевский Э.С. Новое в методике изучения внутреннего строения и микроструктуры раковины брахиопод. "Палеонтол. ж.", 1973, № 4, 108-116 [РЖГео, 1974, 4Б155]
26. Колесников И.М. О палеобиохимическом изучении ископаемых организмов на примере мезозойских пресноводных моллюсков. "Палеонтол. ж.", 1970, № 1, 48-57 [РЖГео, 1970, 7Б198]
27. Колесников И.М. Микроструктура раковин юрского лимнического рода *Pseudocardinia* (*Bivalvia*). "Палеонтол. ж.", 1974, № 1, 66-71 [РЖГео, 1974, 7Б264]

28. Колесников И.М., Мартинсон Г.Г. Микроструктура и химические особенности раковин мелового рода *Sainshandia* (*Bivalvia*). "Палеонтол.ж.", 1971, № 3, 39-49 [РЖГео, 1972, 1Б298]
29. Манская С.М., Дроздова Т.В. Превращение органических соединений в осадочных породах и органическое вещество граптолитов диктионемовых сланцев. "Геохимия", 1962, № 11, 953-962
30. Невеская Л.А., Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Эберзин А.Г. Новые представления о системе двустворчатых моллюсков. "Палеонтол. ж.", 1971, № 2, 3-20
31. Попов А.М. Структура раковин позднемеловых палеогеновых петлеопорных брахиопод и значение ее исследований для систематики, филогении и палеогеографии. Автореф. канд. дисс. Харьков, 1974
32. Попов С.В. Изучение строения раковин кардиид при помощи сканирующего микроскопа. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол.", 1973, 48, № 6, 149 [РЖГео, 1974, 5Б190]
33. Попов С.В. Микроструктура раковины и систематика семейства *Cardiidae*. Автореф. канд. дисс. М., 1974
34. Сато Тосихико. Фибриллы коллагена в ткани зуба ископаемых *Proboscidea*. "Тисицигаку дзасси, J. Geol. Soc. Jap.", 1969, 75, № 10, 543-548 [РЖГео, 1970, 11Б156]
35. Сочава А.В. Микроструктура скорлупы яиц динозавров из верхнего мела Северной Гоби. "Докл. АН СССР", 1970, 192, № 5, 1137-1140
36. Тейс Р.В., Найдин Д.П. Палеотермометрия и изотопный состав кислорода органиогенных карбонатов. М., "Наука", 1973
37. Толстикова Н.В. Систематическое значение микроструктуры унионаций. В сб. "Водоемы Сибири и перспективы их рыбохоз. использов." Томск, Томск. ун-т, 1973, 212-213
38. Уодзуми Сатору, Ивата Кэйдзи. Изучение обызвествляющихся тканей. Часть II. Сравнение ультраструктуры органического матрикса в призматической части современных и ископаемых *Mytilys*. "Тисицугаку дзасси. J. Geol. Soc. Japan", 1969, 75, № 8, 417-424

39. Фудзихара Такаё. Аминокислоты в ископаемых остатках. "Идэн, Iden Heredity", 1964, 18, № 2, 9-12 [РЖГео, 1965, 12Б193]
40. Хотта Набуко. Остатки аминокислот в раковинах туррител из Японии. "Тисицугаку дзасси, J. Geol. Soc. Japan", 1967, 73, № 7, 315-324 [РЖГео, 1968, 8Б168]
41. Хотта Сусуму. Конформация ископаемых протеинов. Инфракрасные спектры протеинов дентина молярных зубов. *Elephas naumanni*. "Тикю кагаку, Chikyu Kagaku, Earth Sci.", 1968, 22, № 4, 179-185 [РЖГео, 1969, 4Б174]
42. Хотта Сусуму. Об аминокислотах в панцирях ныне живущих и ископаемых Echinoidea. "Тисицугаку дзасси, J. Geol. Soc. Japan", 1968, 74, № 3, 159-164 [РЖГео, 1969, 3Б363]
43. Чельцова Н.А. Значения микроструктуры раковины меловых устриц для их систематики. М., "Наука", 1969
44. Эйбельсон Ф.Г. Палеобиохимия. В сб. "V Междунар. биохим. конгресс. Эволюц. биохимия. Симпозиум 3". М., 1961, 3-14 [РЖГео, 1962, 7Б161]
45. Abatino E., Barbera L.C., Boni M. Ultrastructura e composizione chimica del guscio di *Strombus bubonius* Lk. (=S.latus Gm) vivente e fossile. "Rend. Accad. Sci. fis. e mat. Soc. naz. Sci. lett ed arti Napoli", 1971, 38, 98-111 [РЖБио, 1973, 3Д211]
46. Abelson P.H. Organic constituents of fossils. "Carnegie Inst. Washington. Year Book", 1954, 53, 97-101
47. Abelson P.H. Aminoacids in fossils. "Science", 1954, 119, 156
48. Abelson P.H. Paleobiochemistry. "Sci. Americ.", 1956, 195, 83-92
49. Akiyama Masahiko. Conchiolin constituent amino acids and shell structure of bivalved shells. "Proc. Japan Acad.", 1966, 42, №7, 800-805 [РЖГео, 1967, 10Б177]
50. Akiyama Masahiko. Paleobiochemistry in paleontology. "Тисицугаку дзасси, J. Geol. Soc. Japan", 1971, 77, №9, 563-573. Discuss., 573 [РЖГео, 1972, 3Б179]
51. Akiyama Masahiko, Wyckoff R.W.G. The total amino acid content of fossil *Pecten* shells. "Proc. Natn Acad. Sci.", 1970, 67, №3, 1097-1100



52. Andalib Fereydu n. Erhaltung von Aragonit-Schalen in Dogger alpha (Unteres Aalenium) SW-Deutschland. "Geol. Rdsch.", 1973, 62, N<sup>o</sup>2, 506-521 [PЖГео, 1974, 1B140]
53. Armstrong W.G., Tarlo L.B.H. Amino acid components in fossil calified tissues. "Nature" (Engl.), 1966, 210, N<sup>o</sup>5035, 481-482 [PЖГео, 1967, 11B152]
54. Banta William C. The body wall of cheilostome Bryozoa. I. The ectocyst of Watersipora nigra (Canu and Bassler). "J. Morphol.", 1968, 125, N<sup>o</sup>4, 497-507
55. Batten R.L. The ultrastructure of Five Common Pennsylvanian Pleurotomarian Gastropod Species of Eastern United States. "Americ. Museum Nov.", 1972, N<sup>o</sup>2501, 1-34
56. Be A.W.H., Ericson David B. Aspects of calcification in planktonic Foraminifera (Sarcodina). "Ann. N.Y. Acad. Sci.", 1963, 109, N<sup>o</sup>1, 65-81 [PЖБио, 1964, 5Д43]
57. Be A.W.H., Mac Clintock C., Currie D.C. Helical shell structure and growth of the pteropod Cuvierina columnella (Rang) (Mollusca, Gastropoda). "Biomineralisation", 1972, 4, 47-80
58. Beauvais M., Beauvais L. Influence de la diagenese sur la microstructure des madreporaires fossiles. "C.r.Acad. Sci.", 1973, D277, N<sup>o</sup>16, 1629-1632 [PЖГео, 1974, 4B150]
59. Bernasconi R. Sur la nature des secretions calcaires de quelques Mollusques et d un Polychete aquatiques cavernicoles. "Stalactite", 1972, 22, N<sup>o</sup>1, 24-27
60. Biernat G., Williams A. Ultrastructure of the protegulum of some acrotretide Brachiopods. "Palaeontology", 1970, 13, pt. 3, 451-502, 98-101
61. Bøggild O.B. The shell Structure of the Molluska. "K. Dansk Vidensk. Selsk. Skr., Naturv. og. math.", 1930, ser. 9, 2, 231- 325
62. Briggs M.H. Aminoacids and peptides from some New Zeland fossil. "N. Zel. J. Geol. Geophys.", 1961, 4, N<sup>o</sup>4 [PЖГео, 1962, 10B197]
63. Bucci G., Nebbia L., Saochi Viablig G., Savi A., Basso G. Ricerca di aminoacidi in ossa fossili con gascromatografia e altri metodi. "Atti Inst. geol. Univ. Pavia", 1969, 20, 87-101

64. Calvin Melvin. Molecular paleontology. "Perspect. Biol. and Med.", 1969, 13, N<sup>o</sup>1, 45-62 [РЖГео, 1970, 7Б197]
65. Cammack Richard, Hall David, Rao Krishna. Ferredoxins: are they living fossils? "New Sci. and Sci. J.", 1971, 51, N<sup>o</sup>770, 696-698 [РЖГео, 1972, 3Б180]
66. Carefoot T.H. Magnetite in the radula of the Polyplacophora. "Proc. Malacol. Soc. London", 1965, 36, N<sup>o</sup> 4, 203-212 [РЖБио, 1966, 2Д80]
67. Clarke F.W., Wheller W.C. The inorganic constituents invertebrate. "U.S. Geol. Surv. Prof. Paper", 1917, 102
68. Das S.K., Doberenz A.R., Wyckoff R.W.C. The lipids in fossils. "Compar. Biochem. Physiol.", 1963, 23, N<sup>o</sup>2, 519-525
69. Degens E.T. Evolutionary trend inferred from the organic tissue variation of molluscs shell. "Medd. Dansk. geol. foren.", 1967, 17, N<sup>o</sup>1, 112-124 [РЖГео, 1968, 5Б191]
70. Degens E.T. Die Paläobiochemie, ein neues Arbeitsgebiet der Evolutionsforschung. "Z. Dtsch. geol. Ges.", 1965 (1968), 117, N<sup>o</sup>2-3, 898-899
71. Degens E.T., Carey F.G., Spencer D.W. Amino acids and amino sugars in calcified tissues of portunid crabs. "Nature", 1967, 216, 601-603
72. Degens E.T., Johannesson B.W., Meyer P.W. Process of mineralisation in molluscs and their paleontological significance. "Naturwissenschaften", 1967, 54, N<sup>o</sup>24, 638-640 [РЖГео, 1968, 6Б188]
73. Degens E.T., Love S. Comparative studies of amino acids in shell structure of Gyraulus trochiformis Stahl from the Tertiary of Steinheim Germany. "Nature", 1965, 205, 876-878
74. Degens E.T., Parker P.H. Significance of shell protein variation to environment and molluscan phylogeny. "Geol. Soc. America Spec. Paper", 1966, N<sup>o</sup>8742 [РЖГео, 1968, 4Б190]
75. Degens E.T., Schmidt H. Die Paläobiochemie ein neues Arbeitsgebiet der Evolutionsforschung. "Paläontol. Z.", 1966, 40, N<sup>o</sup>3/4, 218-299 [РЖГео, 1967, 8Б173]
76. Degens E.T., Spencer D.W., Parker P.H. Paleobiochemistry of molluscan shell proteins. "Compar. Biochem. Physiol.", 1967, 20, N<sup>o</sup>2, 553-579

77. Dodd J.R. Magnesium and strontium in calcareous skeletons. A review. "J. Paleontol.", 1967, 41, N<sup>o</sup>6
78. Erben H.K. Ultrastrukturen and mineralisation rezenterer and fossiler Eischalen bei Vögeln und Reptilien. "Biomineralisation", 1970, 1
79. Erben H.K. Anorganische und organische Schalenkomponenten bei *Cittarium pica* (L.) (Archaeogastropoda). "Biomineralisation", 1971, 3, 51
80. Erben H.K., Flajs G., Siehl A. Über die Schalenstruktur von Monoplacophoren. "Abhandl. Math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. und Liter.", 1968, N<sup>o</sup>1, 24 [РЖБио, 1969, 1Д115]
81. Erben H.K., Flajs G., Siehl A. Die fruhontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochliater Cephalopoden. "Palaeontographica", 1969, A-132, 1-3, 1-54 [РЖГео, 1970, 1Б383]
82. Everts J.M., Doberenz A.R., Wykkoﬀ R.W.C. Fatty acid in fossil bones. "Comp. Biochem. Physiol", 1968, 28, 995-962
83. Farrow George E. Periodicity structures in the bivalve shell: experiments to establish growth controls in *Cerastoderma edule* from the Thames estuary. "Palaeontology", 1971, 14, N<sup>o</sup>4, 571-588 [РЖГео, 1972, 8Б159]
84. Fitzpatrick Kenneth T. The shell structure and micro-ornament of *Platystrophia*, an orthid brachiopod. "Compass Sigma Gamma Epsilon", 1971, 49, N<sup>o</sup>1, 29-38
85. Fjordingstad Einar J. Ultrastructure of the spicules of *Spongilla lacustris* (L.) "Symp. Zool. Soc. London", 1970, N<sup>o</sup>25, 125-133 [РЖБио, 1971, 3Д52]
86. Florkin Marcel. Paleoproteines. "Bull. sci. Acad. roy Belg.", 1965, 51, N<sup>o</sup>2, 156-169 [РЖГео, 1966, 5Б148]
87. Florkin M., Gregoire C., Bictoux-Gregoire S., Schofeneils E. Conchiolines des naces fossiles. "C.R. Acad. Sci. Paris", 1961, 252, 440-442
88. Fussi Fernando, Feddi G. Metodi di indagine della quota proteica nei reperti fossili. "Atti. Soc. Ital. Sci. natur.", 1967, 106, N<sup>o</sup>2, 158-166 [РЖГео, 1968, 8Б170]
89. Goffinet G. Etude au microscope electronique de structure organiques des constituents de la conchioline de nacre du *Nautilus macromphalus* Sowerby. "Compar. Biochem. Physiol.", 1969, 29, N<sup>o</sup>2, 835-839 [РЖБио, 1969, 11Д147]

90. Goreau T. Problems of growth and calcium deposition in reef corals. "Endeavour", 1961, 20, N<sup>o</sup>77, 32-39
91. Ghiselin M.T., Degens E.T., Spencer D.W., Parker P.H. Phylogeny survey of molluscan shell matrix proteins. "Bull. Mus. Compar. Zool. Breviora", 1967, N<sup>o</sup>262, 1-35
92. Gregoire Ch. Topography of the organic components in mother-of-pearl. "J.Biophys., Biochem, Cytology", 1957, N<sup>o</sup> 5, 797-808
93. Gregoire Ch. Conchiolin remnants in mother of pearl from fossil Cephalopoda. "Nature", 1959, 184, N<sup>o</sup>4693, 1157-1158
94. Gregoire Ch. Thermal changes in the Nautilus shell. "Nature", 1964, 203, 868-869
95. Gregoire Ch. On organic remnants in shells of Paleozoic and Mesozoic cephalopods (Nautiloids and ammonoids). "Bull. Inst. roy. Sci. Natur. Belg.", 1966, 42, N<sup>o</sup>39, 36 [PЖГео, 1967, 12Б169]
96. Gregoire Ch. Essai de detection au microscope electronique des dentelles organique dans les nacres fossiles (Ammonites, Cephalopodes, Gastropodes, Pelecypodes). "Arch. Internat. Physiol. Biochem.", 1958, 68, 674-676
97. Gregoire Ch. Experimental alteration of the Nautilus shell by factors involved in diagenesis and metamorphism. Pt.1. Thermal changes in conchiolin matrix of mother-of-pearl. "Bull. Inst. roy. Sci. Natur. Belg.", 1968, 44, N<sup>o</sup>25, 69 [PЖГео, 1969, 5Б182]
98. Haas W. Untersuchungen uber die Mikro-und Ultrastruktur der Polyplacophorenschale. "Biomineralisation", 1972, 5, 3-27
99. Halstead L.B., Wood Liliiana. Amino acid components in fossil tortoiseshell from the Oligocene of the Isle of Wight. "Nature", 1973, 244, N<sup>o</sup>5412, 182 [PЖГео, 1974, 1Б141]
100. Hamilton G.H. The taxonomic significance and theoretical origin of surface patterns on a newly discovered bivalve shell layers, the mosaicostracum. "Veliger", 1969, 11, N<sup>o</sup> 3, 185-194 [PЖБио, 1969, 10Д111]
101. Hare P.E. Amino acids in the proteins from aragonite and calcite shell of *Mytilus californianus*. "Science", 1963, 139, 216-217

102. Ho Tong-Yun. Stratigraphic and paleoecologic application of water insoluble fraction of residual shell-proteins in fossil shells. "Bull. Geol. Soc. Amer.", 1966, 77, 375-392
103. Hotta Susumu. Infrared spectra and conformation of protein constituting the nacreous layer of molluscan shell. "Тикю кагаку, Chikyū kagaku, Earth Sci.", 1969, 23, №4, 133-140 [РЖГео, 1971, 1Б176]
104. Hudson J.D. The Microstructure and Mineralogy of the shell of a Jurassic Mytilid (Bivalvia). "Palaeontology", 1968, 11, 163-182 [РЖГео, 1968, 11Б234]
105. Ijiri S., Fujiwara T. Experimental calcification by organic substances of some fossil teeth. "Proc. Japan. Acad.", 1959, 35, №8, 469
106. Ijiri S., Kobayashi S. Action of proteinase and hyalinas on the dentin matrix of human and some fossil mammalian teeth and their calcification in vitro. "Proc. Japan. Acad.", 1960, 36, №1, 38
107. Jope M. The protein of Brachiopod shell. II. Shell protein from fossil articulates: amino acid composition. "Compar. Biochem. Physiol.", 1967, 27, 601-605
108. Jope M. The protein of Brachiopod shell. III. Comparison with structural protein of soft tissue. "Compar. Biochem. Physiol.", 1969, 30, №2, 209-224 [РЖГео, 1970, 2Б140]
109. Jope M. The protein of Brachiopod shell. IV. Shell protein from fossil inarticulates: amino acid composition and disc electrophoresis of fossil articulate shell protein. "Compar. Biochem. Physiol", 1969, 30, №2, 225-232
110. Kado V. On the scheme of the shell structure of Lamelibranchia. "J. Sci. Hiroshima Univ.", 1953, ser. B, Div. I, 14, 243-258 [РЖБио, 1959, 91522]
111. Kato M. Fine skeletal structures in Rugosa. "J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.", 1963, ser. 4, 11, 571-630
112. Kennedy W.J., Morris N.J., Taylor J.D. The shell structure, mineralogy and relationships of the Chamacea (Bivalvia). "Palaeontology", 1970, 13, pt. 3, 379-413
113. Kilham S.S. Skeletal structure in Deep-Sea Molluscs. "Geol. Soc. Amer. Abst.", 1969, pt. 4, 42
114. King K., Hare P.E. Amino acid composition of the test as a taxonomic character for living and fossil planktonic foraminifera. "Micropaleontology", 1972, 18, №3, 285-293

115. Kobayashi I. Internal microstructure of the shell of Bivalve molluscs. "Amer. Zoologist", 1969, 9, № 3, 663-672
116. Kobayashi I. Microscopical observations on the shell structure of Bivalvia. Part. I. Barbatia obtusoides (Nyst.). "Sci. Rep. Tokyo Kyoku Daig. (Sec. C)", 1965, 8, 295-301
117. Kobayashi I. Submicroscopic observation on the shell structure of Bivalvia. Part II: Dosinia japonica Peeve. "Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daig. (Sec. C)", 1966, 9, 189-210
118. Kobayashi I., Kamia H. Microscopic observations on the shell structure of bivalves. Part. III. Genus Anadara. "Тисицугаку дзасси, J. Geol. Soc. Japan", 1968, 74, №7, 351-362
119. Krampitz G., Erben H.K., Kiersten K. Uber Aminosäurezusammensetzung und struktur von Eischalen. "Biomineralisation", 1972, 4, 88-199
120. Kvenvolden K.A. Natural evidence for chemical and early biological evolution. "Orig. Life", 1974, 5, №1-2, 71-86 [РЖГео, 1974, 8Б162]
121. Lowenstam H.A. Lepidocrocite and apatite mineral and magnetite in teeth of chitons (Polyplacophora). "Science", 1967, 156, 1373-1375
122. Lowenstam H.A. Weddellite in a marine gastropod and in antarctic sediments. "Science", 1968, 162, 1129-1130
123. Lowenstam H.A. Phosphatic hard tissues of marine invertebrates: their nature and mechanical function, and some fossil implications. "Chem. Geol.", 1972, 9, №3, 153-166
124. Lowenstam H.A., McConnell D. Biological precipitation of fluorite. "Science", 1968, 162, 1496-1498
125. Mac Clintock C. Shell structure of petelloid and bellerophonid gastropods (Mollusca). "Peabody Mus. Nat. Hist. Bull.", 1967, 22, 1-140
126. Mano K., Omori M. Microscopic structure of Hinge Teeth in Taxodonta, Lamellibranchia. Part. I. The Hinge Teeth structure of the Genus Anadara. "Venus, Jap. J. Malcol.", 1969, 27, 141-152 [РЖБио, 1969, 12Д297]
127. Margoliash G., Smith E.L. Structural and functional aspects of cytochrome c in relation to evolution. Gth. Congr. Biochem., New York, 1964, 206-207

128. Matter Philip, Davidson F.D., Wyckoff R.W.G. The composition of fossil oyster shell proteins. "Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.", 1969, 64, N<sup>o</sup> 3, 970-972 [РЖГео, 1970, 11Б155]
129. Matheja J., Degens E.T. Molekulare Entwicklung mineralisationsfähiger organischer Matrizen. "Neues Jahrb. Geol. und Palaontol. Monatsh.", 1968, N<sup>o</sup> 4, 215-229 [РЖГео, 1969, 12Б182; РЖБио, 1969, 2Д92]
130. Miyawaki Mitsukaru. Notes on the structure of the Oyster Gryphaea (*Ostrea*) gigas from the Akkeshi Lake. "J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.", 1954, ser. 6, 12, N<sup>o</sup> 1-2, 116-119 [РЖБио, 1957, 7Д142]
131. Moberly R.J. Composition of magnesian calcites of algae and pelecypods by electron microprobe analysis. "Sedimentology", 1968, 11, N<sup>o</sup> 1-2, 61-82 [РЖГео, 1969, 2Б175]
132. Moss M.L. (Ed.). Comparative biology of calcified tissue. "Ann. N.Y. Acad., Sci.", 1964, 109
133. Mutvei H. On the shells of Nautilus and Spirula with notes on the shell secretion in non cephalopod molluscs. "Arkiv för Zoologi Utgivet an Kungl. Svenske Vetenskapakad", 1964, 16, N<sup>o</sup> 14, 221-278
134. Mutvei H. On the micro- and ultrastructure of the conchiolin in the nacreous layer of some recent and fossil molluscs. "Stockholm Contris Geol.", 1969, 20, 1-18 [РЖГео, 1970, 4Б199]
135. Mutvei H. Ultrastructure of the mineral and organic components of molluscan nacreous layers. "Biomineralisation", 1970, 2, 49-58
136. Mutvei H. Ultrastructural studies on cephalopod shells. Part I. The septa and siphonal tube in Nautilus. "Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala", 1972, 3, N<sup>o</sup> 1-9, 237-261 [РЖГео, 1973, 4Б211]
137. Mutvei H. Ultrastructural studies on cephalopod shells. Part II. Orthoconic cephalopods from the Pennsylvanian Buckhorn Asphalt. "Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala", 1972, 3, N<sup>o</sup> 1-9, 263-272 [РЖГео, 1973, 4Б212]
138. Nakahara H., Bevelander G. The formation and growth of the prismatic layer of *Pinctada radiata*. "Calcified Tissue Res.", 1971, 7, N<sup>o</sup> 31-45 [РЖБио, 1971, 10Д157]

139. Omori M., Kobayashi I. On the micro-canal structure found in the shell of *Arca navicularis* Bruguiere and *Spondylus barbatus* Reeve. "Venus. Jap. J. Malacol.", 1963, 22, 274-280 [РЖБио, 1964, 9Д98]
140. Piez K.A. Amino acid composition of some calcified proteins. "Science", 1961, 134, 841-842
141. Ranson G. Les huitre et la calcaire et substratum organique cher mollusques et quelques invertébrés marins. "C.R. Acad. Sci. Paris", 1952, 234, N<sup>o</sup>14, 1485
142. Ranson G. Substratum organique et matrice organique des prisme de la couche prismatique de la coquille de certains Mollusques Lamellibranches. "C.R. Acad. Sci. Paris", 1966, D262, N<sup>o</sup> 11, 1280-1282
143. Reddy K.R., Rao R., Jagadiswara, Naidu M.G. Chakrapani. The shell structure of *Inoceramus* from the Upper Cretaceous beds near Ariyalur, South India. "J. Geol. Soc. India", 1971, 12, N<sup>o</sup> 1, 80-83
144. Ristedt H. Zum Bau der Orthoderiden Cephalopoden. "Palaeontographica", 1971, A137, N<sup>o</sup> 4-6, 155-195 [РЖГео, 1972, 1Б309]
145. Robertson R. Scanning electron microscopy of planktonic larval marine gastropod shell. "Veliger", 1971, 14, N<sup>o</sup> 1, 1-12 [РЖБио, 1971, 1Д228]
146. Romero-Herrera A.E., Lehmann H., Joysey K.A., Friday A.E. Molecular evolution of myoglobin and the fossil record: a phylogenetic synthesis. "Nature", 1973, 246, N<sup>o</sup> 5433, 389-392 [РЖГео, 1974, 6Б164]
147. Römpf H. Päläobiochemie. "Kosmos (BRD)", 1956, 52, N<sup>o</sup> 11, 525-526 [РЖБио, 1957, 44705]
148. Sandberg P.A., Schneidermann N., Wunder S.J. Aragonitic ultrastructural relics in calcite-replaced Pleistocene skeletons. "Nature. Phys. Sci.", 1973, 245, N<sup>o</sup> 148, 133-134 [РЖГео, 1974, 4Б151]
149. Schraer H. (ed.). Biological calcification cellular and molekular aspects. New York 1970
150. Sognnaes R.F. (edd.). Calcification in biological systems. "Amer. Assoc. Adv. Sci.", 1960, Publ. 65
151. Sognnaes R.F. (edd.). Mechanism of hard tissue destruction. "Amer. Assoc. Adv. Sci.", 1973, Publ. 75
152. Sorauf J.E. Microstructure and formation of dissepiment in the skeleton of the recent *Scleractinia* (Hexacorall) "Biomiberalization", 1970, 2, 1-22



153. Spaeth Ch. Aragonitische und calcitische Primärstruktur im Schalenbau eines Belemniten aus der englische Unterkreide. "Paläontol. Z.", 1971, 45, №1/2 [PЖГео, 1971, 12B363]
154. Strauch F. Die Feinstruktur einiger Scolecodonten. "Senckenberg lethaea", 1973, 54, №1, 1-19
155. Szöör Gyula. Meszkeju fossziliak aminosav spektrum. "Acta Univ. debrecen. Ser. biol.", 1967, 5, 111-117 [PЖГео, 1968, 10B141]
156. Taylor J.D. The structural evolution of the Bivalve shell. "Palaeontology", 1973, 16, №3, 519-534 [PЖГео, 1974, 1B235]
157. Taylor J.D., Kennedy W.J., Hall A. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia (Nuculacea-Trigonacea). "Bull. Brit. Mus. nat. Hist. Zool.", 1969, suppl.3, 125 [PЖГео, 1970, 2B222]
158. Taylor J.D., Kennedy W.J., Hall A. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. (Lucinacea-Clavagellacea). "Bull. Brit. Mus. nat. Hist. Zool.", 1973, 22, 251-294 [PЖГео, 1973, 10B175]
159. Taylor J.D., Layman M. The mechanical properties of bivalve (Mollusca) shell structures. "Palaeontology", 1972, 15, №1, 73-87
160. Taylor J.D., Kennedy W.J. The shell structure and mineralogy of Chama pellucida Broderip. "Veliger", 1969, 11, №4, 391-398
161. Totten D.K., Davidson F.D., Wyckoff R.W.G. Amino acid composition of heated oyster shells. "Proc. Natn. Acad. Sci. U.S.A.", 1972, 69, 784-785
162. Towe K.M. Oxygen-collagen priority and the early metazoan fossil record. "Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.", 1970, 65, №4, 780-788 [PЖГео, 1971, 1B175]
163. Towe K.M. Invertebrate shell structure and the organic matrix concept. "Biomineralisation", 1972, 4, 1-7
164. Towe K.M., Hamilton G.H. Ultramicrotome-induced deformation artifacts in densely calcified material. "J. Ultrastr. Res.", 1968, 22, 274-281
165. Towe K.M., Thompson G.R. The structure of some Bivalve shell carbonates prepared by ion-beam thinning a comparising study. "Calc. Tiss. Res.", 1972, 10, 38-48

166. Towe K.M., Urbanek A. Collagen-like structures in Ordovician graptolite periderm. "Nature", 1972, 237, №5356, 443-445 [РЖГео, 1972, 12Б140].
167. Travis D.F., Francois C., Bonar L.C., Glimcher M.J. Comparative studies of the organic matrices of invertebrate mineralized tissues. "J. Ultrastruct. Res.", 1967, 18, 519-550
168. Travis D.F., Gonsalves M. Comparative ultrastructure and organisation of the prismatic region of two Bivalves and its possible relations to the chemical mechanism of boring. "Am. Zoologist", 1966, 72
169. Tsujii T., Sharp D.G., Wilbur K.M. Studies on shell formation. VII. The submicroscopic structure of the shell of the oyster *Crassostrea virginica*. "J. Biophys. and Biochem. Cytology", 1958, №3, 275-280 [РЖБио, 1960, №14, 65949].
170. Vallentyne I.R. Pyrolysis of amino acids in Pleistocene Mercenaria shells. "Geochim. et Cosmochim. Acta", 1969, 33, №11, 1453-1458 [РЖГео, 1970, 5Б163]
171. Voss - Foucart M.F. Paleoprotéines des coquilles fossiles d'oeufs de dinosauriens du crétacé supérieur de Provence. "Compar. Biochem. Physiol.", 1968, 24, 31-36 [РЖГео, 1969, 8Б169].
172. Voss - Foucart M.F. Essais de solubilisation et de fractionnement d'une conchioline (nacre murale de *Nautilus pompilius*, Mollusque Cephalopode). "Compar. Biochem. Physiol.", 1968, 26, №3, 877-886 [РЖБио, 1969, 5Д163]
173. Voss - Foucart M.F. Quelques aspects de l'étude des protéines fossiles en rapport avec la phylogénie animale. "Ann. Soc. roy. zool. Belg.", 1971, 101, №4, 317-327
174. Voss - Foucart M.F., Grégoire Ch. Biochemical composition and submicroscopic structure of matrices of nacreous conchiolin in fossil cephalopods (nautiloids and ammonoids). "Bull. Inst. roy. sci. natur. Belg.", 1971, 47, №41, 1-42
175. Wada K. Electron-Microscopic Observation on the shell structure of the pearl Oyster (*Pinctada martensii*). II. Observation of the aragonite Crystals on the surface of nacreous layers. "Bull. Nat. Pearl. Res. Lab.", 1957, 2, 74-85

176. Wada K. Electron-Microscopic Observation on the shell structure of the Pearl Oyster (*Pinctada martensii*). III. On the Laminary structure of shell. "Bull. Nat. Pearl Res. Lab.", 1957, 2, 86-93
177. Wada K. Crystall growth on the inner shell surface of *Pinctada martensii* (Dunker). "J. Electronmicrosc.", 1960, 9, N<sup>o</sup>1, 21-23 [РЖБио, 1962, 12Ж67]
178. Wada K. The relationships between the shell growth and cristall in nacre of some Bivalve mollusks. "Bull. Japan Soc. Sci. Fish.", 1961, 21, 204-211
179. Wada K. Studies on the mineralization of the calcified in mollusk. VI. Crystal structure of the calcite grown on the inner surface of calcitostracum. "J. Electronmicrosc.", 1963, 12, N<sup>o</sup>4, 224-227 [РЖБио, 1965, 10Д137]
180. Wada K. Spiral growth of nacre. "Nature", 1966, 221, 1427
181. Wada K., Sakai A. Laminary structure of cultured pearl observed with electron microscope. II. Direct observation on ultra-thin section of nacreous layer pearl by using a diamond knife. "Bull. Japan Soc. Sci. Fish.", 1963, 26, 658-662
182. Wainwright S.A. Skeletal organization in the coral *Pocillopora damicornis*. "Quart. J. Microscop.Sci.", 1963, 104, N<sup>o</sup>2, 169-183
183. Watabe N. Electron Microscopic Observation of the Aragonite Crystals on the surface of the cultured pearls. "Rept. Fac. Fisheries Prefect Univ. Mic.", 1964, 1, 449-454
184. Watabe N. Dahllite indentified as a constituent of prodissoconch of *Pinctada martensii* (Danker). "Science", 1956, N<sup>o</sup>124, 630
185. Watabe N. Decalcification of thin section for Electron Microscope Studies of Crystalmatrix relationships in Molluscs shells. "J. Cell. Biol.", 1963, 18, 701-703
186. Watabe N. Studies on shell formation. XI. Crystalmatrix relationships in the inner layers of mollusk shells. "J. Ultrastruct. Res.", 1965, 12, N<sup>o</sup>3-4, 351-370
187. Watabe N., Wilbur K.M. Influence of the organic matrix on cristal type in molluske. "Nature", 1960, 188
188. Wilbur K.M. Shell structure and mineralization in molluscs. "Calcification Biol. Syst. Washington D.C.", 1960, 15-40 [РЖБио, 1961, 9Д1]

189. Wilbur K.M. Shell formation and regeneration. "Physiology of Mollusca" . I. New-York, Academic Press, 1964, 243-282
190. Williams A. Shell-structure of the brachiopod *Jacazella mediterraneum* (Rissp). "Nature", 1955, 175, N24469, 1123-1124 [РЖБио, 1957, № 12, 49672]
191. Williams A. A History of skeletal secretion among articulated brachiopods. "Zethaia", 1968, 1, N23, 268-287 [РЖГео, 1969, 3Б286]
192. Williams A. Shell structure of the billingsellacean brachiopods. "Palaeontology", 1968, 11, N26, 486-490 [РЖГео, 1969, 3Б287]
193. Williams A. Spiral growth of the laminar shell of the brachiopod *Crania*. "Calcified Tissue Res.", 1970, 6, N21, 11-19 [РЖБио, 1971, 2Д310].
194. Williams A. Scanning Electron Microscopy of the Calcareous Skeleton of fossil and Living Brachiopoda. "Syst. Assoc. Publ. Spec. vol.", 1971, 4, 37
195. Wise S.W. Microarchitecture and deposition of Gastropod Nacre. "Science", 1969, 167, 1486-1488
196. Wise S.W. Microarchitecture and mode of formation of nacre (mother-pearl) in pelecypods, gastropods and cephalopods. "Eclog. geol. helv.", 1970, 63, N23, 775-797 [РЖГео, 1971, 7Б296]
197. Wise S.W. Shell ultrastructure of the taxodont pelecypod *Anadara notabilis* (Röding). "Eclog. geol. helv.", 1971, 64, N21, 1-12
198. Wyckoff R.W.G. The Biochemistry of animal Fossils. "Scientifica", Bristol, 1972

## ДРЕВНЕЙШИЕ СЛЕДЫ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

И.Н. Крылов, Р.А. Васина

Корни "древа жизни" нашей планеты уходят в глубокий докембрий. На нижней границе палеозоя, на рубеже с возрастом около 570 млн. лет, встречаем представителей почти всех типов животного мира (за исключением хордовых). Миллионы лет докембрия были временем появления и длительной эволюции растений и животных. Это обстоятельство обуславливает интерес палеонтологов, биологов и биохимиков к докембрийскому органическому остаткам.

Сведения об остатках организмов или следах их жизнедеятельности из докембрийских осадочных толщ известны в литературе с середины прошлого века. Количество таких остатков измеряется многими тысячами экземпляров, и их описанию посвящены сотни научных статей и монографий. Особенно много публикаций появилось в последние 10-15 лет, и именно этим работам будет уделено основное внимание в предлагаемом очерке. Более ранние материалы были подробно рассмотрены в ряде обзорных работ советских и зарубежных исследователей (24,54,55,74 и др.).

Нижняя граница кембрия, совпадающая с нижней границей фанерозоя, справедливо названа "величайшим стратиграфическим рубежом, не имеющим себе равных в последующей истории Земли" (31). Массовое появление на этом рубеже разнообразных остатков скелетной фауны, безусловно, одно из ярчайших событий в истории жизни на нашей планете. Этому событию предшествовали многие миллионы лет криптозоя (время "скрытой жизни"). Расшифровка биологических событий этого времени предусматривает широкий комплекс исследований, ведущихся по нескольким направлениям. Объектами поисков и изучения являются:

1. Органическое вещество в древнейших осадочных толщах.

2. Микроскопические образования и пленки, которые могли бы оказаться остатками наиболее примитивных древнейших животных или растений. К ним относятся так называемые "микрофоссилии", акритархи и ламинаритовые пленки.

3. Постройки и образования, возникающие как продукты жизнедеятельности водорослей или животных (строматолиты, микрофитолиты, копролиты).

4. Слепки и отпечатки бесскелетных животных.

5. Следы ползания животных, норки и т.п.

Первые четыре раздела предлагаемого обзора написаны И.Н. Крыловым. Основное внимание уделено органическим остаткам и следам жизни, относящимся к первой и второй группам. Обзоры по строматолитам (25) и микрофитолитам (38), а также по отпечаткам бесскелетных животных (26) были опубликованы в предыдущих выпусках серии "Итоги науки", здесь они даны в сокращенном виде. Пятый раздел, посвященный следам жизнедеятельности животных, написан Р.А. Васиной.

### Органическое вещество в древнейших осадочных породах

Поиски органического вещества в толщах глубокого докембрия связаны с теоретическими представлениями о том, что возникновению первых живых существ неизбежно предшествовало появление сложных органических соединений, в первую очередь углеводов, углеводородов и аминокислот. Предполагается, что в условиях бескислородной среды (а кислород в первичной атмосфере Земли отсутствовал) и при отсутствии жизни (в том числе и гнилостных микробов) такие соединения могли существовать в течение длительного времени, являясь как бы кирпичиками, из которых могли при определенных условиях создаваться и более сложные соединения, вплоть до первых живых клеток (А.И. Опарин). В свою очередь, эти "кирпичики" могли образовываться из неорганических исходных продуктов. В смеси метана, углекислого газа, аммиака, водорода и воды (именно такой представляется сейчас первичная атмосфера нашей планеты) под действием электрических раз-

рядов (молнии) или ультрафиолетовых лучей происходили полимеризация углеводородов, образование углеводов, аминокислот и более сложных соединений. Эти процессы детально изучены в лабораторных условиях (14,81,82 и др.). Находки углерода, возможно имеющего органогенное происхождение, а также различных органических соединений в докембрийских отложениях нашей страны и за рубежом многочисленны, и простое перечисление публикаций расширило бы предлагаемый обзор далеко за допустимые пределы. Достаточно полно и всесторонне проблема органического вещества в докембрии была рассмотрена на десятом Всесоюзном литологическом совещании, проходившем в Москве в апреле 1973 г. В нем приняли участие ведущие специалисты — геохимики, литологи, палеонтологи; поэтому удобнее всего будет ограничиться ссылками на тезисы их докладов (27), а также на некоторые статьи и книги зарубежных исследователей (14,40,69,79,80, 83,89,93 и др.).

Обзор следует начать с углистого вещества, рассеянного в докембрийских осадочных породах. Углеродистые формации, т.е. "специфические парагенные ассоциации пород, резко обогащенные углеродистым веществом, слагающие крупные толщи" (Розен, Сидоренко, 27), присутствуют в докембрийских толщах на разных уровнях. Древнейшие из них имеют возраст более 2,6 млрд. лет. Содержание углерода в них различно — от долей процента до 50–60% и более. Наиболее детально изучены в нашей стране шунгитовые породы из ятулийских отложений Карелии, имеющих возраст около 1800 млн. лет. Содержание углерода в них колеблется от 1–3 до 99% (так называемые шунгиты первой разновидности.). Природа шунгитового углерода до конца не выяснена. Изотопный анализ углерода (41) свидетельствует в пользу предположений о его органическом происхождении. Упоминались сделанные А.Г. Вологдиным и Б.В. Тимофеевым находки в шунгитах микроскопических органических остатков. Кроме того, шунгиты содержат большое количество редких элементов (V, U, P, Mo, Ni и др.), которые могут рассматриваться как характерные элементы — "спутники" органогенного углерода (Созинов, 27). Сходный набор микроэлементов имеют и углеродистые породы из архея США, архея и протерозоя Финляндии и из других мест.

Однако проблему органического углерода в древних толщах нельзя считать решенной окончательно. Не всегда углерод, встреченный в данном прослое, является первичным, и во многих случаях имеются несомненные доказательства его миграции. Одним из таких случаев является заполнение высокоуглеродистым (до 99%С) шунгитом минералов и трещин в породах. Это явно говорит о миграции углерода, и Ю.К. Калинин и В.А. Соколов справедливо называют такие шунгиты (27) вторичными, или возгонными. Но как далеко были расположены "материнские" источники углерода? И какова их природа? А.П. Галдобина и В.И. Горлов (27) отмечают связь между содержанием углерода в шунгитах и цикличностью вулканических процессов, создавших ритмичные вулканогенно-осадочные шунгитсодержащие толщи ятулия, и предполагают возможное эндогенное происхождение хотя бы части этого углерода.

Использование изотопного анализа углерода для определения его органической природы основывается на том факте, что современные растения охотнее усваивают более легкий изотоп  $C^{12}$ , и фитогенные соединения углерода содержат меньшее количество изотопа  $C^{13}$ . Относительный недостаток, дефицит этого изотопа (он обозначается  $\delta C^{13}$ ) в углероде исследуемого образца, является аргументом в пользу органического (фитогенного) происхождения этого углерода. Для надежности этого метода необходима уверенность в том, что соотношение в атмосфере изотопов  $C^{12}$  и  $C^{13}$  было постоянным. Но в действительности это не совсем так. Отмечено (Галимов и др., 27) на основании анализа 15 000 проб из докембрия и фанерозоя, что изотопный состав углерода и, в частности, обогащение его изотопом  $C^{13}$  обнаруживает связь с крупными тектоно-магматическими событиями. В более спокойные стадии тектонических циклов отмечается уменьшение в карбонатах концентрации  $C^{13}$ , достигающее минимума в интервалы, предшествующие эпохам складчатости. В периоды максимальной тектоно-магматической активизации (особенно после рубежей 2,7 млрд. и 1,8 млрд. лет) отлагались карбонаты, аномально обогащенные изотопом  $C^{13}$ .

М. Руттен (40) приводит еще одно соображение, не позволяющее безоговорочно считать наличие дефицита  $C^{13}$  в углероде свидетельством его бесспорно органической



природы. Дефицит  $C^{13}$  возникает потому, что фотосинтез представляет собой последовательность кинетических процессов, а не равновесных реакций. При этом более легкий изотоп реагирует в целом быстрее, чем тяжелый. "Изотопный состав углерода угля и графита из осадочных пород раннего и среднего докембрия близок к изотопному составу растений нашей эпохи." Из этого делается вывод, что, во-первых, весь этот углерод имеет биогенную природу и, во-вторых, что жизнь существовала на Земле в период отложения самых древних осадочных пород, известных науке.

Однако такой вывод надо признать если не совершенно ошибочным, то, во всяком случае, необоснованным. Сходство изотопного состава говорит только о сходной степени фракционированности анализируемых веществ. Можно не сомневаться в том, что в неорганическом фотосинтезе, происходившем в условиях бескислородной атмосферы, кинетика играла не меньшую роль, чем в фотосинтезе органическом, протекающем в современных условиях. . . . Сходство соотношения стабильных изотопов углерода в современных зеленых растениях и в биогенных отложениях с изотопным составом углерода древнейших осадочных пород еще не доказывает, что эти породы образовались биогенным путем. Это справедливо и для соотношения стабильных изотопов других элементов" (40).

Находки в докембрийских толщах соединений углерода, которые могут иметь органическое происхождение, тоже весьма многочисленны. Достаточно напомнить о битуминозных породах и горючих сланцах из среднерифейских и юдомских отложений Учуро-Майского района (36) или о многочисленных нефтепроявлениях в древних толщах Русской платформы (Вассоевич и др., Барташевич и др., 27). Известны находки аминокислот и углеводов в древнейших метаморфических породах Кольского полуострова (Сергиенко, Бобылева, 27) и аминокислот в среднерифейских отложениях Прибайкалья (Дроздова, 27). Зарубежные исследователи отмечают находки углеводородов в отложениях с возрастом 1 млрд. лет (69), 2 млрд. лет (79,83 и др.) и даже 3 млрд. лет (89,14 и др.). Порфирины (азотсодержащие пигменты, входящие, в частности, в состав хлорофилла) обнаружены в породах с возрастом 1,1 млрд. лет (80) и в более молодых толщах докембрия (14,50 и

др.). Аминокислоты встречены на тех же уровнях, что и углеводороды, но количество их резко уменьшается с увеличением возраста пород (93).

Следует отметить, что во многих случаях углеводороды были извлечены из пород, содержащих остатки микроскопических водорослеподобных или бактериеподобных тел, а порфирины — из слоев с остатками вендотенидных водорослей (ламинаритовые пленки). Находки этих соединений приводились в качестве аргументов в пользу органической природы названных остатков; с другой стороны, присутствие этих остатков рассматривается как одно из доказательств органической природы названных соединений. В качестве другого довода приводятся результаты изотопного анализа входящего в их состав углерода. Значения  $\delta C^{13}$  для углерода из этих соединений говорят о его фитогенной природе.

Но и здесь нельзя считать решенными даже самые основные вопросы. Во-первых, в каждом конкретном случае необходимы убедительные доказательства того, что органические соединения, встреченные в породах, действительно одновозрастны этим породам, а не мигрировали в них в течение долгих лет их геологической истории. Высокая миграционная способность органических соединений углерода и, в частности, углеводородов общеизвестна. Во-вторых, достаточно сложные соединения, включая аминокислоты, могут образовываться и неорганическим путем, например при извержении вулкана (28,33). В-третьих, органическая природа микроскопических остатков из этих пород сама еще нуждается в доказательствах.

Выше высказывались сомнения относительно возможностей изотопного анализа углерода из графита и рассеянного углистого вещества, встречающихся в древнейших породах. Углерод из битумов и других соединений в докембрийских толщах тоже имеет отчетливый дефицит изотопа  $C^{13}$ . Но означает ли это, что спор об органическом или неорганическом образовании нефти решен окончательно? Многие специалисты и, в частности, М. Кальвин так не думают. Отметив, что углеводороды из различных толщ Америки, Финляндии и Австралии имеют отчетливый дефицит изотопа  $C^{13}$ , Кальвин указывает, что мы не знаем, "каковы были бы результаты, если бы мы получили углеводороды, особенно растворимые, из метана путем какого-нибудь пока не извест-

ного нам абиологического механизма. Выполнить подобный эксперимент вполне корректным образом пока еще не удалось" (14).

### Водоросли, бактерии, акритархи

Впервые нитеподобные структуры, похожие на водоросли, из докембрийских пород были описаны C.D. Walcott в 1914 г. (100). Они послужили одним из аргументов при установлении органической (водорослевой) природы строматолитовых построек. Подобные находки в строматолитовых породах неоднократно упоминались В.П. Масловым (29) и особенно А.Г. Вологдиным и К.Б. Кордэ (6,18 и др.).

С середины 50-х годов началась публикация многочисленных статей американских исследователей E.S. Barghorn, J.W. Schopf, S.A. Tyler и др., посвященных микроскопическим водорослеподобным и бактериеподобным образованиям, так называемым микрофоссилиям. Наиболее детально изучены остатки из кремнистых пород свиты Ганфлинт с северного побережья озера Верхнего (провинция Онтарио, Канада), имеющей возраст около 1900 млн. лет. Здесь встречены (59,60,63,65 и др.) нитеподобные образования, выделенные в роды *Gunflintia*, *Animikiea*, *Entosphaeroides*, *Archaeorestis*, округлые спороподобные тельца *Huroniospora* и звездчатые образования *Eoastrion*. К *Gunflintia* отнесены прямые или изогнутые неветвистые нити диаметром 1-5 мкм и длиной более 300 мкм; длина клеток, из которых состоят нити, или равны или больше их ширины. *G. minuta* (типовой вид) имеет нити диаметром 1-2 мкм; у *G. grandis* нити диаметром 2,5-5 мкм. Более толстые (7-10 мкм) неветвистые прямые или изогнутые нити имеет *Animikiea septata*. Нити состоят из укороченных клеток, длина которых в 3-10 раз меньше их ширины. *Entosphaeroides amplius* имеют нити толщиной 5-6 мкм, лишенные перегородок, но заключающие в себе округлые или овальные спороподобные тела диаметром 2,5-3 мкм. Нити, относимые к *Archaeorestis schreiberensis*, имеют толщину от 2 до 10 мкм. Они ветвисты, уплощены, лишены перегородок и имеют булавовидные вздутия. Стенки этих нитей морщинисты. Округлые спороподобные *Huroniosphaera microreticulata* имеют

диаметр от 1 до 16 мкм. У них наблюдается толстая стенка с крупноячеистой скульптурой, что отличает их от *H. psilata*, имеющих тонкую, лишенную скульптуры стенку. *Eoastrion simplex* представляют собой округлое центральное тельце диаметром 2–8 мкм, от которого радиально отходят изогнутые неветвистые нити диаметром 1,5 мкм и длиной до 18 мкм. У *E. bipurcatum* нити короче, разделяются на две, а размер центрального тела изменчив. Все эти образования американские исследователи сравнивают с синезелеными водорослями (*Oscillatoria*, *Coelosphaeridium*, *Lyngbya*) и с бактериями, в том числе и нитчатыми или железистыми (*Sphaerotilus*, *Gallionella*, *Metallogenium*, *Crenothrix polyspora* и др.).

В два отдельных рода выделены более сложные образования. *Eosphaera tyleri* представляют собой округлые образования диаметром 10–12 мкм, окруженные мелкими (2,5 мкм) округлыми тельцами. Иногда они окружены тонкой оболочкой. Под названием *Kakabekia umbellata* описаны тельца длиной до 12–30 мкм, состоящие из округлого похожего на колбу желвачка, тонкой ножки-перемычки и зонтикоподобного венчика. Любопытно, что очень близкие образования были обнаружены в почвенных посевах, инкубированных в атмосфере, обогащенной аммиаком (94,95). *Kakabekia barghoornica* была обнаружена в образцах почвы, взятых у подножия замка Харлех в Уэльсе, Англия. Это базальное колбообразное тельце, ножка длиной 3–8 мкм и мантия – зонтик диаметром 5–15 мкм. Изучение природы этих живых ископаемых показало (2), что они не содержат хлорофилла. Эти ископаемые, по-видимому, лишены ядра и, следовательно, относятся к прокариотным организмам. Позже такие же организмы были обнаружены в почвах Аляски, Исландии и на Гавайях. Род *Kakabekia*, безусловно, является абсолютным чемпионом – долгожителем нашей планеты; он существует более 2 млрд. лет.

Особенно многочисленные находки "микрофоссилий" приурочены к древним толщам Австралии. В черных кремнистых сланцах и окремнелых доломитах свиты Скилогалли серии Бурра Южной Австралии, имеющих возраст 900–1050 млн. лет (90), были обнаружены многочисленные нитчатые формы, одноклеточные спороподобные остатки, а также своеобразные тельца веретенообразной формы длиной до 290 мкм и толщиной до 35 мкм с пустой ка-

мерой внутри. Эта камера имеет форму цилиндра диаметром 27 мкм и длиной 230 мкм. Эти тельца похожи на репродуктивные органы некоторых современных грибов; остальные остатки сравниваются преимущественно с синезелеными водорослями.

В Центральной Австралии в кремнистых сланцах, входящих в состав верхнерифейской свиты Биттер-Спрингс и имеющих возраст около 900 млн. лет (57, 87), в районе Росс-Ривер было найдено и описано 30 новых видов, относящихся к 24 родам. 22 вида имеют сходство с синезелеными водорослями (*Ulotrichales*, *Oscillatoriaceae*, *Nostocaceae* и др.), по 2 вида - с зелеными (*Chlamidomonas*) и пиррофитовыми водорослями, два вида похожи на нитчатые грибы и 3 вида отнесены к бактериям. В районе Алис-Спрингс (91) из аналогичных пород той же свиты Биттер-Спрингс описано 42 вида микрофоссилий, среди них 20 видов новых; 18 из них сравниваются с синезелеными водорослями, а два вида предположительно с зелеными или красными водорослями. Сходные, но значительно в меньшем количестве остатки были найдены в США в Монтане, Миннесоте и Аризоне (66, 92 и др.).

Древнейшие остатки были встречены в кремнистых сланцах свиты Фиг-Три (надсерия Свазиленд) около Барбертона, в восточной части Трансвааля, Южная Африка (2, 58). Возраст этих пород оценивается в 3,2 млрд. лет. Это палочкоподобные тельца, названные *Eobacterium isolatum*, и сферические образования - *Archaeosphaeroides barbartonensis*. Палочки имеют длину 0,5-0,7 мкм, диаметр 0,2-0,3 мкм и толщину оболочки 0,015 мкм. Они похожи на современные бактерии. Сферойды имеют диаметр 17-20 мкм и похожи на синезеленые коккоидные водоросли. Здесь же обнаружено с помощью электронного микроскопа органическое вещество в виде сгустков и неправильных нитчатых сеток, не имеющих структурных деталей. Нити имеют длину до 9 мкм. Э. Баргхоорн (2) предполагает, что это могут быть полимеризованные нити абиогенного органического вещества из начального "бульона".

Все эти "микрофоссилии" приурочены преимущественно к кремнистым породам. Они изучаются в шлифах в проходящем свете. Часть их была выделена и изучена под электронным микроскопом (2, 65, 88 и др.). Из пород, содержащих эти остатки, как уже упоминалось выше, были вы-

делены углеводороды и аминокислоты (61,63,69,83,93); изотопный анализ углерода из пород свит Ганфлинт и Фиг-Три показал, что соотношение изотопов  $C^{12}$  и  $C^{13}$  говорит в пользу органической природы этих соединений (2).

Однако даже такой арсенал аргументов не исключает возможности неорганической природы многих "микрофоссилий" (62,96). Было отмечено (62), что значительная часть этих остатков похожа на кристаллиты – продукты раскристаллизации вулканического стекла – на волосовидные трихиты, палочковидные лонгулиты, сферические глобулиты. Глобулиты могут соединяться в цепочки (маргариты), группироваться в правильные шарообразные скопления (глобосфериты) или скопления неправильной формы (кумулиты). Кристаллиты бывают похожи на иголочки и спикулы губок (белониты и спикулиты), на перья (скопулиты) и пр. Нитчатые образования из свиты Ганфлинт могут быть похожи на трихиты и маргариты, эосферы и гурониоспоры – на глобулиты, кумулиты и глобосфериты. Сходные формы могут иметь и кристаллы некоторых заведомо неорганических соединений. Так, тиоционат аммония  $NH_4SCN$ , присутствующий в ювенильных вулканических газах, под воздействием ультрафиолетового облучения может образовывать комочки диаметром до 10 мкм, которые потом соединяются в цепочки и сгустки (96).

Сложную проблему представляет в настоящее время изучение микроскопических спороподобных остатков – акритарх. Эти микроскопические тельца с тонкой однослойной оболочкой, принятые на первых порах за споры наземных растений, были обнаружены в течение последних двух десятилетий практически во всех районах развития древних толщ в нашей стране и во многих местах за рубежом (1,5,37,51,52,56 и др.). Было опубликовано несколько монографий и работ, посвященных природе этих остатков, их классификации, стратиграфическому значению (4,32,48,49,68). Общий итог этих работ может быть сведен к нескольким положениям.

Во-первых, большинство специалистов не сомневаются, что комплексы акритарх могут (хотя бы в будущем) иметь стратиграфическое значение для отложений верхнего докембрия и нижнего палеозоя. Однако в оценке этого значения существуют большие противоречия. Так, в вендских отложениях Русской платформы С.Н. Наумова выделяет 11 комплексов акритарх (35), Е.М. Андреева – 7 (1),

Е.Д. Шепелева – 5 (56), И.К. Чепикова – 4 (51,52), а Н.А. Волкова – только 2 (5). Следует заметить, что и списки форм, входящих в эти комплексы, и представления о вертикальном распространении этих форм отличаются весьма значительно. Несогласованность списочного состава комплексов, выделяемых разными авторами, связана с трудностями с классификацией акритарх, о которых будет сказано ниже. Различие в представлениях о распространении форм определяется в основном рамками разрезов, которые были обработаны каждым из акритархологов практически при полном игнорировании материалов своих коллег. Выбор таких разрезов продолжает носить элемент случайности. Неоднократные призывы Б.С. Соколова к первоочередному изучению акритарх из опорных, типовых разрезов докембрия все еще остаются пожеланиями на будущее.

Во-вторых, сделаны существенные шаги по выяснению природы акритарх. Можно считать доказанным, что в отложениях древнее ордовика, как показала Н.А. Волкова, отсутствуют споры наземных растений с трехлучевой щелью прорастания. Акритархи представляют собой планктон, вероятнее всего, преимущественно фитопланктон (4 и др.), хотя среди них могут быть и элементы зоопланктона (например, яйца различных организмов). Медленный, но неуклонный прогресс в изучении природы акритарх позволяет надеяться на создание в будущем их единой классификации. Пока в этом вопросе единства у акритархологов нет. Там, где один исследователь выделяет 5–6 морфологических типов ("родов"), другой видит всего два, а то и один такой род (5). До сих пор на совещаниях различных рангов можно слышать призывы к специалистам акритархологам согласовать между собой принципы классификации акритарх и "скоррелировать" списки этих форм, определяемых разными исследователями. В качестве первого шага обычно призывают к взаимному просмотру и переопределению голотипов. Однако эта процедура, не только обычная, но и обязательная для всех палеонтологических работ, для большинства акритархологов остается делом неопределенного будущего.

В-третьих, следует отметить проблему возможного переноса акритарх, их вмыва по микроскопическим трещинам в отложения иного возраста, а также некоторые методические вопросы. Эта проблема возникла после нахо-

док вымытых спороподобных остатков палеозойского облика в глубоко метаморфизованных мармитовых рудах Кривого Рога (8). Имеются публикации о возможности ошибок, связанных с недостатками лабораторных методов извлечения и исследования акритарх (32).

Публикации многих специалистов по акритархам имеют нередко характерный недостаток. Повторные переопределения, проверки, находки фауны в толщах, ранее относимых к докембрию, — все это приводило к тому, что из одних и тех же толщ, иногда одним и тем же автором в разное время приводятся различные списки акритарх. Это можно бы было рассматривать как результат прогресса науки при одном обязательном условии: при публикации новых списков необходимо указать, куда делись старые, ранее опубликованные названия. К сожалению, подобные анализы в работах по акритархам практически отсутствуют. Все это приводит к потере доверия к стратиграфическому значению акритарх и к специалистам, изучающим эти остатки. Достаточно напомнить, что в обобщающем фундаментальном издании верхнедокембрийского тома "Стратиграфия СССР" (45) вообще отсутствуют ссылки на акритархи.

Подобное положение должно быть изменено. Первые находки докембрийских спороподобных остатков (34) и опыт использования этих остатков для стратиграфии, безусловно, являются достижением советской науки. Дальнейшему успешному развитию этих работ мешают трудности объективного и в гораздо большей степени субъективного характера, которые могут быть и должны быть преодолены.

В заключение следует коротко упомянуть об остатках пленок растительного происхождения, широко известных в литературе под названием "ламинаритовых". Б.В. Тимофеев (47,48) обнаружил среди них дихотомирующие образования, похожие на водоросли, а М.Б. Гниловская (8,46) описала новые виды водорослей из группы *Vendotaenides*, сравнив их с бурыми водорослями. Б.С. Соколов (44 и др.) неоднократно подчеркивает важность этого открытия, поскольку докембрийские водоросли с необызвествленным скелетом могли быть предками наземных растений.



## Строматолиты и микрофитолиты

Как уже упоминалось, опубликованные недавно обзоры по строматолитам (25) и микрофитолитам (38) позволяют практически не задерживаться в предлагаемой работе на этих группах органических остатков. Напомним, что строматолитами называют скорлуповато-слоистые прикрепленные к субстрату образования, которые встречаются преимущественно в карбонатных породах и имеют определенные текстурные и структурные особенности, позволяющие отличать их от похожих неорганических корок, конкреций и пр. Микрофитолитами называют округлые карбонатные образования, концентрически-слоистые (онколиты) или сгусткового строения (катаграфии). Их образование связывают с жизнедеятельностью низших растений, вероятнее всего синезеленых водорослей. Строматолиты и микрофитолиты известны из отложений начиная с возраста не менее 2500 млн. лет до современных, и комплексы их отчетливо различаются на разных стратиграфических интервалах. Это позволяет использовать их для корреляции отложений, в том числе и докембрийских.

Докембрийские строматолиты особенно детально изучены в последние два десятилетия, после того как было выяснено, что эти образования имеют определенные различия на разных стратиграфических уровнях, и были разработаны новые их классификации и методики изучения (19,21,22). Проведенное на новом уровне изучение строматолитов из опорных разрезов Сибири показало, что их комплексы сменяют по вертикали друг друга в той же последовательности, что и в стратотипическом разрезе рифейских отложений на Урале. Это позволило предложить трехчленное деление рифейских отложений на основе строматолитов (15). Так был выделен нижний рифей (бурзяний), средний (юрматиний) и верхний (каратавий). Четвертое подразделение – терминальный рифей (юдомий, вендомий) как биостратиграфическое подразделение было выделено сначала по онколитам, а затем получило и строматолитовую характеристику. Было опубликовано много работ, посвященных строматолитам из различных районов нашей страны, их природе, классификации и стратиграфическому значению (3,9,10,17,23,25,27,36,40а,53 и др.). В последние годы в изучение строматолитов активно включились зарубежные исследователи (75,77,78 и др.). Опубликовано

ванные ими материалы по докембрийским строматолитам других континентов показывают, что в зарубежных странах также прослеживаются общие закономерности, установленные для рифейских строматолитов СССР.

Основные трудности, возникшие в последние годы в изучении строматолитов, связаны с фактом совместного нахождения в единых биогермах морфологически различающихся построек. В соответствии с существующими формальными классификациями постройки из разных частей биогерма могут быть отнесены не только к разным формальным родам (группам), но и к разным типам. Так, в нижнерифейских биогермах с *Kussiella kussiensis* обычно встречаются столбчато-пластовые постройки из группы *Omachtenia* и пластовые постройки из группы *Stratifera*. В связи с этим предпринимались попытки изменения диагнозов групп (в сторону расширения), что по существу приводило к отказу от использования морфологии строматолитов для диагностики (17). Однако детальное изучение биогермов показывает, что набор морфологических разновидностей, являющихся "спутниками" основных руководящих формальных видов строматолитов, в каждом случае велик и закономерно выдерживается в однотипных биогермах на огромных площадях. Такие закономерные совокупности основных морфологических разновидностей строматолитовых построек из одного биогерма или из однотипных биогермов в пределах одного пласта названы биогермными рядами (25). Биогермный ряд — это совокупность морфологических модификаций, которые могли иметь постройки, образованные определенным комплексом видов (или одним видом) водорослей-строматолитообразователей. Изучая биогермные ряды мы можем сопоставлять не только отдельные постройки из разных районов, но и их закономерные сочетания друг с другом.

Одной из первоочередных задач является создание классификации строматолитовых текстур и структур.

Изучение и использование для стратиграфии докембрия микрофитолитов связано в первую очередь с работами Е.А. Рейтлингер и З.А. Журавлевой (11 и др.). В отложениях рифея З.А. Журавлевой было выделено четыре комплекса этих остатков, в общем совпадающих с комплексами строматолитов. Эти комплексы были прослежены на всей территории нашей страны и в ряде мест за рубежом (Шпицберген, Монголия, КНДР, Северная Африка и др.). Напоминая о недавно опубликованных обзорах по микро-

фитолитам (24,26,39), содержащих достаточно полные списки литературы, коснемся двух вопросов.

Первый вопрос связан с очень важной в биологическом отношении группой *Vermiculites Reitlinger*. Это округлые, обычно сильно вытянутые, иногда угловатые тельца, ограниченные тонкой темной оболочкой. Все исследователи сходятся во мнении, что вероятнее всего, вермикулитесы являются копролитами илоядных животных (11), И.К. Королук (20) справедливо отмечает, что правильнее называть их не микрофитолитами, а микрозоолитами. Как и первые норки роющих животных, первые копролиты (*Vermiculites angularis Reitl.*) появляются в отложениях среднего рифея, а в верхнем рифее (*V. anfractus Z. Zhur.*) и особенно в вендомии (*V. tortuosus Reitl.*, *V. irregularis Reitl.*) распространены чрезвычайно широко. Безусловно, эта группа следов жизнедеятельности животных заслуживает более пристального внимания исследователей, чем уделялось ей до сих пор.

Второй вопрос имеет более общий характер. В ряде работ по стратиграфии докембрия и особенно на различных совещаниях \*) можно встретить указания на якобы широко распространенные случаи нахождения руководящих форм микрофитоцитов на "несвойственных им стратиграфических уровнях" и нахождения "смешанных комплексов" микрофитоцитов, что ставит под сомнение стратиграфическую ценность этих органических остатков. Авторами таких высказываний, как правило, являются сторонники "историко-геологических" (т.е. тектонических) методов в стратиграфии докембрия; они не возражают против палеонтологических методов, если результаты определений совпадают с их представлениями, но резко отвергают эти методы, если они противоречат их построениям. При этом, как правило, не указывается, какие именно формы и в каких условиях были встречены, и не приводится конкретных списков "смешанных комплексов". Коллоквиум по микрофитоцитам, проходивший осенью 1971 г. в Новосибирске, специально рассмотрел эту проблему и в пункте 4 Решения указал, что на следующих коллоквиумах необходимо изучить подобные случаи, так как количество проходящих форм преувеличено.

\*) Например, выступления Б.М. Келлера и Б.С. Соколова на Кишиневском совещании (46)

Нет сомнений, что дальнейшее изучение строматолитов и микрофитолитов уточнит данные о распространении и отдельных форм, и их комплексов. Но нет никаких серьезных оснований для выводов о кризисе всего направления в целом. Подобный оптимизм основывается на опыте регулярно проводящихся коллоквиумов по строматолитам и микрофитолитам (Москва, 1964; Новосибирск, 1965, 1971; Уфа, 1967).

### Слепки и отпечатки животных

Отпечатки бесскелетных животных, среди которых наиболее широко известен комплекс так называемой "эдиакарской фауны", в последние годы детально изучались многими исследователями в нашей стране и за рубежом (12,30,42-44,67, 70-73, 76,84-86,97-99 и др.). Обзоры литературы по этим остаткам неоднократно публиковались и в нашей стране, и за рубежом (7,24,54,55, 74, и др.). Последний такой обзор (26) был опубликован совсем недавно, что позволяет ограничиться лишь кратким напоминанием об этих остатках.

Как уже отмечалось, первые следы жизнедеятельности животных (следы ползания и зарывания в ил, а также копролиты) появляются в среднем рифее в отложениях не моложе 1200 млн.лет. Первые скелетные образования (раковины) животных встречены вблизи границы вендомия и нижнего кембрия (570 млн.лет). История животного мира нашей планеты в интервале между этими двумя рубежами, имеющем протяженность более 500 млн.лет, освещена документами палеонтологической летописи весьма неполно и неравномерно. Основная часть остатков животных представлена их слепками, а эти находки приурочены почти исключительно к самым верхам рифея - к верхнему вендомию (венду).

Особенно широко известен комплекс так называемой "эдиакарской фауны" из верхнего докембрия Южной Австралии, где R.C. Sprigg, M.F. Glaesner и другими австралийскими геологами собрано свыше 1400 отпечатков. Здесь встречены многочисленные и разнообразные представители кишечнополостных, червей, членистоногих, гребневиков, возможно моллюсков. Сходные отпечатки обнаружены в Англии, где они содержатся в более древних толщах, в Африке, Америке и во многих местах на тер-

ритории нашей страны. Кроме этих групп на территории СССР обнаружены своеобразные остатки, возможно принадлежащие погонофорам (42,45 и др.).

Следует заметить, что число находок отпечатков бесскелетных животных на территории нашей страны прогрессивно увеличивается из года в год. Их находят в кернах скважин из различных частей Русской платформы, в юдомских толщах по окраинам Сибирской платформы и в других местах. Наибольший интерес, пожалуй, сейчас представляют два района — Приднестровье и Летний берег Белого моря в Архангельской области.

В Приднестровье В.С. Заика-Новацким и В.М. Палием собраны и кратко описаны (12,46) многочисленные отпечатки кишечнополостных животных из родов *Cyclomedusa Sprigg* (2 вида), *Tirasiana Palij*, *Nemiana Palij* и *Bronicella Zaika-Novatsky*. Кроме того, упоминаются представители новых, еще не описанных групп и разнообразные следы жизнедеятельности: следы ползания, зарывания, двойные и тройные ходы проедания, системы ходов типа "елочка" и "цепочка", струйчатые следы и др.

В Архангельской области на реке Сюзьме Б.М. Келлером, В.А. Степановым и Н.М. Чумаковым (16) собраны отпечатки *Pteridinium simplex* (8 экземпляров) и нового вида *P. nepoha*. Результаты последующих работ Н.М. Чумакова и М.А. Федонкина позволяют надеяться, что списки найденных здесь бесскелетных животных будут значительно расширены.

К сожалению, изучение остатков *Metazoa*, собранных в различных районах СССР, ведется крайне медленно. Нередко в нарушение всех правил упоминаются названия видов без их описаний (*nomen nudum*). Нет сомнения в том, что главной задачей советских исследователей бесскелетных животных докембрия является создание и опубликование полноценных палеонтологических описаний уникальных коллекций, собранных и хранящихся в нашей стране.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева Е.М., Руководящие комплексы растительных микрофоссилий верхнепротерозойских и нижнепалеозойских отложений Русской платформы. "Тр. Всес.

- н.-и. геол. ин-та", 1973, 195, 188-195, 200  
[РЖГео, 1973, 9Б188]
2. Баргхорн Э. Древнейшие органические остатки на Земле. "Природа", 1972, № 5, 77-82
  3. Власов Ф.Я. Анатомия и морфология строматолитов раннего и среднего протерозоя Южного Урала. В. сб. "Материалы по палеонтол. Урала". Свердловск, 1970, 152-175 [РЖГео, 1971, 7Б178]
  4. Волкова Н.А. О природе и классификации микрофоссилий растительного происхождения из докембрия и нижнего палеозоя. "Палеонтол.ж." 1965, № 1 [РЖГео, 1966, 4Б356]
  5. Волкова Н.А. Акритархи и корреляция венда и кембрия западной части Русской платформы. "Сов.геология", 1973, № 4, 48-62 [РЖГео, 1973, 9Б189]
  6. Вологдин А.Г. Древнейшие водоросли СССР. М., Изд-во АН СССР, 1962
  7. Глесснер М. Древнейшие бесскелетные организмы. "Природа", 1963, № 11, 73-78 [РЖГео, 1964, 7Б182]
  8. Гниловская М.Г. Древнейшие водные растения венда Русской платформы (поздний докембрий). "Палеонтол.ж.", 1971, № 3, 101-107 [РЖГео, 1972, 1Б376]
  9. Голованов Н.П. Строматолиты верхнедокембрийских отложений западного склона Анабарского поднятия. В сб. "Опорн. разрез верхнедокембрийск. отлож. зап. склона Анабарск, поднятия". Л., 1970, 60-89 [РЖГео, 1970, 10Б207]
  10. Дольник Т.А., Воронцова Г.А. Ченчинская свита Байкало-Патомского нагорья и ее органические остатки. "Тр. Вост.-Сиб. НИИ геол., геофиз. и минеральн. сырья", 1971, вып. 5, 145-166 [РЖГео, 1971, 8Б137]
  11. Журавлева З.А. Онколиты и катаграфии рифея и нижнего кембрия Сибири и их стратиграфическое значение. "Тр. Геол.ин-та АН СССР", 1964, вып. 114 [РЖГео, 1965, 6Б249]
  12. Заика-Новацкий В.С., Великанов В.А., Коваль А.П. Первый представитель эдиакарской фауны в венде Русской платформы (верхний докембрий). "Палеонтол.ж.", 1968, № 2, 132-134 [РЖГео, 1969, 1Б222]
  13. Ищенко А.М. О возрасте пород криворожской серии.

14. Кальвин Б.М. Химическая эволюция. М., "Мир", 1971
15. Келлер Б.М., Казаков Г.А., Крылов И.Н., Нужнов С.В., Семихатов М.А. Новые данные по стратиграфии рифейской группы (верхний протерозой). "Изв. АН СССР. Сер. геол.", 1960, № 12 [РЖГео, 1961, 8Б22]
16. Келлер Б.М., Меннер В.В., Степанов В.Н., Чумаков Н.М. Новые находки Metazoa в вендомии Русской платформы "Изв. АН СССР. Сер. геол.", 1974, № 12
17. Комар Вл. А. Строматолиты верхнедокембрийских отложений севера Сибирской платформы и их стратиграфическое значение. "Тр. Геол. ин-та АН СССР", 1966, вып. 154, 142 [РЖГео, 1967, 2Б177]
18. Кордэ К.Б. Водоросли кембрия юго-востока Сибирской платформы. "Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР", 1961, вып. 89 [РЖГео, 1962, 8Б267]
19. Королюк И.К. Строматолиты нижнего кембрия и протерозоя Иркутского амфитеатра. "Тр. Ин-та геол. и разработки горюч. ископ. АН СССР", 1960, 1, 112-161 [РЖГео, 1961, 7Б315]
20. Королюк И.К. Микропроблематика рифея и нижнего кембрия Прибайкалья и Ангаро-Ленского прогиба. В сб. "Вопр. микропалеонтологии", М., "Наука", 1966, вып. 10
21. Крылов И.Н. О строматолитах Уральского рифея. "Докл. АН СССР", 1959, 126, № 6
22. Крылов И.Н. Столбчатые ветвящиеся строматолиты рифейских отложений Южного Урала и их значение для стратиграфии верхнего докембрия. "Тр. Геол. ин-та АН СССР", 1963, вып. 69 [РЖГео, 1964, 6Б307]
23. Крылов И.Н. Рифейские и нижнекембрийские строматолиты Тянь-Шаня и Каратау. "Тр. Геол. ин-та АН СССР", 1967, вып. 71, 90 [РЖГео, 1967, 12Б176]
24. Крылов И.Н. Органический мир докембрия. В кн. "Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия". М., "Наука", 1969, 250-264

25. Крылов И.Н. Строматолиты (их природа, классификация и использование для стратиграфии докембрия). В сб. "Стратиграфия. Палеонтология. Т. 3". М., 1972, 51-73 [РЖГео, 1972, 11Б165]
26. Крылов И.Н. Палеонтология вендомия. В кн. "Стратиграфия. Палеонтология. Т. 5." М., 1974, 84-93
27. Литология и осадочная геология докембрия. Тезисы докладов X Всесоюзн. литологического совещания 16-19 апреля 1973 г. М., 1973
28. Мархинин Е.К. Предбиологические соединения в пепле вулкана. "Природа", 1974, № 8, 71-78
29. Маслов В.П. Нижнепалеозойские породообразующие водоросли Восточной Сибири. В кн. "Проблемы палеонтологии". МГУ, 1937, 2-3, 249-314
30. Меннер В.В. Прочие проблематические органические остатки. В сб. "Стратигр. СССР Т.2. Верхн. докембрий". М., Госгеолтехиздат, 1963, 504-505 [РЖГео, 1969, 7Б183]
31. Меннер В.В., Штрейс Н.А. О тектонических аспектах геохронологической шкалы. В сб. "Проблемы теор. и региональной тектоники". М., "Наука", 1971, 300-309 [РЖГео, 1971, 9Б1]
32. Мотвиллов П.И. О сходстве некоторых древних и современных растительных остатков. "Изв. АН СССР. Сер. геол.", 1969, № 9, 114-118
33. Мухин Л., Калинин В. Обнаружение аминокислот в районах активной вулканической деятельности. "Космическая биология и авиакосмическая медицина", 1974, 8, № 3
34. Наумова С.Н. Споры древних свит западного склона Южного Урала. Труды МОИП, отд. геол., 1951, № 1
35. Наумова С.Н. Зональные комплексы растительных микрофоссилий докембрия и нижнего кембрия Евразии и их стратиграфическое значение. В сб. "Стратигр. нижнего палеозоя Центр. Европы". М., "Наука", 1968, 30-39 [РЖГео, 1969, 5Б204]
36. Нужнов С.В. Рифейские отложения юго-востока Сибирской платформы. М., "Наука", 1967
37. Пыхова Н.Г. Комплексы микрофоссилий из нижнекембрийских и докембрийских отложений Восточной Сибири. "Тр. Всес. нефтегаз. н.-и. ин-та", 1970, вып. 56, 232-241 [РЖГео, 1972, 12Б237]



38. Радионова Э.П. Микрофитоолиты и сходные с ними образования в рифее и фанерозое. В сб. "Стратиграфия. Палеонтология. Т. 3". 1972, 74, 93 [РЖГео, 1972, 11Б166]
39. Решения совещания по стратиграфии вендских отложений Сибирской платформы и ее непосредственного обрамления. Новосибирск, 1972
40. Руттен М. Происхождение жизни. М., "Мир", 1973
- 40.<sup>a</sup> Семихатов М.А. Рифей и нижний кембрий Енисейского края. "Тр.Геол. ин-та АН СССР", 1962, вып. 68,
41. Сидоренко Св. А. Органическое вещество в осадочно-метаморфических породах докембрия. Автореферат дисс. М., 1971
42. Соколов Б.С. Древнейшие погонифоры. "Докл. АН СССР", 1967, 177, № 1, 201-204 [РЖГео, 1969, 4Б206]
43. Соколов Б.С. Венд севера Евразии. "Геол. и геофизика", 1971, № 6, 13-22 [РЖГео, 1972, 5Б9]
44. Соколов Б.С. Вендский этап в истории Земли. В сб. "Палеонтология", М., "Наука", 1972, 114-124 [РЖГео, 1972, 12Б13]
45. Стратиграфия СССР. Верхний докембрий. М., "Недра", 1963
46. Тезисы докладов совещания по верхнему докембрию (рифее) Русской платформы (27 мая - 1 июня 1974 г.) М., 1974
47. Тимофеев Б.В. О *Laminarites antiquissimus* Eichwald, 1854. В сб. "Всес. симпозиум по палеонтол. докембрия и раннего кембрия, 1965. Тезисы докл." Новосибирск, 1965, 99-100 [РЖГео, 1966, 6Б204].
48. Тимофеев Б.В. Микропалеофитологическое исследование древних свит М.-Л., "Наука", 1966, 238 [РЖГео, 1967, 5Б288К]
49. Тимофеев Б.В. Сфероморфиды протерозоя. Л., "Наука", 1969, 146 [РЖГео, 1970, 7Б221 К]
50. Успенский В.А., Горская А.С., Чернышева А.С. О природе ламинаритов из кембрийских глин Прибалтики. "Тр. ВНИИГРИ. Нов. серия", 1951, вып. 57, № 2-3
51. Чепикова И.К. Акритархи вендских отложений Волго-Уральской нефтегазоносной области и их значение для стратиграфии. В сб. "Споры и пыльца в нефтях и

- породах нефтегазоносн. обл. СССР" М., "Наука", 1971, 60-70 [РЖГео, 1971, 9Б140]
52. Чепикова И.К. О распространении акритарх группы *Minuscula Naum.* в верхнепротерозойских отложениях востока Русской платформы. В сб. "Биостратигр. мезозойск. и палеозойск. отложений нефтегазоносн. обл. Средней Азии, Западной Сибири и Русской платформы". М., 1971, 87-92 [РЖГео, 1972, 9Б117]
  53. Шаповалова И.Г. Значение некоторых формальных родов строматолитов среднего рифея для палеогеографических построений. В кн. "Всес. симпозиум по палеонтол. докембрия и раннего кембрия. Тезисы докл.". Новосибирск, 1965 [РЖГео, 1966, 5Б174]
  54. Шевырев А.А. Проблема происхождения раннекембрийской фауны. "Палеонтол. ж." 1962, № 4
  55. Шевырев А.А. Проблема древних организмов. "Итоги науки. Стратигр. Палеонтол.", 1967, 54-79 [РЖГео, 1968, 3Б199].
  56. Шепелева Е.Д. О стратиграфическом распространении некоторых микрофоссилий (акритарх) в вендских и нижнекембрийских отложениях. Тр. Всес. н.-и. геологоразвед. нефт. ин-та", 1969, вып. 74, 60-65 [РЖГео, 1970, 7Б21]
  57. Barghoorn E.S., Schopf J.W. Microorganisms from the Late Precambrian of Central Australia. "Science", 1965, 150, N<sup>o</sup> 3694, 337-339 [РЖГео, 1966, 6Б199]
  58. Barghoorn E.S., Schopf J.W. Microorganisms three billion years old from the Precambrian of South Africa. "Science", 1966, 152, N<sup>o</sup> 3723 [РЖГео, 1966, 11Б163]
  59. Barghoorn E.S., Tyler S.A. Fossil organisms from Precambrian sediments. "Ann. N.Y. Acad. Sci.", 1963, 108, N<sup>o</sup> 2, 451-452 [РЖГео, 1964, 6Б174]
  60. Barghoorn E.S., Tyler S.A. Microorganisms from the Gunflint chert. "Science", 1965, 147, N<sup>o</sup> 3658, 563-577 [РЖГео, 1965, 9Б184]
  61. Brooks J., Muir M.D. Morphology and chemistry of the organic insoluble matter from the Onverwacht series Precambrian chert and the Orgueil and Murray carbonaceous meteorites. "Iraua", 1971, 11, N<sup>o</sup> 1, 9-14 [РЖГео, 1972, 2Б220]
  62. Bramlette M.N. Primitive microfossils or not? "Science", 1967, 158, N<sup>o</sup> 3801, 673-674 [РЖГео, 1968, 7Б189]

63. Cloud P.E., Jr. Significance of the Gunflint (Precambrian) microflora. "Science", 1965, 148, N<sup>o</sup> 3666, 27-35 [PЖГео, 1966, 3Б198]
64. Cloud P.E. Jr. Pre-Metazoan evolution and origin of the Metazoa. "Evolution and environment. Yale Univ. Press", 1968
65. Cloud P.E., Hagen H. Electron microscopy of the Gunflint microflora. "Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.", 1965, N 54, 1 [PЖГео, 1966, 6Б200]
66. Cloud P.E., Likari G.R. Ultrastructure and geologic relations of some twooaeon old nostocacean algae from Northeastern Minnesota. "Amer. J. Sci.", 1962, 272, N<sup>o</sup> 2, 138-149 [PЖГео, 1972, 8Б162]
67. Cloud P.E., Jr., Nelson C.A. Phanerozoic - cryptozoic and related transitions: new evidence. "Science", 1966, 154, N<sup>o</sup> 3750, 766-770 [PЖГео, 1968, 1Б2]
68. Downie C. Observations on the nature of the Acritarchs. "Paleontology", 1973, 16, N<sup>o</sup> 2, 239-259 [PЖГео, 1973, 12Б338]
69. Eglinton G., Scott P.M., Belsky T., Burlingame A.L., Calvin M. Hydrocarbons of biological origin from a one-billion-year-old sediment. "Science", 1964, 145, 263-264
70. Ford T.D. The oldest fossils. "New Scientist", 1962, 15, N<sup>o</sup> 297, 191-194 [PЖГео, 1963, 1Б178]
71. Ford T.D. Pteridinium and the precambrian-cambrian boundary. "Science", 1967, 157, N<sup>o</sup> 3791, 957-958
72. Germs G.T. New shelly fossils from Nama Group, South West Africa. "Amer. J. Sci.", 1972, 272, N<sup>o</sup> 8, 752-761 [PЖГео, 1973, 4Б166]
73. Glaessner M.F. Pre-Cambrian animals. "Sci. Amer.", 1961, N 3, 72-78 [PЖГео, 1961, 11Б113]
74. Glaessner M.F. Pre-Cambrian fossils. "Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.", 1962, 37, N<sup>o</sup> 4 [PЖГео, 1963, 6Б102]
75. Glaessner M.F., Preiss W.V., Walter M.R. Pre-Cambrian columnar stromatolites in Australia: morphological and stratigraphic analysis. "Science", 1969, 164, N<sup>o</sup> 3883, 1056-1058 [PЖГео, 1970, 3Б265]
76. Glaessner M.F., Wade M. The Late Pre-Cambrian fossils from Ediacara, South Australia. "J. Paleontol.", 1966, 9, N<sup>o</sup> 4, 599-628 [PЖГео, 1967, 7Б184]

77. Hofmann H.T. Attributes of Stromatolites. "Paper Geol. Surv. Canada", 1969, N 39, 58 [PЖGeo, 1970, 9B280]
78. Hofmann H.T. Stromatolites from the Proterozoic Animikie and Sibly groups. "Paper Geol. Surv. Canada", 1969, N<sup>o</sup> 69, 77 [PЖGeo, 1970, 1B247]
79. Lam I., Pedersen K.R. Precambrian organic compounds from the Ketilidian of South-West Greenland. Part IV. "Medd. Gronland", 1972, 185, N<sup>o</sup> 8, 43 [PЖGeo, 1973, 6B216]
80. Meischein W.G., Barghoorn E.S., Schopf J.W. Biological remains in a Precambrian sediment. "Science", 1964, 145, N<sup>o</sup> 3629, 262-263 [PЖGeo, 1964, 12B176]
81. Miller S.L. Production of some organic compounds under possible primitive earth conditions. "J. Amer. Chem.Soc.", 1975, 77, 2351
82. Miller S.L. The mechanism of synthesis of amino acids by electric discharge. "Biochim. biophys. Acta", 1957, 23, 488
83. Oro J., Nooner D.W., Zlatkis A., Wikstrom S.A., Barghoorn E.S. Hydrocarbons of biological origin in sediments about two billion years old. "Science", 1965, 148, N<sup>o</sup> 3668, 77-79 [PЖGeo, 1966, 4B201]
84. Pflug H.D. Neue Fossilreste aus den Nama-Schichten in Süd-west-Africa. "Paläontol. Z.", 1966, 40, N<sup>o</sup> 1-2, 14-25 [PЖGeo, 1967, 3B166]
85. Pflug H.D. Neue Fossilfunde in Jung - Präkambrium und ihre Aussagen zur Entstehung der höheren Tiere. "Geol. Rundschau", 1971, 60, N<sup>o</sup> 4, 1340-1350 [PЖGeo, 1972, 5B144]
86. Pflug H.D. Zur Fauna der Nama-Schichten in Südwest-Africa. III. Erhieltomorpha, Bau und Systematic "Palaeontographica", 1972, 139, N<sup>o</sup> 4-6, 134-170 [PЖGeo, 1973, 2B212]
87. Schopf J.W. Microflora of the Bitter Springs Formation, Late Precambrian, Central Australia. "J. Paleontol.", 1968, 42, N<sup>o</sup> 3, Part I, 651-688 [PЖGeo, 1969, 4B198]
88. Schopf J.W., Barghoorn E.S., Maser M.D., Gordon R.O. Electron microscopy of fossil bacteria two billion years old. "Science", 1965, 149, N<sup>o</sup> 3690, 1365-1367 [PЖGeo, 1966, 4B199]
89. Schopf J.W., Barghoorn E.S. Alga-like fossils from the Early Precambrian of South Africa. "Science", 1967, 156, N<sup>o</sup> 3774, 508-512 [PЖGeo, 1967, 11B200]

90. Schopf J.W., Barghoorn E.S. Microorganisms from the Late Precambrian of South Australia. "J. Paleontol.", 1969, 43, N<sup>o</sup> 1, 111-118 [PЖГео, 1969, 10Б137]
91. Schopf J.W., Blacic I.M. New microorganisms from the Bitter Springs Formation (Late Precambrian) of the north-central Amadeus Basin, Australia. "J. Paleontol.", 1971, 45, N<sup>o</sup> 6, 925-960 [PЖГео, 1972, 6Б167]
92. Schopf J.W., Ford T.D., Breed W.T. Microorganisms from the Late Precambrian of the Grand Canyon, Arizona. "Science", 1973, 179, N<sup>o</sup> 4080, 1319-1321 [PЖГео, 1973, 12Б226]
93. Schopf J.W., Kvenvolden K.A., Barghoorn E.S. Amino acids in Precambrian sediments: an assay. "Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.", 1968, 59, N<sup>o</sup> 2, 639-646 [PЖГео, 1968, 12Б197]
94. Siegel S.M., Giumarro C. On the culture of a microorganism similar to the Precambrian microfossil *Kakabekia umbellata* Barghoorn in NH<sub>3</sub>-rich atmospheres. "Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.", 1966, 55, N<sup>o</sup> 2, 349-353 [PЖГео, 1967, 5Б153]
95. Siegel S.M., Siegel B.Z. A living organism morphologically comparable to the Precambrian genus *Kakabekia*. "Amer. J. Bot.", 1968, 55, N<sup>o</sup> 6, Part I, 684-687 [PЖГео, 1969, 3Б233]
96. Smith A.E., Steinman G., Galand C. Possible abiotic origin of precambrian microfossils. "Experientia", 1969, 25, N<sup>o</sup> 3, 255-258 [PЖГео, 1969, 10Б136]
97. Sprigg R.C. Early Cambrian jellyfishes of Ediacara, South Australia. "Trans. Roy. Soc. S. Austral.", 1947, 71 (2), 212-224
98. Wade M. Medusae from uppermost Precambrian or Cambrian sandstones, Central Australia. "Palaeontology", 1969, 12, 351-365 [PЖГео, 1970, 4Б214]
99. Wade M. The stratigraphic distribution of the Ediacara fauna in Australia., "Trans. Roy. Soc. S. Austral.", 1970, 94, 87-104
100. Walcott C.D. Precambrian algonkian algal flora. "Smiths. Misc. Coll.", 1914, 64, N<sup>o</sup> 2, pl. 20

Важное значение для развития представлений об органическом мире докембрия имеет изучение ископаемых следов жизнедеятельности. Знания о следах физической и физиологической деятельности животных докембрия за последние годы значительно пополнились. В настоящее время находки следов жизнедеятельности Metazoa известны в среднем, верхнем и терминальном рифее Европы, Азии, Африки, Северной Америки, Южной Америки и Австралии. Выяснена их связь с фациями, позволяющая судить об образе жизни и среде обитания древнейших многоклеточных животных. Следы жизнедеятельности могут служить также показателями морфологического и функционального уровня организации мягкотелых организмов докембрия. В некоторых случаях ихнофоссилии могут иметь и стратиграфическое значение.

Интересны сообщения о некоторых проблематичных структурах и текстурах позднего афебия и раннего рифея, принятых первоначально за следы деятельности животных. Так, слабоизогнутые текстуры на поверхности пород со знаками ряби в среднегуронских кварцитах H. Faul (12) интерпретировал как норы животных. Эти текстуры достигают в среднем нескольких сантиметров в длину и 3-5 мм в ширину. Позже червеобразные текстуры на поверхности напластования гуронских кварцитов со знаками ряби в Онтарио были описаны M.J. Frarey и D.J. McLaren (13), которые принимали их за остатки Metazoa. Гипотеза трещин, "слепков червей" или заполненных нор ими отвергалась. Как указывают W.C. Barnes и A.G. Smith (10), эти текстуры пересекают знаки ряби окольным путем, что наталкивает на мысль о возможной зависимости между длиной волны знаков ряби и этих текстур. J.J. Quinlan, H.E. Wheeler (29) описали синусоидальные текстуры, которые они рассматривали как трещины усыхания во впадинах знаков ряби протерозойских кварцитов из Монтаны и северного Айдахо. Трещины усыхания обычно тяготеют к таким впадинам (желобкам), где собирается более тонкий алевитистый материал, который благоприятен для образования трещин усыхания. Их формирование объясняется следующим образом. После развития ромбоидных знаков ряби в песчаном слое более тонкий материал осаждается во впадинах ряби. Уход воды и испарение способствуют усы-

ханию. Более проницаемые и несвязанные грубые пески хребтиков ряби высыхали быстрее без образования трещин, затем высыхали менее проницаемые и более связанные осадки во впадинах с образованием трещин усыхания. Когда же трещина распространялась по более тонкому и высохшему илу по краю впадины, она отклонялась назад к центру, образуя кривую трещину, которая была наиболее широкой в точке образования и постепенно сужалась при удалении от нее. Открытая трещина позже затоплялась и заполнялась песком. Тонкость более связанного и благоприятного для растрескивания слоя ила отразилась на трещине, которая имеет трубчатую или шнуровидную форму, подобно текстурам, описанным Frarey и McLaren (13).

Трубнообразные и веретенообразные тела с округлыми и заостренными концами, обычно серповидно изогнутые, длиной до 7–8 см и шириной до 0,7–0,8 см, были обнаружены Н. J. Hofmann (19) на верхней поверхности слоев в кварцитах свиты Лоррен (верхний гурон) с абсолютным возрастом от 2500 до 2130 млн. лет вблизи озера Эллиот в Онтарио. Поперечное сечение трубкообразных тел округлое или овальное. На их боковой поверхности видны поперечные валики 0,8–3 мм шириной. Эти червеобразные остатки отнесены Н. J. Hofmann к роду *Rhysonetron*. Как считает J. A. Donaldson (11), указанные выше веретенообразные и трубчатые образования могут иметь не животное, а растительное происхождение; возможно, они являются водорослевыми пленками, скатавшимися в трубочки. Структуры, подобные описанным Hoffman из верхнегуронских кварцитов Канады, были найдены R. Lauerna и R. Piispanen (20) в Кусамо (северо-восточная Финляндия) на поверхности докембрийских кварцитов со знаками ряби. Абсолютный возраст кварцитов Кусамо древнее 1800 млн. лет. Длина изученных ими червеобразных тел от 17 до 25 мм, толщина от 2 до 7 мм.

Самыми древними, достоверно определимыми следами жизнедеятельности *Metazoa* являются ходы или норы (*burrows*) червеобразных организмов, по-видимому аннелид, в мелководных морских кластических осадках серии Гранд-Каньон (США) с радиальными желобками, отнесенные к *Asterosoma? canyonsensis*. Их произвели организмы диаметром 5–7 мм, способные бурить осадок. В сланцах Хака-тай найден след бурения двусторонне-симметричного животного *Rusophycus*. M. F. Glaessner (15) предполагает, что

часть образований в породах серии Гранд-Каньон, принятых за следы жизнедеятельности, имеют неорганическую природу и являются трещинами усыхания. Он указывает также, что необходимо пересмотреть некоторые следы жизнедеятельности (trails), описанные A. Seilacher из сланцев Хакатаи (Гранд-Каньон) и Walkott из пород надсерии Белт в США.

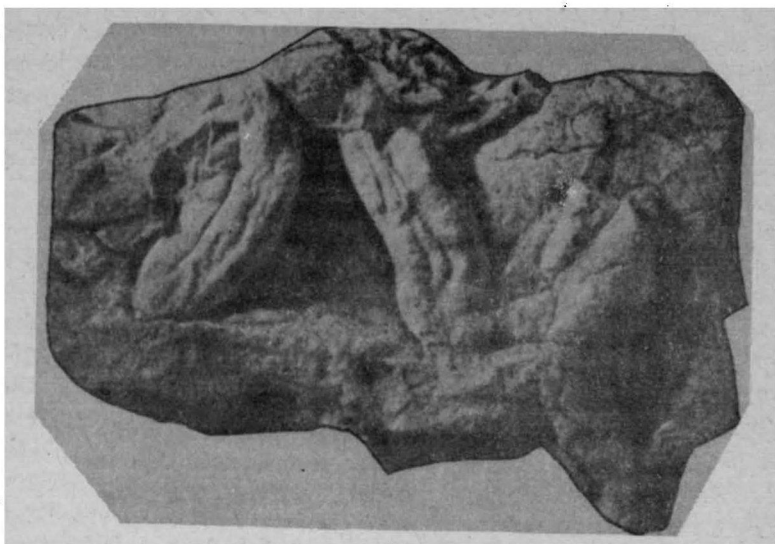
Достоверными биоглифами являются следы жизнедеятельности из более молодых отложений. В рифейских отложениях авзянской свиты (1260 млн. лет) на Южном Урале и дёминской свиты (900 млн. лет) в Полудовом крае В.Е. Забродин (22) обнаружил гельминтоидные образования, по-видимому норки червей. Биоглифы, похожие на норки червей, встречены в иотнии Финляндии (18).

Из кварцитовидных песчаников овручской серии (нижний - средний рифей) Украины В.М. Палий (3) описал новый род ископаемых следов *Rugoinfractus* с видом *R. ovruchensis* sp.n. (см. рисунок). Следы питания организмов, напоминающие *Sabellarites*, найдены A.D. Squire (24) в известковых алевролитах, которые образуют прослой в турбидитах верхнего бриовера (от 700 до 900 млн. лет) острова Джерси (острова Ченнел, Великобритания). Это цилиндрические меандрирующие трубки диаметром 0,5-2 мм и длиной 5 см, часто расположенные перпендикулярно плоскостям напластования. Трубки заполнены кварцево-алевритовым материалом, стенки их подверглись перекристаллизации. Оползневые структуры, косослоистость и ясно выраженная градационная слоистость указывают на глубоководную среду обитания организмов, оставивших эти следы жизнедеятельности.

Вертикальные сверления *Skolithus* выявлены M.F. Glaessner (15) в песчаниках Бакингам серии Вессел в Северной Австралии, датированных радиометрически более 790 млн. лет. Переизучение трубок типа *Skolithus* и экземпляров, сходных с *Syringomorpha* из тиллитовой свиты Арейонга в бассейне Амадеус (Австралия) и из ее эквивалентов, показало, что они являются неорганическими образованиями.

Своеобразные отпечатки обнаружены D.J. Milton (21) на нижней поверхности песчаников в верхнедокембрийской толще слоев Виннал (их аналог свита Пертататака имеет возраст  $760 \pm 33$  млн. лет) в Центральной Австралии. Они похожи на следы волочения волнами каких-то тел, которые немного тяжелее воды, возможно водорослей.





Наиболее многочисленные следы жизнедеятельности *Metazoa* известны в позднем докембрии. Находки остатков животных на Скандинавском полуострове относятся к варяжской серии, в частности, к слоям, имеющим возраст свыше 600 млн. лет. Возраст местонахождений *Metazoa* в Подолии 590–600 млн. лет, в Великобритании и на севере Сибири 680–700 млн. лет. Для песчаников Паунд в хребте Флиндерс (Австралия) данные изотопного определения возраста отсутствуют (16).

В отложениях с эдиакарской фауной в Южной Австралии обнаружены следы деятельности различных червеобразных. Отсюда определены ихнород *Cochlichnus* и следы, возможно, принадлежавшие *Metazoa*. Это разнообразные бороздки, бугорки, цепочки овальных комочков или сложные нагромождения мелких бугорков и валиков, частично похожие на образования *Cylindrichnus* и *Nereites* (17).

Обширная коллекция ископаемых следов жизнедеятельности охарактеризована В. D. Webby (27, 28) из обломочных мелководных морских отложений позднедокембрийской серии Торраванги Нового Южного Уэльса (Австралия). Основная их часть – это следы ползания или зарывания в ил червеподобных бесскелетных животных – илоедов, живших на небольшой глубине. Отсюда описаны виды ихнородов *Planolites*, *Cochlichnus*, *Torrowangea*, *Helminthoidichnites* и др. Некоторые из следов могли оставить членистоногие верхнего докембрия, сходные с *Præcambridium*.

*Bunyerichnus dalgarnoi* описан M.F.Glaessner (15) из пород свиты Брачина хребта Флиндерс, возраст которых немного моложе, чем возраст позднепротерозойских верхних тиллитов геосинклина Аделаида (Австралия). Возможно, что род *Bunyerichnus* был произведен не червеобразным, а моллюскоподобным организмом. Этот след имеет длину 160 мм, ширину 3,3 мм на одном и 21 мм на другом конце. По середине его проходит валик шириной 2-2,65 мм, по краям видны поперечные желобки, разделенные валиками.

Обилие ископаемых следов отмечено N.L.Banks (8,9) в Норвегии в разрезе морских шельфовых отложений Халккаварре серии Дивидаль (? поздний докембрий - нижний кембрий) и разновозрастных более мощных слоев в Танафьорде. Наружные и внутренние ядра ходов червей найдены в серии Бадами (верхний докембрий) в штате Карнатаки (26), а следы ползания червей и членистоногих в известняках Бхандер в районе Рева в штате Мадхья-Прадеш в Индии (25).

В верхней обломочной пачке свиты Шварцранд серии Нама в Намибии (Африка) вместе с фауной докембрия - позднего кембрия обнаружены следы *Phycodes pedum* (14).

Сотни экземпляров отпечатков и следов мягкотелых животных найдены в породах верхней части докембрийской серии Концепшен Ньюфаундленда, имеющих возраст  $574 \pm 11$  млн. лет (7). В Британской Колумбии и Альберте из слоев ниже зон с остатками древних кембрийских трилобитов и археоциат найдены следы *Skolithos*, *Planolites*, *Bergaueria*, *Cruziana*, *Rusophycus*, *Diplichites*, *Chondrotes*, *Diplocraterion*, *Didymaulichnus miettensis* (30).

В Южной Америке следы жизнедеятельности обнаружены в известняках Бамбуи в штате Минас-Жерайс Бразилии (23). Они представлены *Kinneya luciano* - параллельными и ветвящимися желобками и гребнями шириной 1 мм и длиной 1 см.

Многочисленные следы установил В.М. Палий (2) в венде Подольского Приднестровья. Простые крупные следы ползания и зигзагообразный след, напоминающий *Belorhaphé*, найдены в ямпольских слоях могилевской свиты. Следы мелких илоедов, более крупные следы ползания, заполненные ходы, подобные *Planolites* и др., обнаружены в бернашовских слоях ярышевской свиты; шнуры пескоедов и следы типа "витой шнур" - в породах каниловской свиты.

Следы жизнедеятельности илоедов, по-видимому анне-  
лид, обнаружены в породах могилевской и авдарминской  
серий Молдавии П.Д. Букатчуком (1). Своеобразные  
трубки *Anabarites* (Соколов, 1972) известны в верхнем  
венде Сибирской платформы (5).

Находки ихнофоссилий в отложениях докембрия позво-  
ляют установить появление в геологической летописи мно-  
гоклеточных организмов, червей или червеобразных, мол-  
люскообразных, членистоногих. Пока это имеет значение  
для понимания эволюции органического мира в докембрии.  
Однако в будущем следы жизнедеятельности в комплексе  
с отпечатками животных смогут быть использованы и для  
выявления биостратиграфических рубежей.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Букатчук П.Д. Рифей-венд Молдавии и западного  
Причерноморья. "Тезисы докл. совещания по верхнему  
докембрию (рифейю) Русской платформы". М., 1974,  
65-66
2. Палий В.М. Фаунистические остатки в верхнедокемб-  
рийских отложениях Подольского Приднестровья. "Те-  
зисы докл. совещания по верхнему докембрию (рифейю)  
Русской платформы". М., 1974, 32-36
3. Палий В.М. Про знахідку сліду життєдіяльності в  
рифейських відкладах Овруцького кряжу. "Доповіді  
АН УРСР", 1974, Б, № 1, 34-37, 92 [РЖГео, 1974,  
5Б134].
4. Соколов Б.С. Докембрийская биосфера в свете па-  
леонтологических данных. "Вестн. АН СССР", 1972,  
№ 8, 48-54 [РЖГео, 1973, 1Б131]
5. Соколов Б.С. Вендский этап в истории земли. В сб.  
"Палеонтология". М., "Наука", 1972, 114-124  
[РЖГео, 1972, 12Б13].
6. Соколов Б.С. Ихнология древнейших *Metazoa*: не-  
которые проблемы и перспективы. "Геология и геофи-  
зика", 1974, № 5, 37-48 [РЖГео, 1974, 12Б170]
7. Anderson M.M., Misra S.B. Fossils found in the pre-  
Cambrian conception group of south-eastern Newfoundland.  
"Nature" (Engl.), 1968, 220, № 5168, 680-681 [РЖГео,  
1969, 6Б188].

8. Banks Nigel L. Trace fossils in the Halkkavarre section of the Dividal Group (? late Precambrian – Lower Cambrian), Finnmark. "Norg. geol. unders.", 1973, 14, № 228, 1–6 [PЖГео, 1974, 4Б163]
9. Banks N.L. Trace fossils from the late Precambrian and Lower Cambrian of Finnmark, Norway. "Trace fossils. Geol. J. Spec. Issue № 3", Seel House Press, Liverpool, 1970, pp. 19–34
10. Barnes W.C., Smith A.G. Some markings associated with ripple marks from the Proterozoic of North America. "Nature", 1963, 201, 1018–1019 [PЖГео, 1964, 9А138]
11. Donaldson J.A. Precambrian vermiform structures: a new interpretation. "Canad. J. Earth. Sci.", 1967, 4, № 6, 1273–1276 [PЖГео, 1968, 8Б182]
12. Faul H. Fossil burrows from the Precambrian Ajibuk quartzite of Michigan. "J. Paleontol.", 1950, 24, № 1, 102–107
13. Frarey M.J., McLaren D.J. Possible Metazoans from the Early Proterozoic of the Canadian Shield. "Nature", 1963, 200, № 4905, 461–462 [PЖГео, 1964, 10Б401]
14. Germs G.J.B. Trace fossils from the Nama group, South West Africa. "J. Paleontol.", 1972, 46, № 6, 864–870 [PЖГео, 1973, 8Б213]
15. Glaessner M.F. Trace fossils from the Precambrian and basal Cambrian. "Lethaia", 1969, 2, № 4, 369–393 [PЖГео, 1970, 5Б199]
16. Glaessner M.F. Geographic distribution and time range of the Ediacara Precambrian fauna. "Bull. Geol. Soc. Amer.", 1971, 82, № 2, 509–513 [PЖГео, 1971, 5Б139]
17. Glaessner Martin F., Wade Mary. The Late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia. "Palaeontology", 1966, 9, № 4, 599–628 [PЖГео, 1967, 7Б184]
18. Härme M. Signs of life in Precambrian strata in Finland. "Corrél. Précambrien Coll. int. 1970". Rabat–Paris, 1972, 237–244. Discuss., 247–248 [PЖГео, 1974, 1Б155]
19. Hofmann H.J. Precambrian fossils (?) near Elliot Lake, Ontario. "Science", 1967, 156, № 3774, 500–504 [PЖГео, 1967, 11Б201]
20. Lauerma R., Piispanen R. Wormshaped casts in Precambrian quartzite from Kuusamo, northeastern Finland. "Bull. Commiss. géol. Finlande", 1967, № 229, 189–197 [PЖГео, 1968, 10Б149]

21. Milton Daniel I. Drifting organisms in the Precambrian sea. "Science", 1966, 153, № 3733, 293-294 [PЖGeo, 1967, 1B161]
22. Sabrodin W. Leben im Präkambrium. "Bild Wiss.", 1972, 9, № 6, 586-591 [PЖGeo, 1972, 10B132]
23. Sommer F.W. Bióglifos do Calcário Bambui, de Pedro Leopoldo, estado de Minas Gerais. "An. Acad. brasil. cienc.", 1970, 42, № 3, 453-458 [PЖGeo, 1971, 9B141]
24. Squire A.D. Discovery of Late Precambrian trace fossils in Jersey, Channel Islands. "Geol. Mag.", 1973, 110, № 3, 223-226 [PЖGeo, 1973, 12B228]
25. Verma K.K., Prasad K.N. On the occurrence of some trace fossils in the Bhandar Limestone (Upper Vindhyan) of Rewa district, M.P. "Current Sci.", 1968, 37, № 19, 557-558 [PЖGeo, 1969, 6B187]
26. Viswanathiah M.N., Venugopal K. Worm casts and moulds from the Badami series of Gokak, Belgaum district, Mysore state. "J. Geol. Soc. India", 1972, 13, № 4, 422-424 [PЖGeo, 1973, 7B188]
27. Webby B.D. Late precambrian trace fossils from New South Wales. "Lethaia", 1970, 3, № 1, 79-109 [PЖGeo, 1970, 8B158]
28. Webby B.D. Trace fossils from the Lintiss Vale formation of New South Wales; a late Precambrian fauna. "Search", 1973, 4, № 11/13, 494-496 [PЖGeo, 1974, 7B212]
29. Wheeler H.E., Quinlan J.J. Pre-Cambrian sinuous mud cracks from Idaho and Montana. "J. Sediment. Petrol.", 1951, 21, 141-146
30. Young F.G. Early Cambrian and older trace fossils from the southern Cordillera of Canada. "Can. J. Earth Sci.", 1972, 9, № 1, 1-17 [PЖGeo, 1972, 7B166]

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>И. С. Барсков.</i> Биохимические и микроструктурные методы в палеонтологии . . . . .	5
<i>И. Н. Крылов, Р. А. Васина.</i> Древнейшие следы жизни на Земле . . . . .	60

Технический редактор К.Т. Городская

---

Т-02853 от 30/1-75 г.

Формат бумаги 60 x 90 1/16                      Тираж 600 экз.  
Печ.л. 6,0    Уч.-изд.л. 4,89    Цена 49 коп.    Заказ 1220

---

Производственно-издательский комбинат ВИНТИ  
Люберцы, Октябрьский проспект, 403

## ВНИМАНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ!

Всесоюзный институт научной и технической информации (ВИНИТИ) Государственного комитета Совета Министров СССР по науке и технике и Академии наук СССР готовит к печати сборник № 27 "ВОПРОСЫ ИНФОРМАЦИОННОЙ ТЕОРИИ И ПРАКТИКИ".

В настоящем сборнике затрагивается широкий круг лингвистических вопросов как общетеоретического, так и прикладного характера. В сборник включены: работа Ю. А. Шрейдера о значении и проблемах математического описания языка; ряд статей о задачах статистического описания языка, содержащих существенно новый подход к теме (М. В. Арапов и др.); статья о построении семантической записи текста, учитывающей актуальное членение (Ю. С. Мартемьянов и др.); работа о русском глагольном словообразовании (А. К. Поливанова), а также ряд работ, описывающих конкретные результаты, касающиеся задач автоматической обработки текста; словарные статьи англо-русского автоматического словаря и его общее описание (Лаборатория Машинного перевода МГПИИЯ им. М. Тореза), новая методика индексирования документов (Н. Н. Леонтьева и др.).

Сборник рассчитан на лингвистов широкого профиля, специалистов по математической лингвистике, информационных работников.

Предполагаемый объем 13 а.л.  
Ориентировочная цена 80 коп.

Сборник высылается наложенным платежом

Заказы направлять по адресу: 140010, г. Люберцы, 10 Московской обл., Октябрьский просп., 403, Производственно-издательский комбинат ВИНИТИ, Отдел распространения; телефон 271-90-10, доб. 26-29; телетайп 205425.

Читатели зарубежных стран могут оформить заказы через Книготорговые организации своих стран, имеющие деловые связи с В/О "Международная книга".

"Стратиграфия. Палеонтология"  
(Итоги науки), М., 1975, 6

Том 6 содержит две статьи:

1. "Биохимические и микроструктурные методы в палеонтологии" (автор канд. геол.-мин. наук И.С. Барсков). Дан анализ работ, касающихся современных химических, биохимических и электронно-микроскопических методов в палеонтологии, которые применяются при изучении скелетной ткани и биогенных органических соединений в породах так называемых химических ископаемых, изучение которых оформилось в особое научное направление - "молекулярную палеонтологию".

2. "Древнейшие следы жизни на Земле" (авторы: докт. геол.-мин. наук И.Н. Крылов, Р.А. Васина). Рассмотрены работы, касающиеся распределения органического вещества в докембрийских отложениях и нахождения в древнейших толщах горных пород различных органических остатков - акритарх, строматолитов и микрофитолитов, а также различных следов жизнедеятельности животных и растений. Приведены данные о развитии органического мира Земли в древнейшие периоды.



Цена 49 коп.